



HAL
open science

Les Rhizaires : organismes non-modèles pour l'étude, à partir de données d'imagerie in situ, de l'écologie planctonique et des cycles biogéochimiques

Tristan Biard

► To cite this version:

Tristan Biard. Les Rhizaires : organismes non-modèles pour l'étude, à partir de données d'imagerie in situ, de l'écologie planctonique et des cycles biogéochimiques. Océanographie. Université du Littoral côte d'Opale, 2023. tel-04524881

HAL Id: tel-04524881

<https://hal.science/tel-04524881>

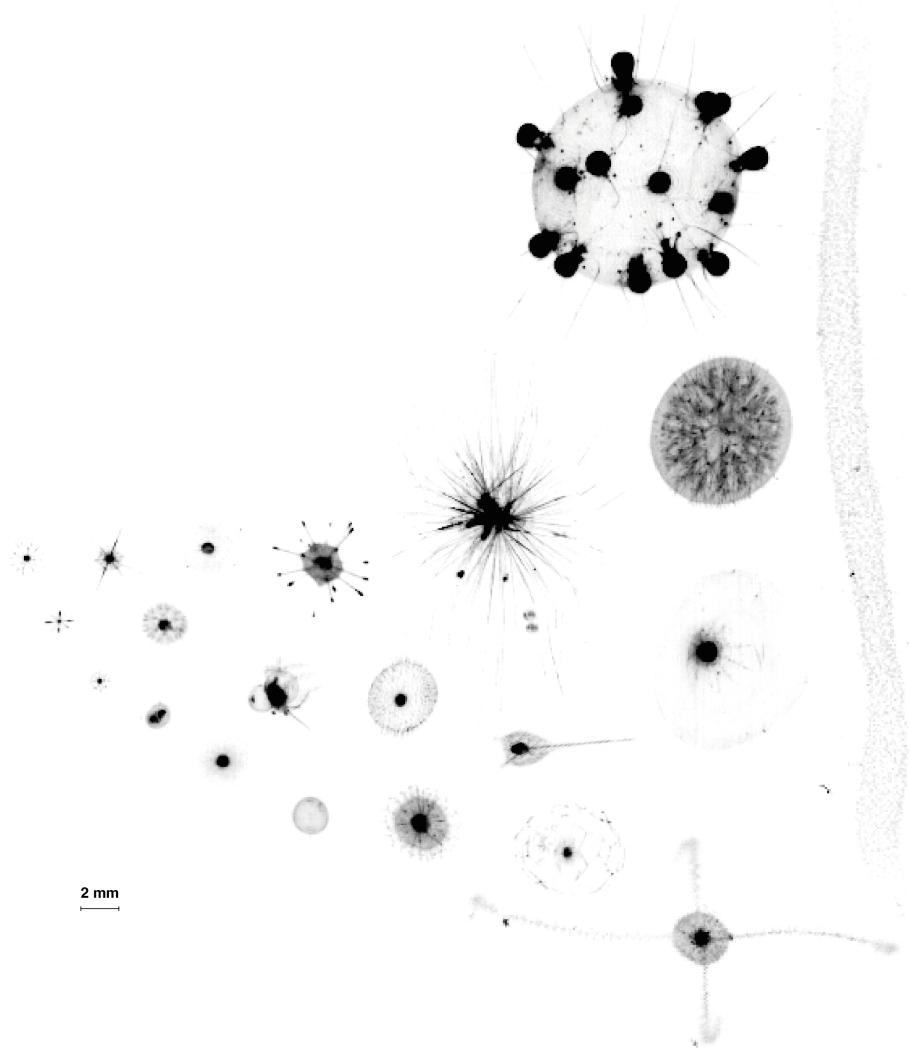
Submitted on 3 Apr 2024

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.

Habilitation à Diriger des Recherches
de l'Université du Littoral Côte d'Opale

Les Rhizaires : organismes non-modèles pour l'étude, à partir de données d'imagerie *in situ*, de l'écologie planctonique et des cycles biogéochimiques



Présentée par
Tristan BIARD

Devant le jury composé de :

Stéphane BLAIN (rapporteur)
Damien CARDINAL (examineur)
Taniel DANIELAN (rapporteur)
Karine LEBLANC (rapporteuse)
Brivaela MORICEAU (examinatrice)
Christian TAMBURINI (examineur)

Soutenue le 10 novembre 2023

À mes trois muses...

Remerciements

Avant tout, je tenais à remercier chaleureusement mes trois rapporteurs, Karine Leblanc, Stéphane Blain et Taniel Danielan d'avoir accepté ce rôle et je vous remercie par avance de l'attention que vous donnerez à la lecture de ce mémoire. Je tiens également à exprimer toute ma gratitude à mes examinateurs, Brivaela Moriceau, Damien Cardinal et Christian Tamburini, votre participation à l'évaluation de ce travail est précieuse.

Je ne serai pas où j'en suis sans un grand nombre de personnes et plusieurs mentors. Pour commencer, je remercie mes encadrants de doctorat, Fabrice Not et Lars Stemmann, qui m'ont tous deux, initié aux Rhizaires et à l'imagerie *in situ*. Ce parcours académique s'est poursuivi par le mentorat de Mark Ohman, qui m'a appris beaucoup sur la rigueur scientifique tout en me poussant vers la biogéochimie. Les mentors n'ayant pas toujours des rôles officiels dans nos parcours, je dois reconnaître à ce titre, John Dolan comme mentor spirituel de mon parcours en océanographie. Une fois de plus, après les remerciements de mon Doctorat, je tenais à remercier deux personnes, Rodolphe Lemée et Sophie Marro, qui ignorent probablement leur mention dans ces deux remerciements, mais à qui je dois mon initiation à l'océanographie.

Je tiens à remercier l'ensemble de mes proches collaborateurs à Villefranche, Marc Picheral, Lionel Guidi et Camille Catalano, qui m'accompagnent depuis cette dernière décennie dans l'aventure *in situ*. Ces remerciements s'étendent naturellement vers Sakina Ayata, avec qui nos chemins se croisent depuis plusieurs années et avec qui j'aurai la joie d'encadrer un doctorant pour les trois prochaines années. Je remercie également l'ensemble du groupe silice à Brest, avec qui nous avons interagi depuis mon retour en France. Localement, je souhaite remercier mes collègues du LOG, notamment Urania Christaki, qui ont su m'accueillir et me permettre de lancer ma carrière d'enseignant-chercheur. Outre-Atlantique, je tiens à exprimer tout ma gratitude à Mike Stukel qui m'a ouvert les yeux sur l'importance de la pompe à carbone et sur la manière de quantifier le rôle des Phaeodaires dans ce mécanisme. Un grand merci également à mes collègues japonais, Noritoshi Suzuki, Yasuhide Nakamura et Rie Hori, qui m'ont ouvert les portes de leurs laboratoires tout comme ils m'ont pu m'aider à identifier bon nombre de Rhizaires depuis les dernières années. En plus de ces collègues, je dois également remercier l'ensemble des étudiants que j'ai pu encadrer au cours de ces années, en particulier Manon Laget et Ruben Tournier-Broer. Sans leurs contributions, mes recherches actuelles n'en seraient pas là où elles en sont !

Enfin, l'ensemble de cette décennie de recherches, missions, congrès, campagnes océanographiques, n'aurait pas été possible sans le soutien sans limite de ma famille. Enseignant-chercheur est probablement le plus beau métier du monde, mais il implique une dévotion sans limite de ceux qui l'accompagnent. Ainsi, Gaspard, Elinor et surtout Doriane, merci pour tout. Je vous aime !

Table des matières

Liste des figures.....	6
Préambule.....	7
Structure du mémoire.....	Erreur ! Signet non défini.
Introduction générale.....	11
Diversité des biominéralisateurs planctoniques.....	11
Description générale et organisation phylogénique des Rhizaires.....	13
Morphologie générale des Radiolaires et Phaeodaires.....	16
Écologie des Rhizaires.....	19
Le rôle des Rhizaires dans les grands cycles biogéochimiques.....	21
Des organismes « non-modèles ».....	23
L'imagerie <i>in situ</i> pour l'étude d'organismes fragiles.....	24
Objectifs : comment les Rhizaires permettent-ils d'aborder les grandes questions en océanographie ? ...	26
Chapitre 1 - Imagerie <i>in situ</i> pour l'écologie du plancton.....	29
1. Contexte.....	29
2. L'imagerie <i>in situ</i> pour l'étude des Rhizaires.....	30
3. Imagerie <i>in situ</i> , de l'écologie traditionnelle à l'écologie fonctionnelle.....	35
4. Perspectives : Vers une vision plus intégrative et globale de l'écologie planctonique par imagerie <i>in situ</i>	41
Chapitre 2 - De la cellule à l'image.....	47
1. Contexte.....	47
2. Contenus élémentaires en silice biogène des Rhizaires.....	48
3. Contenus en carbone organique particulaire des Rhizaires.....	51
4. Perspectives : détermination et quantification des processus cellulaires des Rhizaires pélagiques.....	55
Chapitre 3 - Imagerie <i>in situ</i> pour la biogéochimie marine.....	61
1. Contexte.....	61
2. L'imagerie <i>in situ</i> pour extrapoler les flux de silice biogène dans les couches profondes de l'océan.....	62
3. Apport de l'imagerie <i>in situ</i> pour résoudre des questions globales relatives aux grands cycles biogéochimiques.....	64
4. Perspectives : Vers une nouvelle génération d'approches en imagerie <i>in situ</i> pour l'étude de la biogéochimie marine.....	76
Chapitre 4 - Le rôle et le devenir des Rhizaires dans l'océan Austral.....	81
1. Contexte.....	81
2. Objectifs.....	85
3. Méthodologie.....	86
Conclusion générale.....	94
Curriculum vitae.....	96
1. Cursus universitaire.....	96
2. Recherche.....	96
3. Encadrement.....	100
4. Enseignement.....	102
5. Investissement d'intérêt général.....	103
Bibliographie.....	104

Liste des figures

Figure 1.1 Diversité de la biominéralisation chez les Eucaryotes..	11
Figure 1.2 Diversité des formes de pseudopodes.	13
Figure 1.3 Représentation schématique de la phylogénie des Rhizaires	14
Figure 1.4 Illustration de la morphologie des Radiolaires.....	17
Figure 1.5 Illustration de la morphologie des Phaeodaires.....	18
Figure 1.6 Illustration schématique des mécanismes de prédation chez les Radiolaires.....	20
Figure 1.7 Illustration schématique des mécanismes de prédation chez les Phaeodaires.....	21
Figure 2.1 Exemples d'interactions abiotiques et biotiques chez les Rhizaires	29
Figure 2.2 Classification initiale des Rhizaires vu en imagerie <i>in situ</i>	31
Figure 2.3 Contribution globale des Rhizaires géants aux communautés de zooplancton (>600 µm) dans les 500 premiers mètres des océans.	32
Figure 2.4 Aperçu des 20 groupes de Rhizaires identifiables à ce jour à partir de données UVP5.....	34
Figure 2.5 Zonation verticale (0-500 m) des différents groupes de Rhizaires dans le Courant de Californie	35
Figure 2.6 Distribution des Colloïdaires et propriétés des vacuoles.....	36
Figure 2.7 Représentation schématique des différentes informations écologiques reliées aux traits fonctionnels pouvant être extrait d'individus zooplanctoniques (© SD. Ayata).	39
Figure 2.8 Morpho-espace des communautés mésozooplanctonique dans le Courant de Californie.....	40
Figure 2.9 Morpho-espace des communautés de Rhizaires dans le Courant de Californie.....	40
Figure 2.10 Illustration des morphologies des Rhizaires identifiés par différents systèmes d'imagerie <i>in situ</i> (partie 1).	42
Figure 2.11 Illustration des morphologies des Rhizaires identifiés par différents systèmes d'imagerie <i>in situ</i> (partie 2).	43
Figure 2.12 Biomasse de silice biogène des Rhizaires en mer Méditerranée (0-500 m).....	45
Figure 2.13 Comparaison des spectres de taille (exprimé comme le diamètre équivalent sphérique) disponibles commercialement pour l'étude des Rhizaires <i>in situ</i> .	46
Figure 3.1 Allométrie entre la taille des Rhizaires et les contenus en silice biogène.	49
Figure 3.2 Relations entre la taille et la biomasse en silice biogène chez le plancton silicifiant.	50
Figure 3.3 Aperçu des différents groupes de Rhizaires échantillonnés pour leur contenu carboné.	52
Figure 3.4 Allométries générales pour les contenus élémentaires des Rhizaires.....	53
Figure 3.5 Comparaison des allométries taille:carbone pour les protistes et les Rhizaires.	54
Figure 3.6 Atténuation des flux d'export de Carbone par les Aulosphaeridae (Phaeodaires) dans le Courant de Californie.	55
Figure 3.7 Illustration schématique des rôles des Rhizaires au cycle du carbone	56
Figure 4.1 Évolution de la contribution des Rhizaires aux flux d'export de silice biogène (bSiO ₂), le long d'un gradient d'export.....	62
Figure 4.2 Comparaison entre les flux de silice biogène mesurés par les pièges à sédiment (en bleu) et ceux extrapolés à partir des données d'imagerie <i>in situ</i> UVP5.....	63
Figure 4.3 Distribution spatio-temporelle des points d'échantillonnage UVP5.....	65
Figure 4.4 Climatologie globale des stocks de silice biogène des Rhizaires.....	67
Figure 4.5 Climatologie globale des stocks de carbone des Rhizaire.....	69
Figure 4.6 Présentation schématique du Visutrap et son fonctionnement.	71
Figure 4.7 Représentation schématique des trajectoires produites par le code de trajectométrie.	72
Figure 4.8 Description morphologique et distribution des particules dans les différents cycles lagrangien de la campagne APERO	73
Figure 4.9 Vitesses de sédimentation des particules lors de la campagne APERO	74
Figure 4.10 Vitesse de sédimentation en fonction des quatre morphotypes lors de la campagne APERO.	74
Figure 4.11 Modèle de prédiction, par apprentissage machine supervisé, des vitesses de chute enregistrées lors de la campagne APERO	75
Figure 4.12 Twilight Zone Explorer.....	76
Figure 5.1 Distribution des faciès biogénique siliceux dominants dans l'océan Austral.	84

Préambule

Itinéraire personnel des Mers du monde à l'Opale

Je n'ai jamais eu la prétention de dire que j'ai toujours voulu être océanographe, ni même d'envisager qu'un jour je pourrais étudier des organismes invisibles à l'œil nu et le cycle d'éléments dans les océans. Cette passion qui accompagne mes recherches aujourd'hui elle est la somme de différents petits éléments qui se sont accumulés et qui font de moi, un océanographe.

Le hasard des pérégrinations professionnelles de mes parents fait que je suis un enfant du Nord, et plus précisément un enfant de la Côte d'Opale et de la Mer du Nord (bien que ce passage fût de courte durée). Depuis mon plus jeune âge donc, je côtoie la mer où je voyais régulièrement, de mes yeux juvéniles, ces grandes falaises blanches (que j'ignore à l'époque, être la conséquence d'une myriade d'organismes planctoniques, enfermés pour l'éternité géologique). Plus tardivement, je change de mer, migrant vers la Normandie et la Manche. Toujours pas d'océanographie en vue, mais une rencontre en Licence SVT, à l'Université du Havre, avec les microfossiles. Mais pas n'importe quels fossiles, ceux des Radiolaires que je vois pour la première fois, sous forme de roches (les Radiolarites) lors d'une excursion au Chenaillet. Coup de foudre prématuré ?

Par la suite, je l'avoue sans honte, mon chemin vers l'océanographie s'est fait en tout hasard avec la découverte du Master Océanographie et Environnement Marins de l'Université Pierre et Marie Curie. Enthousiasmé par l'idée de rejoindre trois stations marines pour y apprendre l'océanographie, je me lance avec passion dans ce qui deviendra mon métier.

Avec cette nouvelle page qui s'ouvre devant moi, toujours pas de Radiolaires ni de biogéochimie, cela viendra beaucoup plus tardivement. Car oui, mon vrai premier amour protistologique fut pour les Dinoflagellés, découverts lors de deux stages au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (une troisième mer donc, la Méditerranée). C'est ici que j'ai découvert la richesse de la diversité planctonique et la patience de la taxonomie. Une fois de plus, le hasard m'écartera des Dinoflagellés et me conduira à l'opportunité de rejoindre la Station Biologique de Roscoff, pour une thèse sur... les Radiolaires !

Après une première rencontre avec leurs ancêtres fossiles, me voilà donc lancé dans le monde fascinant des Radiolaires... vivants ! Pendant trois années, je les ai étudiés sous toutes les coutures : leur taxonomie, leurs gènes, leur diversité, leur biogéographie, leur écologie, etc. de nombreux aspects qui constituent donc aujourd'hui le cœur de mes activités de chercheur. Si je devais n'en retenir que deux, je dirais 1) le modèle d'étude, les Radiolaires, et 2) l'imagerie *in situ*, deux pans de mon triptyque thématique.

Le troisième pan, la biogéochimie, viendra plus tardivement, lors de mon post-doctorat à la Scripps Institution of Oceanography (une quatrième « mer », l'Océan Pacifique). J'y ai découvert les cycles du silicium et du carbone, deux aspects très peu étudiés chez les Radiolaires vivants. Pourtant, pour ces organismes faits d'opale et qui semblent être plus abondants que ce

qu'on pensait, il paraît naturel de se poser la question de leur rôle dans les cycles biogéochimiques. Voilà donc le triptyque thématique complet.

Un énième hasard fût le hasard du retour à la mer originelle, celle du grand Nord là où la côte s'appelle « Opale ». Bien que cette dénomination n'ait aucune relation avec le cristal que certains protistes produisent (voir l'Encadré I), c'est pourtant ici que je mène aujourd'hui mes recherches, notamment sur l'organisme modèle, le Rhizaire, qui biominéralise le silicium pour fabriquer un squelette d'opale. Enfin, comment ne pas faire le lien entre la beauté cristalline des Radiolaires et la dentelle, produit emblématique de la Côte d'Opale et de Calais en particulier, ma ville natale. Cette sensibilité à l'art, je la dois à mes parents, qui m'ont embarqué enfant dans de longues visites des musées de France et d'Europe. Avoir un modèle d'étude aussi esthétique est une source de motivation supplémentaire pour mener mes recherches. Au-delà d'une motivation personnelle, c'est également une opportunité d'utiliser cette esthétique pour diffuser mes recherches bien au-delà du cadre académique.

Ainsi, d'un enfant sans aspiration océanographique, mais né sur la Côte d'Opale, je suis devenu aujourd'hui un océanographe spécialisé sur les Rhizaires, artistes naturels et biominéralisateurs d'opale.

Encadré I - La Côte d'Opale ? Quel rapport avec le silicium ?

La réponse est simple et courte : il n'y en a « aucun ». On trouve ce terme dans un article intitulé « La Côte d'Opale » par Edouard Lévêque, publié dans le numéro 302 (Février 1911) du journal *Paris-Plage* (journal créé pour aider au lancement de la station balnéaire de Paris-Plage, connue aujourd'hui sous le nom du Touquet-Paris-Plage). Dans cet article, il dresse une liste des côtes célèbres, toutes portant le nom d'une pierre précieuse : la Côte d'Azur nommée ainsi « pour célébrer le bleu intense de la Mer Méditerranée », la Côte d'Émeraude « littoral breton (...) duquel la mer apparaît d'un vert puissant, grâce aux plantes marines qui tapissent les rochers » et la Côte d'Argent, vers Biarritz, nommée pour « célébrer les vagues éternellement écumantes et toujours du blanc argenté le plus pur ». Puis, E. Lévêque décrit les couleurs changeantes de la Manche près du Touquet, tantôt « la gamme rose qui nacre les vastes flaques légèrement verdâtres », tantôt « les verts Véronèse, engendrés par le mélange de l'azur avec l'ocre du sable et l'écume blanche du flot ». Ce bariolage de couleur n'est pas sans lui évoquer l'Opale, cette pierre précieuse « aux tons laiteux (...) qui jette tour à tour des éclats de vert et de rouge ». Ainsi naquit la Côte d'Opale.

Structure du mémoire

Les recherches que je mène aujourd'hui et celles que je planifie de mener dans les années à venir sont le résultat de ce que j'ai pu faire, depuis ma thèse, jusqu'à l'encadrement de mes propres étudiants. Ainsi, ma vision de l'Habilitation à Diriger les Recherches comporte intrinsèquement la présentation des activités antérieures de recherches, qui servent de base théorique (et pratique) à mes recherches actuelles. Je présenterai, de ce fait, dans trois grands chapitres thématiques, mes activités passées/présentes, chacun des chapitres s'articulant de la manière suivante :

1. Un contexte propre au chapitre.
2. Les travaux antérieurs à mon recrutement : les bases de mes recherches.
3. Les travaux actuels (ceux réalisés depuis les cinq dernières années) : comment évoluent mes études, par rapport aux travaux antérieurs.
4. Les travaux futurs : comment je vois évoluer mes activités actuelles pour répondre à de nouvelles questions.

Plus précisément, après une introduction générale sur les Rhizaires, les Radiolaires, les Phaeodaires (qu'est-ce ?), leurs écologies et rôles dans les cycles biogéochimiques (lesquels ?) et les approches pour quantifier cela par imagerie *in situ*, trois chapitres thématiques seront développés. Dans un premier temps (**Chapitre 1**), à travers plusieurs exemples, je présenterai comment l'utilisation de l'imagerie *in situ* permet l'étude de l'écologie planctonique et en particulier celle des Rhizaires. Puis (**Chapitre 2**), je présenterai mes travaux sur la quantification des contenus élémentaires des Rhizaires et la nécessité de réaliser de telles études pour celles et ceux qui utilisent l'imagerie *in situ*. Enfin, le troisième thème (**Chapitre 3**) abordera l'utilisation de l'imagerie *in situ* pour l'étude de la biogéochimie, en particulier donc celle des Rhizaires, mais également la biogéochimie générale, celle des particules. Bien que chacun de ces trois chapitres thématiques offre des perspectives de recherches, propres à ces thématiques et à mener dans les années à venir, je présenterai dans un dernier chapitre (**Chapitre 4**) un projet de recherche qui capitalisera sur l'ensemble de mes compétences et fera le lien entre les trois thématiques précédentes. Cette thèse se conclura par la présentation synthétique de mon *curriculum vitae*.

Introduction générale

Diversité des biominéralisateurs planctoniques

Johannes Müller, écrivant à Ernst Haeckel en 1885 « *qu'une fois entré dans le monde merveilleux du pélagique il ne pourrait plus en sortir* » évoque le pouvoir de fascination, pour lui capitale, qu'a exercé l'extraordinaire diversité des organismes marins, de leurs formes, de leurs fonctions et de leurs influences sur le fonctionnement de nos océans. Chaque gamme de taille, de la plus petite (ex : *Ostreococcus tauri*, <1µm, un des plus petits Eucaryotes connus à ce jour) à la plus grande (ex : [une colonie de siphonophore de plus de 120 mètres de long](#)), contient une myriade d'organismes, tous plus complexes les uns que les autres. Même s'ils comptent également des organismes multicellulaires (aussi nommés métazoaires), les Eucaryotes unicellulaires, connus sous le nom de 'protistes', représentent la majorité de la diversité eucaryotique¹, vivent dans la quasi-totalité des écosystèmes (terrestres et marins) et constituent une biomasse immense (deux fois plus grande que celle des métazoaires)². Étant donné que les protistes représentent une entité paraphylétique, ils sont classifiés au sein de plusieurs lignées différentes, toutes ayant des histoires évolutives distinctes³.

Parmi les innovations majeures qui ont ponctué l'évolution de la vie dans les océans, la biominéralisation a transformé la biologie fonctionnelle, la trajectoire évolutive et l'impact biogéochimique de nombreuses lignées⁴. La biominéralisation est la capacité unique de certains organismes vivants, de former une variété de minéraux (biominéraux), dont une partie ne peut pas être formé sur Terre sans l'intervention organique de ces organismes⁵. À ce jour, plusieurs dizaines de biominéraux (ou minéraux biogènes) ont été décrits, la majorité étant des carbonates (ex : calcite, aragonite ou CaCO₃). Il existe néanmoins de nombreux phosphates (ex : hydroxyapatite, une forme de calcium phosphaté), des sulfates (ex : la célestite ou sulfate de

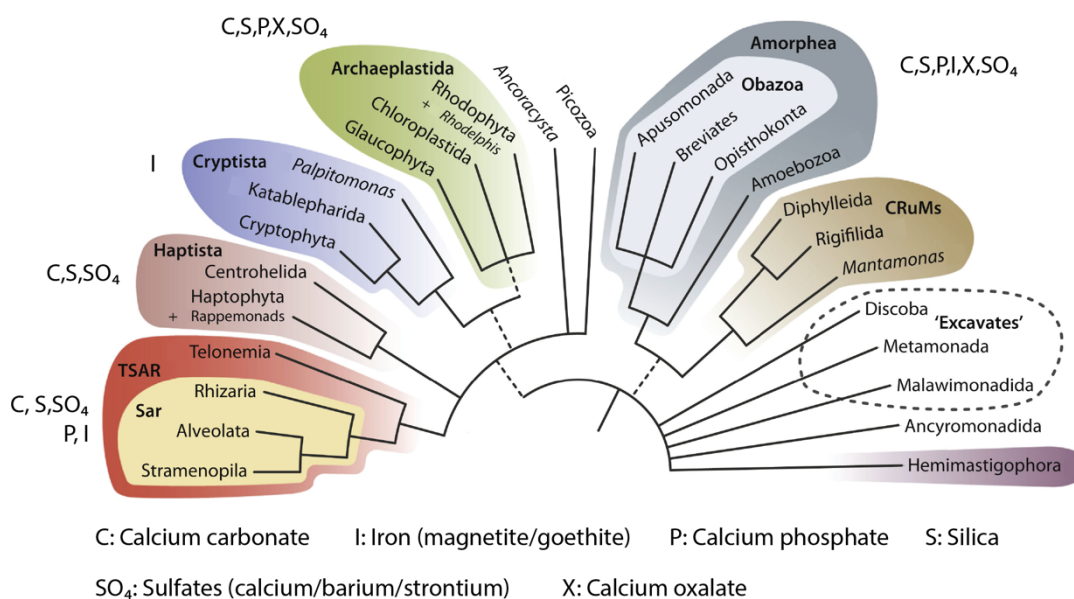


Figure 1.1 Diversité de la biominéralisation chez les Eucaryotes. Adapté d'après⁴ et modifié d'après³.

strontium, SrSO_4 , le minéral le plus dense connu dans les océans), des silicates (ex : l'opale ou la forme amorphe hydratée de la silice, $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), ou d'autres biominéraux, qui se retrouvent au sein de la majorité des grands groupes eucaryotiques (Figure 1.1). Les biominéraux jouent des rôles variés (ex : locomotion, reproduction, détoxification, support membranaire, etc.) même si l'innovation la plus évidente apportée par la biominéralisation reste la défense face aux prédateurs. Dans une courte lettre stimulante⁶, Victor Smetacek décrivait même cette histoire évolutive comme une « course à l'armement » où « l'évolution planctonique [serait] gouvernée par la protection et pas par la compétition [et où] les nombreuses formes du plancton reflètent les réponses de défense à des systèmes d'attaque spécifiques ». En effet, après une supposée apparition au Précambrien (742 millions d'années chez *Melicerion*, une amibe à écailles), le grand tournant dans l'évolution de la biominéralisation a été la période cambrienne où la grande explosion cambrienne coïncide avec l'apparition de la biominéralisation chez de nombreux groupes⁴.

La biosilification, ou la capacité à biominéraliser l'opale à partir de la silice dissoute (ou l'acide silicique, $\text{Si}(\text{OH})_4$), apparaît donc ainsi chez certaines éponges⁷ mais également chez les Rhizaires⁸. La silice devient par la suite le biominéral le plus utilisé et le plus diversifié taxonomiquement, apparaissant chez une grande majorité des lignées eucaryotiques (Figure 1.1). De nos jours, les grandes lignées biosilificantes comptent les Straménopiles (ex : diatomées), les Rhizaires et les Opisthochontes (ex : choanoflagellés, éponges)⁹. Néanmoins, des preuves supplémentaires attestent que la biosilification est nécessaire chez d'autres biominéralisateurs (ex : certains coccolithophores ont besoin de silice pour biominéraliser le carbonate de calcium)¹⁰ ou qu'elle est possible chez certains procaryotes (ex : *Synechococcus*)¹¹. Néanmoins, la biosilification reste prépondérante et emblématique chez les Rhizaires, les diatomées et les éponges. À eux trois, ces organismes ont eu un impact colossal sur l'évolution du cycle du silicium dans les océans, passant d'un contrôle inorganique avant le Cambrien, à un contrôle par les Rhizaires et les éponges pendant près de 400 millions d'années, en terminant par un contrôle, supposé unique, des diatomées au cours des cents derniers millions d'années¹². **Ainsi, les grands cycles biogéochimiques, passés et actuels, sont intimement liés à la capacité de biominéralisation de ces grandes lignées, capables de moduler sur des échelles géologiques le cycle de certains éléments. Il apparaît donc fondamental de bien comprendre ces mécanismes de modulation, en s'intéressant aux organismes qui en sont capables.** Néanmoins, par quel organisme commencer ? Si la réponse à cette question dépend exclusivement de la personne interrogée, l'étendue de nos connaissances sur ces organismes et leurs impacts sur les grands cycles biogéochimiques varie beaucoup. **L'influence de certains organismes, comme les Rhizaires, reste donc aujourd'hui paradoxalement méconnue et il me semble fondamental de mieux caractériser leurs rôles.** C'est dans ce contexte que se placent la plupart de mes recherches, passées et actuelles, ayant pour but d'apporter de nouveaux éléments permettant enfin de quantifier le rôle de ces organismes, parmi les plus anciens biominéralisateurs, dans les océans contemporains.

Description générale et organisation phylogénique des Rhizaires

Avant d'avancer plus en détail sur les grandes questions scientifiques qui entourent les Rhizaires, il convient de prendre un peu de temps pour définir le terme « Rhizaire ».

Les Rhizaires¹³, anciennement décrits comme Rhizopodes ou Sarcodines, forment un groupe éclectique d'organismes. L'origine de ce groupe remonte à Félix Dujardin en 1833, qui créa le groupe des Rhizopodes. Il nomme ce groupe ainsi afin de rappeler la présence de projections ramifiées en forme de racines qui sortent des cellules. Plus tard, ces projections sont décrites comme des pseudopodes (du grec « pseudo » et « podia », signifiant littéralement « faux pieds »). La discrimination morphologique des Rhizaires (et anciennement, des Rhizopodes) tient à la présence de ces pseudopodes. Ils varient en taille, en forme et en fonction (Figure 1.2). Les formes pseudopodiales les plus courantes sont plus ou moins lobées (en forme de doigt) et sont appelées lobopodes (Figure 1.2 a), bien que ces formes soient absentes des organismes classifiés de nos jours comme Rhizaires. Les formes allongées et minces (ramifiées ou non) sont appelées filopodes (Figure 1.2 b). Certains filopodes comprennent des structures granuleuses (extrusomes) et sont décrits comme des granulopodes (Figure 1.2 c). Chez certaines espèces, les pseudopodes sont anastomosés (connexion entre deux pseudopodes) et forment un réseau interconnecté, semblable à une toile (réticulum), appelé réticulopode. Bien qu'ils soient généralement créés par un seul spécimen, les grands réseaux pseudopodiaux en forme de toile

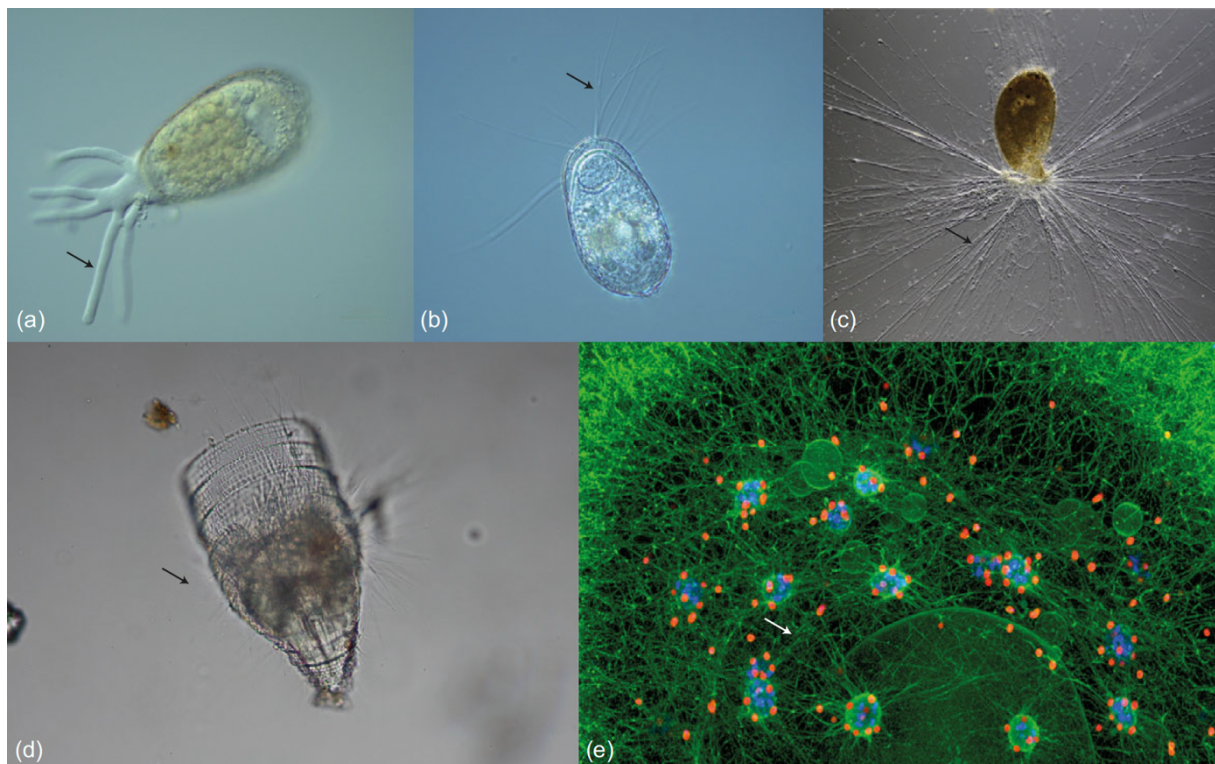


Figure 1.2 Diversité des formes de pseudopodes. (a) Lobopode provenant d'un Amoebozoaire à test (il ne s'agit pas d'un Rhizaire donc) ; (b) Filopode provenant d'un Cercozoaire à test ; (c) Granulopode provenant d'un Foraminifère monothalamide ; (d) Axopode provenant d'un Radiolaire ; (e) Image de microscopie confocale d'une colonie de Radiolaire montrant plusieurs cellules individuelles (bleu = présence d'ADN) possédant plusieurs photosymbiontes phytoplanctoniques (colorés en rouge, soulignés par la présence de chlorophylle). Chaque cellule de Radiolaire est intégrée dans un réseau pseudopodial complexe (coloré avec le colorant DiOC6, mettant en évidence en vert les membranes internes).

peuvent être partagés avec d'autres spécimens (ex : l'ordre des Radiolaires Collodaires ; Figure 1.2 e). Cependant, aucune de ces cellules ne présente de réseaux internes de microtubules raidis comme ceux que l'on trouve dans les filopodes en forme de rayons appelés axopodes (Figure 1.2 d), caractéristiques des Radiolaires et des espèces appartenant au groupe anciennement connu sous le nom d'Héliozoaires (classification obsolète). Bien que de formes diverses, les pseudopodes remplissent généralement trois fonctions distinctes, qui ne sont pas nécessairement cumulatives ni exclusives : l'alimentation (pour la capture et l'ingestion de proies), la locomotion (via l'ancrage de la partie pseudopodiale et la traction de l'organisme), ou la détection. À l'origine, les formes des pseudopodes étaient largement utilisées pour définir les différents groupes taxonomiques. Cependant, avec les progrès récents du séquençage moléculaire et de la phylogénie, il est désormais reconnu que la morphologie des pseudopodes n'est pas une caractéristique conservée et peut être apparue dans différentes lignées évolutives par une adaptation convergente.

De nos jours, le terme « Rhizaire » correspond à un rang taxonomique élevé situé entre le « phylum » et le « domaine ». Les Rhizaires font donc partis du domaine des Eucaryotes et ils contiennent en leur sein plusieurs phyla que je décrirai plus précisément par la suite. Ces supergroupes sont donc des entités de haut rang taxonomique qui ont été définis grâce aux apports des phylogénies moléculaires¹⁴. Après avoir compté cinq à huit supergroupes, dont celui des Rhizaires, les progrès en phylogénomique (la combinaison des techniques de phylogénie moléculaire avec les techniques de génomiques) ont porté ce nombre à une dizaine, reléguant le statut taxonomique des Rhizaires au rang de « super-phylum »³. Ce n'est pas tant le statut taxonomique exact des Rhizaires qui m'intéresse, mais davantage les organismes qu'ils contiennent, dont les relations évolutives se sont stabilisées depuis la dernière décennie.

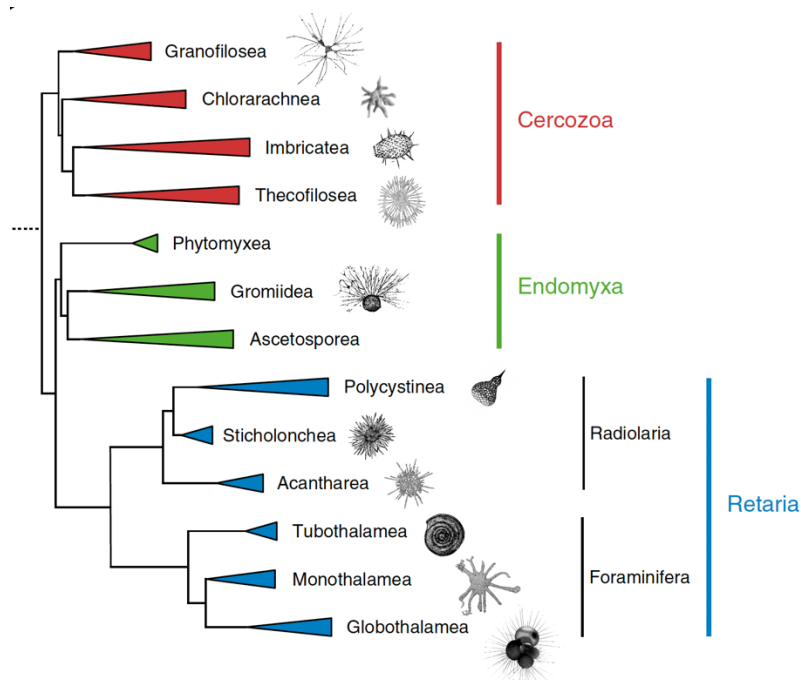


Figure 1.3 Représentation schématique de la phylogénie des Rhizaires. Les Rhizaires comprennent trois groupes monophylétiques principaux (représentés par trois couleurs).

Les Rhizaires sont aujourd'hui subdivisés en trois phyla principaux : les Endomyxaires, les Cercozoaires et les Rétaires (Figure 1.3)¹⁵. Les Endomyxaires sont principalement des hétérotrophes, comme les Vampyrellides (prédateurs de microalgues qui les perforent pour en vider le contenu cytoplasmique, à la manière des vampires), ou des parasites comme les Phytomyxides (parasites obligatoires de plantes terrestre) ou encore les Ascétospores (parasites obligatoires d'invertébrés aquatiques, responsables de mortalité importante en aquaculture conchicole). Les deux autres phyla sont ceux où on trouvera le plus de formes planctoniques, quasi exclusivement hétérotrophes (Encadré II).

Cercozoaires : ce phylum comprend de nombreuses espèces présentant un large éventail de morphologies, de comportements et habitant dans des écosystèmes très contrastés, des milieux terrestres jusqu'à l'océan profond. L'éventail des morphologies est si large que les Cercozoaires ne présentent aucune caractéristique permettant de les définir simplement comme entité morphologique. Néanmoins, ils présentent généralement deux morphologies distinctes : de petites formes biciliées dotées de deux flagelles (ex. les Cercomonades) et/ou des cellules amiboïdes présentant des pseudopodes typiquement filiformes et des squelettes, ou écailles, pour certaines espèces. L'exemple le plus connu des Cercozoaires à écailles est celui des Euglyphides (Figure 1.2 b), dont les « squelettes » délicats en forme de vase sont composés de fines écailles siliceuses sécrétées (100-150 écailles individuelles, ovales, rondes, spécialisées autour de l'ouverture, etc.) maintenues ensemble par un ciment organique. On les trouve communément dans divers environnements, des sols aux zones humides et aux océans. **Les Cercozoaires à squelettes sont regroupés au sein des Thecofilosaires et plus particulièrement au sein des Phaeodaires où les squelettes prennent la forme de spicules ou de barres siliceuses (de tailles et formes différentes)**. Ces squelettes sont d'ailleurs particulièrement ressemblants à ceux des Radiolaires (Rétaires ; voir ci-dessous). Néanmoins, malgré cette ressemblance qui leur a valu d'être décrits comme des Radiolaires pendant plusieurs décennies, **les Phaeodaires ont été formellement séparés de leurs cousins siliceux** grâce à l'apport des techniques moléculaires¹⁶.

Encadré II - Les Rhizaires, hétérotrophes exclusifs ?

Répondre à cette question par l'affirmative ne serait pas une erreur importante. En effet, à l'heure actuelle, seules deux formes de Rhizaires ont été identifiées comme étant autotrophes : les Chlorarachniophytes et le genre *Paulinella*. Les Chlorarachniophytes (qui signifient littéralement "araignées vertes") sont un groupe de Rhizaires exclusivement marins. Contrairement à *Paulinella*, l'origine du plaste des Chlorarachniophytes provient de plusieurs endosymbioses secondaires avec des algues vertes. Les Euglyphides du genre *Paulinella* doivent, eux, leurs capacités photosynthétiques à des endosymbioses répétées avec des cyanobactéries (ce qui a permis de mieux comprendre l'évolution de l'organellogénèse des organismes autotrophes). C'est d'ailleurs sans surprise que l'un des deux seuls génomes de Rhizaire disponible (ce qui fait des Rhizaires, le super-groupe Eucaryotique possédant le moins de données génomiques disponibles), correspond à un Chlorarachniophytes (l'autre étant un génome de Foraminifère).

Rétaires : ce dernier phylum comprend le plus grand nombre d'espèces de Rhizaires à squelettes. Il existe deux subdivisions principales : les Foraminifères et les Radiolaires, les premiers ayant très majoritairement des squelettes faits de carbonate de calcium, les seconds ayant des squelettes de natures différentes. Les Radiolaires sont un groupe diversifié de Rhizaires exclusivement marins, dont le squelette est constitué de sulfate de strontium (trait exclusif à la classe des Acanthaires) ou de silice opaline. Seules les classes des Polycystines et des Sticholonches possèdent ce squelette siliceux. Le groupe des Sticholonches et son unique espèce *Sticholonche zanclea* étant des organismes encore très mystérieux, la majorité des connaissances sur les Radiolaires siliceux se concentre sur la classe des Polycystines, qu'on appelle plus communément les Radiolaires polycystines¹⁷. Au sein de cette classe, on dénombre quatre ordres : les Spumellaires, les Nassellaires, les Collodaires et les Orodaires¹⁸. Bien que ces ordres forment des entités monophylétiques bien définies, la complexité de la diversité des formes de Radiolaires rend toute description complexe, bien que nécessaire.

Morphologie générale des Radiolaires et Phaeodaires

Décrire une morphologie générale des Radiolaires, ou des Phaeodaires, n'est donc pas réalisable étant donné l'extrême variabilité morphologique qui existe chez ces organismes. Néanmoins, **on peut distinguer deux grands critères qui permettent de les distinguer : 1) la nature minérale de leur squelette et 2) l'organisation générale de ce squelette.**

Les Acanthaires (Figure 1.4 a,b) sont uniques en raison de leur squelette fait de sulfate de strontium (SrSO_4), dans la mesure où il sont les seuls protistes connus biominéralisant cet élément¹⁹. **Tous les autres Radiolaires, y compris les Phaeodaires, biominéralisent systématiquement de la silice opaline ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)** pour former une gamme variée de squelettes (Encadré III). Les Taxopodides se distinguent, eux, par la présence d'épines

Encadré III - Test, squelette ou carapace ?

Ces trois formulations sont classiquement associées à bon nombre de protistes, mais elles sont malheureusement souvent utilisées à tort. Il est probable que ces erreurs soient dues à des erreurs de traduction franco-anglaise, mais pas uniquement. Par exemple, dans la littérature anglo-saxonne, les Radiolaires sont très souvent décrits comme étant des organismes « shell-bearing », donc des protistes à carapace. Pourtant, il existe des différences fondamentales entre un squelette (skeleton), un test et une carapace (shell). Une carapace est une structure minérale extracellulaire qui entoure une cellule (ou un organisme), comme par exemple la carapace d'un Ptéropode. À l'inverse, un squelette est une structure minérale intracellulaire. Dans le cas des protistes, la structure est donc entourée par le cytoplasme de la cellule et non au contact direct de l'environnement comme le serait une carapace. Maintenant, dans la vision très anthropocentrée qui domine nos sciences, le squelette est une caractéristique propre aux formes multi-cellulaires. Certains préfèrent donc par défaut utiliser le terme « test » pour décrire le squelette des Radiolaires, même si cela n'est pas particulièrement adapté (chez les Diatomées, le terme approprié est frustule afin de bien lever les doutes, concernant la nature de la structure biominéralisée). Pourtant, l'erreur sémantique étant très vite arrivée, mes propres publications contiennent ces trois termes, malgré l'attention portée à ce détail.

siliceuses en forme de rame (appelées axopodes ; Figure 1.4 c,d). Au sein des Radiolaires Polycystines, les Spumellaires (Figure 1.4 e,f) et les Nassellaires (Figure 1.4 g,h) sont probablement les deux ordres les plus connus (en raison de leurs nombreuses archives fossiles²⁰), avec leurs squelettes sphériques et coniques respectivement. Les deux autres ordres de polycystines, les Orodaires et les Collodaires, possèdent plusieurs caractéristiques morphologiques uniques. Tous deux atteignent souvent des tailles cellulaires de l'ordre du millimètre, alors que les tailles typiques des autres Radiolaires ne sont que de quelques centaines de micromètres. Les Orodaires (Figure 1.4 i,j) possèdent le plus grand squelette silicifié connu au sein de tous les autres ordres de Radiolaires¹⁸. **Cependant, il existe au sein des Collodaires, des formes sans squelette silicifié (appelés Collodaires "nus")**. Cette morphologie qui leur est propre fait d'eux les seuls Radiolaires, depuis 600 millions d'années, à ne plus posséder de squelette silicifié. De plus, les Collodaires sont également capables de former de grandes colonies (jusqu'à 3 m pour la plus grande jamais observée²¹ composées de dizaines de milliers de cellules uniques ; Figure 1.4 k). Le caractère unique de la morphologie des Collodaires est également illustré par l'existence de taxa possédant des spicules silicifiés, ressemblant à ceux des éponges. Enfin, certains Collodaires peuvent former de grandes cellules solitaires constituées d'une grande cellule unique entourée d'un réseau large et dense de pseudopodes (Figure 1.4 l).

