



# Impacts du changement climatique sur la diversité fonctionnelle du zooplancton, le cas des copépodes planctoniques de mer Méditerranée.

Fabio Benedetti

## ► To cite this version:

Fabio Benedetti. Impacts du changement climatique sur la diversité fonctionnelle du zooplancton, le cas des copépodes planctoniques de mer Méditerranée.. Ecologie, Environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2016. Français. NNT : 2016PA066742 . tel-01814326

**HAL Id: tel-01814326**

**<https://theses.hal.science/tel-01814326>**

Submitted on 13 Jun 2018

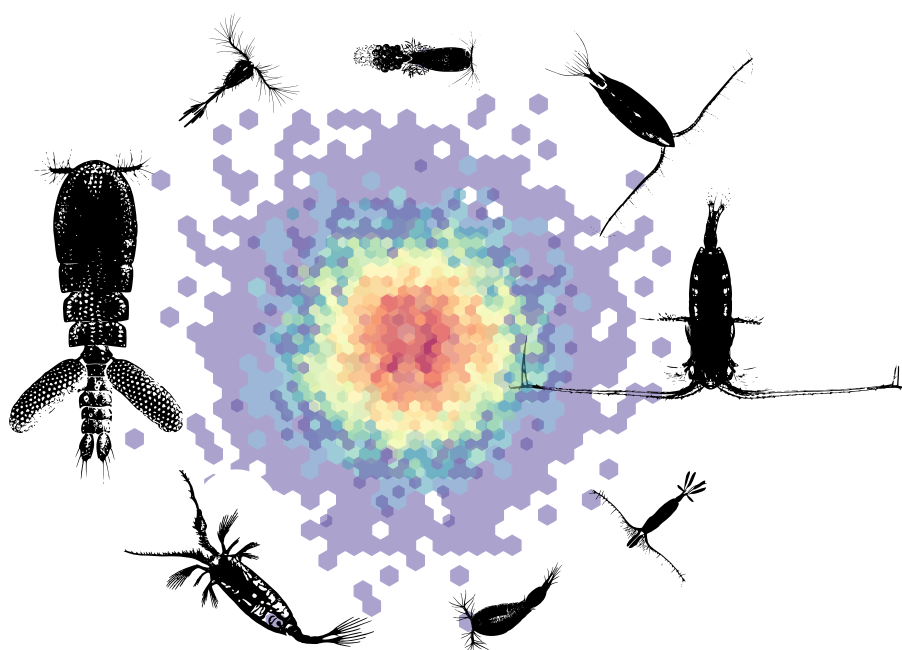
**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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.

UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE - PARIS 6  
École doctorale des Sciences de l'Environnement de l'Île-de-France (ED 129)

# IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DU ZOOPLANCTON, LE CAS DES COPÉPODES PLANCTONIQUES DE MER MÉDITERRANÉE

Thèse de doctorat en Écologie Marine



par FABIO BENEDETTI

présentée et soutenue publiquement le 2 Décembre 2016 au  
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer  
devant le jury composé de :

---

|                           |               |
|---------------------------|---------------|
| Pr. Éric Thiébaud         | Président     |
| Pr. David Mouillot        | Rapporteur    |
| Pr. Xavier Irigoien       | Rapporteur    |
| Dr. Frédéric Maps         | Examineur     |
| Dr. Meike Vogt            | Examinatrice  |
| Dr. François Guilhaumon   | Invité        |
| Dr. Sakina-Dorothee Ayata | Co-directrice |
| Dr. Cécile Guieu          | Directrice    |

---

*Tous les logos vectorisés de copépodes (et autres organismes) utilisés dans ce manuscrit ont été réalisés à partir d'images collectées sur Google puis re-travaillées grâce au logiciel libre **Inkscape**.*

*Le graphique en couverture a été re-travaillé depuis le code fourni par Myles Harrison (<https://www.r-bloggers.com/5-ways-to-do-2d-histograms-in-r/>).*

*Merci à Simon R. pour ses conseils.*

## Remerciements

*« Individuals behave like wind-dispersed seeds that are able to go almost anywhere the currents take them, but able to establish themselves only where conditions are favorable. »*

Richard D. Norris (2000)

Je voudrais commencer par remercier les directeurs de l'Observatoire Océanologique de Villefranche qui se sont succédés au cours de mes trois années de thèse : Gaby Gorsky, Rodolphe Lemée et Anne Corval. J'aimerais également remercier chaleureusement le directeur du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Antoine Sciandra. Merci à vous pour m'avoir permis de réaliser ma thèse au sein de cet Observatoire, au sein duquel j'ai passé plus de trois années fantastiques.

J'aimerais remercier le KIC-Climat et l'European Institute of Innovation and Technology de m'avoir accordé un financement pour cette thèse, de m'avoir permis de découvrir des aspects transverses à la science, et de m'avoir fait vivre de belles rencontres. Au même titre, je remercie infiniment le jury de l'École Doctorale 129 d'avoir retenu mon humble dossier.

J'adresse mes très sincères remerciements à mon jury de thèse pour avoir accepté de lire et corriger ce long manuscrit. Merci aux Pr. David Mouillot et Xabier Irigoien d'avoir accepté de rapporter cette thèse. Merci aux Dr. Frédéric Maps et Meike Vogt d'avoir accepté de l'examiner. Et un grand merci au Pr. Éric Thiébaud, pour ses enseignements et conseils au cours de ces cinq dernières années.

Je remercie mes deux directrices de thèse du fond du cœur. J'espère que vous avez apprécié travailler avec moi, et que vous êtes fières d'avoir contribué à ce manuscrit.

Sakina, tu as fait énormément pour que ma thèse se déroule dans les meilleures conditions possibles : merci pour tout tes conseils et ton aide, ce manuscrit n'aurait pas pu voir le jour sans toi (à chacun sa petite œuvre !) ; merci d'avoir co-organisé les projets PlankMed et PlankDiv qui m'ont permis de m'épanouir scientifiquement, auprès de nombreux scientifiques d'horizons différents ; mais merci aussi de m'avoir laissé la liberté d'exprimer mes idées et d'orienter cette thèse dans la direction de mon choix. J'ai ainsi énormément appris sur le métier de chercheur, et sur moi-même.

Cécile, tu as toujours suivi notre travail avec attention et intérêt malgré la distance (géographique et parfois disciplinaire !). Ton opinion et ta vision ont toujours compté et ont réellement enrichi cette thèse. Merci de m'avoir (re?)cadré et encouragé quand ça n'allait pas. Et puis...merci énormément d'avoir un jour osé laisser ta demeure à quatre garçons méconnus. Elle fut le théâtre de pensées et de communions étincelantes (selon le point de vue), et cela, aussi, m'a permis de passer de merveilleuses années en tant que thésard.

Je suis extrêmement redevable à d'autres chercheurs pour leur contribution exceptionnelle à cette thèse. François, tu as mon éternelle reconnaissance pour tout ce que tu m'as appris. C'est non quantifiable. J'espère que nous pourrons continuer à travailler ensemble à l'avenir. Merci de m'avoir hébergé chez toi. Merci pour toutes ces discussions qui m'ont tant apporté. Je remercie également toute l'UMR MARBEC de l'Université de Montpellier de m'avoir chaleureusement accueilli dans leurs locaux. Merci beaucoup à Théo pour ton aide.

Vielen Dank Meike ! Merci de m'avoir permis de collaborer avec toi pendant trois mois à l'ETH Zürich. J'ai, là encore, beaucoup appris grâce à toi. Tu m'as aidé à me dépasser, en dehors du cocon villefrancois, et m'a fait connaître l'exigence de l'excellence scientifique. Un gigantesque merci Damiano Righetti, Nicolas Gruber, et tout le reste de l'*Umweltphysik* group (Martin, Cara, Alex, Simon Y., Elisa, Thomas F., David B., Bianca, Matt, Ana...) pour tout ces bons moments passés en Suisse ! *Auf Wiedersehen* !



Jean-Olivier, tu as toi aussi mon éternelle reconnaissance. Tu m'as tellement apporté ces quatre dernières années, je ne saurais où commencer. Tu n'as jamais refusé de m'aider quand j'en avais besoin. Tu as toujours été attentif à mes questions (même les moins inspirées, et Dieu sait qu'il y en eu). Merci aussi pour m'avoir invité chez toi. Ton dévouement envers les étudiants est mémorable. Puisses-tu, une fois, trouver plus de 24 heures à une journée pour finir tout ce qui t'es imposé. Le peu de choses que je sais faire, je le dois à François et toi, principalement.

Merci Fanny pour ton aide décisive.

Je tiens aussi à remercier Ivane Pairaud pour avoir accepté de participer à mes comités de thèse.

Et grand merci aussi à Leocadio Blanco-Bercial et Astrid Cornils pour leur aide ! Je n'aurais jamais imaginé pouvoir explorer l'histoire évolutive des copépodes au cours de cette thèse.

La plupart des travaux présentés ici n'auraient jamais vu le jour sans les centaines de milliers de données acquises à travers les Océans, et que je me suis contenté de télécharger depuis mon poste. C'est pourquoi je suis redevable à toutes les personnes, marins et scientifiques, qui ont contribué à récolter toutes les observations utilisées (parfois au péril de leur existence).

De la même manière, je suis également très redevable à la communauté R du monde entier. Merci à pour tout ce qu'elle partage et les valeurs qu'elle véhicule. J'espère, un jour, pouvoir contribuer de manière un peu significative aussi. Merci de permettre aux scientifiques (feignants comme moi) d'utiliser ce bel outil-caméléon.

Je tiens maintenant à adresser des remerciements tous particuliers aux personnes qui ont partagé mon quotidien pendant la thèse. J'ai mordu ces trois dernières années à pleines dents, et elles n'auraient jamais eu la même saveur sans vous. À mes colocataires d'hier et d'aujourd'hui : désolé pour ce que je vous ai infligé, et merci.

MERCI à toi, pétillante Anaëlle, pour ta fraîcheur toute bretonne, toutes les séances running où tu as écouté mes déblatérations, et ton sourire, péccab' !

MERCI à toi, gros métèque de Léo, pour avoir maintenu l'ordre dans cette baraque pendant deux ans (c'est devenu un véritable zoo après), merci pour m'avoir fait suer au foot (attend que je t'attrape, tu vas voir !), et pour toutes ces bonnes tranches de rire. Tu manques au canapé.

MERCI à toi, Bobbi, pour ta personnalité hors du commun, tu es aussi imprévisible que gentil (et tu es totalement imprévisible). Tu m'auras fait bien rigoler, vieux cobra. Ta quiche t'attend encore, non ?

MERCI à toi, er Doktor Nicolas, pour tous les verres partagés, pour toutes les fois où on a tenté de rentrer chez nous (le cerf s'en souvient encore), et pour toutes les fois où tu m'as laissé squatter ta caisse. Merci de m'avoir aidé à supporter les deux autres singes.

À ce propos, un grand MERCI à toi, ô très puissant et très sémillant Laurent. On ne te mérite pas, surtout après tout ce qu'on te fait subir. Tu as été une formidable découverte, et je suis certain que tu continueras à l'être. Puissions-nous encore grouiner moult moult poulets et bières ensemble. Tu as habilement distillé la biodeeeevvvvv parmi nous, et nous te sommes redevables pour cela. Au-delà des apparences, tu es un véritable g\*\*\*\*, mais ça...tu le savais déjà.

Et puis, enfin, un gros MERCI à toi, Simon. N'y allons pas par quatre chemins : tu es devenu comme un frère, malgré nos grandes différences. Tu es quelqu'un de rare, je ne vais pas écrire ici un énième pamphlet sur le sujet. On en a partagé bien des choses, entre aligot, saucisse aveyronnaise, pérac, fouasse et autres produits vrais. Je sais que j'ai toujours pu compter sur toi au cours des dernières années.

Je me dois aussi de remercier tous ceux qui ont été de passage chez nous et qui ont bien profité de ce doux canapé : l'inénarrable Mathieu A., l'amphibolique Maïa, l'incandescent Quentin, l'inferral

Mathieu R., le génial Pablo (et ses patates), et le très potent Thomas J. Je vous remercie tous personnellement pour ces délicieux moments.

Merci à tous mes amis de l'OOV, qui m'ont permis de travailler dans des conditions uniques et une ambiance inoubliable. Je ne peux que vous citer pêle-mêle, mais sachez que vous avez tous aidé, d'une manière ou d'une autre, à ce que tout aboutisse : Robin (mon ami et le seul voisin de bureau qui puisse me supporter !), Grand Martin (qui m'a aussi supporté), Christophe V., François L. (ma sempiternelle muse), Lolo , Margaux C., Ben (*may I dance like you one day*), Marie, Francis (reviens vieille canaille !), Amanda, Raph', Clément, Anouck, Enzo, Bernard, Marc P., Marc B., Sabine, Thomas L., Hubert, João, Guy, Regis, Fred, Lionel, Fabrizio, Christophe M., Laurent C., Emilie, Christophe P., Tristan H., Fabien, Lars, Stéphane, Coco, Rodolphe, Sophie C., Sophie M., Gjhuvan, Jujū, Orens, Laure Mo, Antonella...aaaah il y en a trop, j'espère n'avoir oublié personne.

Cette thèse te doit beaucoup, Martine, et je te remercie infiniment pour toutes nos discussions et la littérature. J'espère que tu accepteras de garder un exemplaire dans ta bibliothèque.

Ventre et esprit étant intimement lié, je n'aurais jamais survécu sans la merveilleuse cantine de l'OOV ! Thierry, Didier, Jocelyne : un énorme merci. Vous m'avez copieusement nourri pendant plus de trois ans, et j'espère que je pourrai continuer à goûter aux lasagnes.

Un très très grand MERCI à Isabelle, Corinne, Linda, Anne et Katia. Vous avez permis que tout se passe facilement, dans la bonne humeur.

Un très grand merci aussi à Sabine Filiu et Laurence Touchon, pour m'avoir suivi de loin, pour m'avoir encouragé, et pour avoir facilité le déroulement de cette multi-tâche qu'est le doctorat.

Je remercie tout mes amis du futsal pour m'avoir fait suer comme jamais ! Merci donc à : Cédric, Eric, Arnaud P., Nicolas N., Arnaud C., Alex McDougall, Alex et Damien M., Aurélien, Guillaume, Alexis, Rogerio, Olivier, Tristan G., Bernardinho, et bien sûr...cet escroc de Pascal !

Merci à tous mes amis en France et dans le monde, pour leur soutien sans faille malgré la distance.

Merci Victor, tu seras toujours là et les années n'y feront rien, promis.

Merci petite Mistonflue, tu es et demeureras une icône pour moi.

Merci Ripoll, David V., Gab', Guilhem, Guillaume et Alex.

*Thank you so much, dear Erin. May we remain friends forever, baby buuurd.*

Je remercie ma famille du fond du cœur. Merci à mes parents pour la merveilleuse éducation que j'ai reçue, et les neurones qu'ils m'ont donnés (j'ai pas encore réussi à tous les cramer !). Je sais d'où je viens, je sais ce que je dois et à qui, et ça contribue à mon bonheur. Je suis désolé, et navré, de ne pas avoir été plus présent. Je n'ai pas d'excuse et je ne m'en cherche pas.

Je dédie cette thèse à mes grands-parents, qu'ils voient ce que le monde peut encore receler comme mystères.

Je dédie cette thèse à mon frère, devenu grand, qu'il voie ô combien notre Univers est rempli de magie.

*Et enfin, merci à toi pour m'avoir extirpé du gouffre noir de mes nuits. Tu as soufflé le chaud là où le froid aspirait tout. Puisse ta lanterne virevolter à mes côtés encore un peu plus longtemps.*

## Liste des articles publiés, soumis et en préparation pour des journaux à comité de re-lecture.

- **Benedetti F.**, Gasparini S., Ayata S-D. (2016), Identifying copepod functional groups from species functional traits, *Journal of Plankton Research*, 38(1), 159-166.
- **Benedetti F.**, Guilhaumon F., Adloff F., Ayata S-D., Investigating uncertainties in zooplankton composition shifts under climate change scenarios in the Mediterranean Sea. Manuscript soumis à *Ecography*, et accepté sous conditions de révisions majeures du texte.
- **Benedetti F.**, Vogt M., Righetti D., Guilhaumon F., Irisson J-O., Ayata S-D., Do functional groups of copepods differ in their ecological niches? Manuscript en préparation pour *Limnology & Oceanography*.
- Reygondeau G., Guieu C., **Benedetti F.**, Irisson J-O., Ayata S-D., Gasparini S., Koubbi P., Biogeochemical regions of the Mediterranean Sea: an objective multidimensional and multivariate environmental approach, Manuscrit soumis à *Progress in Oceanography* (accepté avec révisions mineures ; Annexe D).
- Crise *et al.*, (2015) A MSFD complementary approach for the assessment of pressures, knowledge and data gaps in Southern European Seas: The PERSEUS experience, *Marine Pollution Bulletin*, 95 (2015) 28–39.
- Chust G., Vogt M., **Benedetti F.**, *et al.*, *Mare incognitum*: A glimpse into future plankton diversity and ecology. Manuscript soumis à *Frontiers in Marine Ecosystems Ecology*.

## Liste des communications.

- **Benedetti F.**, Reygondeau G., Irisson J-O., Gasparini S., Koubbi P., Guieu C., Ayata S-D. (2013) Copepod Biogeography in the Mediterranean Sea. *CIESM*, Marseille, France. Poster.
- **Benedetti F.**, Guilhaumon F., Reygondeau G., Somot S., Ayata S-D. (2014) Projected distributions of planktonic organisms under different climate change scenarios for the Mediterranean. *Advances in Marine Ecosystem Research. AMEMR IV 'Future Challenges'*, Plymouth, UK. Poster.
- **Benedetti F.**, Guilhaumon F., Adloff F., Somot S., Irisson J-O., Ayata S-D. (2015) Uncertainties in ensemble projections of copepod species assemblages for the Mediterranean Sea. *MerMex Workshop*, Luminy, France. Oral.
- **Benedetti F.**, Guilhaumon F., Adloff F., Ayata S-D. (2016) Projected shifts in copepod surface communities in the Mediterranean Sea under several climate change scenarios. *Ocean Sciences Meeting (OSM)*, New-Orleans, USA. Poster.
- Ayata S-D., **Benedetti F.**, Blanco-Bercial L., Cornils A. (2016) Functional and phylogenetic diversity of copepod communities. *Ocean Sciences Meeting (OSM)*, New-Orleans, USA. Oral.
- Contributions à deux Chapitres de l'ouvrage collectif « *The Mediterranean Region under Climate Change, A Scientific Update* », Éd. Allenvi/ IRD Éditions, Parution en Novembre 2016. Dirigé par le Dr. Yunne Shin (IRD, UMR MARBEC, Univ. Montpellier).

## Liste des Figures (annexes non comprises)

**Fig. 1** - Les principaux facteurs du système climatique affectés par les activités anthropiques, et leurs effets sur les multiples composantes de la Biodiversité.

**Fig. 1.1** - Composition photographique illustrant la Biodiversité du plancton.

**Fig. 1.2** - Les classes de taille du plancton et du necton.

**Fig. 1.3** - Classification des traits fonctionnels clés du zooplancton.

**Fig. 1.4** - Schéma conceptuel résumant l'impact du réchauffement des eaux sur les liens trophiques entre le mésozooplancton et le phytoplancton.

**Fig. 1.5** - Carte de la bathymétrie et de l'altitude de la région Méditerranéenne, avec la localisation géographique des principales sous-régions de la Mer Méditerranée.

**Fig. 1.6** - Schéma conceptuel de la circulation des masses d'eaux en Mer Méditerranée.

**Fig. 1.7** - Distribution des différentes biorégions de la Mer Méditerranée.

**Fig. 1.8** - Distribution régionale des classes de trajectoires climatiques.

**Fig. 1.9** - Schéma conceptuel expliquant les différents patrons de changements de diversité  $\beta$ .

**Fig. 1.10** - Les différentes étapes de développement et d'utilisation des ENMs.

**Fig. 1.11** - Les principales sources d'incertitudes liées aux projections des ENMs, et celles qui ont été quantifiées dans la littérature.

**Fig. 1.12** - Organisation des différents chapitres de la thèse, les questions principales associées, et comment nous y avons répondu.

**Fig. 2.1** - Dendrogramme fonctionnel permettant de définir les groupes fonctionnels de copépodes.

**Fig. 3.1** - Schéma conceptuel illustrant les trois modes théoriques de distributions des groupes fonctionnels le long des gradients environnementaux.

**Fig. 3.2** - Calcul des quatre paramètres de niches univariées à partir d'une courbe de réponse.

**Fig. 3.3** - Relations linéaires entre le centre et la largeur des niches univariées de chaque espèce de copépodes.

**Fig. 3.4** - ACP basée sur 11 caractéristiques de niches des 106 espèces, avec la contribution des variable sur les composantes principales 1 et 2.

**Fig. 3.5** - ACP basée sur 11 caractéristiques de niches des 106 espèces, avec la position des espèces sur les composantes principales 1 et 2.

**Fig. 3.6** - Dendrogramme fonctionnel montrant l'ordination des 106 espèces de copépodes en fonction de leur combinaison de valeurs de traits fonctionnels.

**Fig. 3.7** - Position moyenne des 7 groupes fonctionnels de copépodes dans l'espace des niches environnementales.

**Fig. 4.1** - Schéma conceptuel illustrant le cadre de modélisation développé pour le Chapitre IV.

**Fig. 4.2** - Prédictions consensus des changements de diversité des assemblages de copépodes en surface de la Mer Méditerranée, pour les périodes 2020-2049 et 2069-2098.

**Fig. 4.3** - Relation linéaire entre les variations moyennes de richesse spécifique et la déviation standard associée.

**Fig. 4.4** - Contributions relatives des différentes sources d'incertitudes analysées.

**Fig. 4.5** - a) Contribution relative des 10 modèles de niche aux 2 premières composantes principales d'une ACP basée sur leur projections moyennes de  $\Delta SR$ , et b) Prédiction consensus des changements de diversité des copépodes (richesse spécifique et composition des assemblages) par le SRE.

**Fig. 4.6** - Coordonnées des 9 ENMs en P/psA sur la première composante principale d'une ACP basée sur les projections consensus ( $\Delta SR$ ) des différentes combinaisons possibles entre ces mêmes ENMs et les forçages du modèle de circulation régional utilisé.

**Fig. 5.1** - Distribution de la sensibilité des espèces au changement climatique en Mer Méditerranée sur le dendrogramme fonctionnel.

**Fig. 5.2** - Cartes de l'impact du changement climatique sur A) la  $\Delta SR$ , B) la  $\Delta FD$  dont la C) significativité statistique par rapport à une distribution nulle a été testée.

**Fig. 5.3** - Comparaison entre les coordonnées des espèces sur la PC1 basée sur les prédictions des cinq ENMs en P/psA et sur la PC1 basée sur les prédictions du SRE.

**Fig. 5.4** - Schéma conceptuel illustrant l'intégration des différents groupes fonctionnels de copépodes planctoniques au sein des écosystèmes pélagiques.

**Fig. 5.5** - Relation entre les caractéristiques (centre et largeur) de la niche thermique des 243 espèces de copépodes planctoniques marins, leur taille moyenne (mm) et le point médian absolu de leur distribution latitudinale.

**Fig. 5.6** - Variation de la significativité statistique (*p-values*) du signal phylogénétique des différents traits testés.

## Liste des Tables (annexes non comprises)

**Table 1.1** - Synthèse des différents taux de réchauffement des eaux de surface mesurés en Mer Méditerranée.

**Table 2.1** - Composition spécifique des 6 groupes fonctionnels de copépodes planctoniques marins.

**Table 2.2** - Caractérisation des 6 groupes fonctionnels de copépodes en fonction des traits fonctionnels et de leur effectif total.

**Table 3.1** - Valeurs moyennes (et déviations standards) des critères d'évaluation des ENMs multi- et univariés.

**Table 5.1** - Classement des 106 espèces de copépodes en fonction de leur sensibilité au changement climatique en Mer Méditerranée.

**Table 5.2** - Corrélations de Spearman entre l'indice de sensibilité des espèces au changement climatique, la taille maximum des espèces et leurs caractéristiques de niche environnementale.

**Table 5.3** - Statistiques des modèles linéaires entre paramètres des niches thermiques, taille moyenne et traits latitudinaux des 243 espèces de copépodes étudiées dans la nouvelle base de données.

# TABLE DES MATIÈRES

---

|                                                                                                                                                              |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b>                                                                                                                                 | 13 |
| <b>I) ÉTAT DE L'ART</b>                                                                                                                                      | 15 |
| I.1) Le Plancton dans des océans en changement                                                                                                               | 15 |
| I.1.A - C'est quoi le plancton ? Définitions, diversité et fonctions.                                                                                        | 15 |
| I.1.B - Comment classer et modéliser le plancton ?                                                                                                           | 18 |
| I.1.C - Comment le changement climatique affecte-t-il la distribution et l'abondance du plancton ?                                                           | 21 |
| I.2) Le système Méditerranéen et son évolution face au changement climatique                                                                                 | 24 |
| I.2.A - Présentation générale de la Mer Méditerranée                                                                                                         | 24 |
| I.2.B - Conditions physico-chimiques et circulation des masses d'eaux                                                                                        | 25 |
| I.2.C - Production primaire et régimes trophiques                                                                                                            | 26 |
| I.2.D - La diversité du plancton en Mer Méditerranée                                                                                                         | 27 |
| I.2.E - Les témoins du changement climatique en Mer Méditerranée                                                                                             | 28 |
| I.2.F - Synthèse des travaux antérieurs sur l'impact du changement climatique en Mer Méditerranée                                                            | 29 |
| I.3) Quels concepts et outils pour étudier la diversité fonctionnelle du plancton, sa biogéographie, et l'impact de la variabilité climatique sur celle-ci ? | 31 |
| I.3.A - Les différentes facettes de la Biodiversité                                                                                                          | 31 |
| I.3.B - La niche de Hutchinson et les modèles de niche                                                                                                       | 33 |
| I.3.C - A propos des incertitudes...                                                                                                                         | 37 |
| I.4) Problématiques abordées par la thèse                                                                                                                    | 39 |
| <u>Introduction au Chapitre II</u>                                                                                                                           | 41 |
| <b>II) IDENTIFYING COPEPOD FUNCTIONAL GROUPS FROM SPECIES FUNCTIONAL TRAITS</b>                                                                              | 42 |
| <u>Résumé du Chapitre II et transition vers le Chapitre III</u>                                                                                              | 49 |
| <b>III) DO FUNCTIONAL GROUPS OF COPEPODS PRESENT SIMILAR ECOLOGICAL NICHES?</b>                                                                              | 51 |
| Introduction                                                                                                                                                 | 51 |
| Material and Methods                                                                                                                                         | 54 |
| Species list and presence data                                                                                                                               | 54 |
| Species functional traits and the definition of the functional groups                                                                                        | 54 |
| Choice of environmental predictors for modelling the species' ecological niches                                                                              | 55 |
| From multivariate and univariate species niche models to species niche characteristics                                                                       | 56 |
| Functional groups and functional traits in niche space                                                                                                       | 57 |
| Results                                                                                                                                                      | 58 |
| Performance of the species multi- and univariate ENMs                                                                                                        | 58 |

|                                                                                                                                                                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Species niche characteristics and position in niche space based on the univariate ENMs                                                                                                                               | 59 |
| Copepod functional groups based on the four functional traits                                                                                                                                                        | 63 |
| Do different functional groups occupy distinct environmental niches?                                                                                                                                                 | 64 |
| Discussion                                                                                                                                                                                                           | 65 |
| Copepod species present different environmental niches                                                                                                                                                               | 65 |
| Environmental drivers of zooplankton biogeography in the Mediterranean Sea                                                                                                                                           | 66 |
| Copepod functional groups reflect species with similar ecological roles                                                                                                                                              | 67 |
| Copepod functional groups occupy different ecological niches                                                                                                                                                         | 68 |
| Implications for future future copepod biogeography in the Mediterranean Sea                                                                                                                                         | 69 |
| Caveats and directions for future research                                                                                                                                                                           | 70 |
| Conclusion                                                                                                                                                                                                           | 71 |
| <u>Résumé du Chapitre III et transition vers le Chapitre IV</u>                                                                                                                                                      | 73 |
| <b>IV) INVESTIGATING UNCERTAINTIES IN ZOOPLANKTON COMPOSITION SHIFTS UNDER CLIMATE CHANGE SCENARIOS IN THE MEDITERRANEAN SEA</b>                                                                                     | 75 |
| Introduction                                                                                                                                                                                                         | 75 |
| Material and Methods                                                                                                                                                                                                 | 77 |
| Species data                                                                                                                                                                                                         | 77 |
| Present and past climatic data                                                                                                                                                                                       | 78 |
| Environmental niche modelling and uncertainty in species prevalences                                                                                                                                                 | 80 |
| Mapping future shifts in species assemblages                                                                                                                                                                         | 81 |
| Processing novel climate conditions                                                                                                                                                                                  | 82 |
| Consensus projections and partitioning sources of uncertainties                                                                                                                                                      | 83 |
| Results                                                                                                                                                                                                              | 83 |
| Discussion                                                                                                                                                                                                           | 88 |
| Main sources of uncertainties                                                                                                                                                                                        | 88 |
| What can ENMs tell us about zooplankton niches?                                                                                                                                                                      | 89 |
| Future shifts in zooplankton surface assemblages                                                                                                                                                                     | 90 |
| Limitations                                                                                                                                                                                                          | 91 |
| <u>Résumé du Chapitre IV et transition vers le Chapitre V</u>                                                                                                                                                        | 93 |
| <b>V) DISCUSSION GÉNÉRALE</b>                                                                                                                                                                                        | 95 |
| V.1) Synthèse des principaux résultats                                                                                                                                                                               | 95 |
| V.1.A - Résumé des principaux résultats de cette thèse                                                                                                                                                               | 95 |
| V.1.B - Quels sont les groupes fonctionnels de copépodes les plus pertinents pour mieux comprendre et décrire le fonctionnement des écosystèmes pélagiques marins ?                                                  | 95 |
| V.1.C - Quelles sont les espèces de copépodes qui les plus affectées par le changement climatique ? Appartiennent-elles à des groupes fonctionnels en particulier ? Le changement climatique aura-t-il un impact sur |    |



|                                                                                                                                                |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| la diversité fonctionnelle du mésozooplancton en Mer Méditerranée ?                                                                            | 100 |
| V.1.D - Quelles sont les espèces à l'origine de la dichotomie entre le SRE et les autres ENMs ?                                                | 110 |
| V.2) Implications des résultats                                                                                                                | 112 |
| V.2.A - Inclure les nouveaux groupes fonctionnels du mésozooplancton dans les modèles écosystémiques                                           | 112 |
| V.2.B - L'environnement participe fortement au contrôle de la distribution des groupes fonctionnels                                            | 116 |
| V.2.C - Le changement climatique anthropique induira-t-il une tropicalisation du mésozooplancton en Mer Méditerranée ?                         | 118 |
| V.3) Réflexions sur les choix effectués pendant la thèse                                                                                       | 121 |
| V.3.A - Concernant les traits et groupes fonctionnels                                                                                          | 121 |
| V.3.B - Concernant la modélisation des niches environnementales                                                                                | 122 |
| V.3.C - Concernant le choix des espèces étudiées au cours de la thèse                                                                          | 124 |
| V.4) Perspectives de recherche                                                                                                                 | 125 |
| V.4.A - Étudier la variation des groupes fonctionnels et de la diversité fonctionnelle du plancton à différentes échelles de temps et d'espace | 125 |
| V.4.B - Étendre l'étude biogéographique des traits et groupes fonctionnels du zooplancton à l'ensemble des espèces                             | 127 |
| V.4.C - Intégrer la composante phylogénétique de la Biodiversité                                                                               | 131 |
| <b>CONCLUSION</b>                                                                                                                              | 133 |
| <b>ANNEXES</b>                                                                                                                                 | 135 |
| <b>BIBLIOGRAPHIE</b>                                                                                                                           | 169 |

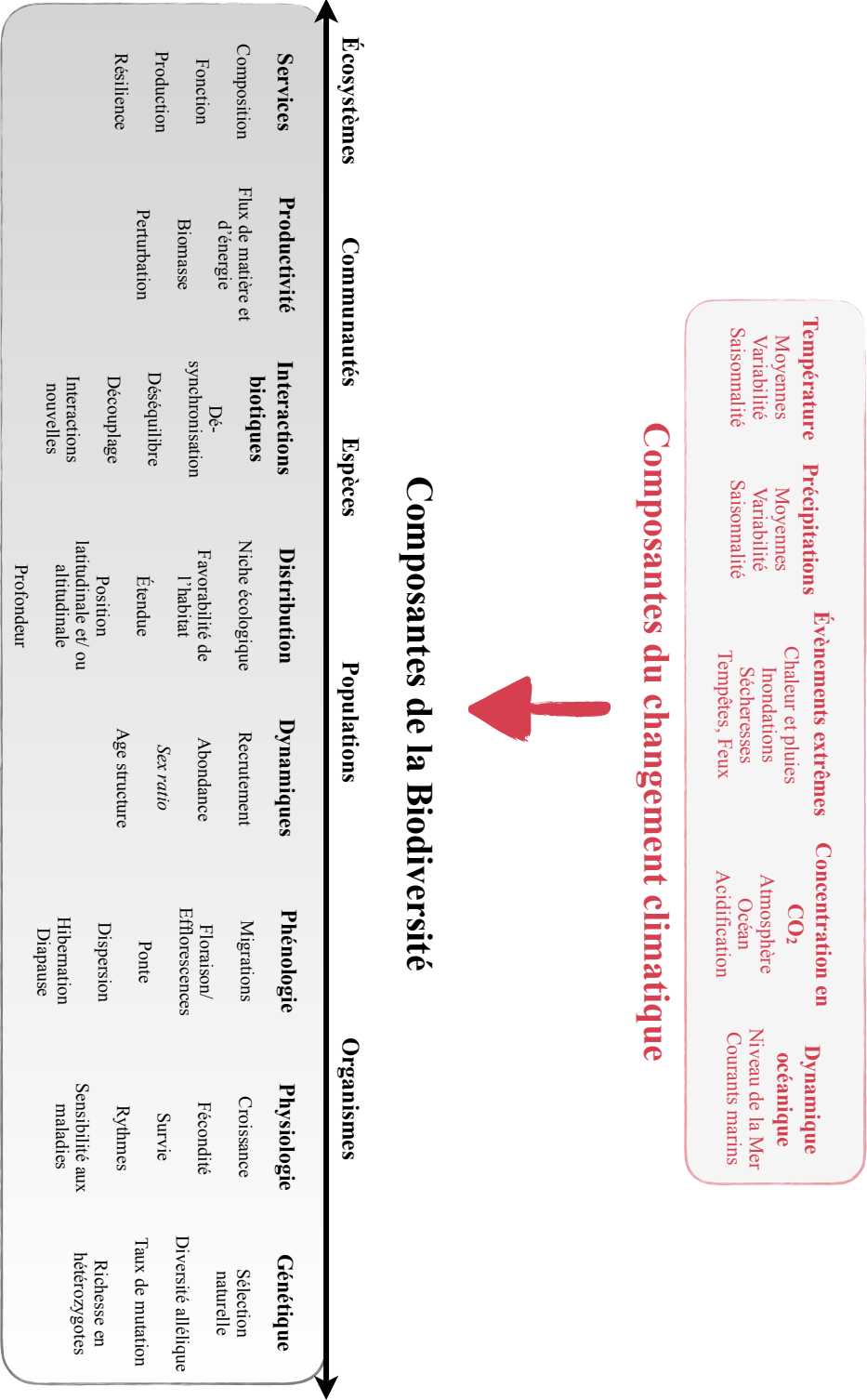
## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le cinquième rapport du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC, ou IPCC en anglais) débute de la manière suivante : « *Le réchauffement du système climatique est sans équivoque, et, depuis les années 50, beaucoup des changements qui ont été observés sont sans précédents sur des échelles allant des décennies aux millénaires. L'atmosphère et l'océan se sont réchauffés, la quantité de neige et de glace a baissé, le niveau de la mer a augmenté, et les concentrations de gaz à effet de serre ont grimpé* » (IPCC 2013). La communauté scientifique a désormais largement accepté le fait que la Terre soit rentrée dans une période de changement climatique, liée au rejet dans l'Atmosphère de gaz à effet de serre par les activités humaines (Canadell *et al.* 2007, Marcott *et al.* 2013, Abram *et al.* 2016). Si les températures globales de la dernière décennie n'ont pas excédé les valeurs maximales de la période interglaciaire actuelle (aussi appelée Holocène), elles sont supérieures à 75% des archives thermiques de cette même période (Marcott *et al.* 2013). Les prévisions climatiques du GIEC pour la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle dépassent l'entière distribution des températures observées durant l'Holocène (IPCC 2013).

Le changement climatique anthropique, en modifiant rapidement les propriétés physico-chimiques de l'Atmosphère et de l'Océan, bouleverse la Biosphère (Parmesan et Yohe 2003, Parmesan 2006). À l'avenir, les changements environnementaux menacent toutes les composantes de la Biodiversité, des services rendus par les écosystèmes au génome des organismes les constituant (Fig. 1 ; Pereira *et al.* 2010, Hoegh-Guldberg et Bruno 2010, Bellard *et al.* 2012). L'altération de la Biodiversité et ses effets sur les sociétés humaines est désormais une problématique scientifique et sociétale majeure (Cardinale *et al.* 2012), dont la prédiction nécessite le développement de nouvelles approches englobant les mécanismes biologiques clés : l'évolution, la physiologie, les interactions biologiques, la démographie, la dispersion et les interactions avec l'environnement (Urban *et al.* 2016). Parmi ces approches, celles se focalisant sur les traits (« *traits-based approaches* »), c'est-à-dire sur les caractéristiques des espèces et leurs impacts sur le fonctionnement des écosystèmes (en se libérant des classifications taxinomiques), sont de plus en plus utilisées (McGill *et al.* 2006, Violle *et al.* 2007, Litchman et Klausmeier 2008). En effet, celles-ci permettent : (i) d'élargir nos connaissances sur la structuration des communautés biologiques et ses liens avec les fonctions écosystémiques ; et (ii) de prédire leur ré-organisation dans un contexte de changement climatique. **Le travail développé au cours de cette thèse s'inscrit dans cette double démarche : intégrer davantage de connaissances écologiques pour mieux décrire le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes.**

L'Océan a un rôle majeur pour le climat de la Terre (Sabine *et al.* 2004, Gattuso *et al.* 2015) : il modère les hausses de températures atmosphériques en absorbant une partie de son réchauffement (93% depuis les années 70) et des gaz à effet de serre anthropiques (28% des émissions de CO<sub>2</sub> depuis 1750). Se faisant, il voit ses propriétés physico-chimiques modifiées, ce qui altère la structure des communautés contrôlant la dynamique des écosystèmes et les cycles biogéochimiques (Doney *et al.* 2012, Stocker 2015). La base des réseaux trophiques marins est constituée par un ensemble de petits organismes dérivant au gré des courants, le plancton, dont la diversité et les fonctions sont encore trop peu connues par rapport aux niveaux trophiques supérieurs comme les poissons ou les mammifères marins.

**Cette thèse se propose d'étudier la biodiversité taxinomique et fonctionnelle d'un groupe majeur du plancton, les copépodes, dans une région caractérisée par une forte biodiversité mais aussi une forte sensibilité au changement climatique anthropique, la Mer Méditerranée.**



Dynamique océanique

Niveau de la Mer

Courants marins

Composantes du changement climatique

↓

Composantes de la Biodiversité

Écosystèmes

Communautés

Espèces

Populations

Organismes

**Fig. 1** - Les principaux facteurs du système climatique affecté par les activités anthropiques, et leurs effets sur les multiples composantes de la Biodiversité sur Terre (re-travaillé depuis la Fig. 1 de Bellard et al. 2012).

# I

## ÉTAT DE L'ART

---

### I.1) Le Plancton dans des Océans en changement

#### I.1.A - *C'est quoi le plancton ? Définitions, diversité et fonctions*

Les organismes marins sont scindés en deux grands ensembles : le benthos et le pelagos (Pérès et Devèze 1963). Le premier comprend les organismes vivant près des fonds marins (on parle alors d'organismes benthiques), tandis que le second rassemble les organismes vivant dans la colonne d'eau (organismes pélagiques).

Au sein du pelagos, les organismes présentent des comportements de nage dont la puissance varie au cours des cycles de vie. Les animaux possédant une puissance natatoire supérieure à la force des courants marins peuvent se mouvoir librement dans les masses d'eaux : il s'agit du **necton**. Il s'oppose au plancton, un terme employé pour la première fois par Hensen (1887) pour désigner « *tout ce qui flotte dans les eaux* » (du grec ancien *πλαγκτός* / *plagktós* : errant). Depuis, cette définition a été limitée à « *l'ensemble des organismes vivant animaux et végétaux qui, à l'état d'adultes ou de stades larvaires, flottent plus ou moins passivement* » (Pérès et Devèze 1963). Si le plancton est capable de se mouvoir, sa nage n'est pas assez puissante pour se déplacer activement dans l'eau.

Certains organismes présentent un cycle de vie intégralement lié à la vie planctonique, c'est pourquoi on les désigne sous le terme de plancton permanent, ou holoplancton. Inversement, de nombreux organismes benthiques possèdent une phase larvaire planctonique avant de se fixer au substrat. Il s'agit du plancton temporaire ou méroplancton. Le méroplancton est particulièrement abondant près des côtes, où le fond est plus proche. Le plancton généralement affilié à la province côtière constitue le plancton néritique. Les mouvements des masses d'eaux le mélangent avec le plancton océanique, qui vit donc normalement au large des côtes.

Finalement, la distinction d'origine biologique la plus importante vient séparer le plancton végétal, le phytoplancton, du plancton animal : le zooplancton.

La Biodiversité du plancton est immense (Fig. 1.1) : elle comprend une très grande variété d'organismes vivants, issue de nombreuses branches de l'histoire évolutive. L'expédition Tara Océans (Karsenti *et al.* 2011) a récemment recensé environ 150 000 unités taxinomiques opérationnelles (OTU) d'eucaryotes dans la zone euphotique, mais un tiers des séquences extraites n'a pu être assigné à un groupe taxinomique connu (de Vargas *et al.* 2015). À titre de comparaison, Mora *et al.* (2011) ont recensé environ 1,2 millions d'espèces sur Terre (comprenant eucaryotes et procaryotes), et ont estimé que les Océans abritent pas moins de 2,2 millions d'espèces différentes, dont 91% restent encore à décrire.

Le phytoplancton (représenté sur la partie inférieure de la Fig. 1.1) est constitué d'organismes unicellulaires procaryotes et eucaryotes vivant principalement dans la couche illuminée de la colonne d'eau (zone euphotique), où la lumière est suffisante pour qu'ils réalisent la photosynthèse (Falkowski *et al.* 2004). La plupart des eucaryotes unicellulaires planctoniques sont en effet

autotrophes, mais de nombreuses espèces peuvent aussi utiliser des sources organiques de nutriments (hétérotrophie), on les considère alors comme des mixotrophes (Mittra *et al.* 2014).

Bien qu'il ne représente que moins de 1% de la biomasse photosynthétique terrestre, le phytoplancton assure pas moins de 45% de la production primaire nette annuelle de la planète (Field *et al.* 1998). C'est un compartiment crucial pour les cycles biogéochimiques globaux, la régulation du climat, et il constitue la base des réseaux trophiques marins. Les organismes phytoplanctoniques les plus souvent échantillonnés et/ou étudiés appartiennent généralement aux Cyanobactéries, aux Haptophytes (comprenant les Coccolithophores), les Diatomées (Bacillariophytes), et les Dinoflagellés (Dinophytes).

Le zooplancton montre une très grande diversité taxinomique également (représentée à partir de la partie intermédiaire sur la Fig. 1.1). Le méroplancton comprend les stades larvaires de nombreux groupes benthiques : Éponges, Échinodermes, Polychètes, Mollusques, Urochordés (Ascidies) et Crustacés. Le zooplancton permanent inclut également des Polychètes, des Mollusques et des Urochordés (avec les Salpes, les Doliolés et les Appendiculaires) adaptés à une vie entièrement planctonique, mais il comprend aussi des phylums originaux presque exclusivement planctoniques (Chaetognathes, Cténaires, Radiolaires), et des phylums qui comprennent de nombreuses espèces benthiques (Foraminifères, Némertes, Tintinnides). On y trouve également les oeufs et les larves de poissons dont le comportement de nage n'est pas encore assez fort pour nager contre le courant.



**Fig. 1.1** - Composition illustrant la diversité du plancton. Le phytoplancton est représenté sur la partie inférieure de la composition, et le zooplancton sur la partie supérieure, avec le macrozooplancton et le mégazooplancton au sommet.

(Crédits photos : Christian Sardet, OOV, voir « Les Chroniques du Plancton », et le beau livre « Plancton, aux origines du Vivant »).

Cependant, la composition et la biomasse du zooplancton sont nettement dominées par les Crustacés qui possèdent de nombreux représentants chez les Isopodes, les Amphipodes, les Décapodes (crevettes), les Euphausiacés (krill), et surtout l'ordre des Maxillopoda, où se situe la sous-classe des Copepoda.

Les copépodes forment le groupe emblématique du zooplancton. Il s'agit du groupe de métazoaire multicellulaire le plus abondant dans les Océans, voire sur Terre (Humes 1994, Bron *et al.* 2011). Les essaims de copépodes peuvent atteindre des densités supérieures à 92 000 ind/L. Ils dominent la composition et la biomasse du zooplancton dans tous les Océans (Verity et Smetacek 1996, Frangoulis *et al.* 2004, Siokou-Frangou *et al.* 2010, Kiørboe 2011b).

Les copépodes ont divergé des autres arthropodes entre -388 et -522 millions d'années (Regier *et al.* 2005, Bron *et al.* 2011), et près de 12 000 espèces différentes ont été identifiées (Humes 1994, Razouls *et al.* 2005-2016). Cette richesse sous-estime probablement la diversité taxinomique réelle puisque les quelques études de séquençage génomique (Bron *et al.* 2011) ont estimé l'existence de plus de 18 800 espèces chez les quatre ordres les plus étudiés (Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida et Siphonostomatoida ; il existe neuf ordres en tout, Boxshall et Halsey 2004). Au-delà de leur diversité taxinomique, les copépodes montrent une grande variété de morphologies, de stratégies de vie (de la prédation à la symbiose et au parasitisme), et ont colonisé la plupart des habitats aquatiques. Les tailles à l'âge adulte vont de 23 cm à moins de 1 mm. Parmi les espèces pélagiques, les plus grosses espèces peuvent dépasser les 2 mm. Les différences évolutives de tailles et de morphologies sont associées à l'adoption de stratégies de vie « libre » ou « parasitique ». Les espèces ayant évolué vers la première stratégie montrent une morphologie segmentée typique des arthropodes, tandis que celles ayant adopté la seconde sont pratiquement méconnaissables (Bron *et al.* 2011).

Initialement benthiques, les copépodes ont colonisé le pelagos au Paléozoïque (entre -200 et -400 millions d'années, Bradford-Grieve 2002). Kiørboe (2011b) attribue l'énorme succès écologique des copépodes pélagiques marins à trois facteurs : (i) une détection des proies et une fuite face aux prédateurs très efficaces et permises par leur morphologie « en torpille », leurs antennules sensorielles et leurs muscles propulseurs ; (ii) leur capacité à filtrer un impressionnant volume d'eau ( $10^6$  fois le volume de leur corps par jour) dans un environnement visqueux et pauvre en ressources, couplée à une détection et capture des proies via un courant de filtration, ou en parcourant activement la colonne d'eau ; et (iii) des rencontres fréquentes entre les partenaires (dans un environnement en trois dimensions pourtant très dilué) facilitées par l'existence d'une reproduction sexuée à chaque génération du cycle vital.

Le zooplancton réalise la production secondaire dans les réseaux trophiques marins. Ils remplissent un rôle crucial en broutant le phytoplancton (producteurs primaires) et les autres micro-organismes du proto-zooplancton (section suivante ; Calbet et Landry 1999, Calbet 2001, Frangoulis *et al.* 2004), puis en étant consommés par les niveaux trophiques supérieurs qui vont des petits poissons pélagiques aux mammifères marins et oiseaux. La valeur des services écosystémiques aquatiques a été évaluée à plus de 22 billions de dollars par an (Costanza *et al.* 1997), et le zooplancton contribue significativement au rendu de ces services. L'abondance et la composition du zooplancton affectent fortement le recrutement de divers poissons d'importance économique comme la morue, l'anchois, le flet, la sardine et le thon, dont les stades larvaires et juvéniles ciblent souvent les copépodes (Stergiou et Karpouzi 2002, Beaugrand *et al.* 2003, Heath et Lough 2007, Morote *et al.* 2010, Catalán *et al.* 2011, Costalago *et al.* 2014).

En consommant le phytoplancton, le zooplancton relâche aussi de nombreuses particules détritiques (« *sloppy feeding* », Møller 2005) et produit des pelotes fécales (Turner 2002) qui vont s'agréger et ainsi participer aux flux de matière organique descendant de la surface à l'Océan profond (cf. synthèse faite par Turner 2015). De plus, le zooplancton réalise d'importantes migrations nycthémérales (Ohman 1990, Jónasdóttir *et al.* 2015, Hansen et Visser 2016). De nombreux organismes zooplanctoniques migrent en profondeur le jour pour échapper aux prédateurs visuels, augmenter (ou diminuer) leur dispersion spatiale, ou encore trouver un partenaire pour la reproduction. Par la même occasion, ils permettent de transporter activement de la matière organique vers le fond (Yamaguchi *et al.* 2002, Steinberg *et al.* 2008, Jónasdóttir *et al.* 2015). C'est pourquoi les espèces du zooplancton, et en particulier les copépodes, jouent un rôle clé dans la pompe à carbone biologique et, par conséquent, dans la régulation du climat (Richardson 2008, Beaugrand *et al.* 2010, Beaugrand et Kirby 2010).

### I.1.B - Comment classer et modéliser le plancton ?

Comme le plancton est extrêmement diversifié d'un point de vue phylogénétique (Falkowski *et al.* 2004, Worden *et al.* 2015), taxinomique (de Vargas *et al.* 2015) et fonctionnel (Barton *et al.* 2013), il a été nécessaire de mettre en place des typologies rationnelles pour décrire le fonctionnement de l'écosystème de manière simplifiée, et ce en prenant en compte les limitations liées à l'échantillonnage.

La classification la plus communément employée attribue des classes de taille à des organismes aux positions trophiques pourtant très différentes (Fig. 1.2 ; Sieburth *et al.* 1978). Les réseaux trophiques planctoniques sont extrêmement structurés par le spectre de taille, avec un rapport de taille souvent de 1:10 entre les proies et leurs prédateurs (Hansen *et al.* 1994, Menden-Deuer et Kiørboe 2016). De plus, le transfert d'énergie entre les niveaux trophiques est seulement de l'ordre de 10-20%, ce qui amène le plus petit des organismes à être le plus abondant (Menden-Deuer et Kiørboe 2016). Hiérarchiser le plancton en classes de tailles est donc approprié.

Cette classification sera souvent employée dans les futures sections de cette thèse, il est donc important d'introduire un peu plus en détail les compartiments les plus fréquemment cités.

Sur la Fig. 1.2, les spectres de taille des compartiments taxinomiques et/ou trophiques du plancton sont comparés à celui du necton. Une seule catégorie rassemble les organismes autotrophes qui se répartissent essentiellement sur trois classes de taille : le picophytoplancton (0,2 - 2,0  $\mu\text{m}$ ), le nanophytoplancton (2,0 - 20  $\mu\text{m}$ ) et le microphytoplancton (20 - 200  $\mu\text{m}$ ). La première classe représente généralement les cyanobactéries des genres *Synechococcus* et *Prochlorococcus*. Les deux autres classes sont plus diverses puisqu'elles comprennent les Coccolithophores, les Dinoflagellés, les Cryptophyta et les Diatomées, ces dernières étant le taxon symbolique du microphytoplancton (Sarothou *et al.* 2005) et le groupe de micro-algues le plus étudié à cause de son lien important avec la pompe biologique (Armbrust 2009, Assmy *et al.* 2013, Rembauville *et al.* 2015).

Les cinq autres compartiments sont hétérotrophes et sont associés à des classes de taille relativement bien contraintes : les virus sont dans le femtoplancton (0,02 - 0,2  $\mu\text{m}$ ), les bactéries libres dans le picoplancton, et les champignons (mycoplancton) dans le nanoplancton. Le protozooplancton est le groupe dont le spectre de taille se recoupe le plus avec celui du phytoplancton. Le protozooplancton rassemble des eucaryotes unicellulaires, comme les Ciliés, qui se nourrissent de bactéries ou broutent le phytoplancton de taille inférieure.

Phytoplancton et protozooplancton sont d'ailleurs échantillonnés ensemble (par des bouteilles Niskin, ou des filets dotés d'un vide de maille très fin), tandis que le métazooplancton est typiquement collecté au moyen de filets dont le vide de maille va de 600  $\mu\text{m}$  à moins de 100  $\mu\text{m}$ ,

| Classes de taille | Femto-plancton<br>< 0.2 µm | Pico-plancton<br>0.2 - 2 µm | Nano-plancton<br>2 - 20 µm | Micro-plancton<br>20 - 200 µm | Méso-plancton<br>0.2 - 20 mm | Macro-plancton<br>2 - 20 cm | Mega-plancton<br>20 - 200 cm |                  |
|-------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|-------------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------|
| Comp-artiment     |                            |                             |                            |                               |                              | Necton<br>2-20 cm           | Necton<br>2-20 dm            | Necton<br>2-20 m |
| Virio-plancton    |                            |                             |                            |                               |                              |                             |                              |                  |
| Bactérioplancton  |                            |                             |                            |                               |                              |                             |                              |                  |
| Phytoplancton     |                            |                             |                            |                               |                              |                             |                              |                  |
| Proto-zooplancton |                            |                             |                            |                               |                              |                             |                              |                  |
| Meta-zooplancton  |                            |                             |                            |                               |                              |                             |                              |                  |
| Necton            |                            |                             |                            |                               |                              |                             |                              |                  |

**Fig. 1.2** - Distribution des spectres de taille des différents groupes taxinomiques/trophiques du plancton et du necton, en lignes, selon les différentes classes de taille, en colonnes (re-travaillée depuis la Fig. 1 de Sieburth *et al.* 1978).

avec 200 µm comme standard international (Sameoto 2000). Le mésozooplancton (0,2 - 20 mm) est principalement constitué de copépodes. Les plus gros représentants du macrozooplancton (2 - 20 cm) et du mégazooplancton (> 20 cm) sont visibles à l'oeil nu. Ces organismes peuvent être des gélatineux filtreurs (Pyrosomes, Salpes et Doliolles) ou prédateurs (Méduses et Cténophores), ainsi que de très gros Crustacés (Amphipodes, Isopodes, krill et crevettes).

Pour étudier la réponse de la productivité planctonique aux changements environnementaux, des modèles mathématiques ont été implémentés dès la moitié du XX<sup>ème</sup> siècle (voir Patten 1968 pour une synthèse des premiers modèles). Les premiers modèles s'attachaient à reproduire de manière générale les dynamiques du phytoplancton sous différentes conditions d'éclairement et de concentrations en nutriments, ou à reproduire son broutage par le zooplancton (Steele 1962, Riley 1965, Fasham *et al.* 1990). Les maillons de l'écosystème planctonique étaient alors représentés par quelques compartiments (ou « boîtes ») : les nutriments, le phytoplancton, le zooplancton et les détritiques (modèles appelés couramment NPZD). Ces compartiments typiques ne pouvaient pas résoudre l'extrême diversité du plancton, ni l'ensemble des processus qu'elle accomplit.

Depuis, de nombreux modèles de complexité croissante ont été développés de manière à représenter au mieux un grand nombre de compartiments des écosystèmes marins (Travers *et al.* 2007, Ward *et al.* 2012, Lefort *et al.* 2014), ou mieux contraindre l'estimation des flux biogéochimiques et leur évolution dans des conditions abiotiques variables (Sarmiento *et al.* 2004, Bopp *et al.* 2005, Steinacher *et al.* 2010, Le Quéré *et al.* 2016). Les premiers pas de cette complexification se sont, en partie, basés sur le développement des différentes classes de taille du plancton présentées ci-dessus (Fig. 1.2).

Le développement de modèles dynamiques globaux de couverture végétale continentale (Cramer *et al.* 2001) a insufflé l'implémentation de nouveaux compartiments planctoniques dans les modèles biogéochimiques marins, afin de mieux contraindre les interactions atmosphère-océan et leurs rôles dans la régulation du climat (Le Quéré *et al.* 2005, Hood *et al.* 2006). Ces nouveaux compartiments



représentent des types fonctionnels du plancton (« *Plankton Functional Types* », PFTs) répondant à quatre critères : (i) ils présentent un rôle explicite dans les cycles biogéochimiques ; (ii) leurs productivité et biomasses sont contrôlés (et définis) par des besoins physiologiques et abiotiques différents ; (iii) l'expression d'un PFT doit affecter (positivement ou négativement) l'expression d'autres PFTs ; et (iv) l'abondance d'un PFT doit être importante pour une région de l'Océan global.

Ceci a conduit à la définition de dix PFTs (Le Quéré *et al.* 2005, Hood *et al.* 2006) qui comprennent : (i) les pico-hétérotrophes (bactéries et archées) ; (ii) le picophytoplancton (cyanobactéries) ; (iii) les diazotrophes (le phytoplancton capable de fixer le N<sub>2</sub> atmosphérique) ; (iv) le phytoplancton calcifié (coccolithophores) ; (v) le phytoplancton relâchant du sulfure de diméthyle (*Phaeocystis* et certains flagellés) ; (vi) le microphytoplancton silicifié (les Diatomées) ; (vii) le reste du phytoplancton dont les rôles sont encore mal définis (Chrysophyta et Dinoflagellés autotrophes) ; (viii) le protozooplancton ; (ix) le mésozooplancton ; et (x) le macrozooplancton.

Comme on peut le voir, le zooplancton n'est représenté que par trois PFTs, qui sont rarement tous implémentés dans les modèles biogéochimiques : la plupart n'utilise qu'une ou deux classes de taille différentes (cf. listes proposées par Bopp *et al.* 2013 ou Laufkötter *et al.* 2015). Cependant, développer davantage de PFTs zooplanctoniques améliore l'estimation des flux biogéochimiques (Buitenhuis *et al.* 2006, Le Quéré *et al.* 2016). Le zooplancton fait encore office de « *boîte noire* » par certains aspects, comme exprimé par Banse (2013) :

« *In many respects, the zooplankton are our big black box, shown by the litany of missing knowledge ranging from taxonomy, natural history, and basic physiological rates to seasonal and geographic distributions to fundamental modeling issues.* »

Si développer des PFTs zooplanctoniques plus détaillés est nécessaire et faisable, la complexification des modèles comporte d'importantes limitations (Anderson 2005) : elle peut conduire à l'inclusion de nombreux paramètres très mal contraints à cause du manque d'observations in situ, et d'une compréhension limitée des processus écologiques que l'on est en train de simplifier par quelques variables d'état et des constantes. Par conséquent, des approches alternatives sont requises pour décrire les propriétés émergentes des écosystèmes planctoniques (biomasse, composition des communautés, flux de matière, etc.) sans avoir à modéliser l'ensemble des facteurs biologiques sous-jacents (Thingstad *et al.* 2010).

Plutôt que de se focaliser sur la modélisation mécanistique des PFTs, une approche de plus en plus utilisée (« *trait-based approach* ») propose de se concentrer sur la représentation de traits fonctionnels clés, dont les expressions sont inter-dépendantes (Follows *et al.* 2007, Litchman et Klausmeier 2008, Merico *et al.* 2009, Litchman *et al.* 2013). Les traits fonctionnels sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques, ou phénologiques, qui affectent et contrôlent la valeur adaptative des individus (« *fitness* »), ainsi que leur réponse à l'environnement et le fonctionnement de l'écosystème (Violle *et al.* 2007). Les traits fonctionnels définissent donc le rôle écologique des espèces.

Pour aller plus loin dans la description des communautés zooplanctoniques et leurs liens avec l'écosystème, Litchman *et al.* (2013) ont proposé une typologie des traits fonctionnels du zooplancton (Fig. 1.3). Ces traits appartiennent à différents types : morphologique, physiologique, comportemental, ou caractéristique de l'histoire de vie ; et assurent l'une des quatre grandes fonctions écologiques : l'alimentation, la survie, la croissance et/ou la reproduction. Ils peuvent être de nature quantitative (traits mesurés in situ ou en laboratoire comme la longueur des organismes, les taux de croissance ou la mortalité) comme qualitative (stratégie de ponte, d'alimentation, etc.). Certains traits fonctionnels clés transcendent les fonctions écologiques, comme la taille ou la

|               |                 | Fonction écologique                  |                                  |                               |
|---------------|-----------------|--------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
|               |                 | Alimentation                         | Croissance et Reproduction       | Survie                        |
| Type de trait | Morphologique   | Taille du corps                      |                                  |                               |
|               |                 | Rapport volume sur biomasse          |                                  |                               |
|               |                 |                                      | Nombre et taille des descendants | Défenses                      |
|               | Physiologique   | Food particle size range             |                                  | Transparence                  |
|               |                 |                                      |                                  | Bioluminescence               |
|               |                 | Mixotrophie                          | Taux de croissance maximal       | Tolérance à la famine         |
|               |                 | Contenu et besoins stoechiométriques |                                  | Métabolisme de base           |
|               | Comportemental  | Indice de consommation               | Production de pelotes fécales    | Longévité                     |
|               |                 | Régime alimentaire                   |                                  | Évasion                       |
|               |                 | Motilité (manière, vitesse)          |                                  |                               |
|               | Histoire de vie |                                      |                                  | Migration verticale           |
|               |                 |                                      | Reproduction sexuée/asexuée      |                               |
|               |                 |                                      | Stratégie de reproduction        | Stages de résistance/dormance |
|               |                 |                                      | Taille à maturité                |                               |

**Fig. 1.3** - Typologie des traits fonctionnels du zooplancton selon leur type et la fonction écologique qu'ils assurent. Les traits clés transcendent plusieurs fonctions écologiques. Les compartiments vides désignent les traits qui peuvent avoir une importance secondaire vis-à-vis d'autres fonctions (re-travaillée depuis la Fig.1 de Litchman *et al.* 2013).

motilité. Une telle classification transcende la taxinomie : des espèces appartenant à des phylums très différents peuvent présenter des valeurs de traits analogues, ce qui implique qu'elles remplissent le même rôle au sein de l'écosystème (Barnett *et al.* 2007, Pomerleau *et al.* 2015). Et inversement, des espèces phylogénétiquement proches peuvent présenter des traits très différents et donc assurer des fonctions écosystémiques distinctes. À titre d'exemple, Pomerleau *et al.* (2015) ont utilisé les traits fonctionnels de 42 espèces différentes du méso- et du macrozooplancton pour décrire la diversité fonctionnelle des communautés dans le Pacifique Nord. Les auteurs ont ainsi pu mettre en évidence des groupes fonctionnels remplissant des rôles écologiques divers, et étudier la variation temporelle de la diversité fonctionnelle.

Les traits fonctionnels peuvent donc être employés pour décrire en détail le rôle de différents groupes planctoniques dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques, et explorer leurs réponses aux changements environnementaux dans le temps et l'espace, c'est à dire leur biogéographie (Barton *et al.* 2013).

### I.1.C - Comment le changement climatique affecte-t-il la distribution et l'abondance du plancton ?

Les modifications climatiques induites par le changement climatique anthropique sont susceptibles de profondément modifier la Biodiversité marine (voir Introduction générale). Comme évoqué précédemment, la modélisation du plancton a pour but majeur de prédire les impacts des changements environnementaux sur sa production, sa composition, et les fonctions écosystémiques associées. Différentes études ont donc essayé de prédire les effets potentiels du changement climatique sur l'abondance, la distribution et la composition du plancton. Je vais maintenant synthétiser une grande partie de ces travaux.

Le réchauffement des eaux intensifie la stratification de la colonne d'eau et limite ainsi les échanges de nutriments entre la surface et les couches plus profondes. Or, ces échanges sont essentiels au développement du phytoplancton qui vit dans les couches éclairées de la surface, moins riches en nutriments (Sverdrup 1953). Ainsi, une conséquence majeure du changement climatique pourrait être une diminution de la production primaire dans l'Océan global. Entre les années 1998 et 2007, Polovina *et al.* (2008) ont observé une extension spatiale des zones les moins productives des Océans Atlantique et Pacifique. A l'échelle globale, une extension et une intensification des conditions oligotrophes, caractéristiques des régions tropicales et subtropicales, sont prévues pour la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle, à cause du réchauffement des eaux (Steinacher *et al.* 2010, Polovina *et al.* 2011, Bopp *et al.* 2013). La production primaire étant un facteur clé pour l'export et la séquestration du carbone organique dans l'océan profond (Sarmiento et Gruber 2006), le changement climatique pourrait induire potentiellement une réduction de l'export de carbone (Bopp *et al.* 2013, Laufkötter *et al.* 2016). Il est important de noter que ces projections comportent des incertitudes puisque l'amplitude des baisses de production, ainsi que leurs patrons géographiques, dépendent du modèle utilisé (Sarmiento *et al.* 2004, Laufkötter *et al.* 2015). Néanmoins, la plupart des modèles s'accordent sur une baisse de la production dans les zones tropicales et tempérées, tandis que les plus hautes latitudes pourraient devenir plus productives (Bopp *et al.* 2005, Steinacher *et al.* 2010). Le réchauffement favorise les plus petites classes de taille du phytoplancton (pico- et nanophytoplancton) qui possèdent des cinétiques d'assimilation des nutriments plus adaptées à l'oligotrophie (Falkowski et Oliver 2007, Winder *et al.* 2009). La baisse de l'export de carbone due au changement climatique est aussi liée à une décroissance de la contribution relative du microphytoplancton.

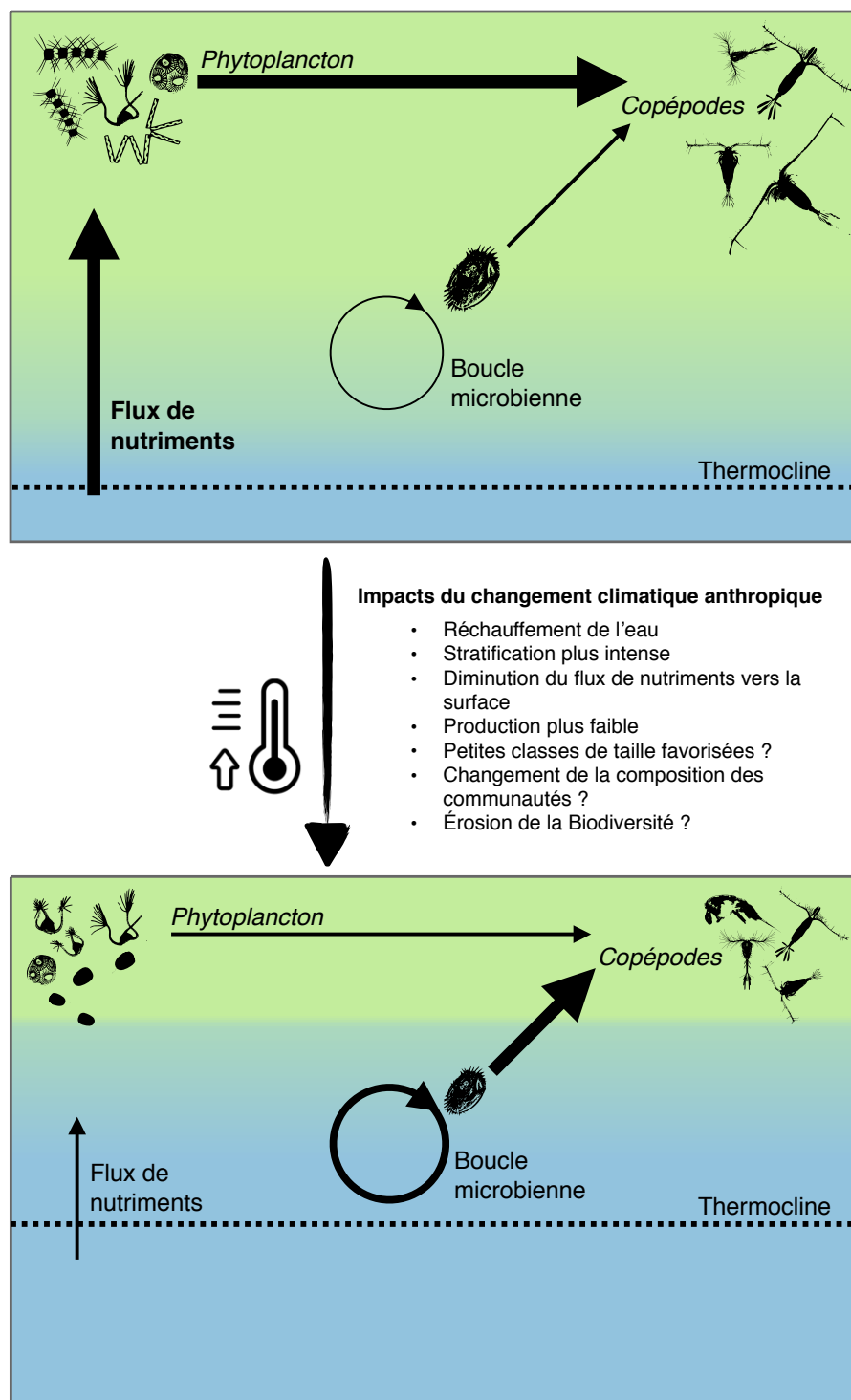
Les variations de la dynamique du phytoplancton se propagent de manière ascendante vers le zooplancton puis les niveaux trophiques supérieurs (processus « *bottom-up* » ; Kirby et Beaugrand 2009). Les hausses de température, combinées aux modifications de la production et de la composition du phytoplancton, peuvent altérer les liens trophiques avec le zooplancton, et modifier, à son tour, sa biomasse et sa composition (Fig. 1.4 ; Lewandoska *et al.* 2014).

Avec le réchauffement et l'oligotrophisation des océans, le mésozooplancton (symbolisé par les copépodes, Fig. 1.4) exerce un contrôle descendant (« *top-down* ») de moins en moins important, et s'oriente vers le microzooplancton (symbolisé par les ciliés, Fig. 1.4) comme principale source d'énergie. Comme le microzooplancton est le principal consommateur du bactérioplancton et du picophytoplancton, sa consommation accrue par le mésozooplancton favorise l'activité microbienne. Les transferts d'énergie et de matière dans les écosystèmes planctoniques pourraient donc dépendre de plus en plus de la boucle microbienne (« *microbial loop* » ; Azam *et al.* 1983, Di Poi *et al.* 2013).

Le changement climatique affecte aussi la distribution et la phénologie (la périodicité des événements biologiques) du plancton (Parmesan et Yohe 2003, Edwards et Richardson 2004, Parmesan 2007, Mackas *et al.* 2012, Poloczanska *et al.* 2013).

Le réchauffement moyen s'accompagne de changements hétérogènes dans la distribution spatiale des isothermes, qui pourraient aboutir à l'apparition de conditions climatiques non analogues (Williams *et al.* 2007, Burrows *et al.* 2014). Les régions actuellement les plus chaudes pourraient atteindre des régimes de température encore jamais expérimentés par les communautés biologiques. Afin de rester dans les conditions qui leur sont le plus favorables, les espèces modifient leur distribution et leur phénologie. Différentes études (Perry *et al.* 2005, Sorte *et al.* 2010, Pinsky *et al.* 2013, Poloczanska *et al.* 2013) ont rapporté le déplacement latitudinal d'espèces marines vers les

pôles. Dans 75% à 83% des cas (Sorte *et al.* 2010, Poloczanska *et al.* 2013), la direction et la vitesse de ces migrations ont été attribuées au déplacement et à la vitesse des conditions climatiques.



**Fig. 1.4** - Représentation conceptuelle des interactions trophiques entre les principaux groupes du plancton dans un contexte de changement climatique. La partie supérieure représente les interactions dominantes dans une colonne d'eau mélangée et riche en nutriments, où le phytoplancton est composé de grandes classes de taille qui sont préférentiellement broutées par le mésozooplancton (copépodes). La partie inférieure représente les interactions dominantes dans un milieu plus chaud et stratifié, où le phytoplancton est dominé par les plus petites classes de taille ; les copépodes broutent alors davantage le microzooplancton (ciliés), ce qui favorise le développement de la boucle microbienne. La potentielle modification de la composition de la communauté mésozooplanctonique est aussi illustrée. Les effets attendus du changement climatique anthropique sont cités, et les problématiques explicitement étudiées par cette thèse sont posées sous forme de question (re-travaillée depuis la Fig. 4 de Lewandoska *et al.* 2014).

Chez les espèces zooplanctoniques, le changement climatique semble favoriser l'abondance et l'étendue spatiale des espèces d'eaux chaudes (Beaugrand *et al.* 2002, Atkinson *et al.* 2004). En Atlantique Nord, les assemblages de copépodes correspondant à des conditions sub-tropicales ou tempérées ont vu leur distribution s'étendre entre 1960 et 1999, contrairement aux assemblages d'eaux plus froides (Beaugrand *et al.* 2002, Beaugrand *et al.* 2010). Même si la biomasse zooplanctonique n'a pas diminué, les espèces favorisées étaient plus petites et moins riches en réserves lipidiques, ce qui a conduit à une réduction du flux de carbone et une baisse du recrutement chez les populations de morues (Beaugrand *et al.* 2003, 2010). Par conséquent, le changement climatique a des effets différentiels selon les espèces, espèces qui n'assurent pas les mêmes fonctions dans l'écosystème.

Depuis ces observations, plusieurs études statistiques ont cherché à prédire les futures distributions des espèces planctoniques sous différents scénarii de changement climatique (Reygondeau et Beaugrand 2011, Villarino *et al.* 2015, Barton *et al.* 2016). Toutes ces études, focalisées sur les communautés de l'Atlantique Nord, prédisent un déplacement des espèces vers les plus hautes latitudes. Néanmoins, la dimension fonctionnelle n'a pas été intégrée dans ces projections (à part dans l'étude réalisé par Barton *et al.* 2016 mais uniquement pour le phytoplancton). Par conséquent, on ne sait pas si les futurs changements de richesse et de composition défavoriseront (ou non) une fonction particulière de l'écosystème. Il est donc absolument nécessaire d'incorporer les traits fonctionnels (section I.1.B) dans ce type de projections pour comprendre les impacts du changement climatique sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique.

Plusieurs questions émergent au vu de la littérature :

- ▶ **Est-il possible de définir de nouveaux groupes fonctionnels du zooplancton à partir des traits fonctionnels ? Ces groupes sont-ils pertinents pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes pélagiques ?**
- ▶ **Comment l'environnement participe-t-il à l'expression et à la distribution spatiale des traits fonctionnels du zooplancton ?**
- ▶ **Le changement climatique affectera-t-il la diversité fonctionnelle du zooplancton comme il affectera sa richesse et sa composition ?**

Les projections de modèles biogéochimiques citées plus haut ont été réalisées à l'échelle globale (Steinacher *et al.* 2010, Bopp *et al.* 2013, Laufkötter *et al.* 2016). Mais les modèles utilisés ne résolvent pas la dynamique des mers semi-fermées, comme la Mer Méditerranée ou la Mer Baltique, qui présentent leur propre circulation thermohaline. Or, il est crucial d'étudier ces régions car elles abritent une Biodiversité unique (Myers *et al.* 2000) menacée par le changement climatique, alors que des millions de gens dépendent des services écosystémiques qu'elle assure (Giorgi 2006, Coll *et al.* 2012). Des études et des modèles focalisés sur ces régions doivent donc être développés.

## I.2) Le système Méditerranéen et son évolution face au changement climatique

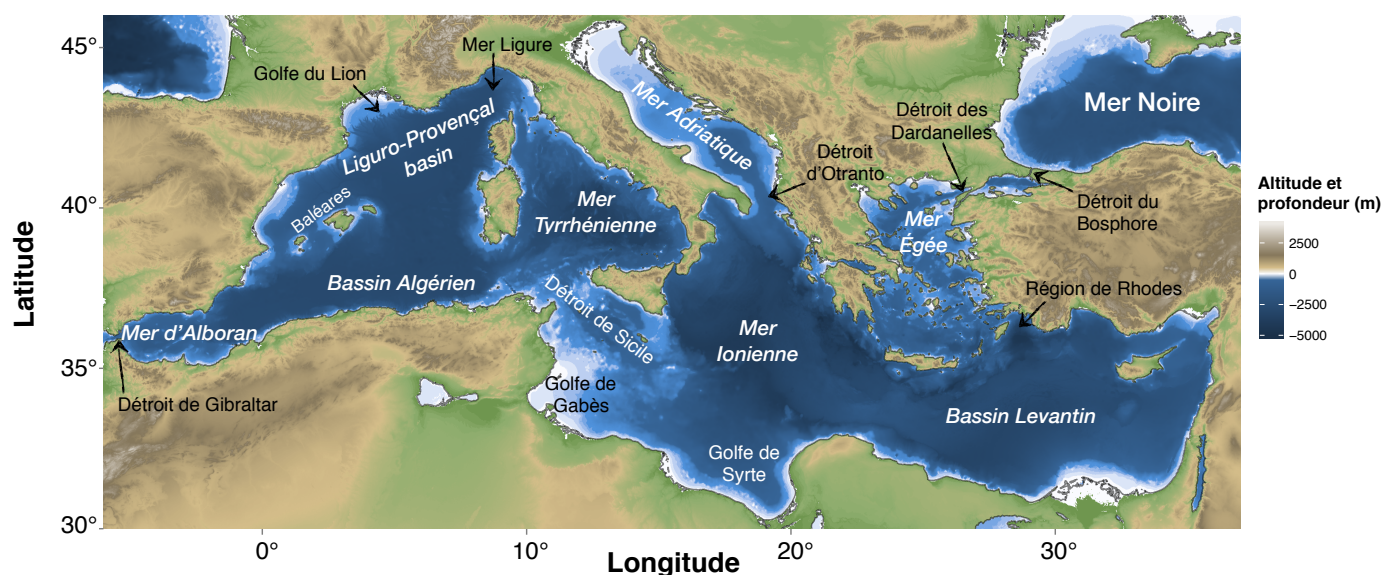
### I.2.A - *Présentation générale de la Mer Méditerranée*

La *mare medi terra* est la mer au milieu des terres. Cette expression latine a logiquement donné son nom actuel à la Mer Méditerranée, la plus vaste mer semi-fermée au monde. Ce bassin de près de 3 millions de km<sup>2</sup> sépare le Nord de l'Afrique du Sud de l'Europe, avec l'Asie formant sa bordure orientale (Fig. 1.5). Elle est connectée à l'Océan Atlantique par le détroit de Gibraltar à l'extrême Ouest, et à la Mer Rouge par le Canal de Suez (depuis 1869) à l'extrême Est. La Mer

Méditerranée est aussi reliée à la Mer Noire par le détroit du Bosphore, au Nord Est de la Mer Égée. Elle est souvent subdivisée en deux sous bassins : le bassin Ouest (de Gibraltar au détroit de Sicile), et le bassin Est (les régions à l'Est du détroit de Sicile).

Bien qu'elle ne représente que 0,3% du volume et 0,82% de la surface de l'Océan global, la Mer Méditerranée abrite 7% de la Biodiversité marine mondiale, avec un taux d'endémisme de 25% (Bianchi et Mori 2000, Coll *et al.* 2010). Elle a par conséquent été définie comme un point chaud (« *hotspot* ») de Biodiversité mondiale (Myers *et al.* 2000) et sa conservation est une priorité. En effet, la flore et la faune méditerranéenne subissent de fortes pressions anthropiques (Lotze *et al.* 2010, Coll *et al.* 2012) : pollution, dégradation des habitats naturels, eutrophisation et introduction d'espèces invasives menacent la biodiversité. De plus, la Mer Méditerranée a aussi été définie comme un point chaud du changement climatique (Giorgi 2006) : c'est une des régions où les conditions climatiques en fin de XXI<sup>ème</sup> siècle seront les plus différentes des conditions actuelles.

Une autre particularité de la Méditerranée est qu'elle possède sa propre circulation thermohaline (Lascaratos *et al.* 1999, Millot 2005), ce qui joue un rôle déterminant dans le contrôle des conditions physico-biogéochimiques prévalant dans le bassin.

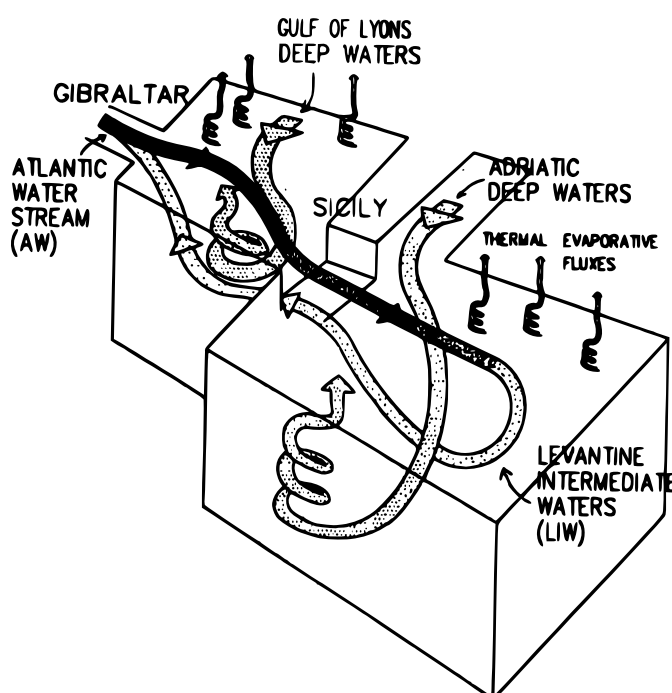


**Fig. 1.5** - Cartographie de l'altitude et de la profondeur dans le bassin méditerranéen. Les principales régions de la Mer Méditerranée évoquées au cours de cette thèse sont aussi positionnées. La carte a été retravaillée depuis une carte fournie par J-O Irissou (communication personnelle) à partir des données de ETOPO2v2 (National Geophysical data Center 2006).

### I.2.B - Conditions physico-chimiques et circulation des masses d'eaux

Le climat continental de la région, couplé à une faible couverture nuageuse, induit un fort taux d'évaporation et un bilan hydrique négatif dans le bassin : les pluies et l'écoulement des fleuves ne sont pas suffisants pour compenser les pertes par évaporation (Béthoux et Gentili 1999). Le déficit en eau est compensé par l'afflux, en surface, des eaux Atlantique entrant par Gibraltar (Millot 2005). Ces eaux vont transiter d'Ouest en Est en étant progressivement réchauffées et densifiées par le climat méditerranéen selon une circulation anti-estuarienne (Fig. 1.6 ; Lascaratos *et al.* 1999, Millot et Taupier-Letage 2005). Ceci résulte en un gradient croissant de température (< 14°C au Nord-Ouest, > 24°C au Sud-Est) et de salinité (< 36 à Gibraltar, > 39 dans le bassin Levantin) d'Ouest en Est.

Pour reprendre la comparaison de Millot et Taupier-Letage (2005), la Mer Méditerranée est un « *moteur* » qui transforme progressivement les eaux Atlantiques en eaux Méditerranéennes, plus chaudes, plus salées, et donc plus denses (Fig. 1.6). Cette densification des masses d'eaux conduit à la formation d'eaux intermédiaires dans le bassin Est (les eaux intermédiaires Levantines, LIW). En hiver, les conditions de vent induisent la formation d'eaux profondes très denses dans le Bassin Liguro-Provençal et le Nord des mers Adriatique et Égée. Si les eaux profondes formées dans le bassin Est sont piégées au niveau de la Sicile par la bathymétrie, les eaux intermédiaires, et les eaux profondes du bassin Ouest, circulent d'Est en Ouest et finissent par s'écouler dans l'Atlantique (Millot 2005, Millot et Taupier-Letage 2005). La signature des eaux Méditerranéenne se retrouve dans une vaste étendue de l'Atlantique (Curry *et al.* 2003). La variabilité de la formation d'eaux intermédiaires et profondes en Méditerranée a donc un effet sur la circulation des bassins voisins. Les processus hydrographiques (mélange et convection de la colonne d'eau) contrôlent aussi la distribution et la variabilité temporelle des processus biogéochimiques.



**Fig. 1.6** - Représentation schématique de la circulation thermohaline en Mer Méditerranée, issue de Lascaratos *et al.* (1999).

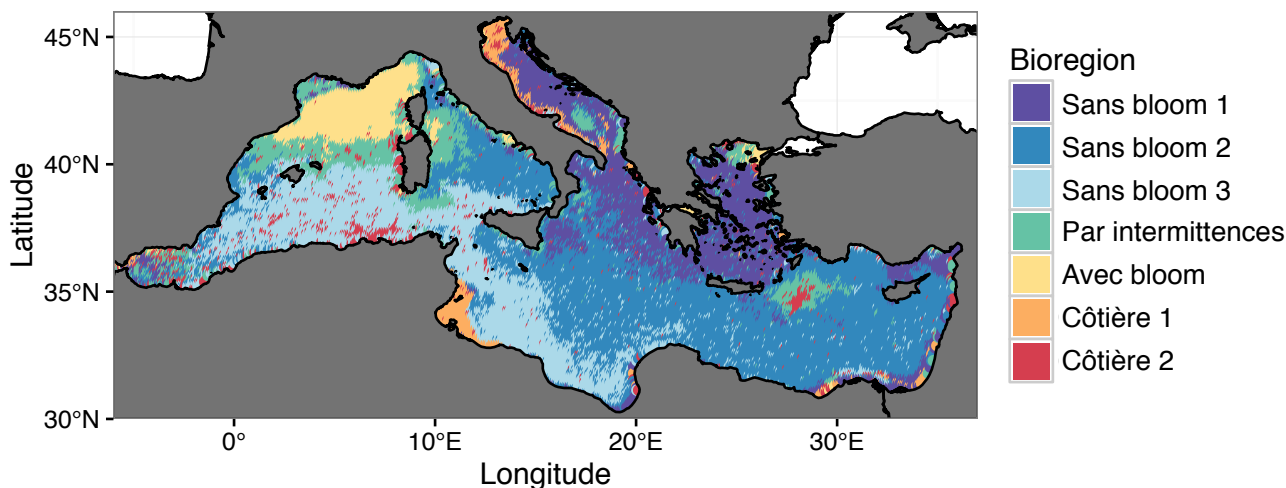
### I.2.C - Production primaire et régimes trophiques

Les eaux Atlantiques entrantes sont relativement pauvres en nutriments (nitrates, phosphates et silicates), c'est pourquoi leurs concentrations en Mer Méditerranée sont majoritairement contrôlées par le déversement des fleuves et rivières (issu de l'érosion continentale), et la déposition de poussières sahariennes (Béthoux et Gentili 1999, The MerMex Group 2011). Les concentrations en nutriments sont par conséquent faibles en Méditerranée. Combiné aux conditions climatiques présentées précédemment, ceci conduit au statut très oligotrophe du bassin, avec un gradient décroissant de production primaire, et d'export de carbone, allant du Nord-Ouest au Sud-Est (Bosc *et al.* 2004, D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà 2009, Mayot *et al.* 2016, Ramondenc *et al.* 2016).

Les observations satellites ont permis d'identifier plusieurs régimes trophiques (biorégions) à partir de la saisonnalité de la concentration en chlorophylle *a* de surface (Fig. 1.7 ; Mayot *et al.* 2016). Environ 77% de la surface du bassin a été associée à une biorégion de type « *No bloom* », c'est à dire à des conditions ne permettant pas le développement d'efflorescence de phytoplancton. Les zones de « *blooms* » sont bien localisées (Bassin Liguro-Provençal, détroit d'Otranto, Nord de



l'Égée, et la région de Rhodes), et leur dynamique de biomasse phytoplanctonique est liée aux processus de convection et de formation d'eaux profondes (Lavigne *et al.* 2013), qui ré-injectent des nutriments dans la couche euphotique (section I.1.C, Sverdrup 1953). Les zones les plus productives sont cantonnées aux côtes.



**Fig. 1.7** - Distribution spatiale des régimes trophiques climatologiques définis par D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà (2009). Cette distribution a été obtenue à partir d'une climatologie hebdomadaire de la chlorophylle *a* de surface mesurée par satellite, et calculée sur une période de 16 ans (re-travaillée depuis la Fig. 8 de Mayot *et al.* 2016 ; les données ont été téléchargées depuis [www.nicolas-mayot.com](http://www.nicolas-mayot.com)).

#### I.2.D - La diversité du plancton en Mer Méditerranée

Les campagnes visant à décrire la diversité et la composition du plancton en Mer Méditerranée sont très dispersées dans le temps et l'espace, mais elles sont aussi hétérogènes du point de vue des méthodes d'échantillonnage et des taxa visés (Siokou-Frangou *et al.* 2010). Par conséquent, les patrons régionaux de biodiversité planctonique sont encore peu compris, même si la Méditerranée est l'un des premiers bassins à avoir été étudiés (Riedl 1980, Bianchi et Morri 2000).

La faible biomasse phytoplanctonique du bassin est dominée par des groupes appartenant au picophytoplancton et au nanophytoplancton (Marty *et al.* 2002, Uitz *et al.* 2012) : cyanobactéries, petits flagellés, Dinoflagellés nus, et quelques Coccolithophores et des pico-Diatomées solitaires. Les efflorescences de phytoplancton sont associées à la croissance du microphytoplancton, principalement composé de Diatomées coloniales (Marty et Chiavérini 2010, Siokou-Frangou *et al.* 2010). Les principaux genres taxinomiques du microphytoplancton se distribuent en fonction des processus physiques d'accumulation de biomasse. Par exemple, les colonies de *Chaetoceros* et *Pseudo-nitzschia* semblent préférer les zones de convection profonde, alors que les espèces des genres *Thalassiosira*, *Proboscia*, et *Rhizosolenia* sont plus souvent retrouvées au niveau des fronts et des gyres (Siokou-Frangou *et al.* 2010). Ces patrons impliquent des différences entre les traits fonctionnels et les préférences environnementales des espèces phytoplanctoniques.

Concernant le zooplancton, la dominance des copépodes sur la biomasse et la composition des communautés s'applique aussi en Mer Méditerranée (Nowaczyk *et al.* 2011, Mazzocchi *et al.* 2014). Ainsi, les copépodes représentent 70 à 90% de la biomasse zooplanctonique. L'essentiel des communautés est composé de petites espèces (< 2 mm) appartenant à des genres très diversifiés de



Calanoida (*Clausocalanus*, *Calocalanus*, *Paracalanus*) et de Cyclopoida (*Oithona*, *Oncaea*, *Corycaeus*). D'après Razouls *et al.* (2005-2016), environ 560 espèces différentes de copépodes ont été répertoriées en Mer Méditerranée. La plupart des individus sont situés dans les premiers 200 mètres du pelagos, au niveau du maximum profond de chlorophylle a, et relativement peu d'espèces réalisent des migrations nyctémérales de grande ampleur (Scotto di Carlo *et al.* 1984, Andersen *et al.* 2001, Brugnano *et al.* 2012).

Parmi les autres taxa du zooplancton, les Cladocères peuvent contribuer de manière significative à la biomasse totale dans les environnements côtiers (Riandey *et al.* 2005). De nombreux groupes gélatineux (Salpes, Chaetognathes, Siphonophores et méduses) sont aussi fréquemment échantillonnés.

La biomasse zooplanctonique présente des variations saisonnières liées aux mouvements des masses d'eaux (Fernández de Puellas *et al.* 2007, Mazzocchi *et al.* 2011), aux variations climatiques, et à la production primaire (Berline *et al.* 2012, Romagnan *et al.* 2015). Plusieurs séries temporelles ont observé des assemblages de copépodes affiliés à certaines masses d'eaux et conditions environnementales (Fernández de Puellas *et al.* 2007, Mazzocchi *et al.* 2011). Néanmoins, les variations climatiques décennales ne semblent pas modifier significativement ces assemblages, ce qui suggère une certaine résilience des assemblages de copépodes aux changements climatiques à plus large échelle (Mazzocchi *et al.* 2011).

Le plus souvent, ces études se sont focalisées sur le lien entre l'abondance/ la composition du zooplancton et les conditions abiotiques, et ont ignoré la dimension fonctionnelle.

Ainsi, la Mer Méditerranée présente de forts gradients environnementaux qui semblent permettre le développement d'une grande diversité d'organismes planctoniques, caractérisés par différentes préférences environnementales. De plus, ces caractéristiques hydrographiques et biogéochimiques en font un site d'étude intéressant pour étudier l'impact des variations climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes (Lejeune *et al.* 2010, The MerMex Group 2011).

Les copépodes sont relativement bien étudiés dans ce bassin (Razouls *et al.* 2005-2016), par conséquent les communautés de copépodes de la Mer Méditerranée semblent idéales pour étudier la diversité fonctionnelle du mésozooplancton, et explorer comment cette dernière pourrait évoluer dans un contexte de changement climatique.

#### I.2.E - Les témoins du changement climatique en Mer Méditerranée

Les eaux de la Mer Méditerranée sont en train de se réchauffer (Rixen *et al.* 2005, Nykjaer 2009), et ce quelle que soit la région (Table 1.1). Malgré les différents outils utilisés, toutes les études citées en Table 1.1 s'accordent sur un réchauffement significatif des eaux de surface depuis la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, avec des taux de réchauffement plus élevés dans le bassin Est que dans le bassin Ouest.

Les couches plus profondes aussi sont concernées : entre 1959 et 1989, les eaux profondes formées dans le Nord-Ouest se sont réchauffées à un rythme de 0,12°C/an à cause du changement climatique anthropique (Béthoux *et al.* 1990). Comme la Mer Méditerranée est un puits de carbone grâce à ses zones de formation d'eaux profondes, la concentration du carbone anthropique dans les eaux a augmenté, et le pH a diminué (Touratier et Goyet 2011).

Les séries temporelles « *biologiques* » méditerranéennes ne sont pas encore assez étendues dans le temps, ou alors ne présentent pas une résolution taxinomique suffisante (Berline *et al.* 2012), pour permettre de certifier un impact du changement climatique sur la composition des communautés, ou l'abondance des espèces planctoniques. À l'heure actuelle, il est impossible de dire quelles espèces

(ou groupes fonctionnels) seront défavorisées par les futures hausses de températures en Méditerranée.

| Références                          | Zone concernée        | Période   | Méthode de mesure           | Taux de réchauffement (°C/an) | Réchauffement total (°C) |
|-------------------------------------|-----------------------|-----------|-----------------------------|-------------------------------|--------------------------|
| Mazzocchi et Ribera d'Alcalà (1995) | Golfe de Naples       | 1984-1991 | CTD (?)                     | 0,171                         | 1,2                      |
| Moron (2003)                        | Bassin Ouest          | 1900-1996 | Multiple                    | /                             | ~1                       |
| Salat et Pascual (2006)             | Côte catalane         | 1971-2005 | Thermomètre (?)             | 0,011                         | 0,374                    |
| Diaz-Almela <i>et al.</i> (2007)    | Bassin Ouest          | 1982-2005 | Satellite (AVHRR)           | 0,03                          | 0,69                     |
|                                     | Bassin Est            |           |                             | 0,06                          | 1,38                     |
|                                     | Tout le bassin        |           |                             | 0,04                          | 0,92                     |
| Coma <i>et al.</i> (2009)           | Côte catalane         | 1974-2006 | Thermomètres à renversement | 0,014                         | 0,448                    |
| Conversi <i>et al.</i> (2009)       | Golfe de Trieste      | 1970-2005 | Thermomètre CNR-ISMAR       | 0,0143                        | 0,5                      |
| Nykjaer (2009)                      | Bassin Ouest          | 1985-2006 | Satellite (AVHRR)           | 0,03                          | 0,66                     |
|                                     | Bassin Est            |           |                             | 0,05                          | 1,1                      |
| Vargas-Yáñez <i>et al.</i> (2009)   | Alboran               | 1947-1998 | MEDATLAS 2002               | 0,0131                        | 0,668                    |
|                                     | Baleares              | 1948-1997 |                             | 0,0332                        | 1,693                    |
| Raitsos <i>et al.</i> (2010)        | Mers Égée et Ionienne | 1985-2007 | Satellite (AVHRR)           | 0,0348                        | 0,8                      |
| Abudaya (2013)                      | Levant                | 1998-2005 | Satellite (AVHRR)           | 0,0857                        | 0,6                      |

**Table 1.1** - Synthèse des différents taux de réchauffement mesurés dans les eaux de surface de la Mer Méditerranée. Les taux de réchauffement absolus mesurés sur les périodes d'observation sont aussi donnés.

Les effets du réchauffement sur les écosystèmes pélagiques sont probablement plus faciles à détecter sur les plus hauts niveaux trophiques, qui ont été relativement plus étudiés et dont l'identification taxinomique pose moins de difficultés. Pour l'instant le réchauffement semble avoir permis l'expansion des espèces thermophiles de poissons dans les régions Nord et Ouest du bassin (Sabatès *et al.* 2006, Azzurro *et al.* 2011), tout en facilitant l'entrée des espèces Lessepsiennes qui proviennent de la Mer Rouge et de l'Océan Indien (Raitsos *et al.* 2010, Edelist *et al.* 2013). En comptant les invasions Lessepsiennes, environ 150 espèces de poissons sont entrées en Méditerranée depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle (par Gibraltar ou le Canal de Suez ; Ben Rais Lasram et Mouillot 2009, Edelist *et al.* 2013). Couplé à la surpêche, le changement climatique peut conduire à une baisse dramatique de la diversité en poisson en Méditerranée (Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012, 2014b, Coll *et al.* 2014). Néanmoins, il sera crucial de développer des approches pour inclure les premiers maillons des réseaux trophiques pour bien comprendre les effets du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes.

#### I.2.F - Synthèse des travaux antérieurs sur l'impact du changement climatique en Mer Méditerranée

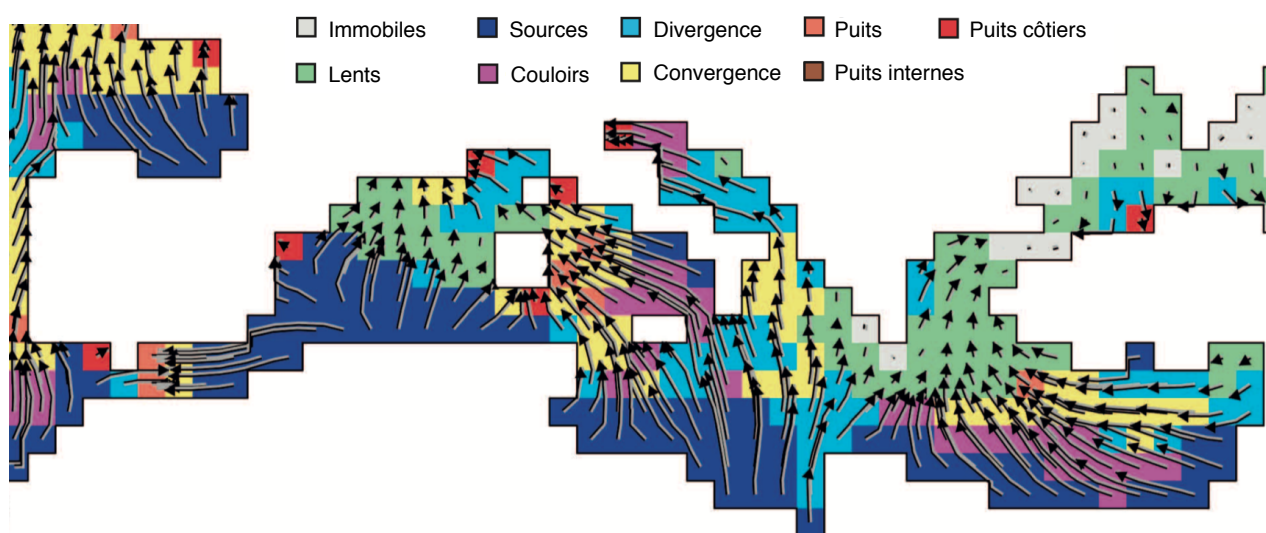
Les futures hausses de températures devraient ralentir la circulation thermohaline de la Mer Méditerranée (Somot *et al.* 2006, Planton *et al.* 2012, Dubois *et al.* 2012). Le réchauffement atmosphérique devrait entraîner une augmentation des pertes hydriques, une baisse des pertes de chaleur, et une augmentation continue des températures de l'eau (en surface et en profondeur) et de la salinité. Les colonnes d'eaux devraient être de plus en plus stratifiées, et le volume d'eaux profondes formées moins important (Somot *et al.* 2006, Adloff *et al.* 2015).

Plus récemment, Adloff *et al.* (2015) ont développé un ensemble de modélisations océaniques comprenant différents scénarii d'émission de gaz à effet de serre et plusieurs forçages (atmosphérique, apports fluviaux, et apports Atlantiques) pour prédire les conditions physiques de la Mer Méditerranée pour la période 2070-2099. Les auteurs prévoient des hausses de température de surface variant entre 1,73°C et 2,97°C ainsi que des hausses de salinités allant de 0,48 à 0,89.

Les conditions climatiques contemporaines devraient « migrer » vers le Nord (Fig. 1.8 ; Burrows *et al.* 2014). Les zones méridionales désignées comme « sources » sur la Fig. 1.8 sont celles qui devraient présenter des conditions climatiques non analogues à la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle.

Le corollaire des patrons montrés sur la Fig. 1.8 est que les espèces devront migrer vers le Nord pour suivre leur conditions optimales de développement. Or, les possibilités de migration seront à un certain point limitées par la présence des côtes européennes au Nord, ou par les courants (entrées des eaux Atlantique à l'Ouest). Auquel cas, la Mer Méditerranée pourrait devenir un « cul-de-sac » pour les espèces déjà localisées aux régions septentrionales (Ben Rais Lasram *et al.* 2010).

Très peu d'études ont essayé de modéliser les effets du changement climatique sur la production planctonique régionale et les cycles biogéochimiques associés (Lazzari *et al.* 2014, Hermann *et al.* 2014). Herrmann *et al.* (2014) ont modélisé la réponse de l'écosystème planctonique aux changements à long terme de la circulation et du climat dans le bassin Liguro-Provençal. Leur modèle ne prévoit pas de modifications profondes des dynamiques saisonnières des compartiments planctoniques, comparées à celles de la période contemporaine. Mais, il suggère que le changement climatique favorisera la biomasse du picophytoplancton et du nanozooplancton, ce qui renforcerait l'activité de la boucle microbienne. Les projections de Lazzari *et al.* (2014) vont également dans ce sens, mais leur modèle prévoit également une baisse de biomasse phytoplanctonique sur l'ensemble du bassin.



**Fig. 1.8** - Distribution régionale des classes de trajectoires climatiques (régimes de températures de surface), calculées sur une période de 50 ans et depuis un ensemble de modèles climatiques globaux, à une résolution de 1°. Les flèches indiquent la direction des trajectoires calculées depuis la vitesse et le déplacement des isothermes (issue de Burrows *et al.* 2014).

Malgré l'importance des écosystèmes méditerranéens pour la société, et la potentielle fragilité de ceux-ci face au changement climatique, beaucoup d'études sont encore nécessaires pour mieux comprendre et prédire efficacement les effets du réchauffement dans le bassin. L'impact du changement climatique sur la richesse et la composition des communautés de poissons a déjà fait l'objet de plusieurs études (Ben Rais Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012, 2014a, 2014b, Hattab *et al.* 2014), contrairement au zooplancton en dépit de sa position cruciale dans les réseaux trophiques. Il est donc essentiel de répondre aux question suivantes :

- Quel sera l'impact du changement climatique sur la répartition spatiale et la composition des assemblages de copépodes ?
- Va-t-on assister à une tropicalisation du mésozooplancton en Mer Méditerranée, c'est-à-dire à la favorisation des espèces thermophiles au détriment des espèces caractéristiques des conditions plus tempérées ?
- Le réchauffement va-t-il défavoriser, ou non, certaines fonctions écosystémiques assurées par le mésozooplancton (comme le broutage du phytoplancton, la consommation d'autres groupes zooplanctoniques, ou la re-minéralisation de la matière organique) ?

Nous essaierons de répondre à ces questions (ainsi qu'à celles exposées en section I.1) en nous focalisant sur les communautés méso-zooplanctoniques, constituées très majoritairement de copépodes. Diverses approches existent pour aborder ces questions, je vais maintenant présenter les concepts écologiques, et les méthodes qui en découlent, sur lesquelles nous nous sommes basés au cours de cette thèse.

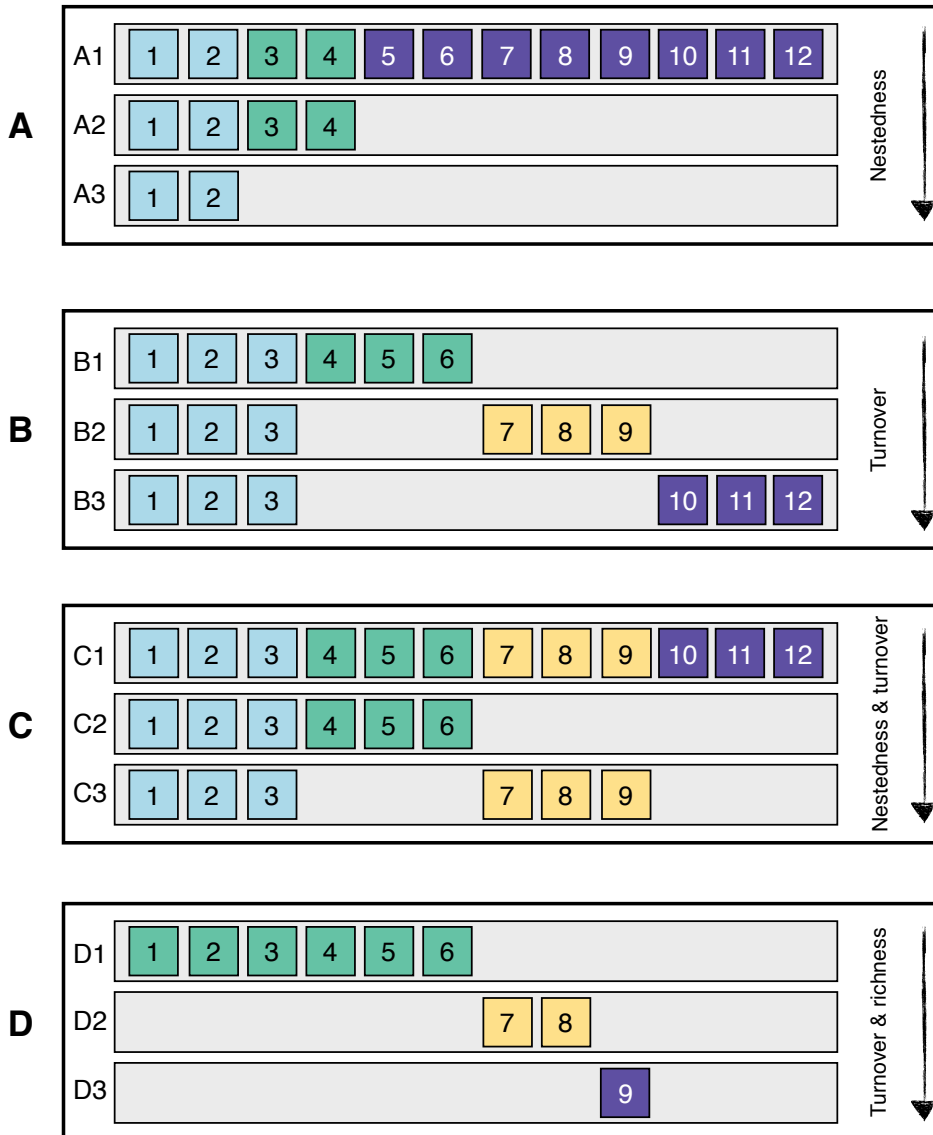
### I.3) Quels concepts et outils pour étudier la diversité fonctionnelle du plancton, sa biogéographie, et l'impact de la variabilité climatique sur celle-ci ?

#### *I.3.A - Les différentes facettes de la Biodiversité*

Historiquement, le domaine de l'écologie a évolué vers deux approches de plus en plus divergentes : l'approche communautaire et l'approche écosystémique (Loreau 2010). Une communauté est un ensemble d'espèces qui vivent dans un même habitat, c'est pourquoi la première approche s'est focalisée sur la diversité des espèces et sur les facteurs abiotiques, et biotiques, qui la régulent. Un écosystème est défini comme l'ensemble des éléments (abiotiques comme biotiques) qui interagissent au sein d'un habitat. La notion d'écosystème englobe donc celle de la communauté. Mais la seconde approche s'est davantage focalisée sur les processus qui assurent les flux de matière et/ou d'énergie entre les compartiments. Si l'approche communautaire est centrée sur la quantité d'espèces et leurs distributions, l'approche écosystémique se concentre sur l'ensemble du système, quelle que soit l'identité taxinomique des groupes qui le composent. Néanmoins, ces deux approches sont profondément liées : la quantité d'espèces (richesse spécifique), leurs traits fonctionnels (diversité fonctionnelle), ou même la diversité des liens de parenté évolutive (la diversité phylogénétique), influencent la productivité des écosystèmes (Rosenfeld 2002, Cadotte *et al.* 2008, Mouillot *et al.* 2014, Perkins *et al.* 2015). Il est donc crucial de les combiner afin de mieux étudier l'impact du changement climatique sur les propriétés des écosystèmes (Cardinale *et al.* 2012).

Dans cette optique, la diversité fonctionnelle a émergé comme une mesure de la Biodiversité permettant de quantifier la valeur d'un trait fonctionnel vis-à-vis de la performance et le fonctionnement de l'écosystème (Rosenfeld 2002, Mouillot *et al.* 2013, Violle *et al.* 2014). De multiples méthodes et indices ont été développés pour estimer la diversité fonctionnelle des communautés (Faith 1992, Villéger *et al.* 2008, Maire *et al.* 2015), et étudier sa relation avec les processus écosystémiques. La première étape est de décrire les traits fonctionnels des espèces constituant la communauté (Violle *et al.* 2007, Litchman *et al.* 2013). Puis, la diversité fonctionnelle est estimée en fonction du nombre de combinaisons de valeurs de traits existantes, en positionnant les espèces dans un « *espace fonctionnel* » (Maire *et al.* 2015). Ceci peut se faire sur la base d'un dendrogramme dont les distances entre les espèces reflètent leurs dissimilarité fonctionnelle (Faith

## 1-12: espèces



**Fig. 1.9** - Représentation schématique des principaux patrons de  $\beta$  diversité pouvant expliquer la dissimilarité des assemblages : A) Imbrication (« nestedness ») ; B) Remplacement (« turnover ») ; C) Imbrication avec remplacement ; et D) Remplacement avec changement de richesse spécifique. Chacun des quatre patrons est subdivisé en trois compartiments pour illustrer la variation de la composition de l'assemblage au fil du temps (par exemple sur trois périodes), ou entre trois assemblages différents appartenant à la même période temporelle. Chaque chiffre représente une espèce théorique (re-travaillée depuis la Fig. 1 de Baselga 2010).

1992, Mouchet *et al.* 2008), ou en utilisant des analyses statistiques multivariées qui synthétisent la variété des combinaisons traits dans un espace réduit (Villéger *et al.* 2008). Ces deux approches ne sont pas mutuellement exclusives, puisqu'il est possible de construire un dendrogramme à partir des distances entre les espèces au sein d'un espace multivarié (Legendre et Legendre 2012).

C'est pourquoi nous nous attacherons à décrire les traits fonctionnels des espèces de copépodes de Mer Méditerranée, et à les utiliser pour définir des groupes fonctionnels (approche développée en parallèle par Pomerleau *et al.* (2015) pour le Pacifique Nord) et estimer les variations de diversité fonctionnelle en Mer Méditerranée (approche développée pour les poissons côtiers par Albouy *et al.* 2014b).

Si la Biodiversité peut se décliner en différentes facettes (taxinomique, fonctionnelle, phylogénétique), sa variation dans le temps et l'espace peut aussi être mesurée de différentes façons (Magurran 2004, Whittaker 1972) : la diversité  $\alpha$  correspond au nombre total d'espèces trouvées dans le milieu étudié (richesse spécifique) ; la diversité  $\gamma$  correspond à la somme de la diversité  $\alpha$  après avoir échantillonné plusieurs fois le même milieu (on la considère parfois comme un indice de diversité régionale) ; et la diversité  $\beta$  mesure la variation de l'identité des espèces entre les milieux

étudiés (Whittaker 1960). La diversité  $\beta$  représente donc une mesure liant directement les diversités  $\alpha$  et  $\gamma$ . La dernière décennie a vu émerger de plus en plus d'études utilisant la diversité  $\beta$  (Anderson *et al.* 2011) pour décrire la similarité entre les communautés, et de multiples indices la quantifiant ont été introduits (voir Anderson *et al.* 2011 pour une synthèse exhaustive).

Les variations de diversité  $\beta$  reflètent deux phénomènes distincts (Fig. 1.9 ; Baselga 2010) : l'imbrication (« *nestedness* ») et le remplacement (« *turnover* »). L'imbrication (Fig. 1.9A) se produit quand la composition d'un assemblage est un sous-ensemble d'un autre assemblage, suite à une perte de diversité non aléatoire liée à un facteur abiotique ou biotique. Le remplacement (Fig. 1.9B) se produit quand une espèce se substitue à une autre au sein de l'assemblage (évolution dans le temps), ou entre deux assemblages (évolution dans l'espace). Ces deux phénomènes ne sont pas mutuellement exclusifs (Fig. 1.9C,D).

Il est très important de distinguer l'imbrication du remplacement dans l'analyse spatio-temporelle des compositions des communautés (Albouy *et al.* 2012), surtout si l'on considère la facette fonctionnelle de la Biodiversité (Baselga 2010). En effet, les deux processus peuvent conduire à une même valeur de dissimilarité entre la composition future d'un assemblage et sa composition contemporaine. Mais si les espèces perdues (imbrication) présentent des combinaisons de valeurs de traits fonctionnels originales, cela implique une perte potentielle délétère pour le fonctionnement de l'écosystème. Inversement, si le remplacement est le processus contrôlant la dissimilarité observée, il est possible qu'une espèce « *perdue* » dans l'assemblage soit remplacée par une autre qui est redondante fonctionnellement, auquel cas la dissimilarité n'est pas délétère pour le fonctionnement de l'écosystème.

Ainsi nous utiliserons, au cours de cette thèse, les diversités  $\alpha$  et  $\beta$  pour explorer les effets du changement climatique sur la richesse et la composition des assemblages de copépodes planctoniques en Mer Méditerranée, tout en prenant en compte la distinction entre imbrication et remplacement dans les mesures de dissimilarité taxinomique et fonctionnelle (Baselga et Orme 2012, Albouy *et al.* 2012, 2014b). Mais comment peut-on décrire la composition des assemblages spécifiques et son évolution dans un contexte de changement climatique à l'échelle d'un bassin comme la Méditerranée ?

### I.3.B - La niche de Hutchinson et les modèles de niche

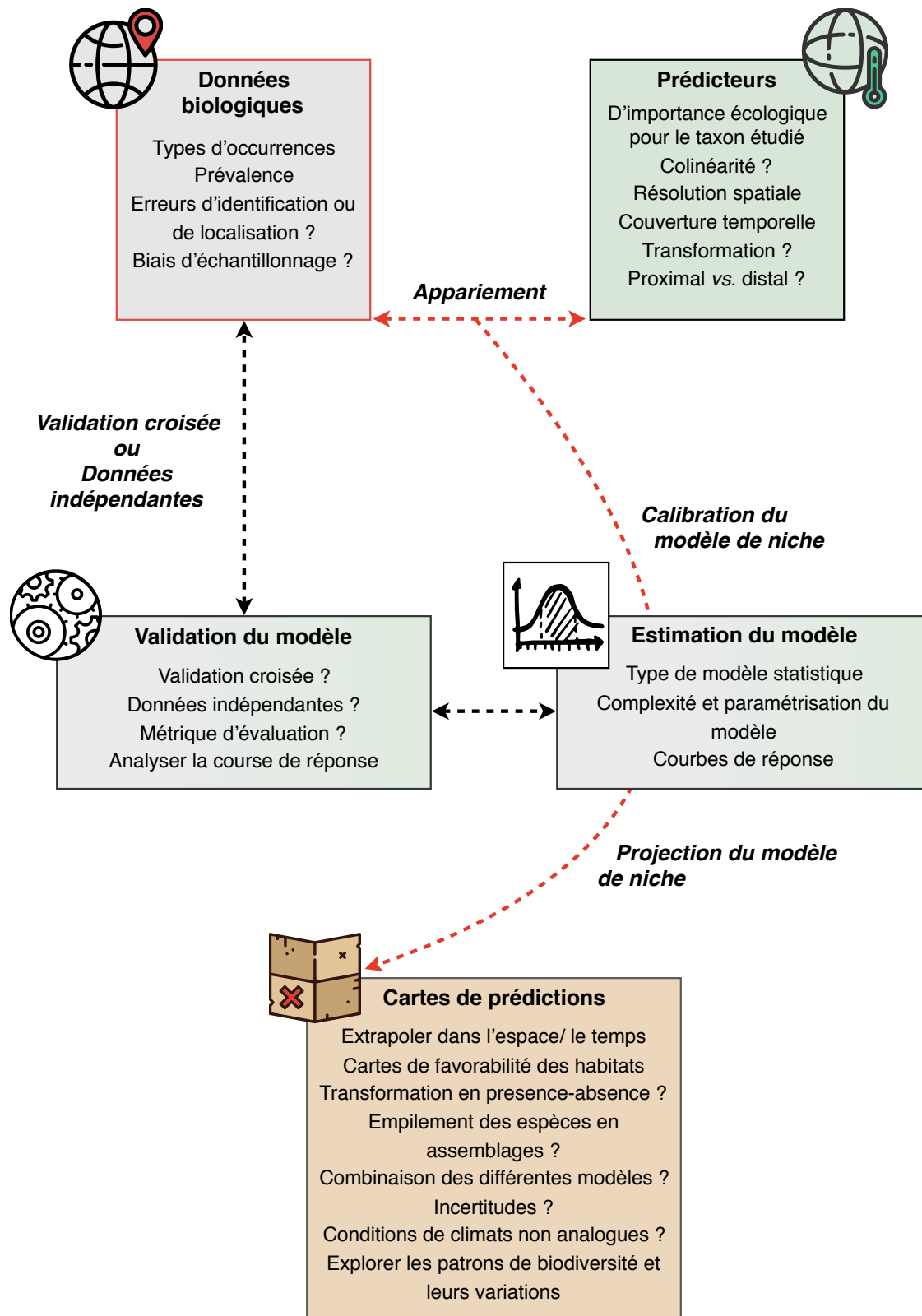
Le concept de la niche écologique est central à l'écologie (McInerney et Etienne 2012). La première utilisation du terme « *niche* » remonte au début du XX<sup>ème</sup> siècle avec Grinnell (1917), qui l'a alors définie comme l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques qui contrôlent l'existence d'une espèce dans un habitat. Plus tard, Elton (1927) a re-formulé le concept de niche comme étant la position d'une espèce dans un réseau trophique. Pour les deux auteurs, la niche n'est pas une caractéristique de l'espèce, mais une position (vacante ou non) dans l'habitat ou l'écosystème.

La formulation la plus communément appliquée de nos jours est celle d'Hutchinson (1957) qui a défini la niche comme étant un « *hypervolume à n dimensions* » (ces dimensions étant des ressources ou des variables environnementales) au sein duquel une espèce peut se développer et perpétuer sa population. Selon cette formulation, chaque espèce présente sa propre niche écologique, qui peut aussi être vue comme une enveloppe environnementale. Hutchinson (1957) a aussi introduit une dichotomie entre la « *niche fondamentale* » (l'intégralité de l'enveloppe environnementale) et la « *niche réalisée* », qui correspond à l'espace de la niche fondamentale qui est réellement occupé par l'espèce suite à ses interactions avec les autres espèces et/ou sa dispersion dans le milieu (Pulliam 2000).

En ligne avec la définition d'Hutchinson, les scientifiques ont essayé de reproduire les distributions des espèces à partir de modèles statistiques reliant les occurrences observées dans l'espace aux variables climatiques contrôlant la distribution de ces occurrences. Naturellement, ces modèles ont été appelés « *modèles de niche* » (Guisan et Zimmermann 2000, Elith et Leathwick 2009). Ces modèles ont reçu différentes terminologies en anglais : « *species distribution models* », « *habitat suitability models* », ou « *environmental niche models* » (ENMs), mais ils désignent tous la même catégorie de méthodes statistiques. Dans le reste de cette thèse, nous les désignerons sous le terme d'ENMs.

L'implémentation des ENMs présente plusieurs étapes résumées en Fig. 1.10. Brièvement, les ENMs regroupent de nombreux types de modèles statistiques (Encart 1) qui associent les présences des espèces, ou leurs absences (si disponibles), voire des pseudo-absences (psA ; des « *absences artificielles* » qui renseignent le contexte environnemental du domaine d'étude, Barbet-Massin *et al.* 2012) à des variables climatiques pour estimer des courbes de réponse. Ces courbes décrivent le degré de qualité de l'habitat (« *habitat suitability* ») pour le développement de l'espèce, et leur forme dépend du type de modèle choisi (Merow *et al.* 2014), qui est lui même fonction du type d'occurrences disponibles : présences seules, présences/absences (P/A) ou présences/pseudo-absences (P/psA). La validation des ENMs se fait le plus souvent par validation croisée (« *cross validation* ») : une partie des occurrences sont utilisées pour construire le modèle (généralement 70-80% des données, Franklin 2009), tandis que le reste sera utilisé pour valider le modèle construit. Puis, la courbe de réponse est projetée dans les conditions climatiques utilisées pour construire l'ENM et obtenir une estimation de la qualité de l'habitat dans la zone d'étude. Cette même courbe de réponse peut ensuite être projetée dans de nouvelles conditions environnementales pour tester l'effet de la variabilité climatique sur la qualité de l'habitat, et donc potentiellement sur la distribution de l'espèce.

En projetant les ENMs dans les conditions climatiques futures, obtenues grâce à des modèles de circulation atmosphérique et océanique (Beaumont *et al.* 2008), il est possible d'examiner les impacts du changement climatique sur la distribution des espèces. Cette stratégie est désormais communément utilisée pour explorer l'impact du changement climatique sur la Biodiversité en général (Franklin 2009, Thuiller *et al.* 2011, Brotons 2014). Dans le cadre de cette thèse, nous développerons des ENMs pour : (i) caractériser les préférences environnementales de plusieurs espèces de copépodes planctoniques ; et (ii) explorer les effets du changement climatique sur la richesse et la composition des assemblages de Mer Méditerranée, ainsi que sur la diversité fonctionnelle associée.



**Fig. 1.10** - Les différentes étapes de développement et d'utilisation des modèles de niches (ENMs), ainsi que les principaux facteurs et questions associés à chacun de ces étapes.



### ***Encart 1 : Les différents types de modèles de niche (ENMs)***

La modélisation de niche extrapole la distribution d'une espèce dans le temps et l'espace à partir d'un modèle statistique associant les occurrences de cette espèce à des variables environnementales qui déterminent la qualité de l'habitat abiotique. Selon le type d'occurrence disponible/choisi (présence, absence et pseudo-absence), plusieurs types d'ENMs peuvent être utilisés. Voici un aperçu des modèles les plus utilisés (définitions issues de Franklin 2009).

#### **ENMs en présences seules**

- ▶ **BIOCLIM** ou **Surface Range Envelope (SRE)** : l'un des premiers, et aussi l'un des plus simples des ENMs, définit une *enveloppe rectangulaire dans l'espace environnemental* qui va catégoriser l'habitat de manière binaire : favorable (espèce prédite comme présente) ou défavorable (espèce prédite comme absente). Les bornes du rectangle sont fixées par les valeurs minimales et maximales (ou alors les quantiles choisis) des prédicteurs environnementaux.
- ▶ **DOMAIN**, **Mahalanobis**, ou **NPPEN** (Beaugrand *et al.* 2011), utilisent des *distances multivariées* (Euclidienne ou Gower par exemple) pour mesurer la dissimilarité entre deux occurrences dans l'espace environnemental.
- ▶ **L'ENFA** est une méthode *d'ordination* qui mesure la dissimilarité entre l'espace environnemental défini par les observations et l'ensemble de l'espace environnemental du domaine d'étude.

#### **ENMs en présences + environnement d'arrière-plan (« background »)**

- ▶ **MAXENT** est l'ENM le plus employé actuellement ; il utilise les présences et l'environnement du domaine d'étude pour estimer la distribution de l'habitat favorable selon le principe d'*entropie maximale*, qui stipule que la meilleure approximation d'une distribution inconnue est la plus étendue (sous la contrainte que les valeurs attendues sous cette même distribution sont déterminées par les valeurs associées aux présences). MAXENT comporte de nombreux paramètres et une composante d'apprentissage automatique (« *machine learning* ») qui le rendent très adaptable.

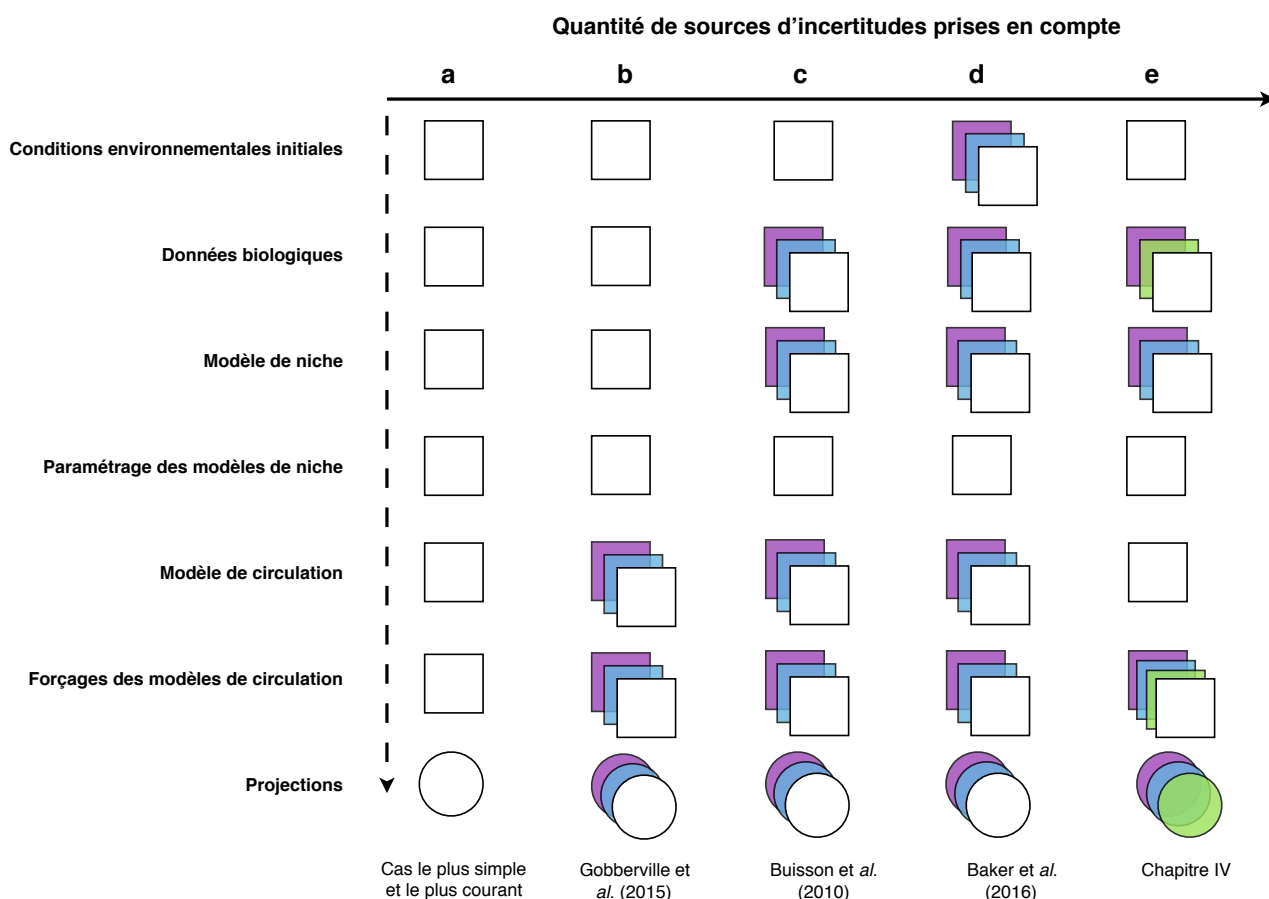
#### **ENMs en présences/absences (P/A), ou présences/pseudo-absences (P/psA)**

- ▶ Les *régressions multiples* simulent des relations complexes entre une variable réponse (les occurrences) et des variables prédictives (l'environnement) en visant la relation la plus parcimonieuse. Les *modèles linéaires généralisés (GLM)* décrivent des relations paramétriques, tandis que les *modèles additifs généralisés (GAM)* décrivent des relations non paramétriques avec des fonctions de lissage (« *smoothing splines* »). Puis, les *régressions multivariées par splines adaptatifs (MARS)* décrivent des fonctions morcelées de différents polynômes (le principe des *splines*) en incorporant une partition binaire des données, et modélisent ainsi des relations linéaires comme non-linéaires.
- ▶ Les **arbres de régression** partitionnent itérativement les prédicteurs environnementaux au sein de groupes les plus homogènes possibles, tout en essayant de minimiser les erreurs de prédictions. Les ENMs correspondant sont : les *arbres de classification (CTA)*, les *arbres de régression boostés (BRT)* qui réalisent de l'apprentissage automatique, tout comme les *Random Forest (RF)*.
- ▶ Les *réseaux de neurones artificiels (ANN)* utilisent de l'apprentissage automatique pour dériver des variables composites (« *features* ») par des combinaisons linéaires entre les prédicteurs environnementaux donnés, puis ils modélisent la qualité de l'habitat par des fonctions non-linéaires des ces variables composites.
- ▶ Les *analyses discriminantes linéaires (LDA)* combinent les prédicteurs environnementaux de manière linéaire pour créer des axes discriminants sur lesquelles les observations seront classifiées dans des groupes prédéfinis. Plusieurs LDA sont désormais mélangées pour créer des modèles plus flexibles (« *flexible discriminant analysis* », **FDA**).

### I.3.C - *A propos des incertitudes...*

Les cartes obtenues grâce aux ENMs résultent du choix de différents paramètres (Fig. 1.10) comme la quantité d'occurrences utilisées, les prédicteurs environnementaux sélectionnés, le type de modèle statistique choisi, le modèle de circulation adopté pour simuler le changement climatique, etc. Chacun de ces paramètres aura un impact d'importance relative sur les projections finales, et ces différents choix de paramètres génèrent une variabilité, que l'on appelle aussi incertitude (Heikkinen *et al.* 2006, Diniz-Filho *et al.* 2009, Garcia *et al.* 2012). De plus, il est rare de pouvoir établir, a priori, quelle stratégie et méthodes statistiques sont les plus appropriées pour modéliser les niches environnementales (Araújo et New 2007, Beaumont *et al.* 2008). Par conséquent, il est nécessaire de quantifier la contribution relative des sources d'incertitudes (Diniz-Filho *et al.* 2009) et/ou d'indiquer où ces sources ont le plus d'impact sur la cartographie finale (Rocchini *et al.* 2011). Mais ceci n'est souvent pas le cas et de nombreuses études se concentrent sur un seul type d'ENM, ou sur un seul scénario d'émission de gaz à effet de serre, pour prédire l'effet du changement climatique sur la distribution des espèces (Fig. 1.11a ; Araújo et New 2007, Beaumont *et al.* 2008, Rocchini *et al.* 2011). La Fig. 1.11 illustre les principales sources d'incertitudes qui ont été prises en compte dans la littérature. Généralement, ces études se sont focalisées sur le choix du type d'ENM, le scénario d'émission ou le modèle de circulation (Fig. 1.11b,c,d ; Diniz-Filho *et al.* 2009, Buisson *et al.* 2010, Garcia *et al.* 2012, Goberville *et al.* 2015). Ces différentes études ont montré que la source d'incertitude majeure est le choix de l'ENM.

C'est pourquoi on se proposera dans le cadre de cette thèse de quantifier la contribution relative des sources d'incertitudes suivantes : le choix de l'ENM, le scénario d'émission les forçages du modèle de circulation couplé océan-atmosphère utilisés par Adloff *et al.* (2015), et la quantité de psA générées pour l'utilisation d'ENMs en P/psA (Fig. 1.11e).



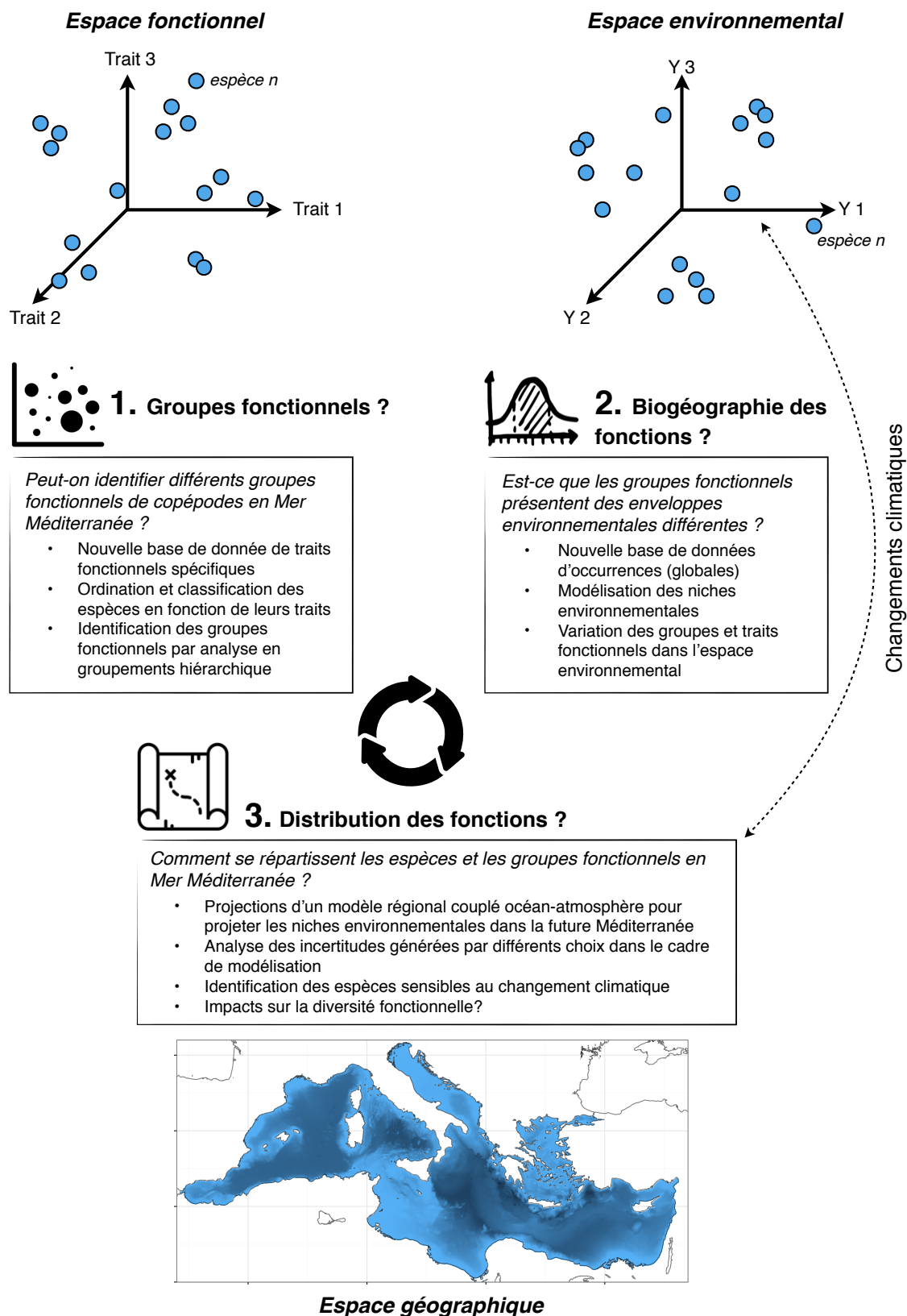
**Fig. 1.11** - Les principales sources d'incertitudes (carrés) associées aux projections (cercles) des ENMs, et le nombre d'entre elles qui ont été étudiées dans quelques études de la littérature (re-travaillée depuis la Fig. 1 de Araújo et New 2007). La superposition de sources colorées représente les sources dont les contributions relatives à la variabilité ont été étudiées simultanément par ces études. La couleur verte représente le fait que le Chapitre IV de cette thèse se propose d'étudier deux sources qui n'ont jamais été analysées simultanément : la quantité de psA (« données biologiques ») et les forçages aux frontières ouvertes du modèle de circulation océanique. Goberville et al. (2015) ont examiné les incertitudes liées au choix du modèle de circulation et au choix du scénario d'émission. Buisson et al. (2010) ont, en plus, pris en compte le choix de l'ENM et le jeu d'occurrences utilisé. Encore plus récemment, Baker et al. (2016) ont rajouté les incertitudes liées au choix de la source de données climatiques utilisées pour construire leurs ENMs (« conditions environnementales initiales »).

#### I.4) Problématiques abordées par la thèse

Ce travail de thèse se focalise sur la diversité fonctionnelle des copépodes dominant la composition et la biomasse des communautés de Mer Méditerranée. Il se décline autour de 3 grandes questions, qui font l'objet des trois prochains chapitres (Fig. 1.12) :

- 1. Peut-on identifier différents groupes fonctionnels de copépodes en Mer Méditerranée ?**
- 2. Ces groupes fonctionnels présentent-ils des enveloppes environnementales distinctes ?**
- 3. Comment le changement climatique va-t-il affecter la richesse et la composition des assemblages de copépodes de la Mer Méditerranée ?**

Le Chapitre V est une Discussion générale qui aura quatre objectifs principaux : (i) synthétiser les résultats obtenus lors des Chapitres II, III et IV ; (ii) approfondir ces résultats pour fournir une vision plus exhaustive sur le rôle des groupes fonctionnels mésozooplanktoniques dans les écosystèmes, ainsi que les effets du changement climatique sur la distribution de ces derniers, et sur la diversité fonctionnelle, en Méditerranée ; (iii) discuter de certains choix qui ont été faits au cours du travail de thèse, et qui m'ont amené à des (iv) perspectives de recherche futures.



**Fig. 1.12** - Schéma conceptuel illustrant les trois grandes problématiques étudiées par les différents chapitres de cette thèse. Les principales méthodes et/ou analyses développées pour répondre à ces questions sont également citées.

## Introduction du Chapitre II

Dans le second chapitre de cette thèse, nous chercherons à identifier des **groupes fonctionnels de copépodes planctoniques marins**, à partir des valeurs de traits fonctionnels de différentes espèces.

Les traits fonctionnels sont des **caractéristiques phénotypiques qui ont un impact sur la valeur adaptative** (« *fitness* ») des organismes et qui sont **pertinents pour le fonctionnement des écosystèmes**. Par conséquent, les groupes fonctionnels regroupent des espèces qui jouent un rôle similaire dans les différents écosystèmes, et/ou réagissent de manière analogue aux changements environnementaux.

Pour définir de tels groupes, nous implémenterons une nouvelle base de données de traits fonctionnels pour 191 espèces de copépodes qui dominent la biomasse et la composition des communautés zooplanctoniques en surface de la Mer Méditerranée. Nous utiliserons des analyses multivariées et de groupement afin de rassembler, au sein de **groupes fonctionnels**, les espèces partageant des combinaisons de valeurs de traits semblables. Puis nous discuterons du rôle de ces groupes fonctionnels au sein des écosystèmes pélagiques de la Mer Méditerranée.

# II

## Identifying copepod functional groups from species functional traits

---

Fabio Benedetti, Stéphane Gasparini, Sakina-Dorothee Ayata

Modified version of the article first published in *Journal of Plankton Research* in November 2015 as a Short Communication.

« One approach to dividing organisms into useful groups is to forget the taxonomic hierarchies and to split them when necessary into vernacular groupings on the basis of the level of organization (ultrastructure) and the mode of nutrition. [...] To put these components into useful compartments, new groupings or subdivisions should be made only where necessary and the terms should be clearly defined. » Sieburth *et al.* (1978).

Functional traits are phenotypic characteristics of organisms that impact their fitness and are relevant to ecosystem function (Violle *et al.* 2007). For zooplankton, traits can be classified according to ecological functions — feeding, growth/reproduction, survival — and types — morphological, physiological, behavioural, life history (Litchman *et al.* 2013). As organisms have to allocate energy among ecological functions, traits relate to one another through trade-offs (Kjørboe *et al.*, 2015). Litchman *et al.* (2013) recently advocated the implementation of a comprehensive matrix of key functional traits for zooplankton taxa. However, these functional traits have mainly been documented from laboratory experiments, thereby only encompassing a small number of species (Barnett *et al.* 2007, Saiz and Calbet 2007, Barton *et al.* 2013, Kjørboe *et al.* 2015). For application in marine ecology, traits are needed at the species level and for the largest possible number of species, which requires the gathering of a huge amount of specific information. Such a challenge should be tackled step by step, focusing on some taxa and/or ocean basins at first. Functional traits could be used to gather species with similar traits into functional groups (i.e. sets of species with similar effects on ecosystem functions and/or similar response to environmental conditions; Gitay and Noble 1997) or to describe functional diversity of zooplankton communities (Barnett *et al.* 2007, Vogt *et al.* 2013, Pomerleau *et al.* 2015). Identifying and describing zooplankton functional groups should then increase our understanding of zooplankton ecological roles in marine ecosystems.

In this study, we developed a trait database for the most commonly sampled and abundant Mediterranean copepod species. Copepods are very abundant in marine pelagic ecosystems (e.g. Siokou-Frangou *et al.* 2010) where they constitute the main trophic link between primary producers and higher trophic levels, such as small pelagic fishes (Costalago *et al.* 2015). Copepods are also relatively well documented in terms of distribution and biology (Razouls *et al.* 2005–2015). From this trait database, the aim of this study was to estimate how many functional groups could be identified among Mediterranean copepods, to characterize them and to discuss their ecological significance.

We considered 191 copepod species (Table 2.1) that are the most representative of the Mediterranean copepod communities, in terms of both abundance and presence (Siokou-Frangou *et*

*al.* 2010, Mazzocchi *et al.* 2014). More details on how this list of species has been gathered are available in Supplementary data, Material S1. We used the following traits covering various types and eco- logical functions (Litchman *et al.* 2013), known to be eco- logically meaningful (Kjørboe and Sabatini 1994, Kjørboe 2011a, Kjørboe *et al.* 2015) and commonly used for zooplankton (Barnett *et al.* 2007, Barton *et al.* 2013, Pomerleau *et al.* 2015):

- two morphological traits which relate to many eco- logical traits: minimum and maximum adult body (cephalothorax) length (mm)
- one physiological trait defining the species' trophic group (Carnivore, Omnivore – Carnivore, Omnivore, Omnivore – Herbivore, Omnivore – Detritivore)
- one behavioural trait depicting feeding strategy, classified into three classes (Kjørboe, 2011): active ambush feeding, cruise feeding and filter feeding, mixed feeding (for species that can switch between the three strategies)
- one life history trait related to reproduction, defining the egg-spawning strategy (broadcast-spawner, sac-spawner)
- one behavioural trait related to diel vertical migration (DVM) behaviour, classified into four classes accord- ing to the intensity of the observed migration: Non-migrant, Weak migrant (DVM occurs within tens of metres), Strong migrant (over several hundreds of metres), Reverse migrant (for species that migrate deeper at night).

All body sizes were obtained from Razouls *et al.* (Razouls *et al.* 2005–2015), whereas the other traits were obtained from an extensive literature review (see Supplementary data, Material S4 and Table SII for the full list of references). Additionally, to discuss the potential role of each functional group in the pelagic ecosystem, the species' preferential depth layer was established (epi-/meso-/ bathypelagic). We were able to determine at least 5 of the 7 functional traits for 171 species. The trait database for the 191 copepod species is available as Supplementary Table SII and can also be downloaded from PANGAEA (<http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.854331>).

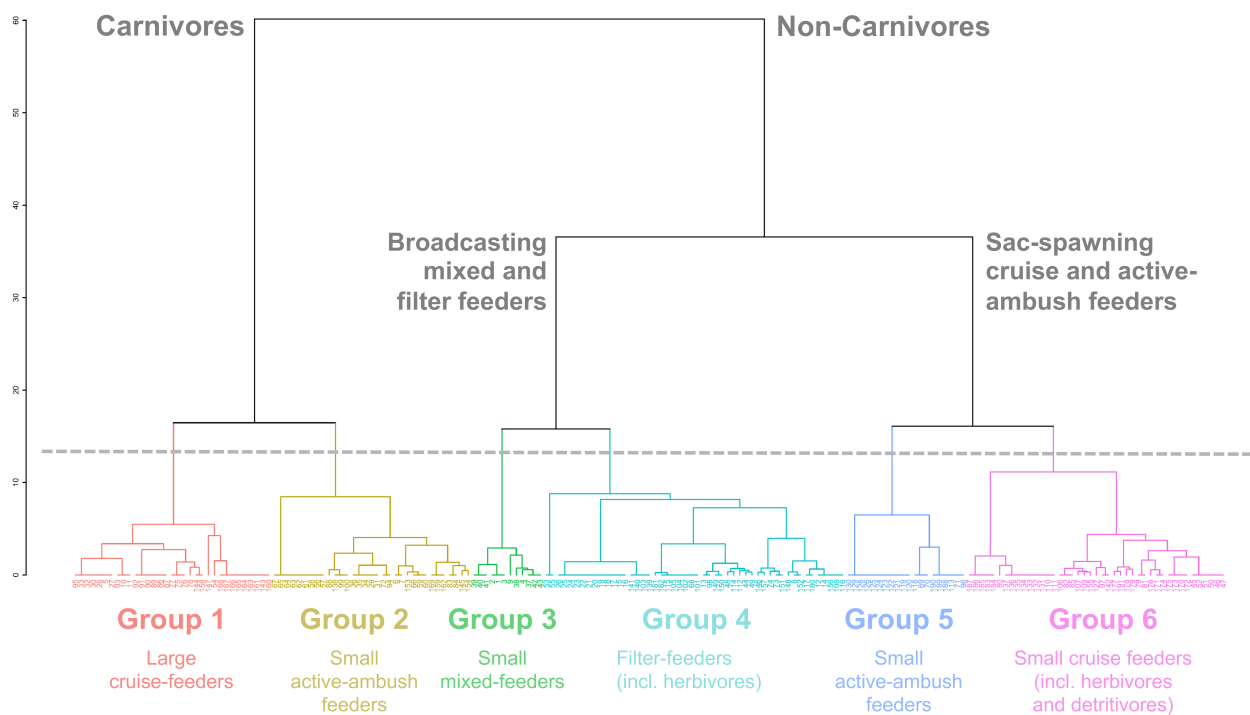
In order to identify functional groups, we performed a multiple correspondence analysis (MCA) on the trait matrix. MCA is an ordination method in reduced space for the multivariate analysis of categorical variables (Husson *et al.* 2010). The computation of the MCA functional space was performed on four traits: class of maximum body length (Size\_1: 0.50-1.80 mm, Size\_2: 1.89-2.85 mm, Size\_3: 3.00-5.70 mm, Size\_4: 6.10-11.0 mm), binary trophic group (Carnivore, Omnivore, Herbivore, Detritivore), feeding type and spawning strategy. Indeed, the minimum body length was highly correlated to the maximum body length ( $R^2 = 0.866$ ,  $n = 191$ ) and DVM behavior was not taken into account since it tends to be very plastic for most species, meaning that it is known to vary greatly according to the environmental fluctuations and species' ontogeny (see Pomerleau *et al.*, 2015). A preliminary MCA incorporating these traits showed they had no impact in the definition of functional groups. Species for which the four traits were not fully defined were used as supplementary objects, meaning that they are associated with a group a posteriori, from their informed traits (see Annexe A1 of the present PhD thesis for more details about the MCA). The Euclidean distance among the 191 species in the functional space was computed using their coordinates along the four significant axes of the MCA (70.77% of the variance). Hierarchical agglomerative clustering was performed on this distance matrix using a synoptic aggregation method (Ward's; Husson *et al.* 2010). Depending on the cutting level, two, three or six clusters could be identified (Fig. 2.1). The first level distinguished species according to the trophic group



(carnivore vs. non-carnivore). Among non-carnivore species, the second level separated broadcasters from sac- spawners. Then, each of these groups was divided into two subgroups with different size and/or feeding type. Since higher cut levels could not be clearly related to functional traits, six functional groups were retained (Tables I and II). We will now detail each functional group and discuss their ecological role in the Mediterranean pelagic food web.

| Functional group                      |                                     |                                      |                                       |                                |                                          |
|---------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------|
| 1                                     | 2                                   | 3                                    | 4                                     | 5                              | 6                                        |
| Number Species                        | Number Species                      | Number Species                       | Number Species                        | Number Species                 | Number Species                           |
| 5 <i>Aetideopsis armata</i>           | 6 <i>Aetideus armatus</i>           | 1 <i>Acartia clausi</i>              | 8 <i>Anomalocera patersoni</i>        | 69 <i>Diaxis pygmaea</i>       | 45 <i>Clausocalanus arcuicornis</i>      |
| 10 <i>Augaptilus longicaudatus</i>    | 7 <i>Aetideus giesbrechti</i>       | 2 <i>Acartia danae</i>               | 12 <i>Calanoides carinatus</i>        | 70 <i>Disco minutus</i>        | 46 <i>Clausocalanus furcatus</i>         |
| 11 <i>Augaptilus spinifrons</i>       | 29 <i>Candacia bispinosa</i>        | 3 <i>Acartia discaudata</i>          | 13 <i>Calanopia elliptica</i>         | 71 <i>Distiocolus minor</i>    | 47 <i>Clausocalanus jobei</i>            |
| 27 <i>Candacia armata</i>             | 31 <i>Candacia giesbrechti</i>      | 4 <i>Acartia negligens</i>           | 14 <i>Calanus helgolandicus</i>       | 96 <i>Homeognathia brevis</i>  | 50 <i>Clausocalanus parapergens</i>      |
| 28 <i>Candacia bipinnata</i>          | 34 <i>Candacia simplex</i>          | 9 <i>Archescoclethrix auropecten</i> | 15 <i>Calocalanus adriaticus</i>      | 113 <i>Homothula subtilis</i>  | 51 <i>Clausocalanus paululus</i>         |
| 30 <i>Candacia ethiopica</i>          | 35 <i>Candacia tenuimana</i>        | 37 <i>Centropages chierchiae</i>     | 16 <i>Calocalanus contractus</i>      | 118 <i>Neomormonilla minor</i> | 52 <i>Clausocalanus pargens</i>          |
| 32 <i>Candacia longimana</i>          | 36 <i>Candacia varicans</i>         | 38 <i>Centropages furcatus</i>       | 17 <i>Calocalanus elegans</i>         | 119 <i>Oithona atlantica</i>   | 79 <i>Euchirella messinensis</i>         |
| 33 <i>Candacia norvegica</i>          | 56 <i>Corycaeus anglicus</i>        | 39 <i>Centropages hamatus</i>        | 18 <i>Calocalanus elongatus</i>       | 120 <i>Oithona brevicornis</i> | 80 <i>Euchirella rostrata</i>            |
| 54 <i>Copilia quadrata</i>            | 57 <i>Corycaeus brehmi</i>          | 40 <i>Centropages kroyeri</i>        | 19 <i>Calocalanus longisetosus</i>    | 121 <i>Oithona decipiens</i>   | 81 <i>Euchirella truncata</i>            |
| 75 <i>Euchaeta acuta</i>              | 58 <i>Corycaeus clausi</i>          | 41 <i>Centropages ponticus</i>       | 20 <i>Calocalanus neptunus</i>        | 122 <i>Oithona linearis</i>    | 82 <i>Euterpina acutifrons</i>           |
| 76 <i>Euchaeta marina</i>             | 59 <i>Corycaeus flaccus</i>         | 42 <i>Centropages typicus</i>        | 21 <i>Calocalanus pavo</i>            | 123 <i>Oithona longispina</i>  | 85 <i>Goniopsyllus rostratus</i>         |
| 77 <i>Euchaeta media</i>              | 60 <i>Corycaeus furcifer</i>        | 43 <i>Centropages violaceus</i>      | 22 <i>Calocalanus pavoninus</i>       | 124 <i>Oithona nana</i>        | 97 <i>Isias clavipes</i>                 |
| 78 <i>Euchaeta spinosa</i>            | 61 <i>Corycaeus giesbrechti</i>     |                                      | 23 <i>Calocalanus plumatus</i>        | 125 <i>Oithona parvula</i>     | 106 <i>Macrosetella gracilis</i>         |
| 86 <i>Haloptilus acutifrons</i>       | 62 <i>Corycaeus latus</i>           |                                      | 24 <i>Calocalanus plumulosus</i>      | 126 <i>Oithona plumifera</i>   | 107 <i>Mecynocera clausi</i>             |
| 87 <i>Haloptilus angusticeps</i>      | 63 <i>Corycaeus limbatulus</i>      |                                      | 25 <i>Calocalanus styliremis</i>      | 128 <i>Oithona similis</i>     | 109 <i>Microcalanus pygmaeus</i>         |
| 89 <i>Haloptilus mucronatus</i>       | 64 <i>Corycaeus minimus</i>         |                                      | 26 <i>Calocalanus tenuis</i>          | 129 <i>Oithona tenuis</i>      | 110 <i>Microsetella norvegica</i>        |
| 90 <i>Haloptilus ornatus</i>          | 65 <i>Corycaeus ovalis</i>          |                                      | 44 <i>Chiridius poppei</i>            | 130 <i>Oithona vivida</i>      | 111 <i>Micropsetella rosea</i>           |
| 91 <i>Haloptilus oxycephalus</i>      | 66 <i>Corycaeus speciosus</i>       |                                      | 48 <i>Clausocalanus lividus</i>       | 188 <i>Vetoria granulosa</i>   | 127 <i>Oithona setigera</i>              |
| 92 <i>Haloptilus tenuis</i>           | 67 <i>Corycaeus typicus</i>         |                                      | 49 <i>Clausocalanus mastigophorus</i> | 189 <i>Vetoria longifurca</i>  | 131 <i>Oncaea curta</i>                  |
| 93 <i>Heterorhabdus abyssalis</i>     | 72 <i>Enaugarptilus hecticus</i>    |                                      | 53 <i>Copilia mediterranea</i>        | 190 <i>Vetoria parva</i>       | 132 <i>Oncaea media</i>                  |
| 95 <i>Heterorhabdus spinifrons</i>    | 83 <i>Farranula carinata</i>        |                                      | 55 <i>Copilia vitrea</i>              |                                | 133 <i>Oncaea mediterranea</i>           |
| 143 <i>Paraechaeta hebes</i>          | 84 <i>Farranula rostrata</i>        |                                      | 68 <i>Ctenocalanus vanus</i>          |                                | 134 <i>Oncaea ornata</i>                 |
| 144 <i>Paraechaeta norvegica</i>      | 88 <i>Haloptilus longicornis</i>    |                                      | 73 <i>Eucalanus elongatus</i>         |                                | 135 <i>Oncaea scotticarloi</i>           |
| 147 <i>Phaenna spinifera</i>          | 94 <i>Heterorhabdus papilliger</i>  |                                      | 74 <i>Eucalanus hyalinus</i>          |                                | 136 <i>Oncaea venusta</i>                |
| 158 <i>Sapphirina angusta</i>         | 99 <i>Lubbockia aculeata</i>        |                                      | 98 <i>Labidocera wollastoni</i>       |                                | 137 <i>Oncaea waldemari</i>              |
| 160 <i>Sapphirina gemma</i>           | 100 <i>Lubbockia squillimana</i>    |                                      | 101 <i>Lucicutia clausi</i>           |                                | 142 <i>Paracartia latisetosa</i>         |
| 161 <i>Sapphirina intestinata</i>     | 138 <i>Pachos punctatum</i>         |                                      | 102 <i>Lucicutia flavicornis</i>      |                                | 155 <i>Pseudocalanus elongatus</i>       |
| 163 <i>Sapphirina metallina</i>       | 145 <i>Parapontella brevicornis</i> |                                      | 103 <i>Lucicutia gaussae</i>          |                                | 170 <i>Scaphocalanus curtus</i>          |
| 164 <i>Sapphirina nigromaculata</i>   | 153 <i>Pontellina plumata</i>       |                                      | 104 <i>Lucicutia gemina</i>           |                                | 171 <i>Scaphocalanus invalidus</i>       |
| 165 <i>Sapphirina opalina</i>         | 154 <i>Pontellopsis villosa</i>     |                                      | 105 <i>Lucicutia ovalis</i>           |                                | 172 <i>Scolecithricella abyssalis</i>    |
| 166 <i>Sapphirina ovatolanceolata</i> | 159 <i>Sapphirina auronitens</i>    |                                      | 108 <i>Mesocalanus tenuicornis</i>    |                                | 173 <i>Scolecithricella dentata</i>      |
| 167 <i>Sapphirina sali</i>            | 162 <i>Sapphirina lactens</i>       |                                      | 112 <i>Monacilla typica</i>           |                                | 174 <i>Scolecithricella tenuiserrata</i> |
| 168 <i>Sapphirina scarlata</i>        | 169 <i>Sapphirina vorax</i>         |                                      | 114 <i>Mormonilla phasma</i>          |                                | 175 <i>Scolecithricella vittata</i>      |
|                                       |                                     |                                      | 115 <i>Nannocalanus minor</i>         |                                | 176 <i>Scolecithrix bradyi</i>           |
|                                       |                                     |                                      | 116 <i>Neocalanus gracilis</i>        |                                | 177 <i>Scolecithrix danae</i>            |
|                                       |                                     |                                      | 117 <i>Neocalanus robustior</i>       |                                | 178 <i>Spinocalanus abyssalis</i>        |
|                                       |                                     |                                      | 139 <i>Paracalanus denudatus</i>      |                                | 179 <i>Spinocalanus longicornis</i>      |
|                                       |                                     |                                      | 140 <i>Paracalanus nanus</i>          |                                | 183 <i>Triconia conferta</i>             |
|                                       |                                     |                                      | 141 <i>Paracalanus parvus</i>         |                                | 184 <i>Triconia denipetes</i>            |
|                                       |                                     |                                      | 146 <i>Pareucalanus attenuatus</i>    |                                | 185 <i>Triconia minuta</i>               |
|                                       |                                     |                                      | 148 <i>Pleuromamma abdominalis</i>    |                                | 186 <i>Triconia similis</i>              |
|                                       |                                     |                                      | 149 <i>Pleuromamma borealis</i>       |                                | 187 <i>Triconia umerus</i>               |
|                                       |                                     |                                      | 150 <i>Pleuromamma gracilis</i>       |                                | 191 <i>Xanthocalanus agilis</i>          |
|                                       |                                     |                                      | 151 <i>Pleuromamma xiphias</i>        |                                |                                          |
|                                       |                                     |                                      | 152 <i>Pontella mediterranea</i>      |                                |                                          |
|                                       |                                     |                                      | 156 <i>Rhincalanus cornutus</i>       |                                |                                          |
|                                       |                                     |                                      | 157 <i>Rhincalanus nasutus</i>        |                                |                                          |
|                                       |                                     |                                      | 180 <i>Subeucalanus crassus</i>       |                                |                                          |
|                                       |                                     |                                      | 181 <i>Subeucalanus monachus</i>      |                                |                                          |
|                                       |                                     |                                      | 182 <i>Temora stylifera</i>           |                                |                                          |

**Table 2.1** - List of the 191 Mediterranean copepod species whose traits have been described



**Fig. 2.1** - Identification of functional groups among the 191 most representative copepod species of the Mediterranean Sea from hierarchical clustering on the first four axes of the MCA based on four functional traits (class of maximum body length, binary trophic group, feeding type and spawning strategy). Depending on the cutting level, two, three or six clusters could be identified. The first level distinguished species according to trophic group (carnivore vs. non-carnivore). Among non-carnivore species, the second level discriminates broadcasters vs. sac-spawners. Then, each of these groups can be divided into two subgroups with different size and/or feeding type. Since higher cut levels could not be clearly related to functional traits, six functional groups were retained (Table 2.2). Copepod species are indicated by numbers (Table 2.1).

Group 1 is composed of large carnivores that primarily feed by cruising. There is no unique reproductive strategy, though the species are mainly sac-spawners. Many species have a broad vertical distribution, ranging from the epipelagic to the bathypelagic. Representative genera are Calanoids such as *Candacia* spp., *Haloptilus* spp., *Heterorhabdus* spp., members of the Euchaetidae family and Cyclopoids of the *Sapphirina* genus. These species are known to prey on smaller copepods, as well as other zoo- planktonic taxa, such as doliolids (Takahashi *et al.* 2013), larvaceans (Ohtsuka and Onbé 1989) and even fish larvae (Yen 1987).

Group 2 is defined by smaller carnivore species, all active ambush feeders and mainly sac-spawners, belonging to the Corycaeidae. These are small visual predators that prey on nanozooplankton, nauplii, younger stages of copepodites through active ambush tactics (Landry *et al.* 1985), on wide depth intervals. Together, Groups 1 and 2 mainly contribute to the top-down control of mesozooplankton, including the other copepod functional groups.

Group 3 gathers a lesser number of species and consists of Calanoids of the genera *Centropages* and *Acartia*. They are small omnivorous broadcasters, but phytoplankton can become an important component of their diet. They exhibit mixed feeding strategies, depending on the available food items. *Acartia* spp. and *Centropages* spp. are generally restricted to the epipelagic and are affiliated with neritic environments (Siokou-Frangou *et al.* 2010).