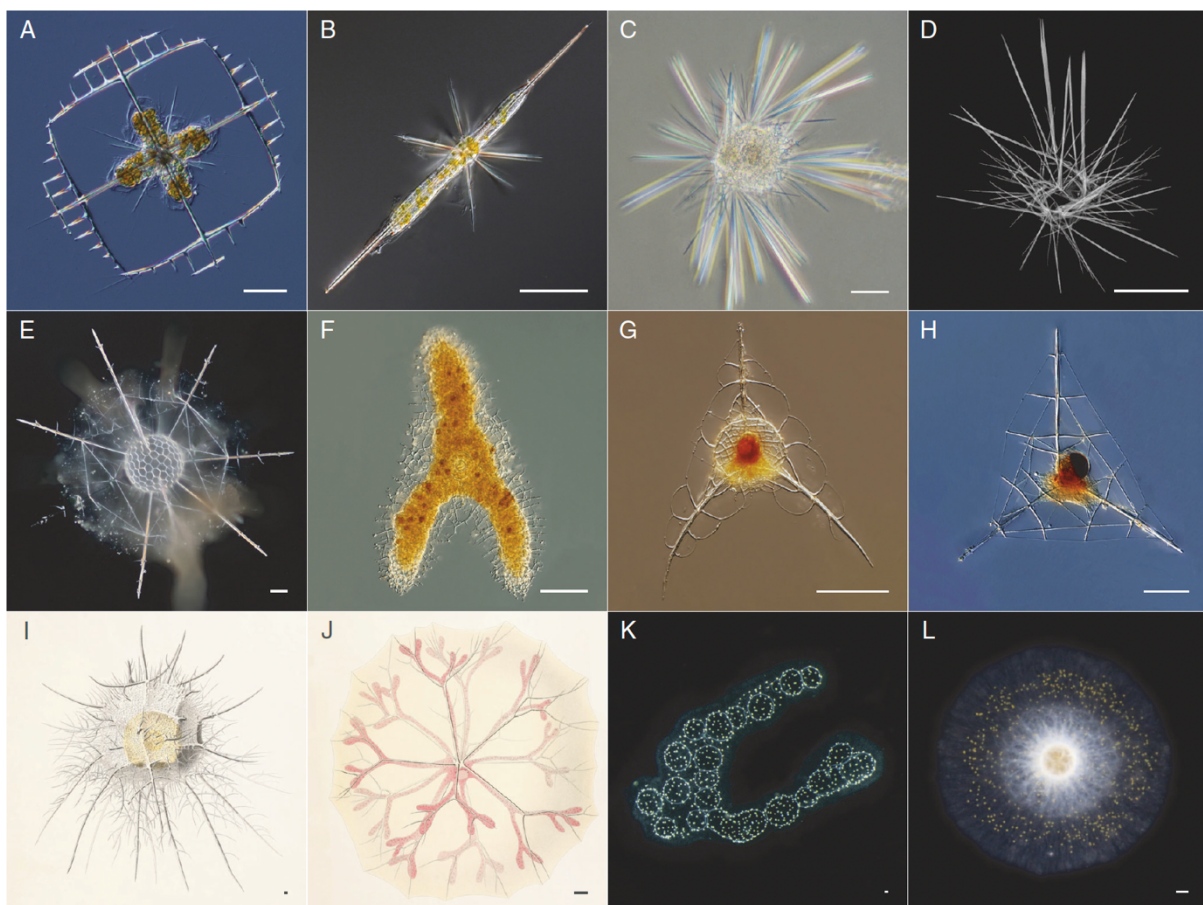


Figure 1.4 Illustration de la morphologie des Radiolaires. (a,b) Acanthaires, (c,d) Taxopodides, (e,f) Spumellaires, (g,h) Nassellaires, (i,j) Orodaires et (k,l) Collodaires. Images a,b ©J. Dolan, c,d ©K. Leblanc.

À première vue, les Phaeodaires semblent en tout point identiques à certaines des morphologies observées chez les Radiolaires (ex : forme sphérique, nombreux spicules). Pourtant, derrière cette apparente ressemblance, se cachent de réelles différences morphologiques, à commencer par la structure interne du squelette. **En effet, la différence structurelle majeure qui distingue les Phaeodaires des Radiolaires est la porosité du squelette. Le squelette des Phaeodaires est « creux » (comme une branche de bambou), tandis que le squelette des Radiolaires est « plein » (comme une branche d'arbre).** Cette simple différence est pourtant la probable source majeure qui explique la distinction de comportement des deux groupes dans les cycles biogéochimiques. Au-delà de leur squelette creux, les Phaeodaires ont une variété de morphologie allant des plus simples sphères à des assemblages complexes de spicules finement biradiés (Figure 1.5). Malgré ces différentes formes, l'organisation cellulaire des Phaeodaires suit un schéma clair : leur corps est principalement composé de deux parties : le scléracome (partie dure du squelette) et le malacome (partie molle cytoplasmique)²². Le malacome contient la capsule centrale et notamment le phaeodium. **Ce phaeodium est caractéristique des Phaeodaires (et absent chez les Radiolaires).** C'est une masse brune de particules agrégées qu'on retrouve au centre de la cellule d'un Phaeodaire. **Ces particules sont un assemblage de vacuoles de nourriture et de déchets** qui semblent être nécessaires à la vie des Phaeodaires dans la mesure où le phaeodium est hérité par les cellules filles après la division cellulaire²². À la différence du

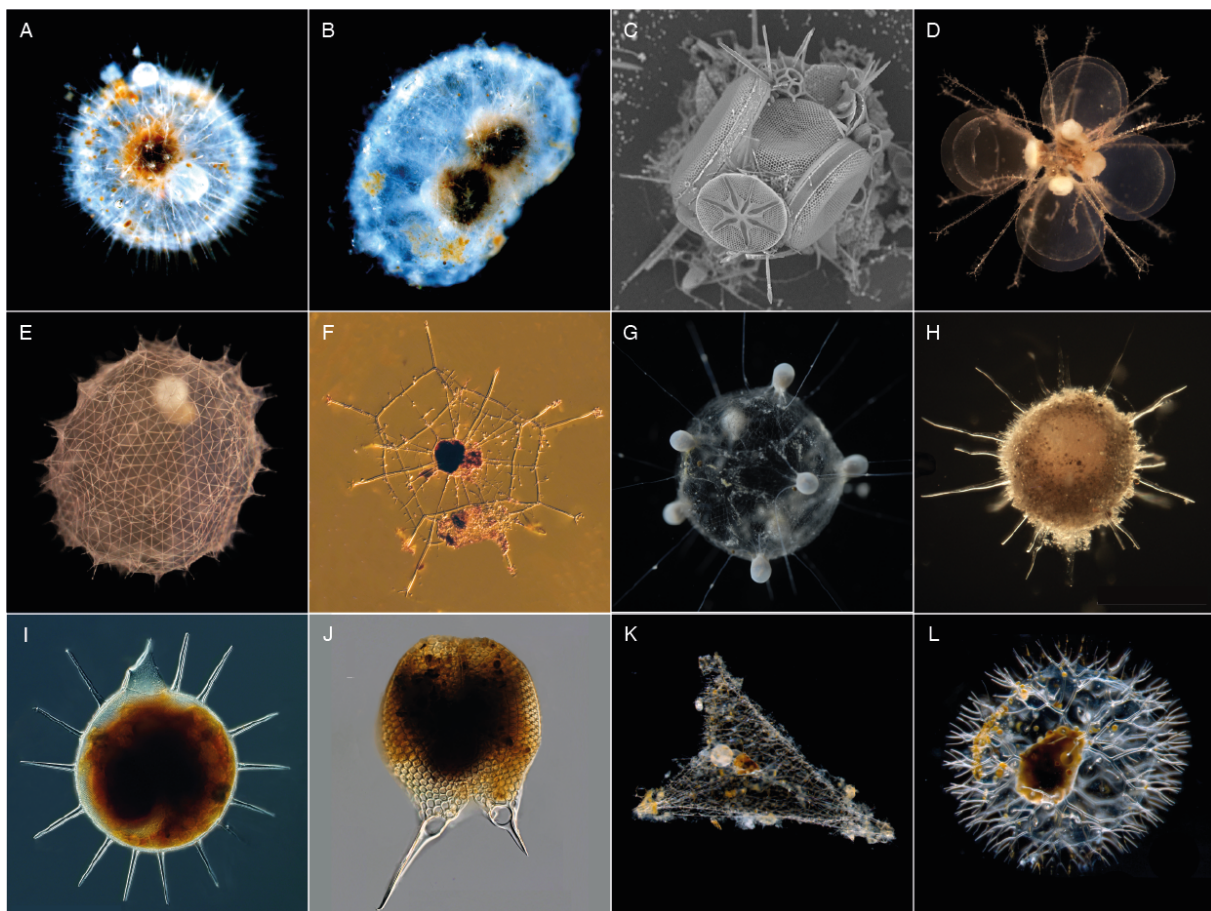


Figure 1.5 Illustration de la morphologie des Phaeodaires. (a,b) Aulacanthida, (c,d) Phaeogymnocellida, (e,f) Phaeosphaerida, (g,h) Phaeocalpida, (i) Phaeogromida, (j) Phaeoconchida et (k,l) Phaeodendrida. Images f,i,j ©J. Dolan, c ©K. Leblanc.

malacome qui contient principalement des structures molles (hors phaeodium), le scléracome rassemble l'ensemble des parties squelettiques silicifiées. L'aspect du scléracome varie donc entre les différents groupes de Phaeodaires : sphérique avec de nombreux tubes vides (ex : Aulosphaeridae ; Figure 1.5 e), certaines espèces forment des mailles de fins spicules (ex : Aulacanthidae ; Figure 1.5 a,b) là où d'autres ont des formes variant du triangle (ex : Coelodendridae ; Figure 1.5 k) à la flasque (ex : Challengeridae ; Figure 1.5 i), en passant par des formes florales (ex : Medusettidae ; Figure 1.5 d).

Radiolaires et Phaeodaires forment ainsi deux groupes ayant une grande variété de formes, qui rend nécessairement leur classification morphologique ardue. Cette difficulté est aggravée par le fait que la majorité des guides taxonomiques provient d'observations d'organismes collectés (et donc non observé *in situ*). **Même si les données phylogénétiques démontrent clairement la distinction entre Radiolaires et Phaeodaires, j'utiliserai par commodité de langage, le terme de Rhizaire pour réunir ces deux groupes** (en excluant *de facto* les autres groupes de Rhizaires qui ne sont ni planctoniques, ni biominéralisateurs).

Écologie des Rhizaires

À la manière de nombreuses lignées biominéralisantes, la plupart des Rhizaires silicifiés possèdent une signature micropaléontologique²³. En effet, à la mort de l'organisme, le squelette va sédimenter et pourra se retrouver *in fine* dans les sédiments superficiels où il sera fossilisé, enregistrant ainsi avec lui la signature paléoenvironnementale de son écosystème. Cette caractéristique, qui n'est pas propre aux Rhizaires, reste néanmoins l'une des sources majeures des études actuelles sur ces organismes. Paradoxalement, malgré leur importance dans l'étude des paléoenvironnements, les recherches sur l'écologie des Rhizaires restent très rares et l'état des connaissances est fragmentaire.

Une des caractéristiques les plus frappantes de l'écologie des Rhizaires, qui a été mise en évidence très tôt au XIX^{ème} siècle²⁴, est leur relation complexe avec les photosymbiontes²⁵. En effet, **de nombreuses espèces de Radiolaires sont associées à divers types de photosymbiontes**, des procaryotes aux dinoflagellés (voir Figure 1.4 a,b,k et l, pour une série d'illustration de ces symbioses, où les photosymbiontes sont les petites cellules dorées, incluses au sein du Rhizaire). **De telles photosymbioses sont néanmoins totalement absentes chez les Phaeodaires²²**. Dans ces symbioses, l'hôte semble capable d'acquérir des produits riches en carbone à partir de l'activité photosynthétique de ses photosymbiontes en échange d'un micro-environnement protégé. Cependant, des preuves récurrentes suggèrent que seul l'hôte pourrait bénéficier de cette association, les symbiotes subissant des altérations morphologiques et physiologiques substantielles²⁶. **D'une manière générale, de telles associations entre les Radiolaires et ces microalgues phototrophes constituent un cas de mixotrophie**. Plus particulièrement, ces associations sont définies comme une mixotrophie endosymbiotique spécialisée non-constitutive, où les Radiolaires acquièrent spécialement, génération après génération, des symbiontes qui restent fonctionnels à l'intérieur de leur cytoplasme²⁷. Bien que la nature complexe de ces associations fasse l'objet d'un nombre croissant d'études approfondies, le rôle de la photosymbiose dans les distributions latitudinale et verticale de ces organismes reste hypothétique.

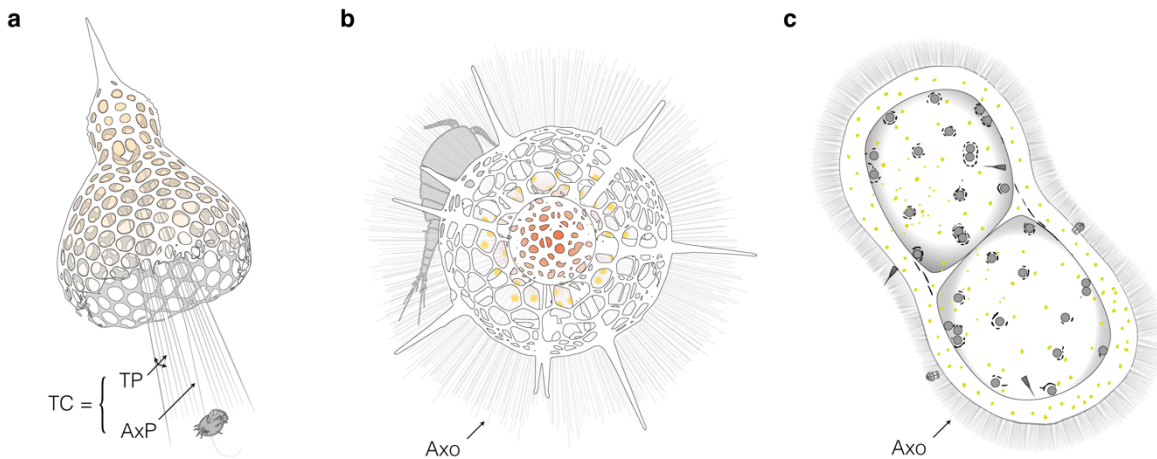


Figure 1.6 Illustration schématique des mécanismes de prédation chez les Radiolaires. (a) Nassellaire : le cône terminal (TC) comprend plusieurs projections terminales (TP) et la projection axiale (AxP). La capture de la proie (ici un cilié) implique les différents pseudopodes du cône terminal. (b) Spumellaire : de nombreux axopodes (Axo) rayonnent dans toutes les directions et forment un réseau pseudopodial dense. (c) Collodaire : la capture de la proie (ici quelques tintinnides) est similaire à celle de Spumellaire avec un réseau axopodial dense entourant le spécimen.

Au-delà de la mixotrophie, qui reste exclusive à un certain nombre de Rhizaires, leur hétérotrophie est moins bien comprise. **La plupart des Rhizaires sont phagotrophes et se nourrissent d'un large éventail de proies (à la fois en termes de diversité et de taille)** sans préférences évidentes : bactéries, petits autotrophes (ex : diatomées, dinoflagellés), protistes (principalement ciliés et tintinnidés) ou même hétérotrophes multicellulaires (ex : copépodes, larves de gros mollusques). Les mécanismes de capture et de digestion impliquent souvent quelques types différents de pseudopodes (voir Figure 1.2) en fonction des groupes de Rhizaires concernés. Ainsi, chez les Radiolaires, la capture des proies peut impliquer un long pseudopode épais (nommé « projection axiale ») accompagné de plusieurs plus petits pseudopodes (les « projections terminales »), formant ainsi un large « cône terminal » qui permet à la cellule de balayer de grands volumes à la recherche de proies (Figure 1.6 a)²⁸. Une autre forme de capture, chez les Radiolaires, consiste à déployer activement un grand nombre de pseudopodes (souvent appelés « axopodes ») dans toutes les directions (Figure 1.6 b,c). Chez certains Radiolaires (les Acanthaires), une étude récente a suggéré l'utilisation de longues extensions pseudopodiales semblables à des lignes de pêche²⁹. Ce comportement de prédation est semblable à celui observé chez certains Phaeodaires³⁰, où un long pseudopode pêcheur permet à la cellule de chercher des proies (Figure 1.7 a). Le deuxième comportement de prédation observé chez les Phaeodaires est l'utilisation d'un large réseau de fins pseudopodes enchevêtrés, formant une structure semblable à une toile d'araignée (Figure 1.7 b). **Toutefois, plusieurs études indiquent que certains Rhizaires sont des détritivores et se nourrissent, partiellement ou exclusivement, de particules inorganiques.** Bien que ce comportement ait été évoqué chez certains Radiolaires³¹, **il semblerait que la majorité des Rhizaires détritivores soient des Phaeodaires.** Ils se nourrissent en interceptant la neige marine et dégradant les particules et les cellules qui y sont attachées³². Quel que soit le mécanisme de prédation, actif ou passif, le matériel ingéré est transporté vers des vacuoles spécialisées où il sera digéré par la suite. Les restes de prédation après digestion sont expulsés de la cellule dans certains cas (ex : les

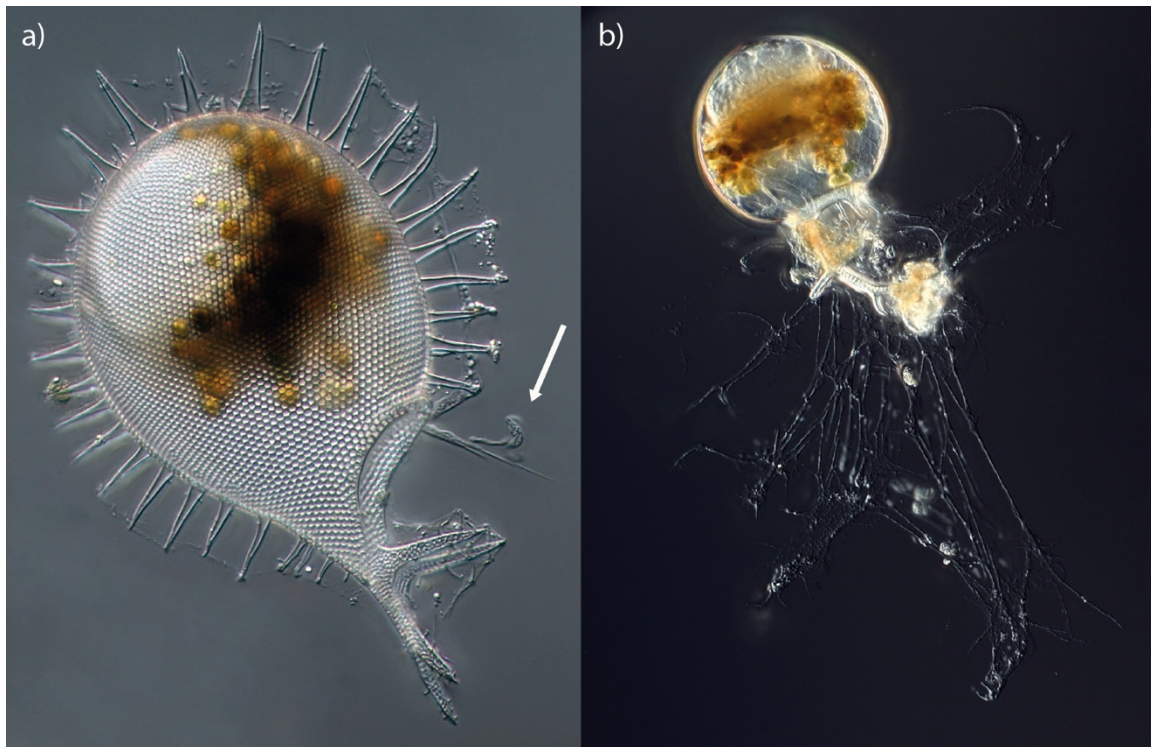


Figure 1.7 Illustration schématique des mécanismes de prédation chez les Phaeodaires. (a) Un filament pêcheur. (b) Une multitude de fins pseudopodes enchevêtrés forme une toile pour la capture des proies. Images ©J. Dolan

Phaeodaires peuvent expulser les restes digestifs sous forme de pelotes fécales), mais il n'est pas rare de retrouver des restes biominéralisés (chez les Collodaires il n'est pas rare d'observer de nombreuses loricas vides).

À l'opposé des modes de prédation qui semblent être bien établis, **nos connaissances sur les prédateurs des Rhizaires sont particulièrement réduites**. À ce jour, j'ai pu identifier dans la littérature douze groupes taxonomiques comme potentiels prédateurs de Rhizaires³³. Cela inclut quelques espèces de crustacés (amphipodes, décapodes, euphausides, isopodes, ostracodes et mysidés), dont les plus communes sont sans aucun doute les copépodes. Les autres prédateurs sont les mollusques (ptéropodes), les annélides (polychètes), les salpes ou les doliolides, mais aussi les poissons (adultes et larves). Néanmoins, bien que les analyses du contenu digestif offrent un bon aperçu des prédateurs potentiels des Rhizaires, nous ne pouvons exclure que les restes puissent être le résultat d'une espèce se nourrissant de matériel détritique (c'est-à-dire de neige marine). Ainsi, malgré la nature détaillée des informations existantes, il convient de noter que ces observations sont encore limitées à une poignée de spécimens et d'études. **Au-delà d'un manque de connaissances sur les prédateurs spécifiques, c'est le manque de mesures de taux qui nous empêche d'inclure les Rhizaires dans les modèles de réseaux trophiques, ce qui ne nous permet pas de comprendre leur rôle à cet égard.**

Le rôle des Rhizaires dans les grands cycles biogéochimiques

La diversité des minéraux biominéralisés par l'ensemble des Rhizaires (voir précédemment) suggère naturellement que ces organismes sont intimement liés à plusieurs grands cycles biogéochimiques. **Néanmoins, à l'image de nos connaissances fragmentaires**

sur le rôle des Rhizaires dans les océans, leur rôle dans ces grands cycles demeure largement méconnu. Étant donné la récurrence de la biosilification chez les Rhizaires, leur rôle dans le cycle du silicium a naturellement été étudié en premier lieu et reste à ce jour le cycle le mieux connu. Bien que leur contribution ait été particulièrement marquée pendant plusieurs millions d'années¹², leur rôle actuel est bien moindre en comparaison de celui des diatomées³⁴, beaucoup plus abondantes qu'eux. Pourtant, il semblerait qu'il existe des différences notables entre les deux grands sous-groupes de Rhizaires. Les Radiolaires, présents dans les sédiments, pourraient exporter durablement la silice biogène, à des taux moins élevés que les Phaeodaires. Ces derniers exporteraient de plus grandes quantités de silice biogène, mais celle-ci serait rapidement dissoute³⁵. Ainsi, **les deux sous-groupes auraient des rôles bien distincts dans ce cycle. Néanmoins, la contribution relative de ces groupes et leur variabilité spatio-temporelle restent inconnues, le rôle global des Rhizaires dans le cycle du silicium est clairement méconnu.** Un tel constat est applicable aux autres grands cycles dans lesquels les Rhizaires sont impliqués.

Dans le cycle du carbone, les Rhizaires semblent avoir un rôle à plusieurs facettes. **À cause de la mixotrophie de certains Rhizaires et de la production primaire de leur photosymbiontes, ils participent à la fixation de CO₂ atmosphérique** comme n'importe quel autre autotrophe. Acanthaires et Collodaires sont ainsi capables, via leurs photosymbiontes, de participer à hauteur de 9-20% de la production primaire de surface^{36,37}. Ces mêmes Acanthaires jouent également un rôle dans l'export de ce carbone, non pas via leurs photosymbiontes, mais **grâce à la capacité de certaines espèces de former des cystes** lors de leur reproduction¹⁹. Ces cystes, dont la taille varie de quelques centaines de micromètres à quelques millimètres, sont également biominéralisés avec de la célestite. Avec ce ballast qui augmente leur vitesse potentielle de sédimentation (200-500 m j⁻¹)³⁸, les cystes peuvent jouer un rôle prépondérant dans l'export de matière, dont le carbone, vers les fonds (ex : 50% de l'export de carbone constitué par les cystes en Islande³⁹, 17% des flux annuels de POC dans l'Océan Austral⁴⁰). À la manière des cystes d'Acanthaires qui sont relâchés dans l'environnement, les Phaeodaires ont la capacité de produire des minipelotes (*minipellet*), des pelotes fécales de petites tailles (3-50 µm)^{32,41}, qui contiennent les restes des particules intégrées dans le phaeodium, notamment des frustules de diatomées^{42,43}. **Ces minipelotes sont suspectées de contribuer activement à l'export de matière vers le fond des océans⁴⁴ et localement à l'export de carbone organique⁴⁵.** Néanmoins, ces trois rôles ne concernent que des processus présents chez une partie des Rhizaires. Le rôle commun des Rhizaires dans l'export de carbone se fait par la sédimentation des cellules mortes, ballastées par leur squelette. Ce point a été le plus communément abordé, notamment dans les années 1980-90, avec plusieurs publications concernant les flux de Radiolaires. **Toutefois, le point commun de ces publications est d'être limité à l'étude des petites classes de taille (généralement inférieures à 500 µm), ce qui ne nous informe pas sur l'importance des grandes classes de taille dans l'export de matière et de carbone.** Une étude récente a pourtant prouvé que ces grandes classes de taille (ici >1 mm) pouvaient contribuer à hauteur de 10% de l'export de carbone (et 33% de l'export des particules de la même classe de taille)⁴⁶. Néanmoins, tout comme pour le cycle du silicium, il n'existe pas de consensus sur la contribution relative des différentes classes de taille des

Rhizaires aux flux de carbone. De plus, aucune étude n'a fait part de la contribution globale de ces organismes aux flux de carbone globaux, malgré les différents rôles qu'ils peuvent prendre.

Enfin, parmi ces grands cycles, les seuls où nos connaissances font l'unanimité sont les cycles du strontium et du baryum. Parmi les Rhizaires, seuls les Acanthaires sont capables de biominéraliser ces deux éléments, afin de construire un squelette de célestite. À cause de leur abondance parfois très élevée (plusieurs centaines de milliers)¹⁹, ils influent de manière significative sur le cycle de ces deux éléments⁴⁷. Ils seraient ainsi capables de réduire localement les concentrations de surface en Strontium de 5%, un tel contrôle étant unique dans le domaine planctonique⁴⁸. Néanmoins, le strontium étant particulièrement sous-saturé dans les océans actuels, le squelette des Acanthaires n'est pas fossilisé dans les sédiments, bien qu'une signature géologique soit potentiellement enregistrée dans le baryum⁴⁹.

Ainsi, en dépit de leurs contributions à différents grands cycles biogéochimiques contemporains, le rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques est généralement mal compris et surtout mal quantifié.

Des organismes « non-modèles »

La lecture des paragraphes précédents laisserait donc à penser que l'état de nos connaissances fait des Rhizaires planctoniques des organismes modèles, malgré quelques manques de connaissances spécifiques. **Bien qu'il n'existe pas de définition à proprement dit de ce qu'est un « organisme modèle », une différence majeure distingue les Rhizaires des autres organismes « modèles » (comme par exemple les diatomées ou les copépodes) : notre incapacité à les maintenir en culture au laboratoire.** Ce trait n'est pas propre aux Rhizaires, puisque la majorité des protistes marins ne sont aujourd'hui pas cultivés en laboratoire⁵⁰. Par culture, j'entends le maintien sur plus d'une génération d'une même espèce dans un environnement contrôlé. **Cette simple différence complexifie largement la tâche d'étudier l'ensemble des questions rattachées aux Rhizaires et fait d'eux ce que je pense être des organismes « non-modèles ».**

Quelles sont donc ces contraintes qui complexifient l'étude de ces organismes ? Être dans l'incapacité de cultiver un organisme planctonique nécessite le recours à des collectes permanentes de cellules dans leur milieu naturel, afin de les utiliser pour un nombre limité d'expériences. Ne pas pouvoir employer une même cellule et ses potentiels descendants sur une même expérience limite notre compréhension des processus qui peuvent se développer sur plusieurs générations. C'est ainsi que les connaissances sur les cycles de reproduction des Rhizaires planctoniques restent très fragmentaires, même après un siècle et demi d'études sur ces organismes^{17,33}. Les expériences sur les mécanismes de biosilicification des Radiolaires (où ont lieu les processus de biosilicification, à quelle vitesse une cellule biominéralise son squelette, etc.) sont par exemple limitées à l'utilisation de cellules adultes, sans réelle possibilité d'étudier les mécanismes chez les juvéniles⁵¹⁻⁵³. Les mécanismes de transmission des symbiotes, d'une cellule mère à ses cellules filles, question fondamentale dans la compréhension de la mixotrophie²⁵, sont tout aussi mal compris à cause de cette limitation. Ainsi, une constante nécessité d'adaptation à cette contrainte prédomine dans l'étude des Rhizaires.

Les difficultés d'étudier les organismes non-modèles constituent certes un obstacle, mais ne sont-elles pas le moteur d'une motivation supplémentaire à surmonter ces limites ? **Pour étudier de tels organismes, il est fondamental, dans un premier temps, d'aborder les questions d'un point de vue opérationnel.** Quels sont les outils à ma disposition pour étudier l'écologie ou le cycle de vie de ces organismes si je ne peux pas les maintenir en vie au laboratoire ? Si nous rajoutons à cette difficile équation le fait que les Rhizaires sont des organismes particulièrement fragiles, **on obtient un ensemble d'éléments qui ont été moteur dans ma volonté de poursuivre l'étude des Rhizaires et de développer mes thématiques de recherche autour de ces organismes « non-modèles ».**

L'imagerie *in situ* pour l'étude d'organismes fragiles

Il peut paraître paradoxal pour un non-initié d'entendre dire que des organismes possédant un squelette sont des organismes fragiles. En effet, un squelette est souvent synonyme de rigidité et de robustesse, voire de protection (voir précédemment). Pourtant, au même titre que les organismes gélatineux (ex : Cnidaires et Cténaires), **les Rhizaires font partie de ce plancton fragile dont la collecte est problématique avec les méthodes de collecte classiques** (ex : filets à plancton). Ce fait est particulièrement bien illustré lors d'utilisations simultanées de filets à plancton et de système de collecte non-invasif (ex : l'imagerie *in situ*), où les organismes fragiles gélatineux se révèlent être sévèrement sous-échantillonnés par les filets⁵⁴. En effet, un filet à plancton, même le plus optimisé, peut engendrer des dégâts conséquents aux organismes qu'il collecte. **Ces dégâts sont d'abord liés aux perturbations mécaniques occasionnées par les frottements des organismes contre les mailles du filet. La deuxième cause de dégât est indirecte puisqu'elle est liée à l'agrégation des organismes collectés dans le collecteur du filet.** Dans le cas d'organismes gélatineux, dont le mucus peut être particulièrement collant (ex : le mucus d'un appendiculaire), ils vont s'agréger aux autres organismes rendant impossible leur utilisation une fois collectés. **Chez les Rhizaires, la raison de cette fragilité est multiple et dépend avant tout des groupes étudiés.** Les Collodaires sont probablement les plus sensibles des Rhizaires aux phénomènes d'agrégation dans le collecteur. En effet, leur morphologie se rapproche le plus des organismes gélatineux, de par leurs dimensions importantes et leur morphologie organisée autour d'une masse cytoplasmique conséquente. Il n'est donc pas rare, lors de leur collecte au filet à plancton, de remonter des Collodaires amalgamés à de nombreux autres organismes. Même s'il est possible de minutieusement enlever les organismes agrégés aux Collodaires, cette manipulation, même maîtrisée depuis plusieurs années, peut causer des dégâts irréversibles à l'organisme. Chez les Phaeodaires, la source principale des dommages liés à la collecte, reste la fragilité de leur squelette creux (voir précédemment) même si bon nombre d'entre eux partagent une morphologie similaire à ceux des organismes gélatineux. Néanmoins, **il est important de préciser que ces contraintes sont principalement applicables pour les plus grands des Rhizaires**, ceux dont la taille excède plusieurs centaines de micromètres. Pour les Rhizaires de plus petites tailles (d'une dizaine à quelques centaines de microns), la fragilité semble être moins prononcée dans la mesure où les organismes sont souvent plus densément biominéralisés. **Ainsi, le système de collecte le plus simple à la disposition de tout océanographe se retrouve être paradoxalement le moins adapté.**

Face à ces contraintes qui n'ont jamais vraiment été considérées jusqu'à la fin du XX^{ème} siècle (hormis sporadiquement comme lors de la collecte de colonies de Phaeodaires, particulièrement fragiles, où un filet spécialement modifié a dû être utilisé⁵⁵), l'étude du rôle des Rhizaires a été restreint à celui des plus petites espèces³¹. **Le rôle des grands Rhizaires est donc resté totalement inconnu, voire jugé inexistant (ou inintéressant), jusqu'à ce qu'une méthodologie adaptée à leur étude soit développée.** La méthode en question, l'imagerie *in situ*, n'a pas été développée spécifiquement pour les Rhizaires, mais elle a été pensée pour répondre à des contraintes similaires⁵⁶. En effet, si la source première des dommages cellulaires est liée aux perturbations mécaniques des filets, la meilleure solution pour éviter ces perturbations reste d'aller quantifier directement dans l'environnement la présence des organismes planctoniques. Initiée à la fin des années 1990, l'imagerie *in situ* a connu ses premières publications avec le développement du Video Plankton Recorder (VPR). **Toutefois, il faudra attendre une dizaine d'année pour que cette méthodologie commence à quantifier la présence des grands Rhizaires dans les océans. Ainsi, en 2002, un transect d'imagerie *in situ* avec un VPR dans le Gyre Nord Pacifique révèle des abondances de Rhizaires un à trois ordres de grandeur plus élevés que précédemment suggéré³⁷.** La conclusion de cette étude est sans appel : *« Nos résultats indiquent que les études antérieures ont considérablement sous-estimé l'abondance et la biomasse des Radiolaires coloniaux parce que la méthodologie existante a été inefficace pour évaluer les stocks des formes sans squelette de ces grands protozoaires ».*

À compter de cette publication, le rôle des Rhizaires dans les océans est enfin mis en avant grâce à des quantifications adéquates de ces organismes fragiles. La suite ? Elle vous sera détaillée en trois chapitres dans ce mémoire !

Objectifs : comment les Rhizaires permettent-ils d'aborder les grandes questions en océanographie ?

Il peut paraître paradoxal, au vu du portrait peint ci-dessus, de vouloir utiliser les Rhizaires comme organismes pour s'intéresser aux grandes questions scientifiques qui stimulent les communautés océanographiques biologiques et biogéochimiques. **Pourquoi vouloir utiliser un groupe d'organismes dont l'état des connaissances reste partiel ? Dont les contraintes de collecte sont multiples ?** Pourtant, les grandes avancées scientifiques des dernières décennies ne sont-elles pas venues de la découverte (ou re-découverte) du rôle clé qu'occupent certains organismes dans les océans ? Par exemple, à quoi tient la découverte⁵⁷ dans les années 1980 des cyanobactéries *Prochlorococcus*, un des organismes vivants parmi les plus abondants sur la planète ? L'utilisation d'une technique, développée dans les années 1950, la cytométrie en flux. Cette technique aujourd'hui répandue dans les domaines des sciences océanographiques a permis de porter un regard nouveau sur des écosystèmes qu'on pensait bien connaître. La découverte de *Prochlorococcus* a changé nos regards sur le fonctionnement des écosystèmes oligotrophes⁵⁸ ou sur leur rôle dans les climats primitifs terrestres⁵⁹. Un tel parallèle d'avancée technologique est faisable avec l'imagerie *in situ*, domaine qui au début des années 1990 était en plein balbutiement. À cette époque, la distribution du plancton en patch à micro échelle n'était qu'une hypothèse, jamais confirmée à cause du manque de résolution spatio-temporelle des filets à plancton. On en doit la confirmation au développement du Video Plankton Recorder, ancêtre des systèmes d'imagerie *in situ* actuels, qui révèle ce phénomène⁶⁰. Le développement de l'imagerie *in situ*, notamment du VPR, a permis de mettre en avant le rôle de certains groupes mal échantillonnés, comme par exemple les bactéries *Trichodesmium* en Atlantique Nord⁶¹. **Ainsi, dans les deux cas, l'utilisation de « nouvelles » technologies a permis d'avancer nos connaissances sur les organismes et les mécanismes qui prennent place dans les océans.**

Par ces propos, je ne souhaite certainement pas placer les Rhizaires au même rang que ces bactéries emblématiques, ni même comparer les découvertes récentes que j'ai pu corédiger, à celles citées ci-dessus. En revanche, le point commun de leur découverte (et redécouverte - Voir Encadré IV) selon moi est l'**opportunité d'utiliser une technologie, qu'elle soit nouvelle ou qu'elle n'ait pas été utilisée à de grandes échelles, pour s'interroger sur le fonctionnement des écosystèmes océaniques et des cycles biogéochimiques.** Nous devons à l'utilisation de l'imagerie *in situ*, l'amélioration de nos connaissances sur la place des Rhizaires dans les océans. Néanmoins, au stade actuel de ces connaissances, le seul consensus qui semble émerger est la prépondérance des Rhizaires, que ce soient les Radiolaires ou les Phaeodaires, dans les océans. De cette abondance prépondérante dans toutes les strates verticales et horizontales des océans, **que savons-nous réellement des rôles et des impacts des Rhizaires dans le fonctionnement des écosystèmes et des grands cycles biogéochimiques ?** Répondre à ces questions, étant donné les contraintes d'études inhérentes à ces organismes, c'est offrir la possibilité d'adapter plusieurs développements méthodologiques afin de répondre à des questions plus larges sur nos océans.

Dans les trois chapitres suivants, j'aborderai donc ces aspects en me concentrant tout d'abord (**Chapitre 1**) sur l'apport de l'imagerie *in situ* pour l'étude de l'écologie planctonique.

L'écologie planctonique est un champ de recherche ancien, qui a vu évoluer les techniques d'observations du simple filet à plancton aux instruments les plus complexes (ex : incubateur *in situ* ; cytométrie *in situ* à haut débit ; etc.). Pourtant, l'imagerie *in situ*, n'a vraiment été utilisée à l'échelle des communautés que depuis la dernière décennie. **En se focalisant sur les Rhizaires, je démontrerai comment des aspects fondamentaux en écologie (ex : niche écologique, biogéographie, cycle de vie) ont pu être abordés.** Dans le **Chapitre 2**, transitoire vers le **Chapitre 3** dédié à la biogéochimie, j'aborderai **les problèmes liés aux quantifications élémentaires des organismes non-cultivés et des solutions pour résoudre ces problèmes.** En effet, les quantifications élémentaires sont un des fondements même de la biogéochimie, et aspirer à placer les Rhizaires dans les grands cycles biogéochimiques passe nécessairement par une quantification de leurs contenus élémentaires. De plus, il s'agit d'une étape fondamentale pour tout utilisateur de données d'imagerie *in situ*, dans la mesure où l'image n'est, pour le moment, qu'un vecteur quantitatif d'informations sur le volume des organismes. Enfin, dans un dernier chapitre, je démontrerai comment l'imagerie *in situ*, focalisée sur les Rhizaires, m'a

Encadré IV- Rhizaires : découverte ou redécouverte ?

Les publications des deux dernières décennies, qui pointent tour à tour l'importance des Rhizaires dans les océans, sont-elles vraiment une découverte ? Les Rhizaires, ou plus exactement les Radiolaires/Phaeodaires, sont bien connus des naturalistes puis des océanographes depuis plus d'un siècle (j'ometts ici volontairement l'ensemble des chercheurs, communauté bien plus importante, ayant travaillé sur les traces fossiles de ces organismes). La fin du XIX^{ème} siècle a vu la publication de nombreuses études ayant posé les bases taxonomiques de la classification des Radiolaires/Phaeodaires : la description en 1851 du premier cas de symbiose dans le plancton (découverte chez un Collodaire), l'établissement en 1859 de la loi de Johannes Müller, loi fondamentale pour l'organisation géométrique du squelette des Acanthaires ou le volume 18 en 1887 des fameux monographes de Ernst Haeckel sur l'expédition H.M.S. Challenger. C'est ce qu'on pourrait appeler l'ère germanique des études sur les Rhizaires. Dans les années 1930-70, apparaît une littérature russophone conséquente qui commence à s'intéresser à la distribution verticale des Rhizaires. En parallèle, une école française menée par André Hollande, puis les couples Cachon-Enjumet (Monique et Jean) et Febvre-Chevalier (Colette et Jean), se distingue par des études cytologiques sur les Rhizaires et leurs symbiontes. Puis, dans les années 1970-90, c'est l'école américaine, via notamment Roger Anderson et ses étudiants, dont Neil Swanberg, qui vont révolutionner nos connaissances sur les Rhizaires, avec en particulier l'application de méthodes analytiques modernes permettant d'apporter un regard nouveau sur l'écologie des Rhizaires. En parallèle de cette école américaine, une communauté grandissante, l'école japonaise avec Kozo Takahashi, va apporter des données précieuses pour commencer à quantifier le rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques. Ainsi, dire des études récentes qu'elles sont responsables de la découverte du rôle des Rhizaires dans les océans est incorrect étant donné le passé riche des études citées ci-dessus. Néanmoins, je pense qu'on peut parler d'une redécouverte des Rhizaires, dans la mesure où, grâce à l'emploi de nouvelles technologies, nous avons pu quantifier à grande échelle l'abondance de ces organismes et pointer du doigt qu'ils occupent une place substantielle d'un point de vue quantitatif. La suite des redécouvertes des Rhizaires ? Une partie des pistes se trouve modestement dans ce mémoire.

permis de développer des approches d'imagerie *in situ* applicables à l'étude des grands cycles biogéochimiques marins.

Finalement, au regard des résultats obtenus sur cette dernière décennie d'études dédiées aux Rhizaires, de nombreux éléments convergent vers une même direction : l'océan Austral. Je laisserai au lecteur le plaisir de découvrir ces éléments au fur et à mesure de la lecture de ce mémoire, mais il paraît aujourd'hui évident que les Rhizaires semblent jouer un rôle fondamental, dans cette région, bien connue pour de nombreuses raisons qui ne concernent pas les Rhizaires. Aborder la question du rôle des Rhizaires dans cette région, c'est apporter de nouveaux éléments pour comprendre comment ces organismes ont évolué et se sont adaptés écologiquement depuis le Cambrien. C'est également essayer de comprendre les mécanismes qui contrôlent les processus de production, d'export, de dissolution et d'incorporation dans les sédiments superficiels. Mis bout à bout, ces éléments concernent une communauté scientifique large, que je souhaite rassembler dans le futur pour aborder ces grandes questions en océanographie avec un projet commun : les Rhizaires.

Chapitre I

Imagerie *in situ* pour l'écologie du plancton

1. Contexte

Écologie de formation, je me suis toujours posé la question de savoir comment étudier au mieux l'écologie de certains groupes planctoniques, notamment les Rhizaires. L'écologie peut être définie comme l'étude des interactions ou des processus responsables de la distribution et de l'abondance des organismes⁶². En écologie marine, un aspect fondamental est donc d'être capable de bien définir les dimensions spatiales et temporelles, mais également les interactions biotiques et abiotiques. Cela est complexifié lors de l'étude d'organismes microscopiques vivant dans des écosystèmes si spatialement étendus que les océans, et dont certains sont trop fragiles pour être efficacement échantillonnés par des méthodes conventionnelles. Telle est la difficile équation de l'étude de l'écologie des Rhizaires.

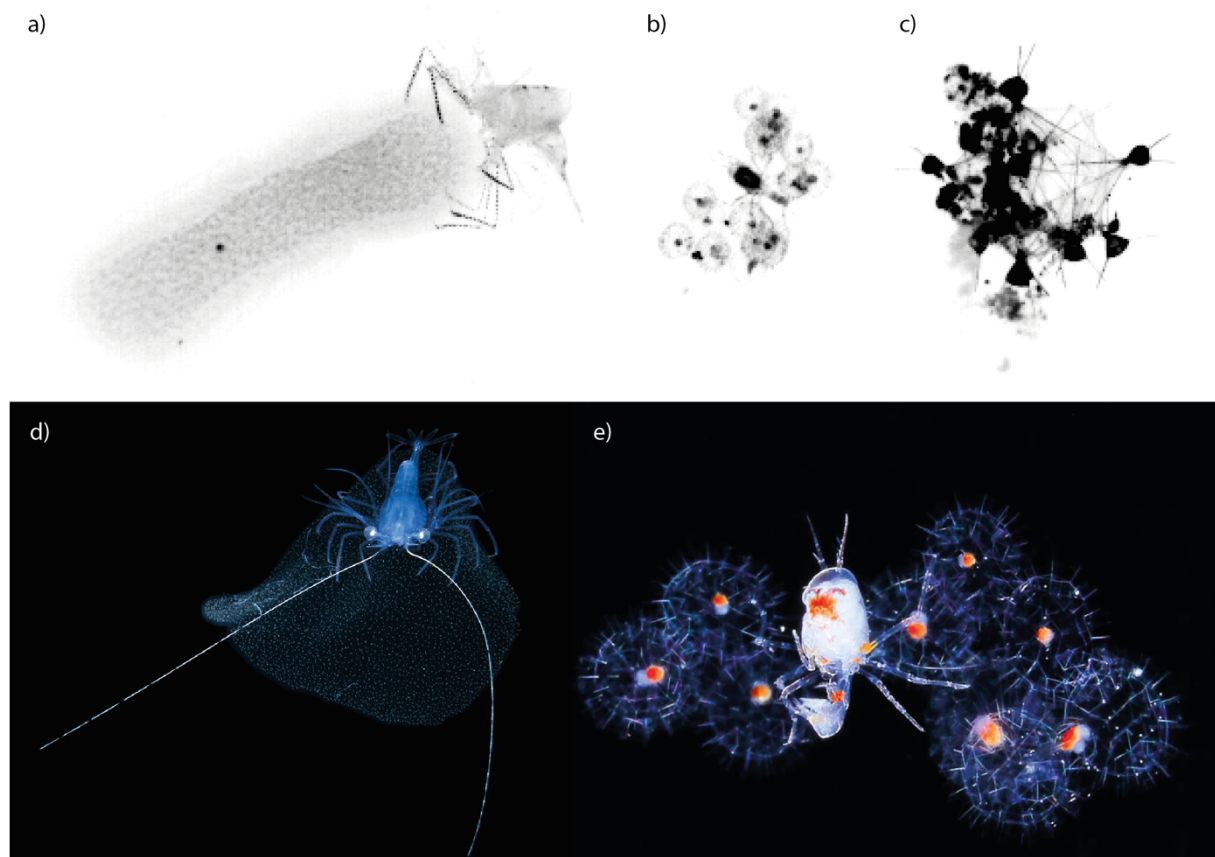


Figure 2.1 Exemples d'interactions abiotiques et biotiques chez les Rhizaires. Images UVP5hd (a) d'un Collodaire colonial avec un crustacé attaché à sa surface, (b) d'un groupe de Phaeodaires (Aulosphaeridae) avec un Amphipode en leur centre, et (c) d'une colonie de Phaeodaires (Tuscaroridae) engluée dans de la neige marine. Deux correspondances avec des images sous-marines des cas (a) et (b). Images d) ©S. Kovacs, e) ©R. Minemizu.

Néanmoins, cette tâche difficile a pu être partiellement abordée grâce à l'imagerie *in situ* qui permet de répondre à plusieurs des contraintes mentionnées précédemment. Par exemple, pouvoir associer à chaque image un ensemble de paramètres physico-chimiques permet de connaître, pour chaque organisme, sa niche écologique (*sensus* Hutchinson). De plus, connaître la position verticale exacte d'un organisme permet de le situer par rapport à ses congénères et d'étudier le recouvrement des niches. Enfin, le fait de ne pas collecter physiquement les organismes (comme le ferait un filet à plancton), mais plutôt d'observer *in situ* ces organismes, permet d'étudier leurs 'vrais' comportements, physiologie ou interaction avec leur environnement abiotique (par exemple des particules) ou biotique (par exemple des proies ; Figure 2.1)⁶³. J'ai donc suivi cette démarche dès mon doctorat⁶⁴ puis j'ai continué à diversifier les analyses possibles pour l'étude de l'écologie des Rhizaires, que ce soit en post-doctorat⁶⁵ ou plus récemment depuis mon recrutement en tant que Maître de conférences à l'Université du Littoral Côte d'Opale.

2. L'imagerie *in situ* pour l'étude des Rhizaires

Lorsque j'ai débuté mon doctorat en 2012, l'imagerie *in situ* n'était pas une approche nouvelle en océanographie biologique⁶⁶ et elle avait déjà prouvé ses capacités à repousser les limites de nos connaissances. Au-delà de ce contexte, mon doctorat a surtout coïncidé avec trois événements.

Quelques années avant 2012, une étude d'imagerie *in situ* a démontré pour la première fois, que les Rhizaires représentaient l'un des groupes de zooplancton parmi les plus abondants globalement⁶⁷. Dans certains écosystèmes, notamment le Gyre Subtropical du Pacifique Sud (*South Pacific Subtropical Gyre*, ou SPSG, dans le partitionnement des provinces biogéochimiques définies par Longhurst⁶⁸), les Rhizaires représenteraient la moitié des abondances de zooplancton. Cette étude était la première à démontrer à grande échelle l'importance quantitative insoupçonnée des Rhizaires, et cela à partir des données issues d'un Underwater Vision Profiler, dont la version était la 4^{ème} et non celle qui sera mise en œuvre par la suite.

L'UVP5, soit la 5^{ème} génération d'UVP, est officiellement révélé quelques années plus tard⁶⁹. Cette génération va faire de l'UVP le système d'imagerie *in situ* le plus répandu dans le monde. Ce point, qui peut paraître anecdotique, constitue en fait un point décisif pour l'utilisation de l'imagerie *in situ* en océanographie. En effet, bien qu'il existe de nos jours plusieurs dizaines de systèmes d'imagerie *in situ*^{70,71}, la plupart d'entre eux sont restés au stade de prototype, avec un seul exemplaire unique souvent possédé par un même chercheur. La force de l'UVP5 n'est ni sa résolution, ni son volume imagé, tous deux largement dépassés par d'autres systèmes, mais le fait d'être un système répandu dans plusieurs laboratoires internationaux, avec la capacité de fournir des résultats inter-comparables. Ce détail est une des pierres angulaires des recherches que j'ai menées et que je peux mener encore aujourd'hui.

Enfin, le troisième événement important précédent mon doctorat fut la concomitance entre le début de mon doctorat et la fin de l'expédition Tara Oceans (2009-2012), mission où un UVP5 a été déployé sur l'ensemble des quelque 500 stations⁷². J'ai ainsi pu, dès la fin de ma

première année, trier les quelque 326 000 images *in situ*, avec une couverture spatiale sans précédent. Ce premier contact avec les images *in situ* m'a permis de me familiariser avec l'apparence des Rhizaires vus *in situ*. À compter de ce moment, j'ai donc eu la possibilité de développer une de mes compétences clés, la reconnaissance de plancton, en particulier les Rhizaires, à partir de données d'imagerie *in situ*. Cette compétence est la source de la moitié de mes publications, à commencer par la première (voir ci-dessous) qui a permis de mettre les Rhizaires sous les feux de la rampe.

a. *L'imagerie in situ révèle globalement la biomasse de protistes géants*

Deux années après le début de ma thèse et plusieurs centaines de milliers (1.8 millions pour être exact) d'images UVP5 validées manuellement, j'ai eu la possibilité de compiler pour la première fois la plus grande collection d'images *in situ* acquises par une même génération d'instruments d'imagerie *in situ*⁶⁴. À partir de ces millions d'images de neiges marines et d'organismes planctoniques de grande taille (>600 µm), j'ai identifié environ 36 000 individus de Rhizaires, capturés à travers le globe (11 campagnes océanographiques représentant un total de 1 454 profils verticaux). De cette collection hors norme, j'ai établi pour la première fois, un guide taxonomique de classification des Rhizaires vus *in situ* (Figure 2.2). Bien qu'inédite, cette classification restait préliminaire tant la diversité des formes de Rhizaires est vaste et qu'il existe peu de littérature pour les identifier. Néanmoins, ce travail constitue une base devenue

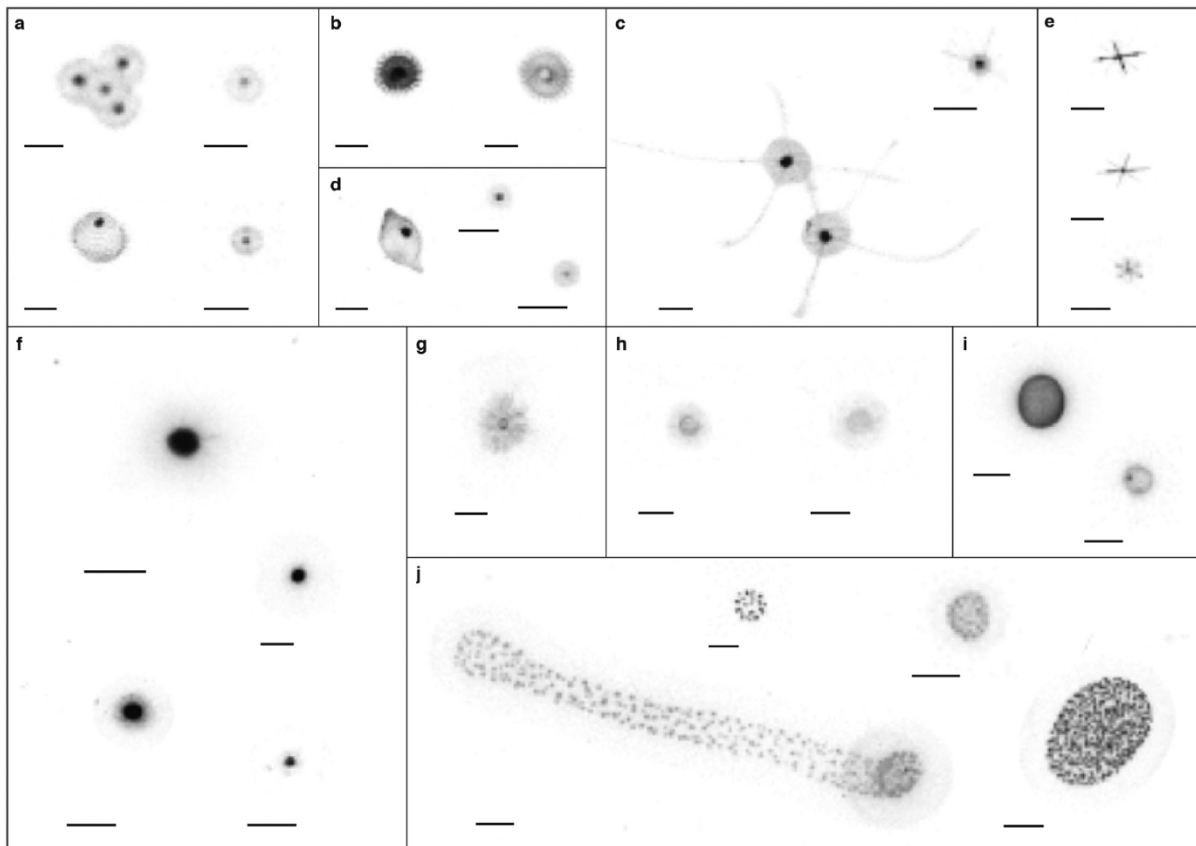


Figure 2.2 Classification initiale des Rhizaires vu en imagerie *in situ*. (a-c), trois différents types de Phaeodaires ; (d) Rhizaires inconnus ; (e) Acanthaires ; (f-i) quatre types de Collodaires solitaires ; (j) Collodaires coloniaux.

désormais fondamentale et qui a pu, et su, évoluer depuis la fin de mon doctorat (voir [Chapitre 3](#)).

Grâce à la couverture spatiale globale (en nette amélioration depuis la première publication⁶⁷ de données UVP) et au tri systématique, non seulement des Rhizaires, mais également des autres images, incluant d'autres groupes zooplanctoniques, il a été possible de générer une meilleure biogéographie des contributions zooplanctoniques dans les différentes provinces biogéochimiques de Longhurst. À notre grande surprise, la contribution des Rhizaires aux abondances totales de zooplancton se révèle être largement supérieure à tout ce qui a pu être décrit dans la littérature, non seulement celle concernant l'imagerie *in situ*, mais également toutes les analyses globales de données de filet à plancton. **Ainsi, à l'échelle globale, les Rhizaires contribueraient en moyenne au tiers des abondances de zooplancton dans les 500 premiers mètres des profondeurs océaniques** (Figure 2.3). Cette contribution globale, déjà très largement substantielle, cache des tendances locales encore plus marquées puisque, dans la zone intertropicale (entre 30°N et 30°S), les Rhizaires auraient des biomasses similaires à celles mesurées par des filets pour les communautés mésozooplanctoniques. **Mais le calcul de contribution le plus surprenant de cette étude fut celui qui estime la biomasse totale des Rhizaires à 5.2% du pool de carbone organique total (cela inclut donc tous les organismes vivants, des bactéries aux baleines) des 200 premiers mètres des profondeurs océaniques.**

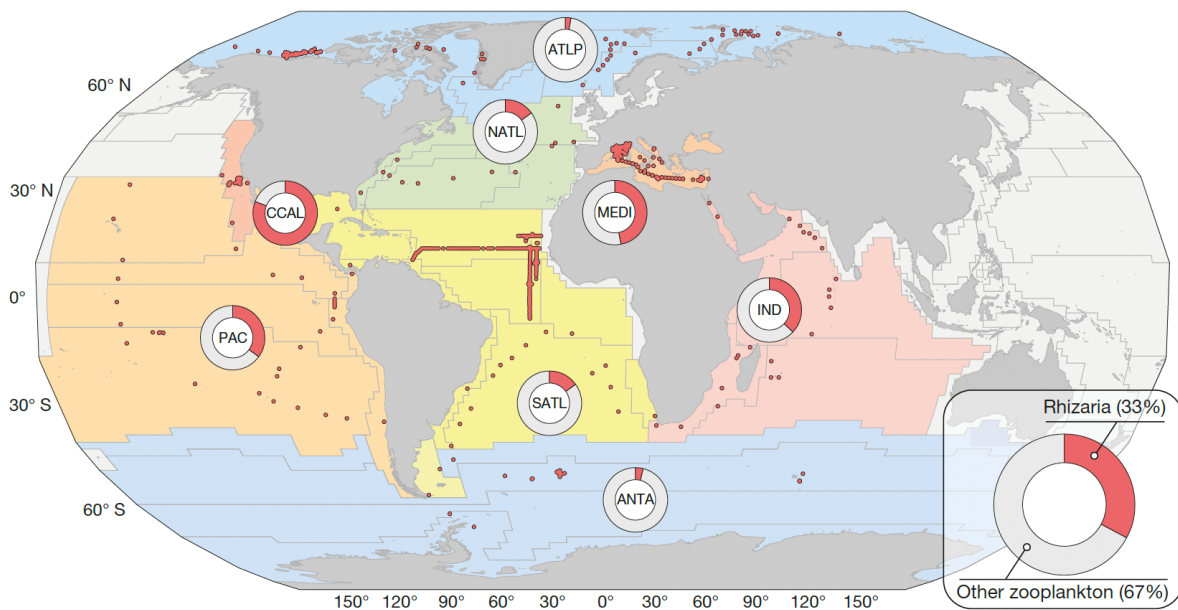


Figure 2.3 Contribution globale des Rhizaires géants aux communautés de zooplancton (>600 µm) dans les 500 premiers mètres des profondeurs océaniques.

Bien que cette étude ait eu une influence certaine dans le déroulé de ma carrière et qu'elle continue d'être utilisée comme justification de l'importance des Rhizaires dans les océans, je suis en mesure aujourd'hui d'avoir un regard critique sur deux aspects de mon travail. Sa principale faiblesse n'était pas ma capacité à distinguer les Rhizaires (point que j'aborde ci-après), mais la manière dont j'ai estimé leur biomasse. Afin de compléter nos analyses sur l'abondance des Rhizaires, j'avais cherché, à l'époque, des facteurs de conversion permettant d'estimer la biomasse individuelle d'un Rhizaire à partir de sa taille (point que j'aborde dans le

Chapitre 2). Néanmoins, aucune allométrie spécifique aux Rhizaires ne permettait de faire cela et je me suis donc tourné vers les deux seules estimations de contenus carbonés chez les Rhizaires : pour quelques Acanthaires et Collodaires⁷³ ainsi que pour des assemblages comprenant des Rhizaires, mais également d'autres organismes micro-zooplanctoniques⁷⁴. Ce point n'avait pas été critiqué à l'époque, car ces deux articles étaient bien les seules sources disponibles pour estimer les biomasses des Rhizaires. Pourtant, quelques années plus tard, nous avons commencé à mettre en doute ces facteurs de conversion, probablement surestimés ainsi que les biomasses carbonées totales des Rhizaires⁷⁵. Ainsi, depuis 2016, je m'interroge sur la validité de ces découvertes et une de mes décisions dès mon recrutement aura été de tout mettre en œuvre pour clarifier ce point (réponse en deux parties aux **Chapitre 2** et **Chapitre 3**).

Outre mes interrogations sur les facteurs de conversion, le tri des différentes catégories de Rhizaires en 2016 et l'établissement d'une première classification ne m'avaient pas complètement convaincu, notamment l'hétérogénéité de la catégorie « Rhizaire autre » (*Rhizaria other*) ou ce que j'avais identifié comme Collodaire solitaire (un des groupes les importants en termes de biomasse). Mon manque de conviction n'était pas lié à des suspicions d'avoir identifié comme Rhizaires des organismes qui ne l'étaient pas, mais plutôt donc d'avoir nommé « a » un organisme « b ». Ainsi, j'ai terminé mon doctorat en sachant que ce travail de classification était probablement incomplet, mais aussi très certainement perfectible.

b. Définition des niches verticales des Rhizaires grâce à l'imagerie in situ

Lors de notre analyse des distributions globales des Rhizaires⁶⁴, une tendance nette s'est révélée dans le jeu de données : la prépondérance très marquée des Phaeodaires dans le Courant de Californie (80% des abondances de zooplancton ; Figure 2.3). Étant une des raisons de mon souhait de poursuivre en post-doctorat vers cet écosystème, ce signal devait être néanmoins affiné et étudié plus en détail. Le Courant de Californie constitue en effet un écosystème très particulier, écologiquement parlant, de par la présence d'un upwelling quasi-permanent dans sa partie la plus méridionale⁷⁶. C'est notamment la zone d'étude de plusieurs programmes de recherche, dont le California Current Ecosystem - Long Term Ecological Research (CCE-LTER), que j'ai rejoint en post-doctorat à la Scripps Institution of Oceanography, de 2016 à 2018.

Depuis 2008, grâce à des campagnes océanographiques effectuées tous les deux ans, des données UVP5 ont été collectées, faisant de cet écosystème l'un des plus suivis à ce jour avec un UVP5. Lors de mon arrivée, fin 2016, une de mes premières tâches aura été de fouiller dans cette collection de quelques millions d'images, pour en extraire l'ensemble des Rhizaires et enfin parachever la classification établie en 2016. Ainsi, j'ai pu faire évoluer la classification à 10 niveaux vers une classification comptant plus de 18 (+2) niveaux taxonomiques différents⁶⁵ (Figure 2.4). La principale évolution entre ces deux classifications correspond à un perfectionnement de l'identification des Phaeodaires (3 groupes morphologiques en 2016, contre 12 groupes assignés à un niveau taxonomique donné). Ce travail de classification ne s'est pas arrêté en 2018, puisque je l'enrichis perpétuellement à partir des données que je trie (par exemple, de nouvelles données venues d'un écosystème que je n'ai jamais étudié) où de connaissances que j'acquiers via des publications tierces. Ce fut le cas en 2021, lorsque ma

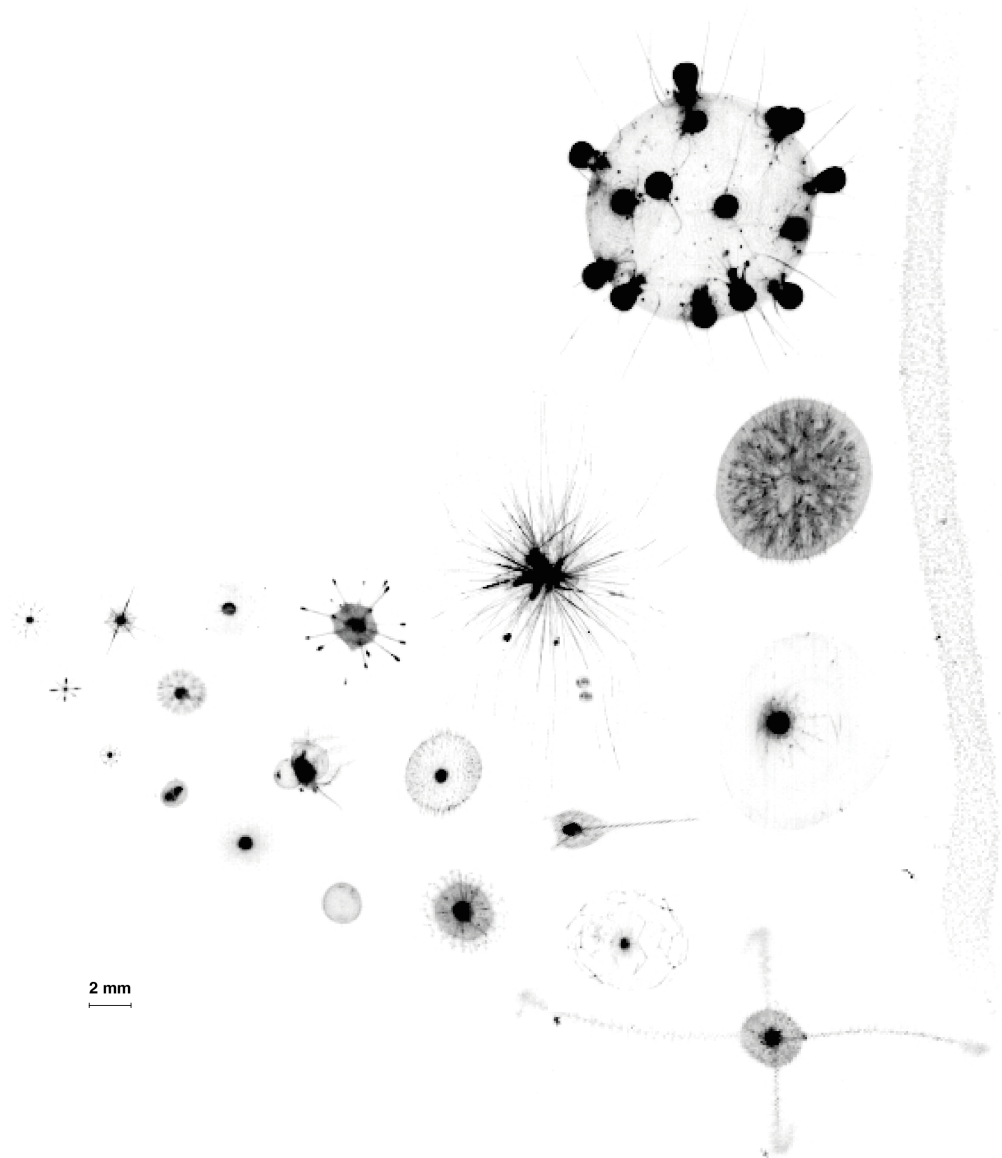


Figure 2.4 Aperçu des 20 groupes de Rhizaires identifiables à ce jour à partir de données UVP5. L'ensemble des organismes est affiché à la même échelle.

doctorante Manon Laget a collecté un Rhizaire rare (*Cytocladus* sp.) que j'ai pu associer avec une forme non-identifiée au sein des données UVP5 (la large sphère grise en haut à droite de la Figure 2.4).

Grâce à l'amélioration de la reconnaissance des différents Rhizaires et au nombre important de données spatio-temporelles du programme CCE-LTER, il était désormais possible d'étudier plus finement l'écologie de ces groupes dans cet écosystème. Sur les 500 premiers mètres du Courant de Californie, j'ai analysé la distribution verticale des différents groupes ainsi que les liens avec une sélection de variables abiotiques (Figure 2.5). Une tendance nette s'est profilée avec trois zonations verticales claires, occupées par des groupes bien distincts : l'épipélagique supérieur (la zone euphotique) est dominé par les Rhizaires mixotrophiques (Acanthaires et Collodaires), tandis que les Phaeodaires se répartissent entre la base de l'épipélagique et le mésopélagique. Ainsi, les Phaeodaires, qui sont des organismes se nourrissant de neige marine, occupent une position idéale sous la zone euphotique, afin de maximiser probablement

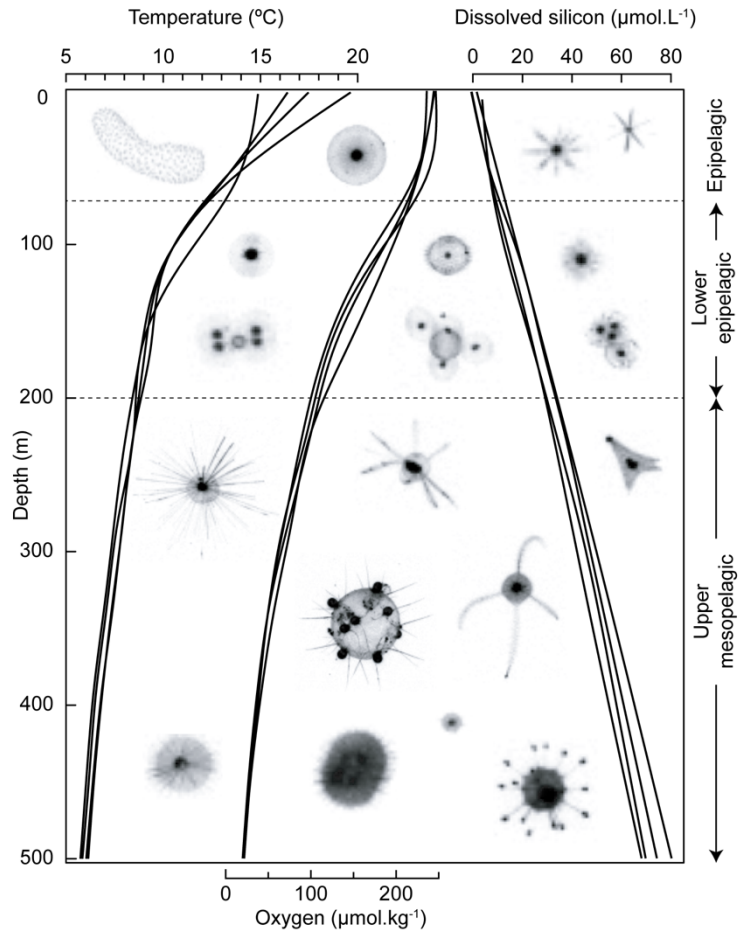


Figure 2.5 Zonation verticale (0-500 m) des différents groupes de Rhizaires dans le Courant de Californie. Les profils verticaux moyens (une ligne par campagne) de la température (à gauche), de la concentration en oxygène (au milieu) et de la concentration en silice dissous (à droite) sont affichés avec des taxons représentatifs de la couche d'eau.

l'acquisition de nourriture. Un autre élément surprenant de cette zonation est la co-occurrence des populations de Phaeodaires avec des zones pauvres en oxygène ($<50 \mu\text{mol kg}^{-1}$). Cela soulève de nombreuses questions sur l'adaptation de ces organismes hétérotrophes (incapables de se déplacer activement) à des masses d'eaux où les concentrations en oxygène dissous sont probablement trop faibles pour subvenir à leurs besoins physiologiques. J'aborde cette question dans le [Chapitre 2](#).

3. Imagerie *in situ*, de l'écologie traditionnelle à l'écologie fonctionnelle

Depuis ces travaux antérieurs qui ont graduellement abordé la question de l'écologie des Rhizaires à partir de données d'imagerie *in situ*, j'ai poursuivi cette thématique en diversifiant les approches. Il est maintenant clair que l'imagerie *in situ* constitue une méthode particulièrement efficace pour étudier ces questions écologiques. **Cependant, mes travaux se sont limités à l'utilisation d'une même caméra (l'UVP5) et à l'identification systématique des organismes par taxonomie.** Dans les deux projets que je décris ci-dessous, j'ai justement diversifié ces approches (nouveau système d'imagerie, approche par traits fonctionnels) afin de répondre à d'autres questions concernant les Rhizaires.

a. L'imagerie in situ haute fréquence révèle des comportements écologiques complexes chez les Rhizaires

Ce chapitre aborde le contenu d'un article co-écrit avec Thelma Panaïotis, ancienne doctorante au LOV, soumis à PNAS.

Depuis la fin de ma thèse, j'ai été sollicité à plusieurs reprises pour mon expertise sur les Rhizaires et notamment sur leur identification par imagerie *in situ*. Cela est vrai non seulement pour les données d'UVP5, mais également pour d'autres systèmes d'imagerie, dont l'*In Situ Ichthyoplankton Imaging System* (ISIIS)⁷⁷. Comparé à d'autres systèmes d'imagerie *in situ*, l'ISIIS se distingue par sa résolution spatiale sans précédent et sa capacité à imager l'ombre du plancton (ombrographie) sur le côté. Ce type d'imagerie a l'avantage d'être particulièrement efficace pour l'imagerie d'organismes transparents, comme peuvent l'être certaines méduses ou la plupart des Rhizaires⁶³. De plus, la résolution (à savoir la taille d'un pixel, ici un carré de 68x68 μm) de la caméra de l'ISIIS, couplée à son très grand volume d'image (>100 L.s⁻¹) en fait une caméra unique par rapport aux autres systèmes d'imagerie, notamment l'UVP5 (résolution du pixel entre 88 et 145 μm pour un volume imagé de 1.1 L). Néanmoins, l'enregistrement permanent de grands volumes génère une quantité colossale de données (plusieurs Téra Octet de données pour une campagne de quelques jours). L'ISIIS a donc été pendant longtemps une caméra qui dépassait nos capacités d'analyses informatiques. Ce n'est qu'avec l'avènement des techniques de Machine Learning, que l'immense quantité de données ISIIS a pu être traitée. Ce fut le cas des données collectées en 2014 lors d'une campagne à travers le front ligurien (Méditerranée Occidentale) et dont j'aborde les résultats.

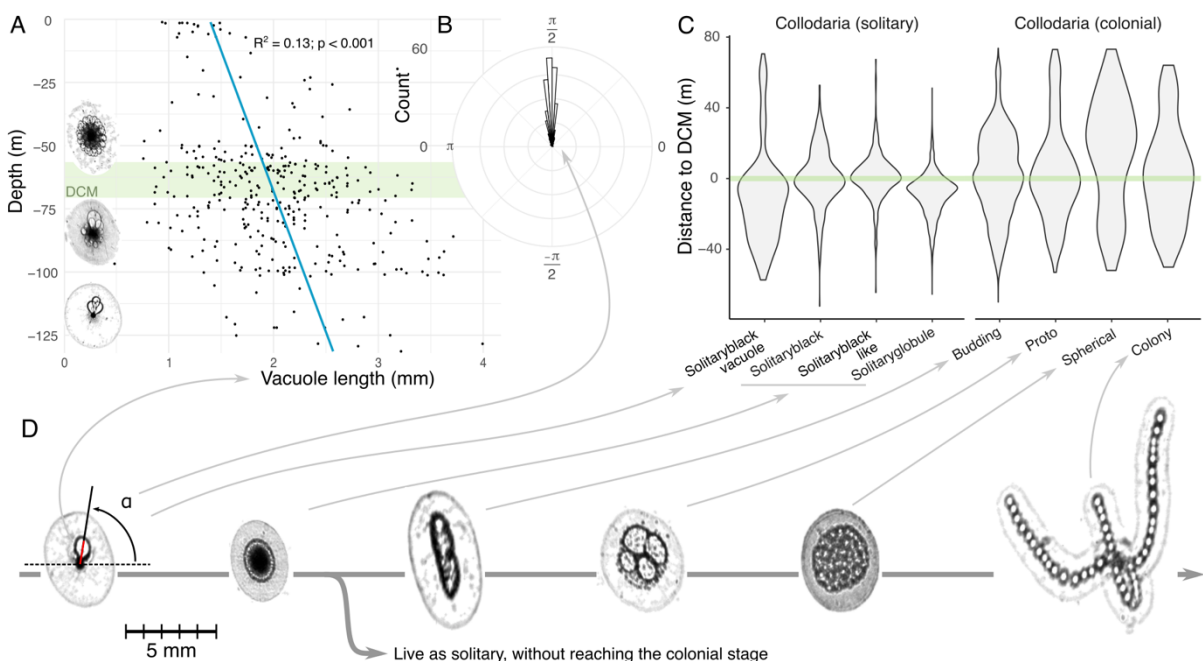


Figure 2.6 Distribution des Collodaires et propriétés des vacuoles. (a) Longueur de la vacuole (représentée par une ligne rouge en (d)) en fonction de la profondeur chez les Collodaires solitaires. (b) Orientation des vacuoles. (c) Distribution des formes solitaires et coloniales par rapport à la profondeur du maximum de Chlorophylle. (d) Ordre chronologique putatif de l'évolution des formes de Collodaires détectées avec l'ISIIS.

C'est dans ce contexte que se situe ce travail collaboratif avec le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (LOV) et portant sur l'utilisation d'imagerie *in situ* pour l'étude de l'écologie des Rhizaires mixotrophes. Un total de ~8 millions d'organismes planctoniques a été imagé avec un ISIIS dans la couche 0-100 m à travers le front ligurien. Parmi ceux-ci, **~230 000 Rhizaires ont été identifiés et triés en 14 catégories taxonomiques et/ou morphologiques, appartenant à quatre grands groupes : Acanthaires, Phaeodaires, Collodaires solitaires et coloniaux**. Étant donné que l'ISIIS permet une discrimination verticale très fine, nous avons pu étudier, avec une résolution sans précédent, le positionnement vertical des différentes formes de Rhizaires, ainsi que l'orientation verticale de chaque individu.

En surface, les Rhizaires sont dominés par les formes mixotrophes, notamment les Collodaires. Grâce au positionnement latéral du champ d'image, nous avons pu observer la distribution et l'orientation des vacuoles au sein des formes solitaires des Collodaires (Figure 2.6). Ces vacuoles, supposées contenir des lipides permettant de régler la flottabilité des Collodaires, montrent des changements clairs avec la profondeur. Plus les Collodaires solitaires sont profonds dans la colonne d'eau, moins leurs vacuoles sont nombreuses, mais plus leur taille est significativement plus grande (Figure 2.6 a). De plus, l'orientation de ces quelques vacuoles de grande taille suggère qu'elles sont systématiquement positionnées vers le haut de la cellule, soit pointées vers la surface (Figure 2.6 b). À l'inverse, les Collodaires solitaires positionnés plus en surface possèdent un plus grand nombre de petites vacuoles positionnées tout autour de la cellule. **Cette observation suggère donc une régulation active de la flottabilité de ces organismes en fonction de leur positionnement dans la colonne d'eau. C'est la première observation d'une telle régulation chez des protistes, ce qui va à l'encontre de la vision historique d'une vie totalement passive des protistes planctoniques.**

Nos analyses de la distribution verticale des Collodaires ont ensuite démontré une différence de positionnement vertical des formes solitaires et coloniaux, ces dernières étant systématiquement situées plus près de la surface, là où les solitaires étaient préférentiellement proches de la DCM (Figure 2.6 c). Avant de poursuivre l'interprétation de ce résultat, il convient d'expliquer le lien qui unit les formes solitaires et coloniales.

Lors de mon Doctorat, j'ai analysé les liens entre la morphologie et l'ADN des Collodaires⁷⁸. Parmi ces résultats, nous avons démontré que les formes solitaires et coloniales partagent exactement la même signature génétique (18S et 28S), une colonie de Collodaire et une cellule solitaire pouvant être identiques génétiquement parlant. Cette identité commune a été interprétée comme la preuve que les deux formes ne sont en fait que deux stades distincts d'un même cycle de vie (théorie émise dès les premières observations des Collodaires au XIX^{ème} siècle).

En plus de la différence de distribution verticale, les images ISIIS ont permis de distinguer 6 sous-formes morphologiques chez les Collodaires solitaires et coloniaux (Figure 2.6 d). Avec ce que nous savons du cycle de vie des Collodaires et des différences de distributions verticales, nous avons proposé une chronologie dans l'évolution de ces différentes formes au cours de la vie des Collodaires. Les colonies ont la capacité de continuer à croître par une succession de divisions binaires, comme chez de nombreux protistes. Outre cette capacité de reproduction asexuée, de nombreux signes suggèrent qu'il existe une reproduction sexuée chez les

Collodaires. Tout d'abord, les formes solitaires et coloniales ont la capacité de produire de petites cellules biflagellées (*swarmers*)⁷⁹. Cependant, rien ne prouve que ces *swarmers*, de ploïdie inconnue, soient des gamètes, car il n'y a pas de rapport de fécondation ou de production de juvéniles.

Chez les Collodaires, la perte de flottabilité et les changements morphologiques se produisent lors de la libération des *swarmers*³¹. Bien que l'on ne sache pas exactement où les *swarmers* sont libérés, il existe des preuves indirectes qu'une fécondation hypothétique pourrait avoir lieu en profondeur (comparaison avec d'autres Rhizaires et détection de Collodaires par analyse en métabarcoding des fraction picoplanctoniques dans l'océan profond). Si la fécondation a lieu en profondeur, l'organisme nouvellement formé doit alors atteindre la zone photique où vivent les adultes. Toutes les vacuoles que nous avons détectées étaient orientées vers le haut, ce qui suggère qu'elles apportent une flottabilité positive à la cellule. En outre, les vacuoles étaient plus petites à l'approche de la surface, ce qui est cohérent avec la diminution du besoin de flottabilité lorsque les organismes atteignent leur habitat cible. Nous avons donc émis l'hypothèse que les cellules portant des vacuoles pourraient correspondre à des organismes nouvellement formés, migrant du lieu de fécondation vers leur prochain lieu d'habitation : le DCM.

Grâce aux ressources énergétiques acquises via ses symbiotes (potentiellement acquis *de novo* en arrivant à la DCM), une cellule solitaire peut entrer dans une phase de bourgeonnement pour créer une nouvelle colonie par fission binaire. Entre-temps, les symbiotes sont capables de se reproduire au sein de l'hôte, de sorte que, à un moment donné, l'hôte n'a plus besoin d'acquérir de nouveaux symbiotes. Nos données ont montré que les colonies sont davantage dispersées dans la colonne d'eau que les cellules solitaires. Ceci pourrait résulter d'une pression moindre pour rester proche du DCM, permettant l'utilisation d'un habitat plus large.

Globalement, nous ne pouvons pas démontrer que ces étapes constituent le cycle de vie des Collodaires, mais nos observations mettent au jour une histoire cohérente. Cela apporte également des données précieuses pour comprendre le cycle de vie des Rhizaires, domaine où les données et les connaissances restent actuellement trop sporadiques. Grâce à cette étude, l'imagerie *in situ* permet de souligner la transition possible entre l'hétérotrophie et la mixotrophie, transition qui pourrait façonner le cycle de vie et la distribution des Collodaires.

b. Les approches par traits fonctionnels pour comprendre l'écologie des communautés planctoniques

L'ensemble des projets que j'ai pu mener à partir des données d'imagerie *in situ* s'est concentré uniquement sur l'utilisation des identifications taxonomiques ou de l'utilisation de la taille comme proxy pour certains contenus biogéochimiques. Pourtant, comme expliqué ci-dessus, **l'image est un vecteur multiparamétrique, notamment d'un point de vue morphologique**. En effet, une image peut également être caractérisée par des paramètres liés à la transparence de l'image (ex : son niveau de gris) ou à sa géométrie (ex : élongation de l'axe le plus grand). Ces paramètres, en plus de la taille, peuvent donc être intégrés afin de compléter les analyses pouvant être faites sur la morphologie des organismes. Enfin, d'une manière plus générale, ces paramètres morphologiques sont également considérés comme des proxys pour

certaines fonctions écologiques. Ce type d'approche est communément décrit comme l'approche par traits fonctionnels.

Dans mon souhait de diversifier mes approches d'analyses sur les jeux de données d'imagerie *in situ* que j'ai pu constituer (notamment dans le Courant de Californie), je me suis rapidement intéressé à ces approches par trait. Dans ce cadre, je me suis rapproché d'une des expertes françaises de ce domaine, Sakina-Dorothee Ayata (Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentations et Approches Numériques), avec qui nous avons déposé le projet ANR TRAITZOO (*TRAIT biogeography and functional diversity of marine mesoZOOplankton from high throughput data (imaging, omics), machine learning and numerical modelling*) qui a débuté en janvier 2023. **Dans le cadre de ce projet, nous avons décidé d'utiliser les données d'imagerie *in situ* du Courant de Californie afin de mettre en œuvre les approches par traits.** Ces analyses ont débuté en février 2023 par le recrutement de Rubén Tournier-Broer, étudiant en deuxième année de Master Gestion de l'Environnement (et Biodiversité) de l'Université de Montpellier.

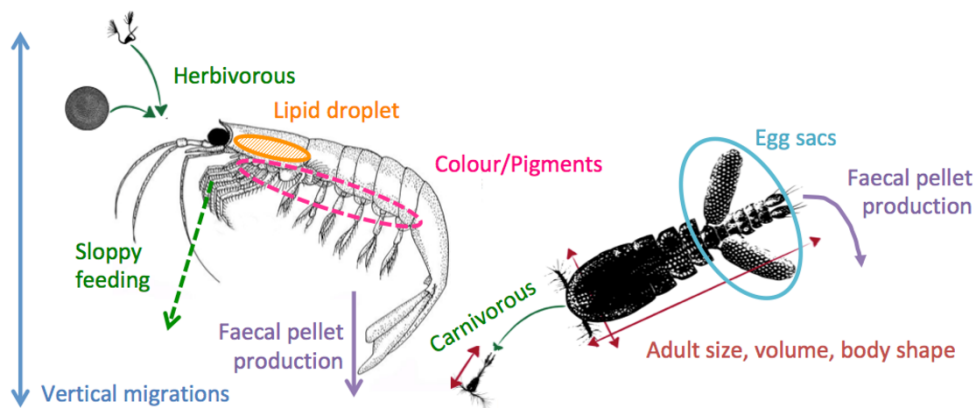


Figure 2.7 Représentation schématique des différentes informations écologiques reliées aux traits fonctionnels pouvant être extraites d'individus zooplanctoniques (© SD. Ayata).

Avant de poursuivre la présentation des travaux de Rubén, il convient d'explicitier la nature d'un trait fonctionnel en écologie. Cette approche est définie comme toute méthode axée sur les propriétés individuelles des organismes (appelées traits) plutôt que sur les espèces (taxonomie)⁸⁰. Un trait peut être donc la capacité d'un organisme à effectuer la migration nyctémérale, son sexe ou stade reproductif (par la présence d'œufs), le stade de développement (en fonction de la taille) ou tout autre trait qu'on peut associer à un organisme (Figure 2.7). Ainsi, on va regrouper sous un même trait (ex : le plancton herbivore), plusieurs espèces qui auraient été considérées séparément dans des analyses classiques de diversité. La fonction prédomine donc sur la diversité taxonomique des organismes. Une des hypothèses sous-jacentes à cette approche est que le regroupement fonctionnel faciliterait l'établissement d'un lien entre l'écologie des communautés et les processus biogéochimiques, et, entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes⁸¹.

Comme ces approches englobent une grande variété de traits, notre étude préliminaire du mésozooplancton (MZP) dans l'écosystème d'upwelling californien s'est concentrée sur les traits morphologiques (taille, circularité, complexité...). La donnée utilisée pour extraire ces

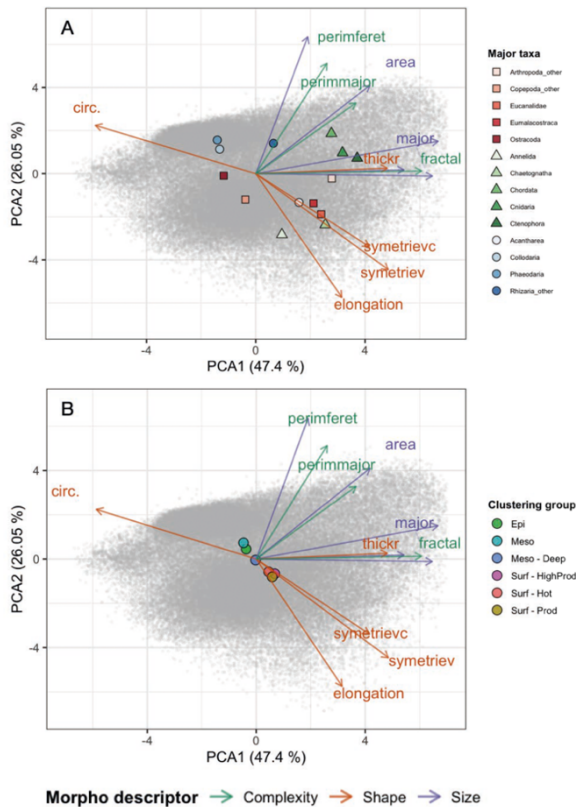


Figure 2.8 Morpho-espace des communautés mésozooplanctonique dans le Courant de Californie. Les cercles indiquent les centroïdes de distribution des (A) sous-groupes taxonomiques principaux et (B) des 6 clusters environnementaux.

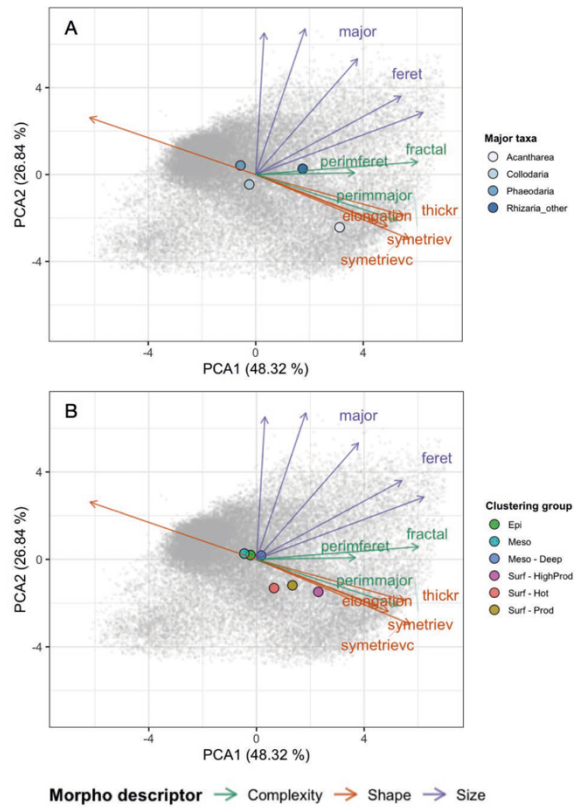


Figure 2.9 Morpho-espace des communautés de Rhizaires dans le Courant de Californie. Les cercles indiquent les centroïdes de distribution des (A) quatre sous-groupes taxonomiques principaux et (B) des 6 clusters environnementaux.

traits était des images UVP5 que j'ai continuellement annotées depuis 2012. À ce jour, sept campagnes sont complètement triées, avec une centaine de milliers d'images de MZP identifiées par mes soins. L'extraction des traits morphologiques ne nécessite aucune intervention humaine puisque ces paramètres sont automatiquement extraits lors de la génération des images. Ces traits ont été étudiés à l'aide d'analyses en composantes principales (ACP) et d'un clustering environnemental des masses d'eau étudiées.

Les résultats montrent un changement des traits morphologiques suivant un gradient de profondeur, chaque masse d'eau présentant des conditions environnementales différentes (Figure 2.8 a). Les eaux de surface présentent une prédominance d'organismes zooplanctoniques plus grands et allongés, tandis que les zones épi- et mésopélagiques sont caractérisées par la présence d'organismes plus petits et circulaires (Figure 2.8 b). **La différence de traits morphologiques entre les masses d'eau de surface et les masses d'eau profondes a été attribuée aux variations dans la composition taxonomique de ces masses d'eau (prédominance de Rhizaires dans les couches profondes)**, conduisant à des variables morphologiques distinctes à chaque profondeur. Cette tendance, observée dans l'ensemble de la communauté de MZP et dans le sous-groupe des Rhizaires (Figure 2.9), n'est pas applicable au cas des Arthropodes. Les patrons de distribution des traits morphologiques Rhizaires font ainsi ressortir une dominance des Acanthaires en surface et des Phaeodaires en profondeur.

Ces résultats soulignent l'importance de la composition taxonomique dans la distribution des caractéristiques morphologiques du MZP dans différentes masses d'eau. Néanmoins, d'une manière générale, ils viennent confirmer les résultats précédents et devront être complétés afin d'augmenter les bénéfices d'une telle approche par trait pour l'étude de l'écologie du MZP. Par la suite, je vais continuer de développer ces approches par traits fonctionnels grâce à l'obtention pour Rubén d'un financement de thèse, co-dirigée avec Sakina-Dorothée Ayata, à compter d'octobre 2023. Au-delà du Courant de Californie, le but de sa thèse sera d'étendre progressivement ses approches à des jeux de données de plus en plus complexes, notamment des couvertures spatio-temporelles globales. Ainsi, d'une manière plus générale, **ce projet, qui rompt avec la coloration biogéochimique de mes projets jusqu'à présent, va me permettre de continuer à faire de l'écologie planctonique**, tout en me familiarisant avec d'autres approches, facilement transférables vers la biogéochimie (ex : des approches par traits morphologiques ont été récemment appliquées sur la neige marine⁸² et ont également été utilisées dans la thèse de Manon Laget – voir **Chapitre 3**).

4. Perspectives : Vers une vision plus intégrative et globale de l'écologie planctonique par imagerie *in situ*

a. Perspective 2.1 : Diversification des capteurs et des vecteurs

Comme décrit précédemment dans ce chapitre, l'UVP5 n'est ni le seul système d'imagerie *in situ*, ni le plus performant. De plus, le système d'éclairage qu'il utilise ne permet pas nécessairement d'étudier certains aspects liés à l'orientation des organismes (voir précédemment). Cependant, il n'en est pas moins l'imageur avec le plus de données inter-comparables dans le monde, avec plus de 6 000 profils verticaux collectés depuis 2008. Cela permet d'utiliser ce capteur pour des analyses globales sans précédent (voir **Chapitre 3**). Néanmoins, l'approfondissement de nos connaissances sur l'écologie des Rhizaires (et du plancton de manière générale) passe notamment par une diversification nécessaire des moyens d'acquisition, à savoir différentes caméras et différents supports de déploiement (ex, rosette, planeur sous-marin, mouillage, etc.).

Conscient de ces limites, j'ai entamé ce processus de diversification depuis plusieurs années, dans un premier temps via des sollicitations extérieures (des chercheurs souhaitant une expertise taxonomique sur leurs images *in situ*) puis par l'acquisition de nouveaux capteurs. Ces sollicitations extérieures m'ont permis, peu à peu, d'agréments ma classification des Rhizaires *in situ*, avec des images provenant de capteurs autres que l'UVP5 (Figure 2.10 et Figure 2.11). À ce jour, j'ai ainsi pu expertiser des images *in situ* pour trois types d'imageurs différents : le Continuous Particle Imaging Classification System (CPICS), l'*In Situ* Ichthyoplankton Imaging System (ISIIS)⁷⁷, et la Zoocam⁸⁴. Bien que seul l'ISIIS a fait l'objet d'analyses détaillées (voir précédemment), **j'entends solliciter ces collègues afin de proposer des collaborations pour explorer le potentiel de ces capteurs pour l'étude des Rhizaires.**



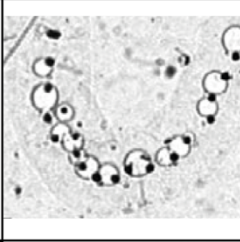
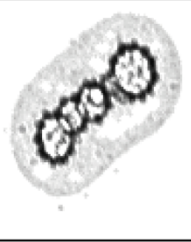
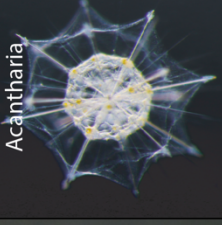

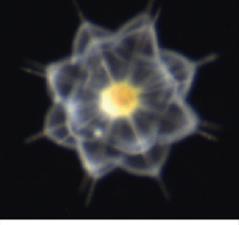
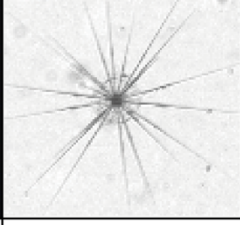

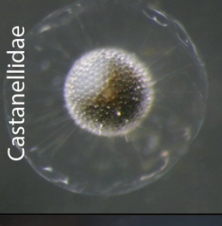

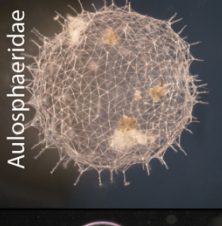

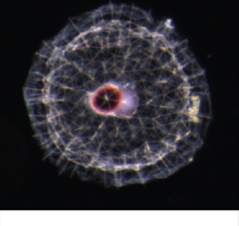
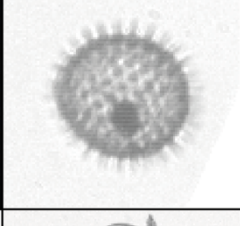
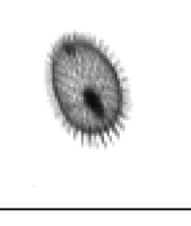
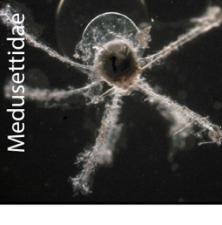



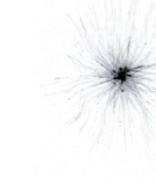
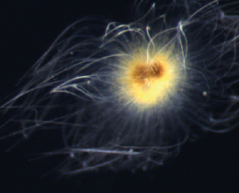
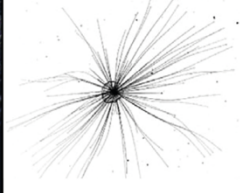
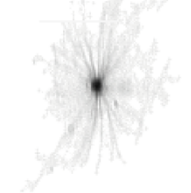
	Microscopy	UVP5	CPICS	ZooCam	ISIIS
Collocladia			n.a.		
Acantharia					
Castanellidae			n.a.	n.a.	n.a.
Aulosphaeridae					
Medusettidae			n.a.		n.a.
Foraminifera					

Figure 2.10 Illustration des morphologies des Rhizaires identifiés par différents systèmes d'imagerie *in situ* (partie 1). Les cases vides (n.a.) indiquent un manque d'image pour la catégorie correspondante.