Group 4 is the largest group and comprises almost all filter-feeding species, spanning all size classes, with a clear tendency towards herbivory. The species of this group for which reproductive

strategy could be found were mainly broadcasters. This group contains not only small-bodied calanoids that are numerically very important in the Mediterranean epipelagic (*Clausocalanus* spp., *Calocalanus* spp., *Temora stylifera*; Mazzocchi *et al.* 2014), but also larger calanoids, some of which are strong vertical migrants, such as *Calanus helgolandicus*, *Pleuromamma* spp. or *Neocalanus* spp. (Andersen *et al.* 2001, 2004). The small surface calanoids are the target prey for larval and juvenile pelagic fish (Borme *et al.* 2013, Costalago *et al.* 2015), whereas larger calanoids are the preferential prey of Mediterranean mesopelagic fishes (Palma 1990). Additionally, the strong calanoid migrants might play a differential key role in carbon cycling as they graze upon microalgae in the euphotic zone, and then migrate below the permanent thermocline where they excrete their lipid reserves (« *lipid pump* » hypothesis; Jónasdóttir *et al.* 2015). Therefore, Groups 3 and 4 are crucial for the transfer of energy from photoautotrophs to higher trophic levels, both in neritic (Group 3) and in oceanic environments (Group 4). Also, the latter group might comprise species that play a potentially underestimated role for the carbon flux (Jónasdóttir *et al.* 2015).

Group 5 consists essentially of *Oithona* spp. These are small active ambush-feeding omnivores that carry their eggs. It is difficult to assign a particular ecological function to such a group, since *Oithona* spp. are a major component of the global ocean's plankton, independently of environmental conditions (Gallienne and Robins 2001). Feeding and trophic group were unknown for the other species of Group 5. Therefore, they are related to *Oithona* spp. only because of they are small (< 1.8 mm) sac-spawners. Group 6 also comprised small sac-spawning omnivores, but these are mainly cruising detritivores (*Oncaea* spp., *Microsetella* spp.) or herbivores (*Clausocalanus* spp.). The former usually exhibit a wide vertical distribution, while the latter are epipelagic. *Oncaea* spp. and *Microsetella* spp. are known associates of appendicularian houses (Alldredge 1972, Steinberg *et al.* 1994). Several calanoid species of this group (*Euchirella* spp., Scolecitrichidae) are also deep-water detritivores. Consequently (and as suggested by a higher cut level on the dendrogram, Fig. 2.1), Group 6 could be sensibly divided into two subgroups: (i) deep-water dwelling detritivores that actively participate in the recycling of particulate organic matter and (ii) small cruising grazers contributing to epipelagic secondary production.

By focusing on Mediterranean copepods, we were able to gather information on functional traits for 191 species, with at least 6 traits described for 135 species and 7 for 66 species. Using 4 of these traits, functional groups with different ecological roles were described. Although the definition of these groups was robust (similar groups were found using a K-means partitioning method, or accounting for all traits), the main limitation, as for any trait-based approach, remains the scarcity of trait descriptions at the species level. Compiling a trait database for a larger number of zooplankton species remains challenging, but the present initiative demonstrates the usefulness of this endeavour.

The present study also confirmed or revealed trade-offs among zooplankton functional traits (Litchman *et al.* 2013, Kiørboe 2011a). For instance, small carnivores and small omnivores were active ambush feeders, while large carnivores were cruise feeders. This relationship between size and feeding strategy could be explained by the differences in metabolic requirements. Indeed, whereas cruise feeders have to swim actively to encounter their prey, ambush feeders passively encounter them (Kiørboe 2011a), which requires less energy. As metabolic rates scale with body size (Kiørboe and Hirst 2014), this difference in metabolic requirement could explain their difference in size.

| Functional trait                      | Category                      | Functional groups |         |         |         |         |         | Total number of species |
|---------------------------------------|-------------------------------|-------------------|---------|---------|---------|---------|---------|-------------------------|
|                                       |                               | Group 1           | Group 2 | Group 3 | Group 4 | Group 5 | Group 6 |                         |
| Class of maximum body length          | Size_1 (0.50-1.80 mm)         | 0                 | 12      | 6       | 16      | 20      | 32      | 86                      |
|                                       | Size_2 (1.89-2.85 mm)         | 0                 | 20      | 6       | 17      | 0       | 8       | 51                      |
|                                       | Size_3 (3.00-5.70 mm)         | 30                | 1       | 0       | 10      | 0       | 1       | 42                      |
|                                       | Size_4 (6.10-11.0 mm)         | 3                 | 0       | 0       | 7       | 0       | 2       | 12                      |
| Trophic group                         | Carnivore                     | 25                | 29      | 0       | 0       | 0       | 0       | 54                      |
|                                       | Omnivore                      | 0                 | 0       | 6       | 12      | 11      | 4       | 33                      |
|                                       | Omnivore-Carnivore            | 6                 | 1       | 1       | 0       | 0       | 0       | 8                       |
|                                       | Omnivore-Detritivore          | 0                 | 0       | 0       | 0       | 0       | 28      | 28                      |
|                                       | Omnivore-Herbivore            | 0                 | 0       | 4       | 36      | 0       | 11      | 51                      |
|                                       | NA                            | 2                 | 3       | 1       | 2       | 9       | 0       | 17                      |
| Feeding type                          | Active Ambush                 | 0                 | 16      | 0       | 0       | 11      | 1       | 28                      |
|                                       | Cruise                        | 11                | 5       | 0       | 3       | 0       | 15      | 34                      |
|                                       | Filter                        | 4                 | 0       | 0       | 43      | 0       | 8       | 55                      |
|                                       | Mixed                         | 0                 | 0       | 11      | 0       | 0       | 2       | 13                      |
|                                       | NA                            | 18                | 12      | 1       | 4       | 9       | 17      | 61                      |
| Spawning strategy                     | Broadcaster                   | 7                 | 7       | 11      | 24      | 0       | 3       | 52                      |
|                                       | Sac-Spawner                   | 16                | 20      | 0       | 3       | 17      | 28      | 84                      |
|                                       | NA                            | 10                | 6       | 1       | 23      | 3       | 12      | 55                      |
| Type of Diel Vertical Migration (DVM) | No DVM                        | 13                | 8       | 6       | 13      | 2       | 15      | 57                      |
|                                       | Weak DVM                      | 0                 | 1       | 0       | 0       | 2       | 2       | 5                       |
|                                       | Strong DVM                    | 2                 | 1       | 0       | 8       | 0       | 2       | 13                      |
|                                       | Reverse DVM                   | 5                 | 12      | 2       | 15      | 2       | 14      | 50                      |
|                                       | NA                            | 13                | 11      | 4       | 14      | 14      | 10      | 66                      |
| Vertical distribution                 | Epipelagic (0-200 m)          | 10                | 2       | 11      | 21      | 7       | 14      | 65                      |
|                                       | Epimesopelagic (0-1000 m)     | 11                | 14      | 0       | 17      | 7       | 13      | 62                      |
|                                       | Epibathypelagic (0-4000 m)    | 11                | 15      | 0       | 9       | 2       | 9       | 46                      |
|                                       | Mesopelagic (200-1000 m)      | 0                 | 1       | 0       | 0       | 0       | 2       | 3                       |
|                                       | Mesobathypelagic (200-4000 m) | 1                 | 0       | 1       | 3       | 2       | 4       | 11                      |
|                                       | NA                            | 0                 | 1       | 0       | 0       | 2       | 1       | 4                       |
| Mean minimum body length (mm)         |                               | 2.27              | 1.18    | 1.07    | 1.47    | 0.67    | 0.93    | -                       |
| Mean maximum body length (mm)         |                               | 4.47              | 2.03    | 1.82    | 2.95    | 1.11    | 1.74    | -                       |
| Total number of species               |                               | 33                | 33      | 12      | 50      | 20      | 43      | 191                     |

**Table 2.2** - Traits characterization of the six identified functional groups (Fig. 2.1)

We also found that sac-spawners were active ambush feeders or cruise feeders, whereas broadcasters were mainly filter feeders or mixed feeders. This could be due to optimal resource allocation: egg-carrying ambush-feeding copepods have longer lifespans and lower fecundity rates than broadcasting active feeders (Kiørboe and Sabatini 1994, Kiørboe *et al.* 2015). We also found that three quarters of the carnivorous species were sac-spawners; hence, these exhibit a higher degree of parental care and avoid predation on their own eggs. Conversely, for epipelagic omnivorous filter feeders, which are heavily preyed upon by other zooplankters and fishes, broadcasting is likely to be favoured to avoid being eaten together with the eggs, as an adaptation to the elevated mortality of ovigerous females (Kiørboe and Sabatini 1994). Together, these results call for a better understanding of the mechanistic processes that lead to such trade-offs across traits.

The functional trait database compiled here can be used to estimate the functional diversity of zooplankton communities (Vogt *et al.* 2013, Pomerleau *et al.* 2015) and test whether traits can be related to environmental variables (Barton *et al.* 2013). Finally, the existence of several functional groups encourages the integration of more diverse planktonic assemblages in ecosystem models.

## **Acknowledgements**

*The authors are grateful to Andrew Hirst (QMUL), Martine Fioroni (OOV) and Ruth Böttger-Schnack (GEOMAR) for their help in identifying additional references for compiling the specific trait database. We thank four anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions for improving a previous version of the manuscript. We also thank Erin Cox and Martin Lilley for the English proofreading.*

## Résumé du Chapitre II et transition vers le Chapitre III

En se basant sur la taille maximum des espèces, leur régime trophique, leur stratégie d'alimentation, et leur stratégie de ponte, nous avons pu identifier les **six groupes fonctionnels** de copépodes suivants :

- I. les **gros carnivores** qui se nourrissent en **explorant la colonne d'eau** (*cruising*).
- II. les **petits carnivores** qui se nourrissent par des tactiques de **prédation à l'affût** (*active ambush feeding*), et qui rassemblent leurs œufs dans un sac ovigère (*sac-spawning*).
- III. les **petits omnivores**, appartenant aux genres *Centropages* et *Acartia*, capables d'employer **diverses stratégies d'alimentation** (*mixed feeding*) et qui libèrent leurs œufs directement dans le milieu (*broadcasters*). Ces genres sont affiliés à des conditions néritiques.
- IV. les **espèces (de toutes classes de tailles) à tendance herbivore** qui se nourrissent en créant un **courant de filtration** (*filter feeding*), et qui pondent directement dans le milieu.
- V. les **petits omnivores**, du genre *Oithona*, se nourrissant par **prédation à l'affût**, et qui placent leurs œufs dans des sacs ovigères.
- VI. les **petites espèces, omnivores ou herbivores**, qui se nourrissent en **explorant** la colonne d'eau et qui fabriquent des sacs ovigères.

**Ces groupes fonctionnels jouent des rôles différents** dans les écosystèmes planctoniques de la Mer Méditerranée : les carnivores régulent les populations des autres groupes fonctionnels (ainsi que les autres taxons du zooplancton) en attaquant les organismes de différentes classes de taille, et sur les différents stades des cycles vitaux. Le grand groupe des herbivores (ainsi que les herbivores du groupe VI) comprend les espèces qui broutent le phytoplancton dans la zone épipélagique, il est donc essentiel dans la régulation de la production primaire ainsi que pour le transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs. Ce groupe comprend aussi certaines espèces de larges Calanoida capables d'effectuer d'importantes migrations nycthémerales, et qui pourraient jouer un rôle important pour la pompe biologique marine. Les petits détritivores participent à la re-minéralisation de la matière dans la colonne d'eau, en consommant des débris de matière organique particulaire. Les *Oithona*, eux, sont numériquement importants en mer Méditerranée et dans l'Océan mondial, et présentent des caractères généralistes qui leur confère des avantages adaptatifs dans différentes conditions. Il est donc difficile de leur attribuer une fonction précise.

Les traits fonctionnels présentés ici peuvent être utilisés pour **décrire et quantifier la biodiversité fonctionnelle** des communautés de copépodes, à différentes échelles d'espace et de temps. De plus, l'existence de différents groupes fonctionnels au sein du mésozooplancton encourage le développement de **compartiments plus divers au sein des modèles écosystémiques**, qui distinguent généralement seulement une à deux classes de tailles pour représenter le zooplancton. Néanmoins, les deux problématiques citées ci-dessus requièrent aussi que l'on s'intéresse à une autre thématique : la **biogéographie des traits fonctionnels**. Autrement dit, il s'agit de répondre aux questions suivantes : les valeurs de traits fonctionnels varient-elles selon les gradients environnementaux ? Les groupes fonctionnels présentent-ils des **niches environnementales** distinctes, ou bien sont-ils distribués équitablement sous différentes conditions environnementales ?

Dans le chapitre suivant, nous essaierons de répondre à ces questions en modélisant la niche environnementale des espèces de copépodes en utilisant des **modèles de niche** (ENMs, voir section I.3.B). Nous travaillerons sur un sous-ensemble de 106 espèces parmi les 191 étudiées dans le chapitre précédent, car la distribution de nombreuses est encore trop peu informée à l'échelle globale. Des modèles statistiques corrélatifs, multi- et univariés, seront implémentés en couplant les

observations de présence des espèces à des valeurs de prédicteurs environnementaux adéquats pour le zooplancton, et ce à l'échelle globale. Ces modèles permettront d'estimer **les courbes de réponse des espèces aux variations environnementales**. L'échelle temporelle des occurrences et des variables environnementales que nous considérerons est celle du mois.

Les courbes de réponses seront résumées par quatre paramètres qui décriront les préférences environnementales des espèces. Ces paramètres seront utilisés pour ordonner les espèces dans un espace multivarié réduit : **l'espace des niches environnementales**.

Des groupes fonctionnels seront définis comme dans le chapitre précédent pour le sous-ensemble des 106 espèces, et à partir des mêmes traits fonctionnels.

Afin de **tester si les groupes fonctionnels de copépodes présentent des préférences environnementales distinctes**, nous analyserons les variations de leur position moyenne dans l'espace des niches. Nous analyserons aussi la position des différentes valeurs de traits fonctionnels dans ce même espace, et nous décrirons les préférences environnementales des espèces de copépodes étudiées. Ceci nous permettra de vérifier si les groupes fonctionnels possèdent des préférences environnementales distinctes.

# III

## Do functional groups of copepods differ in their ecological niches?

---

**Fabio Benedetti**, Meike Vogt, Damiano Righetti, François Guilhaumon, Jean-Olivier Irisson, Sakina-Dorothee Ayata

Article under preparation for *Limnology & Oceanography*

« *Everything is everywhere, but the environment selects.* » Lourens B. Becking (1934)

### Introduction

Zooplankton play a key role for the functioning of pelagic ecosystems in the oceans. They actively transport particles to the deeper ocean through vertical migration (Jónasdóttir *et al.* 2015, Hansen and Visser 2016), and produce quickly-sinking fecal pellets after grazing on primary producers in the euphotic layer (Turner 2002). They participate in the remineralization of organic matter by feeding on particle aggregates (Alldredge 1972, Kiørboe 2000, Nishibe *et al.* 2015), and are thus involved in nutrient cycling and in the biological carbon pump in several ways (Frangoulis *et al.* 2004, Jónasdóttir *et al.* 2015, Beaugrand *et al.* 2010, Turner 2015). Additionally, they represent a pivotal link between the very basis of the food web, phytoplankton, and the upper trophic levels, fish (Beaugrand *et al.* 2003, Beaugrand and Kirby 2010). Zooplankton are subdivided into different size classes, among which the mesozooplankton (organisms ranging between 200 µm and 2 mm; Sieburth *et al.* 1978) have received the most attention because of their very high biomass and key role in transferring energy between primary producers and fish (Calbet 2001, Beaugrand *et al.* 2003). In terms of both abundance and diversity, the mesozooplankton are dominated by copepods in many regions of the global ocean (Siokou-Frangou *et al.* 2010, Kiørboe 2011b). Copepods are an extremely diverse and abundant group of *Arthropoda*, outnumbering most multicellular metazoans in the oceans (Bron *et al.* 2011). Planktonic copepod diversity is indicative of climate variability impacts on ecosystem functioning (Beaugrand *et al.* 2003, Hooff and Peterson 2006): changes in copepod community structure reflect the adaptation of pelagic ecosystems to large-scale changes in oceanographic conditions. Consequently, unravelling how copepods respond to climate changes is important to better grasp how varying environmental conditions impact pelagic ecosystem functioning.

Over the last few decades, global biogeochemical models have been developed in order to understand and quantify the processes controlling marine ecosystem function. At first, such models summarized pelagic ecosystems in only a few compartments (Steele 1962, Fasham *et al.* 1990), but they have evolved towards greater complexity to capture more ecological knowledge, and therefore improve the quantification of ecosystems responses and biogeochemical fluxes (Bopp *et al.* 2005, Follows and Dutkiewicz 2011, Le Quéré *et al.* 2016). However, to depict variations in zooplankton biomass, most ecosystem models still rely on a few different size classes from micro- to meso- to macrozooplankton (Aumont and Bopp 2006, Kishi *et al.* 2007, Le Quéré *et al.* 2016). Thus, they still poorly capture the variety of zooplankton life-histories and traits (Kiørboe 2011a, Litchman *et al.* 2013).



An alternative trait-based approach for describing pelagic ecosystem dynamics is to develop plankton functional types based on groups of species with similar functional traits (e.g. for zooplankton: Kiørboe 2011a, Litchman *et al.* 2013, Barton *et al.* 2013, Pomerleau *et al.* 2015, Benedetti *et al.* 2016). Functional traits are phenotypic attributes that impact the fitness of the species and the role it plays in ecosystem functioning (Violle *et al.* 2007). The expression of functional traits is governed by the expression of genes within the organisms, and traits expression, in turn, governs the organisms' fitness under different biotic and abiotic conditions (Barton *et al.* 2013). One functional trait can also emerge from the interactions between other traits (*trade-offs*, Kiørboe 2011a) and between the environmental conditions, thus leading to certain traits combinations being favoured under certain conditions.

Since not all species within a size class or taxonomic group display similar trait values and fulfill the same ecological role, studying functional diversity may offer an alternative approach that may be more relevant for ecosystem functioning (Mouillot *et al.* 2013). Biodiversity may thus be linked to ecosystem structure through estimates of functional diversity, since these integrate information about the species functional traits (Barnett *et al.* 2007). For classifying zooplankton, Litchman *et al.* (2013) proposed a comprehensive set of traits, encompassing multiple types (life-history, morphological, physiological and behavioural) and ecological functions (feeding, survival, growth and reproduction). However, many zooplankton traits have only been described for a few taxa based on the results of laboratory experiments (Kiørboe and Hirst 2014, Hébert *et al.* 2016, Brun *et al.* 2016b), and gathering enough information to depict functional diversity and functional groups at the community level can currently only be achieved when focusing on a limited number of taxa in a few well-studied regions. For instance, Pomerleau *et al.* (2015) recently described the temporal evolution of zooplankton functional diversity in the Northeastern Pacific using time series plankton data, and Benedetti *et al.* (2016) identified functional groups of copepods in the Mediterranean Sea.

Yet, how environmental variability shapes functional traits and the distribution of functional groups (trait biogeography; Barton *et al.* 2013) is still poorly understood. Understanding and quantifying zooplankton trait variation along environmental gradients is critical to: (i) develop more realistic zooplankton functional groups in marine ecosystem models, (ii) better understand the underlying environmental drivers of community structure, (iii) unravel how climate impacts the rate and amplitude of processes mediated by functional types, and (iv) predict how the three above-mentioned points may evolve in a global change context.

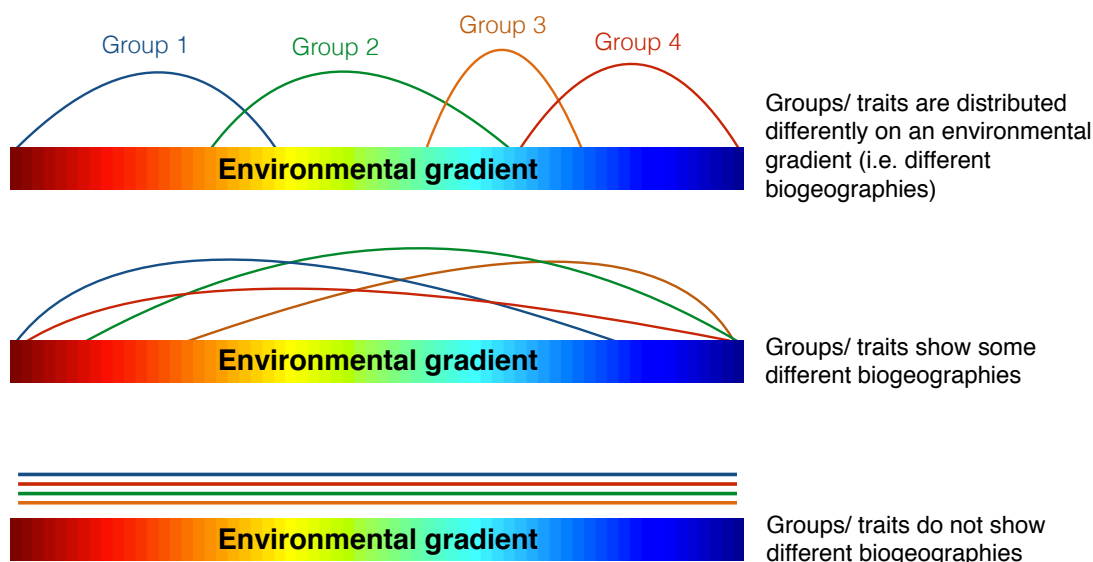
One way to explore the biogeography of functional groups is to model the environmental niche of each individual species composing a functional group, and then to assess differences between functional groups in terms of the envelope of the niches of all species within a given group (Brun *et al.* 2015). One can do so by combining field observations of species occurrences with environmental predictors, and then use environmental niche models (ENMs) to characterize the environmental preferences of a species at the macroecological scale (Colwell and Rangel 2009, Irwin *et al.* 2012, Brun *et al.* 2015). ENMs predict this environmental envelope by estimating how the species habitat suitability responds to a variation of environmental descriptors (or predictor variables), from which niche characteristics (i.e. center and breadth) may be derived (Irwin *et al.* 2012, Brun *et al.* 2015). ENMs have been widely used in the past decade to model species distribution ranges, and to assess how these may vary under climate change (Guisan and Zimmermann 2000, Elith and Leathwick 2009). In spite of the recent development of global and open access plankton occurrence databases (O'Brien 2005, Buitenhuis *et al.* 2013), relatively few studies have used ENMs to study plankton biogeography (e.g. Beaugrand *et al.* 2008, Robinson *et al.* 2011, Rivero-Calle *et al.* 2015). For mesozooplankton, most studies have mined the *Continuous Plankton Recorder* (CPR) to model the past and future range variations of copepods in the surface

layers of the North Atlantic (Reygondeau and Beaugrand 2011, Chust *et al.* 2014, Villarino *et al.* 2015, Brun *et al.* 2016). Again, these studies have either focused on the biogeography of few key species (Reygondeau and Beaugrand 2011, Chust *et al.* 2014), or on changes in community composition (Villarino *et al.* 2015), and ignored the functional facet of biodiversity. Few studies to date have explored the biogeography of traits. For phytoplankton, recent studies have compiled in-laboratory trait measurements and used regression modelling to explore trait expression under varying conditions (Thomas *et al.* 2012, Edwards *et al.* 2013). Some work on higher trophic level has used derived quantities such as the mean temperature of the catch to track global warming signals in fish populations (Cheung *et al.* 2013). However, to our knowledge, none of the recent work on zooplankton has attempted to link occurrence-based ecological niche modeling with zooplankton trait biogeography.

In this study, we investigate the level of overlap between the environmental niches of species belonging to different copepod functional groups (FG; illustrated by Fig. 3.1): within a FG, are the species's niches clustered along environmental gradients? Or are they rather equally distributed in environmental niche space?

To answer these questions, we aim to (1) describe the environmental niches of several copepod species, (2) define relevant FG based on species functional traits, and then (3) test whether species with similar combinations of functional traits, inhabit similar environmental niches.

To do so, we rely on a pool of 106 copepod species that dominate the epipelagic mesozooplankton community of the Mediterranean Sea (Razouls *et al.* 2005-2016), for which functional traits have been described (Benedetti *et al.* 2016). We develop global scale ENMs for each copepod species, based on monthly biological observations (presence-absence) and surface environmental predictor variables, in order to derive species niche characteristics (center, width, upper and lower boundaries). Differences between the niche characteristics of the species sharing similar traits, hence constituting a FG, are finally assessed through multivariate ordination techniques and variance analysis to test whether species pertaining to different FG also differ significantly in their ecological niches.



**Fig. 3.1** – Conceptual diagram illustrating the hypotheses being tested about the distribution of the different copepod functional groups along environmental gradients.

## Material and Methods

### *Species list and presence data.*

The list of the copepod species most commonly found in the Mediterranean Sea and their trait values were obtained from Benedetti *et al.* (2016). Multiple regional datasets were combined to obtain the geographical distribution of the copepod species (see Supplementary Material S1 of Benedetti *et al.* 2016). As none of the studied taxa are endemic to the Mediterranean Sea (Razouls *et al.* 2005-2016), species niches need to be calibrated at the global scale in order to avoid truncated response curves, and therefore biased niche estimates (Thuiller *et al.* 2004). Of the 193 species initially described by Benedetti *et al.* (2016), only those with more than 50 observations at the regional scale, and with at least 15 occurrences at the global scale (OBIS; <http://www.iobis.org/>; assessed on the 11 December 2014) were kept. Our final list encompasses 106 different copepod species.

So far, nearly 561 marine planktonic copepod species have been recorded in the Mediterranean Sea but most of them are rare and poorly studied (Razouls *et al.* 2005-2016). Among these species, our list of 106 species gathers the most commonly observed species in the epipelagic layer, including these who represent most of the mesozooplankton biomass in the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou *et al.* 2010, Nowaczyk *et al.* 2011, Mazzocchi *et al.* 2014). The average sampling depth of the presence data (for the 99.94% of the records for which sampling depth was available) reached  $58 \pm 119$  m.

All presence data were re-sampled on the same  $1^\circ \times 1^\circ$  cell grid as the environmental predictors (see below). The final data set contains 76,366 monthly presence observations for the 106 copepod species.

### *Species functional traits and the definition of the functional groups.*

The functional trait values of the 106 species were retrieved from Benedetti *et al.* (2016). These functional traits cover diverse types of ecological functions and have been suggested to be meaningful for zooplankton (Litchman *et al.* 2013, Kiorboe 2011a). Four of the six traits originally recorded were retained: maximum body length (mm), trophic group (Carnivore, Omnivore-Carnivore, Omnivore, Omnivore-Herbivore, Omnivore-Detritivore), feeding strategy (Active ambush, Cruise feeding, Filter feeding, Mixed), and egg-spawning strategy (Broadcast-spawner, Sac-spawner). Minimum body length and diel vertical migration behaviour were not used in the analysis, as the former is highly correlated to maximum body length (Spearman's  $\rho = 0.98$ ;  $n = 191$ ), and the latter varies tremendously across environments and life-stages within a single species (Pomerleau *et al.* 2015).

In order to define meaningful FG for the 106 selected species, a multiple correspondence analysis (MCA, Husson *et al.* 2010) was performed based on these four functional traits to ordinate the species in a reduced functional space, as in Benedetti *et al.* (2016). MCA is an ordination method in reduced space for the multivariate analysis of categorical variables. Maximum body length was first transformed into 4 size classes (SC1: 0.5-1.2 mm; SC2: 1.3-1.8 mm; SC3: 1.9-3.0 mm; SC4: 3.4-8.2 mm) using hierarchical agglomerative clustering based on the Euclidean distance and a synoptic aggregation link (Husson *et al.* 2010; Legendre and Legendre 2012). Trophic groups were also binary transformed (Carnivore, Omnivore, Herbivore, Detritivore) for a better description of this trait in the MCA functional space. Kaiser-Guttman's criterion (Guttman 1954) was used to select the significant MCA axes that will constitute the functional space.

The coordinates of the species along the retained MCA axes were used to compute the inter-species Euclidean distance matrix and hierarchical agglomerative clustering using Ward's aggregation method (Legendre and Legendre 2012) was performed on this matrix to produce a functional

dendrogram. Several cutting-levels along this dendrogram were examined, and the level leading to FG that are ecologically relevant was kept. The final cutting-level was chosen to ensure groups were functionally homogeneous (i.e. not too large) whilst also attempting to avoid functional redundancies between said groups (i.e. not too small and numerous). In a sensitivity experiment, we repeated the analysis for the full set of six traits described in Benedetti *et al.* (2016), and found that our groups were robust to the omission of these traits.

### ***Choice of environmental predictors for modelling the species' ecological niches.***

To constrain our ENMs, monthly climatological  $1^\circ \times 1^\circ$  gridded fields of 27 environmental predictors thought to be ecologically and physiologically relevant for copepods were considered (Helaouët and Beaugrand 2007, Beaugrand *et al.* 2013). These comprise variables such as sea surface temperature (SST), sea surface salinity (SSS), mixed layer depth (MLD, defined according to 3 different criteria), surface chlorophyll-a concentration, bathymetry, surface photosynthetically active radiation (PAR) and PAR integrated over the MLD (MLPAR; see Brun *et al.* 2015 for calculation), surface dissolved oxygen concentration, surface wind stress and sea level anomalies (see Annexe B1 of the present PhD thesis). The reasons of this choice of predictors are as follows.

SST is considered to be the most important variable affecting zooplankton distribution, phenology and biodiversity, by controlling multiple parameters of ectotherms' population dynamics (Brown *et al.* 2004, Rombouts *et al.* 2010, Beaugrand *et al.* 2013).

SSS regulates osmoregulation processes within many zooplankton species (Mauchline 1998) and therefore impacts their spatial distribution. Furthermore, SSS has recently been shown to be a relatively good predictor of the spatial variability in copepod abundance (Chust *et al.* 2014, Villarino *et al.* 2015).

MLD has been shown to structure the spatial distribution of copepod species (Reygondeau and Beaugrand 2011a), and is an overall critical factor for phytoplankton production and distribution (Sverdrup 1953, Longhurst 2007).

Chlorophyll-a concentration is commonly used as a proxy for phytoplankton biomass in the ocean, and therefore represents the amount of food available for herbivorous mesozooplankton.

PAR has been shown to be one of the main drivers of phytoplankton niches (Irwin *et al.* 2012, Brun *et al.* 2015), but has seldomly been used for modelling mesozooplankton distribution despite potential influences due to bottom-up processes. Furthermore, some of the considered copepod species are visual predators (Benedetti *et al.* 2016), so light availability could be an important factor for their distribution.

Bathymetry structures the distribution and the life cycle of some copepod species (Helaouët and Beaugrand 2007).

Surface dissolved oxygen concentration is critical for metazoans as it limits their respiration rates (Pörtner 2001).

Wind stress and sea-level anomalies were retained for their link with oceanic turbulence, affecting processes such as nutrient supply for primary production and encounter rates between phytoplankton and zooplankton (Rothschild and Osborn 1988, Longhurst 2007).

Variables depicting seasonal variations (i.e. temporal gradients estimated either by coefficients of variation or annual spans) of SST, SSS, MLD, primary production, and oxygen concentration were also examined.

First, monthly global climatologies of all these variables were matched with species presences. Then, in order to avoid the use of variables that are too highly correlated, Spearman's rank correlation coefficient ( $\rho$ ) was calculated between the matched predictors, and when two predictors exhibited a  $|\rho| \geq 0.7$ , one of them was removed. Additionally, the relative predictive power of each

predicting variable ( $R^2$ ) was assessed by fitting univariate second-order polynomials to the species presences and absences that were simulated according to environmental stratification method (data not shown), and variables with an adjusted  $R^2 < 0.05$  were eliminated from the set.

Ultimately, these two steps lead to the removal of dissolved oxygen, wind stress, surface PAR, two MLD estimates, bathymetry and sea-level anomaly from our set of predictor variables. The remaining variables were SST, the seasonal range of SST values ( $\Delta$ SST), SSS, MLD based on de Boyer Montégut's temperature criterion (de Boyer Montégut *et al.* 2004), MLPAR (based on the same MLD criterion), and the logarithm of surface chlorophyll-a concentration (logChla was preferred over chlorophyll-a concentration, because of its relatively higher predictive power). Consequently, multivariate and univariate ENMs were fitted using those six final environmental predictors.

### ***From multivariate and univariate species niche models to species niche characteristics.***

Various types of algorithms exist to model environmental niches from species observations and matched environmental predictors (Franklin 2009, Elith and Leathwick 2009, Merow *et al.* 2014). Here, General Additive Models (GAMs; Hastie and Tibshirani, 1990) were chosen over other widely-used methods (such as MaxEnt; Phillips *et al.* 2006), because smoothness terms can easily be modulated to produce unimodal response curves, while still allowing skewed responses (i.e. asymmetry between the extremes). This type of response to environmental gradients is consistent with Hutchinson's niche definition (Hutchinson 1957, Oksanen and Minchin 2002, Merow *et al.* 2014, Chust *et al.* 2014), and with the results of field and laboratory studies on copepods (Mauchline 1998, Bonnet *et al.* 2005, Helaouët and Beaugrand 2009). GAMs have been widely used to model species niches with presence-absence (or pseudo-absence) data (Elith and Leathwick 2009, Chust *et al.* 2014, Villarino *et al.* 2015, Brun *et al.* 2016a), and the corresponding response curves show the probabilistic environmental suitability (ranging between 0 and 1) as a function of the chosen environmental variable. Thus, the species niches were summarised by the univariate response curves returned by our GAMs.

Since GAMs require both presence and absence data, and the latter are not readily available at the global scale, pseudo-absences were simulated for each species. The method employed for drawing pseudo-absences strongly impacts the quality of ENMs, and should be chosen in light of the ecological characteristics of the species studied (Chefaoui and Lobo 2008, VanDerWal *et al.* 2009, Hengl *et al.* 2009, Barbet-Massin *et al.* 2012). Mesozooplankton is composed of ectotherms whose population dynamics are tightly coupled to climate (Hays *et al.* 2005, Richardson 2008, Beaugrand *et al.* 2013), and whose individuals are passively dispersed over very large spatial scales during relatively short time periods (Jönsson and Watson 2016). Therefore, following the recommendations of Chefaoui and Lobo (2008) and Barve *et al.* (2011), pseudo-absences were generated by using an environmental and geographical weighting method (Hengl *et al.* 2009, Hattab *et al.* 2013). This method locates the pseudo-absences in regions of low habitat suitability for the species (i.e. in environments that are the most dissimilar to the ones where presences are found) and that are relatively far from the observed presences. The weighting procedure is based on a presence-only envelope niche model, the Ecological Niche Factor Analysis (ENFA; Hirzel *et al.* 2002), which provides a Habitat Suitability Index (HSI) from 0 to 1 for each species, as a function of the six chosen environmental predictors. Together with the presences, the HSI is then used to produce the probability distribution  $\tau$  for locating the pseudo-absence following Hengl *et al.* (2009):

$$\tau_{(x)} = \left[ \frac{d_{(x)} + (100 - HSI_{(x)})}{2} \right]^2$$

with  $d$  being the distance between the geographic cell and the presence points normalized by the maximum distance, so that  $d_r$  varies between 0 and 100. With this method, pseudo-absences are more frequently drawn at the edge of low HSI surfaces in environmental space. Thus,  $\tau$  is used as a probability density function to select pseudo-absences at random away from known presences and in regions of unsuitable conditions (according to the actual presences). Pseudo-absences were drawn from the monthly occurrence datasets of each species to ensure they follow the same temporal variability as the presences.

According to model-based design theory, the prediction variance is minimized when an equal number of objects are located at opposite extremes, therefore the number of generated pseudo-absences was equal to the number of presences for each month (Hengl *et al.* 2009, Hattab *et al.* 2013). Repeating the pseudo-absence generation procedure (leading to a different set of randomly chosen pseudo-absences) has very little impact on model quality and predictions (pers. obs. from Chapter IV of the PhD thesis), so only one set of monthly pseudo-absences was generated per species.

Multivariate and univariate GAMs were fitted using the *logit* link function, and the degrees of smoothness was reduced ( $k = 4-5$ ). ENMs were evaluated by cross-validating 80% of the presence and pseudo-absence data (training set) against the remaining 20% (testing set). A threshold-dependent metric of the overall performance of each model was computed: the true skill statistic (TSS; Allouche *et al.* 2006). TSS is based on both sensitivity (ratio of correctly predicted presences) and specificity (ratio of correctly predicted absences). It ranges from -1 to +1, with 0 indicating that an ENM does not perform better than random. For each species and predictor variable, five cross-validation runs were performed and the mean TSS was kept to evaluate the predictive power of the selected variables. Based on univariate models, the proportion of species displaying a mean TSS value above 0.3 was used to quantify the relative predictive power of each predictor for all taxa. Furthermore, the multi- and univariate mean TSS values of models for species pertaining to different FG and for individual functional traits (see below) were used in a variance analysis, in order to test whether some FG and/or functional traits were better modelled by certain environmental predictors. Similarly, the five univariate response curves derived from each model cross-evaluation run were used to compute the species' mean univariate response curve. The later was then used to compute the niche characteristics.

Following the approach adopted by Irwin *et al.* (2012) and Brun *et al.* (2015), the species' niches were summarised by four niche characteristics derived from the mean univariate response curves (Fig. 3.2). The median of the curves was used to estimate the univariate niche centers, and interquartile ranges between the 10<sup>th</sup> and the 90<sup>th</sup> percentiles were computed to estimate niche breadths (i.e. relative species tolerance ranges). The predictor values at the 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles were retained as estimates of lower and upper niche boundaries (Sunday *et al.* 2012; Araújo *et al.* 2013). These four niche parameters summarise the univariate niches discussed here, and were then used to test the differences in the environmental preferences of FGs (next section). Confidence intervals for the TSS values and each univariate niche parameter were obtained using a bootstrapping procedure that generated 200 replicates of every univariate model and niche characteristics.

### ***Functional groups and functional traits in niche space.***

The species' niche characteristics were used in scaled Principal Component Analysis (PCA; Legendre and Legendre 2012) to ordinate the species according to their environmental preferences in a reduced space. For clarity, we will refer to this space as the “*niche space*” throughout the text.

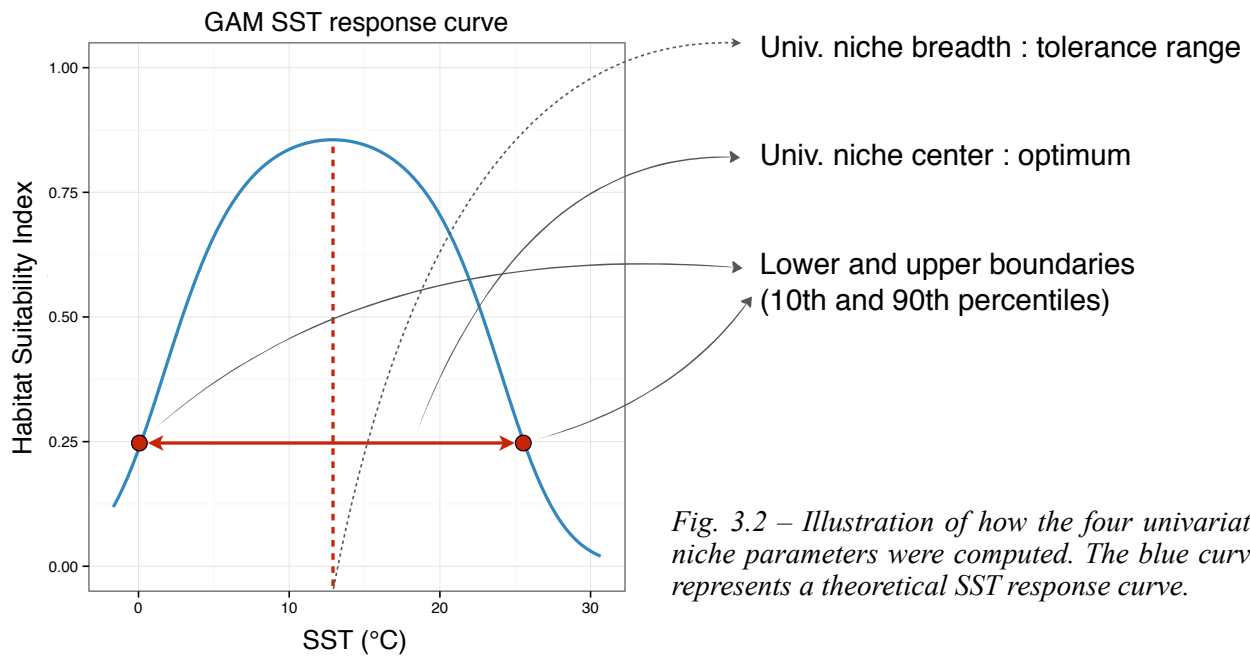


Fig. 3.2 – Illustration of how the four univariate niche parameters were computed. The blue curve represents a theoretical SST response curve.

PCA decomposes the variance of a multivariate dataset into several orthogonal principal components (PCs). It allows to assess the similarity between the species' niche characteristics by comparing their coordinates along the retained PCs (i.e. their “*position*” in niche space). To create a parsimonious niche space, Spearman's rank correlation coefficients were used to examine the correlation between the univariate niche characteristics. Again, when two niche parameters displayed  $|\rho| \geq 0.7$ , one of them was removed. According to the correlation matrix (Annexe B2 of the PhD thesis), the following 11 niche characteristics were kept to create the niche space: SST center and breadth (as center is correlated to both lower and upper boundaries), SSS niche center (negatively correlated to breadth and lower boundary), upper and lower boundaries of  $\Delta$ SST (as SST breadth is highly correlated to  $\Delta$ SST breadth), MLD center (which summarises all other 3 MLD characteristics), all MLPAR parameters but the lower boundary (highly correlated to SST and MLPAR centers), and both logChla center and breadth (logChla niche center summarises the two boundaries). Kaiser-Guttman's criterion was used to select the number of significant PCs that will make up the niche space.

In order to test the differences between the ecological niches of species pertaining to different FG, the average coordinates (along every selected PC making the niche space) of each FG were computed from the coordinates of the species constituting them. These average coordinates give the mean positions of the groups in niche space. Variance analysis using Kruskal-Wallis tests (Kruskal and Wallis 1952) was performed to test whether FGs differed significantly in their positions (coordinates along the selected PCs) in niche space. In a similar fashion, variations between the positions in niche space of each functional traits values were tested (for instance, between the different trophic groups) in order to explore whether some are more closely linked to certain environmental conditions (i.e. regions of the niche space). All statistical analyses were conducted in the R environment (R Core Team 2014).

## Results

### *Performance of the species multi- and univariate ENMs.*

The TSS values for the 106 multivariate GAMs show that the six selected variables are able to reproduce the species distribution patterns very well (Table 3.1). All the univariate models



perform better than random, as they all present an average TSS value above 0. Average TSS for all the multivariate models is 0.823 ( $\pm 0.111$ ), and species mean TSS ranges between 0.460 (*Oithona decipiens*) and 0.971 (*Labidocera wollastoni*). The univariate models differ greatly in their performance (Table 3.1): the best performing variables are SST (mean TSS = 0.574), SSS (mean TSS = 0.639) and  $\Delta$ SST (mean TSS = 0.629), while the other three variables present significantly lower average TSS values (pairwise Wilcoxon tests, p-value < 0.05, n=106). MLD (mean TSS = 0.392) performs slightly better than logChla (mean TSS = 0.337) and MLPAR which displays the lowest average performance score (mean TSS = 0.291). Most species show a mean TSS above 0.3 with the top three predictors, whereas this is the case for less than 75% of them with MLD only, and less than 50% when relying on MLPAR and logChla only.

| All species         |          |        |             |
|---------------------|----------|--------|-------------|
| Multivariate models | mean TSS | sd TSS | % spp > 0.3 |
|                     | 0.823    | 0.111  | 106 (100%)  |
| Univariate models   |          |        |             |
| SST                 | 0.574    | 0.126  | 105 (99%)   |
| $\Delta$ SST        | 0.629    | 0.187  | 99 (93.4%)  |
| SSS                 | 0.639    | 0.202  | 102 (96.2%) |
| MLD                 | 0.392    | 0.132  | 79 (74.5%)  |
| MLPAR               | 0.291    | 0.117  | 51 (48.1%)  |
| logChla             | 0.337    | 0.169  | 50 (47.1%)  |

**Table 3.1** - Average TSS values of the multi- and univariate models, based on all 106 studied copepod species. The associated standard deviations are also given, as well as the proportion of species displaying an average TSS > 0.3 (indicative).

### ***Species niche characteristics and position in niche space based on the univariate ENMs.***

We described the environmental niches of each of the 106 copepod species as a function of four parameters (center, breadth, lower and upper boundaries) derived from the univariate response curve of each of the six environmental predictor variables (Fig. 3.3). The average SST niche center is 18.1°C, with a minimum at 5.9°C (*Oithona similis*) and a maximum at 24.4°C (*Calocalanus plumulosus*), which does not include the coldest surface temperatures of the global ocean (based on the Bio-ORACLE database, Tybergheim *et al.* 2012). The species' thermal niches are broad (15.9°C width on average) and none of the modelled species shows a SST tolerance range narrower than 10.4°C (*Scolecithricella tenuiserrata*). Along with the absence of a significant correlation between SST centers and SST breadths (Fig. 3.3; Spearman's  $\rho = -0.08$ , p-value = 0.33), such broad niches strongly suggest that none of the studied taxa is a warm-water or cold-water specialist, though some species have higher temperature optima than others.

$\Delta$ SST traits were used as indicators of the relative preferences in seasonal variability. The average  $\Delta$ SST niche center is 11.2°C, and the  $\Delta$ SST breadths increase with the  $\Delta$ SST centers (Fig. 3.3; Spearman's  $\rho = 0.64$ , p-value =  $2.09 \times 10^{-14}$ ). Therefore, the species affiliated to more seasonally varying conditions are also the ones exhibiting the broadest tolerance to changes in the seasonality amplitudes.

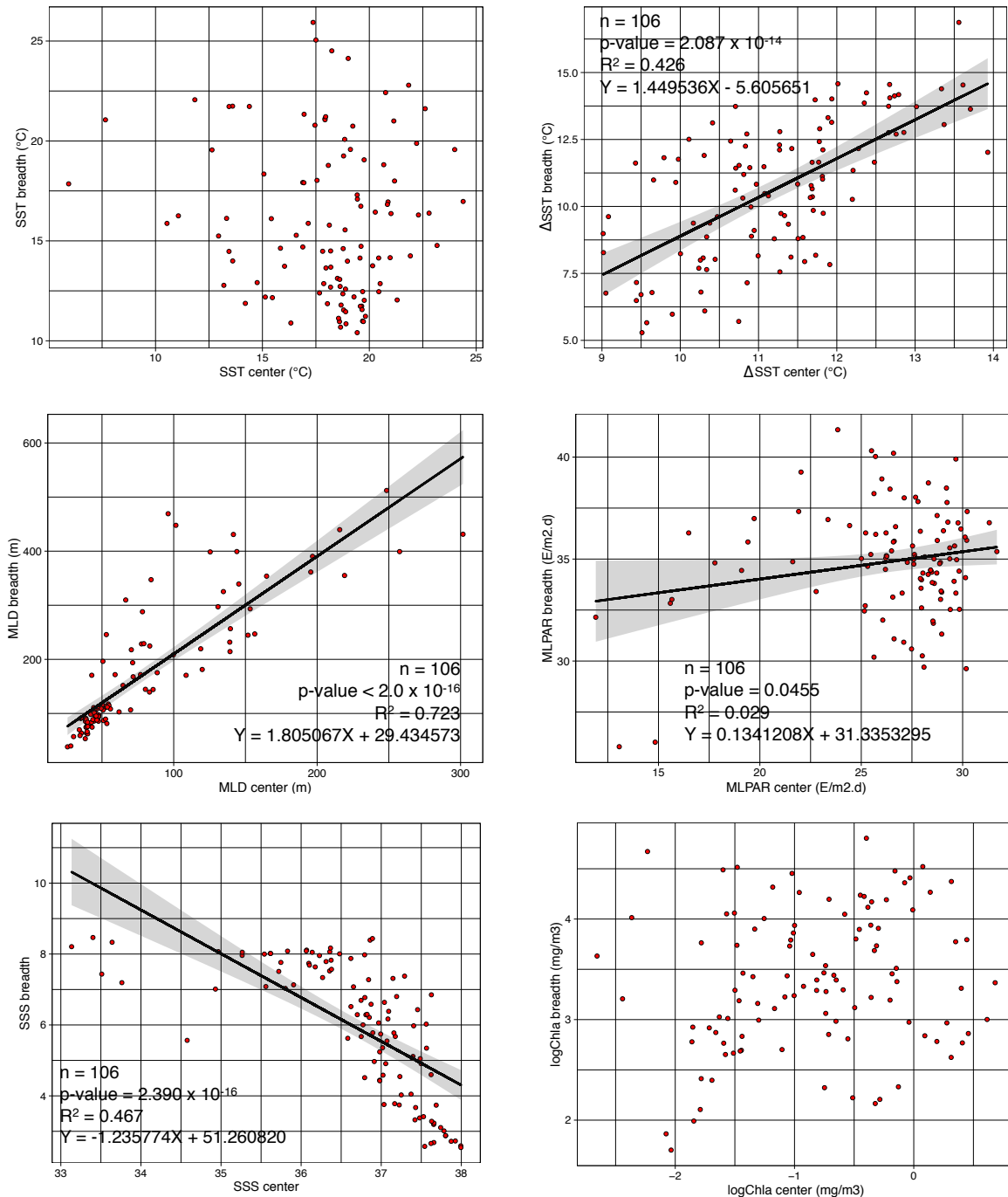
Large variations in mean SSS centers are found, with a minimum at 33.1 (*Microsetella norvegica*) and a maximum at 38.0 (*Scolecithricella tenuiserrata*), thus spanning most of the SSS variability of the surface ocean. The SSS centers are at the higher end of the range of open ocean salinity (above 36.5). There is a clear negative correlation between centers and breadths (Fig. 3.3; Spearman's  $\rho = -0.82$ , p-value =  $4.39 \times 10^{-16}$ ), showing that species with SSS centers situated at the saltier end of the SSS range are also the ones with the narrowest salinity tolerance (specialists).

A similar pattern is found for mixed layer niches: species affiliated with shallower MLD also exhibit narrower MLD ranges (Fig. 3.3; Spearman's  $\rho = 0.91$ , p-value <  $2.2 \times 10^{-16}$ ). Most species exhibit MLD centers towards the shallower end of the range, with an average value of 77.5 m. Such



values of MLD centers correspond to the stratified conditions characterizing the weak mixing regimes that prevail in the oligotrophic ocean.

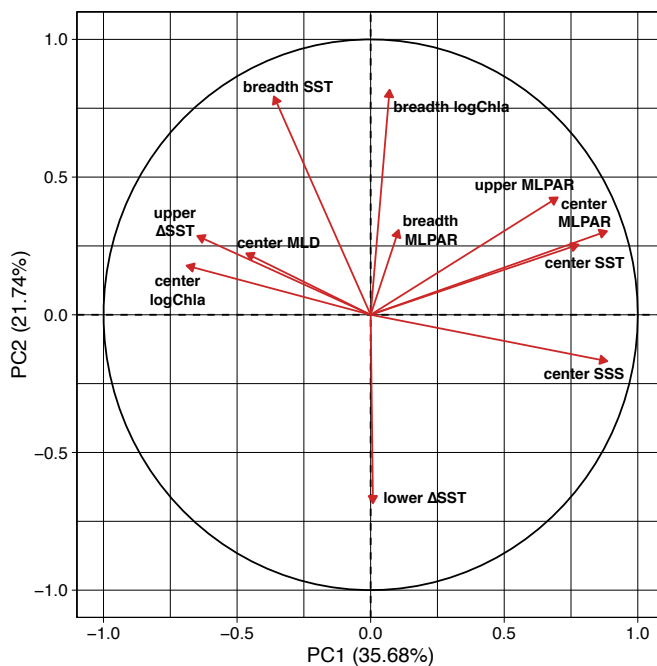
Most of the species' MLPAR centers (Fig. 3.3) range between 25 and 30  $E.m^{-2}.d^{-1}$  with only a few species showing niche centers below 20  $E.m^{-2}.d^{-1}$ . This corresponds to the lower range of the average surface PAR range prevailing in the global open ocean (Tybergheim *et al.* 2012), which is not surprising since MLPAR accounts for both mixed layer depth and light attenuation due to phytoplankton concentration (Brun *et al.* 2015) and should therefore be lower than PAR.



**Fig. 3.3** – Panel showing the univariate niche breadth as a function of niche center for the six chosen predictors and all modelled copepod species. The linear regressions are plotted with their confidence interval when the associated  $p$ -value is < 0.05. The linear models' statistics are given when necessary.

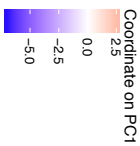
In terms of chlorophyll-a, the species' mean niche centers span a broad range of concentrations (Fig. 3f), from 0.07 mg.m<sup>3</sup> (*Oithona longispina*) to 0.68 mg.m<sup>3</sup> (*Parapontella brevicornis*), with an overall mean of 0.57 mg.m<sup>3</sup>. This range corresponds to values that are usually found for oligotrophic and mesotrophic oceanic waters (Antoine *et al.* 2005), and therefore does not cover eutrophic areas. This is consistent with the fact that we are studying copepod species that dominate the Mediterranean Sea, which is dominated by oligotrophic conditions all year long (The MerMex Group 2011).

A PCA was then used to analyze the relative positions of the copepod species in a niche space summarizing the overall variability in the species' niche parameters. The same niche space will then be used to test how the relative positions of the copepod FG vary along environmental gradients. The PCA reveals that species show distinct co-variations between their niche characteristics, thus demonstrating that they have different environmental preferences. The first three PCs were retained, accounting for 72.27% of the total variance. The first PC (PC1, 35.68%; Fig. 3.4) separates the species that are affiliated to oligotrophic conditions (warm SST, higher SSS and low seasonality) from the ones that are specialized to more productive conditions (colder and less saline waters, often characterized by higher seasonality; Fig. 3.5). The species with higher values of SST centers, SSS centers, MLPAR centers and upper MLPAR boundaries have positive coordinates on PC1. Meanwhile, species displaying higher logChla centers and upper  $\Delta$ SST boundaries are located on the negative side of PC1.



**Fig. 3.4** – Principal Component Analysis (PCA) based on the selected eleven species niche characteristics, in order to ordinate them in niche space. The contribution of the eleven niche characteristics to niche space, as well as their correlation (angles between the arrows) are evidenced.

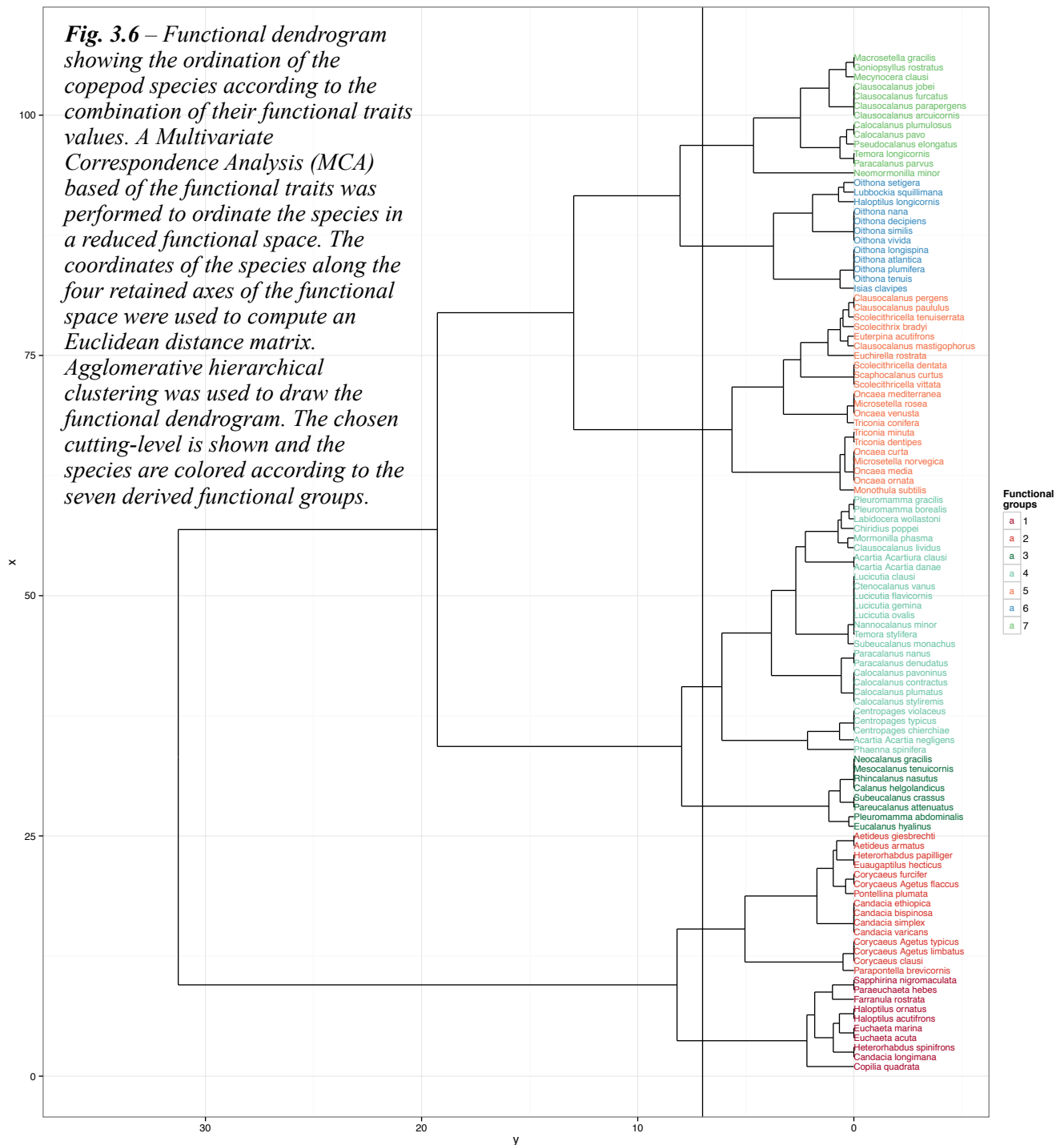
The second PC (PC2, 21.74%; Fig. 3.4) distinguishes species with broader tolerance to SST and Chlorophyll-a concentrations variations (positive coordinates) from species affiliated to habitats of lesser seasonal variations (i.e. characterized by higher values of lower  $\Delta$ SST boundaries ; Fig. 3.5). So, the copepod species with positive PC2 coordinates can endure colder temperatures and seasonally-varying environments. Meanwhile, the ones that present positive coordinates on PC1 and negative coordinates along PC2 are the ones specialized in the most oligotrophic conditions.



## Chapitre III - Résultats

### Copepod functional groups based on the four functional traits.

Based on the four chosen functional traits, we clustered the 106 species with similar trait values in order to identify FG and test whether these FG are made of species with different ecological niches (see next section). By doing so, we tested whether there is a correspondence between the trait values of a species and its environmental preferences.



The first dichotomy in the functional dendrogram (Fig. 3.6) separates carnivorous species (FG 1 and 2) from the non-carnivorous ones. Among the latter, the next cutting level distinguishes egg-broadcasters (FG 3 and 4) from sac-spawners (FG 5, 6 and 7). Further down on the dendrogram, trophism and size classes drive the FG composition.

FG 1 is composed of large sac-spawning carnivores that either feed through cruising or filter-feeding, but 5 of the 10 species constituting this FG lack information on their feeding strategy. From a taxonomic perspective, no family or genus dominates the group.

FG 2 is defined by fifteen smaller and strictly carnivorous species, that mainly feed through ambush feeding (although half the species lack information about feeding strategy). The spawning strategy is equally divided between broadcasters and sac-spawners. Most of them inhabit the epi- and mesopelagos, and are thought to exhibit weak to no diel vertical migration (DVM) behaviour.

FG 3 is defined by eight filter-feeding species all belonging to the largest size class. All but two species (*Eucalanus hyalinus* and *Pleuromamma abdominalis*) present a clear tendency towards herbivory. The group's main spawning strategy is broadcasting. Some of them are established as strong migrants in the Mediterranean Sea (*Calanus helgolandicus*, *P. abdominalis* and *Neocalanus gracilis*), while the remaining has rarely exhibited any DVM behaviour.

FG 4 is the largest group (n = 27) and gathers the smaller (compared to FG 3) filter-feeding herbivores, together with the omnivores displaying mixed feeding strategies. Like FG 3, the copepod species are all broadcasters, thus size class was the factor dividing these two FG. Most of the species of FG 4 preferentially inhabit the epipelagos and are known to exhibit weak to no DVM behaviour.

FG 5 is the second largest group (n = 21) and clusters the small sac-spawning detritivorous species together. The dominant feeding strategy is cruising, as only 4 species are filter-feeders. Additionally, 4 species of this group are small cruise-feeding. Most of these species are known to occur within a broad depth range.

Small ambush-feeding omnivores, belonging to the *Oithona* genus, constitute FG 6, together with three species (*Haloptilus longicornis*, *Isias clavipes* and *Lubbockia squillimana*) for which information on their feeding strategy was lacking, but that presented similar sizes and trophism.

FG 7 gathers small herbivores, that feed either by cruising or filter-feeding. They are separated from the herbivores of FG 4 because they are sac-spawners and not broadcasters. The corresponding species are known to mainly occur in the epipelagos and generally show weak DVM behaviour.

### ***Do different functional groups occupy distinct environmental niches?***

The FG were represented in niche space after having computed the mean position of each group in order to assess if different FG occupy distinct environmental niches (Fig. 3.7). The groups gathering carnivorous species (FG 1 and 2) were on average located on the positive side of PC1, which represent a gradient of oligotrophy, while FG 3 (large filter-feeding herbivores), FG 6 (small ambush-feeding omnivores), and FG 7 (small sac-spawning herbivores) were on the negative side. This supports the existence of different environmental niches for each of these FG: groups 1 and 2 are affiliated to warmer, saltier, more stable and less productive conditions in the open ocean; meanwhile, groups 3, 6 and 7 are associated with conditions of stronger seasonal variations, colder temperatures, lower salinities and higher chlorophyll-a concentrations.

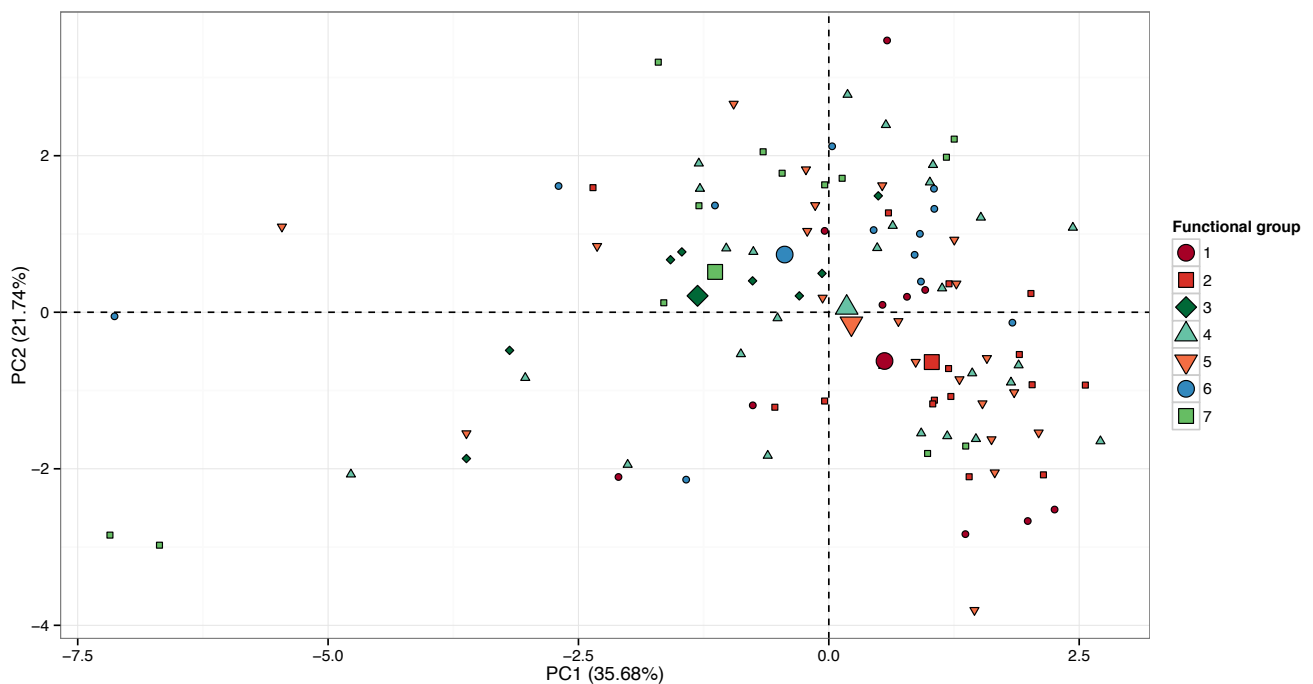
The mean positions of FG 4 (small broadcasting filter-feeding herbivores) and FG 5 (detritivores) were predominantly located near the center of the environmental niche space. Therefore, it is unlikely that these two FG possess a clear preferential habitat.

Coordinates of the species within each FG differ significantly along PC1 (Kruskal-Wallis test, p-value = 0.007), which supports the existence of specific environmental niches associated with each

FG. No significant differences were found between the FGs' coordinates along PC2: the niche characteristics structuring this PC do not differ between FG.

With regard to the distribution of the FG in the environmental space, only the mean position of trophic group (Carnivores vs. Omnivores vs. Herbivores vs. Detritivores) showed significant differences along PC1 (Kruskal-Wallis test,  $p$ -value = 0.023). This implies that the niche differences between FG we described above are mainly driven by trophism, rather than by size class, feeding strategy or spawning strategy.

**Fig. 3.7** – Position of the seven functional groups in niche space. Smaller dots correspond to the 106 copepod species with their colors and shapes chosen according to the functional group they belong. Larger dots correspond to the average position of the functional groups, based on the coordinates of the species they gather.



## Discussion

In this paper, we modeled the ecological niches of 106 copepod species using six environmental predictors. To assess the link between functional traits and environmental niche characteristics, we also clustered the 106 species into FG based on the combination of their four functional traits. The niche models were then used to explore the environmental preferences of the species pertaining to different FG. Our results show that some FG occupy distinct ecological niches, and that trophism is the main functional trait driving these differences in niche space.

### *Copepod species present different environmental niches.*

We have shown that the Mediterranean Sea harbors copepod species with different environmental preferences (Fig. 3.1). Nonetheless, the majority is affiliated with warm, saline and oligotrophic conditions (Fig. 3.5). This is not surprising considering the overall oligotrophic status of the Mediterranean Sea (The MerMex Group 2011). Hence, the genera dominating the basin's zooplankton biomass (*Calocalanus*, *Clausocalanus*, *Corycaeus*, *Oncaeid*s, *Oithona*; Siokou-Frangou *et al.* 2010, Mazzocchi *et al.* 2014) are the ones whose environmental niches overlap with Mediterranean Sea surface conditions. The species we found to be linked to colder, fresher and

more productive habitats are less numerous (Fig. 3.5; *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Calanus helgolandicus*, *Pleuromamma borealis*, *Euchirella rostrata*, *Rhincalanus nasutus*, *Centropages typicus* or *Microsetella norvegica*) and usually occur in the colder and more productive regions of the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou *et al.* 2010). Species such as *P. elongatus*, *T. longicornis*, *P. borealis*, *M. norvegica* or *C. helgolandicus* occur in the Mediterranean Sea, but are considered indicators of Atlantic surface waters and/or offshore conditions (Champalbert 1996, Youssara and Gaudy 2001, Mazzocchi *et al.* 2011). The fact that the modelled niche characteristics are consistent with the known biogeography of the species in the basin gives support to our results.

However, there may be discrepancies between the biogeographic patterns we should expect from our current understanding of the niche characteristics of a species, and the actual observed abundance patterns in the Mediterranean Sea. For instance, the abundance of a species whose thermal niche center is located at the colder end of the observed range of SST in the Mediterranean Sea may peak in warmer seasons and areas, because our niche characteristics do not account for ecological processes that shape the sub-regional distribution patterns and phenologies (i.e. dispersal limitation by water masses and biological interactions that may lead to local exclusion and/or promote seasonal biomass peaks).

### ***Environmental drivers of zooplankton biogeography in the Mediterranean Sea.***

Not all predictors performed equally well at reproducing the distributions of the species (Table 3.1): copepods were better modelled with temperature and salinity related variables than with irradiance, mixed layer depth and chlorophyll-a concentration.

Therefore, mixing regimes (and associated oceanographic conditions) seem to impose fewer constraints on copepod biogeography than variations in temperature and salinity. SST plays a crucial role for mesozooplankton physiology, life-cycles and biodiversity (Rombouts *et al.* 2010, Beaugrand *et al.* 2013), so its greater performance is not surprising and previous studies modelling zooplankton through ENMs have mainly relied on SST and SSS (Reygondeau and Beaugrand 2011, Chust *et al.* 2014; Villarino *et al.* 2015, Brun *et al.* 2016a).

Helaouët and Beaugrand (2007) tested a suite of eleven predictors for modelling the niche of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*, and also found SST (and its main environmental correlates such as dissolved oxygen concentration or nutrients) to be the main driver of copepod abundance and distribution.

Chust *et al.* (2014) and Villarino *et al.* (2015) examined the predictive power of eight drivers for fourteen calanoid species and consistently found SST, SSS and spatial terms to explain the highest degree of variance. Like in our study, even if different species presented distinct environmental niches, the drivers that best explained their distribution were always the same. Based on our present results, we conclude that these earlier projections might not have been very different had they incorporated the other predictors tested here.

The relatively poor performance of chlorophyll-a concentration as a predictor may seem surprising: as phytoplankton biomass is known to impact mesozooplankton abundance through bottom-up processes (Irigoien *et al.* 2004, Buitenhuis *et al.* 2006, Beaugrand *et al.* 2010). The life cycles of some copepod species are also tightly linked to phytoplankton phenology (Jónasdóttir *et al.* 2015), and many filter-feeding species with a tendency towards herbivory (i.e. phytoplankton grazing) are considered in this study. However, it cannot be ignored that chlorophyll a concentration strongly controls the biomass of a species rather than its occurrence. In which case the weak performance of chlorophyll-a as a predictor would make more sense.

Rather than focusing on phytoplankton biomass or primary production, future studies aiming to link phytoplankton to zooplankton distribution should focus on phytoplankton community composition (i.e. relative fraction of diatoms, dinoflagellates, coccolithophores and picophytoplankton), as quality of the phytoplankton stock might be a better predictor of zooplankton biogeography than bulk chlorophyll-a. Additionally, there is a temporal mismatch between the length of phytoplankton blooms and the duration of copepod lifecycles: while the blooms last for a few days or a few weeks, many copepod species exhibit life cycles as long as a year (Mauchline 1998). Consequently, the strength of the link between copepod occurrences and variations of chlorophyll-a may depend on the period of the year. For instance, chlorophyll-a might be of higher importance for copepod distributions before they enter diapause, i.e. when they need to accumulate energy until the next favourable conditions appear (Dahms 1995). During more food-depleted seasons like winter, other environmental factors (such as SST or MLD) then drive the species' spatial distribution. It can be noted that copepod species are characterized by broader univariate niches (i.e. tolerance ranges) than phytoplankton taxa (Brun *et al.* 2015), suggesting mesozooplankton is equipped with a higher degree of generalism for all examined predictors. Therefore, they can occur on a wider range of habitats and should be less sensitive to environmental variability.

### ***Copepod functional groups reflect species with similar ecological roles.***

In a previous study, Benedetti *et al.* (2016) defined six different copepod FG based on the same functional traits, but on a broader array of species (191 instead of 106). Therefore, it is not surprising that the FG defined in this study are similar. Indeed, both studies distinguished two FG composed of carnivores (large and smaller), one FG composed of small ambush-feeding omnivores, one FG composed of small detritivores and small broadcasting filter-feeding herbivores, the latter always being separated from the egg-carrying filter-feeding herbivores. Nonetheless, detritivores and filter-feeding broadcasters were clearly separated in our study, while they were clustered in the same FG in Benedetti *et al.* (2016) in spite of the fact they present different trophisms. Furthermore, small mixed feeders (*Acartia* and *Centropages* spp.) were separated from other groups in the previous study whereas we clustered them with small broadcasting filter-feeders here (FG 4). This also makes more ecological sense in our opinion: *Acartia* and *Centropages* species are omnivorous copepods that are very abundant in Mediterranean coastal areas, where they thrive in environment with a high concentration of organic particles (Vives 1978, Belmonte and Potenza 2001). Their capacity to switch from one feeding strategy to another enables them to adapt more easily to changing conditions, but despite this, they fulfill the same ecological role as small filter-feeding herbivores. As a consequence, we believe they are better clustered with this FG, whose main ecological function is to transfer organic matter from the autotrophs to higher trophic levels. Our last difference to Benedetti *et al.* (2016) is that broadcasting filter-feeding herbivores were separated into two FG of different size classes. Considering the size-based structuring of planktonic food webs (Hansen *et al.* 1994, Ward *et al.* 2012), dividing herbivorous and carnivorous copepods into varying size classes is important for accurately representing the pelagic food web: the largest carnivores/ herbivores are able to feed upon the largest preys/ microalgae, while the smaller species target smaller preys and particles.

In both studies, the relative weights of the functional traits in building the functional space were similar: the first separating factor is trophism, followed by spawning strategy (among non carnivores), feeding strategy and then size class. This hierarchy among the functional traits included is robust to the number of considered species. Other approaches support the use of body length as a “master trait” for characterizing life in the oceans (Andersen *et al.* 2016), which is not mutually exclusive with ours. Many of the functional traits that were unavailable, due to data limitation, do



scale with body length (Kiørboe and Hirst 2014, Hébert *et al.* 2016). We support the definition of zooplankton FG based on trophism, as it represents different energy pathways in the ecosystem. The resulting FG can be divided further into several size classes to adequately represent size-based variations in the FG interactions, and the emergent physiological properties of the different compartments (Ward *et al.* 2012).

Analogous zooplankton FG were also found for the northern Pacific by Pomerleau *et al.* (2015), even though the authors focused on a species pool that included mesozooplankton taxa other than copepods (Euphausiids, Chaetognatha, Ostracods etc.), and used an alternative multivariate method to derive the functional dendrogram used for clustering the species. Like in our study, they defined the following FG: large carnivores, smaller detritivores, small ambush-feeding omnivores and filter-feeding herbivores of different sizes and spawning strategy. Such similarity is likely due to the use of analog functional traits in both studies (body length, feeding mode, trophic group and reproduction mode). However, it also suggests the copepod FG we defined are relevant in very distinct areas of the ocean, and other zooplankton taxa that we have not considered, could be classified into our FG, since they fulfill the same functions.

### ***Copepod functional groups occupy different ecological niches.***

The main finding of our study is that, on average, the environmental niches of the species within a FG are different than the niches of the species constituting another FG, indicating that distinct FG will be distributed differently along an environmental gradient (Fig. 3.1, case 2). In tropical conditions the carnivorous FG should dominate in terms of biomass and drive ecosystem functioning because of more favourable environmental conditions, whilst the small ambush-feeding omnivores (*Oithona* spp.), the large filter-feeding herbivores and some smaller filter-feeding herbivores, should prevail in temperate, subpolar and polar oceans.

This hypothesis is supported by the results of Woodd-Walker *et al.* (2002) who found a higher proportion of carnivorous copepods at lower latitudes, compared to herbivorous and omnivorous copepods. Primary production is extremely low in the tropics and subtropical gyres (Behrenfeld *et al.* 2005), so there is a clear ecological advantage in specializing on food sources other than phytoplankton. Alternatively, species that primarily graze on phytoplankton and store lipids, such as many Calanoida (Barton *et al.* 2013) are at a disadvantage under these conditions. Our results are in agreement with Atkinson (1998), who observed that the strong seasonality in food availability at high latitudes (i.e. cold waters) enables the emergence of two types of life history strategies: (i) small generalists (typified by *Oithona*) that present extended feeding periods thanks to a wide range of feeding mechanisms and preys (Paffenhöfer 1993, Castellani *et al.* 2005); and (ii) large herbivorous lipid-storing species (typified by *Calanus* and other large Calanoida) that are able to enter diapause to overwinter at greater depths.

It is interesting that these life-strategies were also found in the Mediterranean Sea, a semi-enclosed basin that exhibits lower seasonality than the polar oceans (Bosc *et al.* 2004, The MerMex Group 2011). However, this region still includes areas of strong seasonality in mixing regimes and primary production (Bosc *et al.* 2004, Mayot *et al.* 2016) where large calanoid grazers and *Oithona* spp. can constitute an important fraction of the zooplankton biomass (Andersen *et al.* 2001, 2004, Bonnet *et al.* 2005, Siokou-Frangou *et al.* 2010). Consequently, even though the latter life strategy can emerge outside the highest latitudes, they are confined to areas where food supplies are high but intermittent. In contrast, *Oithona* species can also be very abundant in the most stable and oligotrophic zones of the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou *et al.* 1997, 2010, Nowaczyk *et al.* 2011). The positioning of *O. similis* at the extreme negative end of the niche space (Fig. 3.5) could

skew the average position of FG 6, whereas most of the species constituting this group are located at the opposite side of the niche space. *O. similis* is known to show high abundances and biomass in colder environments (Gallienne and Robins, 2001, Castellani *et al.* 2015), but it has been frequently misidentified with *O. helgolandica* (Cepeda *et al.* 2016) and is sometimes even considered as a conglomerate of cryptic species (Razouls *et al.* 2005-2016). Therefore, its niche characteristics should be considered with caution.

Small detritivores (*Oncaea*, *Triconia*; FG 5) and small ambush-feeding carnivores (*Corycaeus*, *Farranula*; FG 2) contribute largely to the diversity and abundances of the mesozooplankton in the more tropical Eastern basin (Siokou-Frangou *et al.* 1997), which is in line with our results. FG 5 is not affiliated to any particular environmental regime and should therefore be represented in multiple areas of the Mediterranean Sea. Members of this group are indeed found all around the basin (Siokou-Frangou *et al.* 2010, Mazzocchi *et al.* 2014). Consequently, small detritivores are likely to occur in all conditions of global ocean.

### ***Implications for future copepod biogeography in the Mediterranean Sea.***

The Mediterranean Sea is considered as a climate change hotspot (Giorgi 2006): the basin will likely experience substantial increases in SST, SSS as well changes in the areas of deep-water formation (Somot *et al.* 2006, Adloff *et al.* 2015). The current regional SST regimes are predicted to shift towards the northernmost areas under climate change, inducing the appearance of novel temperature conditions in the Mediterranean (Burrows *et al.* 2014). Marine species are expected to follow these patterns to remain in their most suitable habitats (Poloczanska *et al.* 2013), so it is likely that climate change will trigger northwards shifts of the Mediterranean copepod communities, and reduce habitat suitability for the species affiliated to colder, less saline and less stable environments.

Yet, no study has yet investigated the impact of future increases in SST and SSS on the richness and composition of copepod assemblages in the Mediterranean Sea, in contrary to recent work on fishes (Albouy *et al.* 2012). Our study is the first to use ENMs on a broad array of copepod species. Indeed, previous studies (Beaugrand *et al.* 2008, Reygondeau and Beaugrand 2011, Chust *et al.* 2014; Villarino *et al.* 2015) focused on modeling the niches of a few key species dominating the North Atlantic to forecast future changes in species ranges, hence it is difficult to directly compare our niche estimates to theirs. Overall, they found climate change to induce northwards shifts in the species' distribution centroids (Beaugrand *et al.* 2008, Reygondeau and Beaugrand 2011, Villarino *et al.* 2015), with warm-temperate copepods experiencing increases in their ranges, at a faster rate than the cold-water species experiencing range contractions (Chust *et al.* 2014, Villarino *et al.* 2015).

Our study suggests that not all species studied here will respond to future changes in environmental conditions in the same way. Those copepod species affiliated to colder, less stable and more productive conditions (Fig. 3.5) may therefore experience significant decreases in habitat suitability over the basin, leading to habitat contraction and/or shifts in their ranges. Alternatively, the species that thrive in more stable, warmer and more saline waters may be resilient or even favoured under future conditions.

Considering our results, we suggest that climate change in the Mediterranean Sea might decrease the habitat suitability for small and large filter-feeding herbivores (FG 3 and 7), while increasing it for small and large carnivores (FG 1 and 2). Future warming may also favour smaller phytoplankton and decrease primary production (Lazzari *et al.* 2014, Lewandowska *et al.* 2014). Thus, planktonic trophic interactions in the Mediterranean might be increasingly driven by predation on the protozooplankton and within the mesozooplankton: this should strengthen the “microbial

loop” (Azam *et al.* 1983, Lazzari *et al.* 2014), and reduce the transfer of energy from the phytoplankton to upper trophic levels.