Parmi ces collaborations potentielles, les données provenant de la Zoocam sont les plus prometteuses, et ce pour plusieurs raisons. Tout d'abord, comme l'ISIIS, la Zoocam est une caméra qui utilise l'ombrographie, fournissant ainsi des images hautement contrastées. Une étude préliminaire de ces images a par exemple révélé la complexité de l'étendue cytoplasmique des Foraminifères⁸⁵. Deuxièmement, la caméra a été développée par mon responsable de post-

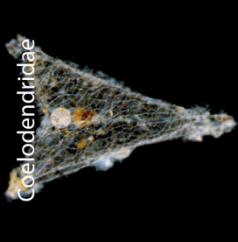
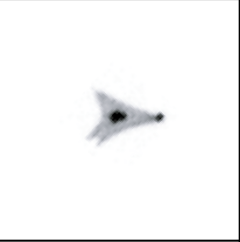
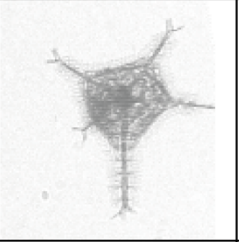

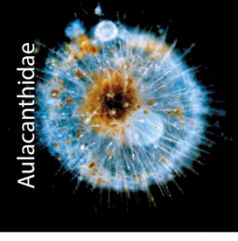
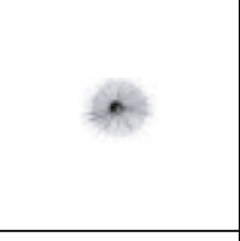
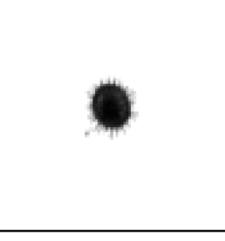
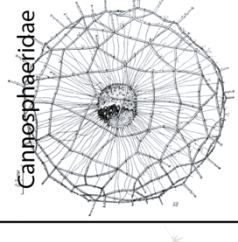
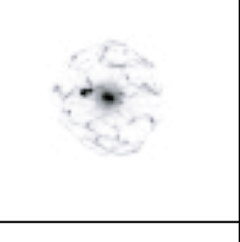
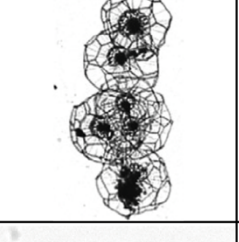
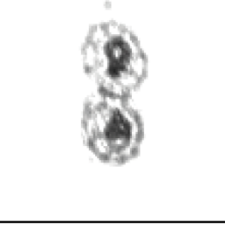


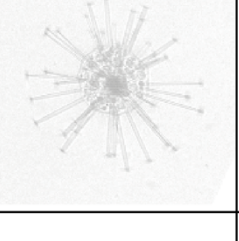
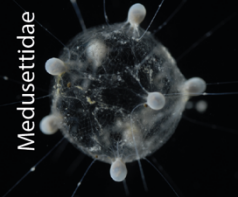
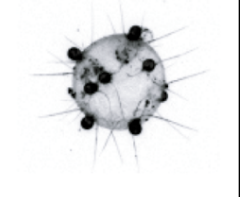
Microscopy	UVP5	CPICS	ZooCam	ISIIS
 Coelodendridae		n.a.		
 Aulacanthidae		n.a.	n.a.	
 Cannosphaeridae		n.a.		
 Circoporiade		n.a.		n.a.
 Medusettidae		n.a.	n.a.	n.a.

Figure 2.11 Illustration des morphologies des Rhizaires identifiés par différents systèmes d'imagerie *in situ* (partie 2). Les cases vides (n.a.) indiquent un manque d'image pour la catégorie correspondante.

doctorat, Mark Ohman, ce qui facilitera les futurs échanges. Sa caméra a été récemment déployée dans le cadre de la campagne BIOSWOT où plusieurs milliers d'images de Rhizaires ont pu être enregistrées. Ces images viennent s'ajouter à celles d'ores et déjà acquises dans le Courant de Californie. **Ainsi, j'envisage dans les années à venir, de lui proposer une collaboration, afin d'exploiter cette collection de données.** Cette collaboration pourra s'appuyer également sur le programme CCE-LTER, qui vient de rentrer dans sa quatrième phase (2022-2028), où l'imagerie *in situ*, cantonnée à l'UVP5 depuis 2008, va se diversifier grâce au déploiement d'ISIIS, Zoocam et UVP6. **Fort de mon expertise en imagerie *in situ* et en écologie planctonique de cette région, je pourrai poursuivre mes études sur l'écologie planctonique, et en particulier essayer de quantifier les interactions biotiques entre les organismes planctoniques.**

Une évolution notable de mes activités est due au passage de l'UVP5 vers l'UVP6⁸⁶. J'ai d'ores et déjà acquis trois UVP6 depuis 2020, me permettant de me familiariser avec cette nouvelle version. L'évolution principale de cette sixième génération n'est ni sa meilleure résolution, ni sa capacité à faire de la reconnaissance embarquée, mais la réduction drastique de la taille du capteur (50 cm et 3.5 kg, contre 115 cm/30 kg pour l'UVP5), accompagnée par un prix beaucoup plus abordable. Ces réductions radicales offrent la possibilité de diversifier les vecteurs sur lesquels l'UVP6 est monté : rosette (comme l'UVP5), planeurs sous-marins, mouillages fixes, flotteurs BGC-Argo, etc. Ainsi, l'UVP6 va aller plus loin que son prédécesseur en proposant une couverture spatio-temporelle encore plus conséquente. **La possibilité de monter les UVP6 sur des mouillages (voir Chapitre 3) va nous donner un aspect temporel sans précédent pour étudier les dynamiques des populations**, tandis que le déploiement sur les flotteurs/planeurs va nous permettre d'étudier à distance des zones peu échantillonnées.

En conclusion, un article de synthèse⁸⁷ titrait récemment de manière provocative « Est-ce que les filets à plancton sont une chose du passé ? ». Je ne pense pas que l'imagerie puisse remplacer la collecte « physique » des échantillons, mais **la diversification des capteurs et des vecteurs préfigure une nouvelle ère excitante dans l'observation des océans et des populations planctoniques**. Toutefois, au-delà d'une simple liste de capteurs, qui ont leurs avantages propres, un des autres intérêts de diversifier les capteurs réside dans la possibilité d'étendre le spectre de taille.

b. Perspective 2.2 : Extension du spectre de taille étudié *in situ*, notamment l'imagerie pour les organismes microplanctoniques

L'ensemble de mes études sur les Rhizaires *in situ*, à partir des données UVP5, est intrinsèquement limité par la gamme de détection de l'instrument, à savoir les organismes dont la taille est supérieure à 600 μm . Or, la plus grande diversité des Rhizaires provient des gammes de tailles inférieures à cette limite¹⁷, qui ne sont donc pas quantifiées avec l'UVP5. **L'ensemble de mes quantifications globales de leur rôle dans les océans est donc uniquement partiel dans la mesure où j'ignore une partie substantielle des populations de Rhizaires.**

Conscients de cette limitation, nous avons récemment tenté de quantifier cette erreur, non pas en utilisant différents capteurs *in situ*, mais en combinant trois systèmes d'imagerie, *in situ* (un UVP5) et *ex situ* (un FlowCAM pour les fractions 64-200 μm et un ZooScan⁸⁸ pour les fractions 200-1000 μm). Même si les données ne sont pas entièrement comparables dans la mesure où les fractions <600 μm proviennent de prélèvements au filet, les résultats nous livrent un aperçu quantitatif de ce qui est ignoré lorsque nous considérons uniquement les Rhizaires >600 μm . En moyenne, et sans surprise, les abondances des Rhizaires <600 μm sont 20 fois supérieures à celles pour les grands Rhizaires⁶¹. Néanmoins, lorsque nous estimons la biomasse de silice biogène de ces différentes classes de taille de Rhizaires, la tendance est tout autre (Figure 2.12). Dans la plupart des cas, la fraction >600 μm représente plus de la moitié de la

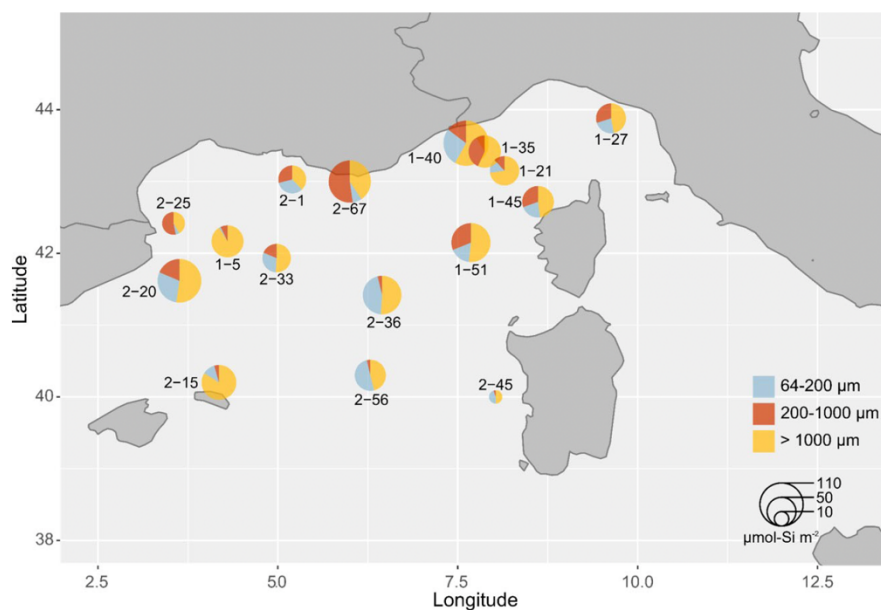


Figure 2.12 Biomasse de silice biogène des Rhizaires en mer Méditerranée (0-500 m). Les pie-charts indiquent les contributions relatives des trois classes de taille étudiées : bleu avec le FlowCAM, rouge avec le ZooScan et jaune avec l’UVP5⁶¹.

biomasse totale en silice biogène. Ce résultat, certes limité à une zone restreinte, est néanmoins très informatif sur l’ampleur de l’erreur qui peut être causée par l’utilisation d’un seul outil et qui dépend donc du questionnement initial de l’étude. Cependant, même si nous considérons uniquement la biomasse, il paraît fondamental de pouvoir quantifier les gammes de tailles inférieures. **Cela doit être impérativement fait *in situ*, afin d’éviter les biais liés à l’échantillonnage traditionnel** (filet suivi d’une fixation), connus pour causer des dommages irréversibles chez certains Rhizaires : le formaldéhyde cause par exemple la dissolution du squelette des Acanthaires⁸⁹ et le rétrécissement prononcé du cytoplasme des Collodaires, tandis que la fixation au Lugol est suspectée de causer des dégâts au long terme sur les Phaeodaires. **Toutefois, la seule raison de l’absence de telles études *in situ* sur les organismes microplanctoniques est tout simplement le manque d’outils réellement adaptés.**

Dans un article de synthèse récent⁷⁰, un état des lieux des différents systèmes d’imagerie a souligné la grande diversité des instruments commercialement disponibles pour l’étude du plancton (Figure 2.13). Même s’il existe certains instruments capables d’imager les fractions de tailles <600 μm (ex : CPICS, VPR, etc. ; voir Figure 2.10 et Figure 2.11 pour un exemple de Rhizaires de petites tailles vus par ces systèmes), ceux-ci sont limités par deux facteurs déterminants : 1) le manque d’observations réellement quantitatives (le volume imagé n’est pas parfaitement défini, causant ainsi des erreurs de quantifications), 2) l’absence d’une diffusion internationale du système (comme mentionné préalablement). **Ainsi, à part fournir des observations, pas nécessairement quantitatives et *a fortiori* limitée spatio-temporellement, aucun système n’est aujourd’hui en mesure de répondre à mes attentes pour compléter les observations UVP5/6.**

En dépit des limites actuelles, un espoir réside dans une nouvelle génération d’instrument, actuellement en développement : le successeur de l’UVP6, connu sous l’acronyme UVP6m (m pour micro). À l’heure où je rédige ce mémoire, il m’est impossible, à ma plus grande

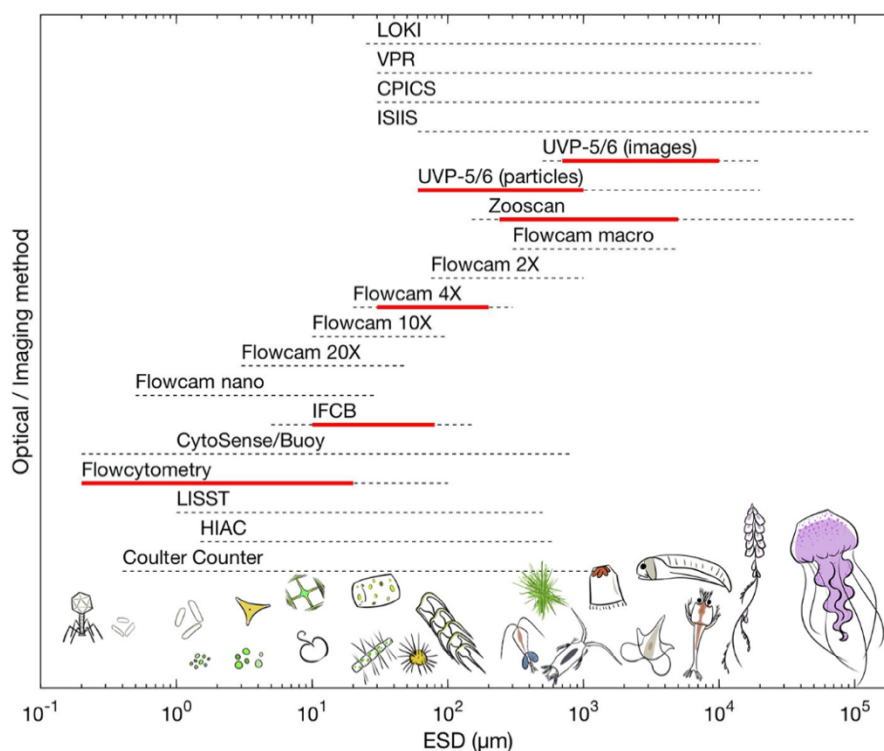


Figure 2.13 Comparaison des spectres de taille (exprimée comme le diamètre équivalent sphérique) disponibles commercialement pour l'étude des Rhizaires *in situ*. La ligne pointillée représente l'étendue théorique opérationnelle de l'instrument tandis que la ligne rouge indique l'étendue pour laquelle on peut obtenir une estimation quantitative des observations⁷⁰.

frustration, de fournir des éléments concrets pour présenter le potentiel de cette nouvelle itération des UVP. L'UVP6m sera une adaptation de l'actuel UVP6, mais dont le système optique sera optimisé pour quantifier les organismes de tailles supérieures à 100 μm (et les particules de l'ordre de la dizaine de micron). Un de ses autres avantages conséquents vient de ce qu'il bénéficiera de la même architecture que son prédécesseur l'UVP6, facilitant ainsi les déploiements en parallèle et donc les comparaisons entre les deux spectres de taille. Étant donné mes étroites collaborations avec le LOV, qui développe cet UVP, je suis de près le développement de l'UVP6m et j'espère bénéficier des toutes premières observations (notamment dans des projets développés en commun – voir [Chapitre 4](#)). **Une fois son développement terminé et l'instrument commercialisé, j'entends me doter de plusieurs exemplaires de cette caméra afin de proposer, dans les différents projets où j'interviens (ex : le projet CCE-LTER en Californie), des déploiements parallèles UVP6/UVP6m pour quantifier un spectre de taille jamais appréhendé de cette manière.** Cela me permettra ainsi de continuer d'explorer *in situ* l'écologie des Rhizaires, mais plus largement l'écologie d'organismes planctoniques et d'appliquer ces approches à mes questionnements récents sur l'utilisation de l'imagerie *in situ* pour l'étude de la biogéochimie marine (voir [Chapitre 3](#)).

Chapitre 2

De la cellule à l'image

1. Contexte

Que ce soit en biogéochimie, en modélisation des écosystèmes ou en écologie, connaître les contenus élémentaires (ou biomasse, si on rapporte ce contenu au volume cellulaire) des organismes étudiés est un élément fondamental⁹⁰. Parmi les différents éléments qui constituent les cellules planctoniques, quantifier leur biomasse carbonée est utile pour estimer la production primaire, l'export de carbone ou construire des modèles bioénergétiques. Néanmoins, le carbone est loin d'être le seul élément qui constitue une cellule. Dans le cas des organismes biominéralisants et pour comprendre leurs rôles dans les flux biogéochimiques, il est crucial de quantifier les éléments qu'ils utilisent pour biominéraliser leurs tests (ou squelettes – voir Encadré III). Ainsi, quantifier les biomasses en silice biogène, en carbonate de calcium, en strontium (ou tout autre élément biominéralisé), est tout aussi fondamental en biogéochimie. **Toutefois, quelle que soit la nature de la biomasse à quantifier, la technique à utiliser pour la quantification dépend de la nature des échantillons en notre possession.**

Travailler sur des données numériques d'imagerie *in situ*, à l'inverse d'échantillons « physiques » comme ceux collectés avec des filets, nécessite d'adapter ses approches analytiques. Par exemple, lorsque nous souhaitons mesurer une biomasse d'un échantillon de plancton, il existe plusieurs possibilités analytiques : poids humide, poids sec, poids sec sans cendres, ou mesure par un analyseur élémentaire CHN⁹¹. En réalité, seule cette dernière est couramment utilisée en océanographie, ce qui pose donc la question : **comment faire pour mesurer une biomasse à partir de données numériques ?**

Le point commun de toute méthode d'imagerie (que ce soit *in situ* ou *ex situ*) réside dans leur capacité à fournir une estimation quantitative du volume cellulaire de chaque organisme imagé. Cette affirmation n'est pas nécessairement applicable aux échantillons « physiques » de plancton, puisque la mesure des volumes cellulaires est une tâche particulièrement chronophage. **La question est alors de savoir ce que la taille d'un organisme peut nous enseigner sur sa biomasse.** La relation entre la taille et le contenu élémentaire est une question fondamentale, qui a souvent été abordée depuis le début de l'océanographie moderne. Il a ainsi été prouvé qu'il existe de grandes règles qui lient les volumes cellulaires aux biomasses carbonées chez les organismes planctoniques⁹⁰ et chez les macroalgues⁹², aux biomasses en silice biogène chez les diatomées⁹³. **Ces liens peuvent être modélisés mathématiquement sous la forme de régression (linéaires, loi-puissance, etc.) communément appelée allométrie.** Les allométries, si elles existent, permettent donc d'estimer à partir d'une simple mesure de taille (ex : longueur, largeur, volume cellulaire, etc.), la biomasse de tout organisme. Ainsi, cette approche s'avère particulièrement intéressante pour les méthodes d'imagerie, puisqu'elle permet de convertir la taille cellulaire individuelle en biomasse. Cependant, l'utilisation adéquate de régression mathématique se révèle contrainte par certains points : 1) il

convient de limiter l'utilisation de la régression à l'étendue modélisée de la variable explicative, afin de ne pas extrapoler l'allométrie ; 2) la régression est théoriquement valide uniquement pour les points mesurés jusqu'à preuve du contraire. Ces deux points ont été un élément fondamental dans la structuration de mes recherches passées et actuelles. En effet, la grande allométrie carbone/volume pour les organismes planctoniques⁹⁰ ne contient aucun Rhizaire et est limitée à une gamme de taille ne couvrant que les organismes inférieurs à ~500 µm. **Ainsi, à l'époque où j'ai débuté mes recherches, il n'existait aucune allométrie mathématiquement adéquate pour convertir les tailles de Rhizaires en biomasses élémentaires. Je me suis donc fixé pour objectif de pallier cette situation afin d'utiliser au mieux les données d'imagerie *in situ* à ma disposition.**

2. Contenus élémentaires en silice biogène des Rhizaires

Comme indiqué précédemment, une des raisons de ma venue en post-doctorat à la Scripps Institution of Oceanography était la sur-représentation des Rhizaires dans le Courant de Californie (Figure 2.3)⁹⁴. Parmi les axes de recherches définis pour ce projet post-doctoral, il est vite apparu comme une évidence d'étudier plus en détail le rôle de ces Rhizaires, siliceux pour la grande majorité⁶⁵, dans le cycle biogéochimique du silicium. Au sein de cet écosystème d'upwelling, l'étude de ce cycle et le rôle des organismes silicifiant avaient été l'objet de plusieurs publications^{95,96}. Toutefois, aucune de ces études n'avait pris en compte la contribution des Rhizaires. **Notre hypothèse initiale était que les Rhizaires, au vu de leur abondance conséquente dans les profondeurs du Courant de Californie, devaient jouer un rôle majeur dans l'export de silice biogène sous la couche euphotique.** Afin de valider cette hypothèse, nous avons à disposition deux types de données : 1) des dénombrements d'organismes planctoniques à partir d'échantillons collectés avec des pièges à particules type VERTEX et, 2) des données UVP5 collectées depuis 2008, l'ensemble des données étant collecté en parallèle lors de cycles quasi-lagrangiens⁹⁷. L'objectif était ainsi de quantifier en parallèle, les flux d'exports de silice biogène constitutif des Rhizaires ainsi que leur abondance dans la colonne d'eau. **Afin d'atteindre cet objectif, un prérequis fondamental était nécessaire : pouvoir quantifier les contenus élémentaires en silice biogène de ces Rhizaires.**

À l'époque où nous avons mené cette étude, il n'existait qu'une seule allométrie permettant de prédire les biomasses en silice biogène à partir d'un volume cellulaire⁹³. **Néanmoins, comme indiqué précédemment, cette allométrie ne couvrait que les diatomées et n'était donc théoriquement pas applicable aux Rhizaires.** Pourtant, de rares données existaient sur les contenus élémentaires en silice biogène des Rhizaires^{98,99}, mais elles étaient trop peu suffisantes pour établir des relations allométriques spécifiques aux Rhizaires. Nous avons donc décidé de quantifier, à l'échelle individuelle, les contenus en silice biogène chez des Rhizaires, avec un intérêt marqué pour les espèces de grandes tailles (afin de correspondre au spectre de taille de l'UVP5). Au total, les contenus en silice biogène ont pu être quantifiés chez 65 spécimens dont la taille variait de 470 à 3 920 µm et **une allométrie permettant de prédire les contenus en silice biogène des Rhizaires, à partir de leur taille, a été établie pour la première fois** (Figure 3.1)⁹⁴. Les valeurs obtenues montrent une variation importante (deux ordres de grandeur) des contenus entre les espèces, de 0.37 à 43.42 µg Si par cellule. Ces

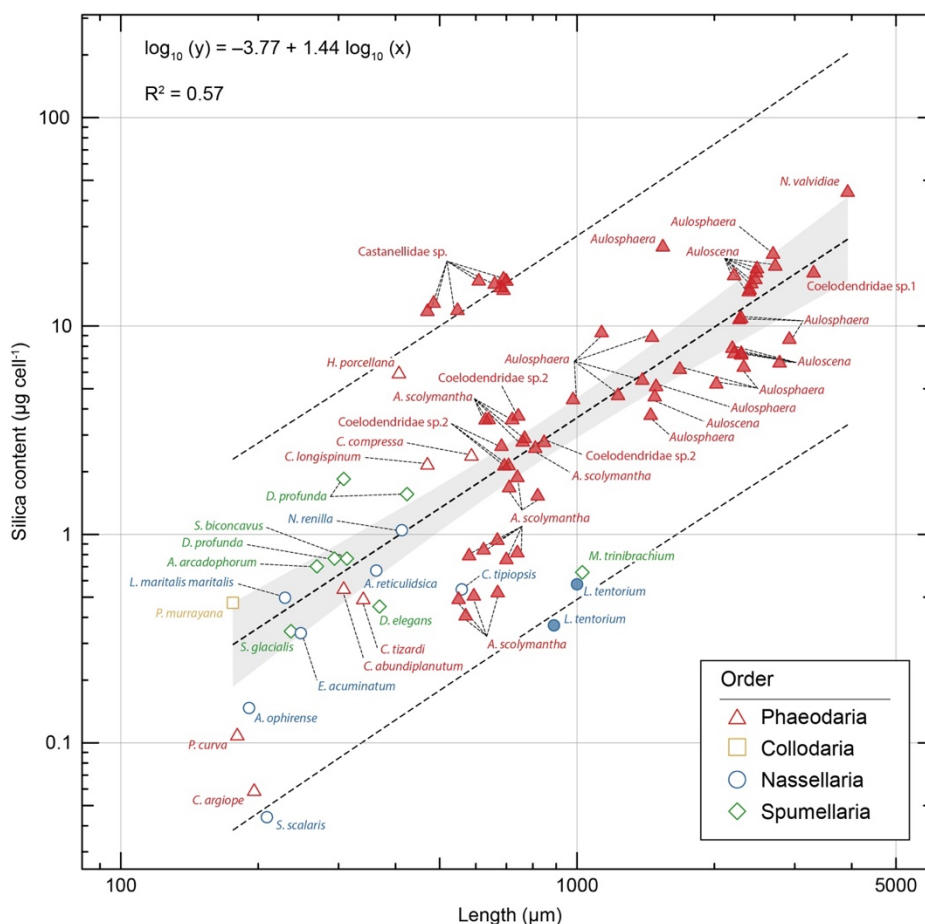


Figure 3.1 Allométrie entre la taille des Rhizaires et les contenus en silice biogène. Les points pleins correspondent aux valeurs mesurées dans cette étude, tandis que les autres points correspondent aux données de littératures^{98,99}.

valeurs, si on les présente sans remise en contexte, ne sont que peu informatives pour les non-initiés. Ainsi, un Rhizaire de taille moyenne (~700 µm) possède une biomasse en silice biogène (~2 µg) environ 220 fois supérieure à celle d'une diatomée marine de taille moyenne (~0.0089 µg). Ces valeurs sont bien entendu à pondérer par la différence flagrante d'abondance entre diatomées et Rhizaires, beaucoup moins nombreux. Un tel constat est applicable pour les petits Rhizaires vis-à-vis des espèces plus grosses, même si ces différences d'abondance ne se reflètent pas nécessairement dans les valeurs de biomasses intégrées (Figure 2.12). Depuis la publication de cette allométrie, d'autres mesures indépendantes sont venues la compléter^{52,100} et confirmer la pertinence de l'équation initiale. Toutefois, **en analysant les contenus élémentaires en silice biogène de certaines espèces de l'Océan Austral, il a été récemment démontré que les Rhizaires sont plus silicifiés dans cette partie du globe, en comparaison avec d'autres bassins océaniques**¹⁰⁰. Il conviendrait donc de continuer à quantifier systématiquement les contenus en silice biogène des Rhizaires afin d'améliorer l'allométrie initiale ainsi que d'étudier les variabilités spatio-temporelles de ces contenus.

D'une manière plus générale, l'allométrie obtenue pour les Rhizaires s'avère donc la deuxième allométrie taille (ou volume) : silice biogène établie pour des organismes planctoniques silicifiant. Naturellement, nous pouvons nous poser la question de l'existence d'une loi universelle permettant de prédire pour l'ensemble de ces organismes leurs contenus

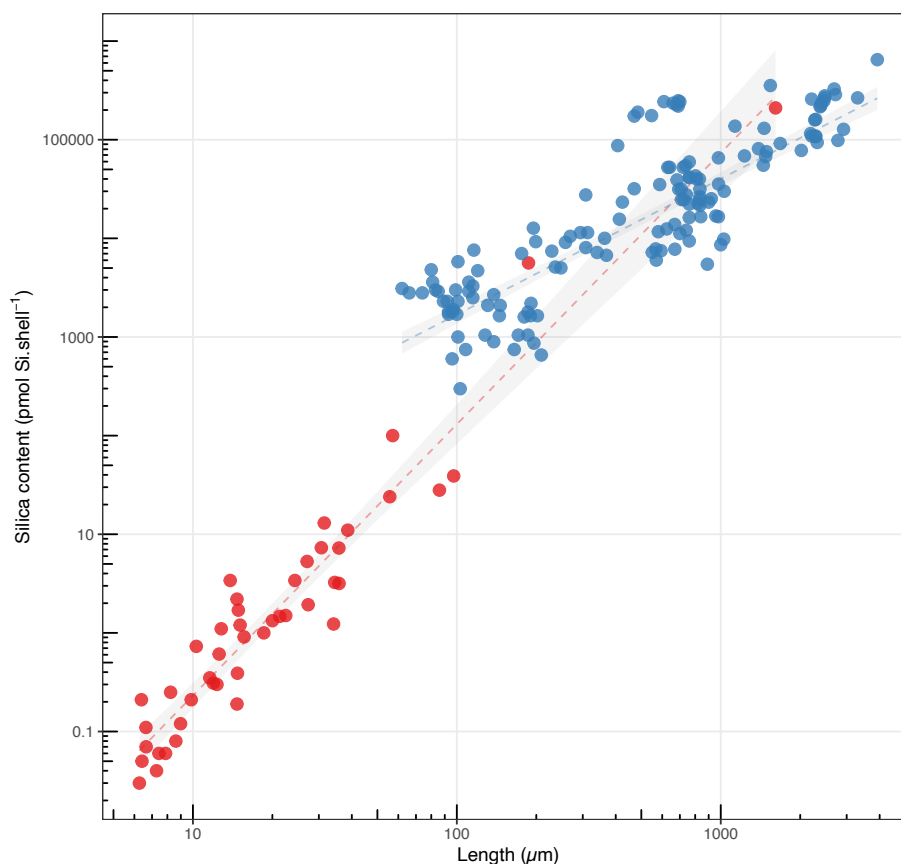


Figure 3.2 Relations entre la taille et la biomasse en silice biogène chez le plancton silicifiant. Les diatomées sont présentées en rouge tandis que les Rhizaires sont en bleu.

en silice biogène. En comparant donc les contenus en silice biogène des diatomées et des Rhizaires, nous pouvons effectivement constater une tendance générale significative qui semblerait contraindre la biomasse en silice biogène d'un organisme planctonique selon sa taille (Figure 3.2). Ce propos reste néanmoins à tempérer quand nous considérons les pentes des deux allométries^{93,94}, significativement différentes, bien qu'avec un faible recouvrement au niveau des gammes de taille. La relation globale, si elle était prouvée, n'apporterait probablement pas beaucoup pour les biogéochimistes tant la robustesse des deux allométries sont indépendamment prouvées (et éprouvées). Toutefois, **s'il existait bien une relation générale, cela poserait de nombreuses questions stimulantes quant aux contraintes biophysiques qui peuvent exister pour contraindre des organismes planctoniques à une biomasse maximale en fonction de leur taille.** Si tel était le cas, cela impliquerait qu'il existe des mécanismes de régulation passifs (ou actifs ?) permettant une telle limitation. Une telle réalité ouvrirait un champ d'étude particulièrement stimulant et novateur, permettant de lier écologie, évolution, biogéochimie et biophysique. Bien entendu, ces propos sont à ce jour purement spéculatif mais restent néanmoins l'une des conséquences de l'interprétation de cette allométrie nouvellement quantifiée chez les Rhizaires.

En conclusion, avec cette première étude, **nous avons pu prouver qu'il était possible de quantifier des contenus cellulaires chez des organismes rares et fragiles que sont les Rhizaires, et d'en établir des modèles mathématiques généraux.** Cette allométrie a permis d'ouvrir la porte à plusieurs études^{52,88,94,100} quantifiant le rôle des Rhizaires dans le cycle du

silicium, point que j'aborde dans le **Chapitre 3. D'une manière plus générale, cette étude était la première étape dans mon objectif de trouver des solutions pour convertir les tailles de Rhizaires en biomasses élémentaires. J'utiliserai par la suite un tel type d'approche pour quantifier les contenus élémentaires en carbone chez les Rhizaires.**

3. Contenus en carbone organique particulière des Rhizaires

Ce chapitre aborde le contenu d'un article, de ma doctorante Manon Laget, publié en 2023 chez Limnology et Oceanography⁵¹.

Comme précisé précédemment, connaître les quantités cellulaires en carbone permet de répondre à plusieurs questions fondamentales en océanographie et en biogéochimie. Dans le cas spécifique des Rhizaires, il n'existait aucune allométrie permettant de lier sereinement (l'allométrie générale pour les organismes planctoniques⁹⁰ n'étant pas mathématiquement adaptée) leur taille (ou le volume) à leur biomasse carbonée (voir **Chapitre 1**). Il existe plusieurs explications, selon moi, pour expliquer l'absence d'une telle allométrie. Naturellement, les Rhizaires n'étant pas des organismes modèles, ni des organismes connus alors pour être particulièrement abondants, les études d'allométrie se sont concentrées sur d'autres organismes (ex : diatomées, ciliées, dinoflagellés, etc.). Néanmoins, les rares études⁷³ qui ont cherché à quantifier la biomasse carbonée des Rhizaires se sont confrontées à un problème tout autre, mais intrinsèquement lié aux faibles abondances de ces organismes. En effet, à la différence des autotrophes, « facilement » cultivés en laboratoire, les Rhizaires sont des hétérotrophes pour lesquels nous ignorons la méthode de culture. La conséquence directe de ce simple fait sur les quantifications des biomasses carbonées est la nécessité d'avoir recours à des organismes fraîchement collectés. De plus, même s'ils sont de grandes tailles, leur contenu carboné individuel (la biomasse d'un organisme donc) est trop faible pour être détecté par les analyseurs CHN actuels. Ainsi, il est nécessaire de devoir collecter plusieurs spécimens de la même espèce (ou du même groupe taxonomique) afin d'augmenter la biomasse détectable par l'analyseur. **De ce fait, ce n'est pas un simple recours à quelques rares organismes fraîchement collectés, mais une collection conséquente de centaines de cellules, taxonomiquement proches, qui s'avère nécessaire pour pouvoir quantifier les biomasses carbonées des Rhizaires.**

C'est dans ce contexte que s'est inscrit un des axes majeurs de l'ANR Jeune Chercheur RhiCycle (Role of Rhizaria in biogeochemical Cycles in the epi- and mesopelagic ocean) que j'ai obtenu en 2019. Dans le cadre de ce projet, nous avons pu collecter un nombre suffisant de Rhizaires afin de mesurer leurs contenus carbonés et d'établir des allométries volume/carbone. Ainsi, 2 036 cellules uniques de Rhizaires ont été collectées dans le Courant de Californie, en plus de 55 cellules collectées lors d'un séjour à Villefranche-sur-Mer dans le cadre du projet IREPSE obtenu en 2019. Ces individus correspondaient majoritairement (n = 1 555) à des Phaeodaires, dont 8 familles distinctes ont été échantillonnées, le reste correspondant à divers Radiolaires (Figure 3.3). Comme expliqué précédemment, ces milliers de Rhizaires ont dû être rassemblés afin d'obtenir une biomasse suffisante pour être détectée. **Ainsi, nous avons pu mesurer le contenu carboné pour 153 échantillons**, avec un contenu moyen maximal de $65.1 \pm 32.8 \mu\text{gC cellule}^{-1}$ pour des Collodaires solitaires (Figure 3.3 a,b) et un contenu maximal

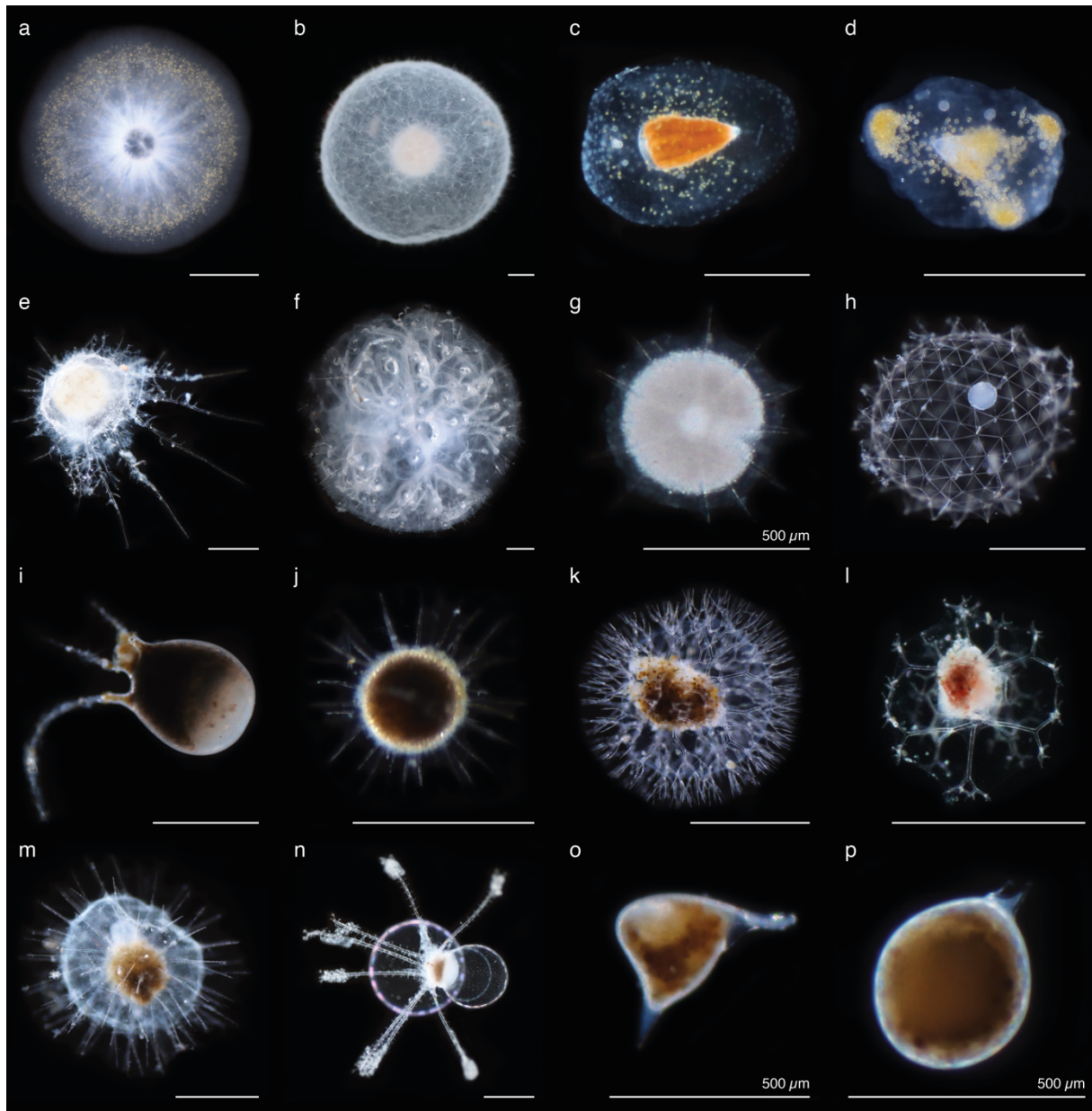


Figure 3.3 Aperçu des différents groupes de Rhizaires échantillonnés pour leur contenu carboné. (a–g) Radiolaires, (h–p) Phaeodaires.

de $717 \mu\text{gC cell}^{-1}$ pour un seul spécimen de *Cyrtocladus sp.* (Figure 3.3 f), le plus grand spécimen du jeu de données (diamètre = 9.7 mm).

Grâce à ces données nouvellement acquises, associées à 103 mesures précédentes issues de la littérature¹⁰¹ (mais contenant principalement des Radiolaires), nous avons pu établir des allométries générales (Figure 3.4) permettant de prédire le contenu carboné (et azoté) à partir du volume cellulaire (expliquant 76% de la variance). Même si cette allométrie rend possible une estimation fiable et généralisée pour un ensemble de Rhizaires, dont la taille varie de $65 \mu\text{m}$ à 9.7 mm, des tendances plus fines se dégagent. Ainsi, avec cette allométrie, la biomasse pour plusieurs familles de Phaeodaires sera systématiquement sous-estimée, tandis que la biomasse des Aulosphaeridae sera, elle, surestimée. Cela s'explique notamment par le fait que la densité carbonée moyenne varie de plus de trois ordres de grandeur entre les Aulosphaeridae ($0.5 \mu\text{gC mm}^{-3}$) et les *Protocystis* ($2\,000 \mu\text{gC mm}^{-3}$).

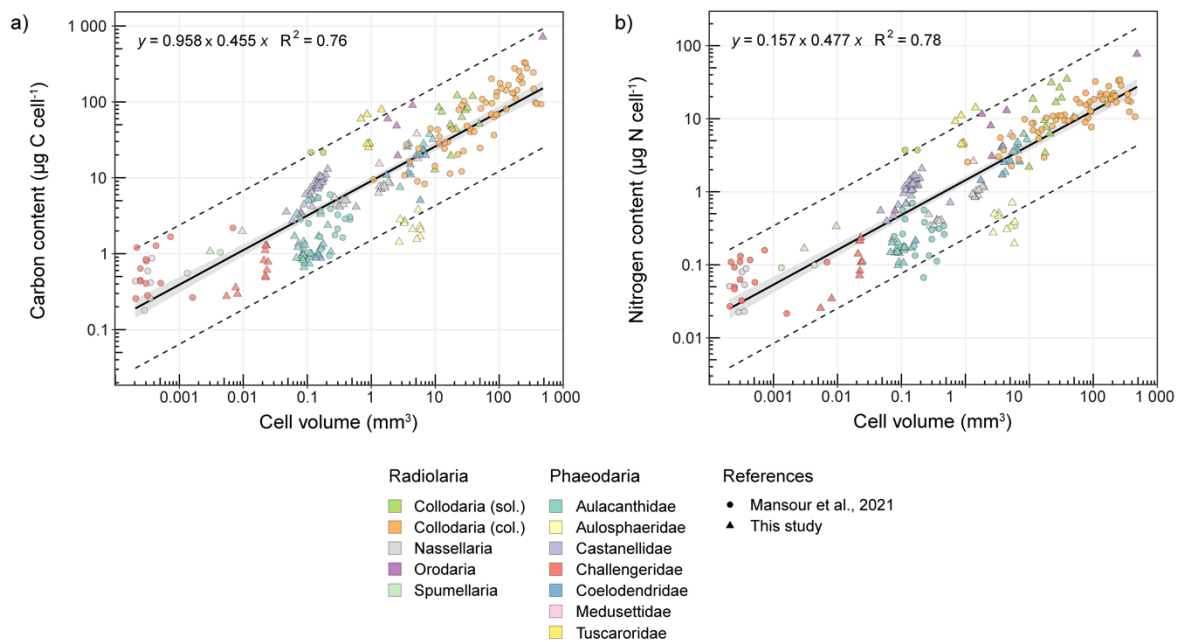


Figure 3.4 Allométries générales pour les contenus élémentaires des Rhizaires. (a) Carbone. (b) Azote.

Une fois cette allométrie établie, nous nous sommes posé la question de sa comparaison avec l'allométrie générale pour les organismes planctoniques⁹⁰. L'allométrie spécifique aux Rhizaires s'est trouvée significativement différente de l'allométrie générale, avec une pente plus marquée pour cette dernière (Figure 3.5). Au-delà d'une différence significative de pente, nous avons démontré que l'utilisation de l'allométrie générale pour estimer les contenus carbonés des Rhizaires provoquait une surestimation systématique, de plus en plus marquée, avec la taille croissante des Rhizaires. De la même manière, l'utilisation du facteur de conversion⁷⁴ de 80 µgC mm⁻³ dans notre estimation de la biomasse globale des Rhizaires (voir **Chapitre 1**), surestime la plupart des contenus carbonés des familles de Phaeodaires. **Une des conclusions de cette étude fut donc de souligner le besoin de réestimer les biomasses globales des Rhizaires, très probablement surestimées**, à partir de cette nouvelle allométrie (voir la réponse à cette question dans le **Chapitre 3**).

Plus généralement, grâce à la comparaison de ces allométries et des densités moyennes carbonées, nous avons pu mettre en évidence que les Rhizaires possèdent des densités carbonées bien inférieures à d'autres protistes marins. Nous avons interprété ces différences de densité comme révélatrices de l'écologie particulière des Rhizaires. En effet, de telles valeurs impliquent que les Rhizaires ont une stratégie écologique fondée sur des densités carbonées faibles, comme nous l'avions précédemment supposé⁷⁵. Cette stratégie s'explique par plusieurs facteurs. D'une part, bon nombre de Rhizaires sont hétérotrophes ou mixotrophes, et la plupart des Phaeodaires se nourrissent de neige marine^{22,32}. Ainsi, en augmentant leur volume cellulaire, les Rhizaires augmentent la surface leur permettant d'intercepter ces particules. Cette taille augmentée, qui aurait pour conséquence logique de les alourdir, est néanmoins contrebalancée par une densité carbonée plus faible, ce qui leur permet de maintenir leur position dans la colonne d'eau, comme nous avons pu le démontrer⁶⁵. Enfin, étant donné que ces Rhizaires possèdent des squelettes siliceux, dont la masse dépasse tout autre protiste

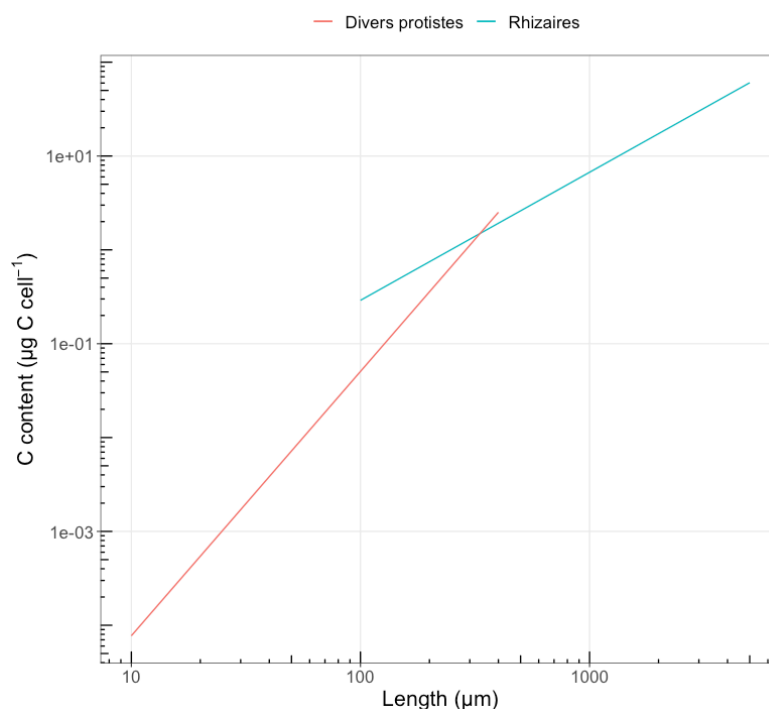


Figure 3.5 Comparaison des allométries taille/carbone pour les protistes⁹⁰ et les Rhizaires⁵¹.

marin⁹⁴, une faible densité carbonée permettrait de contrebalancer le poids du squelette. Cela se reflète notamment par les forts ratios molaires Si/C obtenus dans notre étude (généralement supérieurs à 0.20), comparés aux ratios moyens des diatomées par exemple (0.13 ± 0.04)¹⁰². Ainsi, notre étude permet de confirmer des hypothèses relatives à l'écologie de ces organismes et de mieux comprendre les mécanismes physiologiques leur permettant de vivre dans ces environnements pauvres en nourriture.

Conclusion intermédiaire Chapitre 2 :

Lorsque j'ai débuté ma thèse, la question du rôle des Rhizaires dans les grands cycles biogéochimiques océaniques restait en suspens et sa réponse dépendante de nos capacités à estimer les contenus élémentaires des Rhizaires. À ce jour, grâce à plusieurs études, il est donc possible pour l'ensemble de la communauté d'utiliser des allométries générales pour estimer les contenus élémentaires des Rhizaires, en carbone, silice biogène et azote. L'accès à l'information a permis de faire évoluer notre compréhension de leur rôle dans ces grands cycles, mais également leur écologie. De plus, la quête de telles allométries a toujours été motivée par notre besoin de convertir les données d'imagerie *in situ* en contenus biogéochimiques. Cela nous a donc permis de quantifier leurs rôles grâce à ces données (point que j'aborde en détail dans le **Chapitre 3**). De manière plus générale, réaliser de telles études nous a permis de mieux maîtriser l'utilisation de ces organismes, rares, fragiles et incultivables, afin d'en extraire des données quantitatives sur leurs processus cellulaires. Grâce à l'état actuel de nos connaissances sur le rôle des Rhizaires dans les grands cycles biogéochimiques océaniques, il subsiste un certain nombre de processus qu'il me semble urgent de quantifier afin de mieux comprendre l'étendue de leur rôle dans ces cycles.

4. Perspectives : détermination et quantification des processus cellulaires des Rhizaires pélagiques

a. Perspective 3.1 : Producteurs ou intercepteurs de carbone ?