### ***Caveats and directions for further improvement.***

In this study, we derived all niche traits from univariate GAMs, which merely represent one of the many existing ENMs (Franklin 2009, Merow *et al.* 2014). Although we have not explicitly tested the robustness of the niche estimates to ENM choice, we did visually compare the response curves with those obtained using generalized linear models (GLMs), maximum entropy (MaxEnt; Phillips *et al.* 2006), flexible discriminant analysis (FDA), multivariate adaptive regression splines (MARS), neural network analysis (ANN), classification tree analysis (CTA), boosted regression trees (BRT) and random forest (RF). Both GLMs and MaxEnt generated response curves with shapes quite similar to those obtained with GAMs. Though MARS are relatively similar to GAMs, the derived univariate curves were a lot fuzzier at their upper boundaries. This was the case with FDA models too, which presented jagged variations in their curves. Unrealistic step-like aspects were even more pronounced in response curves produced by CTA and BRT, while the most complex algorithms (RF and ANN) generated very noisy response curves, likely due to overfitting of spurious correlations (Merow *et al.* 2014). Many of these methods can be tuned in order to obtain smoother response curves, so model set-up should be cautiously chosen prior to modeling when using these ENMs. The use of GAMs therefore presented a good trade-off between model complexity and model accuracy and resulted in plausible response curves for marine ectotherms.

To further test the impact of ENMs set-up on niche traits prior to submission, we plan on: (i) exploring different levels of GAM smoothness (parameter  $k$ ), (ii) quantifying the differences in niche characteristics obtained through alternative ENMs algorithms (GAMs vs. GLMs vs. MaxEnt vs. BRTs and pruned RF for instance), (iii) exploring alternative background selection (pseudo-absences) methods, and (iv) repeating the modelling procedure by gradually subsetting the monthly species occurrence datasets to assess model sensitivity to information loss.

Furthermore, it is important to keep in mind that niche characteristics are computed from monthly surface climatologies, and therefore neglect the vertical dimension. As most of the studied species perform weak to strong DVM, the species’ thermal traits are likely to be biased towards warmer (surface) values. However, copepods in the Mediterranean Sea exhibit relatively weak migration behaviour (Scotto di Carlo *et al.* 1984; Brugnano *et al.* 2012) and are mostly concentrated within the first 100 meters of the water column (Siokou-Frangou *et al.* 2010). As most of the species presences come from vertical net tows ranging between the surface and 200m depth, we are confident that our niche models are representative of the species’ environmental envelopes.

Although our traits span diverse types and functions (*sensu* Litchman *et al.* 2013), many other quantitative and qualitative functional traits exist for zooplankton (Kjørboe 2011a, Litchman *et al.* 2013, Hébert *et al.* 2016). Our choice of traits was limited by the amount of available information, especially since we are studying more than a hundred of species. In spite of the growing body of literature publishing trait tables for zooplankton (Hirst and Kjørboe 2002, Kjørboe and Hirst 2014, Hébert *et al.* 2016), physiological rates (egg production, respiration, mortality, growth etc.) were only measured for a small pool of calanoid species (Barton *et al.* 2013). Compiling such traits for a greater number species is a priority for several reasons: (i) to better constrain the ecological meaning of plankton functional groups, (ii) to understand the trade-offs between trait values that lead to the FG, and (iii) to combine niche traits with physiological rates to provide quantitative evidence for the level of variation of traits in time and space, and at the community level. Defining the suitable functional space based on a subset of functional traits (i.e. by progressively removing feeding and/or spawning strategy) did not alter the main dichotomy between carnivores and non-

carnivores. FG 1 and 2 are always retrieved, and the detritivores (FG 5) also remain clustered together. When removing feeding strategy, the *Oithona* spp. (the only ambush-feeding omnivores) get scattered into other FG. Species from FG 3 remain close on the dendrogram, but as a subset of a herbivorous FG. Groups of smaller filter-feeding herbivores (FG 4 and 7) are the ones that get the most frequently re-shuffled.

Ultimately, the identified FG and trait values depend on the studied species pool in general. Though copepods represent the largest fraction of biomass and diversity in the mesozooplankton (Siokou-Frangou *et al.* 2010, Buitenhuis *et al.* 2013), ignoring other taxa, such as the cladocerans, pteropods, chaetognaths, salps and appendicularians, will likely ignore potentially important ecological functions associated with these other groups. Furthermore, accounting for more copepod species might modify the resulting trait-niche relationships. For instance, no link was found between body length and thermal niche traits, contradicting the temperature size rule that stipulates species body size to be negatively related to temperature (Atkinson 1994, Horne *et al.* 2016). This may be due to the fact we are not accounting for the largest copepod species since they are not present in the Mediterranean Sea. Therefore, even if the niche characteristics were computed from global scale models, the chosen species pool may not cover the environmental variability necessary to describe thoroughly the biogeography of all traits of marine zooplankton. The next step will be to enlarge the species pool to other zooplankton taxa and copepod species dominating in other basins, to verify whether our findings apply to zooplankton communities worldwide. This will also enable to explore the zooplankton's latitudinal patterns in thermal niche traits, and compare said patterns to those obtained for phytoplankton (Brun *et al.* 2015, Thomas *et al.* 2012), in order to better understand whether thermal niches parameters and their link with body size, or distribution ranges, are conserved across trophic levels. It would also be interesting to explore the spatio-temporal scales at which the FG vary: are FGs conserved across spatio-temporal scales from the local to subregional and macroecological ones, and from days to months and decades?

## Conclusion

We have found that the ecological niches of carnivorous copepods (independently of their size class, feeding strategy or spawning strategy) differ from those of large and small filter-feeding herbivores, and the generalist *Oithona* species. Our results imply that there are ecologically distinct copepod functional types with specific environmental preferences and ecological functions. The present study helps to bring closer global marine ecosystem models (Le Quéré *et al.* 2005, Buitenhuis *et al.* 2006) and descriptive observation-based studies that better resolve marine biodiversity (Brun *et al.* 2015). We recommend that future ecosystem models include multiple mesozooplankton FGs with different trait characteristics explicitly, and that their distribution and ecological niche characteristics are validated against the results of statistical modeling approaches. Statistical modeling studies such as the one conducted here, may thus aid with the future implementation of PFTs that better represent natural diversity and the processes that control ecosystem functioning. Coupling ENMs with functional traits enables to explore the temporal and spatial variability of functional diversity that may be more representative for ecosystem functioning than taxonomic composition (Vogt *et al.* 2013, Pomerleau *et al.* 2015). The present data and models may then be used with climate change projections, in order to assess its potential impact of environmental change on community structure and functional diversity in the Mediterranean Sea (Albouy *et al.* 2014b). The combination of databases unifying species functional groups with abundance estimates (Buitenhuis *et al.* 2013) and information on how they interact with the different ecosystem components and services (Lima-Mendez *et al.* 2015, Guidi *et al.* 2016) may propel plankton modelling towards more complex but better constrained systems.

## **Acknowledgements**

*This work received the financial support of the MerMex (Marine Ecosystems Response in the Mediterranean Experiment)/ MISTRALS French National Program, through the PlankMed action of Work Package 5. F.B. received support from the Climate-KIC initiative of the European Institute of Innovation & Technology (EIT) through a PhD grant and an international mobility grant to work at ETH Zürich. The authors are very grateful to Philipp Brun and Nicklaus E. Zimmermann for their advice on the methods. We thank Cécile Guieu for her comments on the manuscript, and Ben Randall for revising the language.*

### Résumé du Chapitre III et transition vers le Chapitre IV

Dans le troisième chapitre de cette thèse, nous avons cherché à savoir si les espèces constituant les **groupes fonctionnels de copépodes planctoniques marins** (tels que définis dans le Chapitre II) **présentent des préférences environnementales distinctes**.

Pour cela, nous avons modélisé la niche environnementale de 106 espèces à partir de leurs présences observées et de 6 variables prédictives (sélectionnées parmi 27), à l'échelle de l'Océan global. Nous avons utilisé des **ENMs de type GAM** (modèle additif généralisé). Les modèles multivariés ont montré que la distribution des copépodes peut être correctement reproduite à partir des six variables retenues. Les modèles univariés estiment la **courbe de réponse** des espèces étudiées à la variation de chacune des six variables environnementales. Ces courbes de réponses sont **résumées à quatre paramètres (centre, largeur, limites inférieure et supérieure) qui décrivent quantitativement la niche** des copépodes. Après avoir retiré les paramètres trop corrélés entre eux, les 11 paramètres restants ont été utilisés pour ordonner les 106 espèces de copépodes dans **l'espace des niches environnementales**, à partir d'une Analyse en Composante Principale (ACP).

En parallèle, les traits fonctionnels de ces mêmes espèces ont été utilisés pour re-définir sept groupes fonctionnels de copépodes planctoniques, de la même manière que dans le Chapitre II. Les **coordonnées des espèces dans l'espace des niches** ont permis de **calculer les coordonnées moyennes des groupes fonctionnels dans ce même espace**. Ensuite, des analyses de variance ont permis de tester la variation de groupes fonctionnels au sein de l'espace des niches environnementales.

Cette étude montre que les groupes fonctionnels définis sont constitués d'espèces présentant des niches environnementales différentes :

- I. les **groupes carnivores** (groupes 1 et 2) **sont affiliés à des conditions typiquement tropicales et oligotrophes** : plus chaudes, salées, caractérisées par des colonnes d'eau plus stables et présentant moins de variations saisonnières.
- II. les groupes composés des **larges herbivores filtreurs** (groupe 3), des **petits omnivores du genre *Oithona*** (groupe 6), et des **petits herbivores filtreurs produisant des sacs ovigères** (groupe 7) **sont associés à des conditions de plus forte saisonnalité et biomasse phytoplanctonique**, que l'on retrouve dans des zones plus froides, plus mélangées et moins salées.
- III. les détritivores (groupe 5) et les **autres petits herbivores filtreurs** (groupe 4) sont en moyenne positionnés au centre de l'espace de la niche : ils **ne peuvent pas être associés à des conditions environnementales particulières**, car leurs espèces sont très dispersées dans l'espace des niches.

De manière similaire, les positions des différentes valeurs de traits fonctionnels qualitatifs ont été explorées dans l'espace des niches. Le groupe trophique des espèces est le trait présentant le plus de variations significatives, devant la classe de taille, la stratégie d'alimentation et la méthode de ponte. Cela suggère que **le trophisme des espèces est le trait le plus structurant pour les groupes fonctionnels dans l'espace environnemental**.

De plus, cette étude suggère que la **température de surface, sa variation saisonnière, et la salinité de surface sont les prédicteurs les plus efficaces** pour modéliser la niche des copépodes, devant la profondeur de la couche de mélange, l'irradiance intégrée sur cette même profondeur, et la

concentration en chlorophylle a. Ces trois paramètres seront donc utilisés pour modéliser la niche des copépodes dans le chapitre suivant.

Dans l'espace des niches, la **majorité des 106 espèces modélisées est située dans les zones affiliées aux conditions chaudes et oligotrophes**. Ces espèces appartiennent aux genres dominant la composition et la biomasse du mésozooplankton en Mer Méditerranée, ce qui n'est pas surprenant étant donné le caractère très oligotrophe du bassin : ces espèces voient leur niche environnementale bien réalisée dans les conditions méditerranéennes. Les espèces situées du côté opposé dans l'espace des niches (donc associées à des conditions plus froides, plus variables et plus productives) ont une distribution moins étendue en Mer Méditerranée et sont souvent indicatrices de la circulation de surface des eaux Atlantiques.

Dans un contexte de changement climatique, de fortes hausses de température et de salinité sont prévues pour la fin du siècle en Mer Méditerranée. Pourtant, très peu d'études ont été faites quant à l'impact de ces changements sur la productivité et le fonctionnement des écosystèmes pélagiques régionaux. A l'heure actuelle, **aucune étude n'a modélisé les impacts du changement climatique sur la distribution et la composition du zooplankton dans ce bassin**.

Afin de comprendre comment le changement climatique anthropique peut affecter les écosystèmes Méditerranéens, il est donc nécessaire d'estimer l'impact des hausses de températures/ salinité sur la biodiversité des copépodes planctoniques marins. Il sera également crucial d'estimer comment elles peuvent impacter les différents groupes fonctionnels définis dans cette thèse, afin de mieux comprendre leur conséquence sur les fonctions écosystémiques assurées par ces mêmes groupes.

Dans le prochain chapitre de cette thèse, nous chercherons donc à **évaluer l'impact du changement climatique sur la biodiversité des assemblages de copépodes planctoniques en Mer Méditerranée**. Les données de présence à l'échelle globale des 106 espèces considérées précédemment seront associées à des climatologies globales de température et salinité de surface afin de modéliser les niches écologiques via différents modèles statistiques. Différentes configurations d'un modèle de circulation régional simulant l'impact du changement climatique sur les conditions océaniques (température, salinité, densité, circulation des masses d'eaux) de la Mer Méditerranée seront utilisées. Elles permettront de **projeter les niches des espèces dans les futures conditions** de surface, et ainsi **modéliser des assemblages** et les comparer à ceux obtenus pour le temps présent. Différents indices de biodiversité (section I.3.A) seront utilisés pour **quantifier les changements de richesse et de composition induits par le changement climatique**.

L'utilisation simultanée des modèles de niche environnementale et de modèles de circulation comporte de **multiples sources d'incertitude** (section I.3.C) : différents choix au sein d'un tel cadre de modélisation conduisent à des variations autour de la réponse moyenne. Or, des cartes d'incertitude sont rarement fournies avec celles obtenues grâce aux modèles de niche. Il est cependant nécessaire de montrer les zones les plus sensibles aux différents paramètres de la modélisation. De plus, la **contribution relative des différentes sources d'incertitude** en jeu a rarement été quantifiée. Dans le chapitre suivant nous analyserons donc en détail les sources d'incertitude associées à différents facteurs essentiels du cadre de modélisation.

# IV

## Investigating uncertainties in zooplankton composition shifts under climate change scenarios in the Mediterranean Sea

---

Fabio Benedetti, François Guilhaumon, Fanny Adloff, Sakina-Dorothée Ayata

Modified version of the manuscript submitted to *Ecography* (accepted under major text revisions).

« *Prediction is very difficult, especially about the future.* » Niels Bohr

### Introduction

The last decade has witnessed the emergence of environmental niche models as a popular tool for studying biogeography and macroecology (Zimmermann *et al.* 2010, Brotons 2014). Environmental Niche Models (ENMs) refer to a wide array of statistical methods that enable scientists to empirically relate distribution of a species to a suite of abiotic predictors in order to approximate its environmental niche (*sensu* Hutchinson 1957). Constructed models can be used to infer areas of potential habitat suitability for the species within or outside its known spatial range (Guisan and Zimmermann 2000, Owens *et al.* 2012). In a context of climate change, ENMs have been increasingly coupled with climate models to forecast future changes in species habitat suitability and/or distributions (Pearson and Dawson 2003, Guisan and Thuiller 2005, Brotons 2014). Therefore, ENMs can be used to identify regions that could experience biodiversity losses or gains, and thus can help to determine areas of priority for biodiversity management (Bellard *et al.* 2012).

However, the niche modelling procedure is sprinkled with decisional steps, from the initial conditions to the projections. Each step requires a decision among alternative options, each option has a consequence on the final inference, generating variability (or uncertainty) around the mean projection (Araújo and New 2007, Beaumont *et al.* 2008). In addition, uncertainty maps are often not provided with ENMs predictions (Rocchini *et al.* 2011). Studies quantifying and mapping the uncertainties in niche models predictions are scarce and when conducted are all based on terrestrial taxa such as New World birds (Diniz-Filho *et al.* 2009), freshwater fishes in France (Buisson *et al.* 2010), African vertebrates (Garcia *et al.* 2012), and European trees (Goberville *et al.* 2015). While these studies have clearly identified the choice of the statistical technique as the main driver of uncertainty, there is still no consensus on the best model. Ensemble forecasting has therefore been suggested as a solution to handle the variability of predictions based on different methods (Araújo and New 2007). However distinct modelling strategies often rely on different theoretical assumptions and data properties (e.g. presence-only *versus* presence-absence data, or distance-based *versus* regression-based methods), and therefore do not approximate the same facet of a species niche (Soberón and Nakamura 2009, Sillero 2011). Consequently, more research is needed to summarise the relative importance of different choices made within the niche modelling strategy (i.e. aims of the study, taxa ecological properties, ENM type and complexity, biological and climatic data characteristics) in a general framework (Merow *et al.* 2014).



Oceans play a key role in regulating Earth's climate (Sabine *et al.* 2004) and they provide important energetic and food resources for people throughout the world. Since climate change is threatening marine biodiversity and associated ecosystem services (Hoegh-Guldberg and Bruno 2010, Gattuso *et al.* 2015), it is crucial to better understand how species may respond to environmental fluctuations and how these may impact ecosystem function. Additionally marine species experience habitats with different characteristics compared to their terrestrial peers: there are less barriers to dispersal (Steele 1991), and temperature gradients are declined over much larger spatial scales. Also, marine taxa present original life cycles and ecological characteristics (ontogenetic shifts, spatial aggregation, mobility), as well as peculiar data properties (and biases) which may pose new challenges for niche modelling (Robinson *et al.* 2011). Occurrence-based niche modelling has mainly been developed by terrestrial ecologists and relatively ignored for applications in marine ecology (Robinson *et al.* 2011). Rather, marine ecologists have focused on the available abundance records to model the population dynamics of high trophic level taxa and their impact on food supplies (Cheung *et al.* 2010), or to relate their distribution shifts to climate fluctuations (Perry *et al.* 2005; Pinsky *et al.* 2013).

Amid all oceanic basins, the Mediterranean Sea occupies a particular position: this semi-enclosed basin is a hotspot for biodiversity (Myers *et al.* 2000, Bianchi and Morri 2000) that undergoes intense human activities (The MerMex Group 2011, Coll *et al.* 2012) and increased rates of warming due to anthropogenic climate change (Giorgi 2006). Ongoing and future warming of the basin will likely trigger a loss in biodiversity across different benthic communities (Danovaro *et al.* 2004, Garrabou *et al.* 2009, Coma *et al.* 2009). Pelagic communities are also likely to experience alterations in species composition due to northwards migrations of species following their optimal thermal niche (Sabatès *et al.* 2006). Northwards migration would promote the replacement of cold-water species by warm-water competitors (Ben Rais Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012), thus leading to alterations in the food-web structure (Albouy *et al.* 2014a) and modifications of the functional and phylogenetic components of biodiversity (Albouy *et al.* 2014b). However available projections only concern coastal fish assemblages, and potential community shifts in lower trophic levels (i.e. the plankton) are still lacking despite their major ecological importance. Mediterranean fishes primarily feed on mesozooplankton (Stergiou and Karpouzi 2002, Costalago *et al.* 2014), a group that is dominated (in abundance and diversity) by copepods (Siokou-Frangou *et al.* 2010, Mazzocchi *et al.* 2014). Copepods represent a key group in pelagic trophic webs and are major contributors to the marine carbon cycle (Mauchline 1998, Beaugrand *et al.* 2010). Climate variability has been shown to modify copepod biogeography and phenology (Beaugrand *et al.* 2002, Mackas *et al.* 2012), which, through bottom-up processes, altered the upper trophic levels (Beaugrand and Kirby 2010). Copepods have been identified as “*beacons of climate change*” (Richardson 2008) meaning they are an ideal group for monitoring changes in environmental conditions, and ensuing ecosystem modifications. For these reasons, ENMs are appropriate and necessary tools to estimate climate change impacts on copepod assemblages (Sunday *et al.* 2012).

Zoo- and phytoplankton rank among the taxa that are the least targeted by occurrence-based niche modelling (Robinson *et al.* 2011). To our knowledge, only four studies have used ENMs to model species niches for oceanic phytoplankton (Irwin *et al.* 2012, Pinkernell and Beszteri 2014, Brun *et al.* 2015, Barton *et al.* 2016). Zooplankton has been subjected to more niche-based studies, yet nearly all ENMs were developed for the North Atlantic and they were done with a limited set of model algorithms and species (Reygondeau and Beaugrand 2011, Beaugrand *et al.* 2013, Chust *et al.* 2014, Villarino *et al.* 2015, Brun *et al.* 2016a). These studies have focused on predicting shifts in habitat suitability for a few species and to infer changes in local biodiversity ( $\alpha$  diversity). To account for the broader regional species stock ( $\gamma$  diversity), one can use indices of  $\beta$  diversity

(representing the variation of species assemblages composition; Anderson *et al.* 2011), and combine them with  $\alpha$  diversity estimates to identify the patterns driving dissimilarity between present and future species assemblages (Dobrovolski *et al.* 2012).

The aims of our study are to (i) estimate potential shifts in zooplankton surface assemblages composition in the Mediterranean Sea under several climate change scenarios; and (ii) quantify the relative importance of uncertainty sources. Shifts in assemblages composition are derived from ENMs, and the major sources of uncertainty in those shifts are assessed using an Analysis of Variance (ANOVA; Diniz-Filho *et al.* 2009, Garcia *et al.* 2012). Our numerical experiment is based on a set of ten ENMs covering the majority of the commonly-used algorithms. Six different configurations of a regional circulation model are used to investigate the effects of greenhouse gas (GHG) emission scenarios and boundary forcings (BF). The uncertainty in composition shifts related to different boundary forcings, which has been shown to be at least of the same order of magnitude as the one related to the GHG emission scenario (Adloff *et al.* 2015), has never been investigated in previous studies, that have rather focused on the choice of the ENM, the choice of the circulation model, and the emission scenario (Diniz-Filho *et al.* 2009, Buisson *et al.* 2010, Garcia *et al.* 2012, Goberville *et al.* 2015). In addition, five different levels in species prevalences are tested to investigate this potential source of substantial uncertainty (Barbet-Massin *et al.* 2012, Meynard *et al.* 2013).

## Material and Methods

### *Species data.*

The geographical occurrences of 106 copepod species were compiled at the global scale. To generate this global dataset, first, several data sets on the geographical distribution of copepod species in the Mediterranean Sea were merged from multiple sources (Supplementary material of Benedetti *et al.* 2016). Secondly, in order to focus on the most common species of the basin (out of the 361 species thus recorded), only the species which presented at least 50 different records in the Mediterranean basin were retained ( $n = 193$ ). None of the retained species were endemic to the Mediterranean Sea (Razouls *et al.* 2005-2016) therefore species niches were calibrated at the global scale to avoid truncated response curves, and biased projections (Thuiller *et al.* 2004). To calibrate ENMs by including environmental conditions representative of the realised environmental niche at the global scale (Hattab *et al.* 2014), the species list was further filtered by retaining only those species for which occurrences could be retrieved worldwide from the Ocean Biogeographic Information System (OBIS; <http://www.iobis.org/>; assessed on the 11 December 2014). The final list contained 106 copepod species that are representative of the Mediterranean zooplankton surface assemblages (Mazzocchi *et al.* 2014, Benedetti *et al.* 2016). Our species pool covers nearly 20% of the overall 561 species that have been recorded in the basin so far (Razouls *et al.* 2005-2016). As this list of 561 species contains taxa that have been observed merely once in the basin, it contains many poorly-studied species that rarely occur in the region, and that are of lesser importance for the functioning of its pelagic ecosystems. Basin-wide sampling cruises (Nowaczyk *et al.* 2011, Mazzocchi *et al.* 2014) usually record less than 200 different species, and our chosen 106 all belong to this bulk community. Consequently, we are likely to cover the majority of the Mediterranean copepod community.

Observations were aggregated within the  $0.25^\circ \times 0.25^\circ$  grid cells of the World Ocean Atlas 2013 (WOA13; Levitus *et al.* 2013). Ultimately, only presences recorded across a defined 30-year baseline period (1965-1994) were kept. See Annexe C1 of this PhD thesis for the final list of copepod species names and their corresponding numbers of global and regional occurrences (after re-sampling on WOA13's grid).

### ***Present and future climatic data.***

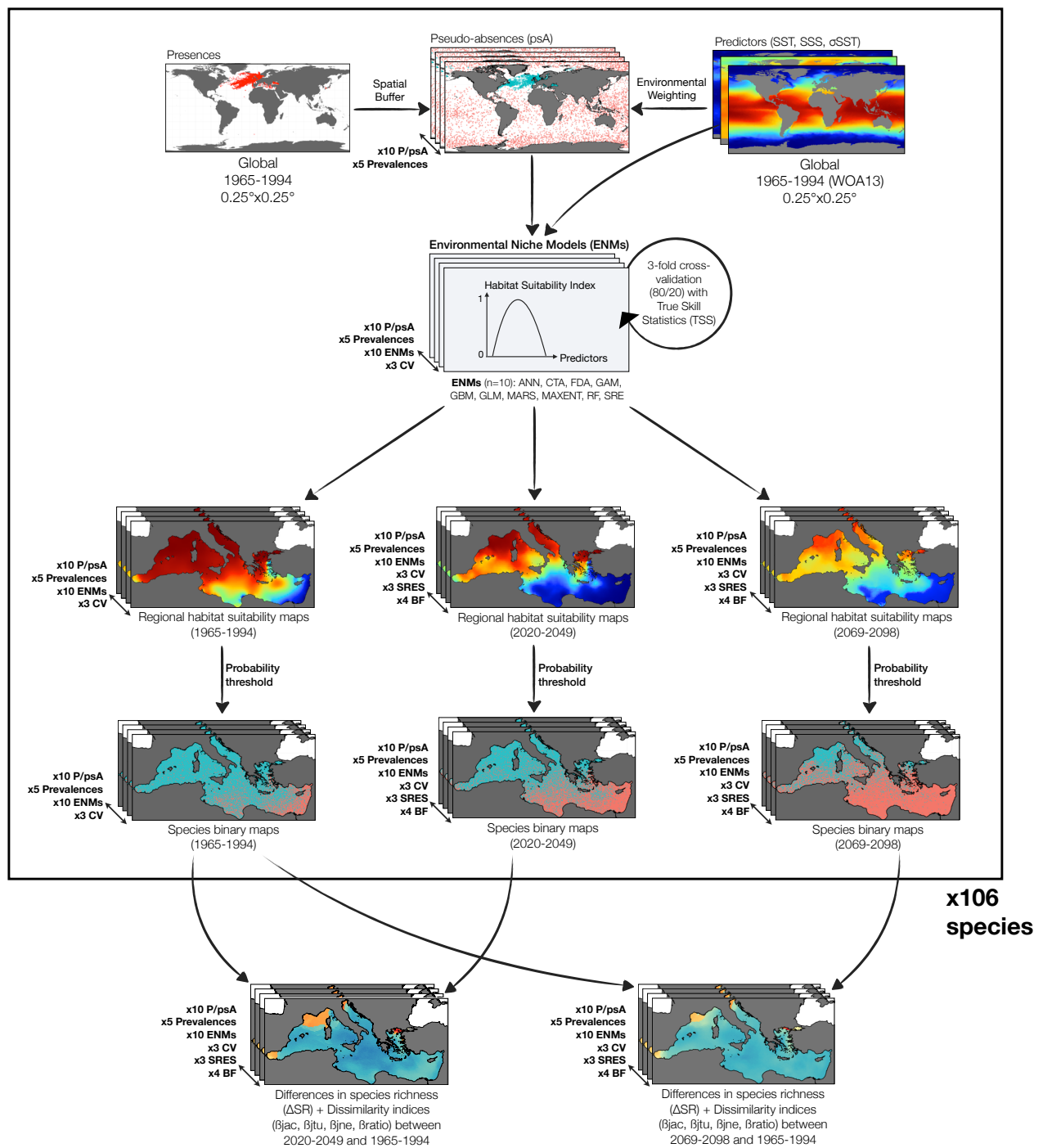
Sea surface temperature (SST) and sea surface salinity (SSS) were used as environmental predictors. These variables are commonly used when modelling copepod distributions because copepods are: (i) poikilothermic, (ii) passively dispersed, and (iii) not exploited by human activities (Richardson 2008, Reygondeau and Beaugrand 2011, Chust *et al.* 2014).

The use of 30-year climatologies is often advocated for calibrating ENMs when predicting species distributions under climate change scenarios (Roubicek *et al.* 2010, Harris *et al.* 2014). It is also important that these estimates match the period covered by the biological observations (Roubicek *et al.* 2010). 30-year climatologies for the baseline period (1965-1994) were constructed as follows. First, four seasonal (spring/summer/fall/winter) SST and SSS global *in situ* climatologies were retrieved from the WOA13 (Locarnini *et al.* 2013, Zweng *et al.* 2013; available at: <https://www.nodc.noaa.gov/cgi-bin/OC5/woa13/woa13.pl>), at a 1/4° resolution for each of the three decades constituting the chosen baseline periods: 1965-1974, 1975-1984, 1985-1994. For each variable (SST and SSS), global decadal climatologies were then computed by averaging across the four initial seasonal climatologies. In addition, the standard deviation of SST was computed to obtain decadal climatologies of the seasonal variation of SST ( $\sigma$ SST) for each of the three periods.  $\sigma$ SST was used as a third environmental predictor for modelling the species niches. The newly-defined decadal climatologies were used to compute the final estimates of average SST, average SSS, and average  $\sigma$ SST, for the full 1965-1994 period that was used to calibrate the ENMs.

Projected fields of SST,  $\sigma$ SST, and SSS over the Mediterranean Sea were obtained from the regional ocean general circulation model NEMOMED8 (Beuvier *et al.* 2010) under multiple forcing configurations (Adloff *et al.* 2015). NEMOMED8 is the Mediterranean configuration of the NEMO ocean model (Madec 2008). It uses water-energy fluxes, river discharges, and water exchanges to predict physical tracer values over the entire basin and within an Atlantic buffer zone. Its horizontal resolution is 1/8° (~9 to 12 km grid cells depending on latitude) and it has 43 vertical levels. NEMOMED8 has been previously used to project fish distributions under climate change scenarios (Ben Rais Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012, Hattab *et al.* 2014).

Such a Mediterranean ocean model configuration presents three main sources of boundary forcings: the Atlantic hydrography, the river runoff and the atmospheric surface fluxes. To assess projection uncertainty related to the choice of the GHG emission scenario and to the choice of the different boundary forcings of the ocean model, we used the 6-member ensemble scenario simulations of Adloff *et al.* (2015). In their numerical experiments, the origin of the model boundary forcings (surface flux, river runoff, and Atlantic hydrography) was alternatively changed, and they considered three different scenarios of GHG emission. The GHG emission scenarios used in their study are based on the Special Report on Emission Scenarios (SRES) of the Intergovernmental Panel for Climate Change (IPCC 2007). The authors' annotations for the model runs were kept (A2, A2-F, A2-RF, A2-ARF, A1B-ARF, B1-ARF) with A2, A1B, and B1 indicating the GHG emission scenario, F the updated surface fluxes conditions, R the updated river runoff conditions, and A the updated Atlantic hydrography conditions. The sensitivity to each of the ocean model boundary forcings can be assessed through the “one to one” comparison among the simulations A2, A2-F, A2-RF, and A2-ARF. The comparison between A2-ARF, A1B-ARF, and B1-ARF allows to assess the uncertainty related to the choice of the GHG emission scenario. The latest IPCC report provides the scientific community with more recent GHG concentration scenarios (Representative Concentration Pathways RCPs; IPCC 2013), but to date there is no regionalized climate change model for the Mediterranean Sea, under RCP scenarios.

Monthly outputs of the ocean model were used to calculate seasonal and decadal climatologies of mean SST, mean SSS, and mean  $\sigma$ SST following the WOA13 mode (Levitus *et al.* 2013) for two



**Fig. 4.1** - Schematic summary of the analytical framework of the study. For each 106 species, environmental weighting and spatial buffering are used to generate 10 P/psA datasets and each is used to calibrate 10 different ENMs. The niche models are used to project species habitat suitabilities in present (1965-1994) and future (2020-2049; 2069-2098) time periods at the regional scale. Different configurations (SRES and BF) of the regional circulation model are used to investigate their relative contribution to uncertainties. Habitat suitability maps are transformed into binary (P/A) maps (maximizing TSS threshold criterion) which are used to generate the species assemblages. Differences in species richness ( $\Delta SR$ ) and composition ( $\beta$ div indices) are computed by comparing the assemblages of 2020-2049 and 2068-2098 to the 1965-1994 assemblages.

future 30-year periods: one for mid-century projections (2020-2049), and one for end-of-century projections (2069-2098). Similarly, monthly outputs for the baseline period were used to construct additional climatologies of mean SST SSS and  $\sigma$ SST. These were then used to compute the modelled climatological anomalies for the three environmental predictors. The modelled climatological anomalies were added to the baseline *in situ* climatologies to obtain future fields of SST, SSS, and  $\sigma$ SST that are partially corrected for the bias between NEMOMED8 and observations. Therefore, ENMs that were calibrated on observational climatologies were not directly projected on modelled data (Hattab *et al.* 2014).

The final climatologies were then used to project the 106 copepod habitat suitabilities in 2020-2049 and 2069-2098, using ENMs (Fig. 4.1). See Annexe C2 of the present thesis for a comparison of NEMOMED8 outputs against WOA13 observations, and a summary of the climatic anomalies used for predicting species habitat suitabilities in 2020-2049 and in 2069-2098.

### ***Environmental niche modelling and uncertainty in species prevalences.***

To investigate the uncertainty related to the choice of the ENM, we modelled copepod species distribution using ten algorithms covering the complexity range of the statistical methods commonly adopted for niche modelling (Merow *et al.* 2014): three regression-based models: Generalized Linear Model (GLM), Generalized Additive Model (GAM), Multivariate Adaptive Regression Splines (MARS); one classification-based model: Flexible Discriminant Analysis (FDA); two tree-based models: Random Forest (RF), Classification Tree Analysis (CTA); and three machine learning models: Boosted Regression Trees (BRT), Artificial Neural Networks (ANN), and Maximum entropy (MAXENT; Phillips *et al.* 2006). These nine models require either presence/absence (P/A) data or presence-background (P/B) data (for MAXENT, Yackulic *et al.* 2013, Guillera-Aroita *et al.* 2014). An additional presence-only (P/O) ENM was also used: Surface Range Envelope (SRE, equivalent to the Bioclim model; Busby 1991). Analyses were implemented within the *biomod2* package (Thuiller *et al.* 2013) for the R statistical and programming environment (R Core Team 2014).

For the nine algorithms requiring P/A (or P/B) data, pseudo-absences (psA) were randomly generated after defining both environmental and spatial weighting (Engler *et al.* 2004, Hengl *et al.* 2009, Hattab *et al.* 2013), in order to place them in regions of lowest environmental suitability and far from the known presences (Hattab *et al.* 2014). The method employed for drawing pseudo-absences strongly impacts ENMs outputs, and it should be chosen in light of the species' ecological characteristics (Chefaoui and Lobo 2008, VanDerWal *et al.* 2009, Barbet-Massin *et al.* 2012). Zooplankton is composed of ectotherms whose population dynamics are tightly coupled to climate (Hays *et al.* 2005, Richardson 2008, Beaugrand *et al.* 2013), and whose individuals are passively dispersed over very large spatial scales in relatively short time periods (Jönsson and Watson 2016). Therefore, building on the results of Chefaoui and Lobo (2008), we chose to employ the following method to randomly generate psA.

Firstly, the reverse environmental weighting was based on a P/O ecological niche factor analysis (ENFA; Hirzel *et al.* 2002). This multivariate ordination technique allocates a degree of similarity (ranging between 0 and 100) to each cell (at the global scale for ENM calibration) by comparing the species environmental envelope to the environmental conditions (using the three selected predictors). It therefore provides an habitat suitability index (HSI) that was used together with the distance to presences to produce the following probability distribution  $\tau$  (Hengl *et al.* 2009):

$$\tau_{(x)} = \left[ \frac{d_{(x)} + (100 - HSI_{(x)})}{2} \right]^2$$

with  $d$  being the distance to presences normalized by the maximum distance, and pseudo-absences are increasingly drawn at the edge of low HSI values because of the squared term.  $\tau$  was used as a probability density function to randomly simulate pseudo-absences in unsuitable habitats and further away from known presences. Additionally, we argue that this method allows to draw the psA in the environment that is theoretically reachable for the studied species (as recommended by Barve *et al.* 2011) because at decadal time scales, planktonic communities are well-connected anywhere in the ocean, as recently demonstrated by Jönsson and Watson (2016).

Moreover, the chosen number of psA can also have a strong impact on ENMs projections (Barbet-Massin *et al.* 2012, Meynard *et al.* 2013). Considering the regional occurrence data do not allow to approximate each species' prevalences in the Mediterranean Sea (because of the low surface coverage of scientific cruises), we chose to draw a varying number of psA for each species. This also allowed to investigate the relative amount of uncertainty related to species prevalence. Different levels of species prevalences were considered by increasing the ratio of drawn pseudo-absences over the number of presences (which was kept constant at the number of observations): 1 (npsA = nP), 0.67 (npsA = 1.5\*n), 0.5 (npsA = 2\*nPres), 0.1 (npsA = 10\*nP), and 0.02 (npsA = 50\*nP). These 5 prevalence levels were finally used in the variance analysis (see below) as an additional uncertainty factor, together with ENM choice, SRES, BF and the ensuing interaction terms.

To account for stochasticity in the psA generation process, 10 different psA realisations were carried out for each species (so each species presents 50 P-psA datasets). For every species and every ENMs algorithm, the 50 P/psA datasets were split into a calibration set (80%) and a testing set (20%). Models were evaluated according to the True Skill Statistic (TSS) criterion (Allouche *et al.* 2006) with a three-fold cross-validation. See Annexe C3 of the present thesis for the species' evaluation scores.

### ***Mapping future shifts in species assemblages.***

P/A distribution maps were generated from the habitat suitabilities over the Mediterranean Sea for each species (Fig. 1), and for each combination of ENM ( $n = 10$ ), cross-validation runs ( $n = 3$ ), prevalence level ( $n = 5$ ), pseudo-absence realisation ( $n = 10$ ) and hydrodynamical model's boundary forcings ( $n = 6$ ). This was done for both the mid-century (2020-2049) and the end-of-century (2069-2098) periods. Species assemblages (i.e. the sum of species modelled as present or absent in each cell grid) were built by stacking all the species P/A maps (according to the identity of the above-mentioned parameters). Species assemblages for the baseline period were simulated in the same manner, but for a single set of environmental conditions (WOA13 baseline climatologies). By comparing the projected present and the predicted future assemblages, indices of community shifts related to  $\alpha$  and  $\beta$  diversity were computed within each grid cell: difference in species richness ( $\Delta SR$ ), and Jaccard's dissimilarity index ( $\beta_{jac}$ ).

For each period, the sum of the species modelled as present was used to estimate species richness.  $\Delta SR$  was computed as the difference between future species richness and the baseline species richness, and was used to assess whether climate changes would promote or weaken copepod  $\alpha$  diversity.



Pairwise Jaccard's dissimilarity index (ranging between 0 and 1) is given by:

$$\beta_{jac} = \frac{b + c}{a + b + c}$$

where  $a$  is the number of species present at both time periods,  $b$  is the number of species present in the baseline period only, and  $c$  is the number of species present in the future time period only. It was used to assess the temporal changes in species assemblages composition. In addition, by applying the framework of Baselga *et al.* (2012),  $\beta_{jac}$  values were decomposed into its two additive components: nestedness ( $\beta_{jne}$ ) and turnover ( $\beta_{jtu}$ ). The latter expresses species replacement without the influence of  $\Delta SR$  between time steps as follows:

$$\beta_{jtu} = \frac{2 \min(b, c)}{a + 2 \min(b, c)}$$

The difference between  $\beta_{jac}$  and  $\beta_{jtu}$  expresses the nestedness component  $\beta_{jne}$  that accounts for the amount of dissimilarity that is due to differences in richness ( $\beta_{jne} = \beta_{jac} - \beta_{jtu}$ ). It is formulated as follows:

$$\beta_{jne} = \frac{\max(b, c) - \min(b, c)}{a + b + c} \times \frac{a}{a + 2 \min(b, c)}$$

Moreover, the ratio between  $\beta_{jne}$  and  $\beta_{jtu}$  ( $\beta_{ratio} = \beta_{jne} / \beta_{jtu}$ ) was computed and related to  $\Delta SR$  in order to understand which component had the highest contribution to future changes in the species assemblages (Dobrovolski *et al.* 2012, Albouy *et al.* 2012). For instance, a  $\beta_{ratio}$  value greater than 0.5 indicates that the observed dissimilarity is driven by nestedness, which can happen under both increases or decreases in richness. Alternatively, a value lower than 0.5 indicates the pattern of community shift is driven by replacement.

When  $\Delta SR$  is positive and turnover drives the dissimilarity in the assemblage, it means that climate change promotes diversity by creating favourable conditions for species that were not present previously (while the new conditions are unfavourable for the species composing the initial assemblage). When  $\Delta SR$  is positive and nestedness drives the dissimilarity, climate change promotes  $\alpha$  diversity while not modifying the initial assemblage composition. The reverse cases are modelled when the predicted  $\Delta SR$  is negative, in which case climate change alters diversity by changing (or not) assemblage composition. The above-mentioned indices were computed with the *betapart* R package (Baselga and Orme 2012).

### **Processing novel climate conditions.**

To identify where niches are projected into novel combinations of environmental predictors (Zurell *et al.* 2012, Mesgaran *et al.* 2014), cells where ENMs extrapolation occurs were determined according to the species Multivariate Environmental Similarity Surface (MESS; Elith *et al.* 2010). This extended version of the Bioclim algorithm enables to evaluate how dissimilar the environment used for projecting the ENMs is from the species native range (i.e. reference envelope used for ENMs calibration). The MESS maps present both positive and negative values, the later designating

the cells where novel climate conditions occur. Since the maps depend on the calibration dataset, MESS values were computed for each species and for every combination of prevalence level and future circulation model forcing conditions (i.e. SRES and BF, thus 30 maps per species). The psA realisation and the cross-evaluation run do not generate enough variability in the MESS so they were not taken into account at this stage of the framework.

Within each cell, the species presenting negative MESS values were discarded from the assemblage, and changes in  $\alpha$  and  $\beta$  diversity were computed without them. The ratio of species being discarded was computed and mapped for each prevalence and NEMOMED8 configuration (data not shown) in order to assess where non analog climates have the strongest impact. In the cases where novel conditions do not allow to predict changes in copepod diversity (because all species had to be discarded from the assemblages), the corresponding cells were left blank in the consensus projections and were ignored in the subsequent variance analysis (see below). All analyses were also carried out while ignoring differences in MESS. But, as it did not alter the main results, only the results obtained when accounting for non analog climates will be presented. Density distributions in future Mediterranean environmental ranges were visually compared to the current ones to identify the combination of predictors that may lead to the appearance of novel climate conditions (data not shown).

### ***Consensus projections and partitioning sources of uncertainties.***

To identify the dominant patterns in assemblages shifts, consensus maps were drawn for each of the calculated indices by averaging their values within each cell and across every model run. The associated standard deviation was used to assess variability between runs as well as its spatial distribution over the basin.

Three-way ANOVA was used to assess the individual contributions of the different uncertainty sources to the overall variability in  $\Delta$ SR and all dissimilarity indices (Diniz-Filho *et al.* 2009, Garcia *et al.* 2012): ENMs, emission scenario (SRES), circulation model boundary forcing (BF), species prevalence, and the ensuing interaction terms. BF and SRES were treated separately in the variance analyses because not all BF forcings have been developed for every SRES. The relative amount of uncertainty attributable to the various sources (and their interactions) was estimated as the proportion of sum of squares in respect to the total sum (Diniz-Filho *et al.* 2009, Garcia *et al.* 2012).

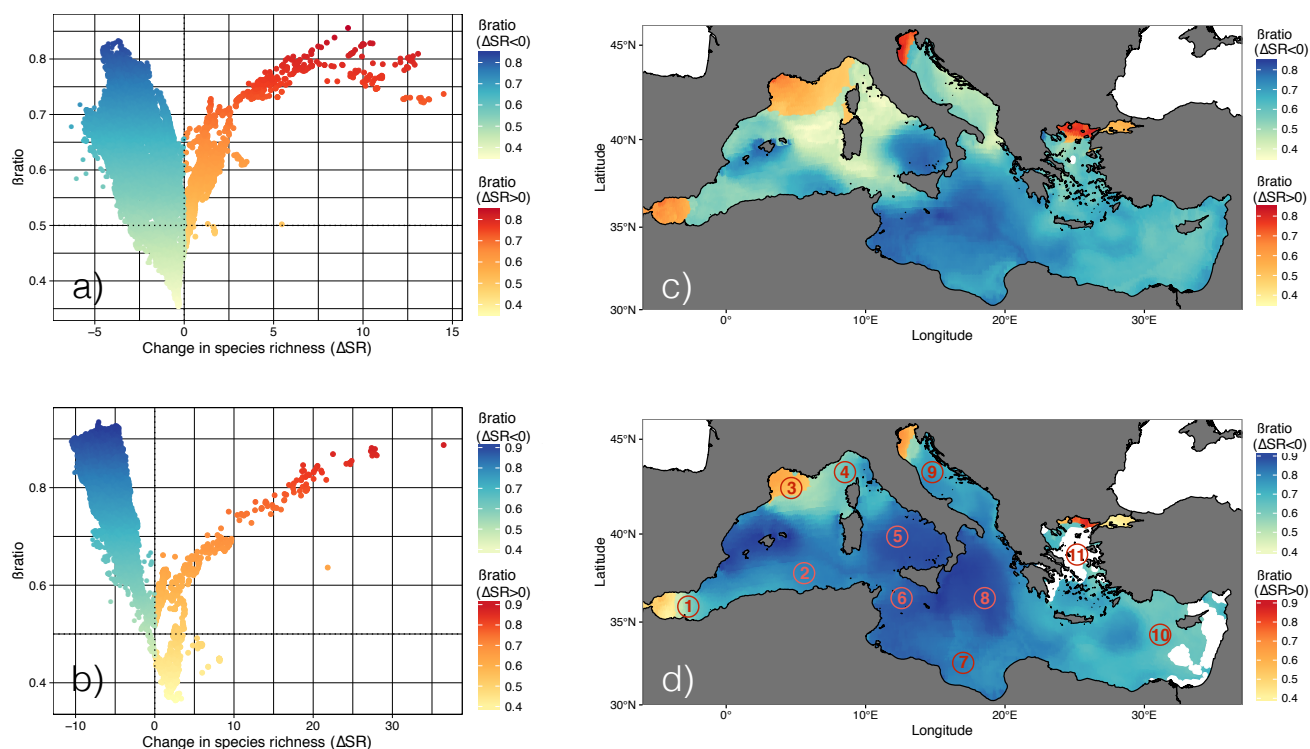
The three-way ANOVA was performed in a linear mixed-effect model framework that allowed to account for the variation in effect size produced when iterating 3 cross-validation runs within 10 psA realisations.

To further examine how projections differ under combinations of ENMs and ocean model configurations (i.e. both BF and SRES), values of  $\Delta$ SR were averaged to obtain consensus projections for each combination of BF/SRES and ENMs (e.g. SRE-A2, MAXENT-B1ARF, GLM-A2F, etc.). Similarity between these projections were assessed by analysing their loadings on the first principal component of an unscaled Principal Component Analysis (PCA; Legendre and Legendre 2012). All statistical analyses were conducted under the R environment (R Core Team 2014), and all graphics were produced with the *ggplot2* library (Wickham 2009).

## **Results**

Consensus patterns of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity show that species nestedness with declines in richness is the main pattern that explains dissimilarity between present and future copepod surface assemblages ( $\Delta$ SR < 0 and  $\beta$ ratio < 0.5; Fig. 2). Indeed, 91.63% and 95.85% of the cells exhibit a decline in species richness by 2020-2049 and 2069-2098, respectively. Average  $\Delta$ SR is -2.13 for the mid-century period and -5.13 for the end-of-century period (average SR for the baseline period





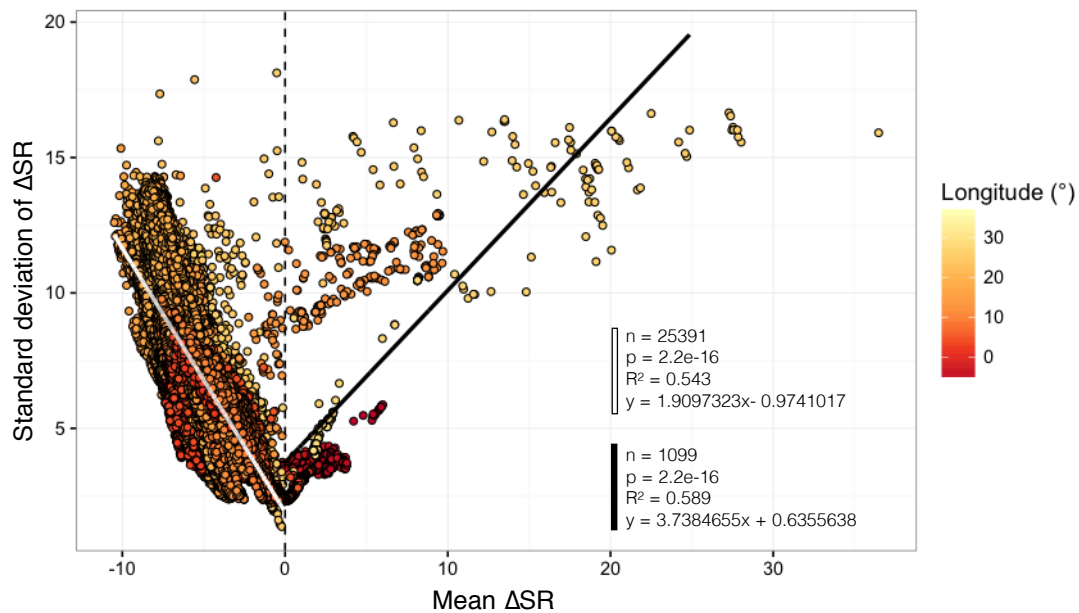
**Fig. 4.2** - Changes in species richness and composition between the baseline period (1965-1994) and 2020-2049 (a,c) and 2069-2098 (b,d) for the copepod assemblages of the surface Mediterranean Sea. Changes in species composition are quantified using Jaccard's dissimilarity index  $\beta_{jac}$  (a,b) and the  $\beta$ ratio index (c,d). Numbers in (d) indicate the main Mediterranean sub-basins: 1) Alboran Sea 2) Algerian and Tunisian waters 3) Gulf of Lions 4) Ligurian Sea 5) Tyrrhenian Sea 6) Sicilian Strait 7) Tunisian and Libyan shelf waters 8) Ionian Sea 9) Adriatic Sea 10) Levantine Sea 11) Aegean Sea.

being 75.83). The projected patterns are spatially structured. The largest decreases in richness are observed in the eastern Mediterranean basin (Fig. 4.2c-d). The few cells that show positive  $\Delta SR$  (8.37% by 2020-2049; 4.15% by 2069-2098) are located in the northwestern area (Gulf of Lions Ligurian Sea), the eastern Alboran Sea, and the northernmost parts of the Adriatic and the Aegean Seas (Fig. 4.2c-d), which are characterized by milder temperature and lower salinity waters, both now and in the future. Both gains and losses in richness are mainly associated with nestedness. Most of Mediterranean cells show mean  $\beta$ ratio values higher than 0.5 for 2020-2049 (total mean  $\beta$ ratio = 0.63). By 2069-2098, 1.69% of the cells exhibit a higher contribution of turnover to assemblages' dissimilarity (total mean  $\beta$ ratio = 0.77). Gains in species richness associated with turnover only appear in the Alboran and Marmara Seas by 2069-2098 (Fig. 4.2d).

Within each assemblage, species experiencing novel climate conditions were removed to avoid projecting into non analog climates. As shown on Fig. 4.2c,d, non analog conditions dominate in the central Aegean Sea and the easternmost part of the Levantine basin by 2069-2098, due to non analog SSS values (meaning future SST and  $\sigma$ SST were always within the range of the calibration data). The entire Levantine basin is actually affected by novel salinity conditions, as nearly 50% of the species had to be discarded from the assemblages, depending on the considered model forcings and prevalences (data not shown).

Standard deviations of  $\Delta SR$  were computed within each cell to assess its variability across runs (Fig. 4.3). The amplitude of the predicted losses in species richness scales with its variability ( $R^2 = 0.54$ , P-value  $< 2.2 \times 10^{-16}$ ) which is also true for the cells that exhibit positive  $\Delta SR$  value ( $R^2 = 0.59$ , P-value  $< 2.2 \times 10^{-16}$ ). The strongest differences in richness and assemblage dissimilarity rates occur in the eastern part of the Mediterranean basin. Uncertainties across model runs are therefore larger

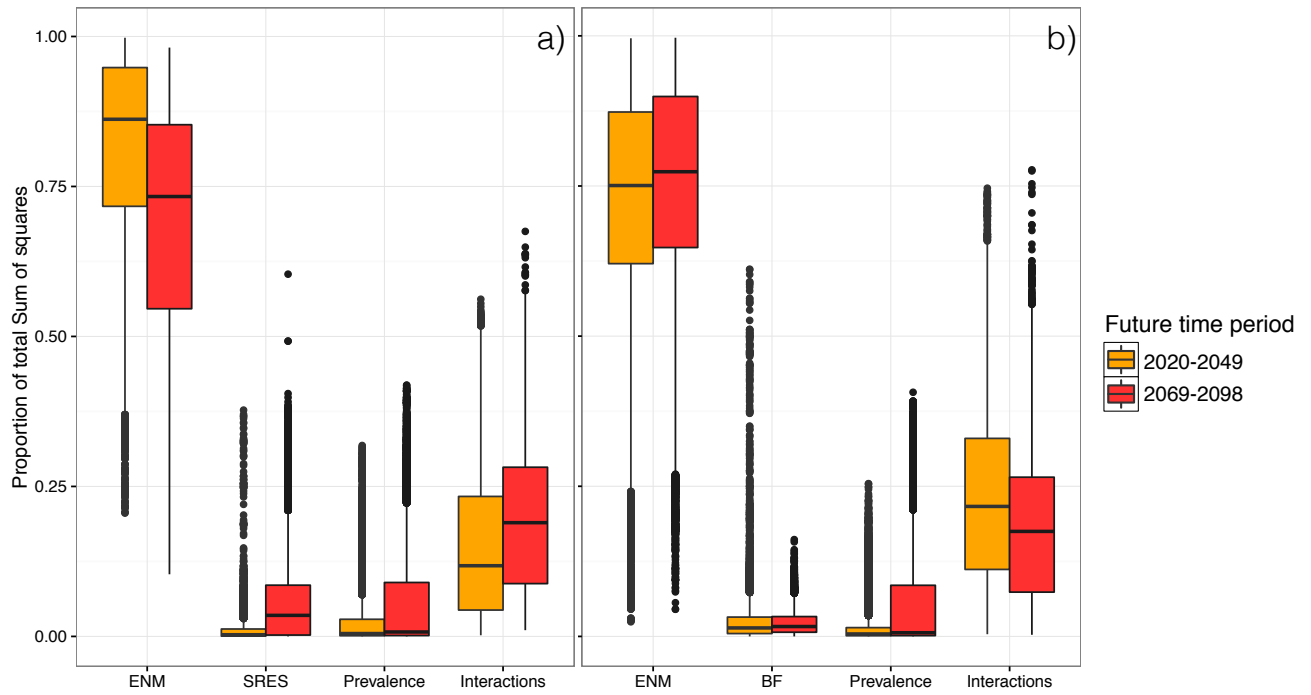
in these regions. In contrast projected changes are less variable in the western basin, where most model runs appear to agree towards smaller dissimilarity in species assemblages.



**Fig. 4.3** - Linear relationships between the average value of predicted  $\Delta SR$  and the associated standard deviation, for the Mediterranean cells exhibiting both losses and increases in richness. Mean  $\Delta SR$  values come from all ENMs predictions for the 2069-2098 period. The two linear model statistics are given in the figure.

Three-way ANOVA based on linear mixed-effects models helped disentangling the relative contribution of different sources of uncertainty. For both future time periods, the choice of the ENMs explains most of the variability in projections of  $\Delta SR$  (Fig. 4.4a,b). The same result was obtained for the dissimilarity indices and are therefore not commented. On average, the relative contribution of ENMs to the total sum of squares increases from 72.68% in 2020-2049 to 74.14% in 2069-2098, when accounting for the choice of BF. When accounting for SRES rather than BF, ENMs' average contribution decreases from 82.25% in 2020-2049 to 68.66% in 2069-2098. The second most important contributing factors are the interactions terms, indicating divergent ENMs responses according to different BF and SRES configurations (23.16% in 2020-2049 and 17.96% in 2069-2098 when accounting for BF; 14.44% in 2020-2049 and 19.81% in 2069-2098 with SRES). Independently of the time period, the choice of the BF, the SRES, or the prevalence level, always show mean relative contributions lower than 6%, and therefore are not commented.

Predicted shifts in species assemblages under climate change are mainly driven by the ENMs and their interactions with either the BF or the SRES, therefore similarities of the ENMs' average  $\Delta SR$  projections were then examined through a PCA. The first two Principal Components (PC1 and PC2) explain 87.73% of total variance. However, SRE predictions' relative contribution to PC1 and PC2 reaches 48.85% (Fig. 4.5a), meaning all other ENMs were poorly represented in the ordination space. Since all PCs are orthogonal to one another and the P/A ENMs are contributing to non-significant components, SRE projections should not be averaged together with the other methods in an ensemble forecasting framework. Consequently, they were examined separately. When averaging SRE-related projections, higher consensus values of negative  $\Delta SR$  with species nestedness are obtained for most of the basin (Fig. 4.5b).

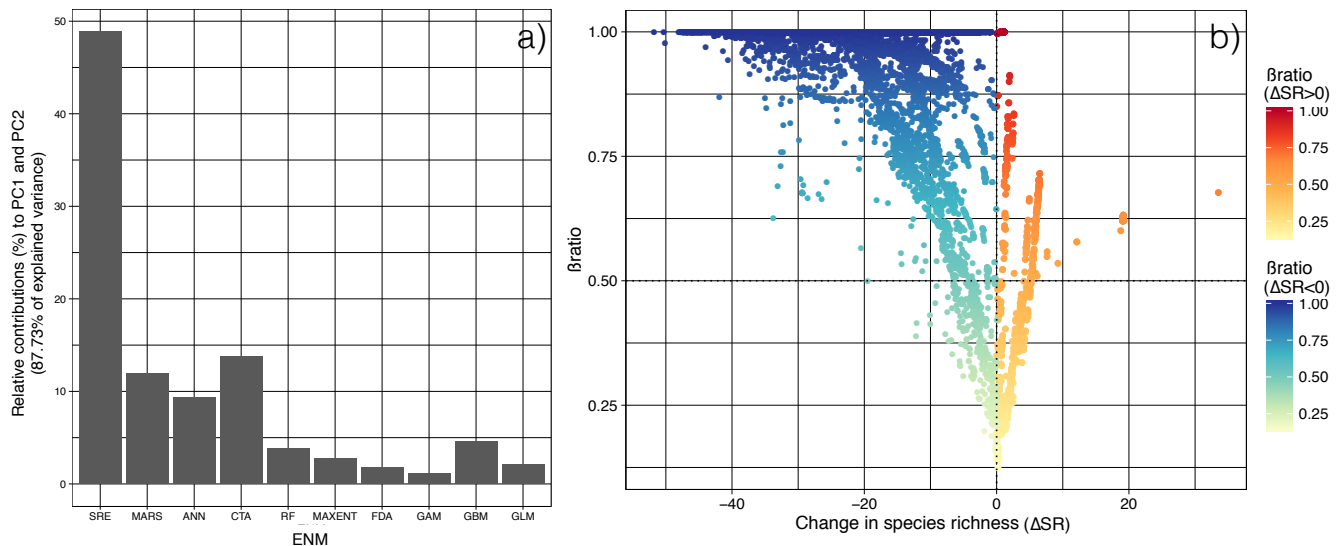


**Fig. 4.4** - Proportion of the total sum of square attributed to the following source of uncertainties: (a) ENM, GHG emission scenario (SRES), species prevalence, and associated interaction terms, and (b) ENM, boundary forcings, species prevalence and associated interaction terms, for the two future time periods (2020-2049; 2069-2098).

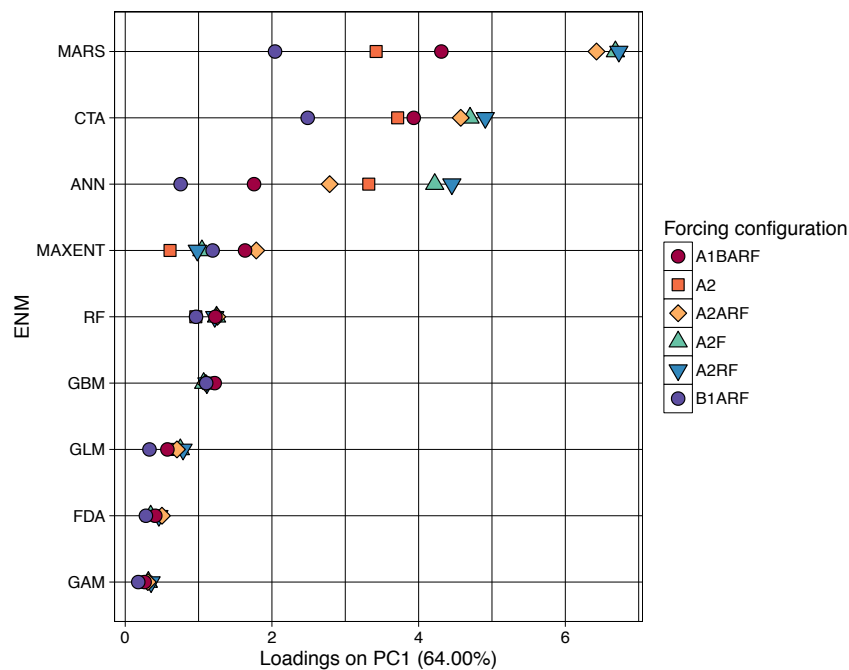
Mean  $\Delta$ SR in the Mediterranean Sea for 2069-2098 decreases to -11.21 while the mean  $\beta$ ratio increases up to 0.95. The proportion of cells exhibiting strictly positive  $\Delta$ SR slightly increases from 4.15% to 7.85%.

A second PCA was performed without the SRE projections. Again, the loading coordinates of the other methods are used to explore their degree of similarity in their  $\Delta$ SR forecasts (Fig. 4.6). Examining the maps of mean  $\Delta$ SR for each correlative ENM (data not shown) revealed that loadings along the first PC (explaining 64.00% of total variance) is to be interpreted as an increasing gradient in the predicted species loss. Indeed, all nine correlative ENMs agreed on predicting increases in species richness while they predicted decreases in species richness with varying magnitudes. Consequently, ENMs with higher loadings on PC1 are those that predict greater declines in richness (Fig. 6). MARS projections are the most pessimistic regarding  $\Delta$ SR values, with all its configurations having higher loadings than the other ENMs. The more pessimistic models include MARS, CTA and ANN (arranged in order of pessimism). The least pessimistic forecasts are produced by the remaining models: MAXENT, RF, FDA, GAM, GBM and GLM.

The spread between the different configurations of the circulation model within each ENM also reveals which methods are more sensitive to the choice of the BF and the SRES. The ENMs predicting the most negative values of  $\Delta$ SR are also the ones with the most variability in loadings along PC1 (MARS followed by CTA and ANN). A significant correlation was found between the ENMs average loadings and the range of loadings (the distance between the least conservative configuration (A2ARF) and the most conservative one (B1ARF) ( $R^2 = 0.82$ , P-value < 0.001). This indicates the most pessimistic ENMs are also the most sensitive to the choice of the BF and SRES.



**Fig. 4.5** - (a) Relative contribution of the 10 ENMs to the first two Principal Components of a PCA, SRE projections are incomparable to presence-absence and presence-background ENMs' forecasts. (b) Consensus changes in species richness and surface assemblages composition between the baseline (1965–1994) and the future (2069–2098) time periods, based on SRE models only, quantified using the Jaccard's dissimilarity index  $\beta_{jac}$ .



**Fig. 4.6** - ENMs loadings (excluding SRE) on the first Principal Component (72.36% of explained variance) of an un-scaled PCA based on their mean projections of  $\Delta SR$  for the 2069–2098 period. Colors and shapes describe the forcing configuration of the circulation model (BF and SRES). PC1 represents a gradient in predicted species losses (negative  $\Delta SR$ ), ENMs with higher loadings are the ones predicting greater rates of species loss. Within-ENM spreading of the loadings along PC1 indicates the method sensitivity to the choices of the SRES/BF (i.e. the strength of interactions).

## Discussion

In the present study, we explored uncertainties in predicted composition changes in Mediterranean copepod surface assemblages under multiple climate change scenarios. Different combinations of species prevalences, ENMs, circulation model boundary forcings, and SRES were used to forecast shifts in species assemblages for the 21<sup>st</sup> century. We documented the sources of uncertainty that result from these choices. Our results have implications for studies aiming to forecast changes in habitat suitabilities for planktonic species with ENMs, from both a technical and theoretical perspectives.

### *Main sources of uncertainties.*

Our results are in agreement with previous studies (Diniz-Filho *et al.* 2009, Buisson *et al.* 2010, Garcia *et al.* 2012) which documented variability in mid-century and end-of-century forecasts due to the differences between ENMs outputs (Fig. 4.4). The main divergence occurs between the SRE model, the sole P/O ENM considered here, and all the other ENMs that were based on P/psA (or P/B for MAXENT) data (Fig. 4.5).

Dissimilarity between present and future assemblages was much greater with the SRE than with the other methods. But the dominant pattern in explaining the dissimilarity was nestedness in species losses in all cases. Previous studies comparing P/O to P/A (or P/psA and P/B) methodologies consistently found SRE models to underestimate species ranges, which translates into more pessimistic forecasts in species richness changes (Pearson *et al.* 2006, Hijmans and Graham 2006). The SRE uses percentile distribution to draw a rectangular “box” around the presence data (a range envelope) in environmental space (Busby 1991). SRE diversity projections will depend on the overlap between the defined envelope and the future conditions, whereas P/A models (e.g. GLM-derived response curves) allow to recognise favourable areas even beyond the range of the observed presences. The large discrepancies between the SRE and the P/psA models are also due to the chosen psA simulation methodology. Environmental and spatial weightings were applied such that psA were assigned in unsuitable areas as far as possible from known presences (Hengl *et al.* 2009). Thus the environmental range captured by the SRE is much narrower than the one captured by the other models.

The similarity between correlative ENMs outputs along the first component of a PCA can be related to the resemblance between the models’ algorithms (Fig. 4.6). Regression-based methods forecasts are similar to one another (GLM, GAM, FDA). The same is evidenced for complex classification-trees (GBM, RF). GBM predictions are similar to regression models because the algorithm used here is equivalent to boosted regression trees (Ridgeway 1999, Friedman 2001). MAXENT projections are similar to both GBM’s and regression-based models’, as its core algorithm contains a machine-learning piece (Elith *et al.* 2011), and that, depending on tuning of its parameters, it may be very close to GLMs (Guillera-Aroita *et al.* 2014, Halvorsen *et al.* 2015). MARS-based projections forecasted the greatest rates of species loss among P/psA models. It may seem surprising that MARS projections were not closer to regression-based models since they rely on a non-parametric regression procedure that is often seen as an extension of GLMs and GAMs (Friedman 1991, Franklin 2009). The greater species losses predicted by MARS models could be due to the fact that they were parameterised to account for first-order interactions between the predictive variables (interactions levels were disabled for other regression-based models).

Interactions between ENMs and BF of the ocean model, and/or the choice of the SRES, were identified as the second uncertainty-generating factor (Fig. 4.4). The BF can have an important but very local impact, meaning it is restricted to the few cells located nearby the forcing fluxes (e.g. the Alboran Sea for the Atlantic hydrography, and the Northern Aegean sea for the river runoff, since the Black Sea is treated as a river in this circulation model). The sensitivity to the choice of the

SRES slightly increases between the two future periods (Fig. 4.4b) consistently with the response of the physical variables in climate scenarios. Due to the long lifetime of anthropogenic CO<sub>2</sub> in the atmosphere, the magnitude of oceanic climate response is small in the first half of the 21<sup>st</sup> century. Our results have important implications for interpreting previous studies that have predicted shifts in habitat suitability for fishes over the Mediterranean continental shelf, and the subsequent impacts on species assemblages (Ben Rais Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012) and their emerging properties (Albouy *et al.* 2014a, 2014b). Indeed, their results were all based on species habitat suitabilities that were estimated through a weighted average consensus across seven ENMs, including the SRE. Combining the SRE in weighted mean predictions will lead to less conservative changes (i.e. higher predicted rate of species loss) than excluding it based on the evaluation criterion score (which is the most common criterion for weight attribution). From the present results, we argue that P/O and P/psA (or P/B) models outputs should be compared (e.g. with a PCA) before being mixed together as they rely on different data and assumptions, and are likely to model different components of the species niche (Brotons *et al.* 2004, Sillero 2011). Indeed, the PCA identified these two types of methods as two different “visions” of the species niches, both leading to two different scenarios of biodiversity change. Therefore, we encourage the use of multivariate ordination techniques to examine outputs from different ENMs and assess the generality of this pattern.

### ***What can ENMs tell us about zooplankton niches?***

Modelling habitat suitabilities through P/O or P/A methods holds different implications depending on the ecological properties of the species (Hernandez *et al.* 2006, Tsoar *et al.* 2007, Jimenez-Valverde *et al.* 2008). One group of methods might be better suited than the other according to the taxa of interest. Brotons *et al.* (2004) suggested that P/O models may be more accurate for species that are far from equilibrium with their environment. For several reasons, we argue that correlative models, based on environmentally-weighted psA, are appropriate for modelling copepods and other zooplanktonic taxa. First, they are short-lived ectotherms whose physiology and population dynamics are tightly coupled with climate variability (Hays *et al.* 2005, Richardson 2008). Sunday *et al.* (2011, 2012) showed that the spatial ranges of marine ectotherms closely match their thermal tolerance limits. Most of the zooplanktonic species are not commercially exploited, so in absence of direct human harvesting they are likely to be near equilibrium with the environment, and their geographical distribution is a good indicator of their abiotic preferences. Nonetheless, modeling hundreds of pelagic species relies on sparse occurrence data resulting from different oceanographic cruises which are scattered in time and space, and have used diverse sampling methodologies (Robinson *et al.* 2011). These different methodologies are generally designed to target a precise size-class of organisms (Suthers *et al.* 2009) that can display avoidance behaviour (Fleminger and Clutter 1965), and usually present very patchy distributions (Omori and Hamner 1982), which make it impossible to establish confirmed absences. Hence applying P/A ENMs to planktonic species should be based on psA simulated according to the ecological properties of the taxa.

Copepods exhibit very broad latitudinal ranges (Razouls *et al.* 2005-2016) which result from both wide environmental preferences and huge dispersal potential due to turbulent oceanic circulation (Jönsson and Watson 2016). However, the potentially worldwide distributions of these organisms (Finlay 2002, Cermeño and Falkowski 2009, de Vargas *et al.* 2015), combined with spatially (and temporally) biased data sets, limit ENMs’ capacity to link species occurrences to environmental predictors properly. In consideration of datasets attributes (large spatial autocorrelation due to sampling biases coarse resolution etc.), future niche modelling studies should not focus on using complex ENM algorithms (see Merow *et al.* 2014). Indeed, complex models which include

numerous predictors and parameterization features are likely to fit spurious relationships, or natural stochasticity (visible through noisy response curves), and thus to be less transferable in time and space (Jiménez-Valverde *et al.* 2008, Heinänen *et al.* 2012, Merow *et al.* 2014).

### ***Future shifts in zooplankton surface assemblages.***

Previous studies modelling climate change impacts on zooplanktonic species have generally focused on changes of habitat suitability or species richness (Reygondeau and Beaugrand 2011, Villarino *et al.* 2015, Beaugrand *et al.* 2015). Here, we extended the use of planktonic niche models to explore another facet of biodiversity,  $\beta$  diversity. We predicted that climate change might lead to a loss of copepod diversity, due to decreases in habitat suitabilities, throughout most of the surface of the Mediterranean Sea (although some northern regions exhibit increases in species richness), with nestedness as the main pattern driving the dissimilarity between present and future assemblages (Fig. 4.2). Our results imply that, by the end of the century, future copepod assemblages in most of the surface Mediterranean Sea will be composed of less species (all remnants being present in the initial assemblages). Areas of potential future increases in copepod diversity are restricted to nowadays' coldest regions: the Gulf of Lions, the Alboran Sea and the northern Adriatic and Aegean Seas. Again, our predictions imply that climate change might make these areas suitable for new species, without removing the ones present in the initial assemblages.

This pattern may be explained by the northward shifts of temperature and salinity sensitive species towards the Gulf of Lions, and the northern Adriatic and Aegean Seas. These results are in agreement with the rate of climate change estimated by Burrows *et al.* (2014), who tracked SST isotherms modelled by a global ocean model that was forced by the RCP 8.5 emission scenario. But the small increase in richness we predicted in the Alboran Sea seems less plausible because of the regional circulation patterns (Millot 2005). Indeed, surface Atlantic waters enter into the Mediterranean through the Alboran Sea before they circulate eastwards along the north African shelf. This circulation feature is not likely to change during the 21st century (Adloff *et al.* 2015) thus it seems unrealistic for marine copepods to migrate against the Atlantic inflow.

Nestedness was also the dominant pattern in forecasted changes in Mediterranean coastal fish assemblages (Albouy *et al.* 2012). However, the rates of changes in species richness we found for copepods are arguably much lower. In addition, Albouy *et al.* (2012) predicted higher proportions of cells displaying increases in species richness, and in more diverse locations throughout the basin. They predicted increases in fish diversity in the central Adriatic, the central and northern Aegean, and the coastal Levantine. Meanwhile, we predict higher diversity losses in these regions, that will experience the strongest rates of warming and saltening (Adloff *et al.* 2015).

This may be explained by the fact that planktonic copepods present broader environmental niches, compared to coastal fishes. The considered fishes include endemic species which show much narrower thermal amplitudes (Ben Rais Lasram *et al.* 2010) than planktonic species characterized by large scale (and sometimes worldwide) distributions. This is in line with results from Mediterranean coastal time series that demonstrated the strong resilience of copepod communities to highly variable conditions, over pluri-decadal scales (Siokou-Frangou *et al.* 2010, Mazzocchi *et al.* 2011).

The comparison between our results and previous similar studies conducted on other components of Mediterranean marine ecosystems (Ben Rais Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012) implies that different components of the pelagic food web may not respond to climate changes in unique ways. Consequently, predicting climate-induced shifts in ecosystems requires efforts to account for multiple trophic levels.

We advocate that P/psA methods should be coupled with environmentally-weighted simulations of pseudo-absences because (i) absence data are impossible to ascertain in the plankton realm, and (ii)



marine ectotherms are at equilibrium with their environments. ENMs have been relatively overlooked by the marine scientific community and more research is needed to better understand how this vast array of methods performs for plankton. Multiple methods of model evaluation and comparison should be considered (Brun *et al.* 2016a), such as niche transferability tests in space and time (niche hindcasting), or comparison with mechanistic models outputs and/or response curves from laboratory experiments. Habitat suitability estimates along environmental gradients will be of great use for marine ecologists as they can easily be coupled with functional traits data (Benedetti *et al.* 2016) to better explore trait biogeography, and their link with ecosystem functioning (Albouy *et al.* 2014b).

### **Limitations.**

A notable limitation of our study is that, because of data availability, we were unable to test the relative contribution of the choice of the regional circulation model. Previous studies have shown this factor to be the second-most important in explaining variability across predictions, persistently ranking in front of interaction terms (Diniz-Filho *et al.* 2009, Buisson *et al.* 2010, Garcia *et al.* 2012). Consequently, it is reasonable to believe that it could represent a second-order uncertainty factor in our case as well. But it is not likely to overstep ENMs as the major source of uncertainty (Garcia *et al.* 2012). It is noteworthy that different regional ocean circulation models generally agree on the future impacts of climate change on the overall Mediterranean circulation and physical conditions (Dubois *et al.* 2012, Gualdi *et al.* 2013). So we are confident our consensus patterns of shifts might not drastically change when switching to another regional circulation model. Additionally, zooplankton is known to perform diel vertical migrations that can span several hundreds of meters depending on the species (Roe 1974, Ohman 1990). So it is crucial to note that our habitat suitability predictions are only valid for the surface waters of the Mediterranean Sea. Changes in the species surface habitat suitability could lead to horizontal spatial range shifts as the species track optimal growth conditions (Sunday *et al.* 2012, Poloczanska *et al.* 2013), but it could also trigger a deepening of their distribution (Dulvy *et al.* 2008). The exact depth of the species occurrences is difficult to establish for each observation which limits the development of three-dimensional niche models (Bentlage *et al.* 2013). Still, we point out that the majority of the occurrence data used here comes from surface layers (0-200m depth), and that only a few of the studied copepod species do perform large vertical migrations in the Mediterranean basin (Scotto di Carlo *et al.* 1984, Benedetti *et al.* 2016).

### **Acknowledgments**

*Financial support was provided by the EC FP7 PERSEUS Project (Grant. Agr. 287600), the MerMex (Marine Ecosystems Response in the Mediterranean Experiment)/MISTRALS French National Program, through the PlankMed action, and by the Climate-KIC initiative of the European Institute of Innovation & Technology (EIT) through a PhD grant given to F.B. This work is part of the Med-CORDEX initiative ([www.medcordex.eu](http://www.medcordex.eu)) supported by the HyMeX programme ([www.hymex.org](http://www.hymex.org)). The authors are grateful to Jean-Olivier Irisson and Guilhem Marre for their numerical inputs all along the study. We are most grateful to Tarek Hattab for his help regarding the pseudo-absence generation algorithm. We also thank Samuel Somot. Special thanks are given to Traci Erin Cox for her corrections on the text. We are also grateful to Christine Meynard and anonymous reviewers for their comments on the manuscript.*





## Résumé du Chapitre IV et transition vers le Chapitre V

Dans le quatrième chapitre de cette thèse, nous avons modélisé l'**impact du changement climatique sur la richesse et la composition des assemblages de copépodes planctoniques**. En modélisant et projetant les niches écologiques de 106 espèces de copépodes marins, nous avons estimé l'impact des futures hausses de température et de salinité de surface sur la **diversité  $\alpha$  (richesse spécifique)** et  **$\beta$  (similarité des compositions des assemblages spécifiques)** des communautés de surface de la Mer Méditerranée, pour le milieu et la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle. Les projections présentées sont basées sur un ensemble de différents modèles de niche et de multiples configurations d'un modèle de circulation océanique à l'échelle régionale. Différents choix parmi ces éléments génèrent de la variabilité autour des projections moyennes. Cette variabilité est aussi appelée incertitude. Par conséquent, nous avons également cherché à **distinguer les principales sources d'incertitude** parmi les différents chaînons du cadre de modélisation. Ceci nous a permis de comprendre quels facteurs ont le plus d'impact sur les projections, et d'identifier où ces facteurs sont les plus importants en Mer Méditerranée.

Les estimations de diversité  $\alpha$  et  $\beta$  ont permis d'évaluer les patrons dominant la dissimilarité entre les assemblages d'espèces du temps présent et ceux des périodes futures (voir section I.3.A). Ces patrons peuvent suivre quatre configurations différentes (Fig. 1.9) :

- I. **perte de diversité  $\alpha$  avec imbrication (*nestedness*)** entre les assemblages présents et futurs ;
- II. **gain de diversité  $\alpha$  avec imbrication** ;
- III. **perte de diversité  $\alpha$  avec remplacement** des espèces par de nouvelles (*turnover*) ;
- IV. **gain de diversité  $\alpha$  avec remplacement** des espèces par de nouvelles espèces.

Les sources d'incertitude explorées ont été les suivantes :

- I. le **niveau de prévalence** des espèces dans la zone d'étude (cinq choix possibles).
- II. le **choix du modèle de niche** (dix choix possibles).
- III. le **scénario d'émission de gaz à effet de serre** (trois choix possibles).
- IV. les **forçages aux limites du modèle de circulation** océanique régional (quatre choix possibles).
- V. les **interactions** entre les quatre facteurs cités ci-dessus.

Nos résultats suggèrent que le **changement climatique induira une perte de diversité  $\alpha$  dans la majorité des assemblages de copépodes** de la Mer Méditerranée, avec l'**imbrication comme patron dominant la dissimilarité** entre les assemblages présents et futurs. Autrement dit : les assemblages futurs seront moins riches et les espèces restantes seront celles déjà présentes au temps présent. Les **pertes de diversité prédites sont plus importantes dans le bassin Est** de la Méditerranée, où les hausses de température seront les plus importantes, et où la salinité pourra atteindre des valeurs sans précédent (conditions de climats non analogues). En revanche, des hausses de diversité sont prédites dans les régions les plus froides du bassin : le Golfe du Lion, le Nord des Mers Adriatique et Égée, ainsi que l'Ouest de la Mer d'Alboran.

Les **changements de diversités prédits dans ce chapitre contrastent avec ceux qui ont été estimés pour les assemblages côtiers de poissons** (Ben Rais Lasram *et al.* 2010, Albouy *et al.* 2012). En effet, l'amplitude des pertes et gains de diversités est relativement moindre pour les copépodes planctoniques, et leurs patrons géographiques diffèrent. Ceci suggère que les différents compartiments des écosystèmes méditerranéens pourraient répondre différemment aux changements climatiques. Prendre en compte les multiples maillons des réseaux trophiques est donc essentiel

pour mieux prédire l'évolution des propriétés émergentes des écosystèmes dans un contexte de changement climatique.

Des analyses de variance à trois facteurs ont mis en évidence les contributions relatives des sources d'incertitude présentées ci-dessus. Le **choix du modèle de niche est la principale source d'incertitude** dans nos projections, suivi des interactions avec le choix du scénario d'émission, ou du forçage aux limites du modèle de circulation océanique. La prévalence des espèces, le scénario d'émission du gaz à effet de serre, et le forçage aux limites du modèle de circulation ont un impact relativement faible sur les projections.