Quelle est la vraie nature de la contribution des Rhizaires au cycle océanique du carbone organique ? Bien qu'il soit évident, en apparence, qu'ils ne contribuent pas à la production photosynthétique de par leur nature hétérotrophe, la mixotrophie de nombreux Rhizaires²⁵ reste un élément clé et fondamental dans la compréhension de leur rôle dans ce cycle. En tant qu'hôtes de nombreux symbiontes photosynthétiques¹⁰³, il est évident qu'ils ont la possibilité de participer indirectement à la fixation du CO₂ atmosphérique, quoique les quantités restent très certainement modestes (0.071% de la production primaire net globalement, selon nos estimations⁶⁴). Même si ces proportions sont négligeables à l'échelle globale, une partie importante de cette production mixotrophique se situe dans les zones oligotrophiques, où la production primaire nette est intrinsèquement réduite. C'est donc sous le prisme de la mixotrophie et de son importance écologique dans les réseaux trophiques qu'il serait intéressant d'étudier les Rhizaires mixotrophes. **Néanmoins, ce n'est pas tant le rôle des mixotrophes qui m'intéresse, mais davantage celui des Rhizaires strictement hétérotrophes, en particulier ceux vivant dans l'océan profond.**

Dans deux articles co-dirigés avec mes collègues du programme américain CCE-LTER, nous nous sommes posé la question du rôle des Phaeodaires dans l'export du carbone du Courant de Californie^{75,104}. En modélisant leur demande individuelle en carbone sur la base de leur taille, et en comparant leurs valeurs de demandes totales aux valeurs d'export de POC mesurées dans cet écosystème, nous avons démontré que ces Phaeodaires sont capables d'intercepter les flux d'export de POC pour se nourrir, réduisant ainsi considérablement (jusqu'à 20%) l'efficacité d'export dans la zone (Figure 3.6). **Vu qu'ils se nourrissent des flux d'export, on pourrait donc conclure que leur rôle contribue négativement à l'export de carbone** (pour plus d'éléments de réponses à ce sujet, voir le **Chapitre 3**). **Le rôle des Rhizaires dans le cycle du carbone dépendrait donc des populations, avec une contribution différente et antagoniste entre les mixotrophes et les détritivores** (Figure 3.7).

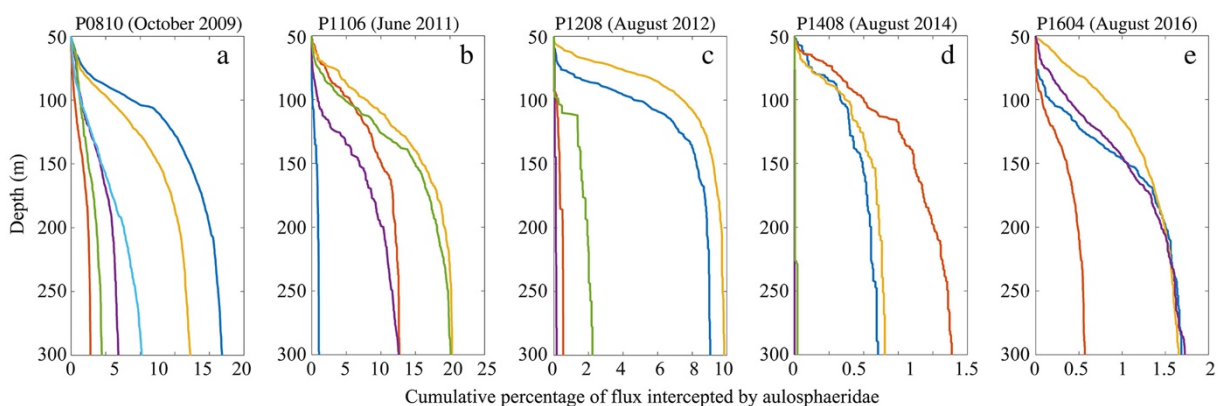


Figure 3.6 Atténuation des flux d'export de Carbone par les Aulosphaeridae (Phaeodaires) dans le Courant de Californie⁷⁵.

Pourtant la réalité apparaît probablement bien plus complexe. En effet, ces mêmes Phaeodaires possèdent également la particularité de produire des minipelotes (*minipellet*), des pelotes fécales de petites tailles (3-50 μm)^{41,42}, qui contiennent les restes des particules qu'ils ont ingérées en interceptant les flux de carbone. **Ainsi, s'ils sont capables de produire des pelotes fécales, comme beaucoup d'autres organismes zooplanctoniques, ne sont-ils donc**

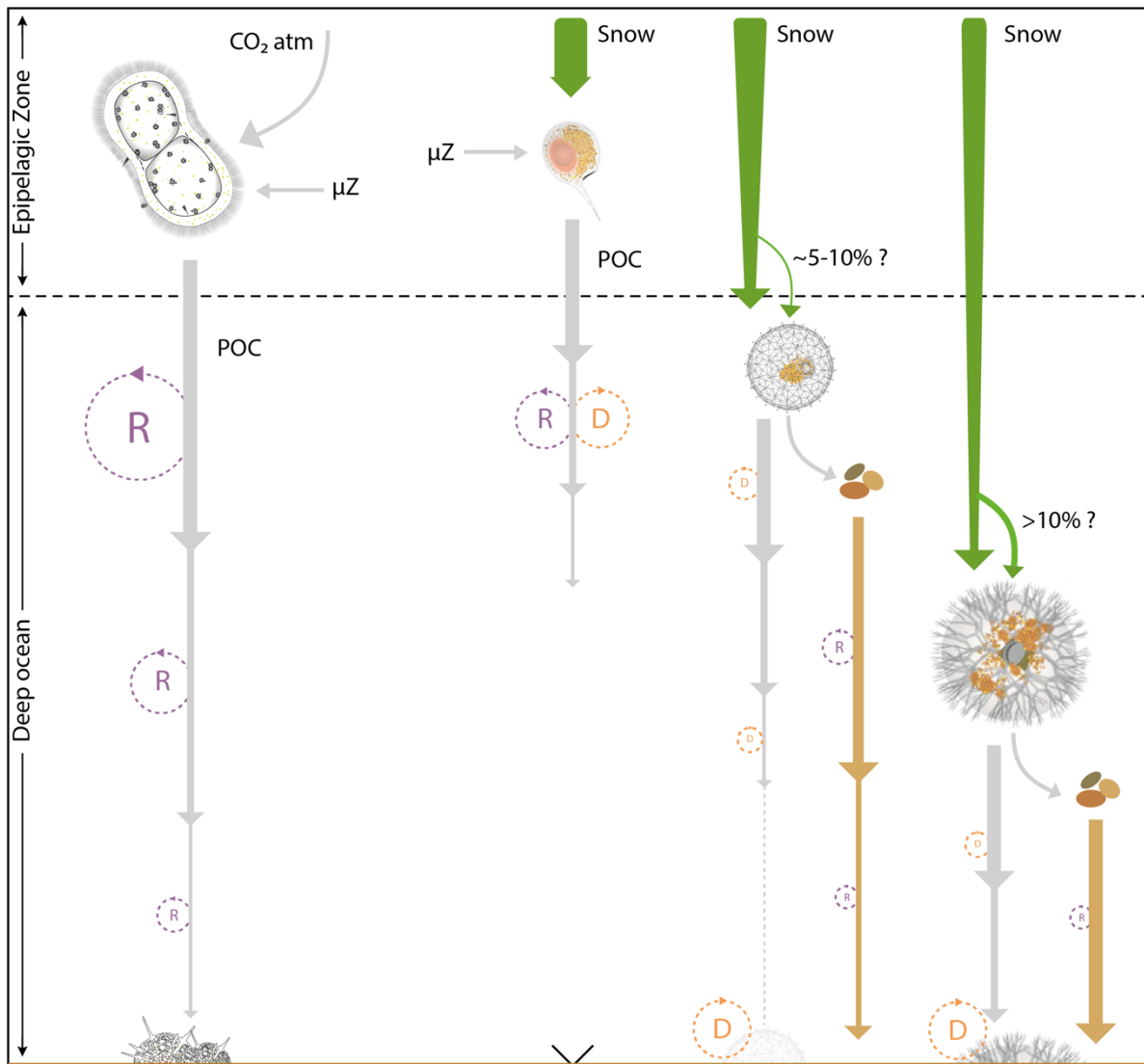


Figure 3.7 Illustration schématique des rôles des Rhizaires au cycle du carbone. Dans l'épipélagique : les mixotrophes (sur la gauche) participent à la production primaire ($\text{CO}_2 \text{ atm}$) via leur photosymbionte, mais continuent, dans une moindre mesure, de se nourrir par prédation (μZ). Les Phaeodaires se nourrissent également de proies, mais interceptent une partie, probablement insignifiante des flux de production primaire (flèche verte). Ces deux populations exportent le carbone (POC) vers le fond à leur mort, les grands mixotrophes plus efficacement grâce à leurs grandes tailles. Ces flux sont soumis à la reminéralisation (R) lors de leur export. De plus, les flux des Phaeodaires sont soumis à la dissolution (D) de leur squelette. Dans l'océan profond : des Phaeodaires, de plus en plus grands, interceptent une partie croissante des flux de neige marine. Ces organismes sont soumis aux mêmes contraintes de reminéralisation et dissolution mais, en raison de leurs grandes tailles, ils atteignent le fond plus rapidement. De plus, ils ont la capacité de produire des mini-pelotes, ayant possiblement une capacité d'export supérieure (car non soumise à la dissolution). Sur le fond : la séquestration dans les sédiments superficiels est effective pour les Radiolaires (à gauche), mais les squelettes de Phaeodaires, s'ils atteignent le fond, sont dissous rapidement.

pas également des contributeurs à l'export gravitationnel de carbone ? C'est cette dichotomie de rôle que je souhaiterais étudier. Etant donné l'abondance non-négligeable des Rhizaires dans l'ensemble des océans (voir **Chapitre 3**) et une biogéographie bien marquée entre populations mixotrophes (dans les gyres inter-tropicaux) et détritivores (dans les zones de hautes productivités), quantifier les contributions (pour le moment inquantifiées) de ces deux populations au cycle du carbone s'avère fondamental.

Afin de répondre à ces questions, **je souhaite, dans un premier temps, cataloguer la capacité de production de ces minipelotes chez les Phaeodaires.** En effet, aucune donnée précise ne nous permet de savoir avec certitude s'il s'agit d'ici d'un trait commun à l'ensemble des taxa. Il est néanmoins très probable que ce soit le cas dans la mesure où les minipelotes résultent de la dégration du phaeodium, qui, lui, est bien une organelle présente chez tous les Phaeodaires²². Par la suite, **je souhaite faire des mesures quantitatives sur la capacité de production et d'excrétion des minipelotes,** le but étant de fournir des allométries permettant de déduire ces taux de production/excrétions à partir des données d'imagerie *in situ*. La réalisation de ces mesures est envisagée par des expérimentations simples d'observation dans des boîtes de petri, ou rolling tanks, de relargage des minipelotes au cours du temps. Des expériences plus complexes, consistant à exposer des Phaeodaires à différentes sources de neiges marines (ex : via l'utilisation du SNOWMAN - Laurenceau-Cornec et al. *unpub*), nous permettraient d'affiner les mesures de ces taux et de déterminer si ces taux dépendent du type de neige marine. Être en possession de tels taux nous permettrait de les intégrer dans des modèles de flux de carbone, afin de quantifier les flux entrants (= atténuation) et sortants (= export) imputables aux Phaeodaires. Enfin, **je souhaite quantifier l'export de ces minipelotes,** qui ne sont pas nécessairement le seul produit des Phaeodaires, mais qui constituent un compartiment intéressant, sous-étudié au profit des classes de taille particulières plus élevées. Néanmoins, dans certains écosystèmes tropicaux, ces minipelotes semblent être les vecteurs majeurs d'export de carbone¹⁰⁵. Pour quantifier ces minipelotes, l'utilisation des gel-traps et leur analyse par imagerie optique constituent une excellente méthode à moindre coût. Ainsi, la réalisation de ces différentes pistes de recherches permettrait de mieux comprendre la dichotomie du rôle des Rhizaires dans le cycle du carbone.

b. Perspective 3.2 : Mécanismes et quantification de la silicification des Rhizaires

Lorsque nous considérons les océans modernes, le rôle central des diatomées n'est plus à mettre en évidence, tant elles dominent bons nombres d'écosystèmes (pélagiques et benthiques). Leur place prépondérante se reflète dans les cycles biogéochimiques¹⁰⁶, en particulier le cycle du silicium où les diatomées dominent les flux d'export de silice biogène⁹. On considère même les flux de silice biogène comme un proxy pour les flux d'export de carbone réalisés par les diatomées (malgré l'existence d'autres organismes silicifiants). De ce fait, il n'est donc pas étonnant que les mécanismes de silicification (= production de silice biogène) des diatomées fassent depuis plusieurs décennies l'objet d'un grand intérêt. Les premières études (et la majorité de nos jours) portant sur les mécanismes de silicification et leurs quantifications ont naturellement porté sur les diatomées^{107,108}. Récemment, des travaux de recherche ont permis d'utiliser les protocoles dédiés aux diatomées pour employer le radio-isotope ³²Si afin de quantifier, pour la première fois, la production de silice biogène chez les Rhizaires^{52,100}. Les

taux de production (exprimés comme la consommation d'acide silicique) mesurés se révèlent variables (200-2 000 pmol Si cellule⁻¹ j⁻¹) mais surtout, sans surprise, très largement supérieurs à ce qui a pu être mesuré chez les diatomées (0.001-21 pmol Si cellule⁻¹ j⁻¹). Néanmoins, si on normalise ces taux par la biomasse de silice biogène (0.07-0.48 j⁻¹), les valeurs sont du même ordre de grandeur que ce qui a pu être mesuré chez les diatomées. Enfin, malgré l'aspect unique de ces mesures, jamais réalisées chez des Radiolaires, les valeurs sont insuffisantes pour tester un lien hypothétique entre taux de production et volume cellulaire.

Dans ce contexte, nous avons cherché à poursuivre ces observations en mesurant 26 de taux de production chez d'autres Rhizaires⁵¹. Grâce à ces nouvelles mesures, portant à 57 le nombre de mesures de taux de production de silice biogène chez les Rhizaires, **nous avons observé qu'il existe une faible corrélation positive ($\tau = 0.24$, p-value = 0.008) entre le volume cellulaire et ces taux de production**. Cela suggérerait, sans surprise, que, plus un organisme silicifiant est grand, plus son taux de production de silice biogène est conséquent. Néanmoins, **une telle affirmation reste à confirmer tant les mesures de ces taux sont dépendantes de l'état physiologique des organismes** (ex : nous n'avons aucune idée de l'effet de la décompression sur les Rhizaires lors de la capture et remontée à la surface). De plus, à l'heure actuelle, nos compréhensions des mécanismes intracellulaires d'acquisition de l'acide silicique sont fragmentaires, même si certains sites transmembranaires ont été identifiés¹⁰⁹. **Nous ne savons pas, par exemple, si la silicification est un processus constant dans le temps ou si les cinétiques varient avec l'âge de l'organisme** (on pourrait poser l'hypothèse que les juvéniles silicifient plus vite que les adultes). Enfin, bien que l'obtention de ces taux de production soit précieuse, ceux-ci demeurent des estimations quantitatives du processus de silicification. **Paradoxalement, nous ignorons donc encore beaucoup sur les cinétiques spatio-temporelles de ce processus**.

Afin de répondre à ces questions, **je souhaite, dans un premier temps, continuer de collecter des Rhizaires pour en mesurer les taux de production**. Cela permettrait notamment de confirmer la corrélation précédemment obtenue. **Dans un second temps, je souhaite tester de nouveaux protocoles pour cartographier les processus de silicification (où et comment les squelettes sont biominéralisés)**. Traditionnellement, de telles observations ont été réalisées en utilisant le marqueur fluorescent PDMPO (une méthode mise en œuvre initialement pour étudier la biominéralisation chez les diatomées¹¹⁰) en microscopie à fluorescence¹¹¹ ou plus récemment en microscopie confocale⁵³. En plus de ce marqueur, qui présente un certain nombre de limitations chez les Radiolaires, **j'aimerais tester l'utilisation d'autres marqueurs tel que le LysoTracker Yellow HCK-123¹¹²**. En comparaison du PDMPO, le HCK-123 produit moins de fluorescence parasite et semble émettre un signal plus clair quant à la silice nouvellement biominéralisée. Au-delà de ces deux marqueurs qui dépendent de l'absorption des cellules pour identifier les parties nouvellement biominéralisées, les développeurs du HCK-123 ont également testé l'utilisation de silane fluorescent pour étudier *in vivo* les structures silicifiées¹¹². **Enfin, je souhaite tester à plus long terme la quantification et la cartographie des mécanismes de silicification grâce aux techniques de spectrométrie de masse des ions secondaires (nanoSIMS), ou mieux, les sondes ioniques Cameca IMS 1270 E7 et IMS 1280 (aussi connues sous le nom de Large Geometry SIMS)**, tous deux instruments nationaux de l'INSU au Centre de Recherches Pétrographiques et Géochimiques (UMR 7358). Ces derniers

présentent l'avantage de pouvoir travailler sur des champs d'images plus importants (ex : 150x150 μm) que le nanoSIMS (généralement limité à 50x50 μm). Il n'existe pas d'exemples pour prouver l'intérêt de ces approches, bien que l'utilisation de l'isotope stable ^{28}Si ait été démontrée en nanoSIMS chez des diatomées, pour délimiter leurs frustules¹¹³. Après discussion avec des collègues spécialistes de ces approches, des tests ont été réalisés pour incuber l'isotope ^{30}Si afin de quantifier les taux de production de silice biogène. Ces tests n'ont pas été poursuivis par faute de temps, mais semblent être une piste prometteuse afin de diversifier les approches pour quantifier la biosilicification chez les Rhizaires (et les autres organismes silicifiants de manière générale).

c. Perspective 3.3 : Processus respiratoires et métabolisme

Le rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques, en particulier dans la reminéralisation de la neige marine, dépend intrinsèquement de leurs capacités physiologiques, la respiration en particulier. Cependant, **les données sur la respiration chez les Radiolaires et les Phaeodaires sont particulièrement fragmentaires, voire inexistantes**, par rapport aux autres grands groupes zooplanctoniques¹¹⁴. Chez certains Rhizaires, en particulier les Foraminifères benthiques ou planctoniques, une littérature conséquente existe cependant sur les processus respiratoires, leurs quantifications à l'échelle cellulaire et l'établissement d'allométrie biovolume:respiration^{115,116}. La méthodologie mise en œuvre consiste en l'utilisation de microélectrodes permettant de quantifier les taux de respiration d'un individu maintenu en vie. Ce genre d'approche a été employée avec succès chez les Radiolaires coloniaux de l'ordre des Collodaires¹¹⁷, ce qui ouvre la possibilité de répliquer la méthodologie afin de quantifier les processus respiratoires chez une plus grande variété de Rhizaires planctoniques. Bien qu'une telle quantification ne soit pas une priorité dans mes recherches futures, j'entends profiter des opportunités lors de séjours ou campagnes océanographiques, pour déployer de telles expériences.

Le processus respiratoire décrit ci-dessus correspond uniquement aux mécanismes de respiration de l'oxygène pour assurer l'activité métabolique aérobie des Rhizaires. Pourtant, s'ils sont très probablement capables de respirer cet oxygène, la présence quasi-systématique des Rhizaires dans les zones à oxygène minimum (OMZ), en particulier dans les systèmes d'upwelling (Figure 2.5)⁶⁵, pose question. **Comment peuvent-ils subvenir à leur activité de dégradation de matière organique avec un métabolisme aérobie dans un environnement dépourvu de concentration d'oxygène suffisante ?** Ce paradoxe est pourtant bien connu chez d'autres Rhizaires. En effet, il existe chez certains Foraminifères benthiques des mécanismes de respiration azotée (métabolisme anaérobie) qui leur permettent de maintenir leur activité métabolique en l'absence d'oxygène, notamment dans les OMZ¹¹⁸⁻¹²⁰. Ces Foraminifères benthiques sont capables d'accumuler intra-cellulairement du nitrate puis de le respirer grâce à des processus de dénitrification. Bien que ces observations n'aient été faites qu'au sein de clades distants appartenant aux Foraminifères, il existe deux hypothèses sur l'acquisition de ces capacités anaérobies, l'une d'entre elles suggérant l'apparition de ce trait lors du Néoprotérozoïque (1 000 – 544 Millions d'années) par un ancêtre commun¹²⁰. L'histoire évolutive des Rhizaires et leur diversification datant de cette même période, **il reste à**

démontrer que ce trait ancestral ait pu être maintenu à travers l'évolution des Rhizaires et des Phaeodaires notamment.

Bien que l'existence de métabolisme anaérobique n'ait jamais été démontrée chez aucun Rhizaire pélagique, y compris chez les Foraminifères pélagiques, les implications écologiques qui découleraient d'une telle observation seraient conséquentes, surtout au vu des prévisions d'expansions spatiales (vertical et horizontal) des OMZ liées aux changements globaux^{121,122}. En effet, l'existence de métabolisme anaérobique chez d'autres groupes de protistes permettrait de mieux appréhender les changements des communautés planctoniques, en particulier dans les zones d'upwelling, souvent associées aux OMZ. **Néanmoins, même si les conclusions d'une telle étude pourraient mettre au jour l'absence de métabolisme anaérobique chez les Phaeodaires, leur présence systématique et durable dans les OMZ implique une adaptation physiologique de ces organismes à de tels environnements.** Ainsi, il conviendrait d'étudier cette piste en répliquant par exemple les approches faites pour les Foraminifères benthiques¹²⁰. Cette perspective fut l'objet de discussions récentes lors de mon déplacement au MARUM (Université de Brême) où un groupe de chercheurs ([Raphael Morard](#) et [Julie Meilland](#)) se spécialise sur l'étude des Foraminifères planctoniques et leurs adaptations écologiques. C'est également suite à cette visite, que ces collègues m'ont proposé de rejoindre le projet de Working Group FIERCE (Foraminifera in Deeper, Extreme, and Rapidly Changing Environments) soumis au SCOR. Un des axes de travail de ce groupe n'est autre que l'écologie et l'adaptation des Foraminifères aux OMZ, en particulier celle au large du Pérou. C'est ainsi une perspective assez distante de celles que je mènerai sur les Radiolaires/Phaeodaires, toutefois sa pertinence correspond parfaitement à ma volonté de mieux comprendre l'écologie de ces organismes.

Chapitre 3

Imagerie *in situ* pour la biogéochimie marine

1. Contexte

Dans le **Chapitre 1**, je définissais l'image *in situ* comme un vecteur de nombreuses informations qualitatives (ex : espèce, trait fonctionnel) mais également quantitatives (ex : taille), particulièrement précieuses pour des organismes non cultivables ou difficilement collectables. Si la taille (ou le volume) peut être calculée automatiquement pour chaque organisme, l'annotation manuelle (quelle espèce ?) des organismes permet de nous informer sur la nature de la biominéralisation, si elle est existante. Ainsi, grâce aux développements des allométries (voir **Chapitre 2**), il est tout à fait possible de convertir une taille en poids élémentaire, et calculer ainsi un stock qui, lui-même, peut servir à déduire un flux. Grâce à l'imagerie *in situ*, nous ne sommes plus dépendants des profondeurs fixes de déploiement des outils classiques en biogéochimie (ex : les pièges à sédiments), mais nous pouvons extrapoler à des profondeurs plus importantes. Cela offre ainsi une vision plus générale du rôle que peuvent avoir les organismes dans ces cycles. En complément de cette possibilité d'utiliser l'imagerie *in situ* pour aborder des questions en biogéochimie, cette approche offre un tout autre aperçu sur ces cycles.

Quiconque ayant travaillé sur des données d'imagerie *in situ* pour l'étude des communautés planctoniques a pour premier réflexe de chercher à se débarrasser **des images de neige marine, qui constituent souvent 90-95% de la totalité de ce qui est récolté lors d'une campagne océanographique**. Cela implique donc que, pour étudier ces communautés planctoniques, nous choisissons volontairement de nous intéresser à l'infime minorité, vivante *a priori*, de ce qui constitue un spectre de taille donné. Pourtant, que contiennent ces images de neige marine, et les approches présentées précédemment peuvent-elles s'appliquer à ces particules inorganiques ? Une image *in situ* de neige marine peut-elle nous informer sur sa nature, son écologie, ses interactions ? En théorie oui, mais en réalité beaucoup d'études ont délaissé l'analyse de ces paramètres au profit de l'étude des spectres de taille¹²³. Tout comme pour les organismes vivants, la taille a longtemps été considérée (et l'est encore) comme le « master trait », à savoir le critère qui influence une majorité de comportements biologiques¹²⁴ ou biogéochimiques¹²⁵. En utilisant la taille des particules de neige marine vues en imagerie *in situ*, il a même été proposé de reconstruire les flux verticaux de carbone^{126,127} bien que cette approche présente de nombreuses limites¹²⁸.

Ayant travaillé pendant une décennie sur les images *in situ* dans la perspective que je m'étais fixée de répondre à des questions écologiques, **je me suis interrogé ces dernières années sur la manière de transférer ce savoir aux images de particules inorganiques, en utilisant des analyses similaires à celles employées en écologie**⁸². Dans ce chapitre, je détaillerai donc les étapes (et les résultats) qui m'ont mené à l'utilisation progressive de l'imagerie *in situ* pour l'étude de la biogéochimie marine.

2. L'imagerie *in situ* pour extrapoler les flux de silice biogène dans les couches profondes de l'océan

Lors de mon post-doctorat à la Scripps Institution of Oceanography, nous avons donc réussi à établir une allométrie permettant de prédire les contenus en silice biogène des Rhizaires à partir de leur biovolume (voir [Chapitre 2](#)). De plus, comme je l'ai indiqué précédemment, une des hypothèses que nous souhaitions explorer était l'importance croissante des Rhizaires dans les flux d'export de silice biogène le long d'un gradient côte-large. Pour cela, nous avons à disposition des dénombrements d'organismes planctoniques à partir d'échantillons collectés, entre 2011 et 2016, avec des pièges à particules de type VERTEX⁹⁷. En énumérant les Rhizaires présents dans les échantillons de piège et en convertissant leur nombre en biomasse de silice biogène, grâce à notre allométrie nouvellement établie, nous avons ainsi pu quantifier sur quatre années et à plusieurs profondeurs, les flux d'export de silice biogène associés aux Rhizaires (Figure 4.1). Ainsi, **en comparant leurs flux d'export aux valeurs d'export totales de silice biogène, nous avons estimé que la contribution des Rhizaires à ces flux totaux variait de ~1% à 75%** et cela en fonction de la profondeur et de l'année⁹⁴. De manière générale, leurs contributions augmentent légèrement avec la profondeur grandissante, mais elles augmentent surtout lors que les flux totaux d'export sont faibles. En faisant le parallèle entre le gradient d'export total et le gradient côte-large (la côte correspondant aux zones fraîchement fertilisées où les diatomées prospèrent et alimentent les flux d'export de silice biogène), **nous avons pu confirmer notre hypothèse que les Rhizaires sont des acteurs majeurs de l'export de silice**

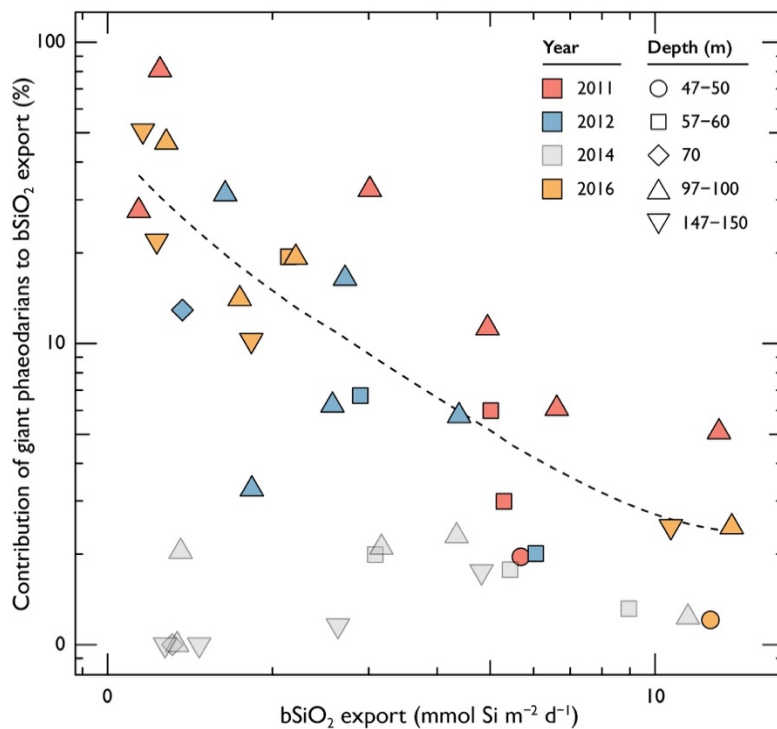


Figure 4.1 Évolution de la contribution des Rhizaires aux flux d'export de silice biogène (bSiO₂), le long d'un gradient d'export. L'année 2014 n'est pas considérée dans la courbe de tendance, à cause de l'anomalie de température qui a touché la zone cette année.

biogène dans les zones de faible export. Néanmoins, cette affirmation n'est théoriquement valable que pour les couches verticales échantillonnées par les pièges à sédiment (0-150 m donc). L'étendue de la contribution des Rhizaires à ces flux au-delà de la couche euphotique était donc inconnue, mais c'est pourtant là que leurs abondances sont maximales⁶⁵.

Comme nous l'avons vu, en parallèle des déploiements lagrangiens de la ligne de pièges à sédiments, nous avons utilisé un UVP5 qui couvrait des profondeurs jusqu'à 500 m. **Nous avons cherché à utiliser les observations *in situ* des Rhizaires afin d'extrapoler leurs flux au-delà des 150 m couverts par les pièges à sédiments. Cependant, l'imagerie *in situ* ne fournit qu'une estimation quantitative des abondances et de la taille des organismes, mais elle ne fournit pas une information sur les vitesses de chute.** Afin de déduire des abondances et des flux d'export de silice biogène, nous avons, dans un premier temps, comparé les abondances *in situ* avec les valeurs mesurées par les pièges. Pour ce faire, nous avons considéré uniquement les abondances mesurées sur la gamme de profondeurs du piège (par exemple, pour un piège situé à 75 m, les abondances *in situ* sont calculées à partir des images collectées entre 0 et 75m). Une corrélation significative entre ces valeurs a été mesurée et nous a permis d'estimer par la suite une vitesse de chute par profondeur en considérant la formule suivante : vitesse de chute = flux mesurés par les pièges x profondeur d'intégration du piège / abondances *in situ*⁹⁴. En prenant comme valeur de référence, 23 m jour⁻¹, la valeur médiane de chute estimée par la comparaison mentionnée ci-dessus, nous avons pu extrapoler les valeurs d'export dues aux Rhizaires. La dernière étape consistait à convertir, pour chaque Rhizaire vu *in situ*, le biovolume en biomasse de silice biogène, cela grâce à l'allométrie calculée précédemment.

Les valeurs extrapolées de flux d'export de silice biogène, au-delà des 150 m, ont ainsi révélé que les flux sont systématiquement toujours plus conséquents, hormis quelques rares occasions (Figure 4.2). Cela est d'autant plus marqué si nous considérons les flux sur les 500 premiers mètres, étendue qui intègre un nombre plus important de niches écologiques des

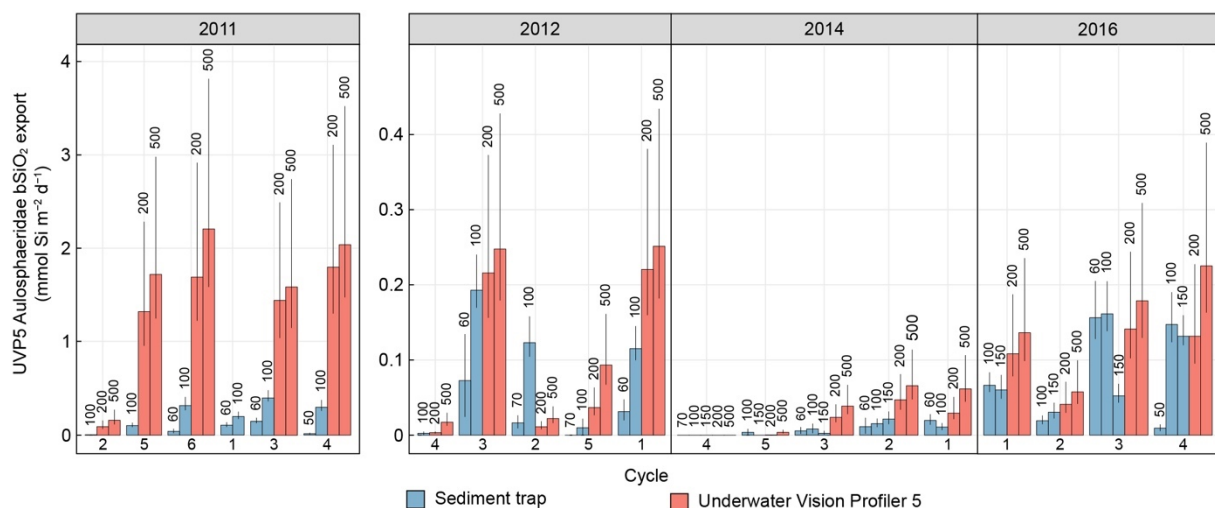


Figure 4.2 Comparaison entre les flux de silice biogène mesurés par les pièges à sédiments (en bleu) et ceux extrapolés à partir des données d'imagerie *in situ* UVP5. Les chiffres au-dessus des barres représentent les profondeurs auxquelles les flux sont mesurés/extrapolés. Les chiffres (1 à 6) sous les barres correspondent au numéro des cycles lagrangiens, arrangés ici le long d'un gradient négatif de productivité (du plus productif à gauche, au moins productif à droite).

Rhizaires⁶⁵. Une autre des conclusions majeures de ces comparaisons fut de souligner l'importance de la variabilité temporelle dans ces flux, l'année 2011 se distinguant des trois autres années par des flux d'export de Rhizaires jusqu'à dix fois plus importants. **Une telle variabilité n'a pu être corrélée, même *a posteriori*, à aucun paramètre physico-chimique⁶⁵, suggérant ainsi qu'il existe des facteurs, non identifiés, contrôlant les populations de Rhizaires.**

Au-delà de la variabilité spatio-temporelle, ces résultats ont surtout mis l'accent sur l'importance des Rhizaires dans le cycle de la silice, en particulier dans les zones oligotrophes. Étant donné l'étendue spatiale de ces zones, qui représentent 40% de la surface planétaire (et dont l'étendue s'accroît avec les changements climatiques)¹²⁹, **nos estimations semblaient corroborer des conclusions antérieures qui plaçaient les Rhizaires au second rang de producteurs de silice biogène, après les diatomées¹³⁰.** Néanmoins, afin que ces conclusions soient valables globalement, deux éléments fondamentaux doivent encore être abordés. Dans un premier temps, notre étude a tenté de déduire des valeurs d'abondances *in situ*, des valeurs d'export en utilisant une valeur de vitesse de chute de 23 m j⁻¹. Pourtant, d'autres études ont déterminé des vitesses de chute variant de 13 à 500 m j⁻¹ pour un large spectre de Rhizaires^{131,132}. Par conséquent, la vitesse de chute des Rhizaires peut être un ordre de grandeur plus rapide que le taux global de la communauté de 23 m j⁻¹ estimé ici. **De plus, quelles que soient les valeurs de chute mesurées précédemment, celles-ci correspondent à des vitesses mesurées *ex situ*, ce qui laisse une grande part d'incertitude concernant les chutes réalisées dans l'environnement.** La mesure de telles vitesses *in situ* n'ayant jamais été faite pour les Rhizaires et très rarement pour n'importe quel type de particules marines, j'ai gardé à l'esprit la nécessité d'obtenir de telles mesures pour la suite de mes recherches. Enfin, lors de notre étude, nous avons avant tout cherché à mesurer localement des flux d'export de silice biogène. **Malgré les valeurs substantielles obtenues, en relation avec les valeurs élevées d'abondances démontrées lors de nos études antérieures en imagerie *in situ*⁶⁴, nous n'avons aucune donnée pour réellement quantifier globalement l'importance des Rhizaires dans le cycle du silicium.**

3. Apport de l'imagerie *in situ* pour résoudre des questions globales relatives aux grands cycles biogéochimiques

Depuis cette étude qui m'a permis de me familiariser avec le domaine de la biogéochimie marine, j'ai souhaité poursuivre dans cette thématique en me focalisant sur le rôle des Rhizaires, mais pas uniquement. En effet, bien que bon nombre de données d'imagerie *in situ* correspondent à des Rhizaires, l'écrasante majorité de n'importe quel jeu de données d'imagerie *in situ* correspond à des images de neige marine. Habituellement, la grande majorité des études portant sur ce type de données omet les images de neige marine et se concentre sur les organismes vivants. Dans les deux projets que je décris ci-dessous et qui font partie intégrante de mon projet ANR JCJC RhiCycle, j'ai donc souhaité aborder la question des grands cycles biogéochimiques sous le spectre des Rhizaires d'une part, et de la neige marine d'autre part.

a. Quantifier globalement le rôle des Rhizaires dans les cycles du silicium et du carbone

Ce chapitre aborde le contenu d'un article de ma doctorante Manon Laget, actuellement en révision pour la revue *Nature*.

Comme indiqué précédemment, notre étude préliminaire dans le courant de Californie, avait laissé suggérer que les Rhizaires puissent occuper un rôle substantiel dans le cycle du silicium. Néanmoins, cette étude restreinte à un écosystème très particulier (système d'upwelling) ne nous permettait pas de confirmer pleinement nos propos. De même, notre première étude globale de la distribution des Rhizaires (voir [Chapitre 1](#))⁶⁴ n'avait pas eu pour but d'explorer plus en détail leur contribution à d'autres cycles biogéochimiques. De ce fait, depuis 2016 et la présentation de la contribution globale des Rhizaires géants aux communautés de zooplancton (>600 µm) dans les 500 premiers mètres des océans (Figure 2.3), **j'ai gardé à l'esprit la nécessité de réitérer une telle étude globale, mais incluant cette fois-ci plus d'éléments relatifs aux grands cycles biogéochimiques. De plus, une telle étude se devait de posséder une couverture spatio-temporelle beaucoup plus étendue que la première, limitée principalement aux zones équatoriales, tropicales et arctiques (laissant ainsi la zone australe sous-échantillonnée).** Cette motivation s'est traduite par un effort continu et sur le long terme de tri systématique des images *in situ* de Rhizaires issues du plus grand nombre de campagnes océanographiques possible. **À compter de ce jour, j'ai ainsi trié plus de 4 200 profils verticaux UVP5 (couvrant les 1 000 premiers mètres), provenant de 64 campagnes océanographiques réalisées entre 2008 et 2021. Cela correspond à plusieurs millions d'images validées manuellement, parmi lesquelles j'ai pu identifier ~167 500 images de Rhizaires.** En comparaison, notre première étude globale comptabilisait 36 000 images provenant de 1 454 profils verticaux (couvrant uniquement les 500 premiers mètres de 14 campagnes océanographiques). Au-delà de l'augmentation quantitative, ce travail de fond a

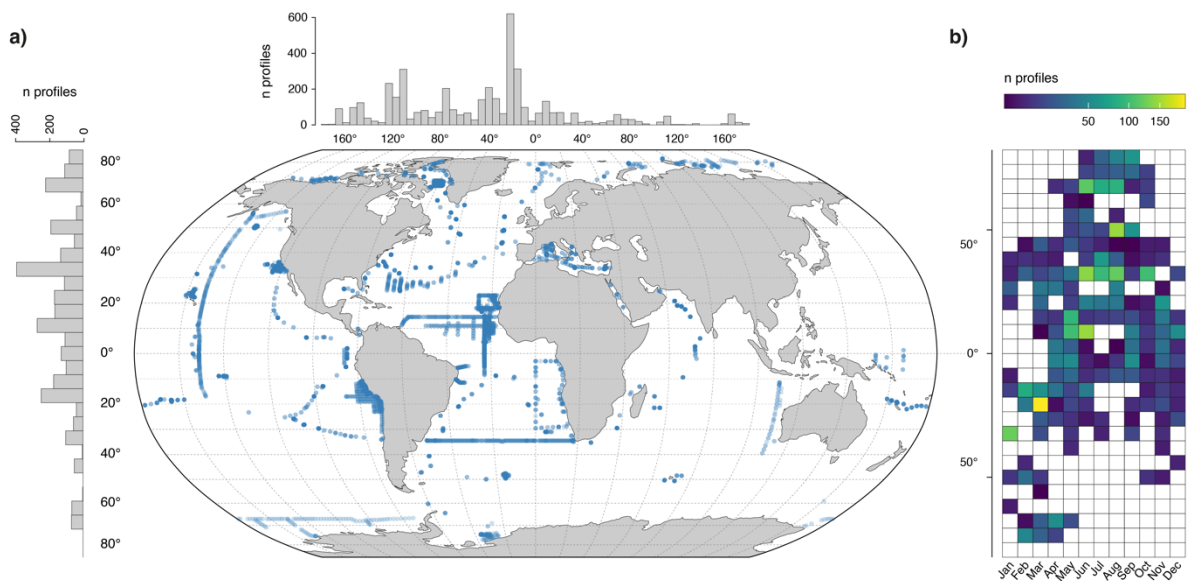


Figure 4.3 Distribution spatio-temporelle des points d'échantillonnage UVP5. (a) Distribution spatiale détaillant, à gauche et en haut, la distribution du nombre de profils par bandes latitudinales et longitudinales, respectivement. (b) Répartition mensuelle et latitudinale des profils.

permis **d'améliorer grandement la couverture spatiale du jeu de données : chacun des grands bassins océaniques est désormais couvert**, y compris l'océan Indien et l'océan Austral, zones très peu échantillonnées lors de notre première étude (Figure 4.3). Ainsi, avec un tel jeu de données, nous étions confiants dans nos capacités à produire des estimations globales fiables du rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques.

Fort de l'amélioration conséquente de cette base de données d'images *in situ* de Rhizaires, il était donc envisageable d'explorer les hypothèses que j'avais avancées et laissées en suspens. En parallèle, deux recherches ont eu un rôle déterminant dans la construction de cette deuxième étude globale : 1) l'élaboration, lors de mon post-doctorat, de l'allométrie biovolume/contenu en silice biogène⁹⁴ et 2) l'élaboration récente, par ma doctorante, de l'allométrie biovolume/contenu en carbone⁵¹. **Grâce à ces deux allométries, nous pouvions enfin estimer pour chaque Rhizaire identifié sa biomasse en silice biogène et sa biomasse carbonée.**

Dans un premier temps, nous avons donc estimé la biomasse globale de silice biogène correspondant aux Rhizaires. Étant donné que tous ne possèdent pas de squelette siliceux³³, nous avons uniquement considéré comme Rhizaires siliceux les Phaeodaires présents dans le jeu de données (soit près de deux tiers des images). En convertissant chacune de leur taille en biomasse de silice biogène grâce à l'allométrie, il nous fallait maintenant établir un modèle permettant de prédire, à chaque endroit de l'océan, la biomasse que représenteraient les Rhizaires. Pour cela, nous avons utilisé les climatologies globales du World Ocean Atlas et des bases de données Copernicus et de la NOAA, contenant les climatologies annuelles des paramètres suivants : température, salinité, concentrations en chlorophylle *a*, en oxygène et de plusieurs macronutriments (nitrate, phosphate et silicate), ainsi que la bathymétrie. Dès lors, chaque profil vertical a pu être associé à un ensemble de paramètres abiotiques, ouvrant la possibilité de construire un modèle de prédiction. Nous avons choisi d'utiliser la méthode du boosting d'arbres de régression (Boosted Regression Tree – BRT – approche de type Machine Learning) afin de modéliser l'habitat des Rhizaires. Cette méthode consiste à générer en grand nombre une série d'arbres de décision, où chaque arbre de décision consécutif est élaboré pour prévoir les résidus de la prévision de l'arbre précédent. À chaque étape du boosting, la meilleure partition simple des données est déterminée, puis les écarts entre les valeurs observées et les résidus pour chaque partition sont calculés. L'arbre suivant est alors ajusté à ces résidus, afin de trouver une autre partition qui va permettre de réduire encore la variance résiduelle des données, compte tenu de la séquence précédente des arbres de décision. Ce travail, qui dépasse largement mes compétences d'analyses de données, a été développé en collaboration étroite avec le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer et a fait l'objet d'une publication¹³³ préliminaire à l'étude que je décris ici.

Les modèles d'habitat des Rhizaires ont systématiquement été développés pour les couches épipélagique (0-200 m) et mésopélagique (200-1 000 m). Grâce à ces modèles et aux allométries, nous avons donc prédit la climatologie moyenne des biomasses de silice biogène sur l'ensemble de l'océan, et cela pour deux couches verticales (Figure 4.4). **Les patrons de distribution des biomasses siliceuses des Rhizaires suggèrent qu'ils sont principalement présents dans les zones de fortes productivités et moins abondants dans les gyres subtropicaux** (Figure 4.4 a,b). En outre, la comparaison entre deux couches verticales démontre la sur-représentativité des Rhizaires siliceux dans le mésopélagique, avec des

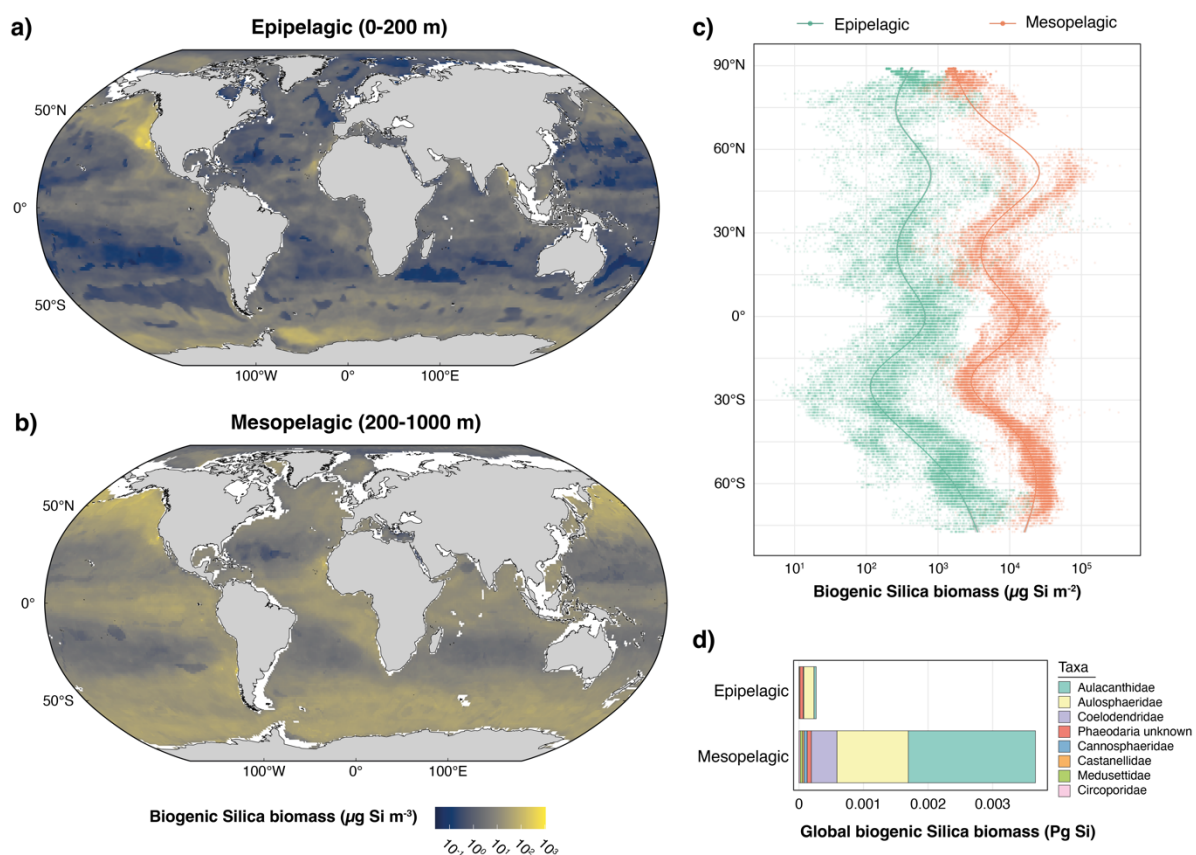


Figure 4.4 Climatologie globale des stocks de silice biogène des Rhizaires. (a) Climatologies dans les couches épipelagique (0-200 m) et (b) mésopélagique (200-1000 m). (c) Comparaison des répartitions latitudinales des stocks de silice biogène entre les couches épi- et méso-pélagiques. (d) Stock global dans les couches et répartition de la contribution des différents groupes taxonomiques.

biomasses de silice biogène largement supérieures en profondeur (Figure 4.4 a,b,d). Enfin, à la différence de ce qui avait été suggéré lors de notre première étude globale (Figure 2.3), **ces nouvelles analyses soulignent la présence en grandes quantités, de Rhizaires dans l’océan Austral, en particulier dans la couche mésopélagique** (Figure 4.4 c). Ces résultats, dans la lignée de notre étude sur la contribution des Rhizaires aux flux de silice biogène dans le Courant de Californie⁹⁴, viennent confirmer la place prépondérante des Rhizaires dans le cycle du silicium. En effet, de par leurs biomasses élevées dans la couche mésopélagique, ils ont une place unique vis-à-vis des autres organismes silicifiants, car aucun autre n’occupe de telles couches profondes. Là où les diatomées dominent sans partage les eaux superficielles (à quelques rares exceptions près) et ont un rôle prépondérant dans le cycle du silicium en surface, les éponges silicifiantes dominent le cycle dans le benthos¹³⁴. Nos résultats suggèrent donc que les Rhizaires (en particulier ici les Phaeodaires) dominent, eux, le cycle du silicium dans l’océan profond. Ainsi, de telles observations vont à l’encontre du schéma classique qui suggère que les diatomées ont repris le contrôle majeur de ce cycle il y a 100-200 millions d’années, laissant les éponges et les Rhizaires au second rang¹². **Dès lors, dans les océans modernes, nos résultats suggèrent que les trois acteurs continueraient de contrôler, dans des proportions encore à quantifier, le cycle du silicium, en occupant des niches écologiques bien distinctes.** Une telle affirmation est bien entendu à confirmer en continuant d’étudier, localement si possible, les contributions relatives de ces groupes (voir **Chapitre 4**).

Naturellement, de telles observations relatives à un cycle biogéochimique majeur nous a poussé à quantifier leur rôle dans le cycle du carbone. En suivant la même méthodologie que pour le silicium (allométrie puis modélisation), nous avons estimé les climatologies globales des biomasses carbonées dues aux Rhizaires (Figure 4.5). À la différence des climatologies pour la silice, les climatologies des biomasses carbonées ne sont pas limitées aux Rhizaires siliceux, mais incluent l'ensemble des grands groupes de Rhizaires (Phaeodaire, Collodaire, Acanthaire, Foraminifère et Rhizaires non identifiés) détectables avec l'UVP5. Ainsi, l'inclusion de ces autres groupes influence les patrons de distribution dans la mesure où les Rhizaires mixotrophiques (les Collodaires et, dans une moindre mesure, les Acanthaires) occupent une place prépondérante dans les gyres subtropicaux. La différence de biomasses carbonées reste néanmoins toujours marquée, avec une biomasse plus importante en profondeur. **Les patrons latitudinaux confirment également la présence importante des Rhizaires dans l'océan Austral avec des biomasses moyennes parmi les plus élevées.** En revanche, lors du calcul des biomasses globales, les valeurs obtenues (Figure 4.5 d) sont, sans surprise (dans la mesure où nous avons démontré que les densités moyennes carbonées sont moindres que précédemment supposées⁵¹), différentes de celles estimées (sans modélisation) lors de notre première étude globale⁶⁴. Le stock global étant une métrique, parmi tant d'autres, du rôle des Rhizaires dans le cycle du carbone (ou tout cycle biogéochimique généralement), nous avons souhaité explorer une autre facette de leur rôle.

Parmi les différents modes trophiques des Rhizaires, certains groupes, comme les Phaeodaires, sont des organismes se nourrissant des flux de neige marine (*flux-feeders*)^{22,32}. Lors de mon séjour à San Diego, nous avons abordé localement la question de l'effet de ces organismes sur les flux d'export de carbone (voir les perspectives du **Chapitre 2**)^{75,104}. Nous avons révélé que les Phaeodaires pouvaient avoir un rôle substantiel sur ces flux en les atténuant de plus de 20% (Figure 3.6). En suivant le même questionnement et en appliquant la même méthodologie (à savoir le calcul de la demande carbonée individuelle, correspondant à la division entre le contenu carboné individuel et le produit entre le temps de renouvellement et l'efficacité de croissance), nous avons utilisé notre modèle d'habitat pour estimer globalement la demande carbonée des populations de Rhizaires dans le mésopélagique (Figure 4.5 f). En comparant ces demandes à une gamme d'estimation locale et globale d'export de carbone particulière dans l'épipélagique, nous avons enfin estimé l'atténuation potentielle des Phaeodaires sur ces flux (Figure 4.5 e). **Ainsi, les Phaeodaires à eux seuls pourraient atténuer entre 3.8 et 9.2% des flux gravitationnels globaux.** Cet impact sur les flux apparaît variable entre les différents bassins océaniques. En effet, là où les Phaeodaires semblent avoir un rôle moindre dans l'atténuation des flux gravitationnels en Arctique, **ils jouent un rôle prépondérant dans l'océan Austral en atténuant 11.2-23.4% des flux gravitationnels dans cette région.** Malgré leurs stocks globaux carbonés revus à la baisse et moindres comparés aux métaozaires, nos estimations globales révèlent, pour la première fois, leur rôle conséquent dans les flux d'export. **Ces chiffres sont d'autant plus surprenants que ce rôle est imputable à de simples organismes unicellulaires,** là où les organismes multi-cellulaires tels que les poissons mésopélagiques ou les crustacés sont communément cantonnés à ce rôle d'atténuateurs des flux. D'une manière plus générale, en additionnant ces valeurs au rôle nouvellement quantifié des Rhizaires dans le cycle du silicium, **nos estimations mettent en**

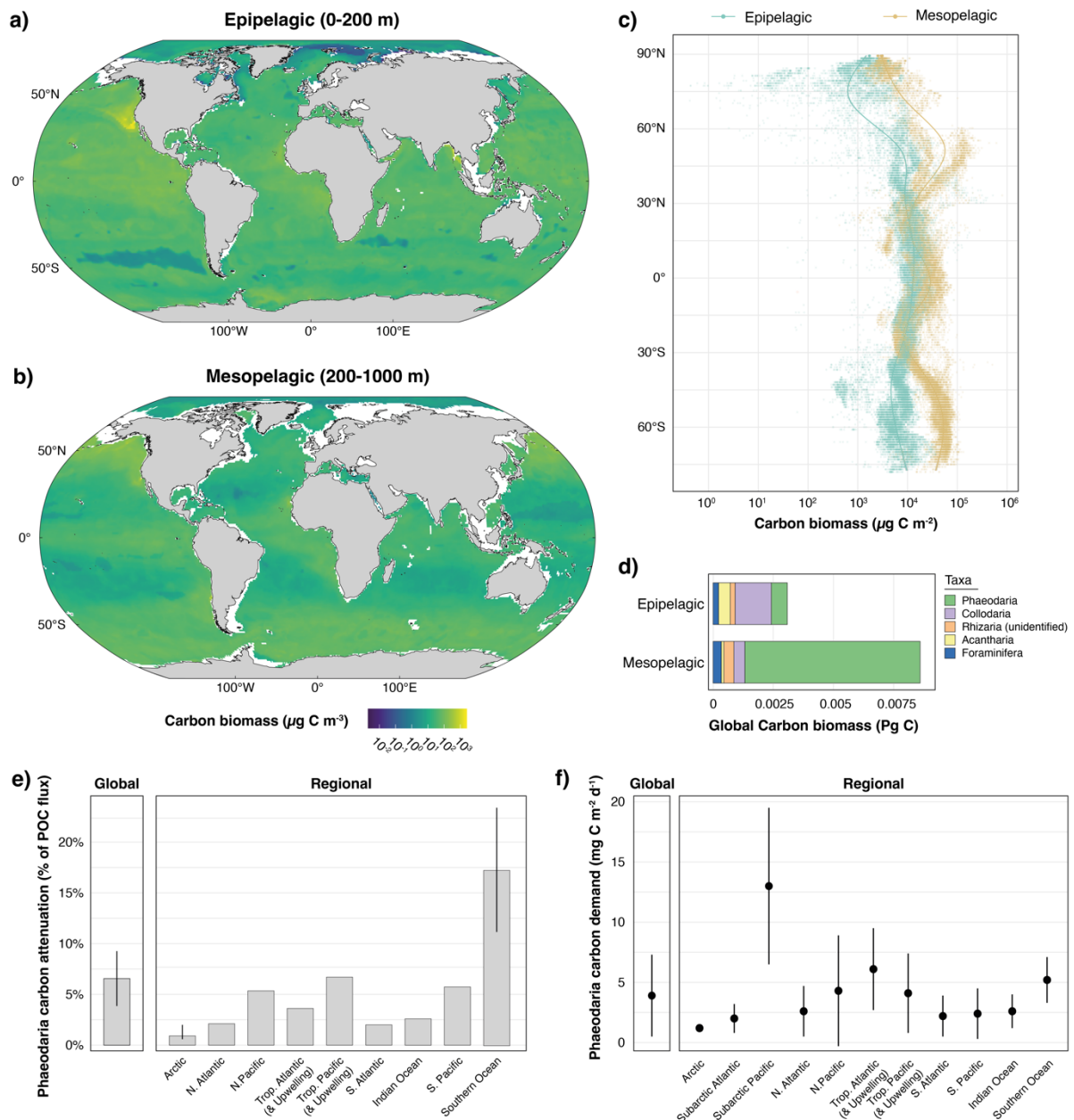


Figure 4.5 Climatologie globale des stocks de carbone des Rhizaires. (a) Climatologies dans les couches épipelagique (0-200 m) et (b) mésopélagique (200-1000 m). (c) Comparaison des répartitions latitudinales des stocks de carbone entre les couches épi- et méso-pélagiques. (d) Stock global dans les couches et répartition de la contribution des différents groupes taxonomiques. (e,f) Demandes en carbone des Phaeodaires dans différentes régions océaniques et leurs conséquences sur l'atténuation des flux d'export de carbone.

lumière le rôle conséquent des Rhizaires dans le contrôle des cycles biogéochimiques de l'océan profond. Toutefois, ces estimations restent à affiner localement, tout comme la quantification d'autres processus d'interactions avec ces cycles demeure nécessaire (voir les perspectives du **Chapitre 2**). Par exemple, le devenir de leurs stocks conséquents dans le mésopélagique reste encore mal compris et mal quantifié. Une piste pour produire une estimation de la proportion des stocks qui contribuent aux flux serait de quantifier le taux de mortalité des organismes, mais également la vitesse de chute de ces organismes morts. Mais, comme nous l'avons exposé, **bien qu'il existe des mesures de valeurs de chute enregistrées**

ex situ, de telles valeurs laissent une grande part d'incertitude quant aux chutes réalisées *in situ*.

b. Le VisuTrap, une nouvelle méthode pour mesurer in situ les vitesses de chute des particules marines

Ce chapitre aborde, en partie, le contenu d'un article de ma doctorante Manon Laget, actuellement en révision chez Limnology et Oceanography : Methods.

Avant-propos : Avant de présenter le système VisuTrap et les résultats obtenus, je tiens à préciser que malgré un système pensé et construit pour répondre à une question (la vitesse de chute des Rhizaires), le VisuTrap est allé bien au-delà de nos attentes, en enregistrant des vitesses de chutes pour une variété de particules marines (principalement inorganiques), laissant les Rhizaires au second plan. Cette partie s'éloigne donc des Rhizaires, pour présenter des résultats concernant le cycle du carbone de manière plus générale que le seul rôle des Rhizaires dans celui-ci.

Lors du montage de mon projet ANR, une des pistes que je souhaitais aborder était la question des vitesses de chute des Rhizaires, afin de répondre aux questionnements décrits précédemment. Deux options étaient alors envisagées : poursuivre les mesures *ex situ* (avec les limites que cela implique) et/ou développer une nouvelle méthode pour mesurer les vitesses de chute des Rhizaires directement *in situ*. L'opportunité d'un partenariat avec le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer a permis de donner une suite intéressante à la seconde hypothèse. Il a en effet été possible de profiter du développement de l'UVP6 pour élaborer un système qui permettrait de mesurer les chutes, tout en autorisant la mesure plus classique des flux. Ainsi, nous avons choisi de modifier un piège à sédiments (dont les dimensions ont été faites sur mesure) et d'intégrer un UVP6 en son sein afin de créer le VisuTrap (Figure 4.6).

Elaborer un instrument en partant de zéro implique nécessairement un long processus de développement et un temps encore plus long d'optimisation. Le setup actuel du VisuTrap (Figure 4.6) correspond au résultat final de deux années d'optimisation pendant lesquelles l'instrument a été déployé à six reprises (dont quatre campagnes océanographiques entre 2021 et 2023). Par souci de clarté et d'esprit de synthèse, je décris ci-dessous uniquement la philosophie liée au design final, les étapes de post-processing et certains des résultats préliminaires récemment obtenus.

Une des contraintes principales pour mesurer les vitesses de chute *in situ* est le fait d'avoir un minimum de perturbations afin d'enregistrer des vitesses non altérées. Le design du VisuTrap étant pensé pour un déploiement sur des lignes dérivantes lagrangiennes, ses mouvements peuvent être donc reliés à l'oscillation de surface. Afin de limiter l'effet des oscillations, l'UVP6 qui enregistre les images est enfermé dans un piège à sédiments cylindro-conique (la pente de la partie conique étant similaire à celle d'un piège à sédiments type PPS5), ouvert uniquement dans sa partie supérieure. L'ouverture est recouverte par deux nids d'abeilles successifs ayant pour but de réduire l'effet turbulent de courants rentrant dans le piège, en brisant la turbulence

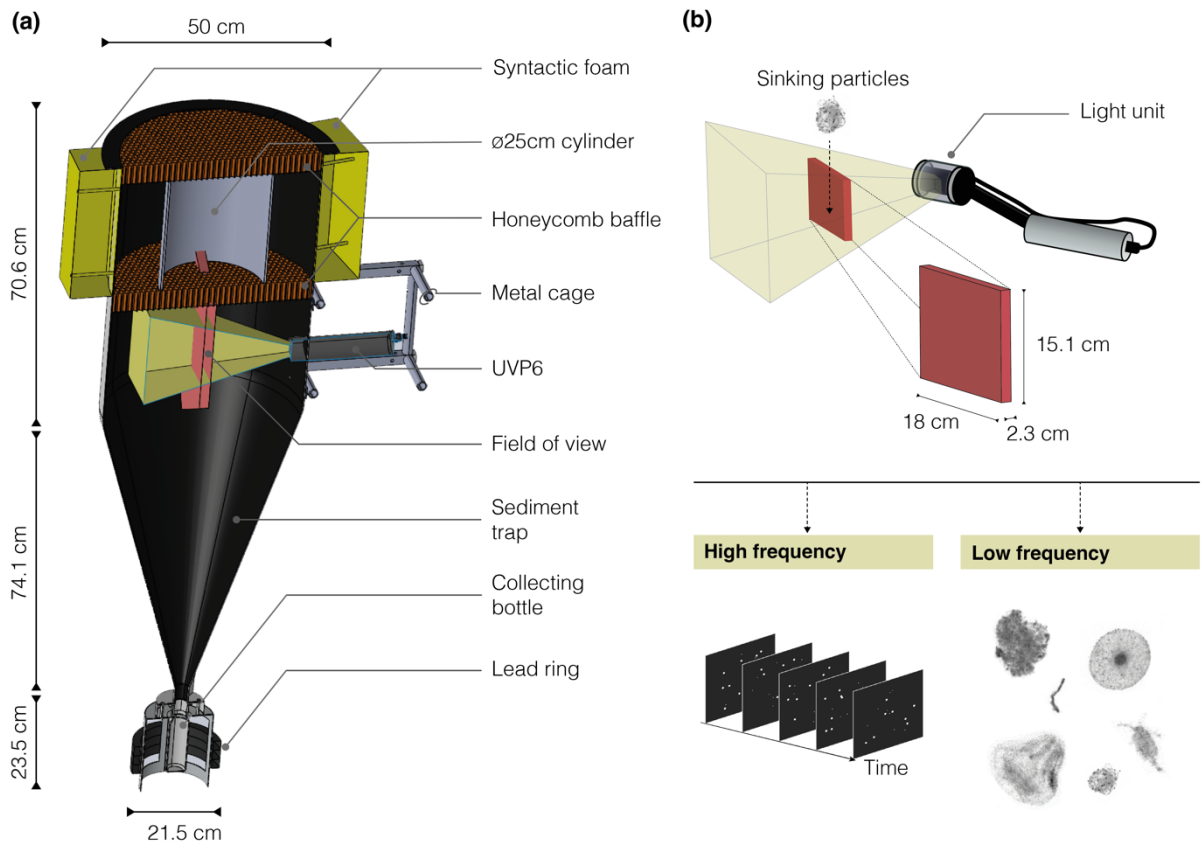


Figure 4.6 Présentation schématique du Visutrap et de son fonctionnement. (a) Organisation des différents constituants du Visutrap et ses dimensions. (b) Dimension et organisation du champ de vision de l’UVP6, intégré au sein du Visutrap. L’UVP6 peut alterner entre deux modes, haute et basse fréquence, qui génèrent des images brutes (pour la trajectométrie) dans le premier cas, et des vignettes dans le second.

en petit vortex de moindres intensités. Un deuxième cylindre, placé entre les deux nids d’abeilles, a également pour but de réduire l’effet des perturbations, réduisant par la même occasion le ratio d’aspect (rapport entre l’ouverture et la hauteur)¹³⁵. Enfin, étant donné que les turbulences augmentent avec l’inclinaison du piège¹³⁶, le Visutrap est ballasté dans sa partie basse tandis que la partie haute est agrémentée de blocs de flottaison.

À la différence de l’utilisation classique des UVP6 qui ont pour vocation d’être déployés à la verticale lors de profils verticaux, l’UVP6 qui est intégré dans le Visutrap est placé à l’horizontale ce qui permet de placer le grand côté du champ de vision en parallèle de l’axe théorique des chutes de particules (Figure 4.6 b). L’instrument ainsi placé, nous disposons de 15 cm pour enregistrer, à raison d’une image par seconde, la vitesse de chute d’une particule passant dans le champ d’image. Pour des soucis d’optimisation de mémoire (limitée à 1 To) et de batterie, le Visutrap fonctionne en alternant le mode haute fréquence (pour la trajectométrie) et le mode basse fréquence (pour la capture d’images individuelles). Ainsi programmé, il est possible d’enregistrer sur quatre jours consécutifs, représentant ainsi 48h de trajectométrie constituées en réalité d’un total de $\sim 80\,000$ images brutes à traiter. Le développement technique du Visutrap a été suivi d’une longue période nécessaire au codage d’une suite d’opérations informatiques qui ont permis de convertir ces masses d’images brutes en trajectoires. Cela est réalisé grâce à un ensemble de scripts Python qui effectuent les opérations suivantes : 1)

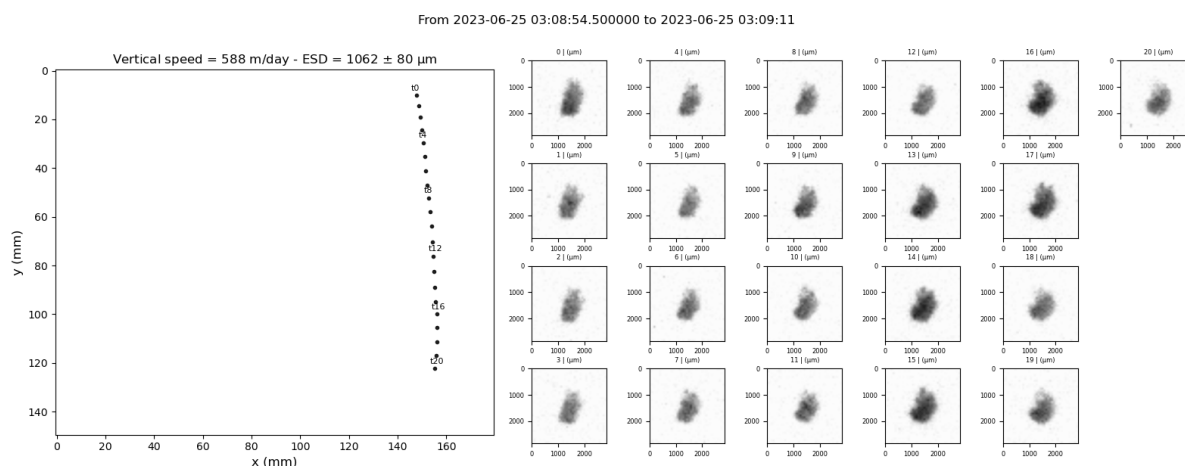


Figure 4.7 Représentation schématique des trajectoires produites par le code de trajectométrie. La trajectoire est visualisée dans la partie gauche (la dimension y correspondant à la verticale), chaque point correspondant à une étape de la trajectoire. Pour chaque point (~1 sec) la vignette correspondante de la particule est visualisée dans la partie droite. Les informations sur la trajectoire et la particule sont indiquées dans la partie supérieure (ici une particule de taille 1 062 μm , sédimentant à 588 mètres par jour et dont la séquence a été enregistrée pendant 16.5 secondes le 25 juin 2023 à 03h08).

conversion des images brutes en images binarisées, 2) détection des particules dont la taille est supérieure à 100 μm , 3) pour chaque particule $>600 \mu\text{m}$, le processus de trajectométrie est ensuite initialisé. La trajectométrie consiste en quatre étapes successives : après une première détection de particules (t_0), le potentiel de correspondance à ($t+1$) des particules candidates, situées à l'intérieur de la zone de recherche circulaire (25 fois le diamètre de la particule), est évalué. Puis, des recherches successives sont répétées ($t+i$) en examinant les particules potentiellement correspondantes (même critère de taille) à $\pm 100^\circ$ de la direction de la trajectoire, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de correspondance possible, finissant ainsi la trajectoire (t_{final}). Cette procédure, qui peut paraître très simple, correspond néanmoins à la procédure testée parmi plusieurs dizaines, produisant le taux le plus faible de trajectoire erronée (des trajectoires ne correspondant pas à une seule particule). Finalement, les trajectoires, dont le nombre ne dépasse pas généralement plusieurs centaines, sont visualisées individuellement (Figure 4.7) et classifiées afin de séparer les trajectoires d'organismes vivants et les fausses trajectoires.

Étant donné l'aspect novateur et récent du Visutrap, au moment où j'écris ces lignes, nous sommes enfin au stade où nous pouvons commencer à essayer de résoudre des questions scientifiques. Les résultats présentés ci-après correspondent ainsi aux analyses préliminaires des données acquises dans le cadre de la campagne océanographique APERO, qui s'est déroulée lors de l'été 2023. **Dans cette campagne, cinq cycles quasi-lagrangiens ont été échantillonnés avec une ligne dérivante, sur laquelle étaient placés trois Visutrap (soit douze déploiements individuels de Visutrap, en moyenne pendant trois jours).** En suivant une approche précédemment utilisée sur la neige marine⁸², nous avons projeté les 117 690 images de neige marine capturée par l'UVP6 des Visutrap (lors des phases non dédiée à la trajectométrie) dans un espace multidimensionnel, en utilisant seize variables morphologiques (ex : taille, élongation, niveau de gris ; Figure 4.8). Le but de cette approche était d'établir un morpho-espace des particules de neige marine, afin de les classifier par type et de pouvoir catégoriser les particules vues dans les trajectoires de chute des Visutrap. Nous observons ainsi

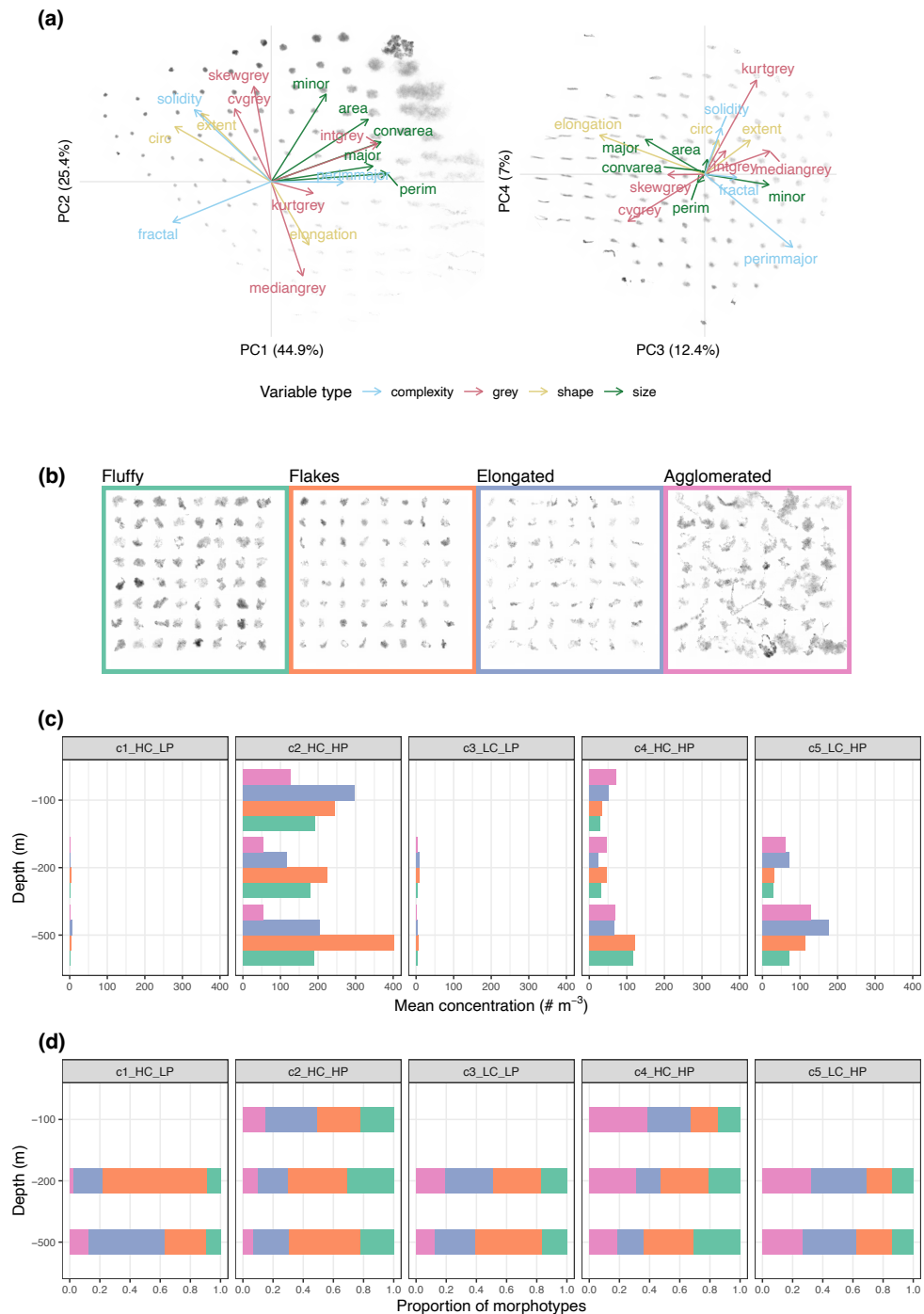


Figure 4.8 Description morphologique et distribution des particules dans les différents cycles lagrangiens de la campagne APERO. (a) ACP (morpho-espace) des 16 variables morphologiques des particules vues par l’UVP6hf. Les quatre axes principaux (PCs) sont représentés, avec le pourcentage de variance expliqué en parenthèses. Les flèches, colorées en fonction du type de descripteur morphologique, indiquent les corrélations entre les descripteurs et chaque PC. Une sélection aléatoire d’images est représentée en fonction de leurs coordonnées dans chaque plan factoriel. (b) Le morpho-espace est subdivisé en clusters-morphologiques (morphotypes) par la méthode des k-means. (c) Distribution de la concentration des morphotypes en fonction des cycles (HC = high chlorophyll a ; LP = low particle concentrations) et des trois profondeurs. (d) Proportion des quatre morphotypes par cycle et profondeur.

entre les cinq cycles des différences dans la composition des particules ainsi que dans les concentrations. Hormis pour le Cycle 1 (anticyclone à faible productivité), il est intéressant de

souligner l'importance grandissante des particules de types « flake » avec la profondeur. Pour les particules de types « agglomérées », la distribution est inversée, leur importance diminuant à mesure que la profondeur augmente.

Le but des Visutrap étant tout d'abord d'estimer les vitesses de chute des particules, nous avons enregistré 22 150 trajectoires de particules en sédimentation. Ces trajectoires ont ensuite été filtrées pour obtenir un total final de 8 942 trajectoires (chaque trajectoire étant l'enregistrement de la chute d'une particule pendant 6 secondes minimum) de particules de tailles moyennes de $924 \pm 434 \mu\text{m}$ (de 570 à 6 625 μm). Nous avons observé pour les vitesses de sédimentation, variant entre 4 et 1 104 m j^{-1} (moyenne de $301 \pm 165 \text{ m m j}^{-1}$), des différences significatives entre les profondeurs échantillonnées pour les cycles 2, 3 et 4 (Figure 4.9).

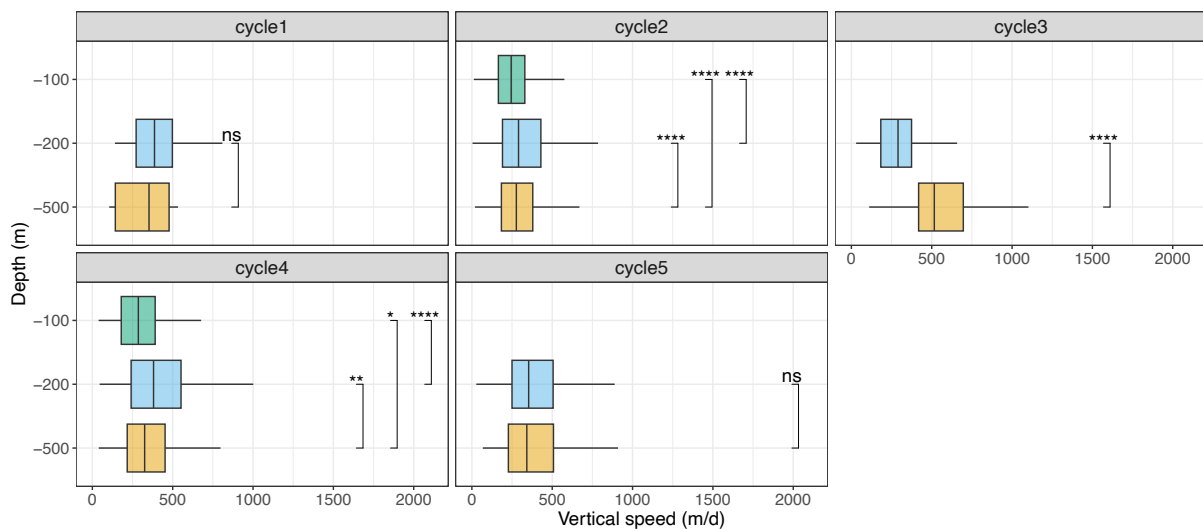


Figure 4.9 Vitesses de sédimentation des particules lors de la campagne APERO. Chaque panneau indique un cycle lagrangien et les deux/trois profondeurs couvertes par un Visutrap. Les différences de vitesses sont testées, pour chaque cycle, entre les profondeurs (ns = non significatif, * à **** = différents niveaux de significativité).

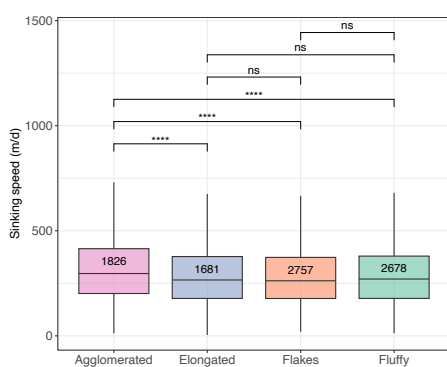


Figure 4.10 Vitesse de sédimentation en fonction des quatre morphotypes lors de la campagne APERO.

Afin d'essayer de comprendre les patrons observés entre les différences, nous avons projeté les images des particules capturées pour la trajectométrie dans le morpho-espace établi précédemment. Ainsi, nous avons pu assigner à chaque trajectoire, et donc pour chacune des particules enregistrées lors de leur chute, un morphotype. Il apparaît, de manière générale, que les particules de type agglomérées sédimentent significativement plus vite que l'ensemble des trois autres types de morphotypes (Figure 4.10). Aucune différence dans les vitesses n'est observée pour les trois autres morphotypes. De manière surprenante, bien que les vitesses moyennes de l'ensemble des particules soient généralement plus

élevées à 200 m, ce n'est pas la profondeur à laquelle les particules « agglomérées » (*a priori* donc les plus rapides) sont les plus abondantes (100 m ; Figure 4.8). Sans analyse plus poussée à ce stade, il est probable que des paramètres autres que la morphologie des particules puissent affecter la vitesse de chute (ex : la température qui influence la viscosité d'un fluide). Une étape

supplémentaire sera donc d'intégrer les paramètres environnementaux (obtenues par les capteurs embarqués sur la CTD) dans l'analyse de ces vitesses de chute.

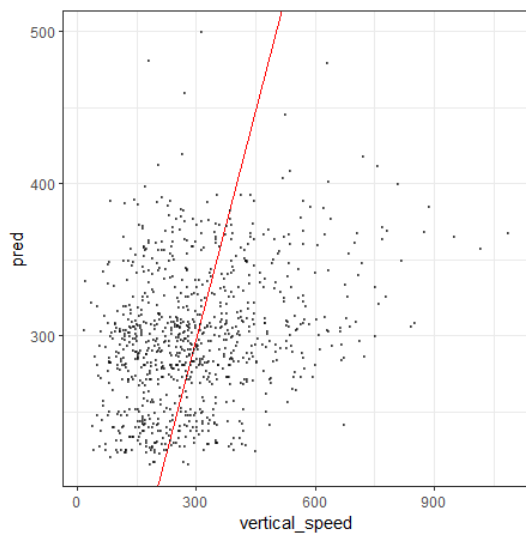


Figure 4.11 Modèle de prédiction, par apprentissage machine supervisé, des vitesses de chute enregistrées lors de la campagne APERO ($R = 0.29$).

Enfin, le but ultime des analyses Visutrap étant d'essayer de prédire les vitesses de chute des particules à partir de leur morphologie (et non uniquement à partir de leur taille, comme classiquement fait avec la loi de Stokes), nous avons essayé de construire des modèles de prédiction des vitesses de chute, toutes particules confondues, ou morphotype par morphotype. Pour cela, nous avons utilisé des modèles additifs généralisés (GAMs) et nous avons également eu recours à l'apprentissage machine supervisé (Booster Regression Tree). Bien que nous obtenions des modèles qui sont significatifs dans l'ensemble (Figure 4.11), la part de variance expliquée par les modèles s'avère faible (généralement $<40\%$). Ces faibles valeurs suggéreraient de prime abord que la morphologie n'explique qu'une faible partie de la vitesse de

chute des particules. Néanmoins, par morphologie, il faut bien comprendre que l'UVP6 n'a accès qu'à une mesure en deux dimensions (2D) d'une particule et ne peut, en aucun cas, estimer la densité réelle d'une particule, ni sa composition biologique. En effet, nous ne serions pas en mesure d'estimer la présence de ballasts minéraux dans les particules que nous identifions. Il en va de même pour la présence d'organismes sur les particules, les bactéries colonisant par exemple souvent les particules en chute. Ainsi, au stade préliminaire d'analyse des données fraîchement collectées lors de la campagne APERO, il subsiste de nombreuses inconnues à analyser afin d'être en mesure de pleinement exploiter ces résultats.

Conclusion intermédiaire Chapitre 3 :

Mon utilisation de l'imagerie *in situ* a longtemps été orientée vers l'étude de l'écologie planctonique et non vers la biogéochimie marine. Lors des différentes étapes de ma carrière, j'ai peu à peu développé ce second axe de recherche et je me suis interrogé sur le moyen d'intégrer de manière novatrice mes compétences en imagerie *in situ* au profit de la biogéochimie. À ce jour, grâce à plusieurs études combinant imagerie *in situ* et équation allométrique, nous avons pu souligner de manière plus précise l'importance insoupçonnée des Rhizaires dans deux cycles biogéochimiques majeurs des océans. Avec la diversification des approches d'imagerie (voir les perspectives du [Chapitre 1](#)) et ce que j'envisage comme expériences au niveau du métabolisme des Rhizaires (voir les perspectives du [Chapitre 2](#)), mes démarches précédentes vont être enrichies dans la perspective d'une meilleure compréhension du rôle des Rhizaires. Enfin, grâce à la tournure inédite qu'ont pris les résultats des Visutrap, je compte élargir mes travaux futurs à l'étude de la neige marine en générale, diversifiant ainsi mes compétences et appuyant mon expertise sur l'utilisation variée de l'imagerie *in situ*.

4. Perspectives : Vers une nouvelle génération d'approches en imagerie *in situ* pour l'étude de la biogéochimie marine

a. Perspective 4.1 : Le futur du Visutrap et de la trajectométrie

Après trois années de réflexion, développement, réparation et optimisation, le Visutrap a enfin commencé à fournir des données pour lesquelles notre indice de confiance est élevé (à la différence des premiers déploiements où plusieurs éléments laissaient à penser que les données de trajectoires seraient inutilisables) et nous avons enfin pu commencer à répondre à des questions scientifiques et non pas seulement techniques (voir précédemment). Dans son design actuel, qui pourra très certainement évoluer dans le futur, le Visutrap va pouvoir être déployé de nouveau sur des campagnes d'opportunité, fournissant ainsi des estimations précieuses de vitesses de chute en parallèle à d'autres instruments, qui requièrent cette information (ex : les pièges RESPIRE¹³⁷ récemment déployés en parallèle des Visutrap lors de six déploiements mensuels en mer Ligure et lors de la campagne APERO). Néanmoins, dans un souci permanent d'évolution méthodologique et de valorisation de ces années de développement, plusieurs pistes quasi-immédiates se dessinent pour le futur du Visutrap et de la trajectométrie que nous avons développée.

Dans un premier temps, la trajectométrie actuelle est le fruit de tests rigoureux et variés, ayant pour but de fournir un code robuste et répliquable pour la communauté scientifique. La fin du développement du Visutrap a ainsi coïncidé avec le développement conjoint entre le Laboratoire de Villefranche-sur-Mer et la Woods Hole Institution of Oceanography d'un flotteur ayant pour vocation de mesurer, entre autres, des vitesses de chute *in situ*. Ce flotteur, dont la dénomination varie entre *Sediment Float* et *Twilight Zone Explorer (TZX)*, est une nouvelle



Figure 4.12 Twilight Zone Explorer. Ce flotteur est un NBST modifié pour embarquer une caméra UVP6 (au centre du flotteur) permettant de capturer des séquences de chute de particules en sédimentation.

itération du *Neutrally Buoyant Sediment Trap* (NBST)^{138,139} qui embarque pour la première fois une caméra UVP6 (Figure 4.12). D'une manière similaire au Visutrap, l'UVP6 du TZX est couché à l'horizontale afin de rendre possible la capture consécutive d'images d'une même particule en sédimentation. Étant donné qu'il embarque un UVP6, l'ensemble du processus de trajectométrie développé pour le Visutrap est de ce fait applicable aux données produites par le TZX. Nous avons ainsi pu tester le code lors du déploiement récent d'un TZX lors de la campagne APERO, où nous avons pu extraire avec succès des trajectoires de chute enregistrées par le TZX. Cependant, l'analyse préliminaire de ces trajectoires a révélé que le TZX est en mouvement d'oscillation quasi permanent, ce qui influence grandement les trajectoires et les vitesses de chute. Aussi, à compter de la fin de l'année 2023, une thèse va commencer au sein du LOV, dont l'un des objectifs sera de découpler les mouvements du TZX des trajectoires. Cela se fera en étroite collaboration entre le LOV et le LOG, ce qui permettra de valoriser directement le travail de développement du Visutrap. D'une manière plus générale, le TZX et le Visutrap, bien qu'ayant un but commun, diffèrent beaucoup, tant en termes de coût général (le prix d'un TZX est quatre à cinq supérieur à celui d'un Visutrap) que de maintenance (déployer un TZX à partir d'un navire océanographique n'est pas aisé) et de philosophie. En effet, en tant que flotteur, le TZX est totalement découplé des mouvements de houle, cause principale des turbulences parfois observées dans les Visutrap. Ainsi, les deux systèmes offrent des perspectives différentes mais complémentaires. Lors de la récente campagne océanographie APERO, les deux systèmes ont été déployés en parallèle, ce qui permettra dans un futur très proche de comparer les performances de ces deux systèmes. Enfin, grâce à cette complémentarité mais également en raison de la différence de design, les systèmes pourront être déployés alternativement en fonction des besoins, mais surtout des écosystèmes échantillonnés (voir [Chapitre 4](#)).

Dans un second temps et un futur plus lointain, le Visutrap pourrait évoluer vers une version dédiée à l'analyse des chutes de particules plus petites que 600 μm . Cette limite ayant été fixée pour nous permettre de séparer de manière quasi-certaine les particules organiques des inorganiques, elle dépend principalement de la résolution de l'UVP6 (73 μm)⁸⁶. Ainsi que nous l'avons évoqué dans le [Chapitre 1](#), l'UVP6 va évoluer dans les années à venir avec l'UVP6m, dont la résolution sera six à sept fois supérieure. Aussi, dans la mesure où j'entends acquérir cette nouvelle génération de caméra lors de sa commercialisation, j'envisage d'ores et déjà de tester s'il est possible d'utiliser une telle caméra pour répliquer notre approche avec le Visutrap. Même si techniquement le processus de trajectométrie est répliquable, plusieurs contraintes semblent néanmoins exister pour mesurer des vitesses chez de si petites particules. Tout d'abord, une résolution plus fine chez une caméra implique nécessairement un volume image plus faible. La première question est donc de savoir si l'UVP6m procurera un volume suffisant afin d'imager suffisamment de fois la particule pour en déterminer sa vitesse de chute. La seconde question, d'ordre plus théorique, est de savoir si des particules dont la taille se rapproche de 100 μm chutent activement ou si la vitesse devient prohibitive à partir d'une certaine taille. Une telle information n'a jamais été apportée par aucune des études ayant mesuré des vitesses de chute *in situ*. Malgré ces deux interrogations, réaliser une telle expérience lorsque l'UVP6m sera disponible relève d'un projet à mener en parallèle. Si ces tests s'avèrent

être positifs, cela permettra de continuer à valoriser le Visutrap et la philosophie inhérente à son développement.

b. Perspective 4.2 : Imagerie *in situ* à ultra-haute fréquence temporelle pour l'étude des flux d'export

Grâce au développement du Visutrap et à l'expertise nouvellement acquise d'un champ thématique qui ne m'était pas jusqu'alors familier, j'ai souhaité envisager quel pouvait être le futur du système Visutrap dans l'océanographie des dix prochaines années. Une des limites actuelles du Visutrap est liée à l'UVP6, qui ne peut embarquer un stockage mémoire plus large que 1 To et qui est dépendant du voltage de sa batterie. Ainsi, la trajectométrie n'est possible que pour de courts laps de temps et à l'heure actuelle, même si on peut supposer les vitesses de chute contraintes par des grandes lois physiques, il n'existe aucune information sur les variations temporelles de ces vitesses. Il semble probable que cela soit davantage dû à une barrière technologique qu'à un manque d'intérêt. De ce fait, **si nous étions en capacité de passer outre la limitation de mémoire de l'UVP6 et de lui fournir une énergie illimitée, serions-nous en mesure d'accéder à de telles informations ? Pourrions-nous ainsi mesurer les flux en temps-réel et déterminer si ces flux peuvent être reliés aux variations des vitesses de chute de la neige marine ?** C'est exactement dans ce contexte que je souhaite place une partie de l'avenir du Visutrap.

Par ailleurs, les dernières décennies ont vu l'apparition et la multiplication des observatoires câblés dans le monde, grâce à l'avancée des technologies nécessaires à de telles infrastructures¹⁴⁰. Les avantages de ces infrastructures sont multiples et trop nombreux pour être tous listés. Parmi ceux qui me semblent les plus pertinents, la possibilité d'étudier un écosystème et son évolution, via de multiples facettes thématiques, permet d'accéder à des informations précieuses pour comprendre l'évolution de ces écosystèmes et d'en prédire les changements à venir. Au sein du paysage européen, de tels observatoires sont regroupés au sein du programme EMSO (European Multidisciplinary Seafloor and water column Observatory - www.emso-eu.org). L'EMSO consiste en un système d'observatoires régionaux placés sur des sites clés en Europe. Chaque observatoire est équipé de multiples capteurs, placés le long de la colonne d'eau et sur le fond marin, mesurant en permanence différents paramètres biogéochimiques et physiques. L'EMSO vise à acquérir des séries temporelles longues (>12 ans) avec comme l'un des objectifs principaux l'étude de l'impact du réchauffement climatique sur les océans entourant l'Europe. Parmi les sites EMSO-France, le site mer Ligure et en particulier le site Ouest Ligure offre une plateforme multi-instrumentée de première envergure en France. L'observatoire est divisé entre la ligne fixe ALBATROSS (Autonomous Line with a Broad Acoustic Transmission for Research in Oceanography and Sea Sciences) et une boîte de jonction scientifique (BJS) dédiée aux sciences de la Terre, de la Mer et de l'Environnement. **Cette dernière est reliée à un câble électro-optique pour l'alimentation et la communication bidirectionnelle avec les opérateurs à terre, permettant une observation en temps réel de l'écosystème profond.** Récemment, le robot benthique chenillé BathyBot a été déployé et connecté à cette NJS. Ce robot, dédié à l'étude des fonds marins (en parallèle à la ligne ALBATROSS qui se concentre sur les processus pélagiques), embarque avec

lui une caméra UVP6 qui lui permettra d'étudier en quasi-temps réel les particules proches du fond. Néanmoins, seul BathyBot est équipé d'un UVP6, ce qui rend l'utilisation d'imagerie *in situ* absente de la ligne ALBATROSS.

C'est dans ce contexte que je souhaite intégrer le Visutrap. Grâce à la présence du câble électro-optique, j'entends déployer, à partir de la NJS, une nouvelle itération du Visutrap, qui serait câblé en puissance mais également en données. Ainsi, **il serait possible de piloter en temps réel l'UVP6 du Visutrap afin de moduler les fréquences d'acquisition et récupérer les données en quasi temps réel**. Les ressources d'un tel câblage sont multiples : nous pourrions avoir accès à l'évolution journalière, mensuelle et annuelle des vitesses de chute, tout en collectant des vignettes. Même si l'acquisition heure par heure des vitesses de chute est probablement une tâche non nécessaire (nous pourrions contraindre l'acquisition de ces vitesses à plusieurs créneaux journaliers, par exemple à l'aube, à midi et au crépuscule), la possibilité de moduler en temps réel la fréquence ouvre plusieurs pistes de recherche. Parmi celles-ci, la mer Méditerranée est fréquemment soumise à des événements de vents sahariens qui déposent des poussières désertiques à sa surface et influencent les cycles biogéochimiques¹⁴¹. **Nous pourrions ainsi, lors d'un tel événement, augmenter la fréquence d'acquisition du Visutrap afin d'observer des changements de comportement dans la vitesse de chute des particules (potentiellement ballastées par les poussières sahariennes)**.

Concrètement, l'intégration du Visutrap sur le câble de l'observatoire nécessite une étude préalable pour déterminer le meilleur moyen de connecter, d'installer et récupérer l'instrument (lors de la maintenance de la ligne). Dans cette optique, une demande de faisabilité va être, dans un premier temps, déposée auprès de l'INSU dans le courant de l'année 2023. Le projet théorique serait de câbler un Visutrap, à partir du fond, à une distance de 100 à 300 mètres du fond (en fonction des contraintes techniques liées à la récupération numérique des données). Placé à une telle distance du fond, le Visutrap serait théoriquement hors de la zone de remise en suspension des sédiments de fond pendant l'essentiel de l'année¹⁴². En parallèle à cette installation d'un Visutrap sur le câble, il est prévu de mettre en place sur la ligne ALBATROSS plusieurs pièges à sédiments (de type PPS4 ou 3 - <https://www.technicap.com/>) et plusieurs UVP6 (hors configuration Visutrap). Les pièges PSS seront équipés de carrousels rotatifs 24 positions, idéalement équipés de gel polyacrylamide, afin de déterminer la diversité composant les flux et d'en quantifier les flux d'export biogéochimiques. **Ainsi équipée, la ligne permettrait d'enregistrer, en parallèle du Visutrap placé au fond, les flux à mesure qu'ils progressent dans la colonne d'eau.**

Chapitre 4

Le rôle et le devenir des Rhizaires dans l'océan Austral

1. Contexte

En 2014, lors de la première présentation publique (à ASLO Grenade) des résultats de l'analyse globale des données UVP où nous révélions la biomasse sous-estimée des Rhizaires⁶⁴, j'avais été interpellé par un chercheur me faisant remarquer que nos données étaient probablement erronées tant le patron de distribution latitudinal suggérait l'absence des Rhizaires dans l'océan Austral. J'avais alors répondu que ce biais était probablement dû à l'absence des Acanthaires, trop petits pour être efficacement détectés par l'UVP. Presque dix années après cette intervention, je suis en mesure d'affirmer que notre patron latitudinal était effectivement erroné, tant **l'ensemble de nos analyses récentes met en lumière cet océan, comme un hotspot pour les Rhizaires** (voir Figure 4.4 et Figure 4.5). Notre erreur n'était peut-être pas finalement due à la gamme de détection de l'UVP, mais plutôt à un manque de couverture spatiale, étendue depuis. Nos résultats indiquent donc qu'il existe des abondantes populations de Phaeodaires dans l'océan Austral, et qu'elles sont encore plus importantes dans la zone mésopélagique. De plus, **ces populations représentent des stocks de carbone organique et de silice biogène parmi les plus importants au regard de tous les autres stocks quantifiés ailleurs dans l'océan**. Ces résultats sont-ils surprenants, voire inattendus, et comment peuvent-ils changer notre regard sur les cycles biogéochimiques qui s'y déroulent ?