Parmi les modèles de niche, les **plus fortes différences ont été obtenues entre les méthodes basées à la fois sur des présences et des pseudo-absences, et celle qui se base uniquement sur les présences** (SRE/Bioclim). Ainsi, le modèle Bioclim prédit des pertes de diversité bien plus importantes que les autres modèles. La similarité des projections entre les modèles en P/psA est liée à la nature et à la proximité des algorithmes (modèles régressifs *vs.* arbres de décision *vs.* modèles avec apprentissage automatique).

Nos résultats montrent que le choix du modèle de niche est déterminant dans les projections d'impact de changement climatique. Par conséquent, ces dernières devraient se baser sur différents algorithmes, dont la similarité des prédictions doit être au préalable explorée (par une ACP par exemple).

Le prochain et dernier chapitre de cette thèse fera l'objet d'une Discussion générale où je récapitulerai les principaux résultats que j'ai obtenus et comparerai les chapitres entre eux, avant de discuter de leurs implications dans un contexte de recherche élargi. L'impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle des copépodes sera en particulier mesuré à partir d'un sous-ensemble des projections présentées dans le chapitre IV, et les espèces les plus sensibles aux changements environnementaux seront mises en évidence.

J'en profiterai également pour discuter des différents choix qui ont été faits dans le cadre de ce travail de thèse. Puis, je présenterai mes perspectives de recherche, supportées par quelques résultats préliminaires.

Enfin, une conclusion générale succédera à ce chapitre de Discussion et viendra clore cette thèse.

# V

## DISCUSSION GÉNÉRALE

---

« *To do science is to search for several patterns, not simply to accumulate facts...* »

Robert H. MacArthur (1972)

Au cours de cette thèse, nous avons défini des traits fonctionnels pour de nombreuses espèces de copépodes planctoniques marins dominant la composition et la biomasse du mésozooplancton Méditerranéen afin d'identifier de nouveaux groupes fonctionnels. Nous avons ensuite combiné les données d'occurrences de ces espèces avec des prédicteurs environnementaux afin de modéliser leur niche environnementale, et donc de tester si les groupes fonctionnels sont affiliés à des conditions climatiques distinctes dans l'Océan. Puis, un ensemble de modèles statistiques a été développé afin d'estimer les effets du changement climatique sur la biodiversité des copépodes planctoniques en Mer Méditerranée, tout en détaillant les incertitudes associées à ces prédictions.

Ce travail a non seulement permis d'implémenter de nouvelles bases de données (sur les traits fonctionnels et la distribution des espèces), mais il a permis d'obtenir des résultats dont les implications intéresseront écologues, biologistes, biogéochimistes et modélisateurs des écosystèmes pélagiques.

### V.1) Synthèse des principaux résultats

#### V.1.A - *Résumé des principaux résultats de cette thèse*

Le Chapitre II a mis en évidence l'existence de six groupes fonctionnels de copépodes planctoniques marins en Mer Méditerranée (Tables 2.1 et 2.2). Quatre traits fonctionnels (classes de taille, régime trophique, stratégies d'alimentation et de ponte) ont été utilisés pour ordonner et classer pas moins de 191 espèces selon leur combinaison de valeurs de traits (Fig. 2.1 et Annexe A2). Le régime trophique est le premier facteur de séparation entre les espèces : les espèces strictement carnivores sont d'abord distinguées des espèces omnivores (qu'elles soient à tendance herbivore ou détritivore). La classe de taille et la stratégie d'alimentation viennent ensuite séparer les petits des gros carnivores. Parmi les omnivores, les espèces libérant leurs oeufs dans l'eau sont séparées de celles les déposant dans des sacs ovigères. Les premières sont majoritairement des espèces filtreuses à tendance herbivore (de toutes classes de taille), plus les quelques petites espèces néritiques capables d'alterner leur méthode d'alimentation. Les secondes regroupent les *Oithona* (petits omnivores chassant à l'affût) et un autre groupe mélangeant les petites espèces détritivores et herbivores explorant la colonne d'eau pour se nourrir.

Une partie du Chapitre III a re-défini des groupes fonctionnels, selon les mêmes traits et méthodes, mais sur un sous-ensemble de 106 espèces parmi les 191 initialement décrites. Les groupes fonctionnels ainsi obtenus (Fig. 3.5) sont très similaires à ceux du Chapitre II. Nous retrouvons les deux groupes de petits et larges carnivores, ainsi que les petits omnivores du genre *Oithona*. Par

contre, les espèces filtreuses herbivores sont divisées en deux classes de taille, et les petits détritivores sont cette fois-ci bien distingués des petits herbivores, au sein des espèces déposant leurs oeufs dans des sacs.

Nous reviendrons sur ces différences dans la section V.1.B où nous discuterons des groupes fonctionnels les plus pertinentes pour décrire et modéliser les écosystèmes planctoniques.

Nous avons ensuite cherché, dans le Chapitre III, à savoir si ces groupes sont composés d'espèces avec des niches environnementales distinctes, afin de comprendre s'ils peuvent présenter des distributions différentes le long des gradients environnementaux. Ce chapitre a aussi permis de tester la capacité de plusieurs variables environnementales à expliquer la distribution globale des 106 espèces étudiées, et d'ordonner ces dernières en fonction de leur niches environnementales. Les six variables retenues pour modéliser la niche des espèces sont la température de surface, sa variation saisonnière, la salinité de surface, la profondeur de la couche de mélange, l'irradiance intégrée sur la couche de mélange, et la concentration en chlorophylle a. Les trois premières variables sont celles ayant le plus haut pouvoir prédictif vis-à-vis de la distribution des copépodes planctoniques (Table 3.1). Des variations significatives ont été trouvées entre les positions moyennes des groupes fonctionnels dans l'espace environnemental (Fig. 3.7), ce qui implique que certains groupes fonctionnels possèdent des niches environnementales différentes.

Les groupes carnivores sont affiliés à des eaux plus chaudes, salées, présentant moins de variations saisonnières, des couches de mélange moins profondes et des concentrations en chlorophylle a plus faibles. Ces conditions sont typiques des conditions tropicales et oligotrophes, qui dominent dans la plupart des régions méditerranéennes. A contrario, les larges herbivores filtreurs, les petits herbivores filtreurs (avec sac ovigères), et les *Oithona* préfèrent des conditions plus froides, moins salées, présentant davantage de saisonnalité, et qui sont par conséquent moins stables et plus productives. Les petits détritivores et le dernier groupe de petits copépodes filtreurs herbivores (dépourvus de sacs ovigères) sont constitués d'espèces très dispersées dans l'espace environnemental : ils ne sont donc pas affiliés à des conditions particulières et devraient être présents tout le long des gradients environnementaux pris en compte dans le Chapitre III.

Les copépodes dominant la biomasse du zooplancton en Méditerranée n'assurent pas tous les mêmes fonctions écosystémiques, et ne répondent pas tous de la même manière aux variations environnementales. Il est donc nécessaire de tester si les futures hausses de température et de salinité de surface, induites par le changement climatique, modifieront la biodiversité des copépodes en Mer Méditerranée.

Nous avons commencé à répondre à ces problèmes dans le Chapitre IV, où un important cadre de modélisation a été développé pour estimer et projeter les niches des 106 espèces dans les futures conditions (en moitié puis fin du XXI<sup>ème</sup> siècle) de la couche épipélagique (Fig. 4.1). Nous avons aussi souhaité quantifier la contribution relative des différentes sources d'incertitudes de ce cadre.

Nous avons pu montrer que le changement climatique est susceptible de diminuer la diversité  $\alpha$  dans la plupart des régions Méditerranéennes, excepté dans les régions actuellement plus froides (Golfe du Lion, Mer d'Alboran, et Nord des mers Adriatique et Égée) qui montrent une hausse de diversité (Fig. 4.2). Ces changements de diversité  $\alpha$  s'accompagnent de changements dans la diversité  $\beta$  : les compositions des futurs assemblages sont majoritairement imbriquées dans celles des assemblages du temps présent. L'Alboran et la Mer de Marmara sont les seules régions où le remplacement d'espèces explique la dissimilarité entre les assemblages présents et futurs. Néanmoins, l'incertitude (c'est-à-dire la variabilité entre les différentes projections) augmente avec l'amplitude des changements prédits (Fig. 4.3). Ceci est majoritairement dû aux différences entre les projections des dix ENMs utilisés (Fig. 4.4) : ceux-ci sont la première source d'incertitude, loin

devant leurs interactions avec les différents forçages du modèle de circulation régional considéré (que ce soit les scénarios d'émission de gaz à effet de serre ou les forçages aux limites), et les diverses estimations de prévalence des espèces. L'origine première des fortes variations entre les modèles de niche réside dans la dichotomie entre le modèle en présences seules (SRE/Bioclim) et les autres modèles qui utilisent des pseudo-absences (Fig. 4.5a). En effet, le Bioclim prédit des changements de diversités  $\alpha$  et  $\beta$  bien plus importants (Fig. 4.5b) et est donc plus pessimiste. Néanmoins, ces autres modèles s'accordent sur l'amplitude et les zones où se produisent les gains de richesse spécifique, et divergent principalement dans l'amplitude des pertes de richesse prédites.

Quelques questions demeurent au vu des résultats de cette thèse : peut-on dégager des groupes fonctionnels plus pertinents que d'autres pour décrire (et modéliser) les écosystèmes planctoniques ? Quelles sont les espèces de copépodes les plus affectées par le changement climatique en Mer Méditerranée ? Appartiennent-elles à des groupes fonctionnels en particulier (auquel cas la fonction écosystémique associée sera affaiblie) ? Et quelles sont les espèces qui peuvent expliquer les fortes disparités entre les ENMs ?

Je tenterai maintenant de répondre à ces questions en comparant les résultats des chapitres précédents.

#### V.1.B - *Quels sont les groupes fonctionnels de copépodes les plus pertinents pour mieux comprendre et décrire le fonctionnement des écosystèmes pélagiques marins ?*

Actuellement, le zooplancton n'est représenté que par un ou deux compartiments dans la plupart des modèles écosystémiques (Bopp *et al.* 2013, Laufkötter *et al.* 2016, Le Quéré *et al.* 2016), et ceux-ci correspondent alors à deux classes de taille : micro- et mésozooplancton (section I.1.B ou Sieburth *et al.* 1978). Le mésozooplancton (incluant les copépodes) a été choisi comme PFT pour sa production de pelotes fécales, sa capacité à se nourrir sur des PFTs plus petits (phytoplancton et protozooplancton), et car il est la proie principale des poissons (Le Quéré *et al.* 2005).

Pour comprendre si les groupes fonctionnels de copépodes définis dans cette thèse sont pertinents pour la modélisation du plancton, nous devons revenir aux définitions initiales des groupes fonctionnels planctoniques (Le Quéré *et al.* 2005, Hood *et al.* 2006), et établir les groupes qui : (i) ont des rôles différents dans les cycles biogéochimiques, (ii) peuvent être caractérisés par des besoins (environnementaux et physiologiques) distincts, et (iii) affectent la biomasse/abondance des autres groupes fonctionnels (qu'ils soient constitués de copépodes ou d'autres organismes du plancton).

Avec les Chapitres II et III, nous avons identifié deux groupes carnivores, deux à trois groupes d'herbivores filtreurs, un groupe de petits détritivores, et un groupe de petits omnivores. Ces groupes peuvent être associés à des flux de matière différents.

Les espèces omnivores-herbivores broutent le phytoplancton (et le protozooplancton), avant d'être à leur tour consommées par des prédateurs, qui peuvent être des copépodes carnivores, du macrozooplancton, ou des poissons. Les espèces carnivores vont exercer un contrôle de type *top-down* sur les autres groupes fonctionnels, sans affecter directement la biomasse du phytoplancton. Alternativement, les détritivores vont préférentiellement brouter la neige marine et autres agrégats (Alldredge 1972, Steinberg *et al.* 1994, Nishibe *et al.* 2015) : ils vont donc principalement affecter la concentration en matière organique particulaire, participer à sa re-minéralisation, et l'atténuation de son flux descendant vers l'océan profond. L'autre groupe qui est susceptible de brouter la matière organique en suspension est celui des petits omnivores chassant à l'affût (*Oithona* spp.). Ce

genre est très abondant dans l'Océan mondial mais sa biomasse a été historiquement sous-estimée par les outils d'échantillonnage standards (Paffenhöfer 1993, Gallienne et Robins 2001). Le protozooplancton, et particulièrement les ciliés, reste la proie préférentielle de ce groupe (Castellani *et al.* 2005, Nishibe *et al.* 2010). Ainsi, il représente un élément potentiellement important de la boucle microbienne (« *microbial loop* », Azam *et al.* 1983) qui est favorisée dans des conditions chaudes et oligotrophes (Calbet et Landry 1999, Lewandoska *et al.* 2014). De plus, l'abondance du genre *Oithona* a récemment été positivement associée à l'export de carbone à 150 m de profondeur dans les mers oligotrophes (Guidi *et al.* 2016). Ainsi, ce groupe fonctionnel, bien que sous échantillonné et sous-étudié par rapport aux Calanoida filtreurs herbivores (Gallienne et Robins 2001), est un maillon important de l'écosystème planctonique qui nécessite d'être davantage étudié.

Le trophisme des espèces est le trait fonctionnel le plus structurant pour la définition de nos groupes fonctionnels. Ces groupes présentent des rôles distincts vis-à-vis du flux de matière entre les différents compartiments du pelagos. L'abondance d'un groupe fonctionnel de copépodes planctonique a un impact sur l'abondance d'un autre groupe, que ce soit par compétition ou prédation, et affecte également les autres compartiments (biotiques ou abiotiques) de l'écosystème. Si ces groupes trophiques possèdent bien des rôles écosystémiques/ biogéochimiques propres, est-il cependant nécessaire de conserver deux groupes carnivores (séparés par la classe de taille) et plusieurs groupes de filtreurs herbivores (séparés par la stratégie de ponte et la taille) dans les modèles d'écosystème pélagique ?

Les réseaux trophiques planctoniques sont très fortement structurés par la taille des organismes, et l'organisme le plus abondant est celui appartenant à la plus petite classe de taille (Menden-Deuer et Kiørboe 2016). Ceci est dû à deux facteurs principaux : un rapport de taille généralement équivalent à 10:1 entre les organismes brouteurs et leurs proies (Hansen *et al.* 1994), ainsi qu'un faible rendement des transferts de matière entre niveaux trophiques (~10-20 %).

En prenant ceci compte, une autre approche existante pour modéliser l'écosystème planctonique vise à augmenter la quantité de compartiments (au sein du phytoplancton, du protozooplancton et du metazooplancton) en générant plusieurs classes de tailles. Les différentes classes de tailles d'un même compartiment sont alors représentées de la même manière mais les valeurs de leurs paramètres suivent des relations allométriques et des contraintes de tailles régissent les liens trophiques (Baird et Suthers 2007, Follows et Dutkiewicz 2011). Cette approche reproduit les patrons globaux de concentrations en nutriments, de biomasse, et la dominance relative des différentes classes de taille au sein du plancton marin (Ward *et al.* 2012). Elle a aussi permis de souligner comment l'importance relative des processus *bottom-up* et *top-down*, pour la régulation des classes de taille, varie en fonction des régimes de production primaire (Ward *et al.* 2012).

En s'inspirant de cette approche, il est possible de développer plusieurs classes de taille au sein du groupe « *herbivore* » et du groupe « *carnivore* ». Selon leur taille, les premiers sont capables de brouter sur certaines classes inférieures au sein du phytoplancton (les plus gros copépodes filtreurs étant les seuls à pouvoir brouter les plus grosses cellules du microphytoplancton). De même, la classe de taille des seconds dicte la taille de leurs proies (entre eux et entre les autres groupes fonctionnels de copépodes).

La séparation des petits filtreurs herbivores en fonction de leur stratégie de ponte (Fig. 2.1 et 3.6) est probablement moins pertinente quand il s'agit de modéliser l'écosystème pélagique. En effet, les deux stratégies de ponte ne montrent pas de variations significatives dans l'espace des niches (Chapitre III), ce qui implique que l'on peut retrouver ces deux stratégies tout le long des gradients environnementaux. Les principaux genres de copépodes concernés (*Clausocalanus*, *Calocalanus*, *Lucicutia*, *Paracalanus*, *Centropages* et *Acartia*) co-occurrent régulièrement dans la zone épipélagique Méditerranéenne, que ce soit près des côtes ou au large (Riandey *et al.* 2005,

Nowaczyk *et al.* 2011, Mazzocchi *et al.* 2014). De plus, il est difficile d'associer une stratégie de ponte à un processus biogéochimique ou à une interaction particulière au sein de l'écosystème. Cependant, ce facteur peut être important pour étudier la dynamique des allocations énergétiques au sein d'un organisme (Kjørboe et Sabatini 1994) puisque celles-ci conduisent à des compromis dans l'expression des traits fonctionnels (« *trade-offs* » ; Kjørboe 2011a, Litchman *et al.* 2013). Comme évoqué dans le Chapitre II, les copépodes porteurs de sacs ovigères et se nourrissant par prédation à l'affût ont des durées de vie plus longues mais un taux de fécondité plus faible que les espèces libérant leurs oeufs, et qui se nourrissent via des méthodes plus actives (Kjørboe et Sabatini 1994, Kjørboe *et al.* 2015). Les trois quarts des espèces carnivores déposent leurs oeufs dans des sacs, ce qui pourrait résulter d'une adaptation visant à éviter le cannibalisme et ainsi accroître le taux de survie/ fécondité de ces espèces.

Par conséquent, je suggère que quatre groupes fonctionnels (parmi les six à sept groupes initialement identifiés) sont pertinents pour améliorer la représentation du mésozooplancton dans les modèles écosystémiques : les petits détritivores, les petits omnivores, les herbivores filtreurs et les carnivores ; ces deux derniers groupes pouvant (devant ?) incorporer différentes classes de taille afin de représenter au mieux la forte structuration par la taille dans le plancton (Hansen *et al.* 1994, Baird et Suthers 2007, Ward *et al.* 2012).

J'illustrerai schématiquement l'intégration de ces groupes fonctionnels dans un écosystème type en section V.2.A, en explicitant au mieux les liens et flux de matière entre les différents groupes fonctionnels planctoniques et compartiments de l'écosystème.

*V.1.C - Quelles sont les espèces de copépodes les plus affectées par le changement climatique ? Appartiennent-elles à des groupes fonctionnels en particulier ? Le changement climatique aura-t-il un impact sur la diversité fonctionnelle du mésozooplancton en Mer Méditerranée ?*

Nous avons estimé comment le changement climatique pourrait modifier la richesse spécifique et la composition des assemblages de copépodes dans la couche épipélagique de la Mer Méditerranée (Fig. 4.2). Les indices de changement ont été calculés à partir des distributions modélisées (présences et absences) des 106 espèces les plus fréquemment échantillonnées dans le bassin. Cependant, nous n'avons pas encore détaillé l'identité des espèces contribuant le plus à ces changements : quelles sont les espèces dont la distribution est la plus affectée par le changement climatique ? Et quelles sont celles qui, au contraire, sont favorisées (ou peu affectées) par les hausses de température et de salinité ?

Afin de synthétiser cette information, la modification des distributions (« *shifts* ») de chaque espèce a été quantifiée à partir des distributions modélisées pour le temps présent et pour la période 2069-2098. Puisque les sources d'incertitudes associées à ces projections ont été décrites, je vais pour la suite utiliser un sous-ensemble de celles-ci, en me basant sur les résultats du Chapitre IV (Encart 2).

Pour chaque combinaison des paramètres cités dans l'Encart 2, les distributions de chaque espèce ont été utilisées pour calculer dix métriques synthétisant l'impact du changement climatique. Le nombre de cellules géographiques perdues et gagnées entre le présent et le futur a été calculé pour chaque espèce, ainsi que le nombre de cellules où l'espèce n'est jamais prédite comme présente, et le nombre de cellules en commun entre les deux périodes. Les positions des cellules où l'espèce est présente ont aussi été utilisées pour calculer les barycentres (longitudinal et latitudinal et moyen) de leur distribution régionale, pour les deux périodes. Puis, la distance spatiale (en km) a été calculée entre les barycentres futurs et les barycentres présents. Cette distance a ensuite permis d'estimer les



vitesses de déplacement des barycentres de distribution des espèces (encore une fois: longitudinaux et latitudinaux et moyens) en km/ décade (k/dec).

Les valeurs moyennes des dix métriques ont été calculées à partir des projections de chaque paramètres cités ci-dessus pour chacune des 106 espèces, exceptées celles du SRE afin de ne pas mélanger les estimations de ce modèle de niche avec celles des autres (Fig. 4.5).

### ***Encart 2 : Paramètres utilisés pour synthétiser la sensibilité relative des espèces de copépodes au changement climatique en Mer Méditerranée***

Six des dix ENMs ont été retenus car il s'agit du facteur d'incertitude principal (Fig. 4.4) : ANN, GLM, MARS, MAXENT, RF et SRE. Ces cinq types de modèles en P/psA ont été choisis afin de ne pas choisir des ENMs dont les projections sont très similaires (Fig. 4.5), et ainsi ne pas biaiser les mesures de changement de distribution vers un type de projection en particulier.

Pour chaque ENM et chaque espèce, les projections issues des trois évaluations croisées sont utilisées en guise de triplicata. Trois des cinq estimations de prévalence des espèces (Fig. 4.1) ont aussi été retenues. Un seul jeu de données de P/psA (parmi les dix possibles, Fig. 4.1) a été choisi car il s'agit du facteur générant le moins d'incertitudes (observation faite lors du Chapitre IV). Seules les prédictions faites sous le scénario A2 ont été retenues car il s'agit du scénario d'émission de gaz à effet de serre le plus pessimiste (815 ppm de CO<sub>2</sub> en 2099). Enfin, la combinaison des forçages externes du modèle de circulation régionale considérée est A2-ARF, car elle utilise les projections des modèles atmosphériques les plus récentes (Adloff *et al.* 2015).

Contrairement à ce qui a été fait dans le Chapitre IV, les assemblages d'espèces qui ont été exploités ici ne prennent pas en compte l'apparition de conditions non analogues de SSS. C'est-à-dire que les niches des espèces sont projetées sur l'ensemble des conditions futures et elles ne sont pas retirées des assemblages même si le climat est identifié comme non analogue. Il a été remarqué, dans le Chapitre IV, que ceci ne changeait pas les résultats.

Afin de résumer les patrons de changements de distribution des espèces, une ACP a été réalisée à partir des valeurs moyennes des dix métriques. La première composante principale (PC1) de cette ACP explique environ 84% de la variance entre les espèces, et les ordonne en fonction de leur sensibilité au changement climatique (Table 5.1). En effet, les espèces avec des coordonnées supérieures à 0 sont celles qui montrent les plus fortes réductions dans l'étendue de leur distribution, les plus grandes distances entre leurs barycentres présent et futur, et les plus hautes vitesses de déplacement entre ces barycentres de distribution. Étant donné les très fortes corrélations entre les distances moyennes et leurs composantes longitudinale et latitudinale (tous les  $R^2 > 0,98$  ; p-values  $< 2,0 \cdot 10^{-16}$ ), seules les distances moyennes sont montrées dans la Table 5.1 (de même pour les vitesses de déplacement des barycentres).

**Table 5.1** - Classement des 106 espèces de copépodes étudiées en fonction de leur sensibilité au changement climatique en Mer Méditerranée. L'indice de sensibilité est calculé à partir d'une ACP synthétisant les métriques moyennes de changement données dans cette même Table. Le numéro indicatif des espèces correspond à leur position selon l'ordre alphabétique et est ré-utilisé dans la Fig. 5.3.

| n°  | Espèce                         | Communes | Perdues  | Gagnées | Absentes | Distance moyenne (km) | Vitesse moyenne (km) | PC1   |
|-----|--------------------------------|----------|----------|---------|----------|-----------------------|----------------------|-------|
| 92  | <i>Pseudocalanus elongatus</i> | 6439,44  | 10677,73 | 43,42   | 9329,40  | 276,41                | 26,58                | 13,71 |
| 102 | <i>Temora longicornis</i>      | 10410,82 | 5818,60  | 354,58  | 9906,00  | 216,00                | 20,77                | 9,80  |
| 51  | <i>Labidocera wollastoni</i>   | 13900,38 | 7127,64  | 498,82  | 4963,16  | 221,47                | 21,30                | 9,47  |
| 19  | <i>Centropages typicus</i>     | 16556,67 | 6060,47  | 929,07  | 2943,80  | 207,04                | 19,91                | 8,14  |
| 73  | <i>Oithona similis</i>         | 14017,33 | 8002,36  | 728,98  | 3741,33  | 187,23                | 18,00                | 7,87  |
| 60  | <i>Microsetella norvegica</i>  | 18943,38 | 6500,87  | 145,80  | 899,96   | 207,78                | 19,98                | 7,38  |
| 6   | <i>Calanus helgolandicus</i>   | 15413,73 | 5362,44  | 626,24  | 5087,58  | 153,36                | 14,75                | 6,07  |
| 89  | <i>Pleuromamma borealis</i>    | 13854,53 | 6275,51  | 72,89   | 6287,07  | 127,25                | 12,24                | 5,34  |
| 58  | <i>Mecynocera clausi</i>       | 19854,31 | 5876,82  | 84,67   | 674,20   | 161,69                | 15,55                | 5,14  |
| 93  | <i>Rhincalanus nasutus</i>     | 18947,31 | 4987,47  | 1501,36 | 1053,87  | 120,54                | 11,59                | 3,78  |
| 1   | <i>Acartia (Acartia) danae</i> | 18768,76 | 4158,24  | 1196,53 | 2366,47  | 107,88                | 10,37                | 3,26  |
| 88  | <i>Pleuromamma abdominalis</i> | 21852,67 | 3405,62  | 598,47  | 633,24   | 108,61                | 10,44                | 2,37  |
| 84  | <i>Paraeuchaeta hebes</i>      | 21899,38 | 2246,22  | 403,22  | 1941,18  | 102,45                | 9,85                 | 2,02  |
| 24  | <i>Clausocalanus jobei</i>     | 22125,22 | 3874,31  | 70,44   | 420,02   | 95,90                 | 9,22                 | 1,73  |
| 74  | <i>Oithona tenuis</i>          | 21854,84 | 3047,40  | 997,62  | 590,13   | 91,45                 | 8,79                 | 1,68  |
| 67  | <i>Oithona atlantica</i>       | 21827,40 | 3638,11  | 94,82   | 929,67   | 89,18                 | 8,58                 | 1,50  |
| 100 | <i>Subeucalanus crassus</i>    | 21358,93 | 2514,24  | 1124,53 | 1492,29  | 81,08                 | 7,80                 | 1,38  |
| 18  | <i>Centropages chierchiae</i>  | 21562,18 | 2815,60  | 727,36  | 1384,87  | 81,74                 | 7,86                 | 1,34  |
| 69  | <i>Oithona longispina</i>      | 21760,89 | 3324,09  | 562,31  | 842,71   | 80,66                 | 7,76                 | 1,21  |
| 65  | <i>Neocalanus gracilis</i>     | 22817,89 | 2731,96  | 255,98  | 684,18   | 86,15                 | 8,28                 | 1,10  |
| 53  | <i>Lucicutia clausi</i>        | 22359,40 | 3157,56  | 256,78  | 716,27   | 80,36                 | 7,73                 | 1,01  |
| 41  | <i>Euchirella rostrata</i>     | 21937,29 | 3533,84  | 627,73  | 391,13   | 73,94                 | 7,11                 | 0,88  |
| 47  | <i>Haloptilus ornatus</i>      | 22924,16 | 2467,58  | 833,36  | 264,91   | 79,47                 | 7,64                 | 0,87  |
| 91  | <i>Pontellina plumata</i>      | 22761,16 | 2384,36  | 424,42  | 920,07   | 77,65                 | 7,47                 | 0,80  |
| 39  | <i>Euchaeta acuta</i>          | 22749,76 | 1583,62  | 195,51  | 1961,11  | 78,92                 | 7,59                 | 0,77  |
| 76  | <i>Oncaea curta</i>            | 22888,76 | 2473,11  | 90,73   | 1037,40  | 79,09                 | 7,60                 | 0,77  |
| 29  | <i>Clausocalanus pergens</i>   | 22461,47 | 2845,84  | 397,53  | 785,16   | 74,49                 | 7,16                 | 0,74  |
| 75  | <i>Oithona vivida</i>          | 22689,73 | 2753,93  | 660,38  | 385,96   | 72,98                 | 7,02                 | 0,66  |
| 50  | <i>Isias clavipes</i>          | 22855,38 | 2655,11  | 177,33  | 802,18   | 71,28                 | 6,85                 | 0,47  |

| n° | Espèce                               | Communes | Perdues | Gagnées | Absentes | Distance moyenne (km) | Vitesse moyenne (km) | PC1   |
|----|--------------------------------------|----------|---------|---------|----------|-----------------------|----------------------|-------|
| 85 | <i>Parapontella brevicornis</i>      | 22548,13 | 3230,40 | 347,31  | 364,16   | 66,22                 | 6,37                 | 0,38  |
| 49 | <i>Heterorhabdus spinifrons</i>      | 23201,58 | 2533,02 | 139,62  | 615,78   | 69,03                 | 6,64                 | 0,26  |
| 80 | <i>Oncaea venusta</i>                | 22635,56 | 2723,58 | 85,47   | 1045,40  | 65,18                 | 6,27                 | 0,24  |
| 66 | <i>Neomormonilla minor</i>           | 22443,69 | 2765,56 | 692,98  | 587,78   | 60,43                 | 5,81                 | 0,17  |
| 79 | <i>Oncaea ornata</i>                 | 22229,89 | 3283,76 | 386,40  | 589,96   | 59,10                 | 5,68                 | 0,16  |
| 9  | <i>Calocalanus pavoninus</i>         | 23747,71 | 1812,73 | 114,60  | 814,96   | 67,68                 | 6,51                 | 0,03  |
| 32 | <i>Corycaeus (Agetus) limbatus</i>   | 23718,64 | 2269,24 | 338,18  | 163,93   | 62,42                 | 6,00                 | -0,13 |
| 38 | <i>Eucalanus hyalinus</i>            | 23090,42 | 2801,82 | 70,67   | 527,09   | 58,88                 | 5,66                 | -0,17 |
| 61 | <i>Microsetella rosea</i>            | 23168,89 | 1885,51 | 755,56  | 680,04   | 56,92                 | 5,47                 | -0,17 |
| 54 | <i>Lucicutia flavicornis</i>         | 23282,29 | 2790,78 | 85,73   | 331,20   | 59,38                 | 5,71                 | -0,18 |
| 17 | <i>Candacia varicans</i>             | 23225,33 | 2835,02 | 131,33  | 298,31   | 57,27                 | 5,51                 | -0,24 |
| 23 | <i>Clausocalanus furcatus</i>        | 24062,91 | 1089,67 | 501,16  | 836,27   | 59,63                 | 5,73                 | -0,33 |
| 64 | <i>Nannocalanus minor</i>            | 23911,80 | 1046,42 | 669,71  | 862,07   | 56,65                 | 5,45                 | -0,39 |
| 46 | <i>Haloptilus longicornis</i>        | 23901,76 | 1845,42 | 413,64  | 329,18   | 53,86                 | 5,18                 | -0,56 |
| 43 | <i>Farranula rostrata</i>            | 24067,16 | 1789,04 | 115,07  | 518,73   | 54,52                 | 5,24                 | -0,61 |
| 78 | <i>Oncaea mediterranea</i>           | 23970,73 | 2106,60 | 70,69   | 341,98   | 53,55                 | 5,15                 | -0,63 |
| 5  | <i>Aetideus giesbrechti</i>          | 24212,47 | 1345,22 | 598,11  | 334,20   | 52,70                 | 5,07                 | -0,66 |
| 83 | <i>Paracalanus parvus</i>            | 23027,38 | 544,87  | 1408,89 | 1508,87  | 43,50                 | 4,18                 | -0,67 |
| 34 | <i>Corycaeus clausi</i>              | 23365,33 | 1672,53 | 182,07  | 1270,07  | 48,50                 | 4,66                 | -0,73 |
| 36 | <i>Ctenocalanus vanus</i>            | 23614,33 | 2323,98 | 89,78   | 461,91   | 48,71                 | 4,68                 | -0,73 |
| 16 | <i>Candacia simplex</i>              | 22802,18 | 1875,76 | 507,76  | 1304,31  | 42,03                 | 4,04                 | -0,76 |
| 81 | <i>Paracalanus denudatus</i>         | 23755,87 | 1866,16 | 508,29  | 359,69   | 47,80                 | 4,60                 | -0,77 |
| 28 | <i>Clausocalanus paululus</i>        | 23550,33 | 1329,78 | 582,13  | 1027,76  | 45,18                 | 4,34                 | -0,78 |
| 62 | <i>Monothula subtilis</i>            | 24194,73 | 2071,87 | 92,31   | 131,09   | 49,83                 | 4,79                 | -0,83 |
| 10 | <i>Calocalanus plumatus</i>          | 24454,18 | 1842,27 | 42,53   | 151,02   | 51,46                 | 4,95                 | -0,85 |
| 40 | <i>Euchaeta marina</i>               | 24041,36 | 1912,33 | 284,04  | 252,27   | 47,14                 | 4,53                 | -0,91 |
| 56 | <i>Lucicutia ovalis</i>              | 24175,42 | 1568,16 | 266,67  | 479,76   | 46,01                 | 4,42                 | -0,98 |
| 97 | <i>Scolecithricella tenuiserrata</i> | 24444,40 | 874,07  | 670,49  | 501,04   | 50,45                 | 4,85                 | -0,99 |
| 12 | <i>Calocalanus styliremis</i>        | 24318,44 | 1836,69 | 113,64  | 221,22   | 46,46                 | 4,47                 | -1,01 |
| 22 | <i>Clausocalanus arcuicornis</i>     | 23938,76 | 500,09  | 786,36  | 1264,80  | 41,87                 | 4,03                 | -1,05 |
| 37 | <i>Euaugaptilus hecticus</i>         | 23846,18 | 1213,82 | 879,16  | 550,84   | 39,83                 | 3,83                 | -1,08 |

| n°  | Espèce                             | Communes | Perdues | Gagnées | Absentes | Distance moyenne (km) | Vitesse moyenne (km) | PC1   |
|-----|------------------------------------|----------|---------|---------|----------|-----------------------|----------------------|-------|
| 101 | <i>Subeucalanus monachus</i>       | 22286,04 | 1116,13 | 152,78  | 2935,04  | 31,70                 | 3,05                 | -1,10 |
| 90  | <i>Pleuromamma gracilis</i>        | 23507,82 | 1900,11 | 206,82  | 875,24   | 39,33                 | 3,78                 | -1,11 |
| 27  | <i>Clausocalanus parapergens</i>   | 24302,31 | 1890,69 | 127,11  | 169,89   | 43,76                 | 4,21                 | -1,13 |
| 86  | <i>Pareucalanus attenuatus</i>     | 23711,98 | 1731,76 | 149,16  | 897,11   | 38,78                 | 3,73                 | -1,18 |
| 57  | <i>Macrosetella gracilis</i>       | 24462,53 | 1090,38 | 529,27  | 407,82   | 42,64                 | 4,10                 | -1,18 |
| 68  | <i>Oithona decipiens</i>           | 24342,98 | 1746,60 | 248,58  | 151,84   | 41,17                 | 3,96                 | -1,24 |
| 99  | <i>Scolecithrix bradyi</i>         | 22932,80 | 1314,42 | 231,40  | 2011,38  | 32,07                 | 3,08                 | -1,24 |
| 48  | <i>Heterorhabdus papilliger</i>    | 23712,20 | 755,89  | 149,13  | 1872,78  | 36,84                 | 3,54                 | -1,30 |
| 98  | <i>Scolecithricella vittata</i>    | 24394,38 | 692,64  | 55,51   | 1347,47  | 41,36                 | 3,98                 | -1,32 |
| 72  | <i>Oithona setigera</i>            | 23509,78 | 785,62  | 303,93  | 1890,67  | 32,04                 | 3,08                 | -1,40 |
| 2   | <i>Acartia (Acartia) negligens</i> | 24788,53 | 1432,09 | 108,67  | 160,71   | 39,92                 | 3,84                 | -1,43 |
| 103 | <i>Temora stylifera</i>            | 23862,69 | 1031,80 | 78,76   | 1516,76  | 33,89                 | 3,26                 | -1,47 |
| 25  | <i>Clausocalanus lividus</i>       | 24435,80 | 1740,40 | 137,78  | 176,02   | 36,18                 | 3,48                 | -1,48 |
| 26  | <i>Clausocalanus mastigophorus</i> | 24350,11 | 1192,07 | 594,44  | 353,38   | 32,30                 | 3,11                 | -1,57 |
| 8   | <i>Calocalanus pavo</i>            | 23994,73 | 1219,04 | 145,22  | 1131,00  | 31,28                 | 3,01                 | -1,58 |
| 42  | <i>Euterpina acutifrons</i>        | 24063,69 | 1144,73 | 517,93  | 763,64   | 30,10                 | 2,89                 | -1,61 |
| 105 | <i>Triconia dentipes</i>           | 24519,73 | 1199,76 | 234,29  | 536,22   | 33,26                 | 3,20                 | -1,62 |
| 44  | <i>Goniopsyllus rostratus</i>      | 23838,42 | 1104,24 | 52,53   | 1494,80  | 28,86                 | 2,78                 | -1,64 |
| 104 | <i>Triconia conifera</i>           | 24969,56 | 1402,56 | 83,93   | 33,96    | 36,15                 | 3,48                 | -1,64 |
| 52  | <i>Lubbockia squillimana</i>       | 24823,84 | 716,42  | 605,58  | 344,16   | 33,65                 | 3,24                 | -1,65 |
| 59  | <i>Mesocalanus tenuicornis</i>     | 25041,07 | 1300,67 | 34,67   | 113,60   | 35,79                 | 3,44                 | -1,68 |
| 77  | <i>Oncaea media</i>                | 24974,47 | 1364,18 | 53,71   | 97,64    | 35,19                 | 3,38                 | -1,69 |
| 55  | <i>Lucicutia gemina</i>            | 24823,13 | 1386,42 | 132,56  | 147,89   | 31,28                 | 3,01                 | -1,80 |
| 20  | <i>Centropages violaceus</i>       | 24930,78 | 1031,49 | 328,16  | 199,58   | 31,31                 | 3,01                 | -1,81 |
| 94  | <i>Sapphirina nigromaculata</i>    | 24511,84 | 1138,89 | 252,09  | 587,18   | 27,68                 | 2,66                 | -1,86 |
| 4   | <i>Aetideus armatus</i>            | 24635,20 | 1176,93 | 45,16   | 632,71   | 29,18                 | 2,81                 | -1,86 |
| 63  | <i>Mormonilla phasma</i>           | 24793,69 | 1457,02 | 156,07  | 83,22    | 27,81                 | 2,67                 | -1,94 |
| 30  | <i>Copilia quadrata</i>            | 25484,84 | 17,56   | 319,47  | 668,13   | 36,63                 | 3,52                 | -1,96 |
| 106 | <i>Triconia minuta</i>             | 24713,24 | 1651,27 | 52,96   | 72,53    | 26,10                 | 2,51                 | -2,00 |
| 7   | <i>Calocalanus contractus</i>      | 24435,24 | 904,44  | 142,31  | 1008,00  | 23,04                 | 2,22                 | -2,05 |
| 14  | <i>Candacia ethiopica</i>          | 24371,00 | 961,22  | 329,64  | 828,13   | 21,80                 | 2,10                 | -2,06 |

| n° | Espèce                            | Communes | Perdues | Gagnées | Absentes | Distance moyenne (km) | Vitesse moyenne (km) | PC1   |
|----|-----------------------------------|----------|---------|---------|----------|-----------------------|----------------------|-------|
| 11 | <i>Calocalanus plumulosus</i>     | 25321,42 | 959,91  | 96,67   | 112,00   | 27,34                 | 2,63                 | -2,12 |
| 71 | <i>Oithona plumifera</i>          | 25322,38 | 673,07  | 344,18  | 150,38   | 26,23                 | 2,52                 | -2,13 |
| 33 | <i>Corycaeus (Agetus) typicus</i> | 25038,87 | 752,69  | 153,78  | 544,67   | 25,34                 | 2,44                 | -2,15 |
| 95 | <i>Scaphocalanus curtus</i>       | 25165,40 | 1065,80 | 148,38  | 110,42   | 25,18                 | 2,42                 | -2,15 |
| 21 | <i>Chiridius poppei</i>           | 24966,07 | 1283,44 | 85,78   | 154,71   | 20,76                 | 2,00                 | -2,28 |
| 35 | <i>Corycaeus furcifer</i>         | 25357,44 | 927,38  | 158,76  | 46,42    | 22,49                 | 2,16                 | -2,33 |
| 15 | <i>Candacia longimana</i>         | 24241,47 | 1471,96 | 189,80  | 586,78   | 12,74                 | 1,23                 | -2,41 |
| 82 | <i>Paracalanus nanus</i>          | 25626,33 | 643,02  | 121,11  | 99,53    | 18,43                 | 1,77                 | -2,57 |
| 70 | <i>Oithona nana</i>               | 25583,91 | 764,80  | 111,09  | 30,20    | 17,11                 | 1,65                 | -2,62 |
| 31 | <i>Corycaeus (Agetus) flaccus</i> | 25463,51 | 849,47  | 131,47  | 45,56    | 15,59                 | 1,50                 | -2,64 |
| 45 | <i>Haloptilus acutifrons</i>      | 25504,64 | 687,58  | 177,36  | 120,42   | 15,84                 | 1,52                 | -2,65 |
| 87 | <i>Phaenna spinifera</i>          | 24799,60 | 672,42  | 19,49   | 998,49   | 8,41                  | 0,81                 | -2,78 |
| 96 | <i>Scolecithricella dentata</i>   | 25586,47 | 752,02  | 76,44   | 75,07    | 11,92                 | 1,15                 | -2,84 |
| 3  | <i>Acartia (Acartiura) clausi</i> | 25832,27 | 394,53  | 214,71  | 48,49    | 11,38                 | 1,09                 | -2,93 |
| 13 | <i>Candacia bispinosa</i>         | 25380,96 | 426,84  | 55,64   | 626,56   | 3,77                  | 0,36                 | -3,14 |

La distance moyenne entre les barycentres est de 61 km (maximum : 276 km ; minimum : 3 km). La vitesse moyenne de déplacement est de 5,85 km/dec (maximum : 26,58 km/dec ; minimum : 0,36 km/dec). Il est à noter que toutes les espèces modélisées montrent un plus grand nombre de cellules perdues que de cellules gagnées : aucune espèce ne voit sa distribution élargie suite au changement climatique. De plus, tous les barycentres de distribution se déplacent dans la direction Nord-Ouest (résultat non montré ici). Par conséquent, les modifications de Biodiversité (Fig. 4.2) sont dus au déplacement de la distribution des espèces vers les zones actuellement les plus froides de la Mer Méditerranée (Golfe du Lion, Mer d'Alboran, nord des mers Adriatique et Égée), où les conditions futures seront encore analogues aux conditions actuelles en Mer Méditerranée.

Les coordonnées des 106 espèces sur la PC1 seront désormais utilisées comme un indice de sensibilité des copépodes au changement climatique dans le reste du Chapitre V. Je vais maintenant faire le lien entre cet indice et les paramètres de niches environnementales calculés dans le Chapitre III afin de montrer quelles sont les caractéristiques des espèces les plus sensibles.

La Table 5.2 montre les valeurs des corrélations de Spearman entre l'indice de sensibilité et les paramètres des niches univariées (SST, SSS et  $\Delta$ SST) calculés dans le Chapitre III, ainsi que les statistiques des régressions linéaires entre ces variables ( $R^2$ , p-value ;  $n = 106$ ).

| Caractéristique de niche                    | Corrélation de Spearman | $R^2$       | p-value                        |
|---------------------------------------------|-------------------------|-------------|--------------------------------|
| <i>Centre de SST</i>                        | <b>-0,32</b>            | <b>0,36</b> | <b>4,91 x 10<sup>-12</sup></b> |
| <i>Largeur de SST</i>                       | 0,08                    | < 0,01      | 0,77                           |
| <i>Borne inf. de SST</i>                    | <b>-0,30</b>            | <b>0,18</b> | <b>2,17 x 10<sup>-6</sup></b>  |
| <i>Borne sup. de SST</i>                    | <b>-0,26</b>            | <b>0,27</b> | <b>8,00 x 10<sup>-9</sup></b>  |
| <i>Centre de SSS</i>                        | <b>-0,32</b>            | <b>0,38</b> | <b>1,25 x 10<sup>-12</sup></b> |
| <i>Largeur de SSS</i>                       | 0,12                    | 0,04        | 0,02                           |
| <i>Borne inf. de SSS</i>                    | <b>-0,20</b>            | <b>0,08</b> | <b>2,00 x 10<sup>-3</sup></b>  |
| <i>Borne sup. de SSS</i>                    | <b>-0,26</b>            | <b>0,21</b> | <b>3,80 x 10<sup>-7</sup></b>  |
| <i>Centre de <math>\Delta</math>SST</i>     | <b>0,11</b>             | <b>0,07</b> | <b>2,86 x 10<sup>-3</sup></b>  |
| <i>Largeur de <math>\Delta</math>SST</i>    | <b>0,26</b>             | <b>0,07</b> | <b>3,39 x 10<sup>-3</sup></b>  |
| <i>Borne inf. de <math>\Delta</math>SST</i> | -0,06                   | < 0,01      | 0,83                           |
| <i>Borne sup. de <math>\Delta</math>SST</i> | <b>0,26</b>             | <b>0,10</b> | <b>4,68 x 10<sup>-4</sup></b>  |

**Table 5.2** - Coefficients de corrélation de Spearman ( $\rho$ ) entre les caractéristiques des niches univariées du Chapitre III (SST,  $\Delta$ SST et SSS) et l'indice de sensibilité au changement climatique des 106 espèces. Les statistiques des modèles linéaires calculés entre les caractéristiques de niche et l'indice de sensibilité sont également répertoriés ( $R^2$  et p-value). Les coefficients de corrélations correspondent à ceux dont le modèle linéaire présente une p-value inférieure au seuil de 0,05.

La sensibilité des espèces est négativement corrélée à leurs caractéristiques de SST et SSS : les espèces avec des centres et des limites de niche situés dans les plus hautes température et salinité

sont les moins sensibles. La largeur (« *breadth* ») des niches de SST et SSS ne semblent pas liée à l'amplitude des changements de distribution. Inversement, les espèces avec des paramètres de  $\Delta$ SST plus élevés sont celles dont la distribution est la plus affectée par le changement climatique. Par conséquent, les espèces les plus sensibles au changement climatique en Méditerranée sont celles qui sont affiliées à des conditions plus froides, moins salées et des variations saisonnières plus importantes. En analysant a posteriori les corrélations entre tous les paramètres de niches univariées (Annexe B2), ces espèces sont aussi affiliées à des couches de mélanges plus profondes et des concentrations en chlorophylle a plus élevées.

On peut maintenant se demander comment la sensibilité des espèces est répartie entre les groupes fonctionnels : le changement climatique va-t-il défavoriser un groupe fonctionnel par rapport à un autre ?

Plusieurs analyses simples ont été réalisées pour vérifier cela : des analyses de variances (tests de Kruskal-Wallis, Kruskal et Wallis 1952) ont permis de tester les différences de sensibilité au changement climatique entre les groupes fonctionnels de copépodes. Les dendrogrammes fonctionnels des Chapitres II et III (Fig. 2.1 et Fig. 3.6) ont été ré-utilisés, et différents niveaux de coupure sur ces dendrogrammes ont été explorés pour tester la variation de la sensibilité au changement climatique entre des groupes fonctionnels de plus en plus larges. Il a été fait de même avec les groupes trophiques et la stratégie d'alimentation. La corrélation entre les coordonnées sur la PC1 et la taille maximum des espèces a aussi été testée.

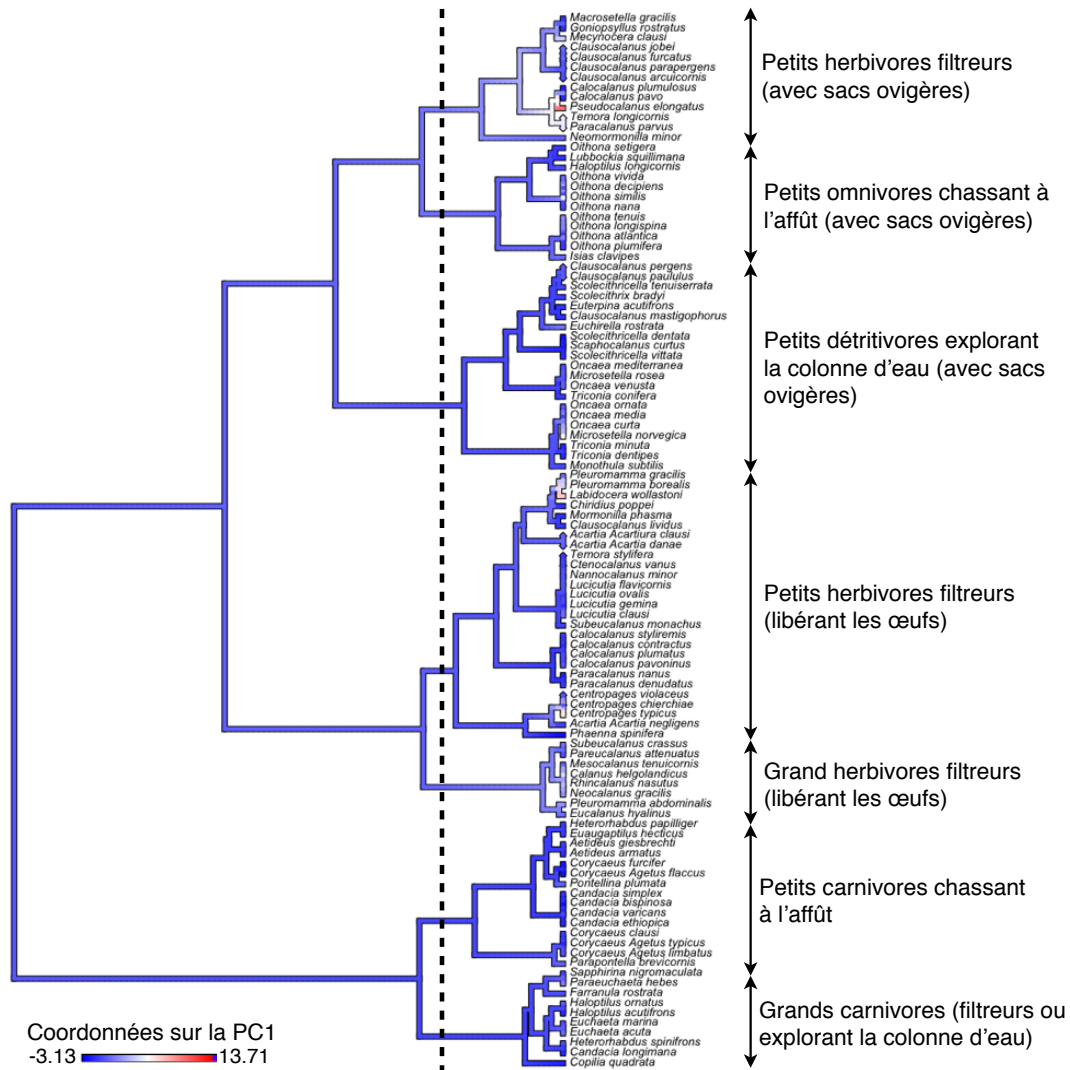
Aucune variation significative de la sensibilité des espèces n'a été trouvée entre les groupes fonctionnels définis dans les chapitres précédents. Des niveaux de coupure placés plus en amont des dendrogrammes fonctionnels ne permettent pas non plus de trouver des variations significatives. Il en est de même entre les différents groupes trophiques et les stratégies d'alimentation. De plus, la sensibilité des espèces n'est pas corrélée à leur taille maximum ( $R^2 < 0.001$ , p-value = 0,82).

Afin de visualiser la variation de la sensibilité des espèces entre les groupes fonctionnels, les valeurs des coordonnées sur la PC1 ont été représentées sur le dendrogramme fonctionnel du Chapitre 3 (Fig. 5.1). La figure montre que les espèces avec des coordonnées supérieures à 0 font essentiellement partie des groupes de filtreurs herbivores, tandis que toutes les espèces carnivores ont des coordonnées inférieures à zéro. Seules quelques espèces parmi les groupes détritivores et omnivores se placent du côté positif de la PC1.

Ainsi, même si les groupes de petits et gros filtreurs herbivores comprennent les espèces les plus affectées par le changement climatique, ils contiennent également des espèces dont la distribution sera relativement peu affectée. Suivant le principe de remplacement des espèces (section I.4.A), les espèces peu affectées pourront donc remplacer les espèces défavorisées, et ainsi maintenir la fonction écosystémique du groupe fonctionnel auquel elles appartiennent. Les différences de nombre d'espèces entre les groupes, couplée à la variation de la sensibilité au sein de ceux-ci, peut expliquer l'absence de variation significative trouvée ici.

De façon à compléter notre analyse de l'impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle, nous allons maintenant répondre à la question suivante : comment se répartissent les changements de diversité fonctionnelle en Mer Méditerranée ? Et à quel point pouvons-nous les distinguer des changements de richesse spécifique ?

**Fig. 5.1** - Distribution de la sensibilité des 106 espèces de copépodes au changement climatique en Mer Méditerranée sur le dendrogramme fonctionnel du Chapitre III. L'indice de sensibilité correspond aux coordonnées des espèces sur la première composante principale (PC1) d'une ACP synthétisant : la quantité de cellules gagnées, perdues, et en commun entre les périodes future (2069-2098) et présente (1965-1994), les distances entre les barycentres (longitudinaux, latitudinaux et moyens) de la distribution future et les barycentres de la distribution présente, ainsi que leur vitesse de déplacement en km/dec. Les espèces de copépodes les plus affectées par le changement climatique sont celles avec les valeurs de coordonnées les plus élevées.



Comme montré en section I.3.A, la composante fonctionnelle de la biodiversité (FD) peut être quantifiée à partir des longueurs des branches d'un dendrogramme fonctionnel (indice de Faith, Faith 1992). Afin de quantifier l'impact du changement climatique sur la FD des assemblages de copépodes en Mer Méditerranée, le dendrogramme du Chapitre III a été utilisé pour calculer la FD des assemblages de copépodes, pour les périodes 1965-1994 et 1969-1998. Au sein de chaque assemblage, la valeur de FD mesurée pour le temps présent a été retranchée à la valeur obtenue pour la période future, permettant ainsi d'obtenir une estimation de l'impact du changement climatique



sur la FD ( $\Delta FD$ ). Les paramètres de modélisation (ENMs, prévalence, forçages du modèle de circulation...) évoqués précédemment (Encart 2) ont été utilisés.

La FD des assemblages dépend de leur richesse spécifique (Winter *et al.* 2013, Pomerleau *et al.* 2015) : plus il y a d'espèces dans l'assemblage, plus il faudra compter de longueurs de branches et donc plus la mesure de FD sera élevée. C'est pourquoi il est nécessaire d'estimer la  $\Delta FD$  en distinguant les différences de FD qui sont dues à des différences de richesse spécifique ( $\Delta SR$ ) seules. Pour cela, nous avons implémenté un modèle nul, en adoptant la méthodologie de Albouy *et al.* (2014b).

Des distributions nulles de la FD au temps présent (FD T0) ou au temps futur (FD T2) ont été obtenues en changeant aléatoirement le nom des espèces sur le dendrogramme fonctionnel. Seules les espèces dont la présence est affectée par le changement climatique au sein d'un assemblage, et celles qui n'y sont jamais trouvées comme présentes, ont été remaniées aléatoirement. Les espèces non affectées par le changement climatique ont toujours été laissées à leur position sur le dendrogramme. Ainsi, l'identité des espèces à remanier va dépendre des trois possibilités de variations de  $\Delta SR$  et de diversité  $\beta$  :

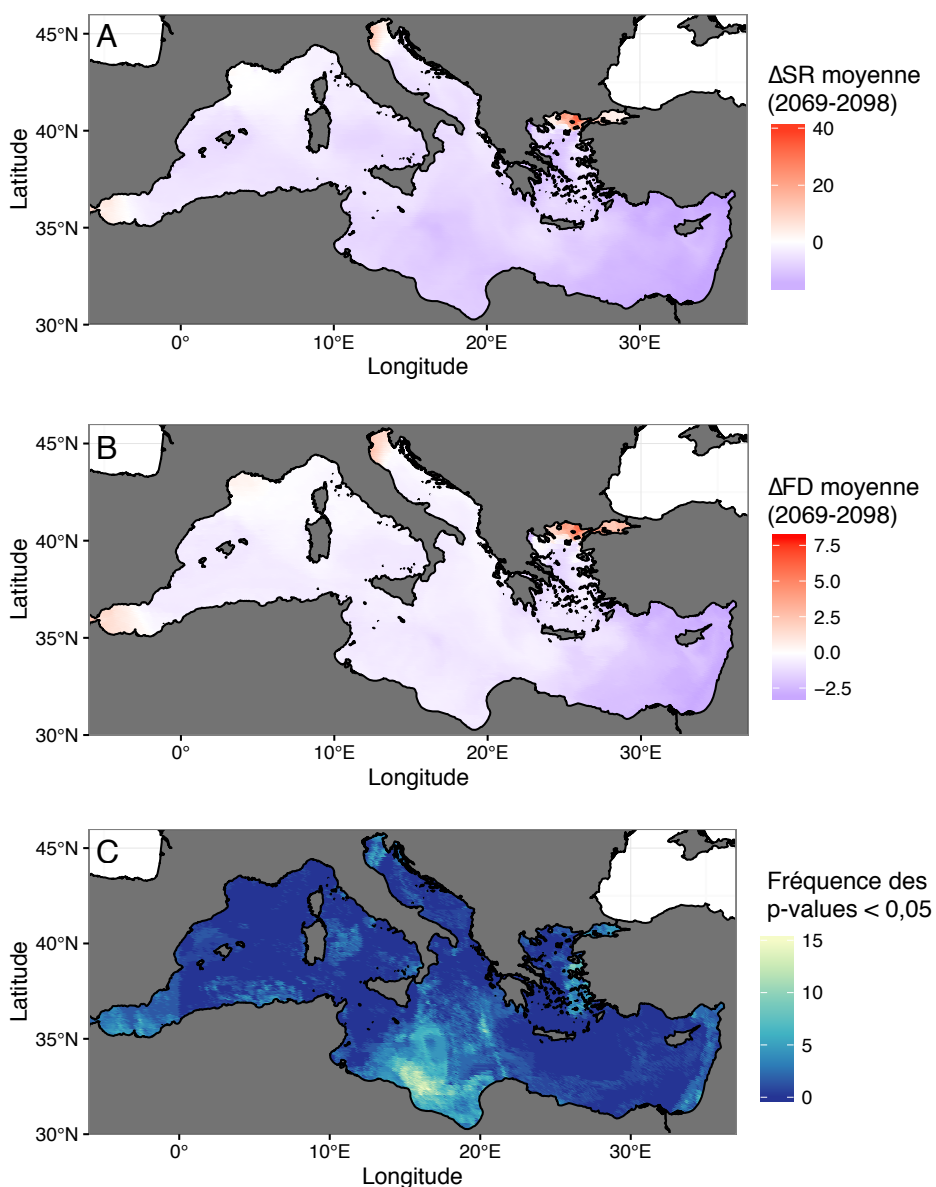
1. Perte d'espèces sans remplacement : les espèces perdues sont les seules affectées, leur position a donc été remaniée aléatoirement lors du calcul de la FD T0.
2. Gain d'espèces sans remplacement : les espèces gagnées sont les seules affectées, leur position a donc été remaniée aléatoirement lors du calcul de la FD T2.
3. Perte ou gain d'espèces avec remplacement : les deux cas ci-dessus ont été appliqués, en faisant attention à ne pas prendre en compte les espèces perdues (et celles non affectées) lors du remaniement des espèces gagnées (et vice-versa).

Ces procédures de remaniement aléatoire ont été répétées 500 fois pour obtenir des distributions nulles de  $\Delta FD$ . Puis, la  $\Delta FD$  observée (celle calculée sans aucune étape de remaniement) est comparée à cette distribution nulle afin de calculer une p-value. Cette dernière permet donc de tester si la  $\Delta FD$  observée est significativement différente de ce qui peut être attendu à partir de la  $\Delta SR$  seule.

Comme dans le Chapitre IV, des projections consensus ont été calculées, pour chaque cellule, en moyennant la  $\Delta SR$  et la  $\Delta FD$  à partir de toutes les projections des combinaison de paramètres. Une p-value a été obtenue pour chaque combinaison des paramètres de modélisation, mais une valeur moyenne de p-value n'ayant pas de sens, la fréquence des p-values dont la valeur est inférieure à 0,05 a été calculée pour chaque assemblage. Une fréquence de zéro indique que la  $\Delta FD$  n'est jamais différente de ce qui peut être attendu de la  $\Delta SR$ , quelque soit le modèle de niche utilisé. Les trois cartes ainsi obtenues sont données sur la Fig. 5.2.

Les patrons de  $\Delta SR$  (Fig. 5.2a) obtenus sont très proches de ceux du Chapitre IV. La  $\Delta SR$  est négative sur 97% de la surface du bassin avec une moyenne de -7,42. Les pertes de richesse les plus élevées (inférieures à -10) sont localisées dans le bassin Est (tout le Levantin, le centre de la Mer Égée et le sud de la mer Ionienne), tandis que le bassin Ouest, l'Adriatique et le nord de l'Égée montrent relativement peu de pertes de richesse. Les gains de diversité apparaissent au nord des mers Adriatique et Égée, ainsi qu'à l'ouest de l'Alboran dans une moindre mesure.

Les projections consensus de  $\Delta FD$  suivent les mêmes patrons spatiaux (Fig. 5.2b). Cependant, au seuil de significativité choisi ( $\alpha = 5\%$ ), les estimations de  $\Delta FD$  diffèrent rarement de ce qui peut être attendu d'une distribution nulle (Fig. 5.2c). Les fréquences maximales de pertes de FD, supérieures



**Fig. 5.2** - Différences nettes de : A) richesse spécifique ( $\Delta SR$ ) entre les assemblages futurs (2069-2098) et présents (1965-1994) en surface de la Mer Méditerranée ; et de B) diversité fonctionnelle ( $\Delta FD$ , estimée par l'indice de Faith) correspondante, dont la C) significativité statistique par rapport à une distribution nulle a été testée afin d'identifier les zones où le changement climatique affecte la  $\Delta FD$  davantage que ce qui être attendu juste à partir de la  $\Delta SR$ . La fréquence cartographiée en C) correspond au nombre de fois où le changement climatique a affecté la  $\Delta FD$  de manière plus importante, ou moins importante, que ce qui aurait pu être attendu de ses effets sur la  $\Delta SR$ .

à ce qui peut être attendu des pertes de richesse, sont d'environ 15% seulement. Elles apparaissent au sud de la Mer Ionienne (dans le Golfe de Syrthe) et à l'est de la mer Égée.

Par conséquent, nous n'avons pas trouvé un fort impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle des copépodes en Mer Méditerranée. Les variations de FD diffèrent rarement des variations induites par les changements de richesse. Comme vu plus haut, la sensibilité des espèces aux variations environnementales est dispersée sur le dendrogramme fonctionnel : les espèces qui quittent les assemblages à cause de l'apparition de conditions défavorables ne sont pas redondantes fonctionnellement entre elles, et les espèces restantes suffisent à assurer les fonctions associées. En surface de la Mer Méditerranée, la redondance fonctionnelle des assemblages de copépodes permettrait ainsi de prévenir les pertes de fonction écologique au sein des écosystèmes planctoniques.

#### V.1.D - Quelles sont les espèces à l'origine de la dichotomie entre le SRE et les autres ENMs ?

Nous avons montré que les prédictions d'impact de changement climatique sur la qualité de l'habitat des espèces dépendent fortement du type de modèle de niche utilisé (Fig. 4.4). Les changements de biodiversité sont de plus grande ampleur si l'ENM se base uniquement sur la présence des espèces (Fig. 4.5). Ceci est dû à deux facteurs combinés : (i) les courbes de réponses des modèles en présences seules sont plus restrictives que celles des modèles en P/A (Brotons *et al.* 2004, Merow *et al.* 2014) ; (ii) le nombre et l'identité des espèces sensibles au changement climatique varient en fonction des deux types de modèles. Intrinsèquement, l'incertitude entre les ENMs reflète l'incertitude dans l'identité des espèces défavorisées par le changement climatique en Mer Méditerranée : les espèces que tous les types d'ENMs modélisent comme « *perdantes* » comporteront moins d'incertitude que celles qui le sont juste selon les modèles en P/psA ou le SRE. Quelles sont ces espèces exactement ? Est-il possible de dégager des ensembles de copépodes dont la sensibilité au changement climatique est probablement plus forte ?

Pour répondre à ces questions, j'ai cette fois considéré les assemblages tels qu'ils ont été modélisés par le SRE uniquement, et j'ai re-calculé un indice de sensibilité de la même manière qu'en section V.1.B. Les projections issues des trois évaluations croisées et des trois estimations de prévalence, pour les périodes 1965-1994 et 2069-2098, sous la configuration A2-ARF sont à nouveau utilisées pour calculer les dix métriques de changements de distribution de chacune des 106 espèces. Une fois de plus, une ACP a été utilisée pour ordonner les espèces dans un espace réduit, et sa PC1 (59% de la variance totale) a été utilisée pour synthétiser la sensibilité des copépodes au changement climatique en Mer Méditerranée.

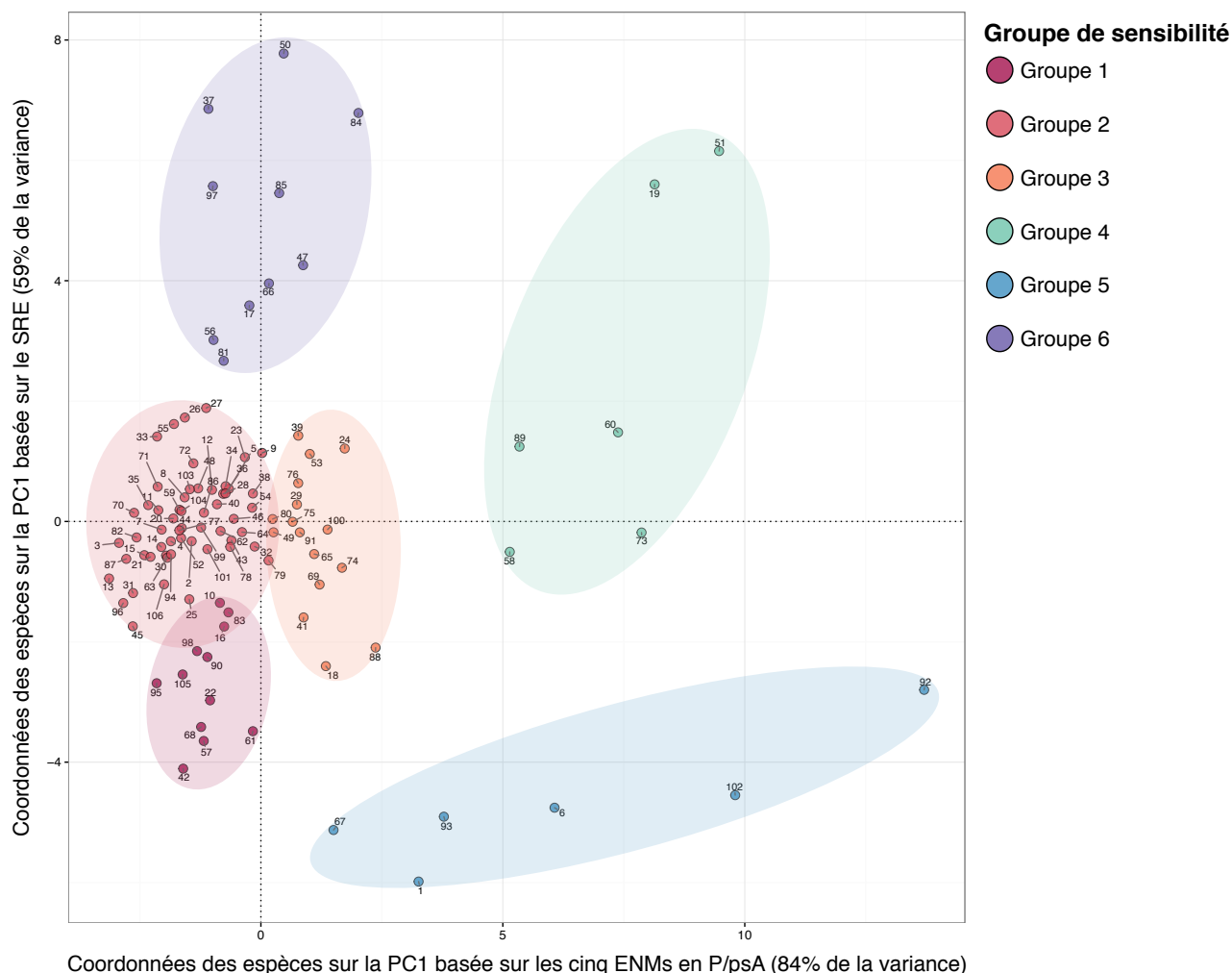
Comme sur l'ACP précédente, les espèces les plus affectées par les hausses de SST et SSS ont des coordonnées positives sur la PC1, tandis que celles dont la distribution change relativement peu ont des coordonnées négatives. Aucune espèce ne montre une expansion de sa distribution (toujours plus de cellules perdues que gagnées), et tous les barycentres de distribution se déplacent vers le Nord-Ouest en moyenne.

Afin de comparer les sensibilités relatives mesurées par les deux grands types de modèles, les coordonnées de la PC1 basée sur le SRE sont représentées en fonction des coordonnées de la PC1 basée sur les ENMs en P/psA (Fig. 5.3). Puis, les deux vecteurs de coordonnées sont utilisés pour calculer des distances euclidiennes inter-espèces, distance qui a ensuite servi à classer les espèces en six groupes de sensibilité par une analyse en groupement de type hiérarchique ascendante. Ces groupes sont visualisés sur la Fig. 5.3, et les numéros des espèces correspondent à ceux donnés dans la Table 5.1. Il faut garder en tête que les réductions de distributions prédites par le SRE sont toujours plus importantes que celles des modèles en P/psA. Ainsi, cette comparaison concerne les sensibilités relatives entre les espèces (positions sur les PCs), et non les différences inter-modèles dans les amplitudes des variations de distribution.

Les espèces possédant des coordonnées négatives sur les deux PC1 sont celles dont les distributions modélisées sont les moins affectées, et ce quelque soit l'ENM. Ainsi, les douze espèces du groupe 1 sont les espèces dont on est plus sûrs que le changement climatique aura un impact relativement faible sur la qualité de leur habitat.

Les groupes 2 et 3 sont davantage situés au centre du graphique : ils sont plus sensibles que le groupe 1 selon le SRE, et le groupe 3 est plus sensible que le 2 selon les ENMs en P/psA. Néanmoins, par rapport aux trois groupes restant, les groupes 2 et 3 sont relativement moins sensibles aux futures variations de SST, SSS et  $\sigma$ SST. Ensemble, les trois premiers groupes

rassemblent les 84 espèces pour lesquelles l'incertitude est plus réduite quant à leur sensibilité au changement climatique.



**Fig. 5.3** - Comparaison entre la sensibilité des 106 espèces au changement climatique telle que modélisée par les ENMs en P/psA et leur sensibilité telle que modélisée par le SRE. Comme en Fig. 5.1, les indices de sensibilité au changement climatique correspondent aux coordonnées des espèces sur la première composante principale (PC1) d'une ACP synthétisant les métriques d'impact du changement climatique sur la distribution des espèces en Mer Méditerranée. Les coordonnées des espèces sur les deux PC1 ont ensuite été utilisées pour regrouper les espèces en différents groupes de sensibilité relative, sur la base de distances Euclidiennes et d'une analyse en groupement hiérarchique.

Le groupe 4 contient six espèces. Deux d'entre elles (*Centropages typicus* et *Labidocera wollastoni*) montrent d'importantes réductions de distribution quel que soit l'ENM : ce sont celles pour lesquelles nous avons le moins d'incertitudes quant à leur forte sensibilité. Les quatre autres espèces (*Mecynocera clausi*, *Microsetella norvegica*, *Oithona similis* et *Pleuromamma borealis*) montrent des changements de distribution importants (Table 5.1), mais qui ne font pas partie des plus élevés selon le SRE. Ce sont aussi des espèces qui sont très susceptibles d'être affectées par le changement climatique. Ces six espèces sont souvent considérées comme des indicateurs de la circulation des eaux Atlantiques en Mer Méditerranée, et sont généralement retrouvées dans des milieux relativement froids et riches en biomasse phytoplanctonique (Vives 1978, Andersen *et al.* 2004, Daly Yahia *et al.* 2004, Mazzocchi *et al.* 2014).

Les groupes 5 et 6 sont ceux dont la sensibilité relative dépend le plus du type d'ENMs. En effet, les espèces du groupe 5 varient relativement peu (en termes de vitesse de déplacement et de distance entre les barycentres) par rapport aux autres groupes selon les ENMs en P/psA, mais font partie des plus sensibles d'après le SRE. La qualité de l'habitat des dix espèces du groupe 5 est donc soit surestimée par les ENMs en P/psA (ce qui conduit à des variations relativement faibles des distribution), soit sous-estimée par le SRE. Réciproquement, la distribution des six espèces du groupe 6 est soit surestimée par les méthodes en P/psA, soit sous-estimée par le SRE. Ce groupe est intéressant car il comprend des espèces d'affiliation Atlantique dont la distribution en Mer Méditerranée est connue pour être limitée aux régions les plus froides et productives : *Acartia* (*Acartia*) *danae* (Belmonte et Potenza 2001), *Calanus helgolandicus* (Bonnet *et al.* 2005, Unal *et al.* 2006), *Oithona atlantica* (Razouls *et al.* 2005-2016, Mazzocchi *et al.* 2011), *Pseudocalanus elongatus* (Vives *et al.* 1981, Unal *et al.* 2006, Conversi *et al.* 2009) ou *Temora longicornis* (Champalbert 1996). Une visualisation des cartes de distribution de chacune de ces espèces, pour la période 1965-1994, montre que le SRE ne les prédit comme présentes que dans quelques zones bien définies du bassin (Golfe du Lion, Alboran et Nord des mers Adriatique et Égée). Comme leur distribution au temps présent est déjà très réduite, le taux de cellules perdues, la distance entre les barycentres et leur vitesse de déplacement sont aussi faibles, d'où une sensibilité moindre au changement climatique.

Inversement, leurs distributions régionales, telles que modélisées par les cinq autres ENMs, sont très étendues pour la période 1965-1994 : elles couvrent quasiment l'ensemble du bassin, excepté l'Est du Levantin pour certaines d'entre elles. Le changement climatique réduit fortement la qualité de leur habitat dans le futur, et les métriques de changement correspondantes seront beaucoup plus pessimistes par rapport au SRE.

Les groupes 5 et 6 contiennent donc des espèces de copépodes dont les patrons de présence régionaux sont les plus différents entre les deux grands types d'ENMs. Ils peuvent donc servir de groupes clés pour de futurs travaux visant à mieux évaluer la qualité des modèles de niche (ce qui n'a pas été parmi les objectifs de cette thèse), et pourraient permettre de déterminer quel type de méthode est le plus approprié pour estimer les niches environnementales du zooplancton.

## V.2) Implications des résultats

Je vais maintenant discuter des implications des résultats de la thèse dans le contexte Méditerranéen puis global, en suivant trois thèmes principaux : (i) la place des groupes fonctionnels de copépodes dans les écosystèmes pélagiques ; (ii) leurs positions relatives dans l'espace environnemental ; et (iii) l'impact du changement climatique sur le mésozooplancton en Mer Méditerranée.

### V.2.A - *Inclure les nouveaux groupes fonctionnels du mésozooplancton dans les modèles écosystémiques*

En se basant sur les conclusions de la section V.1.A, je propose de représenter la place des quatre groupes fonctionnels retenus dans un écosystème pélagique « type » tel que sur la Fig. 5.4. Cette représentation conceptuelle est volontairement inspirée des travaux de modélisation mécanistique (Aumont et Bopp 2006, Ward *et al.* 2012, Le Quéré *et al.* 2016), et illustre aussi comment intégrer ces groupes fonctionnels dans les modèles écosystémiques.

Chaque flèche représente un flux de matière ou d'énergie entre deux compartiments. Les processus responsables de ces flux peuvent être de nature écologique (prédation, compétition, broutage) ou

biogéochimique (re-minéralisation de la matière organique par les bactéries, assimilation des nutriments, mortalité et excrétion conduisant à la formation de matière organique particulaire et dissoute). Par souci de parcimonie et afin de centrer cette représentation sur les copépodes, tous les compartiments existants n'ont pas été représentés : matières organiques particulaire et dissoute (POM et DOM) ne sont pas distinguées, ainsi que les différents nutriments (nitrates, phosphates, silicates ou fer). Le phytoplancton rassemble divers groupes fonctionnels (Hood *et al.* 2006) que je ne discuterai pas dans le cadre de cette thèse, mais j'ai choisi de les représenter sommairement par différents taxons, de classe de taille croissante.

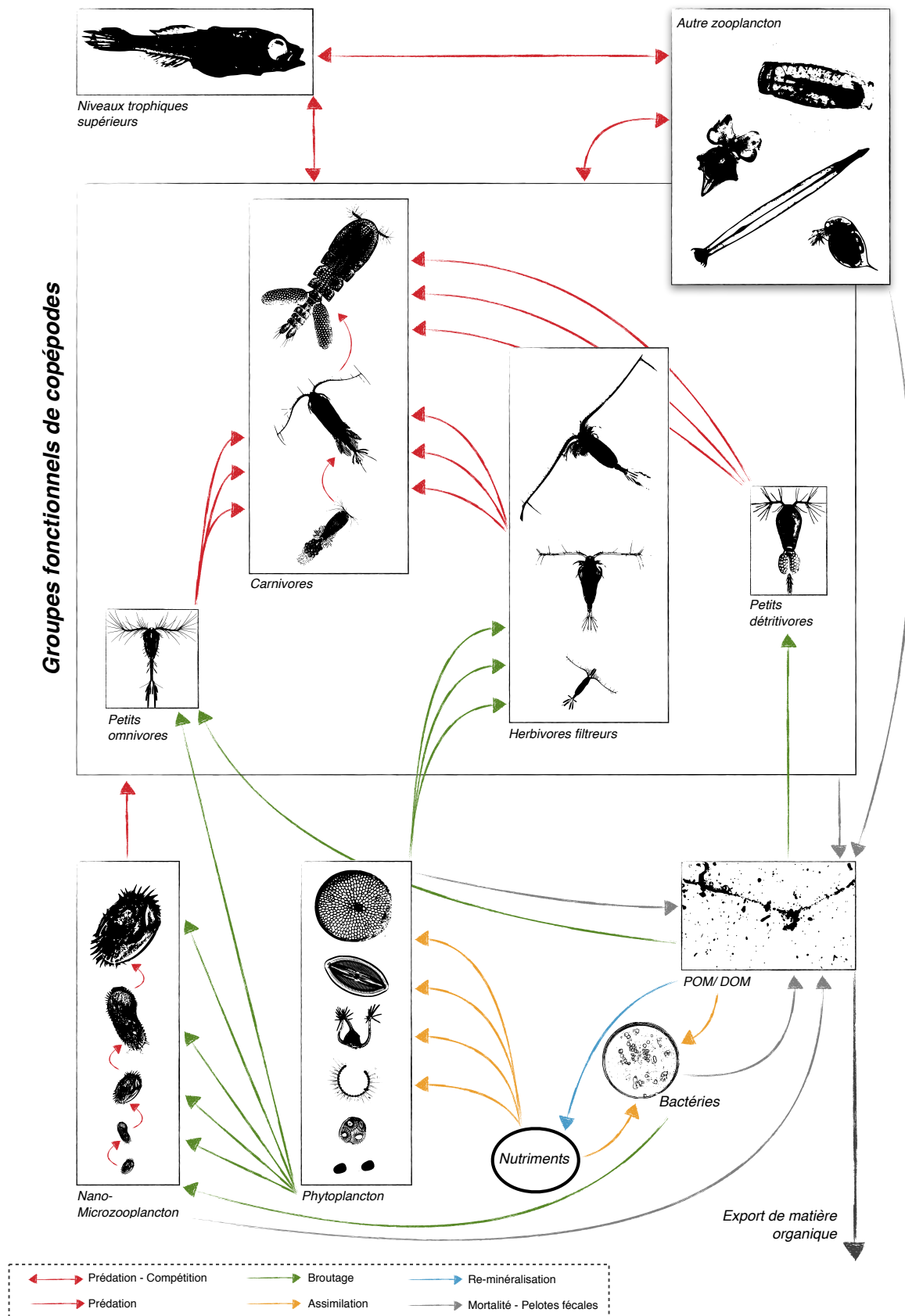
Les deux flèches liant l'ensemble des groupes fonctionnels de copépodes au protozooplancton et à la POM/DOM représentent des processus qui sont partagés par tous ces groupes. Tous les copépodes sont capables de se nourrir sur le nano- ou le microzooplancton (ils sont tous partiellement omnivores, Benedetti *et al.* 2016), et tous participent à la formation de débris organiques (et donc à l'export de matière au delà de la couche de mélange) via leur mortalité, la formation de pelotes fécales, ou la libération de composés lors de l'alimentation (« *sloppy feeding* » ; Møller 2005).

Les flèches multiples représentent la variation des processus en fonction des classes de taille (inspiré de Baird et Suthers 2007, Ward *et al.* 2012). Le phytoplancton comprend des organismes très divers, dont l'affinité avec différents nutriments ou lumière et le taux de croissance varient énormément en fonction de la taille des cellules (Litchman *et al.* 2007, Edwards *et al.* 2016). De même, le broutage (et la prédation) sur les plus grosses cellules (et proies) dépend de la taille des organismes (Hansen *et al.* 1994). Ainsi, les plus grandes cellules du phytoplancton ne peuvent être broutées que par les herbivores appartenant aux plus grandes classes de taille.

Les processus de compétition/ prédation entre les copépodes et les autres membres du zooplancton et les niveaux trophiques supérieurs sont représentés succinctement car ils sont encore relativement mal définis en Mer Méditerranée.

Les différentes études portant sur la sélectivité des larves et des stades juvéniles de poissons pélagiques montrent que les copépodes figurent parmi leurs proies préférentielles, mais l'identité des proies varie en fonction de l'espèce de poisson et de la région (Palomera *et al.* 2007, Garrido *et al.* 2008, Morote *et al.* 2011, Borme *et al.* 2013, Costalago *et al.* 2014). Néanmoins, les jeunes stades de sardine (*Sardina pilchardus*), d'anchois (*Engraulis encrasicolus*) ou de merlu (*Merluccius merluccius*) semblent cibler préférentiellement les stades adultes de petits Calanoida filtreurs des genres *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Calocalanus*, voire *Acartia* et *Centropages* (Morote *et al.* 2011, Borme *et al.* 2013, Costalago *et al.* 2014). Les Cyclopoida, qui sont plutôt de petits carnivores (*Corycaeus*, *Farranula*), des détritivores (*Oncaea*, *Triconia*) ou des omnivores (*Oithona*), font aussi partie de leur alimentation mais semblent moins souvent visés. Aussi, les petits copépodes herbivores filtreurs pourraient constituer le groupe fonctionnel cible pour les niveaux trophiques supérieurs, dans les zones côtières comme dans la couche épipélagique.

Le terme de compétition a été ajouté à la prédation car les plus gros copépodes carnivores sont capables de se nourrir sur des oeufs de poissons, voire sur leurs plus jeunes stades de développement (Yen 1987).



**Fig 5.4** - Schéma conceptuel illustrant l'intégration des différents groupes fonctionnels de copépodes planctoniques définis au cours de cette thèse au sein des écosystèmes pélagiques (inspirée des travaux de modélisation de Le Quéré et al. 2005, Aumont et Bopp 2006, et Ward et al. 2012). Par souci de parcimonie, tous les groupes fonctionnels du plancton, et toutes les interactions (symbolisées par des flèches) existantes entre ces groupes, n'ont pas été représentés. La multiplication des flèches en partance d'un même groupe fonctionnel planctonique représente la variation de l'interaction correspondante en fonction des différentes classes de taille qui peuvent être définies au sein d'un groupe.

Le reste du méso- et du macrozooplancton se superpose aux groupes fonctionnels de copépodes car ils peuvent partager les mêmes fonctions écosystémiques. Pomerleau *et al.* (2015) ont distingué des groupes fonctionnels zooplanctoniques en considérant moins d'espèces de copépodes (une trentaine) mais en tenant compte des chaetognathes, des euphausiacés, des ostracodes, et d'une espèce de ptéropode. Ces auteurs ont pu assigner tous ces taxa à des groupes fonctionnels comprenant des copépodes. Ceci suggère que d'autres taxa peuvent être rangés au sein des groupes fonctionnels que nous avons définis. Il n'en demeure pas moins que des taxa comme les salpes et les doliolles (Thaliacea) peuvent aussi représenter des groupes fonctionnels à part entière et dont l'importance dans les chaînes trophiques et les cycles biogéochimiques est de plus en plus reconnue (Henschke *et al.* 2016). Dans le futur, il sera nécessaire d'élargir notre sélection d'espèces à d'autres groupes du zooplancton pour vérifier à quel point ils transcendent la taxinomie et si d'autres fonctions écosystémiques clés ont été ignorées dans cette thèse. Comme discuté dans le Chapitre III, la similarité entre nos groupes fonctionnels et ceux de Pomerleau *et al.* (2015) suggère que les différents groupes fonctionnels de copépodes ont pu émerger dans des océans géographiquement éloignés. La Figure 5.4 pourrait donc être valable dans les écosystèmes pélagiques en général.

Certaines espèces de gros copépodes carnivores sont spécialisées dans la consommation de certains taxa méso- et macrozooplanctoniques. Par exemple, les espèces du genre *Sapphirina* attaquent spécifiquement les doliolles et sont adaptées pour se nourrir sur le zooplancton gélatineux (Heron 1973, Takahashi *et al.* 2013). Les espèces du genre *Candacia* semblent être spécialisées dans la consommation de taxa gélatineux plus longilignes, comme les appendiculaires et les chaetognathes (Ohtsuka et Onbé 1989). Par conséquent, le groupe fonctionnel des gros carnivores participe à la régulation *top-down* de l'ensemble de la communauté zooplanctonique, mais contient des espèces qui vont se nourrir préférentiellement sur des espèces de plus grande taille, plutôt que sur de plus petits copépodes et sur le protozooplancton. Ceci peut représenter un court-circuit (« *shunt* ») dans la structuration par la taille de la chaîne trophique : les plus gros carnivores pourraient ne pas totalement dépendre des classes de taille inférieures parmi les groupes fonctionnels de copépodes (liens représentés par les plus petites flèches rouges et les flèches multiples).

Les techniques innovantes basées sur le séquençage génomique permettent maintenant d'explorer le réseau de co-occurrences au sein de la communauté (Lima-Mendez *et al.* 2015). Elles devraient permettre de mieux définir et établir l'importance des processus liant les différents groupes fonctionnels, et leur impact sur les propriétés émergentes de l'écosystème planctonique (Guidi *et al.* 2016).

Au-delà de la possibilité (la nécessité ?) d'implémenter nos groupes fonctionnels du mésozooplancton dans les modèles écosystémiques, la Fig. 5.4 implique que le développement de tous les groupes fonctionnels de copépodes ne dépend pas du développement de tous les autres groupes fonctionnels du plancton.

Si les plus gros herbivores filtreurs nécessitent le développement des grosses cellules du microphytoplancton pour leur croissance, ceci n'est pas le cas pour les gros carnivores. En effet, ces derniers peuvent se nourrir sur des classes de tailles inférieures, qui elles mêmes peuvent se développer à partir du protozooplancton ou du nanophytoplancton. Aussi, la partie gauche de la Fig. 5.4 (avec les groupes omnivores et carnivores) est la plus impliquée dans la boucle microbienne, tandis que les herbivores filtreurs vont s'intégrer dans une chaîne trophique plus classique allant des producteurs primaires aux niveaux trophiques supérieurs. Les détritivores, eux, bénéficient d'une source d'énergie alimentée par tous les autres compartiments, ils peuvent donc se développer dans un vaste ensemble de conditions biotiques et abiotiques, comme suggéré dans le Chapitre III. Leur



rôle dans le cycle de la matière organique est connue depuis plusieurs années (Alldredge 1972), et commence à être intégré dans les estimations d'export de matière à partir d'observations *in situ* (Yamaguchi *et al.* 2002, Steinberg *et al.* 2008). Cependant, les représenter explicitement dans les modèles globaux pourrait permettre d'améliorer les estimations de flux de matière.

Un autre facteur primordial liant les copépodes aux cycles biogéochimiques est leur migration verticale nycthémérale au-delà de la thermocline (« *diel vertical migration* », DVM). Celle-ci leur permet de transporter activement de la matière particulaire dans la couche mésopélagique où leur excrétion et mortalité favorisent la séquestration de carbone (Jónasdóttir *et al.* 2015, Hansen et Visser 2016). L'amplitude de la DVM des espèces varie énormément en fonction du bassin et de la saison (Chapitre II et littérature associée), c'est pourquoi ce trait fonctionnel n'a pas été inclus directement dans la constitution des groupes fonctionnels. Peu d'espèces réalisent des DVM de forte amplitude en Méditerranée (Scotto di Carlo *et al.* 1984, Andersen *et al.* 2001, Brugnano *et al.* 2012), et celles qui le font ne semblent pas appartenir à un groupe fonctionnel en particulier (Table 2.2). Néanmoins, la taille des copépodes est un bon indicateur de leur amplitude de migration (quand on exclue les plus grosses espèces qui demeurent en eaux profondes, Ohman et Romagnan 2016) : les plus grands copépodes sont ceux qui exécutent les plus grandes migrations, et séquestrent le plus de matière (Ohman et Romagnan 2016, Hansen et Visser 2016). Intégrer cette composante comportementale dans les modèles écosystémiques, en prenant en compte la classe de taille des organismes, est possible (voir le modèle de Hansen et Visser 2016) et devrait permettre, là encore, d'améliorer les estimations de flux de matière.

Dans l'Atlantique Nord, les copépodes du genre *Calanus* domine la biomasse zooplanctonique (Fleminger et Hulsemann 1977). Tous les ans, ils entrent en diapause et plongent dans la couche mésopélagique afin d'hiberner, et y survivent grâce à leur stratégie de stockage de réserves lipidiques. Ils constituent un vecteur écologique important pour le cycle du carbone (Jónasdóttir *et al.* 2015) mais aussi pour le recrutement des poissons (Beaugrand *et al.* 2003). Certaines espèces partageant des traits d'histoire de vie analogues existent en Mer Méditerranée (Conover 1988, Brun *et al.* 2016b) : *Calanus helgolandicus*, *Pleuromamma* spp., *Neocalanus* spp., *Eucalanus* spp. ou *Rhincalanus* spp. Ces espèces ont été classées au sein des gros filtreurs herbivores (Table 2.1 et Fig. 3.6), qui pourraient donc constituer un groupe clé pour l'export de matière dans le bassin Méditerranéen. Davantage d'études ciblées sur ces espèces sont nécessaires pour confirmer leur lien avec ce processus biogéochimique crucial.

#### V.2.B - L'environnement participe fortement au contrôle de la distribution des groupes fonctionnels

Le fait que les groupes fonctionnels soient positionnés différemment dans l'espace de la niche environnementale (Fig. 3.7) implique qu'ils ne sont pas distribués de la même manière le long des gradients environnementaux. Par conséquent, la distribution des espèces qui réalisent les fonctions décrites en Fig. 5.4 varie dans le temps et l'espace selon la variabilité climatique, qui participe ainsi au contrôle des fonctions écosystémiques.

Les résultats du Chapitre III concordent avec ce dont j'ai discuté en section V.2.A. Les copépodes herbivores filtreurs (groupes 3 et 7) préfèrent les conditions de plus forte saisonnalité et dont les caractéristiques physico-chimiques se rapprochent des environnements plus productifs (couches de mélange plus profondes et concentration en phytoplancton plus élevée). Ces conditions sont propices au développement du microphytoplancton (Marty et Chiavérini 2010, Uitz *et al.* 2012) qui va permettre le développement des plus gros copépodes herbivores. Inversement, les petits et gros carnivores (groupes 1 et 2) préfèrent les conditions caractéristiques de l'oligotrophie : de plus

hautes températures et salinités qui induisent des couches de mélange moins profondes, ce qui défavorise la ré-injection des nutriments en surface et donc le développement des plus grosses cellules du phytoplancton. Ainsi, les processus de la partie gauche sur la Fig. 5.4 seront favorisés dans les conditions oligotrophes, typiques de l'océan tropical, alors que les voies permettant l'émergence des copépodes herbivores seront favorisées en conditions méso- et eutrophes rencontrées en hautes latitudes et dans les zones de remontées d'eaux froides (Alvain *et al.* 2008, Ward *et al.* 2012).

Les petits détritivores ne présentent pas de préférences environnementales en particulier. Ceci implique que ce groupe fonctionnel sera distribué dans toutes les conditions physico-chimiques.

Comme discuté dans le Chapitre III, les petits omnivores du genre *Oithona* semblent affiliés à des conditions moins oligotrophes (Fig. 3.7), ce qui ne concorde pas avec leur forte abondance dans les régions les plus chaudes et oligotrophes de la Mer Méditerranée (Siokou-Frangou *et al.* 1997, 2010, Nowaczyk *et al.* 2011). Ceci peut être dû au positionnement d'*Oithona similis* qui tire l'ensemble du groupe fonctionnel vers le côté gauche de l'espace de la niche, alors que la plupart des autres *Oithona* se rapprochent des carnivores. *Oithona similis* est une espèce ubiquiste et généraliste (Paffenhöfer 1993, Gallienne et Robins 2001, Castellani *et al.* 2005) mais dont l'identification porte encore à confusion (Cepeda *et al.* 2016). Il est également possible que ce nom d'espèce désigne un consortium d'espèces cryptiques (Razouls *et al.* 2005-2016). Les paramètres de niche estimés pour cette espèce comportent donc une grande part d'incertitude.

Le contrôle abiotique des groupes fonctionnels implique des distributions spatiales différentes en Mer Méditerranée.

Les zones les plus propices au développement des gros filtreurs herbivores sont la Méditerranée Nord-Ouest (Golfe du Lion et Mer Ligure), la Mer d'Alboran et le Nord des mers Adriatique et Égée. Ces zones sont caractérisées par des concentrations en chlorophylle *a* plus élevées (Bosc *et al.* 2004) et des régimes de blooms phytoplanctoniques réguliers (D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà 2009, Mayot *et al.* 2016) permis par des transitions saisonnières de l'oligotrophie vers la mésotrophie. Réciproquement, les zones les plus oligotrophes, présentant une absence de blooms phytoplanctoniques réguliers (zones « *No blooms* » de D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà 2009) sont dominées par les groupes fonctionnels carnivores, omnivores, et détritivores, et la boucle microbienne y est prépondérante dans les flux de matière (Di Poi *et al.* 2013). Étant donné le caractère très oligotrophe de la Méditerranée à l'échelle annuelle (Bosc *et al.* 2004), il n'est pas surprenant que les genres de copépode qui dominent la biomasse zooplanctonique du bassin appartiennent souvent aux genres *Corycaeus*, *Oncaea* et *Oithona* (Youssara et Gaudy 2001, Fernández de Puelles *et al.* 2009, Licandro et Icardi 2009, Nowaczyk *et al.* 2011, Mazzocchi *et al.* 2014). Néanmoins, les petits herbivores filtreurs des genres *Clausocalanus*, *Calocalanus*, et *Paracalanus* sont tout aussi importants en termes d'abondance et de biomasse. Comme représenté en Fig. 5.4, ils bénéficient de la contribution plus importante du nanophytoplancton vis-à-vis de la production primaire (Uitz *et al.* 2012), et des fortes abondances en microzooplancton (Di Poi *et al.* 2013), sur lesquels ils peuvent se nourrir.

Ainsi, les importants gradients physico-chimiques de la Mer Méditerranée permettent à tous les groupes fonctionnels de copépodes d'être représentés, mais leur importance relative (en matière de biomasse/ abondance) devrait varier selon les sous-régions et les saisons.

Les paramètres de niches environnementales des espèces ont été estimés à partir de données de présence. En effet, les données d'abondance à l'échelle spécifique ne sont pas assez comparables à cause des nombreuses stratégies d'échantillonnage en jeu, et pas assez nombreuses, pour pouvoir modéliser l'abondance des espèces. La sortie des modèles de niche est à interpréter comme un

indice de qualité de l'habitat abiotique (« *habitat suitability* »). Si la corrélation positive entre qualité de l'habitat et distribution est relativement robuste (Thuiller *et al.* 2015, Lee-Yaw *et al.* 2016), celle entre la qualité et l'abondance est plus incertaine (VanDerWal *et al.* 2009). Pour le zooplancton, seule l'étude de Reygondeau et Beaugrand (2011) a pu corréler la qualité de l'habitat climatique (estimée via un modèle de niche basé sur des présences et la SST, la SSS et la bathymétrie) et l'abondance de *Calanus finmarchicus* en Atlantique Nord.

D'un point de vue purement théorique, l'abondance d'une espèce est maximale dans les conditions abiotiques qui lui sont les plus favorables (Hutchinson 1957), mais d'autres facteurs écologiques cruciaux régulent l'abondance et la biomasse des organismes : la dispersion dans le milieu (Pulliam 2000), les interactions biotiques comme la compétition (Van Der Putten *et al.* 2010, Boulangeat *et al.* 2012), et l'adaptation (Hoffmann et Srgò 2011, Dam 2013). Chacun de ces processus peut conduire à de faibles abondances (voire à des absences) dans des conditions environnementales favorables.

L'importance relative des interactions biotiques sur les patrons de distribution est actuellement débattue (Araújo et Luoto 2007, Araújo et Rozenfeld 2014, Thuiller *et al.* 2015). Leur impact varie avec l'échelle spatiale de l'étude : les interactions biotiques affectent la dynamique des populations et leur distribution à l'échelle locale (< 10 km), au-delà de laquelle les conditions abiotiques contrôlent la distribution des espèces (Pearson et Dawson 2003). Mais certaines études ont montré qu'elles peuvent avoir un impact significatif à l'échelle macro-écologique (Araújo et Luoto 2007, Bateman *et al.* 2012), ou que leur empreinte (et non leur importance) n'est plus discernable aux très grandes échelles spatiales (Thuiller *et al.* 2015). Dans le plancton, les espèces co-existent sans que la compétition pour les ressources ne conduise à leur exclusion compétitive : c'est le « *paradoxe du plancton* » (Hutchinson 1961). C'est pourquoi, aux échelles spatiales étudiées pendant cette thèse (régionale et globale), il est possible que la distribution d'un prédateur, d'une proie et/ou d'un compétiteur n'ait pas un fort impact sur celle de sa proie, son prédateur et/ou son compétiteur.

De même, la distribution à très large échelle des copépodes pourrait dépendre davantage du climat que des courants océaniques, étant donné que la plupart des régions de l'océan global sont connectées à l'échelle décennale (Jönsson et Watson 2016). À l'échelle de la Mer Méditerranée, dont les temps de résidence sont relativement courts (environ 70 ans, contre plus de 200 ans dans les autres bassins, The MerMex Group 2011), la circulation des masses d'eaux ne devrait pas limiter la distribution future des espèces planctoniques. Néanmoins, l'abondance et la composition du zooplancton sont structurés à méso- et sub-mésoéchelles par des processus hydrographiques comme les gyres, tourbillons et les fronts (Youssara et Gaudy 2001, Riandey *et al.* 2005, Nowaczyk *et al.* 2011).

Le développement de grandes bases de données décrivant simultanément les patrons de distribution et de biomasse du zooplancton (Buitenhuis *et al.* 2013, Moriarty *et al.* 2013) permettra de mieux évaluer le lien entre les conditions abiotiques et l'abondance des espèces, et donc des groupes fonctionnels. En attendant, les indices de qualité de l'habitat peuvent être utilisés pour pondérer l'occurrence et l'importance relative des groupes fonctionnels au sein d'une communauté.

#### V.2.C - Le changement climatique anthropique induira-t-il une tropicalisation du mésozooplancton en Mer Méditerranée ?

La Biodiversité contemporaine de la Mer Méditerranée a été façonnée par son histoire géologique et les variations climatiques. La Méditerranée est un vestige de l'ancien Océan Téthys, et les différentes étapes de l'histoire géologique ont conduit à des phases de connexion et de déconnexion avec les bassins Atlantique et Indien adjacents (voir la synthèse de Bianchi et Morri

2000). Ceci a permis à des espèces animales de provinces biogéographiques diverses de s'établir en Mer Méditerranée. En effet, outre des espèces endémiques et ubiquistes, sa faune comprend des espèces venues de l'Atlantique sub-tropical et boréal, et des espèces originaires de l'Océan Indien. Il n'y a pas d'espèces endémiques de la Mer Méditerranée parmi les copépodes planctoniques marins (Razouls *et al.* 2005-2016) : ses communautés rassemblent des espèces ubiquistes, des espèces tropicales Indiennes et des espèces d'origine Atlantique (sub-tropical et boréal).

Les changements de diversité induits par le changement climatique (Fig. 4.2 et 5.2) sont dus à la réduction de la qualité de l'habitat d'espèces dont la niche est plus ou moins bien réalisée en Mer Méditerranée (section V.1.C). Les espèces les plus sensibles subiront une réduction de l'étendue de leur distribution et un déplacement de leur barycentre vers le Nord-Ouest du bassin (Table 5.1 et Fig. 5.3). Les espèces qui montrent les plus fortes variations de distribution sont affiliées à des conditions physico-chimiques tempérées, tandis que les espèces les moins affectées préfèrent des conditions plutôt tropicales. Les premières sont souvent échantillonnées dans l'Océan Atlantique et les secondes dans l'Océan Indien (<http://www.iobis.org/>). Ainsi, les résultats de cette thèse suggèrent que le changement climatique induira une tropicalisation du mésozooplancton, une tendance retrouvée pour différents phylums (Bianchi 2007).

Les changements de richesse prédits s'accompagnent de changements de diversité fonctionnelle, mais ces derniers ne sont pas plus (ou moins) importants de ce qui peut être prédit à partir des variations de richesse (Fig. 5.1). Ceci est dû à la redondance fonctionnelle au sein des assemblages : les espèces « *perdues* » appartiennent à des groupes fonctionnels qui sont toujours représentés dans les assemblages futurs, prévenant ainsi une perte de fonction (Rosenfeld 2002). Ceci est également suggéré par l'absence de variations significatives de la sensibilité au changement climatique entre les différents groupes fonctionnels (section V.1.B). D'après nos résultats, le changement climatique prévu en Mer Méditerranée d'ici la fin du siècle n'est pas suffisant pour réprimer l'ensemble d'un groupe fonctionnel, malgré les différences de niches environnementales montrées dans le Chapitre III.

Néanmoins, les prédictions du Chapitre IV ne sont pas basées sur l'ensemble des prédicteurs utilisés dans le Chapitre III : elles ne prennent pas en compte les futures variations de MLD, MLPAR et logChla. De plus, la résolution temporelle de la relation entre les distributions spatiales et l'environnement n'est pas la même entre les deux études : occurrences et prédicteurs sont associés via des climatologies mensuelle dans le Chapitre III, tandis que des climatologies pluri-décennales sont utilisées dans le Chapitre IV. Les ENMs développés dans le Chapitre IV résolvent donc moins de variabilité temporelle que les GAMs du Chapitre III. Il est possible que l'amplitude des changements de diversités prédits ( $\alpha$ ,  $\beta$  et fonctionnelle) changent avec la résolution temporelle de l'association occurrences-environnement, même si cela n'a jamais été testé à ma connaissance. Roubicek *et al.* (2010) ont montré que la qualité des ENMs est négativement affectée quand la distribution des espèces est associée à des climatologies recouvrant une période temporelle différente, mais les auteurs n'ont pas analysé l'impact de la résolution à proprement parler. Il est possible qu'un seuil de résolution existe à partir duquel la qualité des ENMs n'est plus affectée. Il s'agit d'une source d'incertitude encore non évaluée qu'il sera intéressant d'explorer à l'avenir.

De manière plus générale, la tropicalisation du zooplancton en Mer Méditerranée s'inscrit dans une empreinte globale et cohérente du changement climatique sur la biodiversité marine (Parmesan et Yohe 2003, Perry *et al.* 2005, Pereira *et al.* 2010, Poloczanska *et al.* 2013, Burrows *et al.* 2014, Beaugrand *et al.* 2015, Stuart-Smith *et al.* 2015) : suite aux hausses de température, les espèces migrent vers les pôles afin de suivre les conditions qui leur sont favorables (Parmesan et Yohe 2003, Perry *et al.* 2005, Poloczanska *et al.* 2013). Ceci conduira à des pertes de diversité dans les

tropiques, où les espèces approchent déjà de leur seuil de tolérance physiologique à la température (Beaugrand *et al.* 2015, Stuart-Smith *et al.* 2015), alors que la biodiversité des zones sub-tropicales, sub-polaires et polaires pourrait augmenter (Beaugrand *et al.* 2015).

Les vitesses de déplacement estimées pour les copépodes planctoniques en Méditerranée (Table 5.1) sont du même ordre de grandeur que celles estimées pour le plancton en Atlantique Nord (Villarino *et al.* 2015 pour des espèces analogues de copépodes ; Barton *et al.* 2016 pour le phytoplancton). Elles sont également cohérentes avec les observations à l'échelle globale (Poloczanska *et al.* 2013). Les espèces planctoniques présentent un fort pouvoir de dispersion grâce aux courants marins (Jönsson et Watson 2016), qui, couplé à de très grandes populations et des cycles de vie courts (Hays *et al.* 2005), leur permet de suivre efficacement les conditions qui leur sont favorables, malgré le rythme élevé du changement climatique (Sunday *et al.* 2012, 2015). C'est pourquoi les prédictions obtenues par les modèles de niche ont tendance à être vérifiées par les observations pour le plancton marin (Poloczanska *et al.* 2013).

Cependant, la Mer Méditerranée est semi-fermée et ses seules connexions avec l'Océan global (sans compter la Mer Noire) sont le détroit de Gibraltar à l'extrême Ouest, et le Canal de Suez à l'extrême Est. Les côtes européennes font donc office de barrières à la migration des espèces vers le Nord. Cet effet « *cul-de-sac* » pose des risques pour la conservation des côtiers poissons dont la qualité de l'habitat sera fortement dégradée par le changement climatique (Ben Rais Lasram *et al.* 2010). Ceci est également valable pour le plancton épipélagique puisque la circulation des eaux de surface en Mer Méditerranée ne lui permet pas, a priori, d'être advecté vers l'Atlantique (Millot 2005).

Néanmoins, le changement climatique dans le bassin n'implique pas une extinction globale des espèces étudiées ici puisqu'elles ne sont pas endémiques et présentent souvent de larges distributions latitudinales. Cependant, des disparitions locales et régionales demeurent possibles.

Nos prédictions du Chapitre IV n'impliquent pas la disparition totale d'une espèce de copépode en Mer Méditerranée, mais des espèces déjà peu répandues verront probablement leur distribution se réduire davantage (Fig. 5.3). Afin de mieux quantifier l'impact du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes pélagiques méditerranéens, il est crucial de mieux décrire le rôle de ces espèces vis-à-vis des niveaux trophiques inférieurs comme supérieurs en Mer Méditerranée.

Outre les changements de richesse et de composition des communautés, le changement climatique affecte aussi la taille des organismes (Atkinson 1994, Daufresne *et al.* 2009), et par conséquent la biomasse émergente des écosystèmes (Cheung *et al.* 2013, Lefort *et al.* 2014). Dans les régions tropicales et subtropicales, la hausse des températures et la diminution des ressources défavoriseront les plus grands organismes caractérisés par des besoins métaboliques supérieurs (Lefort *et al.* 2014). Une étude prédit une baisse de la biomasse totale de l'écosystème planctonique méditerranéen pour la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle (Lazzari *et al.* 2014), mais aucune étude régionale n'a testé si le changement climatique favorisera les plus petites espèces du zooplancton et du phytoplancton.

Le Chapitre III n'a pas mis en évidence de relation entre la taille maximale (ou la classe de taille) des espèces et leur niche thermique. Les prédictions du Chapitre IV ne montrent pas un effet négatif du changement climatique sur une classe de taille de copépode en particulier, contrairement à ce qui peut être attendu au vu de la littérature (Horne *et al.* 2016 et références précédentes).

La taille des ectothermes varie avec la température (« *temperature-size rule* » ; Atkinson 1994, Angilletta *et al.* 2004) : ils atteignent leur stage de reproduction plus rapidement dans les environnements chauds, ce qui conduit à des adultes en moyenne plus petits, et donc des communautés composées de plus petits organismes. Cependant, ceci est valable à l'échelle inter-spécifique (ce que nous avons étudié au cours de cette thèse) comme à l'échelle intra-spécifique. Différentes populations d'une même espèce de copépode peuvent montrer des variations de tailles à l'état adulte en fonction de différents régimes de températures (Hirst *et al.* 1999). Ainsi, même si le

changement climatique ne favorise pas des espèces de copépodes qui sont plus petites que d'autres en moyenne, il peut entraîner une diminution de la taille de l'ensemble des espèces.

Le lien entre les niches thermiques et les tailles maximales moyennes des espèces dépend potentiellement des espèces que nous avons choisi d'étudier, que ce soit en matière de quantité d'espèces ou de taxons. Je montrerai en section V.4.B que l'absence de relation entre SST et taille des espèces est principalement due à l'identité des espèces modélisées.

Je vais maintenant discuter des différents choix qui ont été faits au cours de cette thèse, afin d'introduire mes perspectives de recherche (section V.4).

### V.3) Réflexions sur les choix effectués pendant la thèse

#### V.3.A - *Concernant les traits fonctionnels*

J'ai abordé les problématiques de cette thèse par une approche intégrative de la communauté du mésozooplancton de la Mer Méditerranée. Les copépodes dominent largement la biomasse et l'abondance de ce compartiment dans la région d'intérêt, mais aucune espèce particulière ne semble dominer le plancton comme les espèces du genre *Calanus* en Atlantique (Bonnet *et al.* 2005, Helaouët et Beaugrand 2007). C'est pourquoi j'ai choisi de me focaliser sur un groupe de plus de 100 espèces qui est représentatif des assemblages de copépodes de Méditerranée.

Il est à souligner qu'il s'agit de la première étude modélisant la niche environnementale d'autant d'espèces de copépodes, et à employer les ENMs pour explorer l'impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle du zooplancton. Néanmoins, étudier autant d'espèces limite la quantité d'informations disponibles au niveau des traits fonctionnels. En effet, parmi la vingtaine de traits composant la classification de Litchman *et al.* (2013), cinq ont pu être informés, et seulement quatre ont été utilisés pour estimer la diversité fonctionnelle. Les traits quantitatifs de types physiologique et morphologique (taux de croissance, d'excrétion, d'assimilation) sont également essentiels pour la modélisation du zooplancton, mais ils ne sont disponibles que pour quelques espèces, dont l'échantillonnage et la culture sont relativement bien maîtrisés, et qui appartiennent généralement à l'ordre des Calanoida (Hirst et Bunker 2003, Hébert *et al.* 2016, Brun *et al.* 2016b). Rien qu'au cours de la dernière année de cette thèse, deux autres bases de données sur les traits fonctionnels quantitatifs du zooplancton ont été publiées (Hébert *et al.* 2016, Brun *et al.* 2016b), mais les espèces en commun avec nos études sont relativement rares, et tous les traits ne sont pas constamment informés.

Le trait fonctionnel le mieux renseigné demeure la taille des espèces à l'état adulte (Razouls *et al.* 2005-2016, Brun *et al.* 2016b). Or, de nombreux traits morphologiques et physiologiques présentent des relations allométriques (Hirst et Bunker 2003, Bunker et Hirst 2004, Kiørboe *et al.* 2015). Ainsi, il est possible de dériver des valeurs de traits physiologiques moyens à partir de la taille des espèces, en prenant en compte le fait que les relations allométriques varient en fonction de la température, ou des ressources disponibles (Horne *et al.* 2016). Une autre manière d'inférer des traits fonctionnels via la taille est l'utilisation des relations de parenté évolutive entre les espèces, c'est à dire leur phylogénie (voir section V.4.C).

Coupler des traits fonctionnels quantitatifs à des projections de modèles de niche pourrait permettre de modéliser des valeurs « communautaires » de traits. Les modèles de niche permettent de simuler la composition des assemblages selon l'environnement, composition qui peut, ensuite, être utilisée pour calculer une valeur de trait moyen ("*traits-based approach*"). Cette valeur de trait peut être pondérée par l'abondance relative des espèces, ou bien par l'indice de qualité de l'habitat (la probabilité de présence) si les données ne permettent pas de modéliser l'abondance. Cette stratégie

permettrait de tester les effets du changement climatique sur les propriétés émergentes des communautés biologiques.

### V.3.B - Concernant la modélisation des niches environnementales

#### *À propos des modèles utilisés.*

Une importante partie de cette thèse est dédiée à la variabilité entre différents types d'ENMs. L'utilisation des ENMs a requis l'implémentation d'une grande base de données d'occurrences globales, qui mélange des observations obtenues par le biais de diverses stratégies d'échantillonnage. Ceci implique que seules des données de présences sont disponibles, puisque l'utilisation d'absences nécessite des campagnes d'échantillonnage régulières et homogènes, comme ceci a été le cas en Atlantique Nord grâce au *Continuous Plankton Recorder* (Chust *et al.* 2014, Villarino *et al.* 2015, Brun *et al.* 2016a). Avant ces trois études, la niche des copépodes avaient été principalement modélisée par des ENMs basés sur des présences (Beaugrand *et al.* 2011, Reygondeau et Beaugrand *et al.* 2011). C'est pourquoi il était crucial de prendre en compte des ENMs en P/A et au moins un modèle en présences seules pour explorer la variabilité générée par cette source majeure d'incertitude. Ceci est facilité par le développement de plates-formes de modélisation comme *biomod2* (Thuiller *et al.* 2013), ou *dismo* (Hijmans *et al.* 2013). Néanmoins, toutes les méthodes d'ENMs ne sont pas implémentées dans ces plates-formes et ces dernières ont été développées indépendamment ce qui ne facilite pas leur utilisation simultanée (par exemple, les indices de qualité de l'habitat données par les ENMs ne suivent pas forcément la même graduation). À l'avenir, l'utilisation de plates-formes intégrant davantage de diversité de modèles (*sdm*, Naimi et Araújo 2016) permettra d'analyser en profondeur les différences entre les ENMs en présences seules (Bioclim, Mahalanobis, Domain) et les ENMs en P/A. Le modèle NPPEN développé par Beaugrand *et al.* (2011) a été utilisé pour modéliser la niche des copépodes (Reygondeau et Beaugrand 2011) mais n'a jamais été comparé à d'autres ENMs. Il a été récemment implémenté sous R (comm. pers. de Jean-Olivier Irisson, UPMC-LOV), et pourra donc être intégré à de futurs travaux visant à améliorer la modélisation de niches pour le plancton.

#### *À propos de la validation et de la complexité des modèles de niche.*

Suite à l'utilisation croissante des modèles de niche à la fin des années 90 (Brotons 2014), de nombreux travaux ont visé à améliorer et comparer les ENMs en évaluant leur pouvoir prédictif à partir de différents jeux de paramètres (Brotons *et al.* 2004, Segurado et Araújo 2004, Thuiller *et al.* 2004, Elith *et al.* 2006, Heikkinen *et al.* 2006, Tsoar *et al.* 2007, Chefaoui et Lobo 2008, Wisz *et al.* 2008, Elith et Graham 2009). Les méthodes alors identifiées comme plus « *performantes* » sont aujourd'hui les plus communément utilisées, comme MAXENT (Elith *et al.* 2011), car elles présentent un important nombre de paramètres qui leur permet d'être flexibles face à tout jeux de données. On parle alors de méthodes plus « *complexes* » (Merow *et al.* 2014). Cependant, leur utilisation par la communauté scientifique ne s'est pas toujours accompagnée d'une analyse exhaustive du degré de complexité approprié pour estimer la niche environnementale (Merow *et al.* 2014, Brewer *et al.* 2016). En effet, des ENMs trop complexes peuvent conduire à des courbes de réponse décrivant des relations irréalistes entre la distribution des espèces et le climat, on parle alors de sur-apprentissage du jeux de données (« *over-fitting* » ; Hijmans *et al.* 2012, Merow *et al.* 2014), ce qui conduit à une faible transférabilité des modèles.

La complexité et l'évaluation des différents ENMs n'a pas été une des questions centrales de cette thèse, mais les courbes de réponse produites (multivariées comme univariées) ont été à chaque fois inspectées pour comprendre les relations sous-jacentes entre prédicteurs et distribution des copépodes. Comme évoqué dans le Chapitre III, de fortes différences ont été observées entre les

courbes de réponses des ENMs, et les GAMs ont été choisis car ils permettent d'obtenir des courbes lissées asymétriques, qui représentent mieux la réponse des ectothermes aux variations environnementales (Oksanen et Minchin 2002, Chust *et al.* 2014). Les méthodes complexes comme les arbres de régression de classification, ou les réseaux de neurones, produisaient des courbes dentelées ou en escalier, qui résultent habituellement davantage du sur-apprentissage.

La manière optimale pour évaluer un modèle de niche est toujours débattue (Lobo *et al.* 2008, Allouche *et al.* 2006, Brun *et al.* 2016a), et relativement peu d'attention a été portée aux formes des courbes de réponse. Afin de mieux contraindre ces dernières, et donc de modéliser la niche des espèces planctoniques de manière plus réaliste, je suggère de les comparer à des courbes de réponse obtenues en laboratoire (Kearney et Porter 2004, Lombard *et al.* 2011). En mesurant les principaux taux physiologiques (croissance, respiration, excrétion) dans des conditions contrôlées de température, il est possible d'estimer les contraintes physiologiques/ métaboliques majeures des organismes : les courbes de réponse ainsi obtenues (Lombard *et al.* 2011) estiment la niche fondamentale des espèces (Hutchinson 1957, Kearney et Porter 2009). Comparer les courbes de réponses dérivées des ENMs aux courbes de réponses fondamentales permettrait de valider le « *réalisme écologique* » des modèles de niche, plutôt que d'évaluer leur capacité à reproduire des données de distribution (Lobo *et al.* 2008, Allouche *et al.* 2006).

#### *À propos de la dimension verticale*

Une contrainte inhérente à l'utilisation des ENMs pour étudier la biogéographie du plancton marin est la tridimensionnalité de l'habitat (Bentlage *et al.* 2013). En effet, les espèces planctoniques présentent des distributions qui se déclinent aussi sur la profondeur, et plus particulièrement le zooplancton qui réalise des migrations verticales (section V.2.A). L'aspect tridimensionnel est potentiellement crucial dans un contexte de changement climatique, car il implique que les espèces peuvent migrer en profondeur (et pas seulement à l'horizontal) pour suivre leur niche environnementale. Ceci a par exemple été montré pour les poissons en Mer du Nord (Dulvy *et al.* 2008).

L'intégration de la profondeur dans nos projections est rendue difficile pour deux raisons : (i) la distribution verticale des copépodes varie énormément dans le temps et l'espace (cf. références utilisées dans la base de traits de Benedetti *et al.* 2016) et est très mal connue en Mer Méditerranée ; (ii) la profondeur exacte des organismes au moment de l'échantillonnage est inconnue.

Les observations biologiques utilisées proviennent généralement de traits de filets verticaux (certains sont horizontaux ou obliques) effectués entre la surface et une profondeur pouvant aller de 50 à plus de 1000 m. Les profondeurs d'échantillonnage associées aux observations utilisées montrent que la grande majorité proviennent de traits de filets effectués dans les couches de surface (profondeur maximale moyenne =  $58 \pm 119$  m, Chapitre III). Compte tenu de la stratification thermique de l'Océan, associer des valeurs de SST de surface à des occurrences, qui sont en réalité plus profondes, biaise probablement la limite inférieure des niches thermiques vers des températures plus élevées. Dans un contexte de réchauffement climatique, ceci a potentiellement moins d'impact qu'un biais au niveau de la borne supérieure, puisque c'est cette dernière qui va principalement limiter la qualité de l'habitat.

#### *À propos du biais d'échantillonnage.*

Un autre biais lié aux données d'occurrences provient de leur distribution non aléatoire dans l'espace géographique, qui peut aboutir à une distribution non aléatoire dans l'espace environnemental. Dans notre jeu de données de présences à l'échelle globale, les zones les plus échantillonnées sont la Méditerranée, l'Atlantique Nord, l'Océan Indien et, dans une moindre mesure, la partie de l'Océan Austral affiliée à l'Indien. À l'inverse, l'Océan Pacifique et



l'Atlantique Sud sont relativement pauvres en observations. Ce biais spatial de l'échantillonnage provient de la combinaison de trois facteurs principaux : (i) des biais historiques dus à la proximité géographique des pays organisant les campagnes d'échantillonnage ; (ii) la non-exhaustivité des campagnes répertoriées dans OBIS ; et (iii) le fait que l'on étudie la biodiversité planctonique méditerranéenne, qui résulte d'échanges entre les Océans Atlantique et Indien (Bianchi et Morri 2000, section V.2.C).

Afin de vérifier si les biais géographiques aboutissent à des biais dans l'espace environnemental, nous avons graphiquement représenté les valeurs des trois prédicteurs associés à l'ensemble des présences par rapport l'ensemble des valeurs rencontrées en surface de l'Océan global. Seuls les environnements caractérisés par des SSS inférieures à 25 et/ ou des valeurs de  $\sigma$ SST supérieures à 7,5°C ne sont pas échantillonnés par les données d'occurrences. Le gradient global de SST est bien couvert par les observations. Comme les conditions non échantillonnées ne correspondent pas aux conditions futures de la Mer Méditerranée (Adloff *et al.* 2015), dans lesquelles les niches ont été projetées, il est possible que la distribution spatiale des données soit suffisante pour ne pas biaiser ces projections.

Une manière de prendre en compte le biais d'échantillonnage est de générer des pseudo-absences incorporant les mêmes biais que les présences (Phillips *et al.* 2009). Cette méthode place les pseudo-absences d'un taxon seulement aux localisations où des méthodes d'échantillonnage permettant de prélever ce même taxon ont été employées (« *target group selection* »). Si cela permet d'éviter de placer des pseudo-absences dans des zones jamais échantillonnées, cela requiert aussi de connaître à l'avance : (i) quelles méthodes d'échantillonnage ont été employées et à quel endroit ; (ii) les taxons ciblés par ces méthodes. Étant donné que ces informations ne sont pas intégralement disponibles, alors que nos observations proviennent de stratégies d'échantillonnage très différentes, j'ai préféré ne pas employer cette méthode.

La méthode utilisée dans cette thèse pour générer les pseudo-absences (Hengl *et al.* 2009, Hattab *et al.* 2013) permet néanmoins d'incorporer des informations sur la niche des espèces. En effet, elle utilise les présences des espèces pour faire une première ébauche de leurs préférences environnementales, puis, elle place aléatoirement les pseudo-absences dans les zones les moins favorables et les moins proches des présences. Cette stratégie est pertinente pour modéliser la niche d'ectothermes marins comme les copépodes, qui ont des cycles de vie relativement courts (Mauchline 1998), et qui ont un fort pouvoir de dispersion grâce aux courants océaniques (Jönsson et Watson 2016).

### V.3.C - Concernant le choix des espèces étudiées au cours de la thèse

Comme évoqué précédemment, la distribution des données d'occurrences (et donc des données environnementales) dépend de l'identité des espèces étudiées.

Afin d'étudier la Biodiversité zooplanctonique de la Mer Méditerranée, nous avons établi une liste des espèces de copépodes les plus fréquemment échantillonnées dans les couches de surface du bassin (Chapitre II). Cette sélection ne comprend donc qu'une partie des copépodes composant les communautés situées à des latitudes, ou des profondeurs, différentes. De ce fait, nos données ne recouvrent ni l'ensemble des valeurs de traits fonctionnels choisis (tailles et stratégie d'alimentation), ni l'ensemble des conditions environnementales existantes (cf. section précédente). Nous avons cherché, avec le Chapitre III, à dégager des patrons à large échelle sur la biogéographie des traits et des groupes fonctionnels. Si ces patrons découlent de lois sous-jacentes gouvernant l'écologie des espèces, ils devraient théoriquement être valables pour le reste de la communauté zooplanctonique. On peut donc maintenant se demander si les résultats obtenus dans le Chapitre III dépendent de l'identité des espèces étudiées. Autrement dit : est-ce que nous obtiendrions des

patrons différents si l'on élargissait la liste des espèces à l'ensemble des communautés zooplanctoniques de l'Océan global ?

Par exemple, nous n'avons pas trouvé de lien entre la taille des espèces et leur niche thermique, ce qui est en contradiction avec la « *temperature-size rule* » (Atkinson 1994). De même, nous n'avons pas trouvé de relation entre le centre et la largeur des niches thermiques (Fig. 3.3), ce qui implique que les copépodes étudiés ne comprennent pas d'espèces spécialistes d'eaux chaudes ou des eaux froides.

Ces différentes questions feront l'objet de perspectives de recherche que je vais maintenant développer. Ces perspectives ont émergé au travers de diverses problématiques soulevées au cours de la thèse, et qui ont parfois fait l'objet d'études préliminaires développées via de nouvelles collaborations scientifiques.

#### V.4) Perspectives de recherche

##### V.4.A - *Étudier la variation des groupes fonctionnels et de la diversité fonctionnelle du plancton à différentes échelles de temps et d'espace*

Les préférences environnementales des groupes fonctionnels mises en lumière au cours de cette thèse proviennent d'analyses réalisées à larges échelles temporelles (climatologies mensuelles et pluri-décennales) et spatiales (globales et régionales, avec une résolution de 0,25° et/ou 1°). La validité/transférabilité de ces résultats à plus petite échelle reste donc à vérifier : l'abondance des groupes fonctionnels fluctue-t-elle d'une saison à l'autre selon un patron de succession écologique (Romagnan *et al.* 2015) ? Ces groupes sont-ils distribués équitablement entre les différentes provinces biogéographiques de la Mer Méditerranée ? Quelles sont les modes de variation temporelle de nos groupes fonctionnels à l'échelle locale ?

Pour répondre à ces questions, je suggère de sélectionner un sous-ensemble de nos données régionales en se basant sur les campagnes qui ont employé des méthodes d'échantillonnage comparables (par exemple, l'usage de traits verticaux de filets de type WP2 entre 0 et 200 m) pour décrire les variations d'abondance des espèces. Ce sous-ensemble permettra d'étudier les variations des groupes fonctionnels, et de la diversité fonctionnelle ( $\alpha$  et  $\beta$ ), entre les biorégions de la Mer Méditerranée, en les pondérant par leur abondance/ biomasse. Ce travail est actuellement en cours au LOV (Ayata *et al.* 2016 - voir liste des communications scientifiques) et vise à mieux décrire la distribution des groupes fonctionnels entre les différents régimes trophiques de la Mer Méditerranée (définis à partir des biorégions de D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà 2009, par exemple).

Dans un second temps, je suggère d'exploiter les séries temporelles existantes en Méditerranée (Berline *et al.* 2012) pour analyser les modes de variations des groupes fonctionnels à des échelles temporelles variables (saisonnière, inter-annuelle, décennale), et comprendre comment ces modes s'articulent avec la variabilité climatique (Pomerleau *et al.* 2015).

L'identification des espèces ne suit pas le même protocole selon les séries temporelles (comptages à la loupe, identification automatique par imagerie). C'est pourquoi des résolutions taxinomiques au niveau de l'espèce pourraient ne pas être disponibles pour les longues séries temporelles de la Mer Méditerranée (c'est le cas du point B à Villefranche-sur-mer, pour laquelle l'utilisation du *Zooscan* ne permet que de décrire les abondances de grands groupes zooplanctoniques, Romagnan *et al.* 2015). Aussi, il sera nécessaire de re-définir des groupes fonctionnels du zooplancton à partir de traits fonctionnels adaptés aux données biologiques disponibles. Par exemple, les données du

*Zooscan* permettent d'obtenir la taille mais aussi la forme et la transparence des organismes, qui, couplés au trophisme, sont des traits fonctionnels intéressants. Alternativement, les modes de variation temporelle des groupes fonctionnels pourraient être analysés à partir de séries temporelles établies dans d'autres bassins océaniques, comme la Manche (station L4, Harris 2010), l'Atlantique Nord Ouest (BATS, Steinberg *et al.* 2001), le Pacifique Nord (HOT, Karl *et al.* 1996) ou la région du courant de Californie (CalCOFI, Bograd *et al.* 2003). Puis, une analyse coordonnée de multiples séries temporelles permettra de dégager une vision globale de la distribution et de la variation temporelle des groupes fonctionnels du zooplancton. Des indices de variation des groupes fonctionnels (d'abondance ou de contributions relatives à la biomasse) pourraient être quantitativement reliés à des processus biogéochimiques, qui sont également mesurés in situ par les séries temporelles. Ceci permettra d'affiner notre compréhension de leurs rôles dans les écosystèmes.

#### V.4.B - *Étendre l'étude biogéographique des traits et groupes fonctionnels du zooplancton à l'ensemble des espèces*

Étudier le lien entre la niche thermique des espèces et leur distribution spatiale est fondamental pour comprendre l'organisation des communautés biologiques et leur évolution dans un contexte de changement climatique (Sunday *et al.* 2012, Araújo *et al.* 2013, Bates *et al.* 2013, Stuart-Smith *et al.* 2015). Les travaux de Sunday *et al.* (2012) ont montré que la distribution des ectothermes marins reflète plus précisément leurs tolérances thermiques, comparé aux ectothermes terrestres, ce qui rend les prédictions de changements de distribution plus incertaines pour ces derniers. Puis, Araújo *et al.* (2013) ont mis en évidence la conservation phylogénétique asymétrique des bornes inférieures et supérieures des niches thermiques chez les ectothermes : la borne supérieure (qui fixe la tolérance des animaux au réchauffement) est beaucoup moins variable sur la phylogénie que la borne inférieure (qui fixe la tolérance au froid). Leurs résultats impliquent que les espèces vivant dans des régimes de température proches de leur borne supérieure auront un faible pouvoir d'adaptation aux futurs réchauffements (Stuart-Smith *et al.* 2015).

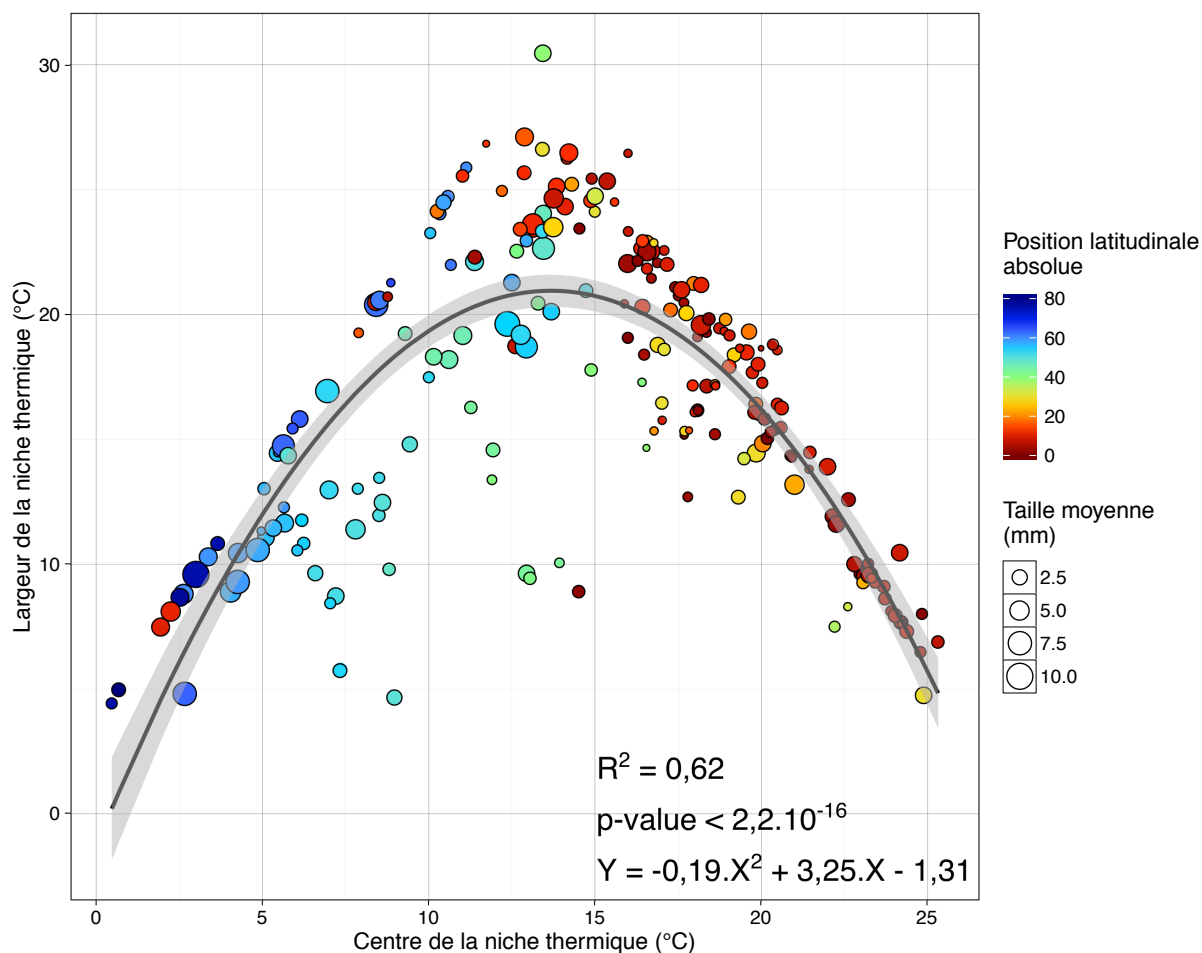
Les espèces du phytoplancton sont adaptées aux régimes de température dans lesquelles elles vivent (Thomas *et al.* 2012) : leur température optimale de croissance baisse avec la latitude, et est très corrélée à la température moyenne au point de prélèvement. À ma connaissance, l'existence d'une telle adaptation latitudinale chez le zooplancton demeure à démontrer.

La littérature, ainsi que les questions exposées en section V.3, m'ont poussé à approfondir les relations entre : (i) la niche thermique (centre, largeur et ses bornes inférieure et supérieure) et la taille ; (ii) la niche thermique et l'étendue latitudinale ; et (iii) l'asymétrie entre les bornes inférieures et supérieures, et ce pour un maximum d'espèces de copépodes planctoniques marins, un groupe qui a été très peu représenté (voire ignoré) dans les études citées ci-dessus.

Les perspectives présentées ici ont déjà fait l'objet d'analyses préliminaires que je tâcherai de présenter de manière concise. Elles sont issues d'une collaboration que j'ai eu l'opportunité de développer avec Nicolas Desreumaux (Observatoire Océanologique de Banyuls), Pieter Provoost (gestionnaire des données OBIS pour l'UNESCO) et François Guilhaumon (chargé de recherche IRD - UMR MARBEC).

Pour un ensemble de 243 espèces de copépodes, j'ai implémenté un tableau de données rassemblant : (i) le nombre d'occurrences, (ii) la taille moyenne, (iii) les quatre paramètres de la niche thermique, (iv) l'étendue et (v) la position latitudinale de ces espèces (Encart 3). J'ai ensuite testé les relations linéaires entre ces traits. Ceci permet d'aborder les questions suivantes : existe-t-il un

lien entre la position latitudinale des espèces et le centre de leur niche thermique (Thomas *et al.* 2012) ? Existe-t-il un lien entre l'étendue latitudinale des espèces et la largeur de leur niche thermique (c'est à dire leur gamme de tolérance aux variations de température) ? Les espèces les plus grosses (en moyenne) sont-elles affiliées à des température de surface plus froides (Atkinson 1994) ?



**Fig. 5.5** - Relation entre les caractéristiques de la niche thermique (centre et largeur) des 243 espèces de copépodes planctoniques marins étudiés dans la nouvelle base de données, leur taille moyenne (mm) et le point médian absolu de leur distribution latitudinale. La significativité statistique des modèles linéaires construits entre ces variables sont résumées en Table 5.3. Voir Encart 3 pour le détail du calcul des variables représentées.

### ***Encart 3 : vers l'implémentation d'une nouvelle base de données d'occurrences pour étudier les communautés de copépodes planctoniques marins à l'échelle globale***

La première étape a été de répertorier toutes les espèces de copépodes planctoniques marins présentant au moins une observation dans la base de données OBIS. Pour cela, les noms de chaque espèce appartenant à l'infra-classe des Neocopepoda ont été téléchargés depuis la base de données OBIS (n = 4227). Celle-ci comprend de nombreuses espèces parasites ou benthiques, c'est pourquoi elle a été nettoyée grâce à la liste des espèces planctoniques marines de Razouls *et al.* (2005-2016). La nouvelle liste comprend 1466 espèces planctoniques marines (soit 34,7% de tous les Neocopepoda).

Comme le but ici a été de définir les niches thermiques le plus précisément possible, nous avons choisi d'utiliser une ré-analyse du contenu calorifique de l'Océan global qui permet d'associer chaque présence géoréférencée de copépodes à une valeur de SST, et ce pour chaque mois de la période allant de 1958 à 2014 (Balmaseda *et al.* 2013 ; téléchargée depuis <http://icdc.zmaw.de/projekte/easy-init/easy-init-ocean.html>).

Un algorithme a été mis en place pour récupérer automatiquement toutes les occurrences de chacune des 1466 espèces depuis OBIS, puis conserver uniquement celles présentant au moins 50 présences géoréférencées avec un mois et l'année de l'échantillonnage compris dans la période couverte par Balmaseda *et al.* (2013), et avec une profondeur maximale de 300 m. Ceci a conduit à l'exclusion de 83,4% des 1466 espèces initiales, et a donc réduit la liste finale à 243 espèces, qui représentent à peu près 16 % des copépodes planctoniques marins (6 % des Neocopepoda).

La distribution statistique des valeurs de latitudes, obtenues à partir des occurrences géoréférencées, ont été utilisées pour décrire la position et l'extension latitudinale de chaque espèce. Les valeurs de latitude aux 5<sup>ème</sup> et 95<sup>ème</sup> percentiles permettent d'estimer l'étendue latitudinale de l'espèce (« *latitudinal range* »), tandis que la valeur située au milieu de ces mêmes percentiles (« *latitudinal midpoint* ») indiquera la position latitudinale moyenne. La combinaison de ces deux indices permet de différencier les espèces ubiquistes (grande étendue mais position moyenne aux faibles latitudes) des espèces affiliées à une zone latitudinale plus restreinte.

En reprenant la méthodologie de Stuart-Smith *et al.* (2015), chaque présence de copépode a été associée à la valeur de SST de Balmaseda *et al.* (2013) la plus proche possible, et les distributions statistiques des valeurs de température ainsi obtenues ont permis de résumer la « *niche thermique* » des 243 espèces en quatre paramètres : la borne inférieure (5<sup>ème</sup> percentile ; que l'on appellera CTmin pour rester conforme avec la littérature), la borne supérieure (95<sup>ème</sup> percentile ; CTmax), la largeur (CTmin retranchée à la CTmax), et le centre (midpoint des percentiles).

En parallèle, la totalité des tailles (longueur de l'urosome et du prosome) mesurées pour les 1466 espèces ont été récupérées depuis Razouls *et al.* (2005-2016), et seules celles correspondant à la mesure de femelles adultes ont été conservées (n = 13082). La taille moyenne (mm) et la déviation standard associée, ont été calculées pour les 963 espèces ayant au moins 3 mesures.

Les résultats préliminaires présentés dans cette section ne changent pas si l'on enlève les espèces présentant moins de 100 ou 200 observations.

Les statistiques des régressions linéaires examinées ( $R^2$  et p-values) sont données dans la Table 5.3.

|                                               | Position latitudinale<br>absolue                | Étendue latitudinale                            | Taille moyenne (mm)                              |
|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| <b>Centre de la niche<br/>thermique (°C)</b>  | $R^2 = 0,57$<br>p-value < $2,2 \times 10^{-16}$ | $R^2 = 0,05$<br>p-value = $3,9 \times 10^{-4}$  | $R^2 = 0,16$<br>p-value = $2,97 \times 10^{-10}$ |
| <b>Largeur de la niche<br/>thermique (°C)</b> | $R^2 = 0,02$<br>p-value = 0,01                  | $R^2 = 0,22$<br>p-value = $6,4 \times 10^{-15}$ | $R^2 < 0,01$<br>p-value = 0,37                   |
| <b>Position latitudinale<br/>absolue</b>      | -                                               | $R^2 = 0,52$<br>p-value < $2,2 \times 10^{-16}$ | $R^2 = 0,16$<br>p-value = $3,95 \times 10^{-10}$ |
| <b>Étendue latitudinale</b>                   |                                                 | -                                               | $R^2 = 0,04$<br>p-value = $8,10 \times 10^{-4}$  |
| <b>Taille moyenne (mm)</b>                    |                                                 |                                                 | -                                                |

**Table 5.3** - Statistiques des modèles linéaires ( $R^2$  et p-values) calculés entre le centre de la niche thermiques, la largeur de la niche thermiques, la taille moyenne, la position latitudinale absolue et l'étendue latitudinale des 243 espèces de copépodes planctoniques marins étudiés grâce à la nouvelle base de données. Les cellules colorées correspondent aux modèles linéaires dont la p-value est inférieure au seuil de 0,01 (rouge si le modèle a une pente positive, et bleu quand si le modèle a une pente négative).

La relation entre centre et largeur des niches thermiques n'est pas reportée dans la Table 5.3 car elle ne suit pas une relation linéaire. En effet, elle est mieux expliquée par une régression de type polynomiale décrivant une courbe en cloche (Fig. 5.5) : les espèces qui présentent les niches thermiques les moins larges sont situées aux extrêmes sur le gradient des centres de niche.

La Fig. 5.5 résume la plupart des corrélations mises en évidence dans la Table 5.3, qui, ensemble, ont d'importantes implications pour la biogéographie des copépodes, et mettent en perspective certains des résultats de la thèse. Contrairement au Chapitre III, nous trouvons ici un lien entre la taille des espèces et leur niche thermique qui est en accord avec la *temperature size rule* : les plus grosses espèces sont associées à des eaux plus froides que les plus petites.

De plus, la relation en cloche entre centre et largeurs de niches thermiques implique l'existence d'espèces spécialistes des hautes et basses températures. Selon la classification utilisée par Beaugrand *et al.* (2012, 2015), les espèces dont la largeur de niche est inférieure à 16°C peuvent être considérées comme sténothermes. Dans ce cas, environ 50% des espèces considérées ici sont sténothermes (thermophiles ou psychrophiles). Parmi les sténothermes, 46% sont des spécialistes de hautes température (centre de niche supérieurs à 20°C), et 37% sont des spécialistes de hautes température (centre de niche inférieurs à 10°C).

Il est intéressant de noter que les espèces localisées aux plus hautes latitudes présentent des niches thermiques plus froides que celles retrouvées près des tropiques. Si l'on considère le centre de la niche thermique comme la température optimale pour la survie des espèces, ces résultats correspondent à ce qui a été trouvé pour le phytoplancton (Thomas *et al.* 2012). Ceci suggère que les copépodes sont adaptés aux régimes de température qu'ils subissent.

Il est tout aussi intéressant de noter la corrélation négative entre l'étendue latitudinale et la position latitudinale absolue : les espèces de plus hautes latitudes (qui sont donc plus grosses et vivent dans des températures froides) ont des distributions plus réduites que les espèces vivant aux plus faibles latitudes. Or, ces dernières présentent aussi des niches thermiques plus larges (Table 5.3). Ensemble,

ces patrons impliquent que les petites espèces d'eaux chaudes ont des distributions plus larges que les grosses espèces d'eaux froides, qui vont être restreintes aux très hautes latitudes.

Ce nouveau jeu de données permet de tester des théories écologiques qui tentent d'expliquer le gradient latitudinal de biodiversité (Rutherford 1999, Gaston 2000, Beaugrand *et al.* 2012, Tittensor et Worm 2016), comme la règle de Rapoport (Stevens 1989). La règle de Rapoport stipule que la baisse de biodiversité des tropiques vers les pôles est causée par la sélection d'espèces dont les niches et les distributions sont plus larges, suite aux plus grandes variations saisonnières qui existent aux hautes latitudes (Papacostas et Freestone 2016). Dans l'Océan, les hautes latitudes présentent davantage de variations saisonnières que les zones tropicales et subtropicales (en termes de température comme de production primaire), mais nos résultats suggèrent que les communautés de copépodes associées comprennent des espèces aux niches et aux distributions plus restreintes. Par conséquent, la règle de Rapoport ne semble pas s'appliquer aux copépodes planctoniques, même si ceux-ci montrent bien un gradient latitudinal de biodiversité (Woodd-Walker *et al.* 2002, Rombouts *et al.* 2010).

L'identité taxinomique et le nombre d'espèces considérées sont donc des facteurs fondamentaux pour étudier la biogéographie des traits. Ces nouveaux résultats suggèrent que certains patrons biogéographiques ne pourront être mis en évidence qu'à de très larges échelles de diversité, de temps et d'espace.

Cette base de données est un premier pas vers une étude « globalisée » de la biodiversité zooplanctonique : différents modèles de niche pourront être développés pour estimer la richesse spécifique dans l'Océan global, et étudier comment celle-ci s'articule avec les gradients spatio-temporels de température. Beaugrand *et al.* (2012) ont développé un modèle bioclimatique qui reproduit le gradient de diversité zooplanctonique (Rutherford *et al.* 1999, Rombouts *et al.* 2010) en simulant des niches thermiques virtuelles de largeur croissante. Leur modèle prévoit une corrélation positive entre la largeur de la niche et l'étendue de la distribution, ce qui est corroboré par nos observations (Table 5.3). Les auteurs prédisent un pic de richesse entre 18 et 28°C, ce qui conduit à chute de diversité dans les tropiques en fin de siècle (Beaugrand *et al.* 2015). Notre approche, basée sur des observations et non des espèces virtuelles, permettrait de vérifier leurs projections. De plus, les assemblages d'espèces simulés par des ENMs permettront d'ajouter la composante fonctionnelle à ces estimations globale de biodiversité marine (fin de section V.3.A). L'utilisation des ENMs, telle que l'on a développée dans le Chapitre IV, pourra être ré-utilisée avec des projections de changement climatique publiées dans le cadre de l'exercice CMIP 5 (Taylor *et al.* 2012, Knutti et Sedláček 2013) pour explorer simultanément davantage de sources d'incertitudes (modèles de circulation océaniques, scénarii RCPs, méthode de génération des psA etc.).

Il sera possible (nécessaire ?) de rapidement étendre la liste d'espèces à d'autres taxa clés du zooplancton : les Euphausiacés, les Appendiculaires, les Amphipodes, les Ptéropodes, les Cladocères, les Chaetognathes et d'autres groupes gélatineux comme les Salpes, les Doliolés et les Méduses. Enfin, grâce aux collaborations qui ont été développées au cours de la thèse avec Damiano Righetti, Meike Vogt, et Nicolas Gruber (ETH Zürich, Suisse), il sera possible d'étendre notre approche aux espèces du phytoplancton (Buitenhuis *et al.* 2013), et ainsi étudier l'organisation de la biodiversité (taxinomique, fonctionnelle et phylogénétique) planctonique globale à une échelle multi-trophique.

#### V.4.C - Intégrer la composante phylogénétique de la Biodiversité

Cette thèse s'est focalisée sur deux composantes de la biodiversité : la richesse taxinomique et la diversité fonctionnelle. Or, une troisième composante est de plus en plus intégrée en biologie comme en écologie, voire en biogéochimie : la diversité phylogénétique (Pace 1997, Edwards *et al.* 2007, Cadotte *et al.* 2008, Srivastava *et al.* 2012, Langille *et al.* 2013). Cette composante décrit la distance phylogénétique totale qui sépare les espèces constituant une communauté.

La diversité phylogénétique est capable d'expliquer davantage de variations dans la productivité des écosystèmes que les deux autres composantes (Cadotte *et al.* 2008). Les fonctions écosystémiques sont assurées par des organismes dont les liens de parenté, et donc l'histoire évolutive, peuvent être suffisamment proches pour prédire leurs traits fonctionnels à partir des distances phylogénétiques (Flynn *et al.* 2011, Srivastava *et al.* 2012, Langille *et al.* 2013). S'il est difficile de mesurer plusieurs traits fonctionnels pour de nombreuses espèces du plancton, il est néanmoins possible d'utiliser le séquençage génomique pour reconstituer les liens de parenté de ces espèces puis de tester si les traits fonctionnels présentent un fort signal phylogénétique (Blomberg *et al.* 2003, Flynn *et al.* 2011). Un trait fonctionnel présentant un fort signal phylogénétique est un trait dont l'expression peut être prédite, pour une espèce, à partir des liens de parenté. Ainsi, les traits fonctionnels qui sont difficilement mesurables (en laboratoire ou sur le terrain) pourraient être prédits à partir des distances phylogénétiques entre les espèces, dont l'obtention est désormais facilitée par les techniques de séquençage.

Au cours de cette thèse, de nouvelles collaborations ont également été mises en place pour incorporer la dimension phylogénétique dans l'étude de la diversité fonctionnelle des copépodes planctoniques marins. Avec les contributions de Leocadio Blanco-Bercial (Bermuda Institute of Ocean Sciences, Bermudes), Astrid Cornils (Alfred Wegener Institute, Allemagne) et Théo Gaboriau (Université Montpellier 2), nous avons pu mettre au point un arbre phylogénétique rassemblant pas moins de 350 espèces de copépodes (dont des espèces benthiques et d'eau douce). Avec les données décrites en section V.4.B, nous avons ainsi pu tester le signal phylogénétique de traits comme la taille et les paramètres de la niche thermique (méthodes décrites par Münkemüller *et al.* 2012), et ce pour 153 espèces communes aux deux jeux de données.

La structure initiale de l'arbre phylogénétique présentant de nombreuses « *polytomies* » (c'est à dire de râteaux sur lesquels plusieurs espèces ont la même distance avec le reste des taxa), il a fallu générer plusieurs milliers d'arbres qui résolvent l'ensemble des relations de parenté inter-espèces (communication personnelle de Théo Gaboriau). Puis, les signaux phylogénétiques des traits ont été testés sur 1000 arbres (via le K de Blomberg, Münkemüller *et al.* 2012). Une distribution de p-values a ainsi été obtenue pour chaque trait testé. Parmi ces traits, ceux qui présentent un signal phylogénétique fort (qui est donc robuste à la résolution des polytomies) sont ceux dont les valeurs de p-values sont le plus souvent situées sous le seuil de risque  $\alpha$  choisi (ici :  $\alpha = 5\%$  ; Fig. 5.6).

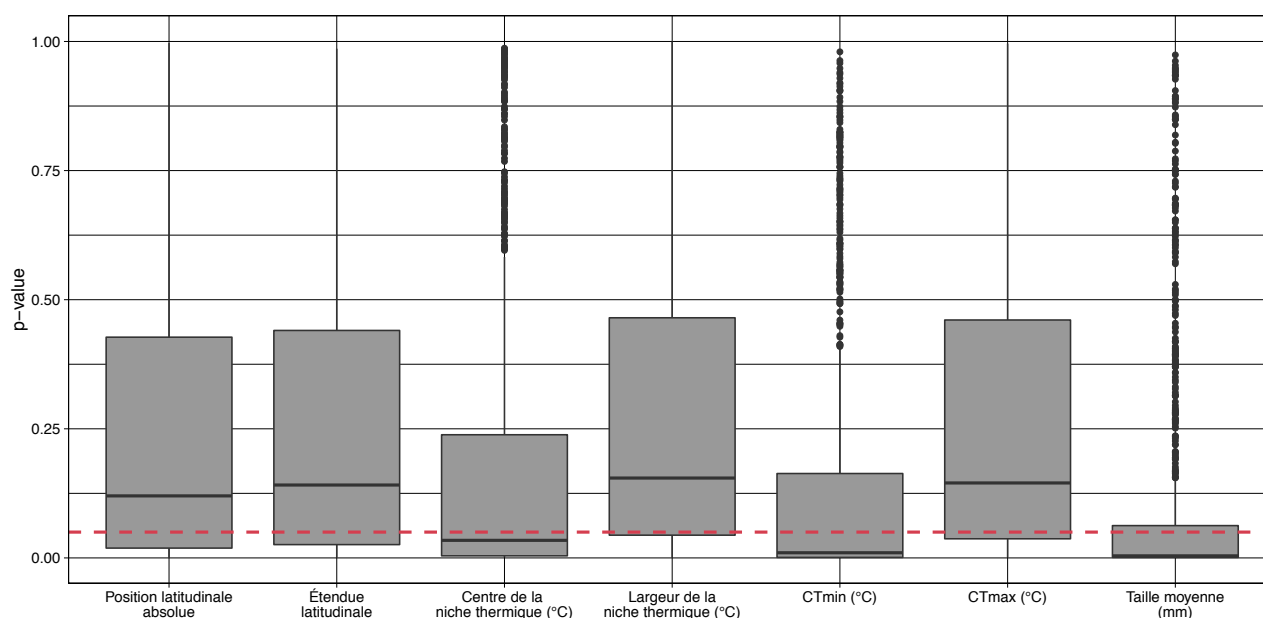
La Fig. 5.6 montre que la taille des espèces, ainsi que la borne inférieure et le centre de la niche thermique, présentent un signal phylogénétique robuste à la résolution de l'arbre phylogénétique, contrairement aux quatre autres traits testés. Ceci implique que ces trois traits pourraient être estimés à partir des liens de parenté entre les espèces. Néanmoins, le signal phylogénétique montré par ces paramètres de niches thermiques n'implique pas forcément que les niches thermiques aient été conservées au cours de l'évolution (on parle alors de « *conservatisme phylogénétique de la niche* » ; Losos 2008, Wiens *et al.* 2010).



Le fait que la taille des espèces présente un fort signal n'est pas surprenant en soi, mais il suggère que les traits fonctionnels caractérisés par des relations allométriques peuvent être prédits grâce aux distances phylogénétiques. Par conséquent, je suggère que les études portant sur la diversité fonctionnelle du plancton intègre davantage la composante phylogénétique, ce qui permettrait de compléter les données de traits pour de nombreuses espèces.

Il n'existe pas, pour l'instant, de méthodes permettant de tester le signal phylogénétique de traits qualitatifs comme le trophisme ou la méthode d'alimentation, mais il devrait être possible de transformer ces traits en variables quantitatives par des analyses d'ordination multivariées. Ceci permettrait également de tester si les groupes fonctionnels du plancton présentent un signal phylogénétique.

Finalement, l'arbre phylogénétique pourra aussi être utilisé pour quantifier la diversité phylogénétique dans le temps et l'espace (Faith 1992, Albouy *et al.* 2014b). Les mesures de diversité phylogénétique peuvent être couplées aux estimations de diversités taxinomique et fonctionnelle pour obtenir une vision intégrale de la biodiversité en Mer Méditerranée, puis dans l'Océan global.



**Fig. 5.6** - Distribution des valeurs de *p*-values associées au test du signal phylogénétique des différents traits. L'existence du signal phylogénétique a été testée via le *K* de Blomberg (Blomberg *et al.* 2003, Münkemüller *et al.* 2012) pour différentes résolutions de polytomies ( $n = 1000$ ). La ligne discontinue représente le seuil de *p*-value = 0,05. Les traits présentant un signal phylogénétique fort (et robuste à la résolution des polytomies) sont ceux dont la distribution des *p*-values montre une valeur moyenne inférieure à ce seuil de 0,05.

## CONCLUSION

Le bassin Méditerranéen abrite une flore et une faune uniques au monde (Myers *et al.* 2000, Bianchi et Morri 2000), mais celles-ci sont menacées par les abruptes hausses de température causées par les activités humaines (Giorgi 2006, Coll *et al.* 2012). Pourtant, notre compréhension des effets du changement climatique anthropique sur la Biodiversité méditerranéenne et les fonctions écosystémiques associées demeure très parcellaire. Ceci est d'autant plus vrai pour le plancton, le premier maillon des réseaux trophiques marins. Peu d'études ont cherché à estimer la diversité fonctionnelle du plancton en Mer Méditerranée, et à explorer les impacts du changement climatique sur cette composante de la biodiversité. Au-delà des problématiques posées à l'échelle régionale, la Mer Méditerranée présente une variété de conditions physico-chimiques et de régimes trophiques (The MerMex Group 2011, Mayot *et al.* 2016) qui en font un site d'étude intéressant pour étudier les réponses des écosystèmes pélagiques aux changements environnementaux (Lejeusne *et al.* 2010).

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont permis de décrire de nouveaux groupes fonctionnels pour le taxon dominant la diversité et la biomasse du zooplancton : les copépodes (Chapitre II). Non seulement ces groupes fonctionnels approfondissent notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes pélagiques, mais ils permettront aussi d'améliorer la représentation du zooplancton dans les modèles régionaux comme globaux (Chapitre V). La modélisation des niches environnementales de plus de 100 espèces a montré comment les conditions climatiques contrôlent la distribution des différents groupes, et donc potentiellement l'expression des fonctions qu'ils assurent (Chapitres III et V). Les futures hausses de température et de salinité dans le bassin viendront potentiellement modifier la richesse et la composition des communautés de copépodes planctoniques (Chapitres IV et V). Les espèces d'affiliation Atlantique seront les plus affectées, contrairement aux espèces qui préfèrent des conditions plus tropicales, entraînant ainsi une baisse de richesse spécifique dans la plupart des assemblages de la Mer Méditerranée. Les espèces défavorisées ne seront potentiellement pas remplacées par d'autres, d'où une dissimilarité des assemblages contrôlée par de l'imbrication. Néanmoins, la redondance fonctionnelle dans les assemblages de copépodes, couplée à leurs larges niches environnementales, pourraient prévenir la perte de fonctions dans les écosystèmes de la Mer Méditerranée (Chapitres III, IV et V).

Nos projections sont basées sur différents modèles de niche couplés à plusieurs configurations d'un modèle de circulation régional. Les contributions relatives de ces différentes sources d'incertitudes, vis-à-vis de la variabilité des projections, ont été quantifiées (Chapitre IV). Nous avons pu montrer que le choix du modèle de niche est la source d'incertitude majeure dans les projections de distributions d'espèces. Comme la validation de ce type de modèles statistiques, ainsi que leur transférabilité dans le temps et l'espace, est toujours débattue (Merow *et al.* 2014, Brun *et al.* 2016a, Lee-Yaw *et al.* 2016), de nouvelles approches (en laboratoire comme en modélisation) sont nécessaires pour incorporer davantage de connaissances écologiques dans les modèles de niche (Brewer *et al.* 2016).

Les concepts et méthodes développés pendant cette thèse sont un premier pas vers une description de la diversité planctonique intégrant les multiples dimensions de la Biodiversité (taxinomique, fonctionnelle et phylogénétique), et qui cherche à comprendre leurs réponses à l'environnement pour différentes échelles de temps (Chapitre V). Cette approche holistique n'est pas juste complémentaire aux travaux précédents, elle est nécessaire pour comprendre, prévoir, et gérer efficacement les multiples effets du changement climatique sur la Biodiversité (Fig. 1).

Finalement, il sera nécessaire d'incorporer la dimension évolutive dans les projections pour répondre à un problème clé posé par le changement climatique anthropique : les espèces auront-elles le temps de s'adapter ? Le potentiel adaptatif du zooplancton est débattu, et les études sur le sujet sont trop rares (Dam 2013, Peijnenburg et Goetze 2013, Hinder *et al.* 2014), alors que de l'adaptation et de l'évolution des organismes dépendra aussi l'adaptation des sociétés humaines (Hoffmann et Sgrò 2011).