L'océan Austral n'est pas le plus étendu des bassins océaniques (le deuxième plus petit après l'Arctique), mais son rôle dans la régulation du climat terrestre est sans comparaison¹⁴³. Il est responsable de l'absorption d'environ 70% de l'excès de chaleur mondiale chaque année¹⁴⁴ et c'est également un puits majeur pour les émissions de carbone anthropogénique¹⁴⁵. L'océan Austral est divisé par des fronts qui le scindent en un certain nombre de zones distinctes formant des écorégions aux propriétés environnementales différentes¹⁴⁶. Du nord au sud se trouvent le front subtropical, le front subantarctique et le front polaire antarctique, tandis que plus au sud, d'autres fronts marquent la limite méridionale du courant circumpolaire antarctique. Grâce à cette multitude d'habitats, l'océan Austral abrite une grande diversité d'organismes dont les adaptations écologiques et l'histoire évolutive sont sans précédent¹⁴⁷. Néanmoins, malgré des décennies d'études, cet océan constitue un écosystème hostile limitant nos capacités de recherche. **Ainsi, malgré son rôle important dans la séquestration du carbone atmosphérique, l'océan Austral reste une région à explorer pour calculer de manière plus fine la part qu'il joue dans la séquestration totale du carbone par l'océan mondial**¹⁴⁸. Réduire l'incertitude actuelle passe par une meilleure compréhension (et quantification) des mécanismes d'export, mais également une meilleure connaissance des communautés responsables de cet export. Bien qu'il existe de nombreux taxa impliqués dans la production et l'export du carbone, un consensus clair se manifeste sur le fait que les diatomées constituent le

groupe phytoplanctonique dominant et un des vecteurs principaux de l'export dans cet océan¹⁴⁹. Tout comme les Rhizaires, les diatomées biominéralisent un squelette (frustule) de silice biogène et sont considérées comme le moteur principal du cycle du silicium dans les océans actuels^{9,12}. **Malgré cela, le rôle et la contribution des autres biominéralisateurs du silicium restent des variables mal comprises.**

a. Qu'en est-il des Rhizaires présents dans l'océan Austral ?

Historiquement, les données à notre disposition séparent les Radiolaires des Phaeodaires, ce qui nécessite de traiter ces deux sous-groupes indépendamment.

À l'échelle globale, une méta-analyse d'une collection d'échantillons de filets, pièges et sédiments de surface, indique que la diversité et l'abondance des Radiolaires sont maximales à l'équateur tandis qu'elle sont minimales aux deux pôles^{150,151}. Toutefois, il semble exister un enfoncement en profondeur des populations de Radiolaires avec les latitudes, les populations occupant l'océan Austral étant *a priori* présentes dans des zones plus profondes que leurs congénères des tropiques. Une étude des populations de Radiolaires (**comprises entre 35 et 405 µm**) dans l'océan Austral illustre ce fait¹⁵². Les abondances les plus élevées se trouvent effectivement entre 100 et 300 m, sous la couche de mélange. **De plus, ces données démontrent l'existence de populations profondes, dont la composition est différente, mais également moins abondantes que celles de surface.** La comparaison des compositions des populations de surface suggère qu'**il n'existe pas d'éco-régionalisation entre les différentes zones de l'océan Austral**, un patron radicalement différent de ce qui est observé chez le zooplancton dans cet océan¹⁵³.

Si nous considérons que la composition des sédiments de surface reflète la composition des populations vivant dans la colonne d'eau, la présence de Radiolaires fossiles est une autre source d'information pour comprendre la distribution de ces organismes. À ce jour, la base de données SO-RAD (Southern Ocean Radiolarian), qui compile 228 échantillons de sédiments de surface récents¹⁵⁴, constitue la source la plus exhaustive pour cette région et ces organismes. Contrairement à ce que suggèrent les données de filet, **une méta-analyse de cette base de données soutient l'existence d'une éco-régionalisation des populations de Radiolaires en fonction des trois secteurs australs (Atlantique, Indien et Pacifique) ainsi qu'en fonction de la position des fronts**¹⁵⁵. De telles observations semblent confirmer les hypothèses historiques à propos des dichotomies parfois observées entre les assemblages vivants de la colonne d'eau (qui reflètent les populations à un instant donné dans un court laps de temps) et ceux intégrés dans les sédiments de surface (qui sont le résultat de centaines d'années d'accumulation des populations sus-jacentes), bien que celles-ci soient variables entre les régions¹⁵². **D'une manière générale, cela pose la question de la validité de l'utilisation des données paléostratigraphiques pour la reconstruction des populations passées, et vice-versa. Sans réelle compréhension des dynamiques spatio-temporelles des populations dans la colonne d'eau, de leurs exports vers le fond et de leurs incorporations dans les sédiments de surface, interpréter ces données reste délicat.**

Les informations relatives à la présence des Phaeodaires dans l'océan Austral sont encore plus disparates. Néanmoins, la plus poussée des analyses d'échantillons collectés dans

cette zone suggère que ces populations sont beaucoup plus abondantes et diversifiées que supposées¹⁵⁶. Dans cette étude, 125 espèces de Phaeodaires ont été observées entre le Pacifique méridional et l'Antarctique, dont une dizaine sont communément trouvées dans les différentes régions de l'océan Austral. Néanmoins, aux dires des auteurs : « *[Phaeodaria] have been a difficult group to identify because of their extremely delicate, easily broken lattice and radial tubes* ». Cette lacune, bien connue chez les Rhizaires, pose malheureusement le problème de la quantification effective de ces populations. Seules les espèces les plus robustes ont ainsi pu être quantifiées, principalement celles dont la taille n'excède pas 500-700 μm . Les variations annuelles des abondances de Challengeridae (famille souvent retrouvée dans les études des communautés planctoniques dans l'océan Austral^{43,100}) suggèrent deux pics distincts : un pendant l'automne austral, le second, d'intensité similaire, pendant l'hiver austral. Le reste du temps, les abondances sont deux à trois fois moindres, voire totalement absentes. **Néanmoins, cette famille occupe principalement la couche épipélagique et nous pouvons supposer que leurs abondances sont plus intimement liées aux variations environnementales annuelles.** À l'inverse, la majorité des espèces de Phaeodaires observées (notamment les Aulacanthidae et les Aulosphaeridae, les deux groupes qui contribuent à >80% de la biomasse totale des Phaeodaires - voir Figure 4.4 et Figure 4.5), occupent des masses d'eau >500 m, un patron de distribution classiquement observé⁶⁵. Une telle distribution en profondeur implique d'autres conséquences hypothétiques sur les abondances de ces organismes. **Puisqu'ils occupent de masses d'eau où les variabilités environnementales spatio-temporelles sont moindres, il est probable que les abondances de ces organismes soient moins variables au cours du temps et que les effets des systèmes frontaux s'en trouvent réduits.** Ainsi, une similarité faunistique est attendue, et observée¹⁵⁶, pour ces organismes, entre les différentes régions australes.

b. Quel est leur contribution à l'export et la séquestration de matériel ?

Il n'est pas aisé d'extraire de la littérature des informations claires quant à la contribution relative des Radiolaires et des Phaeodaires aux flux de Rhizaires. **Effectivement, quand la majorité n'inclut pas les grandes fractions de tailles, les données soulignent la difficulté de réellement quantifier la présence de Phaeodaires à cause de leur fragilité et de leur susceptibilité à la dissolution¹⁵⁷.** Par exemple, dans l'épipélagique, un flux de 1 000 Phaeodaires $\text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$ devient pratiquement nul plus bas dans la colonne d'eau¹⁵⁸. Ces données fragmentaires, et probablement biaisées, suggèrent néanmoins que plus de la moitié des flux de Rhizaires sont dominés par les Radiolaires, à quelques exceptions près¹⁵⁸. Dans l'ensemble des zones échantillonnées par les pièges à sédiments sur la période 1980-90, les flux de diatomées surpassent ceux des Radiolaires de plusieurs ordres de grandeurs, que ce soit à la surface ou en profondeur¹⁵⁷. Cela étant, il est intéressant de souligner que les flux de diatomées et des Radiolaires semblent suivre des dynamiques temporelles similaires (flux plus élevés pendant l'été austral), les flux de Radiolaires étant liés aux variations de la couverture de glace de mer, à la production de phytoplancton et à l'impact des zooplanctons brouteurs¹⁵⁸. **Il est pourtant impossible de spéculer pour estimer si les populations profondes de Phaeodaires suivent de telles dynamiques ou si elles suivent au contraire une dynamique plus stable au cours du temps (avec des flux moindres).** Malgré ces biais et ces interrogations, il demeure évident

que, pour une même gamme de taille (ici les petites tailles), les flux de silice biogène exportés de la surface sont majoritairement dus aux diatomées. Un tel constat est transposable aux flux de carbone. Dans la mer de Ross, pendant l'été austral, des mesures des flux (à 200 m) de POC des Rhizaires suggèrent qu'ils n'ont qu'une contribution mineure (<3%) à l'export de carbone, principalement dominé par les diatomées¹⁵⁹. Le seul rapport d'une contribution majeure des Rhizaires à l'export de carbone provient des cystes d'Acanthaires, responsables de 17% des flux annuels de POC à 1 500 m dans la mer de Scotia⁴⁰. **Une autre considération, jamais prise en compte dans les mesures de contribution aux flux de silice biogène et carbone, réside dans le fait que de nombreux Phaeodaires, interceptant la neige marine pour leur croissance, accumulent de nombreux restes de diatomées, comme l'attestent les grandes quantités de frustules observées dans certains Phaeodaires (et leurs mini-pelotes) de l'océan Austral^{43,156}.** Cette accumulation augmente les quantités de silice biogène et de carbone organique des Phaeodaires, tout en accroissant leur vitesse potentielle de sédimentation ainsi que la quantité de ballasts minéraux. Néanmoins, aucune donnée n'existe pour permettre de quantifier l'impact de cette nutrition des Phaeodaires sur les flux d'export.

D'une manière générale, l'ensemble des constats établis précédemment ne prend pas en compte l'apport des populations profondes, de plus grandes tailles. **Il a pourtant été suggéré que la contribution de ces classes de taille (les formes « géantes »), que ce soient les Rhizaires⁹⁴, ou même les diatomées¹⁶⁰, pourraient activement contribuer à l'export de matériel vers le fond.** En effet, ces géants pourraient avoir des avantages par rapport à leurs petits congénères : leurs abondances moins élevées réduiraient le taux de rencontre avec les

prédateurs, tandis que leurs squelettes, beaucoup plus silicifiés, seraient un frein à la prédation. **Cependant, il n'existe encore aucune information quant à la contribution des Rhizaires géants dans l'export de matière dans l'océan Austral. Plus généralement, il est évident qu'aucune des données précédentes n'a adopté une stratégie d'échantillonnage appropriée pour la collecte de l'ensemble des gammes de tailles des Rhizaires ainsi que des deux sous-groupes. Résoudre ce problème avec les techniques d'échantillonnage contemporaines, plus adaptées, permettrait certainement d'élucider les contributions relatives de chaque population et de leurs mécanismes spécifiques.**

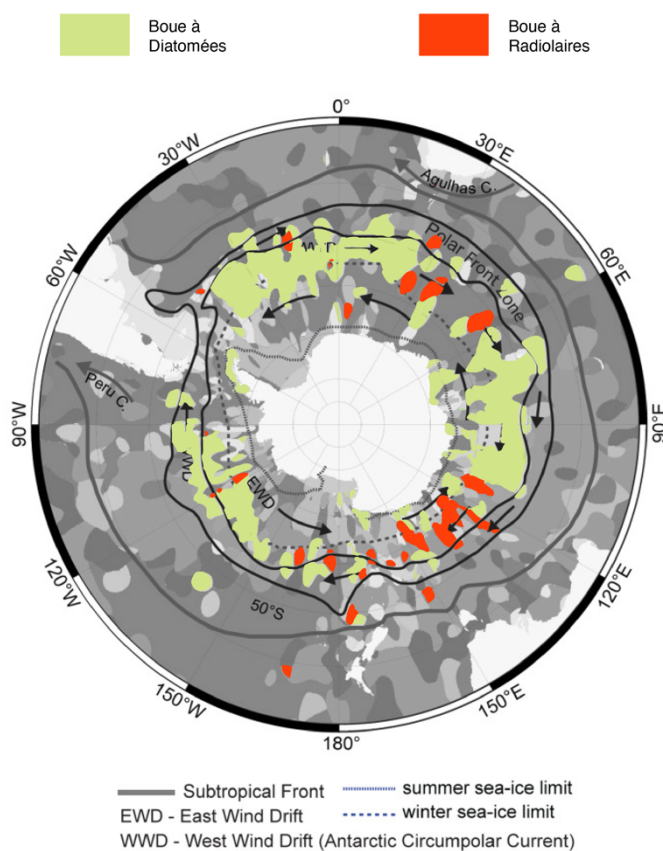


Figure 5.1 Distribution des faciès biogéniques siliceux dominants dans l'océan Austral. Adapté d'après¹⁶¹.

Toutefois, la question du devenir des squelettes de Rhizaires, lors qu'ils sédiment et se retrouvent sur le fond, reste ouverte.

Au fond de l'océan Austral et au sud du front Polaire, dans les sédiments superficiels, le faciès biogénique dominant est sans surprise celui des boues siliceuses à diatomées^{130,161}. Les boues à Radiolaires sont, elles, généralement trouvées dans les zones subéquatoriales. Cependant, pour ce qui est de quantités de squelettes de Radiolaires retrouvés dans les sédiments superficiels, elles semblent aussi importantes dans l'océan Austral que dans les zones sub-équatoriales¹⁵¹. **Par endroits, le faciès biogénique dominant est même celui des boues à Radiolaires, surpassant par la même occasion les diatomées** (Figure 5.1). Au vu des résultats précédents qui démontrent la domination écrasante des diatomées dans les flux d'export, ce faciès dominant des Radiolaires interpelle. Étant donné que les sédiments de surface représentent l'accumulation de squelettes sur des dizaines d'années et qu'il existe des mécanismes d'advection latéraux permettant le transport de matériel d'une région vers une autre, il apparaît possible que ce faciès à Radiolaires puisse être la combinaison de tels phénomènes. Néanmoins, une pareille différence pourrait résulter de différences dans le transport du matériel vers le fond. En effet, une partie conséquente des populations de diatomées est exportée alors qu'elles sont intégrées dans des pelotes fécales de brouteurs¹⁵⁷. Localement, il a été observé que les diatomées, ainsi agrégées, étaient rarement retrouvées dans les pièges à sédiments, probablement à cause de leur dissolution. *A contrario*, aucune d'étude ne signale la présence de Rhizaires dans des pelotes fécales. Même s'il est peu probable que ce phénomène explique à lui seul les différences marquantes entre la colonne d'eau et le fond, **une telle disparité s'avère problématique pour l'utilisation des données fossiles comme traceurs des paléoenvironnements. Dès lors, résoudre les processus d'export sur l'ensemble de la colonne d'eau jusqu'aux sédiments superficiels est fondamental, non seulement pour la biogéochimie mais également pour la micropaléontologie.**

2. Objectifs

Au vu des résultats exposés ci-dessus, les Rhizaires de l'océan Austral présentent deux paradoxes :

- **Les petites gammes de taille**, composées d'un mélange de Radiolaires et de Phaeodaires, sont peu diversifiées, pas nécessairement abondantes et peu productives. Cependant, elles peuvent représenter le faciès biogénique dominant dans certaines zones, surpassant les diatomées, beaucoup plus abondantes dans les couches superficielles. Il n'existe pourtant quasiment aucune donnée qui viendrait attester la présence massive de tels Rhizaires dans les flux d'export (ex : les données KERFIX^{162,163}).

- **Les grandes gammes de taille**, représentées, elles, par les Phaeodaires, sont, elles, totalement absentes des sédiments superficiels alors qu'elles représentent une biomasse conséquente dans les couches superficielles et profondes de la colonne d'eau. De plus, ces grands Rhizaires semblent jouer un rôle majeur dans la production de silice biogène ainsi que dans l'atténuation des flux de carbone.

Au terme de ce constat, nous pouvons poser les hypothèses suivantes quant aux rôles et au devenir des Rhizaires dans cet océan :

H1 : Le rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques de l'océan Austral dépend des populations verticales.

H1.1 : Les populations épipelagiques des Rhizaires, constituées principalement de petits organismes, sont les plus abondantes, mais également les plus variables spatio-temporellement. Elles contribuent dans une certaine mesure à la production de silice biogène et à l'export de carbone, même si elles sont surpassées par les diatomées.

H1.2 : Les populations mésopélagiques, constituées elles de grands organismes, moins abondants, occupent une niche où elles ne sont pas en compétition avec d'autres silicifiants. Leurs variations spatio-temporelles d'abondances et de flux sont moins marquées à cause de la stabilité de l'environnement dans lequel elles vivent.

H2 : La contribution des Rhizaires aux cycles biogéochimiques dépend de leur identité.

H2.1 : Les Radiolaires, plus densément silicifiés et plus abondants, constituent la source première de l'export de silice biogène et de carbone vers le fond, où leur squelette sera fossilisé. La provenance des squelettes concerne l'épipélagique mais également le mésopélagique, où des populations différentes persistent.

H2.2 : Les Phaeodaires, aux squelettes très fragiles, contribuent activement aux flux de dissolution de la silice biogène, à l'atténuation des flux de carbone (par leur interception de la neige marine), en particulier dans le mésopélagique. De par la grande vitesse de sédimentation de certaines espèces géantes, ils peuvent exporter efficacement des quantités importantes de matière vers le fond, où leur squelette ne sera pas incorporé dans les sédiments de surface.

H2.3 : Les Acanthaires, en raison de leurs cystes en célestite, et les Phaeodaires, par leur capacité (dont l'étendue est indéterminée) à créer des mini-pelotes, contribuent activement et efficacement à l'export de carbone particulière.

Les deux gammes de taille semblent donc avoir des rôles complémentaires, qui n'ont pourtant jamais été pris en compte ou étudiés jusqu'à présent. Étant donné l'importance que peuvent prendre les Rhizaires dans les cycles biogéochimiques locaux (voir précédemment), il devient légitime de se poser la question de leur importance globale dans l'océan Austral. **C'est donc dans ce contexte que je souhaite déposer rapidement dans les années à venir un projet collaboratif et interdisciplinaire qui serait la mise en commun des trois axes de recherches que j'ai développés au cours de la dernière décennie, pour un même projet commun : déterminer le rôle et le devenir des Rhizaires dans l'océan Austral.**

3. Méthodologie

La méthodologie que je présente ci-dessous est le fruit d'une réflexion personnelle, élaborée dans l'optique de répondre aux questionnements qui me sont propres. Le projet ayant pour but d'être un projet collaboratif entre plusieurs partenaires, français et étrangers, il va sans dire que la méthodologie saura évoluer et s'affiner d'ici à la soumission d'un projet complet. Ainsi, la méthodologie présentée ici reflète mes souhaits techniques les plus exhaustifs, mais certainement pas les plus raisonnables dans l'optique d'un projet d'une telle envergure !

Afin de répondre aux questions scientifiques mentionnées ci-dessus, **il est impératif que le projet s'articule autour de deux campagnes océanographiques, réparties sur deux années calendaires.** Cette organisation en deux étapes a pour but de pouvoir déployer une ligne fixe pendant une année, afin d'étudier les variations saisonnières des flux d'export, et de déterminer la contribution des Rhizaires. **Chaque campagne océanographique, ou, a minima, la première, combinera des déploiements *in situ* avec des expériences *in vivo*.** Ces expériences *in vivo*, dont le but sera de quantifier des processus physiologiques et cellulaires, pourront être réalisées au cours du projet sur d'autres populations de Rhizaires, notamment celles abondamment trouvées en mer Méditerranée et dans le courant de Californie. Ces prélèvements d'opportunité (via les campagnes annuelles MOOSE-GE et les trois campagnes océanographiques du programme CCE-LTER, prévues toutes les deux années à compter de 2024) permettront d'assurer la partie expérimentale, dont la réalisation ne peut être garantie à 100% lors de(s) la campagne océanographique dans l'océan Austral.

Pendant cette (ou ces) campagne(s), des échantillons seront collectés dans l'épipélagique et dans le mésopélagique, dans cinq buts différents quoique interconnectés : mesurer certains processus physiologiques des Rhizaires vivants (**WP1**) ; quantifier les abondances/biomasses des populations grâce à différents systèmes d'imagerie, notamment *in situ*, (**WP2**) ; quantifier les flux verticaux de Rhizaires par le déploiement de différents systèmes de pièges à sédiments (**WP3**) ; caractériser la diversité taxonomique et fonctionnelle des Rhizaires dans la colonne d'eau, les pièges à sédiments et les sédiments de surface (**WP4**) ; déterminer la composition taxonomique des Rhizaires présents dans les sédiments de surface (**WP5**).

a. WP1 - Processus physiologiques

Étant donné la diversité des modes trophiques des Rhizaires et l'impact qu'ils peuvent avoir sur les flux d'export, il est essentiel de pouvoir quantifier les processus physiologiques et cellulaires impliqués. Ce WP reprendra en grande partie les perspectives que j'ai développées dans le **Chapitre 2**. Tout particulièrement, au vu des informations existantes sur les Rhizaires dans l'Austral, il est fondamental de pouvoir :

- Estimer plus précisément les taux de production de silice biogène.
- Identifier les Phaeodaires capables de produire des mini-pelotes, identifier et quantifier leurs contenus élémentaires, et quantifier les taux de production de ces pelotes.

Pour répondre à ces questions, il faudra collecter le plus grand nombre possible de Rhizaires, tout en maximisant leur état physiologique. Pour cela, nous aurons recours à des prélèvements classiques par filets à plancton (même s'ils endommagent les cellules, nous avons réussi à plusieurs reprises à obtenir des données quantitatives pour les gros Rhizaires^{51,94}), mais également par des deep net/bottle net, qui consistent en des filets à plancton intégrés dans des bouteilles Niskin, qui se sont montrées efficaces dans la collecte des petits Rhizaires⁴³. Comme mentionné précédemment, étant donné la complexité de ces tâches et de leur mise en œuvre dans les conditions de bord, elles pourront (et devront) être accompagnées par des prélèvements réalisés dans d'autres écosystèmes. Même s'il est évident que des différences régionales existent dans ces mécanismes, acquérir ce type d'information est fondamental et se doit d'être assuré.

b. WP2 - Abondance et écologie

Pour atteindre les objectifs scientifiques d'un tel projet, **il est fondamental d'être en mesure de quantifier l'ensemble des Rhizaires, des plus petits aux plus gros**. De plus, étant donné la fragilité d'une partie de ces communautés, il est impératif de réaliser cette quantification *in situ*, dans la mesure du possible. Or, dans l'état actuel des technologies, aucune méthodologie adaptée ne permet de répondre à cette contrainte. Seule la combinaison d'instruments d'imagerie *in situ* et *ex situ* nous a permis de nous rapprocher d'une quantification du spectre de taille total des Rhizaires⁸⁸. Cependant, les projets de développement de nouveaux capteurs d'imagerie *in situ* (voir perspectives du **Chapitre 1**) semblent être une réelle opportunité d'accéder à une telle quantification *in situ*. Ainsi, **ce projet combinera impérativement les deux dernières générations d'UVP6, le HF qui permet une quantification *in situ* des organismes >600 µm, et le futur UVP6m qui autorisera une quantification *in situ* >60 µm. Une telle combinaison offrira une quantification sans aucun précédent à l'échelle de l'océanographie moderne**. En plus de quantifier leurs abondances *in situ*, sur l'ensemble de la colonne d'eau (couvrant ainsi les deux types de populations verticales), nous pourrons utiliser les allométries préexistantes, et celles que nous développerons dans le WP1, pour convertir ces abondances en biomasses ou taux de production. Enfin, les systèmes d'imagerie collectant bien plus qu'un groupe taxonomique unique, combiner ces capteurs nous permettra également de quantifier *in situ* les abondances des diatomées, groupe emblématique de l'océan Austral.

Bien évidemment, même si la combinaison de ces capteurs *in situ* sera unique en son genre, elle ne suffira pas à quantifier la totalité du spectre de taille des Rhizaires (nous manquerions les quelques plus petits juvéniles d'une dizaine de microns), et encore moins celui des diatomées. Ainsi, pour pallier cela, **nous pourrons utiliser la même méthodologie que celle utilisée précédemment⁸⁸, à savoir la collecte, en parallèle de l'imagerie *in situ*, par filets, suivie par des analyses d'imagerie *ex situ***. Pour ce faire, nous embarquerons *a minima*, un PlanktoScope¹⁶⁴, voire un Imaging FlowCytobot (IFCB)¹⁶⁵, tous deux autorisant une quantification par imagerie d'organismes aussi petits que 10 µm. Cela nous permettra également de pouvoir quantifier les cystes de protistes, parmi lesquels nous chercherons activement ceux des Acanthaires.

Enfin, mettre en œuvre un tel ensemble de capteurs d'imagerie, classiquement déployés en parallèle des capteurs environnements (ex : sondes CTD, oxygène, etc.), nous permettra d'étudier les affinités environnementales de ces organismes afin de mieux comprendre leur écologie dans cet océan (tel que cela a pu être réalisé auparavant dans le courant de Californie⁶⁵).

c. WP3 - Flux verticaux

Afin de comprendre le rôle des différentes populations de Rhizaires dans les cycles biogéochimiques de l'océan Austral, il est essentiel de pouvoir quantifier, de manière appropriée, leurs flux d'export et leurs contributions aux flux totaux. Comme nous l'avons vu, les quantifications historiques des flux de Rhizaires dans cet océan étaient biaisées pour les grands Rhizaires (souvent filtrés des échantillons), mais également pour les Phaeodaires (à

cause des durées de déploiement trop longues facilitant la dissolution *in situ* des squelettes de Phaeodaires). Le projet va donc pallier ces biais en profitant des techniques modernes d'échantillonnage biogéochimique. De plus, grâce à l'organisation générale du projet, la quantification des flux sera opérée de deux manières :

Flux verticaux à court terme :

Lors de la campagne initiant le projet (et éventuellement celle qui le conclura), nous déploierons principalement une ligne dérivante pendant quelques jours, équipée de pièges PITs (Particle Interceptor Traps) placés à différentes profondeurs pour permettre de couvrir idéalement les 1 000 premiers mètres de la colonne d'eau, afin d'intercepter les flux des populations épi- et mésopélagiques. Chaque PIT pouvant être équipé de plusieurs tubes, nous séparerons les prélèvements afin de réaliser (1) des analyses chimiques (= flux totaux), (2) des analyses de diversité par imagerie (= gel polyacrylamide) et en (3) génomique. Un quatrième tube pourra être fixé pour répondre aux besoins des autres WPs. **Grâce aux gels polyacrylamides, nous pourrions préserver intacts les Phaeodaires les plus fragiles, les protéger de la dissolution (limitée toutefois par la faible durée de déploiement) et collecter par la même occasion les mini-pelotes des Phaeodaires (tel que cela a pu être réalisé avec succès précédemment)**¹⁰⁵. Le déploiement de cette ligne, nous permettra de suivre de manière quasi-lagrangienne pendant plusieurs jours, une masse d'eau.

En parallèle du déploiement de la ligne, nous déploierons un ou (idéalement) plusieurs flotteurs TZX (voir **Chapitre 3**) également équipé(s) de gels polyacrylamides. L'usage de ce genre de flotteur/piège a déjà été démontré¹⁶⁶ dans cette zone, prouvant l'intérêt de diversifier les méthodes de prélèvements des flux. Néanmoins, dans leur configuration actuelle, les TZX devront être adaptés aux déploiements dans les conditions de l'océan Austral, afin d'en assurer le bon fonctionnement. Les TZX viendront donc compléter les prélèvements par la ligne dérivante en effectuant plusieurs paliers. Enfin, grâce à la caméra UVP6 que le TZX embarque, nous pourrions utiliser les mêmes approches que précédemment développées (voir **Chapitre 3**) pour mesurer les vitesses de chute des particules et les reconstructions de flux.

Équipés ainsi, nous pourrions résoudre, sur une courte fenêtre de temps, les processus permettant de caractériser et quantifier le rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques. Cependant, afin d'avoir une vision plus exhaustive des dynamiques temporelles, ces prélèvements devront être complétés.

Ligne fixe :

Le pendant temporel des déploiements décrits ci-dessus sera abordé grâce au déploiement sur le long terme d'une ligne fixe de mouillage, équipée elle-même de plusieurs types de capteurs. Cette ligne sera déployée lors de la première mission, puis récupérée au bout d'un an, ce qui autorisera ainsi une couverture de l'évolution annuelle des flux de matière dans la zone choisie. **La ligne sera équipée de pièges à sédiments, idéalement de type PPS 3/3 24S de chez Technicap.** Le choix de ces pièges, plutôt que les pièges PPS5 classiquement utilisés dans les lignes de mouillage de la communauté française¹⁶⁷, est motivé par le fait de ne plus utiliser des pièges coniques, connus pour biaiser l'échantillonnage des flux¹⁶⁸. **Plusieurs de ces pièges seront déployés sur la ligne, idéalement à partir de 1 000 m, et régulièrement jusqu'à**

l'approche du fond (ex : quatre pièges séparés de 1 000 m pour une bathymétrie de +4 000 m). De plus, les PPS 3/3 24S, à la différence des PPS 3/3, offrent la possibilité d'utiliser un carrousel de 24 positions (ex : une position tous les 15 jours sur 12 mois – à affiner en fonction de la localisation et du choix définitif de la stratégie d'échantillonnage). Plutôt que de classiquement utiliser les bouteilles fournies par Technicap pour mesurer les flux, **je souhaite tester l'intégration dans ce carrousel de gels polyacrylamides, afin de mesurer les flux des organismes/particules les plus fragiles.** En outre, **comme je l'ai exposé dans le Chapitre 3, je souhaite développer l'intégration d'UVP6 dans ces pièges à sédiment, afin de coupler la trajectométrie aux mesures de flux.** Dans l'hypothèse où cette intégration ne serait pas possible, des UVP6 engagés seront également déployés sur la ligne, afin de quantifier sur l'échelle du déploiement les flux et les images associées. La ligne sera également équipée des capteurs classiquement utilisés dans de semblables déploiements (ex : CTD, ADCP, inclinomètres, etc.).

Pour l'ensemble des points listés ci-dessus, j'ai d'ores et déjà pris contact avec la division technique de l'INSU afin qu'ils accompagnent ce projet dès les prémices de son élaboration.

d. WP4 - Empreinte moléculaire

Bien que les deux WPs suivants soient au stade d'ébauche, je présente les grandes lignes directrices que je souhaiterais voir abordées dans ce projet. À travers ces deux WPs, qui s'éloignent de mes thématiques actuelles, je souhaite 1) renouveler des collaborations passées et 2) développer certains aspects qui me paraissent être fondamentaux dans l'optique d'établir un projet complet et compétitif dans l'océan Austral.

L'objectif de ce WP sera notamment de **répondre à la question suivante : quelle est la diversité taxonomique et fonctionnelle des Rhizaires dans la colonne d'eau ?** Pour cela, au cours de la campagne (ou des campagnes), des échantillons seront prélevés à l'aide de bouteilles Niskin et de deep net/bottle net, de filets à plancton et de pièges à sédiments (voir ci-dessus), à des profondeurs discrètes, réparties entre la surface et l'océan profond. De ces échantillons, l'ADN et l'ARN seront extraits afin de **réaliser des analyses de type 'omics', notamment la métatranscriptomique (pour le potentiel fonctionnel des organismes détectés)¹⁶⁹ et la métagénomique (pour la diversité)¹⁷⁰.** Je souhaiterais également utiliser des approches similaires sur les échantillons récupérés par la ligne fixe afin de quantifier les variations annuelles des diversités fonctionnelles et taxonomiques aux différentes profondeurs. Afin de compléter ces analyses, il sera nécessaire d'avoir les bases de références moléculaires les plus exhaustives. À ce jour, seuls les Radiolaires bénéficient d'une bonne couverture de leurs phylogénies³³, tandis que de nombreux Phaeodaires ne sont pas présents dans les banques de données²². Ainsi, en parallèle des prélèvements pour les 'omics', des cellules de Rhizaires seront isolées afin d'en séquencer des barcodes (techniques que j'ai utilisées lors de mon Doctorat).

Le deuxième objectif de ce WP 'moléculaire' sera d'étudier, pour la première fois, l'ADN ancien (aDNA) à partir des sédiments de surface (sedDNA)¹⁷¹. Là où les paléoenvironnements ont généralement été étudiés par une combinaison d'approches (ex : géologie, micropaléontologie, géochimie, etc.), ces analyses dépendent de la préservation de

biomarqueurs (ex : fossiles) qui ne sont pas toujours conservés, comme c'est le cas avec les Phaeodaires. Avec la démocratisation des techniques de séquençage, l'étude des paléoenvironnements a pu être abordée à travers un autre prisme, celui de l'ADN ancien. Des paléocommunautés procaryotiques et eucaryotiques ont ainsi pu être reconstruites grâce à l'aDNA. Récemment, une telle étude, réalisée dans l'océan Austral, a démontré que les Radiolaires dominaient l'aDNA là où les diatomées étaient peu (voire pas) présentes dans ces sédiments (probablement à cause du faible taux de préservation de leur ADN)¹⁷². **Il serait donc particulièrement intéressant d'utiliser une telle approche dans notre projet, afin de produire une vision alternative, mais complémentaire, des techniques de micropaléontologie classique.** En prévision de l'intégration de ce type d'approches, j'ai récemment été associé à un projet ANZIC-IODP (Australian & New Zealand International Ocean Discovery Program), porté par Linda Armbrecht, experte en aDNA. Ce projet a pour but d'utiliser la paléo-génomique pour analyser les échantillons d'une mission IODP (IODP Exp. 382). Au-delà de ce projet parallèle, j'espère apprendre de ces analyses novatrices en prévision de leur intégration dans le projet Rhizaire Austral.

e. WP5 – Micropaléontologie

Cet ultime WP aura pour but d'étudier **la présence des Rhizaires dans les sédiments superficiels, afin de reconstituer leur intégration au cours des derniers millénaires.** Grâce aux données collectées par les pièges à sédiments, nous pourrions comparer les flux d'export des Rhizaires aux quantités de fossiles de Radiolaires incorporées dans les sédiments de surface. Pour cela, au cours de la campagne (ou des campagnes), des échantillons de sédiments de surface seront prélevés grâce à des carottiers de surface. Les contenus de ces carottes seront datés et la présence de microfossiles sera alors quantifiée. De tels échantillons pourront également servir de matériel pour l'étude des isotopes du silicium (notamment les variations ³⁰Si/²⁸Si) et l'utilisation des Radiolaires comme paléo-proxy, comme cela a été récemment étudié dans le projet ANR JCJC RADICAL (Calibration des isotopes stable du silicium des Radiolaires : Développement d'un nouveau paleo-indicateur du cycle du silicium marin).

f. Aspects à déterminer après maturation du projet

Bien que la méthodologie décrite ci-dessus permette d'avoir une vision assez exhaustive des approches souhaitées pour ce projet, un certain nombre d'aspects, d'ordre pratique n'ont pas été abordés et que je souhaite là juste évoquer, sachant qu'ils devront être précisés au fur et à mesure de la maturation du projet, soumis à la discussion et validés.

Où ? Bien que cette question soit indirectement liée à la question « Comment ? » (voir ci-dessous), les critères de choix pour l'installation de la ligne ainsi que la campagne précédant le déploiement doivent être pensés en fonction de critères scientifiques. Au vu des résultats historiques sur la distribution des Rhizaires dans l'Austral, il apparaît qu'il existe une régionalisation de certaines populations de surface, même si cette régionalisation tend à s'estomper avec les populations profondes^{152,156}. Il ne semble pas y avoir de régions plus riches que d'autres en Rhizaires, ce qui nous offre une plus grande flexibilité dans le choix de la localisation. **Un autre aspect qui doit être considéré dans le choix de la localisation est la**

présence de faciès à Radiolaires dans les sédiments de surface (Figure 5.1). En se fondant sur les cartes des lithologies, deux zones semblent se dessiner : (1) **entre la pointe Sud-Africaine et les îles Kerguelen, au sud du front Polaire, et (2) dans la partie australienne de l’Austral, également au sud du front Polaire.** Face à ce choix, la première zone présente l’avantage d’être située dans une région ayant été intensément échantillonnée par la communauté française, notamment aux alentours des îles Kerguelen (bien qu’aucun rapport ne fasse mention de Radiolaires à proximité des îles)^{162,163}. **Ainsi, à ce stade de réflexion, il semblerait que le choix de localisation s’oriente vers un patch de boues à Radiolaires, au sud du front Polaire.** Néanmoins, à la différence des études réalisées à proximité de Kerguelen (bathymétrie de KERFIX à 2 300 m), **nous nous orienterons vers une zone où la bathymétrie est plus importante, afin de capturer la présence des populations profondes de Rhizaires.**

Quand ? Sitôt que le site sera déterminé, la question de la temporalité de la mission se posera. Une fois de plus, ce critère dépendra de la réponse à la question « Comment ? » ainsi qu’aux contraintes techniques qu’implique un tel projet (ancrer en toute sécurité une ligne de plusieurs kilomètres et déployer/récupérer une ligne dérivante). Néanmoins, il n’existe pas forcément de critères pour sélectionner la meilleure saison pour échantillonner un maximum de Rhizaires, leurs abondances étant dépendantes de leur habitat vertical. Ainsi, seules les populations de surface semblent être variables au cours des saisons et ont un maximum d’abondance lors de l’été austral¹⁵². Les populations profondes ne semblent pas varier en abondance au cours de la saison, mais, comme elles se nourrissent des flux de neige marine, nous pouvons poser l’hypothèse que le maximum de nourriture leur est apporté à la fin de l’été austral. De ce fait, **il est raisonnable, tant d’un point de vue scientifique qu’opérationnel, de viser une mission à la fin de l’été austral, afin de maximiser nos chances d’obtenir un échantillonnage conséquent de Rhizaires.**

Comment ? Ce dernier point est celui pour lequel je manque de visibilité à l’heure où j’écris ces lignes. Déposer un projet de cette envergure, par les voies traditionnelles de l’administration française passera par le dépôt concomitant d’une demande à la Flotte Océanographique Française Hauturière. Seul navire de la FOF habilité à naviguer sur l’océan Austral, le Marion Dufresne semble être une piste adéquate, mais uniquement dans la mesure où la zone choisie correspond aux zones de navigation du navire. Dans l’hypothèse où la zone ne corresponde pas aux capacités opérationnelles du Marion Dufresne, il faudra chercher des pistes alternatives à l’étranger pour l’utilisation d’un navire capable d’affronter les conditions australes. Plusieurs pistes émergent à ce stade de réflexion, où j’envisage d’impliquer trois équipes internationales : une allemande, une australienne et une néo-zélandaise. L’ensemble de ces trois nations possède des capacités opérationnelles en mer qui conviennent à de tels déploiements. Cependant, il est évident que les processus de demande d’utilisation des navires seront complexifiés. **Ainsi, dans un futur très proche, une fois le groupe de scientifiques associés au projet établi, j’entamerai un processus de réflexion sur l’ensemble des pistes établies précédemment, dans le but d’obtenir au plus vite une certitude quant à nos capacités opérationnelles en mer.**

En conclusion : le projet que je décris ici serait la concrétisation de plusieurs années de recherches ayant pointé dans la direction de l’océan Austral et du rôle mal compris des Rhizaires dans cette région du globe. Au stade actuel, le projet a besoin d’une maturation supplémentaire,

non seulement de ma part, mais également de la part des collègues que j'espère pouvoir associer, tant il est clair qu'il ne pourra être mené sans une forte collaboration scientifique internationale. Néanmoins, j'entends déposer ce projet rapidement, idéalement pour le prochain AAP de l'ANR. Ainsi, au plus tôt, la réalisation du premier déploiement ne pourrait intervenir avant 2027, ce qui laisse amplement le temps d'avancer sur les différents points techniques (et scientifiques) exposés dans cette HDR. Au-delà d'un énième projet qui viendrait s'ajouter à ceux auxquels je participe, je considère que ce projet m'offre l'opportunité d'avancer, tant d'un point de vue scientifique, que professionnellement. Par exemple, il me donnerait la possibilité de me familiariser avec le fonctionnement de la FOF et de prendre en charge la préparation puis la réalisation d'une campagne océanographique, élément que je considère fondamental dans la carrière d'un océanographe. Enfin, réaliser un tel projet est la certitude d'offrir de nombreuses opportunités de partage, que ce soit avec mes pairs, mais également avec les étudiants auprès de qui j'enseigne et enseignerai dans les décennies à venir.

Conclusion générale

La rédaction d'un mémoire d'Habilitation à Diriger les Recherches ne constitue pas une simple étape administrative dans un parcours universitaire ; elle offre avant tout la possibilité d'une réflexion sur ses capacités à diriger des recherches. Chacun.e aura sa propre compréhension de la notion de « direction », mais celle-ci implique surtout à mes yeux la capacité d'un chercheur à développer ses travaux de manière cohérente, en suivant un fil conducteur. Ce développement doit, bien sûr, être mû par le plaisir personnel de la recherche, mais également permettre de mettre en lumière une histoire cohérente.

Écrire ce mémoire m'a permis de replacer une décennie d'études, réalisées dans des environnements différents, dans le contexte actuel de mes thématiques de recherche. Telle une suite d'événements indépendants, mes recherches esquissent peu à peu, à mon sens, une histoire, celle de la place dans les océans modernes d'une des lignées les plus anciennes de notre planète : les Rhizaires. Parti d'un simple constat proposé par mes encadrant de thèse (« les Rhizaires semblent être plus abondants »), j'ai cherché, étape après étape de ma carrière, à démontrer l'importance de ces organismes. Mon autonomie grandissant au fur et à mesure que je progressais dans la rédaction du présent mémoire, j'ai été confronté aux difficultés inhérentes d'étudier ces organismes et au besoin constant de recourir à des méthodes alternatives, en particulier l'imagerie *in situ*. L'utilisation de cette méthode a pu confirmer la place centrale qu'occupent ces organismes dans les océans modernes. Néanmoins, bien que cette décennie de travaux de recherche ait grandement contribué à améliorer notre compréhension de ces organismes, un grand nombre d'inconnus demeure, que j'ai essayé de résumer dans ce mémoire. Motivé par la constante nécessité d'orienter mes recherches futures pour tenter de répondre aux difficultés rencontrées lors des travaux antérieures, c'est donc tout naturellement que je souhaite poursuivre mes efforts en ce sens.

Diriger des recherches, c'est également permettre de réunir une communauté de scientifiques autour d'un projet commun. Dans mon cas, cela se concrétisera dans un futur proche par la réalisation du projet Rhizaires Austral. Pour élaborer puis développer ce projet de grande envergure, j'entends m'inspirer des projets auxquels j'ai été associé, et au sein desquels j'ai pu déjà observer les responsabilités impliquées par un rôle de direction. Sur un plus long terme, inscrire le rôle des Rhizaires dans les océans modernes passera par une adaptation permanente aux outils qui seront mis à ma disposition (tels les nouvelles générations d'imagerie *in situ* et le champ grandissant des techniques d'apprentissage, supervisées ou non-supervisées). Tout comme la génération actuelle des systèmes d'imagerie a constitué le moteur décisif fondant la plupart de mes publications, j'anticipe avec impatience ce que pourront nous apporter les instruments de demain.

Fédérer autour de l'étude des Rhizaires et ces nouvelles techniques ne se limite pas toutefois aux autres chercheurs institutionnels. Je ne pourrais mener mes recherches actuelles sans le rôle majeur des étudiants que j'encadre. Car, diriger des recherches universitaires, c'est également être en mesure de fournir un cadre structuré et motivant aux étudiants. Diriger les recherches d'un étudiant implique la responsabilité essentielle de former les chercheurs de demain, ce qui transforme de fait tout directeur en passeur de connaissances et de passion. *In*

fine, encadrer un étudiant n'est-ce pas aussi discuter, interagir, échanger des idées et transmettre nos propres acquis, qui sont le fruit d'une longue réflexion personnelle ? Cette vision de la direction me réjouit et me motive pour les décennies de recherches qui m'attendent, moi, mes collègues et les étudiants que j'encadrerai.

Curriculum vitae

1. Cours universitaire

- 2018 - Maître de Conférences (Section CNU n°67) à l'Université du Littoral Côte d'Opale au sein du Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences.
- 2016 - 2018 Post-doctorat, Scripps Institution of Oceanography (USA). *Rhizaria : flux, diversité et importance écologique dans le courant de Californie.*
- 2012 - 2015 Doctorat en Océanographie Biologique de l'Université Pierre et Marie Curie (UPMC - Sorbonne Université), Laboratoire Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff. *Diversité, biogéographie et écologie des Collodaires (Radiolaires) dans l'océan mondial.*
- 2010 - 2012 Master Recherche Océanographie et Environnements Marins, UPMC. Mention Bien.
- 2007 - 2010 Licence Science de la Vie et de la Terre, Université du Havre. Mention Bien.

2. Recherche

a. Projets de recherche

En tant que responsable

- 2021 Imagerie quantitative et automatisée pour l'analyse de macro-particules marines (BQR ULCO ; 25 k€). Achat d'un ZooScan pour analyse automatisée d'échantillons de séries saisonnières à Wimereux.
- 2019 - 2024 Rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques de l'océan épi- et mésopélagique (ANR Jeune Chercheur ; 256 k€). Utilisation d'imagerie et biogéochimie classique pour étudier et quantifier à l'échelle globale, le rôle des Rhizaires dans le cycle de la silice et du carbone.
- 2019 Diversité du microplancton et rôle dans le réseau trophique planctonique (BQR ULCO ; 16 k€). Achat d'un microscope inversé pour la manipulation de micro-organismes planctoniques en support d'autres projets.
- 2019 Rôle des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques (IREPSE ; 5 k€). Projet jeune chercheur ayant pour but de supporter l'achat de matériel et de financer deux déplacements à Villefranche pour prélever des Rhizaires (mesures POC + bSi).
- 2016 - 2018 Bourse postdoctorale de la Scripps Institution of Oceanography (87 k\$).

En tant que participant

- 2023 Characterising radiolarian assemblage change through time: a paleo-genomics approach (IODP Exp. 382). (ANZIC IODP Analytical Funding ; 19.98 k\$; participant).

- 2023-2026 Trait biogeography and functional diversity of marine mesozooplankton from high throughput data (imaging, omics), machine learning and numerical modelling. (ANR PRC ; 667 k€ - 73 k€ pour T. Biard ; WP2 leader).
- 2022-2026 Assessing marine biogenic matter Production, Export and Remineralization: from the surface to the dark Ocean (ANR PRC ; 1128 k€ ; participant).
- 2016-2022 CCE-LTER Phase III: Ecological Transitions in an Eastern Boundary Current Upwelling Ecosystem (National Science Foundation ; 6792 k\$; participant).
- 2020 RadGeoBio: Radiolarian Geobiology and the marine silica cycle: insights from micropaleontology, molecular biology and geochemistry (INSU TelluS INTERRVIE ; 8.5 k€ ; Co-Pi).

b. Publications dans des revues à comité de lecture

- 2023 Panaïotis T, Babin M, **Biard T**, Carlotti F, Coppola L, Guidi L, Hauss H, Karp-Boss L, Kiko R, Lombard F, McDonnell AMP, Picheral M, Rogge A, Waite AM, Stemman L & Irisson JO. Three major mesoplanktonic communities resolved by in situ imaging in the upper 500 m of the global ocean. *Global Ecology and Biogeography*, sous presse.
- Laget M, Monferrer N, Maguer JF, Leynaert A, & **Biard T**. Elemental content allometries and biogenic silica production of planktonic Rhizaria: insights into their ecology and role in biogeochemical cycles. *Limnology and Oceanography*, 68 (2), 439-454.
- 2022 **Biard T**. Diversity and ecology of Radiolaria in modern oceans. *Environmental microbiology*, 24(5), 2179-2200.
- Biard T**. Rhizaria. *eLS*, 2(12), 1-11.
- Monferrer N, **Biard T**, Sandin M, Lombard F, Leynaert A, Tréguer P, & Not F. Rhizaria abundances, diversity and contribution to the silicon cycle in the Mediterranean Sea assessed by combined imaging and metabarcoding approaches. *Frontiers in Marine Sciences*, 14(9), 4315-4337.
- Kiko R, Picheral M, David A, Babin M, Berline L, **Biard T**, Boss E, Brandt P, Carlotti F, Christiansen S, Coppola L, de la Cruz L, Diamond-Riquier E, Durrieu de Madron X, Elineau A, Gorsky G, Guidi L, Hauss H, Irisson JO, Karp-Boss L, Karstensen J, Kim D, Lekanoff RM, Lombard F, Lopes RM, Marec C, McDonnell AMP, Niemeyer D, Noyon M, O'Daly SH, Ohman MD, Pretty JL, Rogge A, Searson S, Shibata M, Tanaka Y, Tanhua T, Taucher J, Trudnowska E, Turner JS, Waite A & Stemmann L. A global marine particle size distribution dataset obtained with the Underwater Vision Profiler 5. *Earth System Science Data*, 14(9), 4315-4337.
- Drago L, Panaïotis T, Irisson JO, Babin M, **Biard T**, Carlotti F, Coppola L, Guidi L, Hauss H, Karp-Boss L, Lombard F, McDonnell AMP, Picheral M, Rogge A, Waite A, Stemmann L & Kiko R. Image-based analysis of the global distribution of zooplankton biomass through a habitat modelling approach. *Frontiers in Marine Sciences*, 9:894372.