## **Annexes A (Chapitre II)**

## **Annexe A1 - Identifying functional groups from the functional trait using MCA and hierarchical clustering (Material S2 of Benedetti *et al.* 2016).**

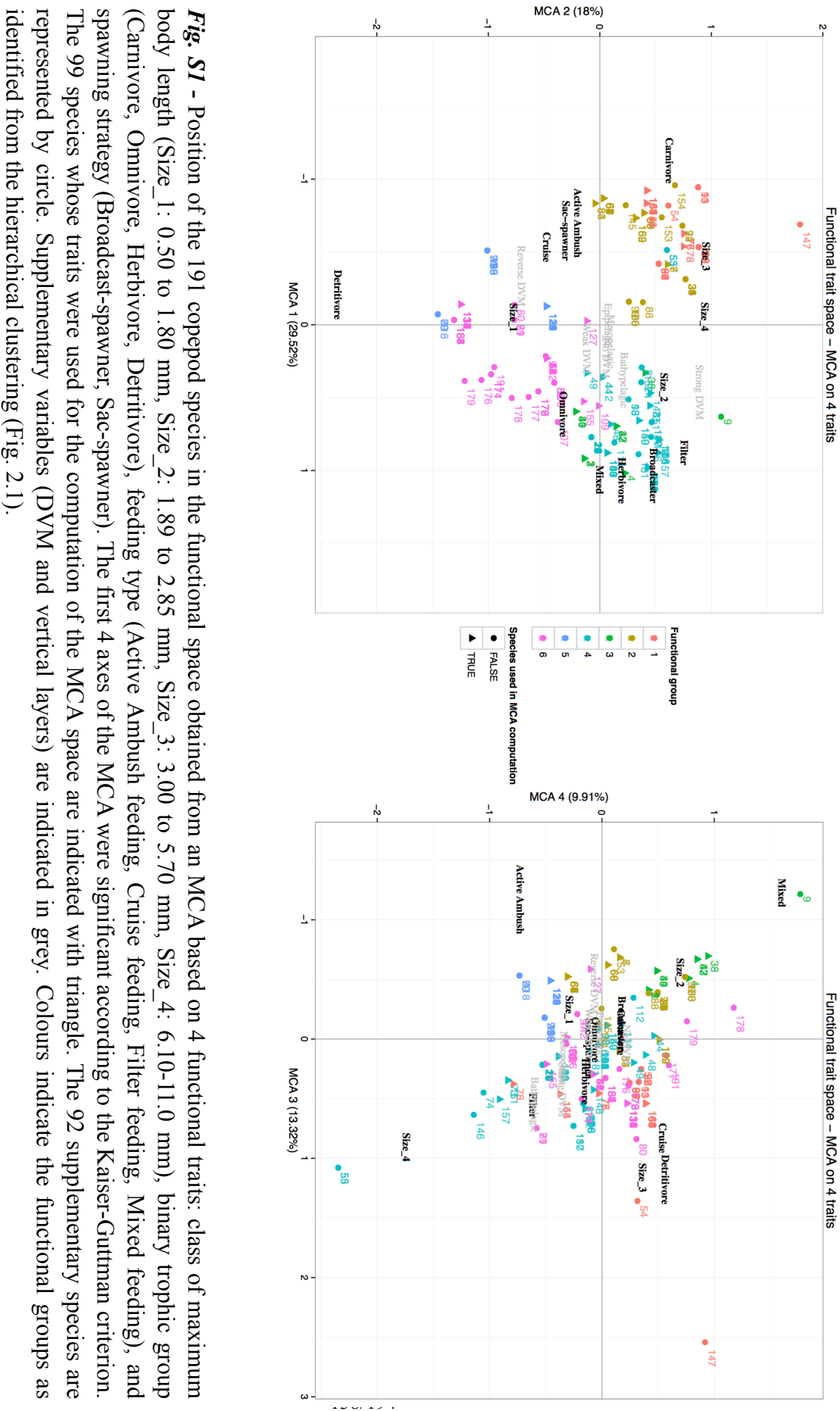
In order to describe the functional traits of Mediterranean copepods and to identify functional groups, we performed a Multiple Correspondence Analysis (MCA) on the trait database to define the functional space. MCA is an ordination method in reduced space for the multivariate analysis of categorical variables (Husson *et al.* 2010). The computation of the MCA functional space was performed on 4 traits: class of maximum body length, trophism, feeding type, and spawning strategy. Indeed, the minimum body length (being highly correlated to the maximum body length,  $R^2 = 0.866$ ,  $n = 191$ ) was discarded to avoid giving more weight to size compared to the other traits. DVM behaviour was not taken into account for two reasons. On one hand it tends to be very plastic for most species, meaning that it is known to greatly vary according to the studied oceanic basin, the environmental fluctuations and species' ontogeny. On the other hand, a preliminary MCA incorporating this trait showed it had no impact in the definition of functional groups.

Since MCA required categorical variables and performs a correspondence analysis (CA) on the corresponding Burt table, maximum body length was transformed into categorical a variable and trophism was converted into four binary variables to correctly represent mixed trophic regimes in the analysis (Carnivore, Omnivore, Herbivore, Detritivore). The maximum body length was converted into a categorical variable consisting in 4 size classes, which were identified on the basis of a cluster analysis: Size\_1 from 0.50 to 1.80 mm, Size\_2 from 1.89 to 2.85 mm, Size\_3 from 3.00 to 5.70 mm, and Size\_4 from 6.10-11.0 mm. This allowed determining size classes that were adapted to our set of species (i.e. the Mediterranean planktonic ecosystems are dominated by small size classes; Siokou-Frangou *et al.* 2010). Neither feeding type nor spawning strategy needed transformation. For a better representation of the functional space, only the 99 species whose those 4 traits were fully defined were used for the computation of the MCA space, but the 92 other species were used as supplementary objects to allow their representation in the MCA space (Husson *et al.* 2010). Similarly, DVM behaviour (non migrant, weak migrant, strong migrant, reverse migrant) and binary vertical layers (epipelagic, mesopelagic, bathypelagic) were used as supplementary variables.

Using these 4 binary traits (trophic regime, 2 classes each) and 3 qualitative functional traits (size classes, feeding type, and spawning strategy, with 4, 4 and 2 categories, respectively) 11 dimensions were computed by the MCA ( $= 18 - 7$ , total number of categories minus number of traits). Only the first 4 dimensions were significant according to the Kaiser-Guttman criterion (eigenvalues higher than the average) and represented 29.52 %, 18.01 %, 13.32 % and 9.92 % of the variance, respectively (Annexe A2). Feeding, spawning strategy and trophism contributed to the MCA1 the most. This first axis opposed sac-spawning carnivores, employing active ambush feeding or cruise feeding strategies, from broadcaster omnivores and herbivores with filter or mixed feeding behaviour. Size class and detritivory mainly contributed to the MCA2. This second axis distinguished detritivores and small species (Size\_1) from larger species (Size\_2, Size\_3, Size\_4). Feeding and size classes mainly contributed to the third (small active ambush and mixed feeders vs. large cruise and filter feeders) and fourth dimensions. DVM and vertical habitat layers did not structure the MCA space significantly, confirming that they should not be taken into account for calculating the functional space. Indeed, a preliminary MCA using the 6 traits led to similar results, but with a lower rate of explained variance along the first axes.

Using the species' coordinates along the four axes (explaining 70.77 % of the total variance), the Euclidean distance among the 191 species in the MCA space was computed and hierarchical agglomerative clustering was performed on this distance matrix, with Ward's aggregation method

(Husson *et al.* 2010, Legendre and Legendre, 2012). This synoptic method was chosen to identify large groups of species sharing similar traits (i.e., close in the MCA functional space). Depending on the cutting level, 2, 3, or 6 clusters could be identified (Fig. 1). The first level distinguished species according to their trophic group (carnivore vs. non-carnivores). Among non-carnivorous species, the second level discriminates broadcasters vs. sac-spawners. Then, each of these groups can be divided into two subgroups with different size and/or feeding type. Since higher cut levels could not be clearly related to functional traits, 6 functional groups were retained (Table 2.1 and Table 2.2). The functional group of each species was then reported on the MCA biplots (see Annexe A2 on next page). Similar groups were obtained when using another clustering method (K-means) or accounting for DVM and vertical layers, thus confirming the robustness of the results. All statistical analyses were performed with R version 3.2.1 (R Core Team 2014).



**Fig. S1** - Position of the 191 copepod species in the functional space obtained from an MCA based on 4 functional traits: class of maximum body length (Size\_1: 0.50 to 1.80 mm, Size\_2: 1.89 to 2.85 mm, Size\_3: 3.00 to 5.70 mm, Size\_4: 6.10-11.0 mm), binary trophic group (Carnivore, Omnivore, Herbivore, Detritivore), feeding type (Active Ambush feeding, Cruise feeding, Filter feeding, Mixed feeding), and spawning strategy (Broadcast-spawner, Sac-spawner). The first 4 axes of the MCA were significant according to the Kaiser-Guttman criterion. The 99 species whose traits were used for the computation of the MCA space are indicated with triangle. The 92 supplementary species are represented by circle. Supplementary variables (DVM and vertical layers) are indicated in grey. Colours indicate the functional groups as identified from the hierarchical clustering (Fig. 2.1).

## **Annexes B (Chapitre III)**



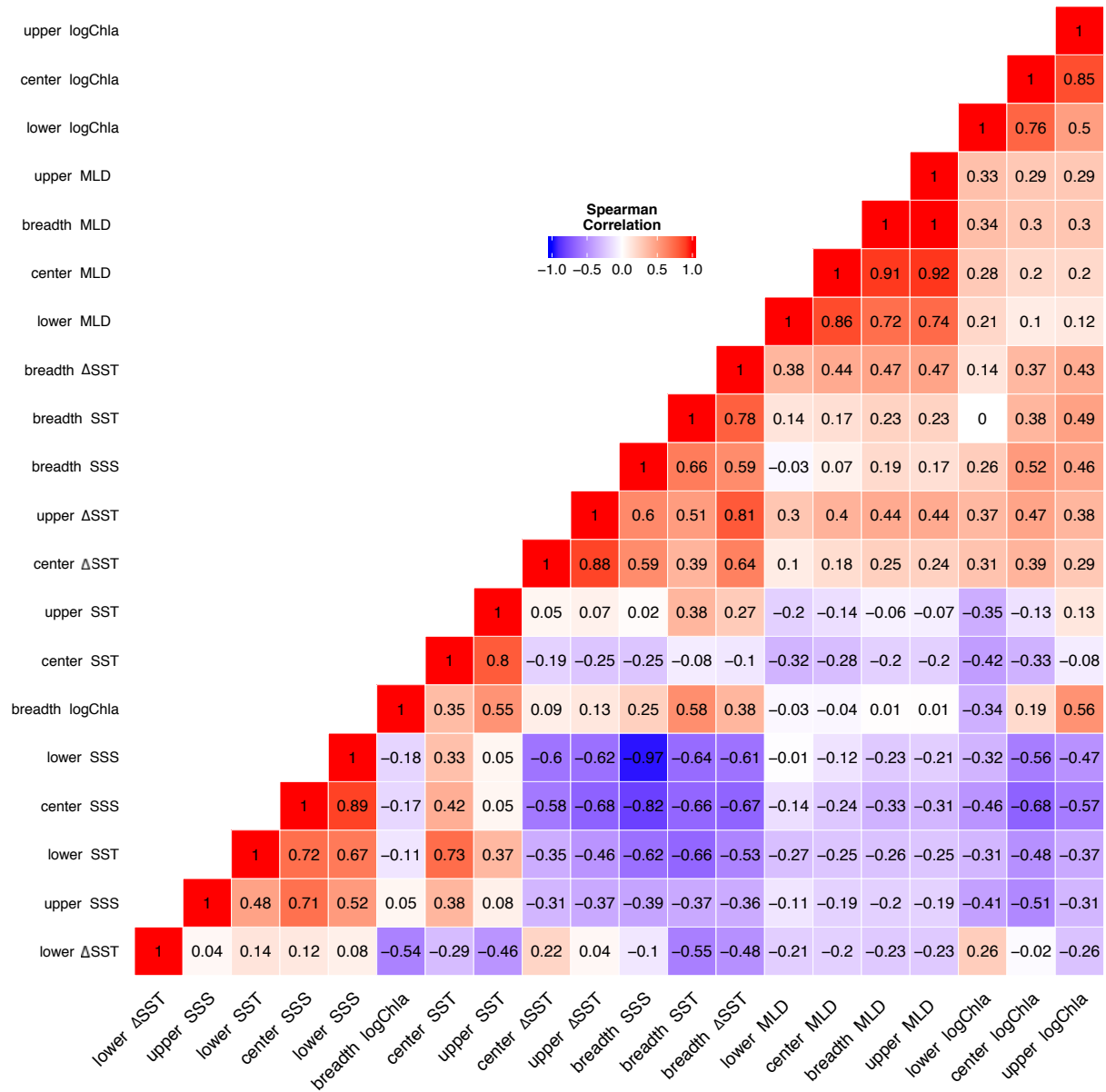
**Annexe B1 - Table describing the set of environmental predictors tested during the third chapter of the present thesis. The time period covered by the used monthly climatologies is given, as well as the corresponding references.**

| Environmental predictor | Description                                                                                       | Unit               | Covered time period   | Reference                                                                                                                                                                                           |
|-------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|-----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Bathymetry              | Depth of the sea floor                                                                            | m                  | Geological time scale | NOAA ETOPO1 (Amante and Eakins 2009)                                                                                                                                                                |
| SST                     | Sea Surface Temperature                                                                           | °C                 | 1955-2012             | WOA 2013 (Locarnini et al. 2013)                                                                                                                                                                    |
| ASST                    | Monthly climatological maximum <i>minus</i> minimum                                               | °C                 | 1955-2012             | WOA 2013 (Locarnini et al. 2013)                                                                                                                                                                    |
| SSS                     | Sea Surface Salinity                                                                              | -                  | 1955-2012             | WOA 2013 (Zweng et al. 2013)                                                                                                                                                                        |
| MLD 1                   | Mixed Layer Depth (temperature criterion)                                                         | m                  | 1941-2008             | de Boyer Montégut et al. (2004)                                                                                                                                                                     |
| MLD 2                   | Mixed Layer Depth (density criterion)                                                             | m                  | 1941-2008             | de Boyer Montégut et al. (2004)                                                                                                                                                                     |
| MLD 3                   | Mixed Layer Depth (temperature criterion)                                                         | m                  | 1900-1992             | WOA 2005 (Boyer et al. 2006)                                                                                                                                                                        |
| ΔMLD                    | Monthly climatological maximum <i>minus</i> minimum (from MLD 1)                                  | m                  | 1941-2008             | de Boyer Montégut et al. (2004)                                                                                                                                                                     |
| PAR                     | Photosynthetically Active Radiation                                                               | E/m <sup>2</sup> d | 1997-2010             | Sea WiFS ( <a href="http://oceancolor.gsfc.nasa.gov">http://oceancolor.gsfc.nasa.gov</a> ; compiled an regridded by Mark Payne)                                                                     |
| MLPAR 1                 | Photosynthetically active radiation over the mixed layer (MLD 1; accounts for Chla concentration) | E/m <sup>2</sup> d | 1997-2010             | Derived from PAR, MLD 1 and Chla                                                                                                                                                                    |
| MLPAR 2                 | Photosynthetically active radiation over the mixed layer (MLD 2; accounts for Chla concentration) | E/m <sup>2</sup> d | 1997-2010             | Derived from PAR, MLD 2 and Chla                                                                                                                                                                    |
| Wind                    | Sea surface wind speed at 10m above sea level                                                     | m/s                | 1988-2011             | <a href="https://podaac.jpl.nasa.gov/Cross-Calibrated-Multi-Platform-OceanSurfaceWindVectorAnalyses">https://podaac.jpl.nasa.gov/Cross-Calibrated-Multi-Platform-OceanSurfaceWindVectorAnalyses</a> |
| SLA                     | Sea Level Anomaly                                                                                 | m                  | 1993-2013             | AVISO, Satellite Altimetry Data, Uniform resource locator: <a href="http://www.aviso.altimetry.fr">http://www.aviso.altimetry.fr</a>                                                                |
| N                       | Nitrates concentration                                                                            | μmol/L             | 1955-2012             | WOA 2013 (Garcia et al. 2014b)                                                                                                                                                                      |
| Si                      | Silicates concentration                                                                           | μmol/L             | 1955-2012             | WOA 2013 (Garcia et al. 2014b)                                                                                                                                                                      |
| O                       | Dissolve doxygen concentration                                                                    | ml/L               | 1955-2012             | WOA 2013 (Garcia et al. 2014a)                                                                                                                                                                      |
| Chla                    | Chlorophyll-a concentration                                                                       | mg/m <sup>3</sup>  | 1997-2010             | Sea WiFS ( <a href="http://oceancolor.gsfc.nasa.gov">http://oceancolor.gsfc.nasa.gov</a> ; compiled an regridded by Mark Payne)                                                                     |
| logChla                 | Natural logarithm of Chla                                                                         | mg/m <sup>3</sup>  | 1997-2010             | Sea WiFS ( <a href="http://oceancolor.gsfc.nasa.gov">http://oceancolor.gsfc.nasa.gov</a> ; compiled an regridded by Mark Payne)                                                                     |
| ΔChla                   | Monthly climatological maximum <i>minus</i> minimum                                               | mg/m <sup>3</sup>  | 1997-2010             | Sea WiFS ( <a href="http://oceancolor.gsfc.nasa.gov">http://oceancolor.gsfc.nasa.gov</a> ; compiled an regridded by Mark Payne)                                                                     |
| cv annMLD 1             | Annual coefficient of variation of MLD 1                                                          | m                  | 1941-2008             | de Boyer Montégut et al. (2004)                                                                                                                                                                     |
| cv monthMLD 1           | Monthly coefficient of variation of MLD 1                                                         | m                  | 1941-2008             | de Boyer Montégut et al. (2004)                                                                                                                                                                     |
| cv annSST               | Annual coefficient of variation of SST                                                            | °C                 | 1955-2012             | WOA 2013 (Locarnini et al. 2013)                                                                                                                                                                    |
| cv annSal               | Annual coefficient of variation of SSS                                                            | -                  | 1955-2012             | WOA 2013 (Zweng et al. 2013)                                                                                                                                                                        |
| cv annN                 | Annual coefficient of variation of N                                                              | μmol/L             | 1955-2012             | WOA 2013 (Garcia et al. 2014b)                                                                                                                                                                      |
| cv annSi                | Annual coefficient of variation of Si                                                             | μmol/L             | 1955-2012             | WOA 2013 (Garcia et al. 2014b)                                                                                                                                                                      |
| cv annO                 | Annual coefficient of variation of O                                                              | ml/L               | 1955-2012             | WOA 2013 (Garcia et al. 2014a)                                                                                                                                                                      |
| cv annChla              | Annual coefficient of variation of Chla                                                           | mg/m <sup>3</sup>  | 1997-2010             | Sea WiFS ( <a href="http://oceancolor.gsfc.nasa.gov">http://oceancolor.gsfc.nasa.gov</a> ; compiled an regridded by Mark Payne)                                                                     |

## References

- Amante, C., and B. W. Eakins (2009), ETOPO1 1 arc-minute global relief model: procedures, data sources and analysis, US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Environmental Satellite, Data, and Information Service, National Geophysical Data Center, Marine Geology and Geophysics Division Colorado.
- Boyer, T. P., J. I. Antonov, H. Garcia, D. Johnson, R. Locarnini, A. V. Mishonov, M. Pitcher, O. Baranova, I. Smolyar, and S. Levitus (2006), World Ocean Database 2005, NOAA Atlas NESDIS, 60, 182.
- de Boyer Montégut, C., G. Madec, A. S. Fischer, A. Lazar, and D. Iudicone (2004), Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C12).
- Garcia, H. E., R. A. Locarnini, T. P. Boyer, J. I. Antonov, O.K. Baranova, M.M. Zweng, J.R. Reagan, D.R. Johnson (2014a), World Ocean Atlas 2013, Volume 3: Dissolved Oxygen, Apparent Oxygen Utilization, and Oxygen Saturation, S. Levitus, Ed., A. Mishonov Technical Ed. NOAA Atlas NESDIS, 75, 27.
- Garcia, H. E., R. A. Locarnini, T. P. Boyer, J. I. Antonov, O.K. Baranova, M.M. Zweng, J.R. Reagan, D.R. Johnson (2014b), World Ocean Atlas 2013, Volume 4: Dissolved Inorganic Nutrients (phosphate, nitrate, silicate), S. Levitus, Ed., A. Mishonov Technical Ed. NOAA Atlas NESDIS, 76, 25.
- Locarnini, R., A. Mishonov, J. Antonov, T. Boyer, H. Garcia, O. Baranova, M. Zweng, C. Paver, J. Reagan, and D. Johnson (2013), World Ocean Atlas 2013. Vol. 1: Temperature, A. Mishonov, Technical Ed. NOAA Atlas NESDIS, 73, 40.
- Zweng, M., J. Reagan, J. Antonov, R. Locarnini, A. Mishonov, T. Boyer, H. Garcia, O. Baranova, D. Johnson, and D. Seidov (2013), World Ocean Atlas 2013. Vol. 2: Salinity, NOAA Atlas NESDIS, 74, 39.

**Annexe B2 - Pair-wise Spearman's correlation coefficient ( $\rho$ ) values of all the univariate niche characteristics (n = 24).**





## **Annexes C (Chapitre II)**

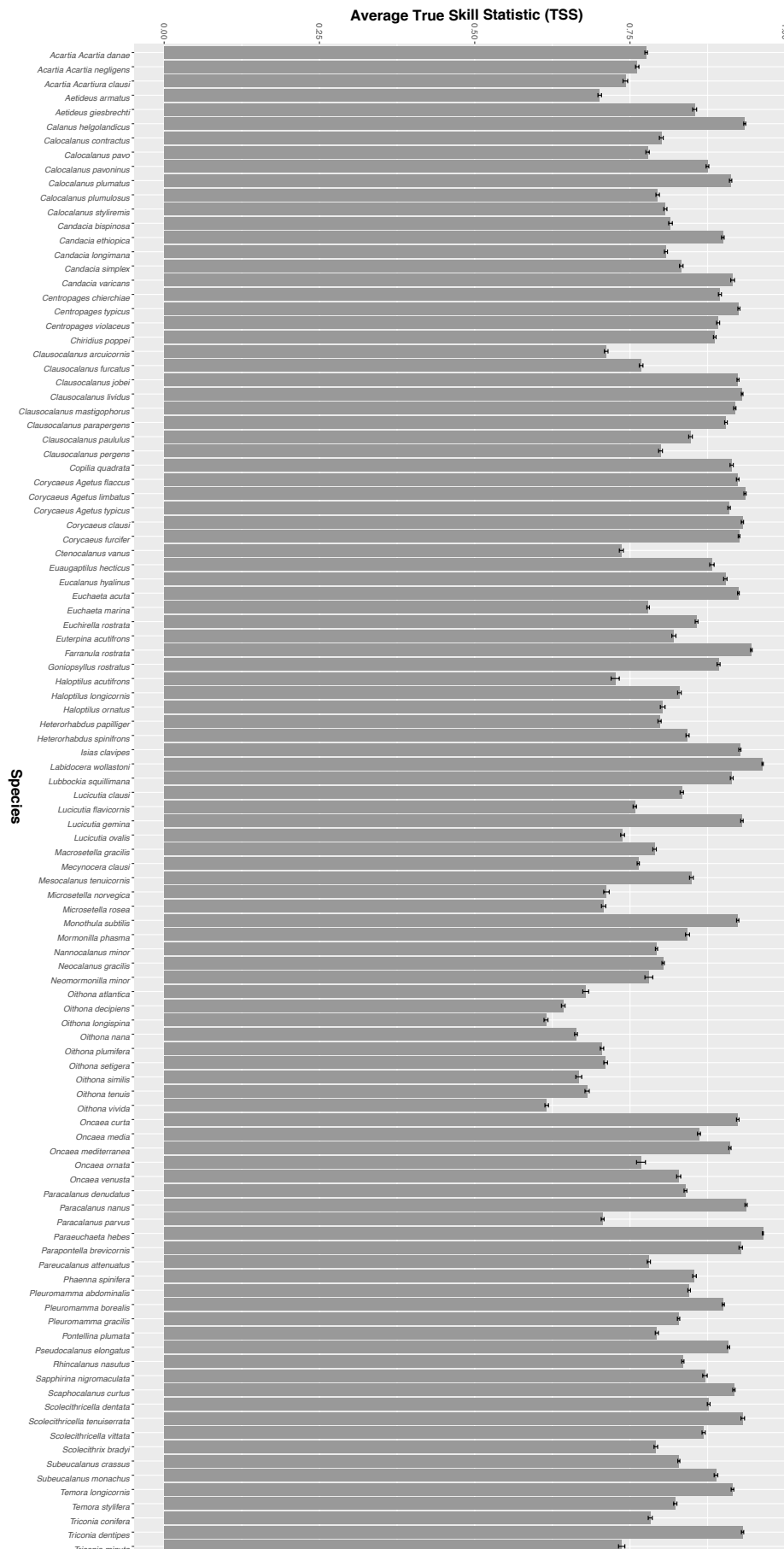
**Annexe C1 - Copepod species list and corresponding numbers of global, and regional, presence cells (after re-sampling on WOA13's grid, 0.25x0.25° resolution).**

| Species name                         | Number of cells with presences (global) | Number of cells with presences (regional) |
|--------------------------------------|-----------------------------------------|-------------------------------------------|
| <i>Acartia (Acartia) danae</i>       | 543                                     | 50                                        |
| <i>Acartia (Acartia) negligens</i>   | 771                                     | 107                                       |
| <i>Acartia (Acartiura) clausi</i>    | 1067                                    | 285                                       |
| <i>Aetideus armatus</i>              | 598                                     | 87                                        |
| <i>Aetideus giesbrechti</i>          | 161                                     | 60                                        |
| <i>Calanus helgolandicus</i>         | 4056                                    | 79                                        |
| <i>Calocalanus contractus</i>        | 525                                     | 100                                       |
| <i>Calocalanus pavo</i>              | 1087                                    | 157                                       |
| <i>Calocalanus pavoninus</i>         | 105                                     | 77                                        |
| <i>Calocalanus plumatus</i>          | 104                                     | 92                                        |
| <i>Calocalanus plumulosus</i>        | 637                                     | 116                                       |
| <i>Calocalanus styliremis</i>        | 420                                     | 125                                       |
| <i>Candacia bispinosa</i>            | 223                                     | 76                                        |
| <i>Candacia ethiopica</i>            | 246                                     | 38                                        |
| <i>Candacia longimana</i>            | 121                                     | 46                                        |
| <i>Candacia simplex</i>              | 242                                     | 101                                       |
| <i>Candacia varicans</i>             | 37                                      | 23                                        |
| <i>Centropages chierchiae</i>        | 121                                     | 36                                        |
| <i>Centropages typicus</i>           | 4096                                    | 132                                       |
| <i>Centropages violaceus</i>         | 260                                     | 120                                       |
| <i>Chiridius poppei</i>              | 105                                     | 76                                        |
| <i>Clausocalanus arcuicornis</i>     | 1828                                    | 180                                       |
| <i>Clausocalanus furcatus</i>        | 737                                     | 188                                       |
| <i>Clausocalanus jobei</i>           | 155                                     | 141                                       |
| <i>Clausocalanus lividus</i>         | 134                                     | 121                                       |
| <i>Clausocalanus mastigophorus</i>   | 151                                     | 126                                       |
| <i>Clausocalanus parapergens</i>     | 123                                     | 104                                       |
| <i>Clausocalanus paululus</i>        | 333                                     | 179                                       |
| <i>Clausocalanus pergens</i>         | 384                                     | 145                                       |
| <i>Copilia quadrata</i>              | 58                                      | 37                                        |
| <i>Corycaeus (Agetus) flaccus</i>    | 147                                     | 131                                       |
| <i>Corycaeus (Agetus) limbatus</i>   | 135                                     | 127                                       |
| <i>Corycaeus (Agetus) typicus</i>    | 169                                     | 154                                       |
| <i>Corycaeus clausi</i>              | 129                                     | 121                                       |
| <i>Corycaeus furcifer</i>            | 189                                     | 173                                       |
| <i>Ctenocalanus vanus</i>            | 866                                     | 165                                       |
| <i>Euaugaptilus hecticus</i>         | 42                                      | 27                                        |
| <i>Eucalanus hyalinus</i>            | 251                                     | 67                                        |
| <i>Euchaeta acuta</i>                | 1238                                    | 96                                        |
| <i>Euchaeta marina</i>               | 983                                     | 92                                        |
| <i>Euchirella rostrata</i>           | 867                                     | 44                                        |
| <i>Euterpina acutifrons</i>          | 436                                     | 89                                        |
| <i>Farranula rostrata</i>            | 210                                     | 199                                       |
| <i>Goniopsyllus rostratus</i>        | 190                                     | 128                                       |
| <i>Haloptilus acutifrons</i>         | 113                                     | 45                                        |
| <i>Haloptilus longicornis</i>        | 300                                     | 158                                       |
| <i>Haloptilus ornatus</i>            | 56                                      | 25                                        |
| <i>Heterorhabdus papilliger</i>      | 601                                     | 126                                       |
| <i>Heterorhabdus spinifrons</i>      | 72                                      | 40                                        |
| <i>Isias clavipes</i>                | 201                                     | 25                                        |
| <i>Labidocera wollastoni</i>         | 238                                     | 10                                        |
| <i>Lubbockia squillimana</i>         | 158                                     | 101                                       |
| <i>Lucicutia clausi</i>              | 169                                     | 96                                        |
| <i>Lucicutia flavicornis</i>         | 1106                                    | 173                                       |
| <i>Lucicutia gemina</i>              | 148                                     | 126                                       |
| <i>Lucicutia ovalis</i>              | 276                                     | 49                                        |
| <i>Macrosetella gracilis</i>         | 690                                     | 66                                        |
| <i>Mecynocera clausi</i>             | 1626                                    | 177                                       |
| <i>Mesocalanus tenuicornis</i>       | 886                                     | 166                                       |
| <i>Microsetella norvegica</i>        | 263                                     | 35                                        |
| <i>Microsetella rosea</i>            | 1495                                    | 160                                       |
| <i>Monothula subtilis</i>            | 118                                     | 111                                       |
| <i>Mormonilla phasma</i>             | 52                                      | 30                                        |
| <i>Nannocalanus minor</i>            | 3010                                    | 200                                       |
| <i>Neocalanus gracilis</i>           | 1664                                    | 180                                       |
| <i>Neomormonilla minor</i>           | 203                                     | 97                                        |
| <i>Oithona atlantica</i>             | 347                                     | 72                                        |
| <i>Oithona decipiens</i>             | 212                                     | 75                                        |
| <i>Oithona longispina</i>            | 149                                     | 31                                        |
| <i>Oithona nana</i>                  | 410                                     | 223                                       |
| <i>Oithona plumifera</i>             | 430                                     | 194                                       |
| <i>Oithona setigera</i>              | 636                                     | 169                                       |
| <i>Oithona similis</i>               | 1685                                    | 321                                       |
| <i>Oithona tenuis</i>                | 160                                     | 27                                        |
| <i>Oithona vivida</i>                | 187                                     | 65                                        |
| <i>Oncaea curta</i>                  | 110                                     | 96                                        |
| <i>Oncaea media</i>                  | 222                                     | 155                                       |
| <i>Oncaea mediterranea</i>           | 243                                     | 187                                       |
| <i>Oncaea ornata</i>                 | 77                                      | 25                                        |
| <i>Oncaea venusta</i>                | 282                                     | 113                                       |
| <i>Paracalanus denudatus</i>         | 475                                     | 113                                       |
| <i>Paracalanus nanus</i>             | 195                                     | 172                                       |
| <i>Paracalanus parvus</i>            | 1641                                    | 308                                       |
| <i>Paraeuchaeta hebes</i>            | 570                                     | 39                                        |
| <i>Parapontella brevicornis</i>      | 52                                      | 12                                        |
| <i>Pareucalanus attenuatus</i>       | 610                                     | 59                                        |
| <i>Phaenna spinifera</i>             | 87                                      | 34                                        |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i>       | 2325                                    | 159                                       |
| <i>Pleuromamma borealis</i>          | 2902                                    | 25                                        |
| <i>Pleuromamma gracilis</i>          | 2821                                    | 177                                       |
| <i>Pontellina plumata</i>            | 221                                     | 36                                        |
| <i>Pseudocalanus elongatus</i>       | 3842                                    | 208                                       |
| <i>Rhincalanus nasutus</i>           | 797                                     | 16                                        |
| <i>Sapphirina nigromaculata</i>      | 34                                      | 24                                        |
| <i>Scaphocalanus curtus</i>          | 93                                      | 69                                        |
| <i>Scolecithricella dentata</i>      | 153                                     | 115                                       |
| <i>Scolecithricella tenuiserrata</i> | 45                                      | 39                                        |
| <i>Scolecithricella vittata</i>      | 110                                     | 71                                        |
| <i>Scolecithrix bradyi</i>           | 286                                     | 118                                       |
| <i>Subeucalanus crassus</i>          | 442                                     | 20                                        |
| <i>Subeucalanus monachus</i>         | 174                                     | 76                                        |
| <i>Temora longicornis</i>            | 2704                                    | 12                                        |
| <i>Temora stylifera</i>              | 620                                     | 157                                       |
| <i>Triconia conifera</i>             | 375                                     | 158                                       |
| <i>Triconia dentipes</i>             | 127                                     | 109                                       |
| <i>Triconia minuta</i>               | 152                                     | 101                                       |

**Annexe C2 - Summary of the regional ocean circulation model (NEMOMED8) outputs in terms of SST,  $\sigma$ SST and SSS for each of its configurations (i.e. combination of SRES and BF). Differences against WOA13 climatologies and modelled anomalies are also given.**

| Dataset (regional scale) | Sea Surface Temperature (SST; °C) |                     | Seasonal variation of SST ( $\sigma$ SST; °C) |                     | Sea Surface Salinity (SSS) |                     |
|--------------------------|-----------------------------------|---------------------|-----------------------------------------------|---------------------|----------------------------|---------------------|
|                          | Mean                              | Difference/ Anomaly | Mean                                          | Difference/ Anomaly | Mean                       | Difference/ Anomaly |
| WOA13 (1965-1994)        | 19.48                             | -                   | 4.03                                          | -                   | 38.08                      | -                   |
| NEMOMED8 HIS             | 18.63                             | -0.85               | 4.27                                          | 0.24                | 38.05                      | -0.03               |
| NEMOMED8 HIS-F           | 19.27                             | -0.21               | 3.9                                           | -0.13               | 38.05                      | -0.03               |
| A2 (2020-2049)           | 20.52                             | 1.04                | 4.13                                          | 0.10                | 38.25                      | 0.17                |
| A2 (2069-2098)           | 21.99                             | 2.51                | 4.31                                          | 0.28                | 38.61                      | 0.53                |
| A2-F (2020-2049)         | 20.49                             | 1.01                | 4.3                                           | 0.28                | 38.32                      | 0.23                |
| A2-F (2069-2098)         | 22.37                             | 2.89                | 5.51                                          | 0.48                | 38.8                       | 0.72                |
| A2-RF (2020-2049)        | 20.59                             | 1.01                | 4.31                                          | 0.28                | 38.21                      | 0.13                |
| A2-RF (2069-2098)        | 22.37                             | 2.88                | 5.51                                          | 0.48                | 38.76                      | 0.68                |
| A2-ARF (2020-2049)       | 20.5                              | 1.01                | 4.3                                           | 0.27                | 38.4                       | 0.32                |
| A2-ARF (2069-2098)       | 22.36                             | 2.88                | 4.52                                          | 0.49                | 39                         | 0.91                |
| A1B-ARF (2020-2049)      | 20.65                             | 1.17                | 4.36                                          | 0.32                | 38.47                      | 0.39                |
| A1B-ARF (2069-2098)      | 21.84                             | 2.36                | 4.48                                          | 0.45                | 38.96                      | 0.87                |
| B1-ARF (2020-2049)       | 20.52                             | 1.04                | 4.3                                           | 0.27                | 38.5                       | 0.42                |
| B1-ARF (2069-2098)       | 21.14                             | 1.65                | 4.32                                          | 0.29                | 38.79                      | 0.70                |

**Annexe C3 - Species average TSS scores (plus the associated confidence intervals). ENMs were cross-validated by dividing each P/psA dataset into a training set (80% of the data) and a testing set (remaining 20%).**



**Annexe D (Reygondeau *et al.*, accepted in *Progress in Oceanography* with minor revisions)**



## ***Biogeochemical regions of the Mediterranean Sea: an objective multidimensional and multivariate environmental approach***

Gabriel Reygondeau<sup>1, 2, 3</sup>, Cécile Guieu<sup>1, 2</sup>, **Fabio Benedetti**<sup>1, 2</sup>, Jean-Olivier Irisson<sup>1, 2</sup>, Sakina-Dorothée Ayata<sup>1, 2</sup>, Stéphane Gasparini<sup>1, 2</sup>, and Philippe Koubbi<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, UMR 7093, LOV, Observatoire Océanographique, F-06230, Villefranche/mer, France

<sup>2</sup> CNRS, UMR 7093, LOV, Observatoire Océanographique, F-06230, Villefranche/mer, France

<sup>3</sup> now at : Nippon Foundation-Nereus Program and Changing Ocean Research Unit, Institute for the Oceans and Fisheries, University of British Columbia. Aquatic Ecosystems Research Lab. 2202 Main Mall. Vancouver, BC V6T 1Z4. Canada.

<sup>4</sup> Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA, UMR 7208), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, Université de Caen Basse-Normandie, CNRS, IRD ; CP26, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France.

### **Abstract**

When dividing the ocean, the aim is generally to summarise a complex system into a representative number of units, each representing a specific environment, a biological community or a socio-economical specificity. Recently, several geographical partitions of the global ocean have been proposed using statistical approaches applied on remote sensing or observations gathered during oceanographic cruises. Such geographical frameworks defined at a macroscale appear hardly applicable to characterise the biogeochemical features of semi-enclosed seas that are driven by smaller-scale chemical and physical processes. Following the Longhurst's biogeochemical partitioning of the pelagic realm, this study investigates the environmental divisions of the Mediterranean Sea using a large set of environmental parameters. Sixteen environmental parameters were informed in the horizontal and the vertical dimensions to provide a suitable 3D spatial framework for environmental management (12 regions found for the epipelagic, 12 for the mesopelagic, 13 for the bathypelagic and 26 for the seafloor). We show that: (1) the contribution of the longitudinal environmental gradient to the biogeochemical partitions decreases with depth; (2) the partition of the surface layer cannot be extrapolated to other vertical layers as the partition is driven by a different set of environmental variables. This new partitioning of the Mediterranean Sea has strong implications for conservation as it highlights that management must account for the differences in zoning with depth at a regional scale.

### **1. Introduction**

In recent decades, several divisions of the global ocean have been proposed. Each division aims at summarising environmental and/or biological global complexity into comprehensive atlases: the Large Marine Ecosystems (LME; Sherman 2005) , the Marine Ecoregions Of the World (MEOW; Spalding *et al.* 2007) or the BioGeoChemical Provinces (BGCP; Longhurst 2007). Yet, such macro-ecological partitions are hardly applicable for regional seas since they do not intend to capture the full biogeochemical and physical complexity inherent to such scale (Reygondeau *et al.* 2013). However, marine ecosystem management policies are developed and implemented at Oceanic basin or semi-enclosed sea

scales (e.g., OSPAR, CCAMLR, HELCOM, GFCM, etc.), thereby requiring regionally specific ecosystem information and spatial delineation. In order to provide optimal conservation management, appropriate downscaling approaches must be performed.

The Mediterranean Sea (MS) is a semi-enclosed regional sea surrounded by heavily populated areas of 23 different countries, and where the number of endemic species is considered one of the highest in the world ocean (Cuttelod *et al.* 2009). Historically, the MS has been divided into 8 zones by the International Hydrographic Organisation: Adriatic Sea, Aegean Sea, Alboran Sea, Levantine Sea, Ionian Sea, Tyrrhenian Sea, Algerian-Provencal basin and Tunisian-Syrian Gulf (see Supp. Fig. 1). However, these divisions relied on the basin's topography and coastline morphology as well as sea governance delineation (e.g. Exclusive Economic Zone). Nevertheless, these partitions have been widely used for the European Marine Strategy, for fishing quotas quantification, and for other economic and political management strategies.

Recent ecological studies promoting ecosystems-based management have stressed the need for a more objective division based on environmental/ ecological parameters, in order to provide an accurate representation of the ecological complexity. So far, only coarse partitions of the MS have been proposed in macro-ecological studies: 1 biogeochemical province according to Longhurst (2007) and 6 MEOWs mostly relying on the EEZ (*i.e.* Exclusive Economic Zone) definition according to Spalding *et al.* (2007). More recently, some studies have attempted to partition the MS either by using classical abiotic parameters (temperature, salinity or chlorophyll-a; Gabrié *et al.* 2012), hydrodynamics (Rossi *et al.* 2014, Berline *et al.* 2014), satellite-derived estimates of chlorophyll-a seasonality (D'Ortenzio and D'Alcalá 2009), or meso-scale environmental parameters (Nieblas *et al.* 2014). Such approaches rely solely on surface and a few selected parameters, therefore failing to fully capture the environmental complexity of the MS.

In this study, we aim to identify all the various environmental / habitat conditions that could be encountered at the scale of the Mediterranean Sea. We investigate whether the considerations of a larger number of environmental parameters and the vertical dimension would better capture the full hydrodynamic and biogeochemical complexity of the basin. Following the macro-ecological approach promoted by Longhurst, we provide a new regional delineation here named biogeochemical regions (BGCR) based on annual mean biogeochemical and hydrodynamic conditions. First, the depth of each vertical boundary of the water column (epipelagic, mesopelagic and bathypelagic) and seafloor is numerically quantified. Second, based on a comprehensive set of annual environmental climatology (16 physical, chemical and biophysical variables), the biogeochemical regions within each pelagic layer and seafloor are characterised by using several multivariate analyses (validated by independent measures for the shallow waters). For each vertical layer, the strength of the boundaries between each BGCR is quantified and the contribution of each environmental parameter to the partitioning is provided. Finally, after a validation process involving recent independent *in situ* observations, the first 3D biogeochemical partition of the MS is proposed.

## **2. Materials and Methods**

### **2.1 Environmental data**

To identify the different types of environmental conditions and hence the marine habitats that could be encountered in the MS, the annual climatologies of 16 environmental parameters were gathered. The set of environmental parameters used for this study (Table 1), was established according to the literature on macro-ecological partitioning (Sherman 2005, Longhurst 2007, Spalding *et al.* 2008, Reygondeau *et al.* 2013). It has been gathered to depict and/or characterise specific oceanographic features according to geography (shelf break, river runoff, ...), hydrodynamics (gyral system, frontal structure, coastal upwelling) or Low Nutrient Low Chlorophyll (LNL) areas. All the information about the dataset are summarised in Table 1. Most of the environmental parameters were collected from a single source (MEDAR/MEDATLAS datasets; MEDAR Group 2002): temperature, salinity, nitrates, nitrites, orthophosphates, silicates, pH, chlorophyll-a concentration, and dissolved oxygen concentration (Table 1). These datasets were obtained from oceanographic campaigns and remote sensing observations. Each environmental variable is spatially resolved over the whole basin at a 0.2° resolution from 9.3° W to 36.5° E of longitude, and from 30° N to 46° N of latitude, and vertically informed for 26 depths layer (see MEDAR Group 2002) on a non-linear scale between 0 and the seafloor (maximum depth of 5,267m). Each annual climatology used in the present study was calculated using the same methodologies (MEDAR Group 2002). Additional environmental parameters were also added to the dataset from the literature (D'Ortenzio *et al.* 2005, Henson *et al.* 2012, Morel *et al.* 2007; Reygondeau and Beaugrand 2011). This addition of environmental parameters aimed at describing the vertical physical composition of the water column using: Mixed Layer Depth, thermocline, euphotic depth or transport of organic matter. Each environmental parameter represented an annual average and was spatially resolved on the same horizontal and vertical resolution as the MEDAR/MEDATLAS parameters (Table 1). In addition, raw values were standardized to reduce the effects of environmental parameters amplitude of variation (i.e. variance) on the clustering methodologies (Legendre and Legendre 1998). Nonetheless, it is important to keep in mind that there are under-sampled areas in the MS, especially in the southern parts of the basin. Therefore, the results could be biased by the low quality of the observation in these regions. Also, since the temporal fluctuations of each environmental parameter gathered was not available, no time series analysis was performed.

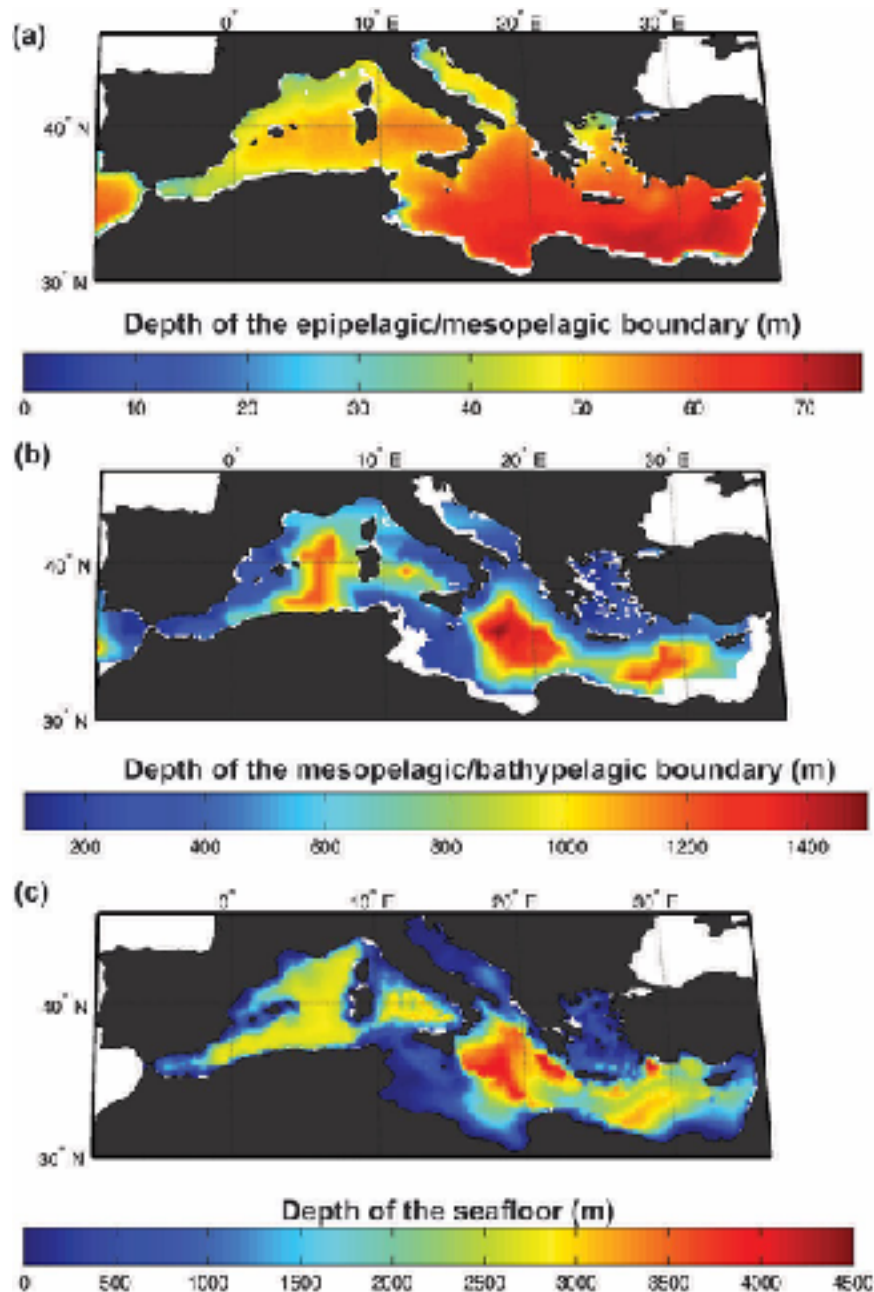
| Environmental parameter         | Spatial resolution | Time resolution    | Unit          | Reference                       |
|---------------------------------|--------------------|--------------------|---------------|---------------------------------|
| Temperature                     | 0.2°x0.2°          | annual climatology | °C            | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| Salinity                        | 0.2°x0.2°          | annual climatology | -             | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| chlorophyll-a concentration     | 0.2°x0.2°          | annual climatology | millimole.m-3 | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| NO2 concentration               | 0.2°x0.2°          | annual climatology | millimole.m-3 | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| NO3 concentration               | 0.2°x0.2°          | annual climatology | millimole.m-3 | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| PO4 concentration               | 0.2°x0.2°          | annual climatology | millimole.m-3 | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| SIO4 concentration              | 0.2°x0.2°          | annual climatology | millimole.m-3 | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| Dissolved oxygen concentration  | 0.2°x0.2°          | annual climatology | ml.l-1        | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| pH                              | 0.2°x0.2°          | annual climatology | -             | MEDAR Group 2002- MEDATLAS/2002 |
| Bathymetry                      | 0.2°x0.2°          | annual climatology | m             | Smith and Sandwell 1997         |
| Particulate organic matter flux | 0.5°x0.5°          | annual climatology | mol.l-1       | Henson <i>et al.</i> 2012       |
| Euphotic depth                  | 0.2°x0.2°          | annual climatology | m             | Morel <i>et al.</i> 2007        |
| Thermocline intensity           | 0.5°x0.5°          | annual climatology | m             | Reygondeau and Beaugrand 2011   |
| Thermocline depth               | 0.5°x0.5°          | annual climatology | m             | Reygondeau and Beaugrand 2011   |
| Mixed layer depth               | 0.5°x0.5°          | annual climatology | m             | D'Ortenzio <i>et al.</i> 2005   |
| Wind speed                      | 0.2°x0.2°          | annual climatology | m.h-1         | Scharton and Vujcich, 1999      |

**Table 1** - Spatial resolution, units and reference of the environmental variables used in the study.

## 2.2 Statistical Methodologies

We aimed at identifying biogeochemical regions in the MS (*sensu* Longhurst 2007), relying on an exhaustive set of environmental parameters resolved in both horizontal and vertical dimensions, using a procedure based on the methodology developed by Oliver *et al.* (2004). Each step of the methodology is summarised in Supp. Fig. 2.

### 2.2.1 Vertical partition of the MS



**Fig. 1** - Map of the depth of the vertical boundaries of the water column and seafloor: (a) depth of the vertical limit between the epipelagic layer and the mesopelagic layer; (b) depth of the vertical limit between the mesopelagic layer and the bathypelagic layer; (c) bathymetry (m).

The vertical dimension of the basin was subdivided into 4 layers, 3 representing the pelagic environment (epipelagic, mesopelagic and bathypelagic) and 1 the seafloor. The boundaries separating each pelagic layer were adapted from the original definition retrieved in the literature (Hardy 1956, Pérès 1961, Pérès and Devèze 1963). Contrary to the original boundaries' definitions that suggested constant vertical divisions at 200 m, 1000 m and the depth of the seafloor, we used the approach of Reygondeau *et al.* (*under revision*) that accommodates the spatial heterogeneity of the water column. Depth of the seafloor layer was here defined on the bathymetry values for each grid cell.

To summarise the approach (step. 1, Supp. Fig. 2), the boundary between the epipelagic and the mesopelagic layers was defined as the depth where the environmental conditions do not allow any primary production (Behrenfeld 2010, Sverdrup 1953). Since vertical profiles of net primary production were not available for the whole basin, this depth was approximated at the shallowest depth between the euphotic zone and the mixed layer depth, for each geographical cell of the basin. The annual climatology of the epipelagic/mesopelagic boundary is mapped on Fig. 1a.

As there is presently no common definition for the mesopelagic/bathypelagic boundary in the literature across oceanographic disciplines, we here considered the gradient of the Flux of Particulate Organic Carbon (FPOC) as in the methodology suggested by Reygondeau *et al.* (*under revision*). Indeed, since the calculation of FPOC uses temperature and salinity profiles, surface chlorophyll-a concentrations and are calibrated using POC values from sediment trap (Henson *et al.* 2012), the FPOC product represents a biogeochemical merge of the main vertical gradients in the water column. Therefore, depth of the boundary between the mesopelagic and the bathypelagic environment was defined as the depth where 5 consecutive FPOC concentrations show no significant change. First, each profile was interpolated every 5 metres between 0 and 5000 m (spline interpolation; Legendre and Legendre 1998). Second, the derivative function of FPOC against depth was computed and the depth of the boundary was set at the depth where the decrease of FPOC between 5 consecutive points was not significantly different from the previous iteration (t-test, p-value > 0.05). The resulting depth of the boundary is mapped in Fig. 1b. Also, a test in each MEOWS has been performed to test if the interpolation of the FPOC did not alter the value of the depth boundary. Finally, the boundary between the bathypelagic and the seafloor was set using the bathymetry of the basin mapped on Fig. 1c.

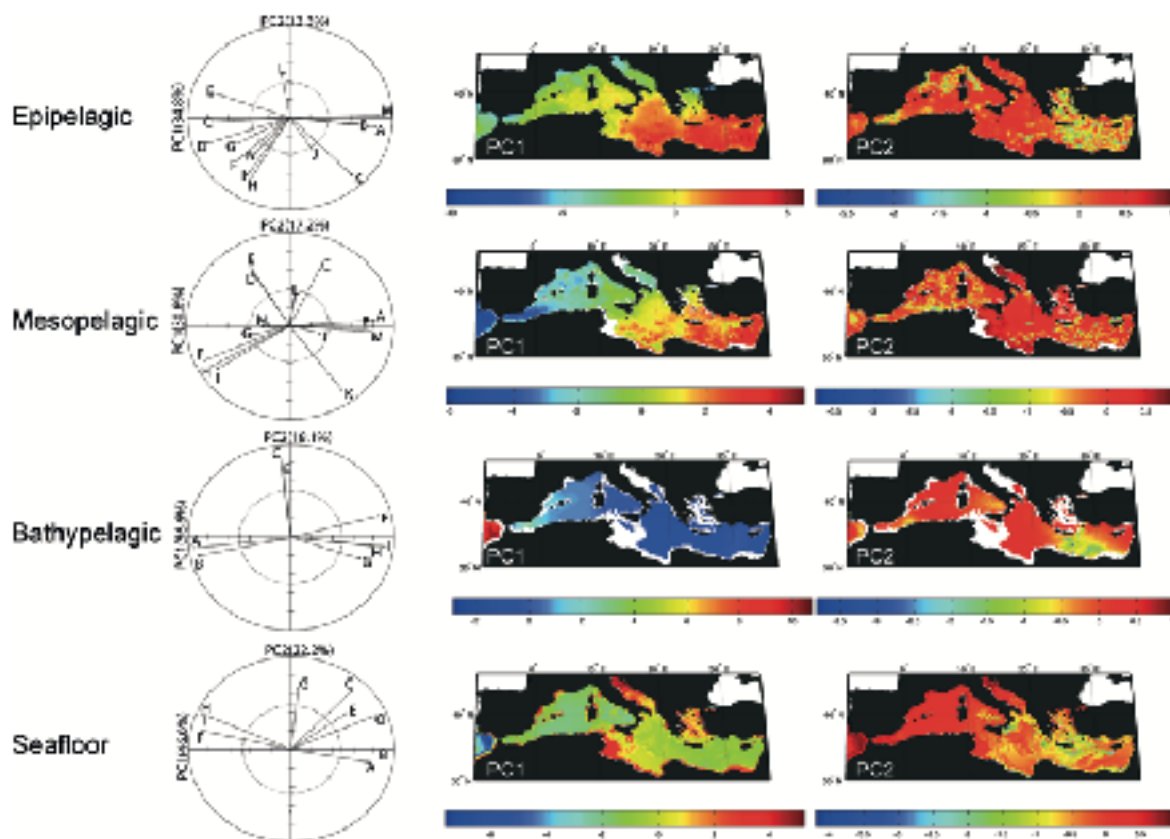
### 2.2.3 Characterisation of the environmental conditions of the pelagic and seafloor layers

Based on the gathered environmental dataset (described in 2.1 and Table 1, and here named  $X_{all}$ ), a vertical average was computed within each pelagic vertical range to depict the mean environmental conditions in the pelagic and seafloor layers (step 2.1, Supp. Fig. 2). Four distinct environmental matrices were thus calculated: (1) between 0 m and the depth of the epipelagic/mesopelagic boundary (Fig. 1a) for the epipelagic layer (i.e.  $X_{epipelagic}$ ); (2) between the epipelagic/mesopelagic and the mesopelagic/bathypelagic boundaries (Fig. 1b) for the mesopelagic layer ( $X_{mesopelagic}$ ); (3) between mesopelagic/bathypelagic and the seafloor (Fig. 1c) for the bathypelagic layer ( $X_{bathypelagic}$ ); (4) at the seafloor level ( $X_{seafloor}$ ). In addition, the annual climatology of the non-vertically discretised environmental variables indicating the water column stability (euphotic depth, mixed layer depth, wind speed, intensity and depth of the thermocline) were added to the  $X_{epipelagic}$  and  $X_{mesopelagic}$  matrices. The bathymetry was added to  $X_{seafloor}$  to account for the basin's topography and better depict the different types of benthic habitats. Spatial distributions of each parameter for each layer can be retrieved on Supplementary Fig. 4, 5, 6 and 7.

To characterise the main environmental parameters driving the spatial variance of each layer (step 2.2, Supp. Fig. 2), a Principal Component Analysis (PCA; Jolliffe 1986) was performed on the environmental matrix of each layer. The first and second components (*i.e.* coordinates values of each geographical cells in each PCA dimension) of each PCA are mapped on Fig. 2 as well as the result of the PCA.

#### 2.2.4 Identification of the spatial distribution of the BGCR

To identify an objective environmental spatial division, the methodology proposed by Oliver *et al.* (2004) was applied (step 2.3, Supp. Fig. 2). This numerical procedure uses 4 types of clustering methodologies, here applied on each of the normalised matrices X: (1) K-means (Hartigan and Wong 1979), (2) C-means (Quackenbush, 2001), (3) agglomerative with Ward linkage (Ward 1963), and (4) with complete linkage (Legendre and Legendre 1998) (step 2.2; Supp. Fig. 2). The 4 types of clustering algorithms were selected from Oliver *et al.* (2004) according to their ability to synoptically group similar environmental variables. Each method was combined owing to their different but complementary ways to handle low dissimilarity clusters (*i.e.* sensible cluster). Each clustering algorithm was run to retrieve between 2 and 50 clusters, based on the Euclidian distance. The C-means and K-means were repeated 999 times per iteration and the most frequently retrieved division was selected.



**Fig. 2** - Left Panel: results of the PCA performed on the environmental matrices of each pelagic layer and seafloor (see step 1, Fig. 1). The environmental factors are annotated on the figure using letters standing for: (A) temperature; (B) salinity; (C) dissolved oxygen concentration; (D) chlorophyll-a concentration; (E) pH; (F) nitrate concentration; (G) nitrite concentration; (H) orthophosphate concentration; (I) silicate concentration; (J) mixed layer depth; (K) depth of the thermocline; (L) intensity of the thermocline; (M) euphotic depth, (N) wind speed and (O) bathymetry. Right Panel: map of the value of each grid cell of the coordinate of first and second principal (PC1 and PC2) components of the PCA performed for each environmental matrix.



The next step of this methodology was dedicated to the identification of the optimal number of clusters (step 2.4, Supp. Fig. 2). The ‘*Figure Of Merit*’ (FOM) analysis (Yeung *et al.* 2001) is used, as recommended by Oliver *et al.* (2004). It quantifies the variation of the total environmental variance explained between 2 successive numbers of clusters (i.e. here 2 to 50) for each agglomerative clustering method. A small FOM value indicates that the cluster centroid predicts better the other members of its cluster and that the variance within the cluster is comparatively small. A normalised Average Slope Function (ASF) is calculated using the FOM of each clustering methodology to summarise the information. The ASF exhibits a negative exponential decrease with a rapid decrease for the low number of clusters and a slower decrease after a point *k* of inflexion (represented by dashed black line on Supp. Fig. 3). The point *k* was considered as the optimal number of clusters because the deviation between cluster means and the individual observations in each cluster becomes very small (Oliver *et al.* 2004). The point *k* is the threshold of acceptable flatness (TAF), which is defined as the first number of clusters where the decrease is inferior to 1% of the maximum ASF for 3 consecutive clusters. The FOM, ASF and TAF analyses were represented on Supp. Fig. 3.

The step 2.5 of the numerical procedure aimed to identify an objective distribution of the BGCR. The strength of the boundaries (named *effectiveness*; Oliver *et al.* 2004), as identified by each clustering methodology, was first computed by taking into account all delineation from 2 to *k* clusters. Indeed, for every iteration, K-means and C-means procedures modify the spatial distribution (i.e. number of clusters imposed by the operator), as these methodologies divide objectively the space in accordance to the centres of inertia detected. The map of the effectiveness (Fig. 3b, 4b, 5b and 6b) represents the percentage of a boundary retrieved in a given geographic cell for each methodology and from 2 to *k* clusters.

The last step of the procedure identified a compromise distribution of the clusters determined by the 4 methods. Contrary to the procedure of Oliver *et al.* (2004) that sums the clusters number retrieved with all clustering methodologies used, we here attempted to find a trade-off between all the obtained spatial partitions. To do so, we used a methodology called “*watershed*” (Meyer 1994), implemented from imagery analysis. The watershed function uses the environmental variance within each cluster computed with all methodologies at *k* (optimal number of clusters defined with FOM) and tests the environmental difference between clusters (Kruskall-Wallis, see Legendre and Legendre 1998). All clusters showing non-significant differences in their environmental variance were spatially merged by taking into account the spatial distribution of the boundary effectiveness. The procedure stops once *k* clusters are retrieved. The resulting objective distribution of the BGCRs for each layer is shown in Fig. 3a, 4a, 5a and 6a. Values of the parameters contributing the most to the PC1 and PC2 (see 2.2.3) were computed using the vertical range and spatial distribution of each BGCR identified.

### 2.2.5 Comparison of the environmental profiles of all pelagic BGCRs

To examine the differences in the environmental profile (multivariate environmental variation) of each BGCR of each pelagic layer, the mean and standard deviation of each parameter of  $X_{\text{epipelagic}}$ ,  $X_{\text{mesopelagic}}$  and  $X_{\text{bathypelagic}}$  were calculated. Only the parameters common to all environmental matrices were considered here: temperature, salinity, nitrates, nitrites, orthophosphate, silicates, pH, Chlorophyll-a concentration, and dissolved oxygen concentration. A PCA was performed on the computed data, and the position of each BGCR was plotted in the dimension of the PC1 and PC2 (Fig. 7). BGCRs located on the seafloor, in the Marmara Sea or in

the Atlantic Ocean were not considered in this analysis as they represent non-Mediterranean areas, and thus could bias the PCA analysis and the comparison between MS BGCRs.

### **3. Results**

#### ***3.1 Vertical division of the Mediterranean pelagic realm***

Using the shallowest depth between the mixed layer depth and the euphotic depth, the annual climatology of the epipelagic/mesopelagic boundary is found to vary between 10 m and 75 m (Fig. 1a). The deepest boundaries are found in open sea areas, covering most of the oriental basin and the Tyrrhenian Sea. These areas are oligotrophic with low detritus concentration allowing deeper light penetration. In contrast, the more productive areas located in the occidental basin and continental shelf areas exhibit shallower depth of the epipelagic/mesopelagic boundary. In those regions, the waters above 200 m are more ‘turbid’ resulting in shallower epipelagic layer than in tropical areas (Fig. 1a). The annual climatology of the lower boundary separating the mesopelagic and the bathypelagic layers (Fig. 1b) varies between 140 m and 1500 m. The areas with the deepest mesopelagic boundary are located in open sea areas of low biological activity. The vertical distribution of this boundary appears to be strongly influenced by the basin’s bathymetry (i.e. that defines the seafloor depth) with the deepest boundaries following the shape of the deep-sea basins (Fig. 1c).

#### ***3.2 Environmental and spatial characterisation of the BGCRs***

60 biogeochemical regions are identified within the MS. Pelagic layers exhibit a similar number of clusters: 12 for the epipelagic, 12 for the mesopelagic, 13 for the bathypelagic while the seafloor is partitioned by 26 biogeochemical regions. Each vertical layer is here divided into a specific number of BGCRs, each one characterised by a spatial distribution with a given strength of boundaries and a specific environmental range (Fig. 3 to 6). BGCRs represent either significant multivariate shifts along the environmental gradient, or local features driven by changes in only one variable. To simplify the description of each BGCR, only key environmental parameters are represented on Fig. 3 to 6 (right panels) according to the analysis described in Fig. 2.

##### ***3.2.1 The Epipelagic layer***

The epipelagic layer is partitioned into 12 BGCRs (Fig. 3). 4 BGCRs (1, 2, 7 and 11) subdivide the Western-Eastern environmental gradient depicted on Fig. 2. The strength of the boundary is highly marked in the occidental basin and decreases towards the eastern basin, suggesting a less marked environmental spatial change across the longitudinal environmental gradient. The Adriatic, Aegean or Ligurian Seas are well captured as they exhibit a particular environmental range compared to the longitudinal gradient (i.e. change in the chlorophyll-a concentration) underlined by high boundary effectiveness. The Gulf of Trieste and the Algerian Coast (i.e. BGCR 3) are also well characterised by high concentration of NO<sub>2</sub>.

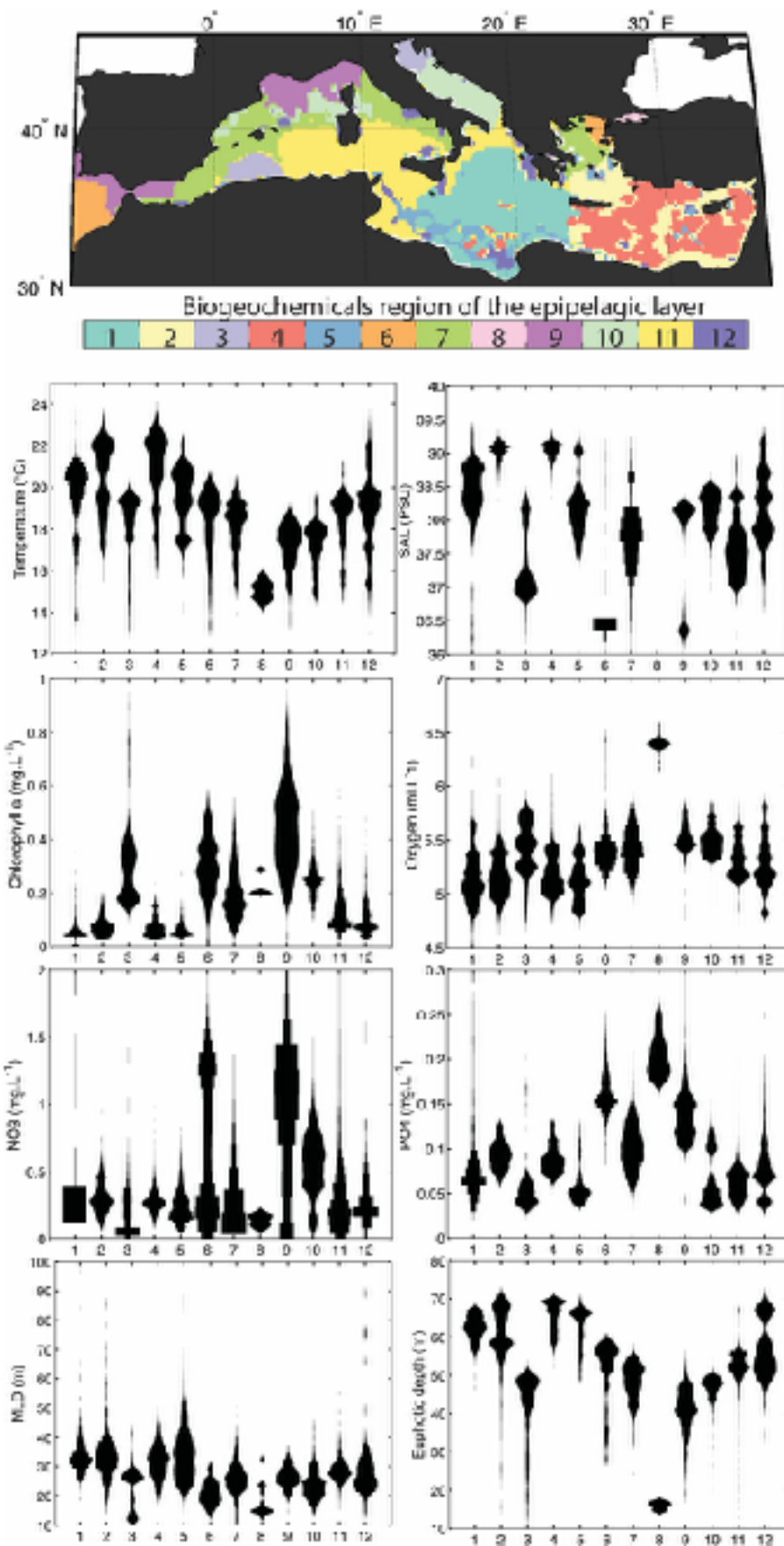
##### ***3.2.2 The mesopelagic layer***



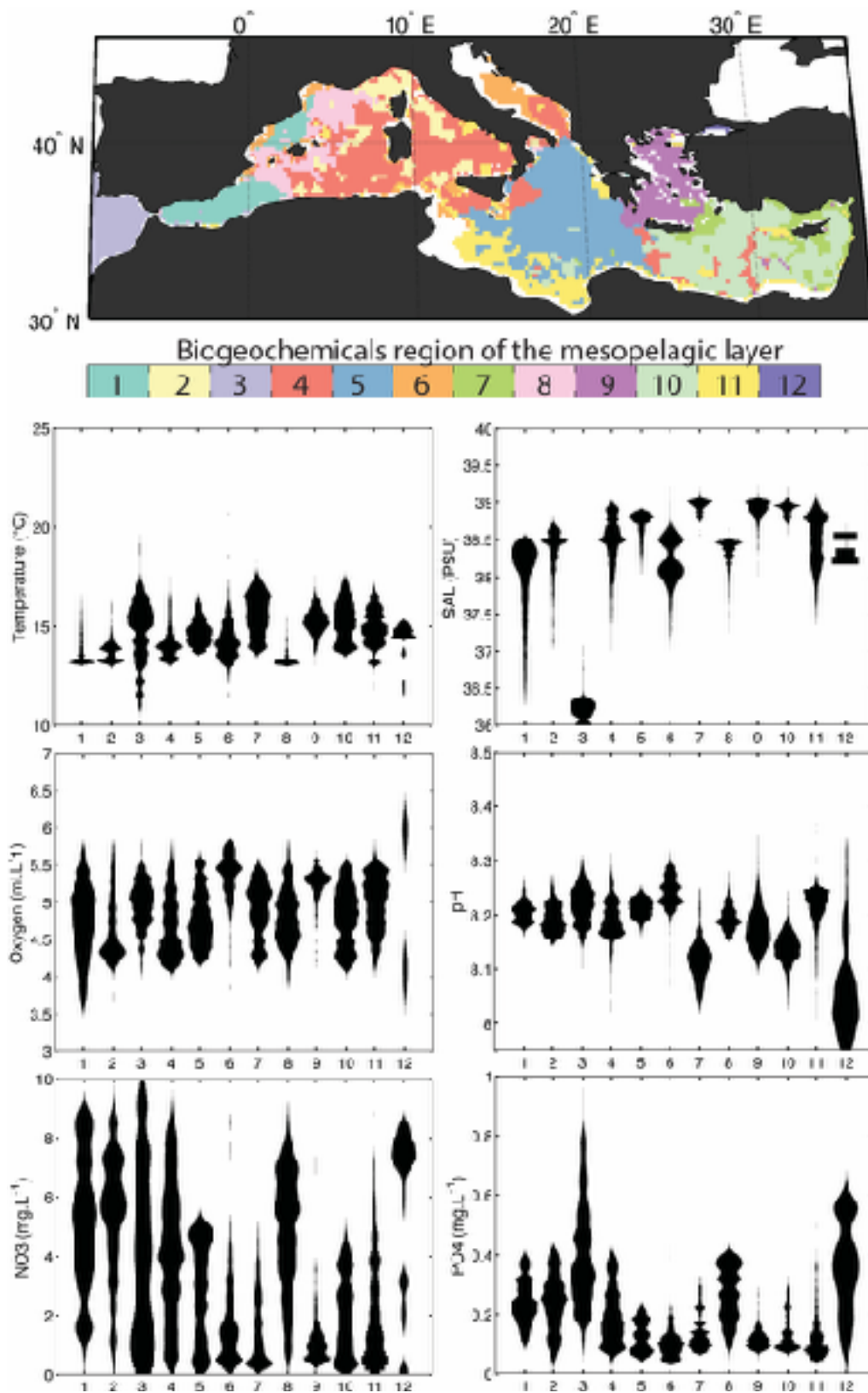
The mesopelagic layer is partitioned into 10 strictly Mediterranean BGCRs (plus one in the adjacent North Atlantic Ocean, and one in the Marmara Sea). The mesopelagic BGCRs differ environmentally and spatially from those found in the epipelagic layer, especially in the Western Basin. Additionally, their mapping (Fig. 4) reveals a patchier distribution pattern. This pattern can be attributed to the strength of the water-column stratification index (i.e. thermocline depth variable, see Fig. 2). For instance, the NW part of the MS is subdivided into 5 regions (i.e. 1, 2, 4, 6 and 8) while the epipelagic layer is subdivided into 3 BGCRs. The patchiest areas exhibit the highest values of boundary effectiveness (Fig. 4b). The 6<sup>th</sup> BGCR represents the region where the bathymetry is too shallow for the existence of a bathypelagic area. In the oriental basin, the mesopelagic layer shows a general partition similar to the one encountered in the epipelagic layer, with Ionian Sea, Levantine Basin and Aegean Sea being distinguished by low values of effectiveness.

### ***3.2.3 The bathypelagic layer***

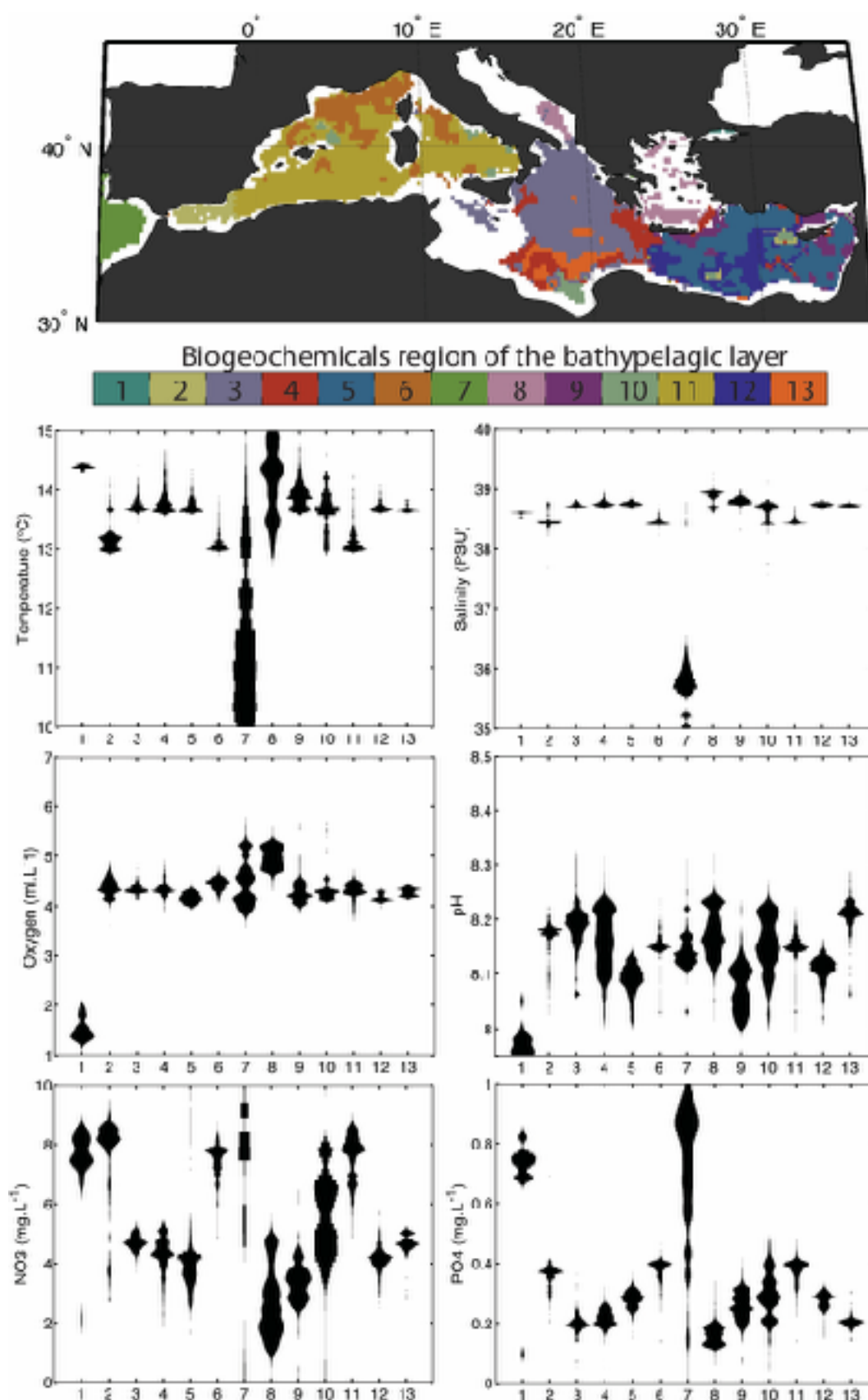
The bathypelagic layer is divided into 12 BGCRs within the MS (Fig. 5). Large BGCRs are found for all the MS characterising the longitudinal environmental gradient (see Fig. 2 and Supplementary Fig. 4 to 7). The latitudinal divisions marked by low values of effectiveness of the boundaries are depicted in the large regions of the western basin (BGCRs 9 and 10) and of the eastern basin (BGCRs 12 and 13) due to slight differences in SiO<sub>2</sub> concentrations.



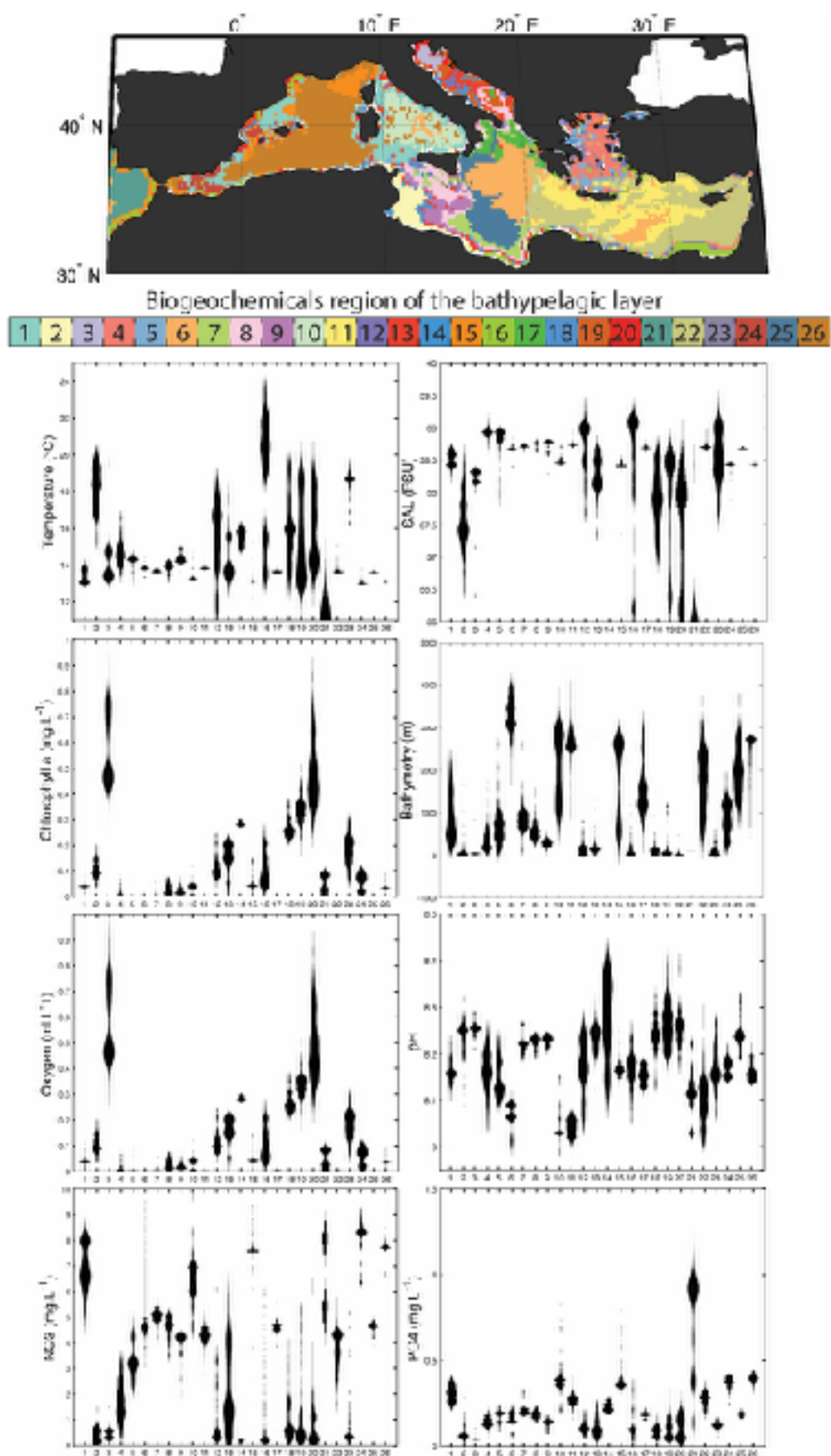
**Fig. 3** - (a) Map of the spatial distribution of the epipelagic BGCRs and (b) associated effectiveness of the boundaries. (c) Violin plots representing the intervals of variation of temperature, Chlorophyll-a concentration, intensity of the thermocline and mixed layer depth within each epipelagic BGCR identified (from 1 to 12).



**Fig. 4** - (a) Map of the spatial distribution of the mesopelagic BGCs and (b) associated effectiveness of the boundaries. (c) Violin plots representing the intervals of variation of dissolved oxygen concentration, temperature, orthophosphate concentration and depth of the thermocline within each mesopelagic BGC identified (from 1 to 12).



**Fig. 5** - (a) Map of the spatial distribution of the bathypelagic BGCRs and (b) associated effectiveness of the boundaries. (c) Violin plots representing the intervals of variation of dissolved oxygen concentration, salinity, nitrate and orthophosphate concentration within each bathypelagic BGCR identified (from 1 to 13).