- Orenstein E, Ayata S, Maps F, Becker EC, Benedetti F, **Biard T**, de Garidel-Thoron T, Ellen JS, Ferrario F, Giering SLC, Guy-Haim T, Hoebeke L, Iversen MH, Kiørboe T, Lalonde JF, Lana A, Laviale M, Lombard F, Lorimer T, Martini S, Meyer A, Möller KO, Niehoff B, Ohman MD, Pradalier C, Romagnan JB, Schröder SM, Sonnet V, Sosik HM, Stemmann L, Stock M, Terbiyik-Kurt T, Valcárcel-Pérez N, Vilgrain L, Wacquet G, Waite AN & Irisson JO. Machine learning techniques to characterize functional traits of plankton from image data. *Limnology and Oceanography*, 67(8), 1647-1669.
- 2021 Mendez Sandin M, **Biard T**, Romac S, O'Dogherty L, Suzuki N & Not F. A Morpho-molecular Perspective on the Diversity and Evolution of Spumellaria (Radiolaria). *Protist*, 172, 125806.
- 2020 **Biard T** & Ohman MD. Vertical niche definition of test-bearing protists (Rhizaria) into the twilight zone revealed by in situ imaging in the California Current Ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 65(11), 2583-2602.
- 2019 Stukel MR, Ohman MD, Kelly TB & **Biard T**. The roles of suspension-feeding and flux-feeding zooplankton as gatekeepers of particle flux into the mesopelagic ocean. *Frontiers in Marine Sciences*, 6:397.
- Mendez Sandin M, Pillet L, **Biard T**, Poirier C, Bigeard E, Romac S, Suzuki N & Not F. Time calibrated morpho-molecular classification of Nassellaria (Radiolaria). *Protist*, 170, 187-208.
- Caputi L, Carradec Q, Eveillard D, Kirilovsky A, Pelletier E, Pierella Karlusich JJ, Jimenez Vieira FR, Villar E, Chaffron S, Malviya S, Scalco E, Acinas SG, Alberti A, Aury JM, Benoiston AS, Bertrand A, **Biard T**, Bittner L, Boccara M, Brum JR, Brunet C, Busseni G, Carratalà A, Claustre H, Coelho LP, Colin S, D'Aniello S, Da Silva C, Del Core M, Doré H, Gasparini S, Kokoszka F, Jamet JL, Lejeusne C, Lepoivre C, Lescot M, Lima-Mendez G, Lombard F, Lukeš J, Maillet N, Madoui MA, Martinez E, Mazzocchi MG, Néou MB, Paz-Yepes J, Poulain J, Ramondenc S, Romagnan JB, Roux S, Manta DS, Sanges R, Speich S, Sprovieri M, Sunagawa S, Taillandier V, Tanaka A, Tirichine L, Trottier C, Uitz J, Veluchamy A, Veselá J, Vincent F, Yau S, Kandels-Lewis S, Searson S, Dimier C, Picheral M, Tara Oceans Coordinators, Bork P, Boss E, de Vargas C, Follows MJ, Grimsley N, Guidi L, Hingamp P, Karsenti E, Sordino P, Stemmann L, Sullivan MB, Tagliabue A, Zingone A, Garczarek L, d'Ortenzio F, Testor P, Not F, d'Alcalá MR, Wincker P, Bowler C & Iudicone D. Community-level responses to iron availability in open ocean planktonic ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 33, 391-419.
- Gutierrez-Rodriguez A, Stukel MR, Lopes dos Santos A, **Biard T**, Scharek R, Vaultot D, Landry MR & Not F. High contribution of Rhizaria (Radiolaria) to vertical export in the California Current Ecosystem revealed by DNA metabarcoding. *ISME Journal*, 13, 964-976.
- 2018 Stukel MR, **Biard T**, Krause JW & Ohman MD. Large Phaeodaria in the twilight zone: Their role in the carbon cycle. *Limnology and Oceanography*, 63(6), 2579-2594.

- Biard T**, Krause JW, Stukel MR & Ohman MD. The significance of giant Phaeodarians (Rhizaria) to biogenic silica export in the California Current Ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles*, 32(6), 987-1004.
- 2017 **Biard T**, Bigeard E, Audic S, Poulain J, Gutierrez-Rodriguez A, Pesant S, Stemmann L & Not F. Biogeography and diversity of Collodaria (Radiolaria) in the global ocean. *ISME Journal*, 11(6), 1331-1344.
- Gutierrez-Rodriguez A, Pillet L, **Biard T**, Said-Ahmad W, Amrani A, Simo R & Not F. Dimethylated sulfur compounds in symbiotic protists: A potentially significant source for marine DMS(P). *Limnology and Oceanography*, 62(3), 1139-1154.
- Chust G, Vogt M, Benedetti F, Nakov T, Villéger S, Aubert A, Vallina SM, Righetti D, Not F, **Biard T**, Bittner L, Benoiston AS, Guidi L, Villarino E, Gaborit C, Cornils A, Buttay L, Irisson JO, Chiarello M, Vallim AL, Blanco-Bercial L, Basconi L & Ayata SD. Mare incognitum: A glimpse into future plankton diversity and ecology research. *Frontiers in Marine Science*.
- 2016 **Biard T**, Stemmann L, Picheral M, Mayot N, Vandromme P, Hause H, Gorsky G, Guidi L, Kiko R & Not F. *In situ* imaging reveals the biomass of giant protists in the global oceans. *Nature*, 532, 504-507.
- 2015 **Biard T**, Pillet L, Decelle J, Poirier C, Suzuki N & Not F. Towards an integrative morpho-molecular classification of the Collodaria (Polycystinea, Radiolaria). *Protist*, 163, 374-388.
- 2014 Probert I, Siano R, Poirier C, Decelle J, **Biard T**, Tuji A, Suzuki N & Not F. *Brandtodinium* gen. nov. and *B. nutricula* comb. nov. (Dinophyceae), a dinoflagellate commonly found in symbiosis with polycystine radiolarians. *Journal of phycology*, 50, 388-399.

c. Conférences

- 2022 Laget M, Llopis-Monferrer N, Maguer JF, Leynaert A & **Biard T**. Elemental mass of modern Rhizaria: from cellular scale to global biogeochemical cycles. *INTERAD XVI*. Ljubljana, Slovénie.
- Laget M, Catalano C, Picheral M & **Biard T**. Direct in situ observations of particle flux in the California Current Ecosystem: new perspectives from coupled sediment traps and in situ imaging data. *ASLO Ocean Sciences Meeting*.
- 2021 **Biard T**. Modelling and quantifying the role of large Phaeodaria in the silicon cycle using global in situ imaging data (0-800m). *Silicamics 3*. Brest, France.
- Ohman M, Sala L, Baron Lopez E, Gastauer S & **Biard T**. *The pyrosome irruption in the California Current Ecosystem*. *Eastern Pacific Ocean Conference*.
- 2020 **Biard T**. Can protistan ecology be inferred from in situ images? *Electronic Symposium on Protistology*. **Invited speaker**.

- 2019 **Biard T.** In situ imaging in an upwelling system - Past, present and future perspectives. *ARTIFACTZ workshop* (Villefranche-sur-Mer, France).
- 2018 **Biard T**, Krause JW, Stukel MR & Ohman MD. The unsuspected role of large protists (Rhizaria) in the silica and carbon cycles. *PSA-ISOP Meeting* (Vancouver, Canada).
- Biard T**, Krause JW, Stukel MR & Ohman MD. Unravelling the contribution of large Phaeodaria (Rhizaria) to silica fluxes. *ASLO Ocean Sciences Meeting* (Portland, USA).
- Ohman MD & **Biard T**. Detecting ocean fronts in the California Current Ecosystem: a comparison of the free-fall moving vessel profiler and Underwater Vision Profiler. *ASLO Ocean Sciences Meeting* (Portland, USA).
- 2016 **Biard T** & Ohman MD. Unravelling the ecological significance of Rhizaria in the California Current Ecosystem. *PlankDiv Workshop* (Villefranche-sur-Mer, France).
- 2015 **Biard T**, Stemmann L, Picheral M, Kiko R, Mayot N, Vandromme P, Hause H, Gorsky G, Tara Ocean Consortium, Guidi L & Not F. Rhizaria, the elusive stars of the ocean. *Conférence Monod* (Roscoff, France).
- Biard T**, Pillet L, Decelle J, Poirier C, Suzuki N & Not F. Morpho-molecular classification of the Collodaria: Toward an integrative taxonomy? *INTERRAD XIV* (Antalya, Turquie).
- Biard T**, Stemmann L, Picheral M, Kiko R, Mayot N, Vandromme P, Hause H, Gorsky G, Tara Ocean Consortium, Guidi L & Not F. Rhizaria: elusive stars of the ocean. *ASLO Aquatic Sciences Meeting* (Granada, Espagne).

d. Campagnes océanographiques

- 2023 Campagne océanographique APERO (*N/O Pourquoi Pas*), chef de mission : C. Tamburini (MIO). Juin-juillet 2023 (40 jours). Atlantique Nord.
- 2019 Campagne océanographique P1908 (*R/V Atlantis*), chef de mission : M. Ohman (SIO). Août 2019 (30 jours). Courant de Californie.
- 2017 Campagne océanographique P1706 (*R/V Revelle*), chef de mission : M. Ohman (SIO). Juin 2017 (1 semaine). Courant de Californie.
- 2016 Campagne océanographique P1604 (*R/V Sikuliaq*), chef de mission : M. Ohman (SIO). Mars-avril 2016 (24 jours). Courant de Californie.
- 2014 Campagne océanographique P1408 (*R/V Melville*), chef de mission : M. Landry (SIO). Août-septembre 2014 (30 jours). Courant de Californie.
- 2013 Campagne océanographique (*Oshoro Maru*), chef de mission : N. Suzuki (Tohoku University). Aout 2013 (10 jours). Courant du Kuroshio.

3. Encadrement

La situation future des étudiants que j'ai directement encadrés est précisée après le titre de leur travail. Lorsque les travaux ont donné lieu à des publications, ils sont à nouveau mentionnés ici.

g. Doctorat

Présent Manon Laget (Encadrant - ULCO/ANR) : *Rôle des Rhizaria dans les cycles biogéochimiques de l'océan épi- et mésopélagique.*

- Laget M, Monferrer N, Maguer JF, Leynaert A, & Biard T. Elemental content allometries and biogenic silica production of planktonic Rhizaria: insights into their ecology and role in biogeochemical cycles. *Limnology and Oceanography*, 68 (2), 439-454.

Marie Cueille (Président du comité de suivi - Université de Lille) : *Deciphering the impact of climate variability and nutrient availability on the siliceous plankton of the Eastern Mediterranean.*

2020 Natalia Llopis Monferrer (Examinateur - Université de Bretagne Occidentale) : *Rôle des Rhizaria dans le cycle biogéochimique du silicium.*

- Monferrer N, Biard T, Sandin M, Lombard F, Leynaert A, Tréguer P, & Not F. Rhizaria abundances, diversity and contribution to the silicon cycle in the Mediterranean Sea assessed by combined imaging and metabarcoding approaches. *Frontiers in Marine Sciences*, 14(9), 4315-4337.

h. Master

2023 Ruben Tournier-Broer, Master 2 RAINET Recherche appliquée en écologie et biologie de la conservation, Université de Montpellier : *Trait-based approaches applied to in situ plankton imaging to disentangle the ecology of mesozooplankton communities off California.* Continuera en Doctorat sous ma direction et celle de Sakina-Dorothee Ayata (Sorbonne Université).

Julia Butel, Master 1 Sciences de la Mer, ULCO : *Contribution au flux de carbone des Phaeodaria.*

2022 Zoé Garmirian, Master 1 Sciences de la Mer, Sorbonne Université : *Variabilité spatiale des flux verticaux de carbone organique particulaire dans le courant de Californie.* A continué en M2 au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer et a candidaté en Doctorat.

2021 Claire Troszczyński, Master 2 Sciences de la Mer, ULCO : *Étude de la répartition des populations de Rhizaires au sein des quatre grands upwellings côtiers de bord Est.* Est maintenant employée dans le privé.

Martin Bourges, Master 1 Sciences de la Mer, ULCO : *Caractérisation des contenus en carbone particulaire chez les Rhizaires silicifiants.* Cherche à continuer en Doctorat.

Alfred Champigny, Master 1 Sciences de la Mer, ULCO : *Étude biogéochimique de la microalgue silicifiante *Prymnesium neolepis* (Haptophyta).* A continué en Doctorat à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski, Canada.

2019 Timothé Oudin, Master 1 Sciences de la Mer, ULCO : *L'importance des rhizaires siliceux dans les flux de silice biogène du Courant de Californie*. A continué en Doctorat au Laboratoire Biochimie des Produits Aquatiques, Boulogne-sur-Mer.

i. Niveaux <Master

Depuis 2021, j'interviens bénévolement comme tuteur pour co-encadrer, avec Sakina-Dorothée Ayata, des étudiants de la [Licence Biologie - Modélisation et Analyse de Données](#) (Sorbonne Université). Ce tutorat de 2 mois et demi se concentre principalement sur la proposition d'un sujet de recherche aux étudiants et leur suivi dans les analyses numériques.

2022 Malo Giannantoni et Céline Tanguy. *La théorie du gigantisme des profondeurs s'applique-t-elle au plancton ?*

2021 Marius Clabaux et Tristan Halna Du fretay. *Le plancton est-il plus grand en profondeur ? Caractérisation morphologique du plancton de Californie*

Depuis 2022 et le lancement de la licence professionnelle T2SH, je suis tuteur académique pour les étudiants en alternance.

2022 Candice Baum. *Entreprise AQUASHOW (Audierne - France)*

Jérémie Leroux. *Entreprise IDRA Bio & Littoral (Saint Malo - France)*

Gwendoline Oudinot. *Entreprise NEGO FISH KOÏ (Lassay-les-châteaux- France)*

4. Enseignement

Mes activités d'enseignements, depuis ma prise de fonction en septembre 2018, sont concentrées sur quatre formations : la [Licence Sciences de la Vie](#) (niveaux L2/L3), le [DEUST Technicien de la mer et du littoral](#) (1^{ère} année), la [Licence Professionnelle Technicien Supérieur en Sciences Halieutique](#), ainsi que le [Master Sciences de la Mer](#), parcours EMH (niveau M1/M2). Je suis actuellement responsable de cinq modules d'enseignement, répartis dans l'ensemble des formations dans lesquelles j'interviens.

Je suis membre des jurys du Master 2 Sciences de la Mer parcours EMH et de la Licence Professionnelle Technicien Supérieur en Sciences Halieutiques.

Après mes deux premières années avec une décharge de 64h d'enseignement, je bénéficie également d'une décharge de 36 h par an depuis 2020 pour le portage de mon ANR JCJC RhiCycle. Néanmoins, j'enseigne très souvent plus de 200h par année depuis 2020, les formations dans lesquelles j'interviens affichant des effectifs qui nécessitent le doublement des heures de TP (et TD informatique).

2018-... Techniques océanologiques (responsable), DEUST1 (40h)
Communication scientifique (responsable), M1 FOGEM puis M1 EMH (3.5h)
Structure et fonctionnement des écosystèmes marins, M1 FOGEM puis M1 EMH (17h)

2019-... Écologie numérique (responsable), M1 EMH (25h)

2020-... Biogéochimie, M1 EMH (6h)

- Interactions et processus, M2 EMH (10h)
- Biotechnologies, M1 EMH (10h)
- 2022-... Outils informatiques (responsable), Lpro T2SH (6h)
- Communication scientifique (responsable), Lpro T2SH (9h)
- 2020-2022 Bioinformatique, M1 EMH (9h)
- Bioinformatique, M2 EMH (3h)
- 2019-2020 Biologie animale, L3 SV (9h)
- Biostatistiques, M1 EMH (16h)
- 2018-2019 Biostatistiques univariées (responsable), L2 SV (45h)
- Communication scientifique, M2 FOGEM, ULCO-ULILLE (13h)
- Marine Ecology, M2 FOGEM, ULCO-ULILLE (4h)
- Océanographie biologique, L3 SV (3.5h)

5. Investissement d'intérêt général

- 2023-... Membre suppléant de la Commission Nationale de la Flotte Côtière
- Représentant élu des personnels enseignants chercheurs et chercheurs au conseil de l'Institut des Sciences de la Mer et du Littoral
- 2022-... Membre élu du Département Sciences de la Vie de l'ULCO
- Membre du groupe de travail « Cenozoic-Recent Radiolaria »
- 2020-... Responsable communication pour le Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences
- 2022-2023 Membre du groupe de travail « Vivant et Cycles Biogéochimiques » dans le cadre de la prospective CSOA
- En cours Expert pour les journaux suivants : Aquatic Microbial Ecology, Deep Sea Research 1, Geology, Global Biogeochemical Cycles, Limnology and Oceanography, Ocean Science, Marine Biodiversity, Protist, Plankton Benthos Research.
- Expert pour les AAP : Marie Skłodowska-Curie Actions (Postdoctoral Fellowships), National Science Foundation, Commission Nationale Flotte Côtière, AAP-INSU (programme LEFE).

Bibliographie

1. Caron, D. A., Countway, P. D., Jones, A. C., Kim, D. Y. & Schnetzer, A. Marine Protistan Diversity. *Annu. Rev. Mar. Sci.* **4**, 467–493 (2012).
2. Bar-On, Y. M., Phillips, R. & Milo, R. The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **115**, 6506–6511 (2018).
3. Burki, F., Roger, A. J., Brown, M. W. & Simpson, A. G. B. The New Tree of Eukaryotes. *Trends Ecol. Evol.* **35**, 43–55 (2020).
4. Knoll, A. H. Biomineralization and Evolutionary History. *Rev. Mineral. Geochem.* **54**, 329–356 (2003).
5. Lowenstam, H. A. Minerals Formed by Organisms. *Science* **211**, 1126–1131 (1981).
6. Smetacek, V. A watery arms race. *Nature* **411**, 745–745 (2001).
7. Tang, Q., Wan, B., Yuan, X., Muscente, A. D. & Xiao, S. Spiculogenesis and biomineralization in early sponge animals. *Nat. Commun.* **10**, 3348 (2019).
8. Zhang, Y., Feng, Q., Nakamura, Y. & Suzuki, N. Microfossils from the Liuchapo Formation: Possible oldest radiolarians from deep-water chert and phylogenetic analysis. *Precambrian Res.* **362**, 106312 (2021).
9. Tréguer, P. J. & De La Rocha, C. L. The World Ocean Silica Cycle. *Annu. Rev. Mar. Sci.* **5**, 477–501 (2013).
10. Durak, G. M. *et al.* A role for diatom-like silicon transporters in calcifying coccolithophores. *Nat. Commun.* **7**, 10543 (2016).
11. Baines, S. B. *et al.* Significant silicon accumulation by marine picocyanobacteria. *Nat. Geosci.* **5**, ngeo1641 (2012).
12. Conley, D. J. *et al.* Biosilicification Drives a Decline of Dissolved Si in the Oceans through Geologic Time. *Front. Mar. Sci.* **4**, (2017).
13. Cavalier-Smith, T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **52**, 297–354 (2002).
14. Simpson, A. G. B. & Roger, A. J. The real ‘kingdoms’ of eukaryotes. *Curr. Biol.* **14**, R693–R696 (2004).
15. Biard, T. Rhizaria. *eLS* **2**, 1–11 (2022).
16. Cavalier-Smith, T. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* **73**, 203–266 (1998).
17. Suzuki, N. & Not, F. Biology and Ecology of Radiolaria. in *Marine Protists* (eds. Ohtsuka, S., Suzuki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. & Not, F.) 179–222 (Springer Japan, 2015).
18. Nakamura, Y. *et al.* Ecology, Morphology, Phylogeny and Taxonomic Revision of Giant Radiolarians, Orodaria ord. nov. (Radiolaria; Rhizaria; SAR). *Protist* **172**, 125808 (2021).
19. Decelle, J. & Not, F. Acantharia. in *eLS* (ed. eLS) 1–10 (John Wiley & Sons Ltd, 2015).
20. Suzuki, N. & Oba, M. Oldest Fossil Records of Marine Protists and the Geologic History Toward the Establishment of the Modern-Type Marine Protist World. in *Marine Protists* (eds. Ohtsuka, S., Suzuki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. & Not, F.) 359–394 (Springer Japan, 2015).
21. Swanberg, N. R. & Anderson, O. R. Collozoum caudatum sp. nov.: A giant colonial radiolarian from equatorial and Gulf Stream waters. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **28**, 1033–1047 (1981).
22. Nakamura, Y. & Suzuki, N. Phaeodaria: Diverse Marine Cercozoans of World-Wide Distribution.

- in *Marine Protists* (eds. Ohtsuka, S., Suzaki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. & Not, F.) 223–249 (Springer Japan, 2015). doi:10.1007/978-4-431-55130-0_9.
23. De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J. P., Nigrini, C. & Caridroit, M. *Radiolarians in the Sedimentary Record*. (CRC Press, 2002).
 24. Brandt, K. A. H. Über das Zusammenleben von Thieren und Algen. *Arch. Für Anat. Physiol.* 570–574 (1881).
 25. Decelle, J., Colin, S. & Foster, R. A. Photosymbiosis in Marine Planktonic Protists. in *Marine Protists* (eds. Ohtsuka, S., Suzaki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. & Not, F.) 465–500 (Springer Japan, 2015). doi:10.1007/978-4-431-55130-0_19.
 26. Uwizeye, C. *et al.* Cytoklepty in the plankton: A host strategy to optimize the bioenergetic machinery of endosymbiotic algae. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **118**, (2021).
 27. Mitra, A. *et al.* Defining Planktonic Protist Functional Groups on Mechanisms for Energy and Nutrient Acquisition: Incorporation of Diverse Mixotrophic Strategies. *Protist* **167**, 106–120 (2016).
 28. Sugiyama, K., Hori, R. S., Kusunoki, Y. & Matsuoka, A. Pseudopodial features and feeding behavior of living nassellarians *Eucyrtidium hexagonatum* Haeckel, *Pterocorys zancleus* (Müller) and *Dictyocodon prometheus* Haeckel. *Paleontol. Res.* **12**, 209–222 (2008).
 29. Mars Brisbin, M., Brunner, O. D., Grossmann, M. M. & Mitarai, S. Paired high-throughput, in situ imaging and high-throughput sequencing illuminate acantharian abundance and vertical distribution. *Limnol. Oceanogr.* **65**, 2953–2965 (2020).
 30. Dolan, J. R. & Coppola, L. Phaeogromids of the mesopelagic marine plankton: Temporal variability of concentrations and observations of feeding structures of four species from the mesopelagic in the Mediterranean Sea. *J. Eukaryot. Microbiol.* **70**, e12962 (2023).
 31. Anderson, O. R. *Radiolaria*. (Springer-Verlag, 1983).
 32. Gowing, M. M. Trophic biology of phaeodarian radiolarians and flux of living radiolarians in the upper 2000 m of the North Pacific central gyre. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **33**, 655–674 (1986).
 33. Biard, T. Diversity and ecology of Radiolaria in modern oceans. *Environ. Microbiol.* **24**, 2179–2200 (2022).
 34. Takahashi, K. Siliceous microplankton fluxes in the eastern subarctic Pacific, 1982–1986. *J. Oceanogr.* **53**, 455–466 (1997).
 35. Takahashi, K., Hurd, D. C. & Honjo, S. Phaeodarian Skeletons: Their Role in Silica Transport to the Deep Sea. *Science* **222**, 616–618 (1983).
 36. Michaels, A. F. Vertical distribution and abundance of Acantharia and their symbionts. *Mar. Biol.* **97**, 559–569 (1988).
 37. Dennett, M. R., Caron, D. A., Michaels, A. F., Gallager, S. M. & Davis, C. S. Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. *J. Plankton Res.* **24**, 797–805 (2002).
 38. Antia, A. N., Bauerfeind, E., Bodungen, B. v. & Zeller, U. Abundance, encystment and sedimentation of acantharia during autumn 1990 in the East Greenland Sea. *J. Plankton Res.* **15**, 99–114 (1993).
 39. Martin, P. *et al.* Sedimentation of acantharian cysts in the Iceland Basin: Strontium as a ballast for deep ocean particle flux, and implications for acantharian reproductive strategies. *Limnol. Oceanogr.* **55**, 604–614 (2010).
 40. Belcher, A., Manno, C., Thorpe, S. & Tarling, G. Acantharian cysts: high flux occurrence in the bathypelagic zone of the Scotia Sea, Southern Ocean. *Mar. Biol.* **165**, (2018).

41. Gowing, M. M. & Silver, M. W. Minipellets: A new and abundant size class of marine fecal pellets. (1985) doi:info:doi/10.1357/002224085788438676.
42. González, H. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **90**, 223–236 (1992).
43. Leblanc, K. *et al.* Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: Insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes. *J. Mar. Syst.* **222**, 103609 (2021).
44. Riemann, F. Gelatinous phytoplankton detritus aggregates on the Atlantic deep-sea bed. *Mar. Biol.* **100**, 533–539 (1989).
45. Lampitt, R. S., Salter, I. & Johns, D. Radiolaria: Major exporters of organic carbon to the deep ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* **23**, GB1010 (2009).
46. Ikenoue, T. *et al.* Phaeodaria: an important carrier of particulate organic carbon in the mesopelagic twilight zone of the North Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* **0**, (2019).
47. Bernstein, R. E. *et al.* Acantharian Fluxes and Strontium to Chlorinity Ratios in the North Pacific Ocean. *Science* **237**, 1490–1494 (1987).
48. De Deckker, P. On the celestite-secreting Acantharia and their effect on seawater strontium to calcium ratios. *Hydrobiologia* **517**, 1–13 (2004).
49. Bernstein, R. E., Byrne, R. H., Betzer, P. R. & Greco, A. M. Morphologies and transformations of celestite in seawater: The role of acantharians in strontium and barium geochemistry. *Geochim. Cosmochim. Acta* **56**, 3273–3279 (1992).
50. Caron, D. A. & Hu, S. K. Are We Overestimating Protistan Diversity in Nature? *Trends Microbiol.* (2018) doi:10.1016/j.tim.2018.10.009.
51. Laget, M., Llopis-Monferrer, N., Maguer, J.-F., Leynaert, A. & Biard, T. Elemental content allometries and silicon uptake rates of planktonic Rhizaria: Insights into their ecology and role in biogeochemical cycles. *Limnol. Oceanogr.* **68**, 439–454 (2023).
52. Monferrer, N. L. *et al.* Estimating Biogenic Silica Production of Rhizaria in the Global Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* **34**, e2019GB006286 (2020).
53. Hori, R. S. *et al.* Growth pattern of the siliceous skeletons of living Spumellaria (Radiolaria) from the Kuroshio Current, offshore southwestern Shikoku Island, Japan. *Rev. Micropaléontologie* 100504 (2021) doi:10.1016/j.revmic.2021.100504.
54. Remsen, A., Hopkins, T. L. & Samson, S. What you see is not what you catch: a comparison of concurrently collected net, Optical Plankton Counter, and Shadowed Image Particle Profiling Evaluation Recorder data from the northeast Gulf of Mexico. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **51**, 129–151 (2004).
55. Ling, H.-Y. & Haddock, S. H. D. The enclosing latticed sphere of *Tuscaridium cygneum* (Murray), a eurybathyal phaeodarian Radiolaria, from the North Pacific. *Paleontol. Res.* **1**, 144–149 (1997).
56. Davis, C. S., Gallager, S., Berman, M., Haury, L. & Strickler, J. The video plankton recorder (VPR): design and initial results. *Arch Hydrobiol Beih* **36**, 67–81 (1992).
57. Chisholm, S. W. *et al.* A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* **334**, 340–343 (1988).
58. Partensky, F., Hess, W. R. & Vaulot, D. Prochlorococcus, a Marine Photosynthetic Prokaryote of Global Significance. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **63**, 106–127 (1999).
59. Kasting, J. F. & Siefert, J. L. Life and the Evolution of Earth's Atmosphere. *Science* **296**, 1066–1068 (2002).
60. Davis, C. S., Gallager, S. M. & Solow, A. R. Microaggregations of Oceanic Plankton Observed

- by Towed Video Microscopy. *Science* **257**, 230–232 (1992).
61. Davis, C. S. & McGillicuddy, D. J. Transatlantic Abundance of the N₂-Fixing Colonial Cyanobacterium *Trichodesmium*. *Science* **312**, 1517–1520 (2006).
 62. Krebs, C. J. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. (Harper & Row, 1972).
 63. Ohman, M. D. A sea of tentacles: optically discernible traits resolved from planktonic organisms in situ. *ICES J. Mar. Sci.* **76**, 1959–1972 (2019).
 64. Biard, T. *et al.* In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean. *Nature* **532**, 504–507 (2016).
 65. Biard, T. & Ohman, M. D. Vertical niche definition of test-bearing protists (Rhizaria) into the twilight zone revealed by in situ imaging. *Limnol. Oceanogr.* **65**, 2583–2602 (2020).
 66. Sieracki, M. E. *et al.* Optical plankton imaging and analysis systems for ocean observation. *Proc. Ocean Obs* **9**, 21–25 (2010).
 67. Stemmann, L. *et al.* Global zoogeography of fragile macrozooplankton in the upper 100–1000 m inferred from the underwater video profiler. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **65**, 433–442 (2008).
 68. Longhurst, A. R. *Ecological Geography of the Sea*. (Academic Press, 2010).
 69. Picheral, M. *et al.* The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnol. Oceanogr. Methods* **8**, 462–473 (2010).
 70. Lombard, F. *et al.* Globally Consistent Quantitative Observations of Planktonic Ecosystems. *Front. Mar. Sci.* **6**, (2019).
 71. Wiebe, P. H. & Benfield, M. C. From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Prog. Oceanogr.* **56**, 7–136 (2003).
 72. Pesant, S. *et al.* Open science resources for the discovery and analysis of Tara Oceans data. *Sci. Data* **2**, (2015).
 73. Michaels, A. F., Caron, D. A., Swanberg, N. R., Howse, F. A. & Michaels, C. M. Planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda: abundance, biomass and vertical flux. *J. Plankton Res.* **17**, 131–163 (1995).
 74. Beers, J. R. & Stewart, G. L. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **17**, 67–87 (1970).
 75. Stukel, M. R., Biard, T., Krause, J. & Ohman, M. D. Large Phaeodaria in the twilight zone: Their role in the carbon cycle. *Limnol. Oceanogr.* **63**, 2579–2594 (2018).
 76. Chavez, F. P. & Messié, M. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **83**, 80–96 (2009).
 77. Cowen, R. K. & Guigand, C. M. In situ ichthyoplankton imaging system (ISIIS): system design and preliminary results. *Limnol. Oceanogr. Methods* **6**, 126–132 (2008).
 78. Biard, T. *et al.* Towards an Integrative Morpho-molecular Classification of the Collodaria (Polycystinea, Radiolaria). *Protist* **166**, 374–388 (2015).
 79. Yuasa, T. & Takahashi, O. Ultrastructural morphology of the reproductive swimmers of *Sphaerzoum punctatum* (Huxley) from the East China Sea. *Eur. J. Protistol.* **50**, 194–204 (2014).
 80. Martini, S. *et al.* Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnol. Oceanogr.* **66**, 965–994 (2021).
 81. Naeem, S. & Wright, J. P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecol. Lett.* **6**, 567–579 (2003).

82. Trudnowska, E. *et al.* Marine snow morphology illuminates the evolution of phytoplankton blooms and determines their subsequent vertical export. *Nat. Commun.* **12**, 2816 (2021).
83. Schulz, J. *et al.* Imaging of plankton specimens with the lightframe on-sight keystone species investigation (LOKI) system. *J. Eur. Opt. Soc. - Rapid Publ.* **5**, (2010).
84. Ohman, M. D. *et al.* Zooglider: An autonomous vehicle for optical and acoustic sensing of zooplankton. *Limnol. Oceanogr. Methods* **0**, (2018).
85. Gaskell, D. E., Ohman, M. D. & Hull, P. M. Zooglider-based measurements of planktonic foraminifera in the California Current system. *J. Foraminifer. Res.* **49**, 390–404 (2019).
86. Picheral, M. *et al.* The Underwater Vision Profiler 6: an imaging sensor of particle size spectra and plankton, for autonomous and cabled platforms. *Limnol. Oceanogr. Methods* **20**, 115–129 (2022).
87. Giering, S. L., Culverhouse, P. F., Johns, D. G., McQuatters-Gollop, A. & Pitois, S. G. Are plankton nets a thing of the past? An assessment of in situ imaging of zooplankton for large-scale ecosystem assessment and policy decision-making. *Front. Mar. Sci.* **9**, 986206 (2022).
88. Llopis Monferrer, N. *et al.* Siliceous Rhizaria abundances and diversity in the Mediterranean Sea assessed by combined imaging and metabarcoding approaches. *Front. Mar. Sci.* **9**, (2022).
89. Beers, J. R. & Stewart, G. L. The Preservation of Acantharians in Fixed Plankton Samples. *Limnol. Oceanogr.* **15**, 825–827 (1970).
90. Menden-Deuer, S. & Lessard, E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* **45**, (2000).
91. Postel, L., Fock, H. & Hagen, W. 4 - Biomass and abundance. in *ICES Zooplankton Methodology Manual* (eds. Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H. R. & Huntley, M.) 83–192 (Academic Press, 2000). doi:10.1016/B978-012327645-2/50005-0.
92. Stagnol, D., Macé, M., Destombe, C. & Davoult, D. Allometric relationships for intertidal macroalgae species of commercial interest. *J. Appl. Phycol.* **28**, 3407–3411 (2016).
93. Conley, D. J., Kilham, S. S. & Theriot, E. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* **34**, 205–212 (1989).
94. Biard, T., Krause, J. W., Stukel, M. R. & Ohman, M. D. The Significance of Giant Phaeodarians (Rhizaria) to Biogenic Silica Export in the California Current Ecosystem. *Glob. Biogeochem. Cycles* **32**, 987–1004 (2018).
95. Krause, J. W. *et al.* Variability in diatom contributions to biomass, organic matter production and export across a frontal gradient in the California Current Ecosystem. *J. Geophys. Res. Oceans* **120**, 1032–1047 (2015).
96. Brzezinski, M. A. *et al.* Enhanced silica ballasting from iron stress sustains carbon export in a frontal zone within the California Current. *J. Geophys. Res. Oceans* **120**, 4654–4669 (2015).
97. Ohman, M. *et al.* Ecological Transitions in a Coastal Upwelling Ecosystem. *Oceanography* **26**, 210–219 (2013).
98. Bernstein, R. E., Betzer, P. R. & Takahashi, K. Radiolarians from the western North Pacific Ocean: a latitudinal study of their distributions and fluxes. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **37**, 1677–1696 (1990).
99. Takahashi, K. Vertical flux, ecology and dissolution of Radiolaria in tropical oceans: implications for the silica cycle. (Woods Hole Oceanographic Institution, Massachusetts Institute of Technology, 1981).
100. Monferrer, N. L. *et al.* Role of small Rhizaria and diatoms in the pelagic silica production of the Southern Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **66**, 2187–2202 (2021).
101. Mansour, J. S., Norlin, A., Monferrer, N. L., L’Helguen, S. & Not, F. Carbon and nitrogen content

- to biovolume relationships for marine protist of the Rhizaria lineage (Radiolaria and Phaeodaria). *Limnol. Oceanogr.* **66**, 1703–1717 (2021).
102. Brzezinski, M. A. The Si:C:N ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.* **21**, 347–357 (1985).
 103. Probert, I. *et al.* Brandtodinium gen. nov. and B. nutricula comb. Nov. (Dinophyceae), a dinoflagellate commonly found in symbiosis with polycystine radiolarians. *J. Phycol.* **50**, 388–399 (2014).
 104. Stukel, M. R., Ohman, M. D., Kelly, T. B. & Biard, T. The Roles of Suspension-Feeding and Flux-Feeding Zooplankton as Gatekeepers of Particle Flux Into the Mesopelagic Ocean in the Northeast Pacific. *Front. Mar. Sci.* **6**, (2019).
 105. Durkin, C. A. *et al.* A Visual Tour of Carbon Export by Sinking Particles. *Glob. Biogeochem. Cycles* **35**, e2021GB006985 (2021).
 106. Tréguer, P. *et al.* Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* **11**, 27–37 (2018).
 107. Nelson, D. M. & Goering, J. J. A stable isotope tracer method to measure silicic acid uptake by marine phytoplankton. *Anal. Biochem.* **78**, 139–147 (1977).
 108. Tréguer, P. *et al.* Production of biogenic silica in the Weddell-Scotia Seas measured with ³²Si. *Limnol. Oceanogr.* **36**, 1217–1227 (1991).
 109. Marron, A. O. *et al.* The Evolution of Silicon Transport in Eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* **33**, 3226–3248 (2016).
 110. Brzezinski, M. A. & Conley, D. J. Silicon deposition during the cell cycle of *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae) determined using dual Phodamine 123 and propidium iodide staining. *J. Phycol.* **30**, 45–55 (1994).
 111. Ogane, K. *et al.* Direct observation of the skeletal growth patterns of polycystine radiolarians using a fluorescent marker. *Mar. Micropaleontol.* **77**, 137–144 (2009).
 112. Desclés, J. *et al.* New tools for labeling silica in living diatoms. *New Phytol.* **177**, 822–829 (2008).
 113. Irion, S., Christaki, U., Berthelot, H., L’Helguen, S. & Jardillier, L. Small phytoplankton contribute greatly to CO₂-fixation after the diatom bloom in the Southern Ocean. *ISME J.* **15**, 2509–2522 (2021).
 114. Ikeda, T. Respiration and ammonia excretion by marine metazooplankton taxa: synthesis toward a global-bathymetric model. *Mar. Biol.* **161**, 2753–2766 (2014).
 115. Lombard, F., Erez, J., Michel, E. & Labeyrie, L. Temperature effect on respiration and photosynthesis of the symbiont-bearing planktonic foraminifera *Globigerinoides ruber*, *Orbulina universa*, and *Globigerinella siphonifera*. *Limnol. Oceanogr.* **54**, 210–218 (2009).
 116. Geslin, E. *et al.* Oxygen respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **396**, 108–114 (2011).
 117. Villar, E. *et al.* Symbiont Chloroplasts Remain Active During Bleaching-Like Response Induced by Thermal Stress in *Collozoum pelagicum* (Collozoum, Retaria). *Front. Mar. Sci.* **5**, (2018).
 118. Høgslund, S., Revsbech, N. P., Cedhagen, T., Nielsen, L. P. & Gallardo, V. A. Denitrification, nitrate turnover, and aerobic respiration by benthic foraminiferans in the oxygen minimum zone off Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **359**, 85–91 (2008).
 119. Risgaard-Petersen, N. *et al.* Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nature* **443**, 93–96 (2006).
 120. Piña-Ochoa, E. *et al.* Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 1148–1153 (2010).

121. Gilly, W. F., Beman, J. M., Litvin, S. Y. & Robison, B. H. Oceanographic and Biological Effects of Shoaling of the Oxygen Minimum Zone. *Annu. Rev. Mar. Sci.* **5**, 393–420 (2013).
122. Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J. & Mohrholz, V. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science* **320**, 655–658 (2008).
123. Kiko, R. *et al.* A global marine particle size distribution dataset obtained with the Underwater Vision Profiler 5. *Earth Syst. Sci. Data* **14**, 4315–4337 (2022).
124. Litchman, E., Ohman, M. D. & Kiørboe, T. Trait-based approaches to zooplankton communities. *J. Plankton Res.* **35**, 473–484 (2013).
125. Stamieszkin, K. *et al.* Size as the master trait in modeled copepod fecal pellet carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* **60**, 2090–2107 (2015).
126. Guidi, L. *et al.* Relationship between particle size distribution and flux in the mesopelagic zone. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **55**, 1364–1374 (2008).
127. Clements, D. J. *et al.* New Estimate of Organic Carbon Export From Optical Measurements Reveals the Role of Particle Size Distribution and Export Horizon. *Glob. Biogeochem. Cycles* **37**, e2022GB007633 (2023).
128. Fender, C. K. *et al.* Investigating Particle Size-Flux Relationships and the Biological Pump Across a Range of Plankton Ecosystem States From Coastal to Oligotrophic. *Front. Mar. Sci.* **0**, (2019).
129. Polovina, J. J., Howell, E. A. & Abecassis, M. Ocean's least productive waters are expanding. *Geophys. Res. Lett.* **35**, L03618 (2008).
130. Lisitzin, A. P. *Sedimentation in the World Ocean*. (Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 1972).
131. Berger, W. H. Biogenous Deep Sea Sediments: Production, Preservation and Interpretation. in *Chemical Oceanography* (eds. Riley, J. P. & Chester, R.) vol. 5 265–388 (Academic Press, 1976).
132. Takahashi, K. & Honjo, S. Radiolarian skeletons: size, weight, sinking speed, and residence time in tropical pelagic oceans. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **30**, 543–568 (1983).
133. Drago, L. *et al.* Global Distribution of Zooplankton Biomass Estimated by In Situ Imaging and Machine Learning. *Front. Mar. Sci.* **9**, (2022).
134. Maldonado, M. *et al.* Sponge skeletons as an important sink of silicon in the global oceans. *Nat. Geosci.* **12**, 815–822 (2019).
135. Hawley, N. Flow in Cylindrical Sediment Traps. *J. Gt. Lakes Res.* **14**, 76–88 (1988).
136. Gardner, W. D. The effect of tilt on sediment trap efficiency. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **32**, 349–361 (1985).
137. McDonnell, A. M. P., Boyd, P. W. & Buesseler, K. O. Effects of sinking velocities and microbial respiration rates on the attenuation of particulate carbon fluxes through the mesopelagic zone. *Glob. Biogeochem. Cycles* **29**, 175–193 (2015).
138. Valdes, J. R. & Price, J. F. A Neutrally Buoyant, Upper Ocean Sediment Trap. *J. Atmospheric Ocean. Technol.* **17**, 62–68 (2000).
139. Estapa, M. *et al.* The Neutrally Buoyant Sediment Trap: Two Decades of Progress. *J. Atmospheric Ocean. Technol.* **37**, 957–973 (2020).
140. Chave, A. D., Waterworth, G., Maffei, A. R. & Massion, G. Cabled Ocean Observatory Systems. *Mar. Technol. Soc. J.* **38**, 30–43 (2004).
141. Guieu, C., Loÿe-Pilot, M.-D., Ridame, C. & Thomas, C. Chemical characterization of the Saharan dust end-member: Some biogeochemical implications for the western Mediterranean Sea. *J. Geophys. Res. Atmospheres* **107**, ACH 5-1-ACH 5-11 (2002).
142. Durrieu de Madron, X. *et al.* Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation

- by open-ocean convection. *J. Geophys. Res. Oceans* **122**, 2291–2318 (2017).
143. SO-CHIC consortium *et al.* Southern ocean carbon and heat impact on climate. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* **381**, 20220056 (2023).
 144. Cheng, L. *et al.* Past and future ocean warming. *Nat. Rev. Earth Environ.* **3**, 776–794 (2022).
 145. Sabine, C. L. *et al.* The Oceanic Sink for Anthropogenic CO₂. *Science* **305**, 367–371 (2004).
 146. Chapman, C. C., Lea, M.-A., Meyer, A., Sallée, J.-B. & Hindell, M. Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nat. Clim. Change* **10**, 209–219 (2020).
 147. Lazarus, D. B., Hollis, C. J. & Apel, M. Patterns of Opal and Radiolarian change in the Antarctic Mid-Paleogene: Clues to the Origin of the Southern Ocean. *Micropaleontology* **54**, 41–48 (2008).
 148. Hauck, J. *et al.* Consistency and Challenges in the Ocean Carbon Sink Estimate for the Global Carbon Budget. *Front. Mar. Sci.* **7**, (2020).
 149. Krause, J. W. & Lomas, M. W. Understanding Diatoms' Past and Future Biogeochemical Role in High-Latitude Seas. *Geophys. Res. Lett.* **47**, e2019GL085602 (2020).
 150. Boltovskoy, D. & Correa, N. Biogeography of Radiolaria Polycystina (Protista) in the World Ocean. *Prog. Oceanogr.* **149**, 82–105 (2016).
 151. Boltovskoy, D., Kling, S. A., Takahashi, K. & Bjørklund, K. World atlas of distribution of recent polycystina (Radiolaria). *Palaeontol. Electron.* **13**, 230 (2010).
 152. Abelmann, A. & Gowing, M. M. Spatial distribution pattern of living polycystine radiolarian taxa — baseline study for paleoenvironmental reconstructions in the Southern Ocean (Atlantic sector). *Mar. Micropaleontol.* **30**, 3–28 (1997).
 153. Godet, C. *et al.* Matching zooplankton abundance and environment in the South Indian Ocean and Southern Ocean. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **163**, 103347 (2020).
 154. Lawler, K.-A. *et al.* The Southern Ocean Radiolarian (SO-RAD) dataset: a new compilation of modern radiolarian census data. *Earth Syst. Sci. Data* **13**, 5441–5453 (2021).
 155. Lowe, V., Cortese, G., Lawler, K.-A., Civel-Mazens, M. & Bostock, H. C. Ecoregionalisation of the Southern Ocean Using Radiolarians. *Front. Mar. Sci.* **9**, (2022).
 156. Tibbs, J., Fransisco & Tibbs, S., Deck. Further Studies on the Phaeodaria (Protozoa: Radiolaria) of the Antarctic Seas. in *Biology of the Antarctic Seas XVI* (ed. Kornicker, L. S.) 167–202 (American Geophysical Union, 1986).
 157. Abelmann, A. & Gersonde, R. Biosiliceous particle flux in the Southern Ocean. *Mar. Chem.* **35**, 503–536 (1991).
 158. Abelmann, A. Radiolarian flux in Antarctic waters (Drake Passage, Powell Basin, Bransfield Strait). *Polar Biol.* **12**, 357–372 (1992).
 159. Gowing, M. M., Garrison, D. L., Kunze, H. B. & Winchell, C. J. Biological components of Ross Sea short-term particle fluxes in the austral summer of 1995–1996. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **48**, 2645–2671 (2001).
 160. Kemp, A. E. S. *et al.* Production of giant marine diatoms and their export at oceanic frontal zones: Implications for Si and C flux from stratified oceans. *Glob. Biogeochem. Cycles* **20**, (2006).
 161. Dutkiewicz, A., Müller, R. D., O'Callaghan, S. & Jónasson, H. Census of seafloor sediments in the world's ocean. *Geology* **43**, 795–798 (2015).
 162. Rembauville, M., Salter, I., Leblond, N., Gueneugues, A. & Blain, S. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 1: Seasonal dynamics of particulate organic carbon export from a moored sediment trap. *Biogeosciences* **12**, 3153–3170 (2015).
 163. Rembauville, M., Salter, I., Dehairs, F., Miquel, J.-C. & Blain, S. Annual particulate matter and

- diatom export in a high nutrient, low chlorophyll area of the Southern Ocean. *Polar Biol.* **41**, 25–40 (2018).
164. Pollina, T. *et al.* PlanktoScope: Affordable Modular Quantitative Imaging Platform for Citizen Oceanography. *Front. Mar. Sci.* **9**, (2022).
 165. Olson, R. J. & Sosik, H. M. A submersible imaging-in-flow instrument to analyze nano-and microplankton: Imaging FlowCytobot. *Limnol. Oceanogr. Methods* **5**, 195–203 (2007).
 166. Salter, I. *et al.* Estimating carbon, silica and diatom export from a naturally fertilised phytoplankton bloom in the Southern Ocean using PELAGRA: A novel drifting sediment trap. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **54**, 2233–2259 (2007).
 167. Jeandel, C. *et al.* KERFIX, a time-series station in the Southern Ocean: a presentation. *J. Mar. Syst.* **17**, 555–569 (1998).
 168. Baker, C. A., Estapa, M. L., Iversen, M., Lampitt, R. & Buesseler, K. Are all sediment traps created equal? An intercomparison study of carbon export methodologies at the PAP-SO site. *Prog. Oceanogr.* **184**, 102317 (2020).
 169. Carradec, Q. *et al.* A global ocean atlas of eukaryotic genes. *Nat. Commun.* **9**, 373 (2018).
 170. Alexander, H. *et al.* Eukaryotic genomes from a global metagenomic dataset illuminate trophic modes and biogeography of ocean plankton. 2021.07.25.453713 Preprint at <https://doi.org/10.1101/2021.07.25.453713> (2022).
 171. Armbrrecht, L. H. *et al.* Ancient DNA from marine sediments: Precautions and considerations for seafloor coring, sample handling and data generation. *Earth-Sci. Rev.* **196**, 102887 (2019).
 172. Armbrrecht, L. *et al.* From the Surface Ocean to the Seafloor: Linking Modern and Paleo-Genetics at the Sabrina Coast, East Antarctica (IN2017_V01). *J. Geophys. Res. Biogeosciences* **128**, e2022JG007252 (2023).