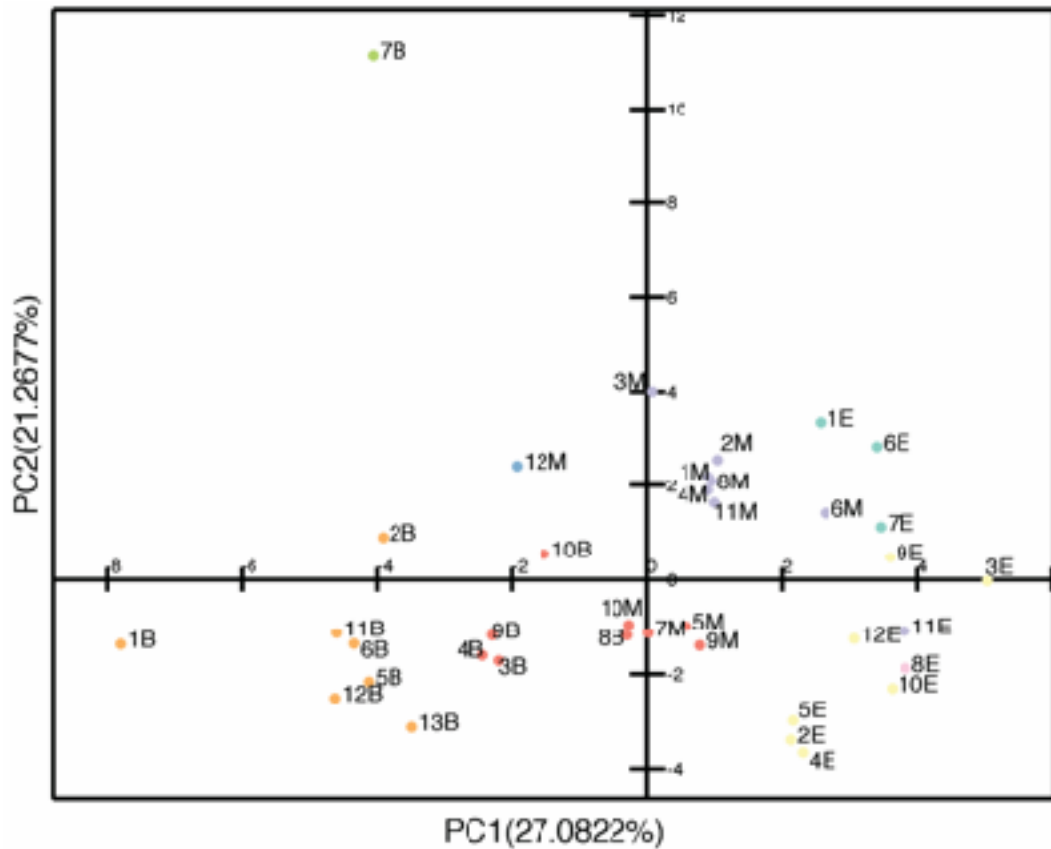
**Fig. 6 -** (a) Map of the spatial distribution of the Seafloor BGCRs and (b) associated effectiveness of the boundaries. (c) Violin plots representing the intervals of variation of temperature, salinity, bathymetry and nitrate concentration within each seafloor BGCR identified (from 1 to 26).

### 3.2.4 The seafloor layer

Along the topography of the MS, several distinct environmental conditions within this layer can be identified such as the coastal system, i.e. the slope or the deep-sea environment resulting in the most important range of variation in all the parameters considered in the study. For example, nitrate concentrations exhibit huge variations ranging from undetected concentrations up to  $9 \text{ mmol.l}^{-1}$  (Fig. 6). Regional environmental features for similar depths ranges show important differences (nitrates ultimately influence the partitioning of the BGCRs; for example, BGCRs 2 and 4 that have about the same depth, present a twofold difference in  $\text{NO}_3$  concentrations). Consequently, high variations in environmental conditions, which are linked to the bathymetric gradient, combined with basin-wide environmental patterns, and local specificities, results in a very patchy distribution of a higher number of BGCRs in the seafloor layer.

### 3.3 Comparison of Mediterranean pelagic BGCRs environmental conditions

In order to compare the environmental conditions of all the Mediterranean pelagic BGCRs together, a PCA was performed (Fig. 7). Most of the total environmental variance was supported by the vertical position of the BGCRs along the water column ( $\text{PC1} = 40.9\%$ ). BGCRs are well sorted from the bathypelagic layer to the epipelagic layer along the PC1. This sorting shows that environmental conditions are more structured along the vertical than along the horizontal dimension. For instance, geographically adjacent BGCRs in different layers (for example BGRs 4E, 10M and 6B in the Levantine basin) exhibit highly different environmental conditions and hence, projected in distinct locations in the PCA dimensions. The second component depicts the environmental longitudinal gradient over the basin. For instance, the BGCRs located in the western basin are found in the negative part of the PC2 axis, while the BGCRs in the eastern basin are in the positive part. Also, on the PCA representation, the maximal distance between representative BGCR points within the bathypelagic layer appears smaller compared to the BGCRs of the pelagic layers. This implies that the BGCRs of the bathypelagic layer are more environmentally homogeneous compared to the BGCRs of the upper layers, because of a decreasing environmental gradient with depth (as depicted in Fig. 2 a-b-c). This analysis reveals that vertically adjacent BGCRs do display highly similar environmental conditions such as the epipelagic Ligurian regions (BGCR 9E) and the mesopelagic Adriatic region (BGCR 6M).



**Fig. 7** - Scatter plot of the pelagic BGCRs position according to the principal component analysis performed on the mean and standard deviation of parameters used in each layer. E: position of the epipelagic BGCRs; M: position of the mesopelagic BGCRs; B: position of the bathypelagic BGCRs.

#### 4. Discussion

Ecological divisions of the Oceanic realm generally aim at providing an objective geographical framework that delineates the environmental and biotic characteristics of a given area. Presently, most of the regional or global divisions proposed in the literature (i.e. for the MS: Sherman 2005, Spalding *et al.* 2007, Longhurst 2007, D'Ortenzio and Ribera D'Alcalà 2009; Berline *et al.* 2014; Rossi *et al.* 2014) are based on a limited number of environmental parameters that are often representative of the surface waters (Reygondeau *et al.* 2013). Such environmental selection is attributed to the difficulty in gathering large multivariable datasets resolved in both the horizontal and vertical dimensions. As the epipelagic layer only represents less than 10% of the global ocean, one could argue that former partitions might provide a limited picture of the complexity of the whole system (Robinson *et al.* 2010; Webb *et al.* 2010).

The spatial partitioning of the epipelagic layer (Fig. 3) identified 12 BGCRs. This study used a larger number of environmental parameters than previous ones (hydrodynamic constraints (Rossi *et al.* 2014; Berline *et al.* 2014), chlorophyll phenology (D'Ortenzio and D'Alcalà 2009), biophysical parameters including mesoscale processes (Nieblas *et al.* 2014). All studies found surface partitions of similar spatial distributions. Such similarities are not surprising since the division of the shallowest waters (between 0 and 70 m, Fig. 1) is indeed driven by the strong longitudinal gradient in temperature, salinity and chlorophyll-a



concentration (Fig. 2), parameters that were used in the previous studies. The finding of a common trend in the distribution of all proposed environmental partitions of the epipelagic zone, while using different sets of parameters and methodologies, strongly supports (i) the robustness of previous partitions, and (ii) the need for only a classic and simple set of environmental parameters in order to partition that layer.

The longitudinal environmental gradient driving the epipelagic division is also found in other pelagic layers (Fig. 2). However, the interval of variation and the contribution of all the considered parameters changes with depth (Fig. 2). Indeed, the PCA (Fig. 7) reveals that environmental dissimilarity between the BGCRs within a pelagic layer decreases with depth. The BGCRs' delineation provided for the mesopelagic or the bathypelagic layers appears less influenced by the longitudinal gradient of classical parameters (temperature, salinity and chlorophyll), and more impacted by other variables such as vertical mixing, nutrient concentrations or bathymetry (Fig. 2). For instance, the mesopelagic layer shows a patchier pattern than the epipelagic layer, especially in the western basin where most of the water convection areas occur (The MerMex Group 2011). The bathypelagic layer, being relatively isolated from winter convection, and thus from the influence of atmospheric interactions, is mostly partitioned according to deep-water circulation and morphological features. Partitioning of the seafloor layer is mostly driven by the bathymetric gradient with a strong environmental opposition between coastal, slope and deep-sea regions but also by the longitudinal environmental gradient, to a lesser extent.

These results reveal that the use of parameters such as temperature, salinity and chlorophyll in biogeographical studies are sufficient to capture most of the environmental variance of the MS, hence providing a realistic delineation of the surface waters. Nonetheless, since the environmental variance is not supported by the same set of parameters with the depth (Fig. 2), environmental partitioning of a given layer cannot be projected to another one due to the non-congruence of the BGCRs delineation between vertical layers.

The MS is composed of a large number of biotopes that can be represented as a 3D jigsaw puzzle of biotopes each driven by a specific set of environmental parameters. The 3D partition can thereby be interpreted as an annual average of the different environmental biotopes that can be encountered in the whole basin. Each of those environmental envelopes delineates a BGCR defined by a given interval of variation for each of the biogeochemical and physical parameters considered. Odum (1971) defined such ecological units, or ecosystems, as intervals of variation among all the environmental possibilities where an assemblage of adapted species can develop and maintain their population.

BGCRs are separated by boundaries where effectiveness reflects the intensity of exchanges in between two adjacent regions. Therefore, exchanges of energy and/or matter characterise the interactions in between BGCRs (Odum 1971). The strength of those exchanges could here be approximated by the map of boundary effectiveness provided for each layer on an annual basis. The lower the yearly averaged index is, the more the adjacent provinces present an overlap of environmental envelopes, which suggests exchange of matter or energy (Reygondeau *et al.* 2013).

The Mediterranean is known to exhibit strong interactions of physical processes that act on a large spectrum of spatial and temporal scales and that directly impact the ecosystem dynamics (The MerMex Group 2011). Maps of the boundary effectiveness (Fig. 5b, 6b and



6c) for the pelagic layers coincide with the complex dynamic features of the thermohaline circulation over the MS such as currents, fronts and sub-mesoscale structures (Millot and Taupier-Letage, 2005, Rossi *et al.* 2014, Berline *et al.* 2014). High values of boundary effectiveness correspond to regions of low interactions such as gyre cores, closed coastal systems or fronts. High mesoscale features characterise surface waters in the MS, in particular along the African shelf (Millot and Taupier-Letage, 2005). There, BGCRs boundaries (for example along the Tunisian and Libyan coasts) follow the anticyclonic eddies that characterise the whole area: in this way, the shape of the BGCR 5 in the epipelagic layer reflects the 50–150 km chlorophyll-poor circular structures. It is thus not surprising that our analysis finds that effectiveness of boundaries are closely related to well recognized dynamic features (Rossi *et al.* 2014, Berline *et al.* 2014).

The statistical approach to partitioning should not prevent biogeochemical interpretation. A closer look at the regions that show high environmental similarities could be interpreted together as a ‘*nested environmental system*’. For instance, in the epipelagic layer, BGCR 2 and 4 show a short distance in the PCA dimensions indicating that a single region could actually be enough to characterise half of the eastern basin well. A similar possible reduction in the number of BGCR, using results from PCA (Fig. 7), can also be made for the mesopelagic. Merging short distance BGCR in this layer would result in a large region covering most of the eastern basin (BGCR 5 and BGCR 10). Similarly, the very close similarity between BGCR 1 and 8 also leads to a simplification of the regions in the most western MS. In the bathypelagic layer, BGCR 12 and 13 are also very similar and a single region could rather be retained, corresponding to the whole Ionian Sea. This fine analysis of the environmental variance indicates thus that a slightly lower number of BGCRs could be sufficient to capture the full 3D environment of the MS in a more global analysis.

## 5. Conclusion and perspective

The proposed partitioning of the marine realm inherently coped with a part of oceanic physical, chemical or biotic complexity. This bias is historically driven by data availability at the spatial scale of the study (global, basin, regional) together with the topic of interest of the authors (ecology, biogeochemistry, economics or politics). So far, studies attempting to investigate the benefits of a multivariate and multidimensional approach are scarce. Here we considered the multivariate approach over the whole water column to propose a 3D partition of the MS environmental conditions. The present study has gathered 16 environmental parameters all resolved in both space and vertical dimensions to delineate the different types of environmental conditions encountered in the MS basin. We have identified 60 different types of specific environmental conditions of which only 12 are located in the surface. We show that the distribution of the boundaries is closely related to well recognized oceanographic dynamic features of the basin. This confirms the importance of considering a highly resolved environmental dataset to account for meso-scale processes that drive most of the MS spatial and vertical biogeochemical variability. Results also confirmed that a classical set of environmental parameters (temperature, salinity and chlorophyll), used in previous studies, is sufficient to partition the epipelagic layer since it is mostly driven by the western-eastern gradient in the MS and their influence decreases with depth. Thus, other environmental parameters are needed to characterise specific deep water conditions that are driven by different biogeochemical processes compared to the epipelagic layer. This study

clearly revealed the crucial need for a multidimensional and multivariate approach to model an optimal spatial distribution of deep or vertical migrating species. This is of major importance for conservation management as we show that one cannot rely only on surface or bottom parameters to delineate an optimal zone for marine protected areas. These multivariate and multidimensional approaches represent the first step towards a partition that copes with the full complexity of the MS. Indeed, the approach proposed in the present study only coped with 1 of the 2 components of an ecosystem: the biotope (*sensu* Odum 1971). The next step towards an optimal ecosystem division is thereby an extension of the present study to species community distribution and trophic linkage to provide a useful geographic framework for ecosystem management planning (fisheries quotas, biodiversity conservation planning or implementation of marine protected areas).

## Acknowledgments

*This work is a contribution to the EC FP7 PERSEUS Project (Policy-oriented marine Environmental Research in the Southern EUropean Seas; Grant. Agr. 287600). A post-doctoral research grant provided by the PERSEUS Project supported GR. The authors wish to also thank the MISTRALS-MERMEX program (Institut des Sciences de l'Univers, INSU), as a contribution to the Surface Ocean - Lower Atmosphere Study (SOLAS), the Integrated Marine Biogeochemistry and Ecosystem Research (IMBER) and the LOICZ (Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone) projects. G.R would also acknowledge the support from the Nippon Foundation-the University of British Columbia (UBC) Nereus Program. The authors would like to thank Lindsay Lafreniere for her help in the editing of the manuscript. We also thank the 3 anonymous reviewers who helped to improve this manuscript. This work is dedicated to the memory of our colleague and friend Frederic Ibañez.*

## References

- Behrenfeld, M.J., 2010. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology*, 91, 977–989.
- Berline, L., Rammou, A.-M., Doglioli, A., Molcard, A., Petrenko, A., 2014. A Connectivity-Based Eco-Regionalization Method of the Mediterranean Sea. *PloS ONE*, 9, e111978.
- Cuttelod, A., García, N., Malak, D.A., Temple, H.J., Katariya, V., 2009. The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. *Wildlife in a Changing World—An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*, 89.
- D'Ortenzio, F., Iudicone, D., de Boyer Montegut, C., Testor, P., Antoine, D., Marullo, S., Santoleri, R., Madec, G., 2005. Seasonal variability of the mixed layer depth in the Mediterranean Sea as derived from in situ profiles. *Geophysical Research Letters*, 32.
- D'Ortenzio, F., Ribera D'Alcalà, M., 2009. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. *Biogeosciences*, 6, 139–148.
- The MerMex Group, 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 91, 97–166.
- Gabrié, C., Lagabrielle, E., Bissery, C., Crochelet, E., Meola, B., Webster, C., Claudet, J., Chassanite, A., Marinesque, S., Robert, P., 2012. Statut des Aires Marines Protégées en mer Méditerranée. *MedPAN and CAR/ASP* (pp. 1–260).

- MEDAT Group, 2002. MEDATLAS/2002 database. Mediterranean and Black Sea database of temperature, salinity and bio-chemical parameters. Climatological Atlas. ( 215 pp).
- Hardy, A., 1956. The open sea. Its natural history: the world of plankton. London: Collins.
- Hartigan, J.A., Wong, M.A., 1979. A k-means clustering algorithm. Journal of the Royal Statistical Society Series C, 28, 100–108.
- Henson, S.A., Sanders, R., Madsen, E., 2012. Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep Ocean. Global Biogeochemical Cycles, 26, GB1028.
- Jolliffe, I.T., 1986. Principal Component Analysis. New York: Springer-Verlag New York Inc.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Amsterdam : Elsevier Science BV.
- Longhurst, A., 2007. Ecological geography of the Sea. London: Academic Press.
- Meyer, F., 1994. Topographic distance and watershed lines. Signal processing, 38, 113–125. Millennium ecosystem assessment, 2005. Millennium Ecosystem Assessment.
- Millot, C., 1999. Circulation in the western Mediterranean Sea. Journal of Marine Systems, 20, 423–442.
- Millot, C., Taupier-Letage, I., 2005. Circulation in the Mediterranean Sea. The Mediterranean Sea (pp. 29–66): Springer.
- Morel, A., Huot, Y., Gentili, B., Werdell, P.J., Hooker, S.B., Franz, B.A., 2007. Examining the consistency of products derived from various Ocean color sensors in open Ocean (Case 1) waters in the perspective of a multi-sensor approach. Remote Sensing of Environment, 111, 69–88.
- Moutin, T., Van Wambeke, F., Prieur, L., 2012. Introduction to the Biogeochemistry from the Oligotrophic to the Ultraoligotrophic Mediterranean (BOUM) experiment. Biogeosciences, 9, 3817–3825.
- Nieblas, A. E., Drushka, K., Reygondeau, G., Rossi, V., Demarcq, H., Dubroca, L., and Bonhommeau, S. , 2014. Defining Mediterranean and Black Sea biogeochemical subprovinces and synthetic Ocean indicators using mesoscale Oceanographic features. PloS ONE, 9, e111251.
- Odum, E.P., 1971. Fundamentals of ecology. Philadelphia: Saunders.
- Oliver, M.J., Glenn, S., Kohut, J.T., Irwin, A.J., Schofield, O.M., Moline, M.A., Bissett, W.P., 2004. Bioinformatic approaches for objective detection of water masses on continental shelves. Journal of Geophysical Research, 109, C07S04.
- Pérès, J., 1961. La vie benthique. Paris : Presses Universitaires de France.
- Pérès, J., Devèze, L., 1963. la vie pélagique. Paris : Presses Universitaires de France.
- Quackenbush, J., 2001. Computational analysis of microarray data. Nature Reviews Genetics, 2, 418–427.
- Reygondeau, G., Beaugrand, G., 2011. Water column stability and *Calanus finmarchicus*. Journal of Plankton Research, 33, 119–136.
- Reygondeau, G., Guidi, L., Beaugrand, G., Henson, S.A., Koubbi, P., MacKenzie, B.R., Fioroni, M., Maury, O., in revision. Global biogeochemical provinces of the mesopelagic zone. Proceedings of the Royal Society B.
- Reygondeau, G., Longhurst, A., Martinez, E., Beaugrand, G., Antoine, D., Maury, O., 2013. Dynamic biogeochemical provinces in the global Ocean. Global Biogeochemical Cycles, 27, 1046–1058.
- Robinson, C., Steinberg, D., Anderson, T., Aristegui, J., Carlson, C., Frost, J., Ghiglione, J., Hernández-León, S., Jackson, G.A., Koppelman, R., 2010. Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry—a synthesis. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 57, 1504–1518.

- Rossi, V., Ser-Giacomi, E., López, C., Hernández-García, E., 2014. Hydrodynamic provinces and Oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves. *Geophysical Research Letters*, 41, 2883–2891.
- Sherman, K., 2005. The Large Marine Ecosystem Approach for Assessment and Management of Ocean Coastal Waters. *Sustaining Large Marine Ecosystems: The Human Dimension*, 3–16.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M.A.X., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A.L., Lourie, S.A., 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57, 573–583.
- Sverdrup, H.U., 1953. On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton. *ICES Journal of Marine Science*, 18, 287–295.
- Vierros, M., Bianchi, G., Skjoldal, H., 2008. The Ecosystem approach of the convention on biological diversity. Bianchi G, Skjoldal, editors. *The Ecosystem approach to fisheries*, 39–46.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 236–244.
- Webb, T.J., Vanden Berghe, E., O'Dor, R., 2010. Biodiversity's Big Wet Secret: The Global Distribution of Marine Biological Records Reveals Chronic Under-Exploration of the Deep Pelagic Ocean. *PloS ONE*, 5.
- Yeung, K.Y., Haynor, D.R., Ruzzo, W.L., 2001. Validating clustering for gene expression data. *Bioinformatics*, 17, 309–318.



## BIBLIOGRAPHIE

- Abudaya, M. (2013). Seasonal and Spatial Variation in Sea Surface Temperature in the South-East Mediterranean Sea. *Journal of Environment & Earth Science*, 3.
- Abram, N.J., McGregor, H.V., Tierney, J.E., Evans, M.N., McKay, N.P., Kaufman, D.S. *et al.* (2016). Early onset of industrial-era warming across the oceans and continents. *Nature*, 536, 411-418.
- Adloff, F., Somot, S., Sevault, F., Jordà, G., Aznar, R., Déqué, M. *et al.* (2015). Mediterranean Sea response to climate change in an ensemble of twenty first century scenarios. *Climate Dynamics*, 1-28.
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Mouillot, D. & Leprieur, F. (2012). Combining projected changes in species richness and composition reveals climate change impacts on coastal Mediterranean fish assemblages. *Global Change Biology*, 18, 2995-3003.
- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Loc'h, F., Mouillot, D. *et al.* (2014a). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global Change Biology*, 20, 730-741.
- Albouy, C., Leprieur, F., Le Loc'h, F., Mouquet, N., Meynard, C.N., Douzery, E.J.P. *et al.* (2014b). Projected impacts of climate warming on the functional and phylogenetic components of coastal Mediterranean fish biodiversity. *Ecography*, 38, 681-689.
- Allredge, A.L. (1972). Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. *Science*, 177, 885-887.
- Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43, 1223-1232.
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y. & Loisel, H. (2008). Seasonal distribution and succession of dominant phytoplankton groups in the global ocean: A satellite view. *Global Biogeochemical Cycles*, 22.
- Andersen, V., Gubanova, A., Nival, P. & Ruellet, T. (2001). Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 2. Vertical distributions and migrations. *Journal of Plankton Research*, 23, 243-261.
- Andersen, V., Devey, C., Gubanova, A., Picheral, M., Melnikov, V., Tsarin, S. *et al.* (2004). Vertical distributions of zooplankton across the Almeria-Oran frontal zone (Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research*, 26, 275-293.
- Andersen, K.H., Berge, T., Gonçalves, R., Hartvig, M., Heuschele, J., Hylander, S. *et al.* (2016). Characteristic sizes of life in the oceans, from bacteria to whales. *Marine Science*, 8.
- Anderson, T.R. (2005). Plankton functional type modelling: running before we can walk? *Journal of Plankton Research*, 27, 1073-1081.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L. *et al.* (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19-28.
- Angilletta, M.J.J., Steury, T.D. & Sears, M.W. (2004). Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 498-509.
- Antoine, D., Morel, A., Gordon, H.R., Banzon, V.F. & Evans, R.H. (2005). Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110.

- Araújo, M.B. & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 42-47.
- Araújo, M.B. & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 743-753.
- Araújo, M.B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P.A., Valladares, F. & Chown, S.L. (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16, 1206-1219.
- Araújo, M.B. & Rozenfeld, A. (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37, 406-415.
- Armbrust, E.V. (2009). The life of diatoms in the world's oceans. *Nature*, 459, 185-192.
- Assmy, P., Smetacek, V., Montresor, M., Klaas, C., Henjes, J., Strass, V.H. *et al.* (2013). Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 20633-20638.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25, 1-1.
- Atkinson, A. (1998). Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 15, 289-311.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E. & Rothery, P. (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432, 100-103.
- Aumont, O. & Bopp, L. (2006). Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochemical Cycles*, 20.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J., Meyer-Reil, L. & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Estuaries*, 50.
- Azzurro, E., Moschella, P. & Maynou, F. (2011). Tracking signals of change in Mediterranean fish diversity based on local ecological knowledge. *PLoS ONE*, 6, e24885.
- Baker, D., Hartley, A., Butchart, S. & Willis, S. (2016). Choice of baseline climate data impacts projected species' responses to climate change. *Global Change Biology*.
- Balmaseda, M.A., Mogensén, K. & Weaver, A.T. (2013). Evaluation of the ECMWF ocean reanalysis system ORAS4. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 139, 1132-1161.
- Banase, K. (2013). Reflections about chance in my career, and on the top-down regulated world. *Annual Review of Marine Science*, 5, 1-19.
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C.H. & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 327-338.
- Barnett, A.J., Finlay, K. & Beisner, B.E. (2007). Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52, 796-813.
- Barton, A.D., Pershing, A.J., Litchman, E., Record, N.R., Edwards, K.F., Finkel, Z.V. *et al.* (2013). The biogeography of marine plankton traits. *Ecology Letters*, 16, 522-534.
- Barton, A.D., Irwin, A.J., Finkel, Z.V. & Stock, C.A. (2016). Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 2964-2969.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T. *et al.* (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222, 1810-1819.

- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134-143.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012). *betapart*: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808-812.
- Bateman, B.L., VanDerWal, J., Williams, S.E. & Johnson, C.N. (2012). Biotic interactions influence the projected distribution of a specialist mammal under climate change. *Diversity and Distributions*, 18, 861-872.
- Bates, A.E., McKelvie, C.M., Sorte, C.J., Morley, S.A., Jones, N.A., Mondon, J.A. *et al.* (2013). Geographical range, heat tolerance and invasion success in aquatic species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280, 20131958.
- Beaugrand, G., Ibañez, F., Lindley, J.A. & Reid, P.C. (2002). Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography. *Marine Ecology Progress Series*, 232.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S. & Reid, P.C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426, 661-664.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. & Ibanez, F. (2008). Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters*, 11, 1157-1168.
- Beaugrand, G., Edwards, M. & Legendre, L. (2010). Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 10120-10124.
- Beaugrand, G. & Kirby, R.R. (2010). Climate, plankton and cod. *Global Change Biology*, 16, 1268-1280.
- Beaugrand, G., Lenoir, S., Ibañez, F. & Manté, C. (2011). A new model to assess the probability of occurrence of a species based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series*, 424, 175-190.
- Beaugrand, G., Rombouts, I. & Kirby, R.R. (2012). Towards an understanding of the pattern of biodiversity in the oceans. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 440-449.
- Beaugrand, G., Mackas, D. & Goberville, E. (2013). Applying the concept of the ecological niche and a macroecological approach to understand how climate influences zooplankton: advantages, assumptions, limitations and requirements. *Progress in Oceanography*, 111, 75-90.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Raybaud, V., Goberville, E. & Kirby, R.R. (2015). Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes. *Nature Climate Change*, 5, 695-701.
- Beaumont, L.J., Hughes, L. & Pitman, A. (2008). Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters*, 11, 1135-1146.
- Behrenfeld, M.J., Boss, E., Siegel, D.A. & Shea, D.M. (2005). Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Global Biogeochemical Cycles*, 19.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365-377.
- Belmonte, G. & Potenza, D. (2001). Biogeography of the family Acartiidae (Calanoida) in the Ponto-Mediterranean Province. *Hydrobiologia*, 453-454, 171-176.
- Benedetti, F., Gasparini, S. & Ayata, S.-D. (2016). Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research*, 38, 159-166.



- Ben Rais Lasram, F. & Mouillot, D. (2009). Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biological Invasions*, 11, 697-711.
- Ben Rais Lasram, F., Guilhaumon, F., Albouy, C., Somot, S., Thuiller, W. & Mouillot, D. (2010). The Mediterranean Sea as a "cul de sac" for endemic fishes facing climate change. *Global Change Biology*, 16, 3233-3245.
- Bentlage, B., Peterson, A.T., Barve, N. & Cartwright, P. (2013). Plumbing the depths: extending ecological niche modelling and species distribution modelling in three dimensions. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 952-961.
- Berline, L., Siokou-Frangou, I., Marasović, I., Vidjak, O., Fernández de Puelles, M.L., Mazzocchi, M.G. *et al.* (2012). Intercomparison of six Mediterranean zooplankton time series. *Progress in Oceanography*, 97, 76-91.
- Béthoux, J., Gentili, B., Raunet, J. & Tailliez, D. (1990). Warming trend in the western Mediterranean deep water. *Nature* 347, 660 - 662, doi:10.1038/347660a0.
- Béthoux, J.P. & Gentili, B. (1999). Functioning of the Mediterranean Sea: past and present changes related to freshwater input and climate changes. *Journal of Marine Systems*, 20, 33-47.
- Beuvier, J., Sevault, F., Herrmann, M., Kontoyiannis, H., Ludwig, W., Rixen, M. *et al.* (2010). Modeling the Mediterranean Sea interannual variability during 1961-2000: focus on the Eastern Mediterranean transient. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C8).
- Bianchi, C.N. & Morri, C. (2000). Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Marine Pollution Bulletin*, 40, 367-376.
- Bianchi, C.N. (2007). Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea. In: *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats* (Eds. Relini, G & Ryland, J). Springer Netherlands, pp. 7-21.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.
- Bograd, S.J., Checkley, D.A. & Wooster, W.S. (2003). CalCOFI: A half century of physical, chemical, and biological research in the California Current System. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50, 2349-2353.
- Bonnet, D., Richardson, A., Harris, R., Hirst, A., Beaugrand, G., Edwards, M. *et al.* (2005). An overview of *Calanus helgolandicus* ecology in European waters. *Progress in Oceanography*, 65, 1-53.
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S. & Gehlen, M. (2005). Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophysical Research Letters*, 32.
- Bopp, L., Resplandy, L., Orr, J.C., Doney, S.C., Dunne, J.P., Gehlen, M. *et al.* (2013). Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21<sup>st</sup> century: projections with CMIP5 models. *Biogeosciences*, 10, 6225-6245.
- Borme, D., Tirelli, V. & Palomera, I. (2013). Feeding habits of European pilchard late larvae in a nursery area in the Adriatic Sea. *Journal of Sea Research*, 78, 8-17.
- Bosc, E., Bricaud, A. & Antoine, D. (2004). Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 18, n/a-n/a.
- Boulangeat, I., Gravel, D. & Thuiller, W. (2012). Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters*, 15, 584-593.
- Boxshall, G.A. & Halsey, S.H. (2004). *An introduction to copepod diversity*. Ray Society.

- Bradford-Grieve, J.M. (2002). Colonization of the pelagic realm by calanoid copepods. *Hydrobiologia*, 485, 223-244.
- Brewer, M.J., O'Hara, R.B., Anderson, B.J. & Ohlemüller, R. (2016). Plateau: a new method for ecologically plausible climate envelopes for species distribution modelling. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Bron, J.E., Frisch, D., Goetze, E., Johnson, S.C., Lee, C.E. & Wyngaard, G.A. (2011). Observing copepods through a genomic lens. *Frontiers in Zoology*, 8, 1.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araùjo, M.B. & Hirzel, A.H. (2004). Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27, 437-448.
- Brotons, L. (2014). Species Distribution Models and Impact Factor Growth in Environmental Journals: Methodological Fashion or the Attraction of Global Change Science. *PLoS ONE*, 9.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Brugnano, C., Granata, A., Guglielmo, L. & Zagami, G. (2012). Spring diel vertical distribution of copepod abundances and diversity in the open Central Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Journal of Marine Systems*, 105, 207-220.
- Brun, P., Vogt, M., Payne, M.R., Gruber, N., O'Brien, C.J., Buitenhuis, E.T. *et al.* (2015). Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa. *Limnology and Oceanography*, 60, 1020-1038.
- Brun, P., Kiørboe, T., Licandro, P. & Payne, M.R. (2016a). The predictive skill of species distribution models for plankton in a changing climate. *Global Change Biology*, n/a-n/a.
- Brun, P., Payne, M.R. & Kiørboe, T. (2016b). A trait database for marine copepods. *Earth System Science Data*, 2016, 1-33.
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S. & Grenouillet, G. (2010). Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*, 16, 1145-1157.
- Buitenhuis, E., Le Quéré, C., Aumont, O., Beaugrand, G., Bunker, A., Hirst, A. *et al.* (2006). Biogeochemical fluxes through mesozooplankton. *Global Biogeochemical Cycles*, 20.
- Buitenhuis, E., Vogt, M., Moriarty, R., Bednarsek, N., Doney, S., Leblanc, K. *et al.* (2013). MAREDAT: towards a world atlas of MARine Ecosystem DATA. *Earth System Science Data*, 5, 227-239.
- Bunker, A. & Hirst, A. (2004). Fecundity of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature and body weight. *Marine Ecology Progress Series*, 279, 161-181.
- Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Richardson, A.J., Molinos, J.G., Hoffmann, A., Buckley, L.B. *et al.* (2014). Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, 507, 492-495.
- Busby, J.R. (1991). BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly* (Australia).
- Cadotte, M.W., Cardinale, B.J. & Oakley, T.H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 17012-17017.
- Calbet, A. & Landry, M.R. (1999). Mesozooplankton influences on the microbial food web: direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. *Limnology and Oceanography*, 44, 1370-1380.
- Calbet, A. (2001). Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 46, 1824-1830.

- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P. *et al.* (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.
- Canadell, J.G., Le Quéré, C., Raupach, M.R., Field, C.B., Buitenhuis, E.T., Ciais, P. *et al.* (2007). Contributions to accelerating atmospheric CO<sub>2</sub> growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 18866-18870.
- Castellani, C., Irigoien, X., Harris, R.P. & Lampitt, R.S. (2005). Feeding and egg production of *Oithona similis* in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 288, 173-182.
- Castellani, C., Licandro, P., Fileman, E., di Capua, I. & Mazzocchi, M.G. (2015). *Oithona similis* likes it cool: evidence from two long-term time series. *Journal of Plankton Research*, fbv104.
- Catalán, I.A., Tejedor, A., Alemany, F. & Reglero, P. (2011). Trophic ecology of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae. *Journal of Fish Biology*, 78, 1545-1560.
- Cepeda, G.D., Sabatini, M.E., Scioscia, C.L., Ramírez, F.C. & Viñas, M.D. (2016). On the uncertainty beneath the name *Oithona similis* Claus, 1866 (Copepoda, Cyclopoida). *ZooKeys*, 1.
- Cermeño, P. & Falkowski, P.G. (2009). Controls on diatom biogeography in the ocean. *Science*, 325, 1539-1541.
- Champalbert, G. (1996). Characteristics of zooplankton standing stock and communities in the western Mediterranean Sea: relations to hydrology. *Scientia Marina*, 60, 97-113.
- Chefaoui, R.M. & Lobo, J.M. (2008). Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*, 210, 478-486.
- Cheung, W.W., Lam, V.W., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D. *et al.* (2010). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*, 16, 24-35.
- Cheung, W.W., Sarmiento, J.L., Dunne, J., Frölicher, T.L., Lam, V.W., Palomares, M.D. *et al.* (2013). Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 3, 254-258.
- Chust, G., Castellani, C., Licandro, P., Ibaibarriaga, L., Sagarminaga, Y. & Irigoien, X. (2014). Are *Calanus* spp. shifting poleward in the North Atlantic? A habitat modelling approach. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 71, 241-253.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J. *et al.* (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE*, 5, e11842.
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V. *et al.* (2012). The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 465-480.
- Coll, M., Carreras, M., Ciércoles, C., Cornax, M.-J., Gorelli, G., Morote, E. *et al.* (2014). Assessing Fishing and Marine Biodiversity Changes Using Fishers' Perceptions: The Spanish Mediterranean and Gulf of Cadiz Case Study. *PLoS ONE*, 9, e85670.
- Colwell, R.K. & Rangel, T.F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19651-19658.
- Coma, R., Ribes, M., Serrano, E., Jiménez, E., Salat, J. & Pascual, J. (2009). Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 6176-6181.
- Conover, R. (1988). Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia*, 167, 127-142.

- Conversi, A., Peluso, T. & Fonda-Umani, S. (2009). Gulf of Trieste: A changing ecosystem. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978-2012), 114.
- Costalago, D., Palomera, I. & Tirelli, V. (2014). Seasonal comparison of the diets of juvenile European anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardina pilchardus* in the Gulf of Lions. *Journal of Sea Research*, 89, 64-72.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Faber, S., Grasso, M., Hannon, B. *et al.* (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital.
- Curry, R., Dickson, B. & Yashayaev, I. (2003). A change in the freshwater balance of the Atlantic Ocean over the past four decades. *Nature*, 426, 826-829.
- D'Ortenzio, F. & Ribera d'Alcala, M. (2009). On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. *Biogeosciences*, 6, 139-148.
- Dahms, H.-U. (1995). Dormancy in the Copepoda—an overview. *Hydrobiologia*, 306, 199-211.
- Dam, H.G. (2013). Evolutionary Adaptation of Marine Zooplankton to Global Change. *Annual Review of Marine Science*, 5, 349-370.
- Danovaro, R., Dell'Anno, A. & Pusceddu, A. (2004). Biodiversity response to climate change in a warm deep sea. *Ecology Letters*, 7, 821-828.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 12788-12793.
- de Boyer Montégut, C., Madec, G., Fischer, A.S., Lazar, A. & Iudicone, D. (2004). Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109.
- de Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J., Mahé, F., Logares, R. *et al.* (2015). Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science*, 348, 1261605, 1261601-1261611.
- Diaz-Almela, E., Marbà, N. & Duarte, C.M. (2007). Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering records. *Global Change Biology*, 13, 224-235.
- Diniz-Filho, J.A.F., Mauricio Bini, L., Fernando Rangel, T., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D. *et al.* (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32, 897-906.
- Di Poi, E., Blason, C., Corinaldesi, C., Danovaro, R., Malisana, E. & Fonda-Umani, S. (2013). Structure and interactions within the pelagic microbial food web (from viruses to microplankton) across environmental gradients in the Mediterranean Sea. *Global Biogeochemical Cycles*, 27, 1034-1045.
- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F.A. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 191-197.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A. *et al.* (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Marine Science*, 4.
- Dubois, C., Somot, S., Calmanti, S., Carillo, A., Déqué, M., Dell'Aquila, A. *et al.* (2012). Future projections of the surface heat and water budgets of the Mediterranean Sea in an ensemble of coupled atmosphere-ocean regional climate models. *Climate Dynamics*, 39, 1859-1884.
- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S.R. & Skjoldal, H.R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1029-1039.

- Edelist, D., Rilov, G., Golani, D., Carlton, J.T. & Spanier, E. (2013). Restructuring the Sea: profound shifts in the world's most invaded marine ecosystem. *Diversity and Distributions*, 19, 69-77.
- Edwards, M. & Richardson, A.J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881-884.
- Edwards, E.J., Still, C.J. & Donoghue, M.J. (2007). The relevance of phylogeny to studies of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 243-249.
- Edwards, K.F., Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2013). Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology Letters*, 16, 56-63.
- Elith, J., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. *et al.* (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677.
- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330-342.
- Elith, J. & Graham, C.H. (2009). Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32, 66-77.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & Yates, C.J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43-57.
- Elton, C.S. (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Engler, R., Guisan, A. & Rechsteiner, L. (2004). An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology*, 41, 263-274.
- Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61, 1-10.
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O. *et al.* (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *science*, 305, 354-360.
- Falkowski, P.G. & Oliver, M.J. (2007). Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Reviews Microbiology*, 5, 813-819.
- Fasham, M., Ducklow, H. & McKelvie, S. (1990). A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48, 591-639.
- Fernández de Puellas, M.L., Alemany, F. & Jansa, J. (2007). Zooplankton time-series in the Balearic Sea (Western Mediterranean): Variability during the decade 1994 to 2003. *Progress in Oceanography*, 74, 329-354.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281, 237-240.
- Finlay, B.J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061-1063.
- Fleminger, A. & Clutter, R.I. (1965). Avoidance of towed nets by zooplankton 1. *Limnology and Oceanography*, 10, 96-104.
- Fleminger, A. & Hulsemann, K. (1977). Geographical range and taxonomic divergence in North Atlantic *Calanus* (*C. helgolandicus*, *C. finmarchicus* and *C. glacialis*). *Marine Biology*, 40, 233-248.

- Flynn, D.F., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I. & Naeem, S. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem–function relationships. *Ecology*, 92, 1573-1581.
- Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S. & Chisholm, S.W. (2007). Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science*, 315, 1843-1846.
- Follows, M.J. & Dutkiewicz, S. (2011). Modeling diverse communities of marine microbes. *Annual Review of Marine Science*, 3, 427-451.
- Frangoulis, C., Christou, E. & Hecq, J. (2004). Comparison of marine copepod outfluxes: Nature, rate, fate and role in the carbon and nitrogen cycles. *Advances in marine biology*, 47, 253-309.
- Franklin, J. (2009). Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.
- Friedman, J.H. (2001). Greedy function approximation: a gradient boosting machine. *Annals of statistics*, 1189-1232.
- Gallienne, C. & Robins, D. (2001). Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, 23, 1421-1432.
- Garcia, R.A., Burgess, N.D., Cabeza, M., Rahbek, C. & Araújo, M.B. (2012). Exploring consensus in 21<sup>st</sup> century projections of climatically suitable areas for African vertebrates. *Global Change Biology*, 18, 1253-1269.
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M. *et al.* (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15, 1090-1103.
- Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P.B., Cunha, M.E., Chícharo, M.A. & van der Lingen, C.D. (2008). Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Marine Ecology Progress Series*, 354, 245-256.
- Gaston, K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W., Howes, E., Joos, F. *et al.* (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions scenarios. *Science*, 349, aac4722.
- Giorgi, F. (2006). Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*, 33, L08707.
- Gitay, H. & Noble, I. (1997). What are functional types and how should we seek them? In '*Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*'. (Eds TM Smith, HH Shugart, FI Woodward) pp. 3–19. Cambridge University Press: Cambridge, UK.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Hautekète, N.C., Piquot, Y. & Luczak, C. (2015). Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. *Ecology and Evolution*, 5, 1100-1116.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 427-433.
- Gualdi, S., Somot, S., Li, L., Artale, V., Adani, M., Bellucci, A. *et al.* (2013). The CIRCE simulations: regional climate change projections with realistic representation of the Mediterranean Sea. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 94, 65-81.
- Guidi, L., Chaffron, S., Bittner, L., Eveillard, D., Larhlimi, A., Roux, S. *et al.* (2016). Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*, 532, 465-470.
- Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J.J. & Elith, J. (2014). Maxent is not a presence–absence method: a comment on Thibaud *et al.* *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1192-1197.

- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, 135, 147-186.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Guttman, L. (1954). Some necessary conditions for common-factor analysis. *Psychometrika*, 19, 149-161.
- Halvorsen, R., Mazzoni, S., Bryn, A. & Bakkestuen, V. (2015). Opportunities for improved distribution modelling practice via a strict maximum likelihood interpretation of MaxEnt. *Ecography*, 38, 172-183.
- Hansen, B., Bjornsen, P.K. & Hansen, P.J. (1994). The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, 39, 395-403.
- Hansen, A.N. & Visser, A.W. (2016). Carbon export by vertically migrating zooplankton: an optimal behavior model. *Limnology and Oceanography*.
- Harris, R. (2010). The L4 time-series: the first 20 years. *Journal of Plankton Research*, 32, 577-583.
- Harris, R.M.B., Grose, M.R., Lee, G., Bindoff, N.L., Porfiro, L.L. & Fox-Hughes, P. (2014). Climate projections for ecologists. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 5, 621-637.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990). *Generalized additive models*. CRC Press.
- Hattab, T., Lasram, F.B.R., Albouy, C., Sammari, C., Romdhane, M.S., Cury, P. *et al.* (2013). The Use of a Predictive Habitat Model and a Fuzzy Logic Approach for Marine Management and Planning. *PLoS ONE*, 8, e76430.
- Hattab, T., Albouy, C., Lasram, F.B.R., Somot, S., Loc'h, L. & Leprieux, F. (2014). Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1417-1429.
- Hays, G.C., Richardson, A.J. & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 337-344.
- Heath, M. & Lough, R. (2007). A synthesis of large-scale patterns in the planktonic prey of larval and juvenile cod (*Gadus morhua*). *Fisheries Oceanography*, 16, 169-185.
- Hébert, M.P., Beisner, B.E. & Maranger, R. (2016). A compilation of quantitative functional traits for marine and freshwater crustacean zooplankton. *Ecology*.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araújo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W. & Sykes, M.T. (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30, 751-777.
- Heinänen, S., Erola, J. & von Numers, M. (2012). High resolution species distribution models of two nesting water bird species: a study of transferability and predictive performance. *Landscape Ecology*, 27, 545-555.
- Helaouët, P. & Beaugrand, G. (2007). Macroecology of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Marine Ecology Progress Series*, 345, 147-165.
- Helaouët, P. & Beaugrand, G. (2009). Physiology, ecological niches and species distribution. *Ecosystems*, 12, 1235-1245.
- Hengl, T., Sierdsema, H., Radović, A. & Dilo, A. (2009). Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging. *Ecological Modelling*, 220, 3499-3511.

- Henschke, N., Everett, J.D., Baird, M.E., Taylor, M.D. & Suthers, I.M. (2011). Distribution of life history stages of the salp *Thalia democratica* in shelf waters during a spring bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 430, 49-62.
- Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Planktons oder dex im Meere treibenden Materia an Pflanzen & Thieren. *5e Bericht Komm. Wiss. Unters. deutsch. Meere*, 108.
- Heron, A. (1973). A specialized predator-prey relationship between the copepod *Sapphirina angusta* and the pelagic tunicate *Thalia democratica*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 53, 429-435.
- Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L. & Albert, D.L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29, 773-785.
- Herrmann, M., Estournel, C., Adloff, F. & Diaz, F. (2014). Impact of climate change on the northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 5815-5836.
- Hijmans, R.J. & Graham, C.H. (2006). The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12, 2272-2281.
- Hijmans, R.J. (2012). Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology*, 93, 679-688.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. & Elith, J. (2013). *dismo*: Species distribution modeling. R package version 0.8-17.
- Hinder, S.L., Gravenor, M.B., Edwards, M., Ostle, C., Bodger, O.G., Lee, P.L. *et al.* (2014). Multi-decadal range changes vs. thermal adaptation for north east Atlantic oceanic copepods in the face of climate change. *Global Change Biology*, 20, 140-146.
- Hirst, A., Shearer, M. & Williams, J. (1999). Annual pattern of calanoid copepod abundance, prosome length and minor role in pelagic carbon flux in the Solent, UK. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 133-146.
- Hirst, A. & Kiørboe, T. (2002). Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 230, 195-209.
- Hirzel, A., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83, 2027-2036.
- Hoegh-Guldberg, O. & Bruno, J.F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328, 1523-1528.
- Hoffmann, A.A. & Sgrò, C.M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479-485.
- Hood, R.R., Laws, E.A., Armstrong, R.A., Bates, N.R., Brown, C.W., Carlson, C.A. *et al.* (2006). Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53, 459-512.
- Hooff, R.C. & Peterson, W.T. (2006). Copepod biodiversity as an indicator of changes in ocean and climate conditions of the northern California current ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 51, 2607-2620.
- Horne, C.R., Hirst, A.G., Atkinson, D., Neves, A. & Kiørboe, T. (2016). A global synthesis of seasonal temperature-size responses in copepods. *Global Ecology and Biogeography*.
- Humes, A.G. (1994). How many copepods? *Hydrobiologia*, 292, 1-7.



- Husson, F., Lê, S. & Pagès, J. (2010). Exploratory multivariate analysis by example using R. CRC press.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95, 137-145.
- IPCC (2013). IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Irigoin, X., Huisman, J. & Harris, R.P. (2004). Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*, 429, 863-867.
- Irwin, A.J., Nelles, A.M. & Finkel, Z.V. (2012). Phytoplankton niches estimated from field data. *Limnology and Oceanography*, 57, 787.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M. & Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14, 885-890.
- Jónasdóttir, S.H., Visser, A.W., Richardson, K. & Heath, M.R. (2015). Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep North Atlantic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 12122-12126.
- Jönsson, B.F. & Watson, J.R. (2016). The timescales of global surface-ocean connectivity. *Nature Communications*, 7.
- Karl, D.M. & Lukas, R. (1996). The Hawaii Ocean Time-series (HOT) program: Background, rationale and field implementation. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 43, 129-156.
- Karsenti, E., Acinas, S.G., Bork, P., Bowler, C., De Vargas, C., Raes, J. *et al.* (2011). A holistic approach to marine eco-systems biology. *PLoS Biology*, 9.
- Kearney, M. & Porter, W.P. (2004). Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85, 3119-3131.
- Kearney, M. & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12, 334-350.
- Kjørboe, T. & Sabatini, M. (1994). Reproductive and life cycle strategies in egg-carrying cyclopoid and free-spawning calanoid copepods. *Journal of Plankton Research*, 16, 1353-1366.
- Kjørboe, T. (2000). Colonization of marine snow aggregates by invertebrate zooplankton: Abundance, scaling, and possible role. *Limnology and Oceanography*, 45, 479-484.
- Kjørboe, T. (2011a). How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews*, 86, 311-339.
- Kjørboe, T. (2011b). What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research*, 33, 677-685.
- Kjørboe, T. & Hirst, A.G. (2014). Shifts in mass scaling of respiration, feeding, and growth rates across life-form transitions in marine pelagic organisms. *The American Naturalist*, 183, E118-E130.
- Kjørboe, T., Ceballos, S. & Thygesen, U.H. (2015). Interrelations between senescence, life-history traits, and behavior in planktonic copepods. *Ecology*, 96, 2225-2235.
- Kirby, R.R. & Beaugrand, G. (2009). Trophic amplification of climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 4095-4103.

- Kishi, M.J., Kashiwai, M., Ware, D.M., Megrey, B.A., Eslinger, D.L., Werner, F.E. *et al.* (2007). NEMURO—a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecological Modelling*, 202, 12-25.
- Knutti, R. & Sedláček, J. (2013). Robustness and uncertainties in the new CMIP5 climate model projections. *Nature Climate Change*, 3, 369-373.
- Kruskal, W.H. & Wallis, W.A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association*, 47, 583-621.
- Landry, M., Lehner-Fournier, J. & Fagerness, V. (1985). Predatory feeding behavior of the marine cyclopoid copepod *Corycaeus anglicus*. *Marine Biology*, 85, 163-169.
- Langille, M.G., Zaneveld, J., Caporaso, J.G., McDonald, D., Knights, D., Reyes, J.A. *et al.* (2013). Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. *Nature Biotechnology*, 31, 814-821.
- Lascaratos, A., Roether, W., Nittis, K. & Klein, B. (1999). Recent changes in deep water formation and spreading in the eastern Mediterranean Sea: a review. *Progress in Oceanography*, 44, 5-36.
- Laufkötter, C., Vogt, M., Gruber, N., Aita-Noguchi, M., Aumont, O., Bopp, L. *et al.* (2015). Drivers and uncertainties of future global marine primary production in marine ecosystem models. *Biogeosciences*, 12, 6955-6984.
- Laufkötter, C., Vogt, M., Gruber, N., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C. *et al.* (2016). Projected decreases in future marine export production: the role of the carbon flux through the upper ocean ecosystem. *Biogeosciences*, 13, 4023-4047.
- Lavigne, H., D'Ortenzio, F., Migon, C., Claustre, H., Testor, P., d'Alcalà, M.R. *et al.* (2013). Enhancing the comprehension of mixed layer depth control on the Mediterranean phytoplankton phenology. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118, 3416-3430.
- Lazzari, P., Mattia, G., Solidoro, C., Salon, S., Crise, A., Zavatarelli, M. *et al.* (2014). The impacts of climate change and environmental management policies on the trophic regimes in the Mediterranean Sea: Scenario analyses. *Journal of Marine Systems*, 135, 137-149.
- Lee-Yaw, J.A., Kharouba, H.M., Bontrager, M., Mahony, C., Csörgő, A.M., Noreen, A.M. *et al.* (2016). A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. *Ecology Letters*, 19, 710-722.
- Lefort, S., Aumont, O., Bopp, L., Arsouze, T., Gehlen, M. & Maury, O. (2015). Spatial and body-size dependent response of marine pelagic communities to projected global climate change. *Global Change Biology*, 21, 154-164.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Lejeusne, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.F. & Pérez, T. (2010). Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 250-260.
- Le Quéré, C., Harrison, S.P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E.T., Aumont, O., Bopp, L. *et al.* (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11, 2016-2040.
- Le Quéré, C., Buitenhuis, E.T., Moriarty, R., Alvain, S., Aumont, O., Bopp, L. *et al.* (2016). Role of zooplankton dynamics for Southern Ocean phytoplankton biomass and global biogeochemical cycles. *Biogeosciences*, 13, 4111-4133.
- Levitus, S., Antonov, J., Baranova, O., Boyer, T., Coleman, C., Garcia, H. *et al.* (2013). The World Ocean Database. *Data Science Journal*, 12, WDS229-WDS234.

- Lewandowska, A.M., Boyce, D.G., Hofmann, M., Matthiessen, B., Sommer, U. & Worm, B. (2014). Effects of sea surface warming on marine plankton. *Ecology Letters*, 17, 614-623.
- Licandro, P. & Icardi, P. (2009). Basin scale distribution of zooplankton in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean) in late autumn. *Hydrobiologia*, 617, 17-40.
- Lima-Mendez, G., Faust, K., Henry, N., Decelle, J., Colin, S., Carcillo, F. *et al.* (2015). Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science*, 348, 1262073.
- Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 615-639.
- Litchman, E., Ohman, M.D. & Kjørboe, T. (2013). Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35, 473-484.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145-151.
- Locarnini, R., Mishonov, A., Antonov, J., Boyer, T., Garcia, H., Baranova, O. *et al.* (2013). World Ocean Atlas 2013. Vol. 1: Temperature. A. Mishonov, Technical Ed. NOAA Atlas NESDIS, 73, 40.
- Lombard, F., Labeyrie, L., Michel, E., Bopp, L., Cortijo, E., Retailleau, S. *et al.* (2011). Modelling planktic foraminifer growth and distribution using an ecophysiological multi-species approach. *Biogeosciences*, 8.
- Longhurst, A.R. (2007). *Ecological geography of the sea*. Academic Press.
- Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 49-60.
- Losos, J.B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995-1003.
- Lotze, H.K., Coll, M. & Dunne, J.A. (2010). Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems*, 14, 198-222.
- Mackas, D., Greve, W., Edwards, M., Chiba, S., Tadokoro, K., Eloire, D. *et al.* (2012). Changing zooplankton seasonality in a changing ocean: Comparing time series of zooplankton phenology. *Progress in Oceanography*, 97, 31-62.
- Madec, G. (2008). NEMO reference manual, ocean dynamic component: NEMO-OPA, Note du Pôle de modélisation, Institut Pierre Simon Laplace. Technical Report 27, Note du pôle de modélisation, Institut Pierre Simon Laplace, France.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 728-740.
- Marcott, S.A., Shakun, J.D., Clark, P.U. & Mix, A.C. (2013). A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. *Science*, 339, 1198-1201.
- Marty, J.-C., Chiavérini, J., Pizay, M.-D. & Avril, B. (2002). Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991, Åi1999). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49, 1965-1985.
- Marty, J. & Chiavérini, J. (2010). Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995-2007 and biogeochemical consequences. *Biogeosciences*, 7

- Mauchline, J. (1998). The biology of calanoid copepods. *Advances in Marine Biology*, 33.
- Mayot, N., D'Ortenzio, F., Ribera d'Alcalà, M., Lavigne, H. & Claustre, H. (2016). Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites. *Biogeosciences*, 13, 1901-1917.
- Mazzocchi, M. & d'Alcalà, M.R. (1995). Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 52, 679-691.
- Mazzocchi, M.G., Licandro, P., Dubroca, L., Di Capua, I. & Saggiomo, V. (2011). Zooplankton associations in a Mediterranean long-term time-series. *Journal of Plankton Research*, 33, 1163-1181.
- Mazzocchi, M., Siokou, I., Tirelli, V., Bandelj, V., de Puellès, M.F., Örek, Y.A. *et al.* (2014). Regional and seasonal characteristics of epipelagic mesozooplankton in the Mediterranean Sea based on an artificial neural network analysis. *Journal of Marine Systems*, 135, 64-80.
- McInerney, G.J. & Etienne, R.S. (2012). Ditch the niche—is the niche a useful concept in ecology or species distribution modelling? *Journal of Biogeography*, 39, 2096-2102.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- Menden-Deuer, S. & Kiørboe, T. (2016). Small bugs with a big impact: linking plankton ecology with ecosystem processes. *Journal of Plankton Research*.
- Merico, A., Bruggeman, J. & Wirtz, K. (2009). A trait-based approach for downscaling complexity in plankton ecosystem models. *Ecological Modelling*, 220, 3001-3010.
- Merow, C., Smith, M.J., Edwards, T.C., Guisan, A., McMahon, S.M., Normand, S. *et al.* (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37, 1267-1281.
- Meynard, C.N., Migeon, A. & Navajas, M. (2013). Uncertainties in predicting species distributions under climate change: A case study using *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae), a widespread agricultural pest. *PloS ONE*, 8, e66445.
- Millot, C. (2005). Circulation in the Mediterranean Sea: evidences, debates and unanswered questions. *Scientia Marina*, 69, 5-21.
- Millot, C. & Taupier-Letage, I. (2005). Circulation in the Mediterranean sea. In: *The Mediterranean Sea*. Springer, pp. 29-66.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Burkholder, J.M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J.A. *et al.* (2014). The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences*, 11, 995-1005.
- Møller, E.F. (2005). Sloppy feeding in marine copepods: prey-size-dependent production of dissolved organic carbon. *Journal of Plankton Research*, 27, 27-35.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G. & Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology*, 9, e1001127.
- Moron, V. (2003). L'évolution séculaire des températures de surface de la mer Méditerranée (1856-2000). *Comptes Rendus Geoscience*, 335, 721-727.
- Morote, E., Olivar, M.P., Bozzano, A., Villate, F. & Uriarte, I. (2011). Feeding selectivity in larvae of the European hake (*Merluccius merluccius*) in relation to ontogeny and visual capabilities. *Marine Biology*, 158, 1349-1361.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N.W., Tomasini, J.A. & Mouillot, D. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, 117, 794-800.

- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W. & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167-177.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J.E., Bender, M. *et al.* (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 13757-13762.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K. *et al.* (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 743-756.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Naimi, B. & Araújo, M.B. (2016). *sdm*: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 39, 368-375.
- Nishibe, Y., Kobari, T. & Ota, T. (2010). Feeding by the cyclopoid copepod *Oithona similis* on the microplankton assemblage in the Oyashio region during spring. *Plankton and Benthos Research*, 5, 74-78.
- Nishibe, Y., Takahashi, K., Ichikawa, T., Hidaka, K., Kurogi, H., Segawa, K. *et al.* (2015). Degradation of discarded appendicularian houses by oncaeid copepods. *Limnology and Oceanography*, 60, 967-976.
- Norris, R.D. (2000). Pelagic species diversity, biogeography, and evolution. *Paleobiology*, 26, 236-258.
- Nowaczyk, A., Carlotti, F., Thibault-Botha, D. & Pagano, M. (2011). Distribution of epipelagic metazooplankton across the Mediterranean Sea during the summer BOUM cruise. *Biogeosciences*, 8, 2159-2177.
- Nykjaer, L. (2009). Mediterranean Sea surface warming 1985-2006. *Climate Research (Open Access for articles 4 years old and older)*, 39, 11.
- O'Brien, T. (2005). Copepod: A global plankton database. NOAA Technical Memorandum NMFS-F/SPO-73, 19.
- Ohman, M.D. (1990). The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecological Monographs*, 257-281.
- Ohman, M.D. & Romagnan, J.B. (2016). Nonlinear effects of body size and optical attenuation on Diel Vertical Migration by zooplankton. *Limnology and Oceanography*.
- Ohtsuka, S. & Onbé, T. (1989). Evidence of selective feeding on larvaceans by the pelagic copepod *Candacia bipinnata* (Calanoida: Candaciidae). *Journal of Plankton Research*, 11, 869-872.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. (2002). Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, 157, 119-129.
- Omori, M. & Hamner, W. (1982). Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems. *Marine Biology*, 72, 193-200.
- Owens, H.L., Bentley, A.C. & Peterson, A.T. (2012). Predicting suitable environments and potential occurrences for coelacanths (*Latimeria* spp.). *Biodiversity and Conservation*, 21, 577-587.
- Pace, N.R. (1997). A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 276, 734-740.
- Paffenhöfer, G.-A. (1993). On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). *Journal of Plankton Research*, 15, 37-55.
- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., Garcia, A. *et al.* (2007). Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Progress in Oceanography*, 74, 377-396.

- Palma, S. (1990). Ecologie alimentaire de *Cyclothone braueri* Jespersen et Taning, 1926 (Gonostomatidae) en mer Ligure, Méditerranée occidentale. *Journal of plankton research*, 12, 519-534.
- Papacostas, K.J. & Freestone, A.L. (2016). Latitudinal gradient in niche breadth of brachyuran crabs. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 207-217.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13, 1860-1872.
- Patten, B.C. (1968). Mathematical models of plankton production. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 53, 357-408.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361-371.
- Pearson, R.G., Thuiller, W., Araújo, M.B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C. *et al.* (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33, 1704-1711.
- Peijnenburg, K.T. & Goetze, E. (2013). High evolutionary potential of marine zooplankton. *Ecology and Evolution*, 3, 2765-2781.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P., Fernandez-Manjarrés, J.F. *et al.* (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21<sup>st</sup> century. *Science*, 330, 1496-1501.
- Pérès, J.-M. & Devèze, L. (1963). *Océanographie biologique et biologie marine: La vie pélagique*. Presses universitaires de France.
- Perkins, D.M., Bailey, R., Dossena, M., Gamfeldt, L., Reiss, J., Trimmer, M. *et al.* (2015). Higher biodiversity is required to sustain multiple ecosystem processes across temperature regimes. *Global Change Biology*, 21, 396-406.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308, 1912-1915.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Phillips, S.J., Dudik, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J. *et al.* (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19, 181-197.
- Pinkernell, S. & Beszteri, B. (2014). Potential effects of climate change on the distribution range of the main silicate sinker of the Southern Ocean. *Ecology and Evolution*, 4, 3147-3161.
- Pinsky, M.L., Worm, B., Fogarty, M.J., Sarmiento, J.L. & Levin, S.A. (2013). Marine taxa track local climate velocities. *Science*, 341, 1239-1242.
- Planton, S., Lionello, P., Vincenzo, A., Aznar, R., Carrillo, A., Colin, J. *et al.* (2012). The climate of the Mediterranean region in future climate projections. In: *The climate of the Mediterranean Region*. Elsevier, pp. 449-502.
- Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P.J. *et al.* (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3, 919-925.
- Polovina, J.J., Howell, E.A. & Abecassis, M. (2008). Ocean's least productive waters are expanding. *Geophysical Research Letters*, 35.

- Polovina, J.J., Dunne, J.P., Woodworth, P.A. & Howell, E.A. (2011). Projected expansion of the subtropical biome and contraction of the temperate and equatorial upwelling biomes in the North Pacific under global warming. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 68, 986-995.
- Pomerleau, C., Sastri, A.R. & Beisner, B.E. (2015). Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*, 37, 712-726.
- Pörtner, H. (2001). Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 88, 137-146.
- Pulliam, H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349-361.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Raitsos, D.E., Beaugrand, G., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Pancucci-Papadopoulou, A.M., Theocharis, A. *et al.* (2010). Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, 55, 1478.
- Ramondenc, S., Madeleine, G., Lombard, F., Santinelli, C., Stemmann, L., Gorsky, G. *et al.* (2016). An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea based on drifting sediment traps and the Underwater Vision Profiler data sets. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. et Desreumaux N., 2005-2016. - Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en> [Last accessed: October 03, 2016]
- Rembauville, M., Blain, S., Armand, L., Quéguiner, B. & Salter, I. (2015). Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 2: Importance of diatom resting spores and faecal pellets for export. *Biogeosciences*, 12, 3171-3195.
- Regier, J.C., Shultz, J.W. & Kambic, R.E. (2005). Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 395-401.
- Reygondeau, G. & Beaugrand, G. (2011). Water column stability and *Calanus finmarchicus*. *Journal of Plankton Research*, 33, 119-136.
- Reygondeau, G. & Beaugrand, G. (2011). Future climate-driven shifts in distribution of *Calanus finmarchicus*. *Global Change Biology*, 17, 756-766.
- Riandey, V., Champalbert, G., Carlotti, F., Taupier-Letage, I. & Thibault-Botha, D. (2005). Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52, 2029-2048.
- Richardson, A.J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 65, 279-295.
- Ridgeway, G. (1999). The state of boosting. *Computing Science and Statistics*, 172-181.
- Riedl, R. (1980). Marine Ecology—A Century of Changes. *Marine Ecology*, 1, 3-46.
- Riley, G.A. (1965). A mathematical model of regional variations in plankton. *Limnology and Oceanography*, 10, R202-R215.
- Rivero-Calle, S., Gnanadesikan, A., Del Castillo, C.E., Balch, W.M. & Guikema, S.D. (2015). Multidecadal increase in North Atlantic coccolithophores and the potential role of rising CO<sub>2</sub>. *Science*, 350, 1533-1537.

- Rixen, M., Beckers, J.-M., Levitus, S., Antonov, J., Boyer, T., Maillard, C. *et al.* (2005). The Western Mediterranean deep water: a proxy for climate change. *Geophysical Research Letters*, 32.
- Robinson, L., Elith, J., Hobday, A., Pearson, R., Kendall, B., Possingham, H. *et al.* (2011). Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 789-802.
- Rocchini, D., Hortal, J., Lengyel, S., Lobo, J.M., Jimenez-Valverde, A., Ricotta, C. *et al.* (2011). Accounting for uncertainty when mapping species distributions: the need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography*, 35, 211-226.
- Roe, H. (1974). Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community. *Marine Biology*, 28, 99-113.
- Romagnan, J.-B., Legendre, L., Guidi, L., Jamet, J.-L., Jamet, D., Mousseau, L. *et al.* (2015). Comprehensive Model of Annual Plankton Succession Based on the Whole-Plankton Time Series Approach. *PloS ONE*, 10, e0119219.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S. & Legendre, L. (2010). A multi-variate approach to large-scale variation in marine planktonic copepod diversity and its environmental correlates. *Limnology and Oceanography*, 55, 2219.
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156-162.
- Rothschild, B. & Osborn, T. (1988). Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research*, 10, 465-474.
- Roubicek, A., VanDerWal, J., Beaumont, L., Pitman, A., Wilson, P. & Hughes, L. (2010). Does the choice of climate baseline matter in ecological niche modelling? *Ecological Modelling*, 221, 2280-2286.
- Rutherford, S., D'Hondt, S. & Prell, W. (1999). Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature*, 400, 749-753.
- Sabatès, A., Martín, P., Lloret, J. & Raya, V. (2006). Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Global Change Biology*, 12, 2209-2219.
- Sabine, C.L., Feely, R.A., Gruber, N., Key, R.M., Lee, K., Bullister, J.L. *et al.* (2004). The oceanic sink for anthropogenic CO<sub>2</sub>. *Science*, 305, 367-371.
- Saiz, E. & Calbet, A. (1999). On the free-spawning reproductive behaviour of the copepod *Clausocalanus lividus* (Frost & Fleminger 1968). *Journal of Plankton Research*, 21, 599-602.
- Salat, J. & Pascual, J. (2006). Principales tendencias climatológicas en el Mediterráneo noroccidental, a partir de más de 30 años de observaciones oceanográficas y meteorológicas en la costa catalana.
- Sameoto, D., Wiebe, P., Runge, J., Postel, L., Dunn, J., Miller, C. *et al.* (2000). Collecting zooplankton. *ICES Zooplankton Methodology Manual*, 684.
- Sarmiento, J., Gruber, N., Brzezinski, M. & Dunne, J. (2004). High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature*, 427, 56-60.
- Sarmiento, J.L. & Gruber, N. (2006). *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton University Press, Princeton.
- Sarthou, G., Timmermans, K.R., Blain, S. & Tréguer, P. (2005). Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research*, 53, 25-42.



- Scotto di Carlo, B., Ianora, A., Fresi, E. & Hure, J. (1984). Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3000 m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *Journal of Plankton Research*, 6, 1031-1056.
- Segurado, P. & Araújo, M.B. (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31, 1555-1568.
- Sieburth, J.M., Smetacek, V. & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23, 1256-1263.
- Sillero, N. (2011). What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling*, 222, 1343-1346.
- Siokou-Frangou, I., Christou, E., Fragopoulou, N. & Mazzocchi, M. (1997). Mesozooplankton distribution from Sicily to Cyprus (Eastern Mediterranean). 2. Copepod assemblages. *Oceanologica Acta*, 20, 537-548.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M., Montrésor, M., d'Alcala, M.R., Vaqué, D. *et al.* (2010). Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences*, 7, 1543-1586.
- Soberón, J. & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19644-19650.
- Somot, S., Sevault, F. & Déqué, M. (2006). Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model. *Climate Dynamics*, 27, 851-879.
- Sorte, C.J., Williams, S.L. & Carlton, J.T. (2010). Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 303-316.
- Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A.M., Marushia, R.G. & Mirotchnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637-648.
- Steele, J.H. (1962). Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography*, 7, 137-150.
- Steele, J.H. (1991). Can ecological theory cross the land-sea boundary? *Journal of Theoretical Biology*, 153, 425-436.
- Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T., Bopp, L., Cadule, P., Cocco, V. *et al.* (2010). Projected 21<sup>st</sup> century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences*, 7.
- Steinberg, D.K., Silver, M.W., Pilskaln, C.H., Coale, S.L. & Paduan, J.B. (1994). Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. *Limnology and Oceanography*, 39, 1606-1620.
- Steinberg, D.K., Carlson, C.A., Bates, N.R., Johnson, R.J., Michaels, A.F. & Knap, A.H. (2001). Overview of the US JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS): a decade-scale look at ocean biology and biogeochemistry. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48, 1405-1447.
- Steinberg, D.K., Cope, J.S., Wilson, S.E. & Kobari, T. (2008). A comparison of mesopelagic mesozooplankton community structure in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55, 1615-1635.
- Stergiou, K.I. & Karpouzi, V.S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in fish biology and fisheries*, 11, 217-254.
- Stevens, G.C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 240-256.

- Stocker, T.F. (2015). The silent services of the world ocean. *Science*, 350, 764-765.
- Stuart-Smith, R.D., Edgar, G.J., Barrett, N.S., Kininmonth, S.J. & Bates, A.E. (2015). Thermal biases and vulnerability to warming in the world's marine fauna. *Nature*, 528, 88-92.
- Sunday, J.M., Bates, A.E. & Dulvy, N.K. (2011). Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1823-1830.
- Sunday, J.M., Bates, A.E. & Dulvy, N.K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2, 686-690.
- Suthers, I., Bowling, L., Kobayashi, T. & Rissik, D. (2009). Sampling methods for plankton. *Plankton: a guide to their ecology and monitoring for water quality*. CSIRO PUBLISHING, Australia, 73-114.
- Sverdrup, H. (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil*, 18, 287-295.
- Takahashi, K., Ichikawa, T., Saito, H., Kakehi, S., Sugimoto, Y., Hidaka, K. *et al.* (2013). Sapphirinid copepods as predators of doliolids: Their role in doliolid mortality and sinking flux. *Limnology and Oceanography*, 58, 1972-1984.
- Taylor, K.E., Stouffer, R.J. & Meehl, G.A. (2012). An overview of CMIP5 and the experiment design. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93, 485.
- The MerMex Group: Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D. *et al.* (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 91, 97-166.
- Thingstad, T.F., Strand, E. & Larsen, A. (2010). Stepwise building of plankton functional type (PFT) models: A feasible route to complex models? *Progress in Oceanography*, 84, 6-15.
- Thomas, M.K., Kremer, C.T., Klausmeier, C.A. & Litchman, E. (2012). A global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science*, 338, 1085-1088.
- Thuiller, W., Brotons, L., Araùjo, M.B. & Lavorel, S. (2004). Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, 27, 165-172.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B. & Araújo, M.B. (2011). Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, 470, 531-534.
- Thuiller, W., Georges, D. & Engler, R. (2013). *biomod2*: Ensemble platform for species distribution modeling. R package version, 2, r560.
- Thuiller, W., Pollock, L.J., Gueguen, M. & Münkemüller, T. (2015). From species distributions to meta-communities. *Ecology letters*, 18, 1321-1328.
- Tittensor, D.P. & Worm, B. (2016). A neutral-metabolic theory of latitudinal biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 630-641.
- Touratier, F. & Goyet, C. (2011). Impact of the Eastern Mediterranean Transient on the distribution of anthropogenic CO<sub>2</sub> and first estimate of acidification for the Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58, 1-15.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S. & Cury, P. (2007). Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 75, 751-770.
- Turner, J.T. (2002). Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, 27, 57-102.

- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D. & Kadmon, R. (2007). A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions*, 13, 397-405.
- Turner, J.T. (2015). Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography*, 130, 205-248.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F. & De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 272-281.
- Uitz, J., Stramski, D., Gentili, B., D'Ortenzio, F. & Claustre, H. (2012). Estimates of phytoplankton class-specific and total primary production in the Mediterranean Sea from satellite ocean color observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 26, GB2024.
- Unal, E., Frost, B.W., Armbrust, V. & Kideys, A.E. (2006). Phylogeography of *Calanus helgolandicus* and the Black Sea copepod *Calanus euxinus*, with notes on *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53, 1961-1975.
- Urban, M., Bocedi, G., Hendry, A., Mihoub, J.-B., Pe'er, G., Singer, A. *et al.* (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, 353, aad8466.
- Van der Putten, W.H., Macel, M. & Visser, M.E. (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2025-2034.
- VanDerWal, J., Shoo, L.P., Graham, C. & Williams, S.E. (2009). Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: How far should you stray from what you know? *Ecological Modelling*, 220, 589-594.
- Vargas-Yáñez, M., Moya, F., Tel, E., García-Martínez, M.C., Guerber, E. & Bourgeon, M. (2009). Warming and salting in the western Mediterranean during the second half of the 20<sup>th</sup> century: inconsistencies, unknowns and the effect of data processing. *Scientia Marina*, 73, 7-28.
- Verity, P. & Smetacek, V. (1996). Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 130, 277-293.
- Villarino, E., Chust, G., Licandro, P., Butenschön, M., Ibaibarriaga, L., Kreus, M. *et al.* (2015). Modelling the future biogeography of North Atlantic zooplankton communities in response to climate change. *Marine Ecology Progress Series*, 531, 121-142.
- Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J. & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 13690-13696.
- Vives, F. (1978). Distribucion de la poblacion de copepodos en el Mediterraneo occidental. Resultados Expediciones Cientificas del Buque Oceanografico Cornide de Saavedra.
- Vives, F., Rodriguez, V. & Rodríguez, J. (1981). Sobre la presencia de *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda Calanoida) en el mar de Alboran. *Investigacion Pesquera*, 45, 337-343.
- Vogt, R.J., Peres-Neto, P.R. & Beisner, B.E. (2013). Using functional traits to investigate the determinants of crustacean zooplankton community structure. *Oikos*, 122, 1700-1709.
- Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Jahn, O. & Follows, M.J. (2012). A size-structured food-web model for the global ocean. *Limnology and Oceanography*, 57, 1877-1891.

- Wickham, H. (2009). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer New-York.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279-338.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213-251.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V. *et al.* (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310-1324.
- Williams, J.W. & Jackson, S.T. (2007). Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 475-482.
- Winder, M., Reuter, J.E. & Schladow, S.G. (2009). Lake warming favours small-sized planktonic diatom species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 427-435.
- Winter, M., Devictor, V. & Schweiger, O. (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 199-204.
- Wisz, M.S., Hijmans, R., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C. & Guisan, A. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14, 763-773.
- Woodd-Walker, R.S., Ward, P. & Clarke, A. (2002). Large-scale patterns in diversity and community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 236, 189-203.
- Worden, A.Z., Follows, M.J., Giovannoni, S.J., Wilken, S., Zimmerman, A.E. & Keeling, P.J. (2015). Rethinking the marine carbon cycle: Factoring in the multifarious lifestyles of microbes. *Science*, 347, 1257594.
- Yackulic, C.B., Chandler, R., Zipkin, E.F., Royle, J.A., Nichols, J.D., Campbell Grant, E.H. *et al.* (2013). Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences? *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 236-243.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S. *et al.* (2002). Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49, 1007-1025.
- Yen, J. (1987). Predation by a carnivorous marine copepod, *Euchaeta norvegica* Boeck, on eggs and larvae of the North Atlantic cod *Gadus morhua* L. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 112, 283-296.
- Youssara, F. & Gaudy, R. (2001). Variations of zooplankton in the frontal area of the Alboran sea (Mediterranean sea) in winter 1997. *Oceanologica acta*, 24, 361-376.
- Zweng, M., Reagan, J., Antonov, J., Locarnini, R., Mishonov, A., Boyer, T. *et al.* (2013). *World Ocean Atlas 2013. Vol. 2: Salinity*. NOAA Atlas NESDIS, 74, 39.

*“Suddenly the steering wheel was in my hands. I tried to put it back on, but it was too late. I was just wondering where I was going to end up.”*

Kimi Räikkönen

## ABSTRACT

One of the 21<sup>st</sup> century's greatest scientific and societal issues is to understand and predict the impact of anthropogenic climate change on the functioning of ecosystems on Earth. In the Ocean, all the organisms drifting along currents constitute one great ensemble, the plankton, which play a pivotal role in climate regulation, global biogeochemical cycles, and the dynamics of marine food webs. Multiple planktonic functional groups have been implemented in global mechanistic models to better constrain estimates of biogeochemical fluxes and the emergent properties of ecosystems. However, such groups do not resolve the tremendous taxonomic and functional diversity of the plankton yet, especially for the zooplankton, which are often represented by no more than one or two size classes. The zooplankton transfer energy from primary producers to higher trophic levels, while actively exporting organic matter from the surface to the deep ocean. In spite of its importance, the links between zooplanktonic richness, community structure, and marine ecosystem functioning are still poorly understood.

Over the last decade, there was an emergence of traits-based approaches, which integrate ecosystem functions within the description of community structure and thus enable us to make predictions of their responses to environmental variability. Therefore, traits-based approaches should allow us to better depict zooplankton functional groups, and subsequently project their distribution in time and space.

During this PhD project, we have studied the taxonomic and functional diversity of the major marine zooplanktonic groups, the copepods, specifically within a basin that hosts a unique Biodiversity, but is also very sensitive to anthropogenic forcing: the Mediterranean Sea. This work has aimed to: (i) define new zooplankton functional groups based on the functional traits of many marine copepod species; (ii) test whether said groups possess distinct environmental niches; and (iii) explore how climate change may modify the richness and the composition of Mediterranean copepod assemblages, and analyse how such changes may affect their functional diversity.

To achieve this, a new dataset of species functional traits was gathered from the literature and was used to identify copepod functional groups by exploiting multivariate statistical analyses. Then, a new dataset of species occurrences, at the global scale, was mined to model the environmental niches of 106 copepod species, thus highlighting the control of abiotic conditions on the distribution of species and their functional groups. Furthermore, multiple niche models were implemented to predict the evolution of the  $\alpha$  and  $\beta$  diversity of Mediterranean copepod species assemblages under different climate change scenarios. Simultaneously, the main uncertainty sources underlying such predictions were identified, and their relative contribution to variance was quantified. Finally, the results from this PhD were analysed, and discussed as a whole in order to provide a synoptic vision of the impact of climate change on copepod functional diversity in the Mediterranean, and the potential associated consequences regarding the functioning of pelagic ecosystems.

The different choices we made within the scope of this PhD lead to several research perspectives dedicated to studying: (i) the dynamics of functional diversity, and functional groups, at different spatial and temporal scales; (ii) zooplankton community structure and its functional biogeography at the global scale; as well as (iii) including the phylogenetic component of Biodiversity in plankton ecology research.

## RÉSUMÉ

Un enjeu scientifique et sociétal majeur du XXI<sup>ème</sup> siècle est de comprendre, et prédire, l'impact du changement climatique anthropique sur le fonctionnement des écosystèmes de la Terre. Dans les Océans, les organismes errant au gré des courants constituent un grand ensemble, le plancton, qui joue un rôle crucial dans la régulation du climat, les cycles biogéochimiques globaux et la dynamique des réseaux trophiques marins. Divers groupes fonctionnels planctoniques ont été incorporés dans les modèles mécanistiques globaux pour améliorer l'estimation des flux biogéochimiques, et l'évolution des propriétés émergentes des écosystèmes. Néanmoins, de tels groupes ne résolvent pas encore l'immense diversité taxinomique et fonctionnelle du plancton, et en particulier celles du zooplancton, qui n'est souvent représenté que par une ou deux classes de taille. Le zooplancton transfère l'énergie depuis les producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs, tout en participant activement à la pompe à carbone biologique. Malgré son importance, les liens entre sa richesse spécifique, la structure de ses communautés et le fonctionnement des écosystèmes marins sont encore trop peu connus.

La dernière décennie a vu émerger les approches basées sur les traits fonctionnels (« *traits-based approaches* »), qui intègrent les fonctions écosystémiques dans la structuration des communautés biologiques, et permettent de prédire leur réponse aux variations environnementales. Ainsi, les approches par traits devraient nous permettre d'approfondir la représentation des groupes fonctionnels du zooplancton, et de prévoir leur distribution dans l'espace et dans le temps.

Au cours de cette thèse, nous avons étudié la diversité taxinomique et fonctionnelle du groupe majeur du zooplancton marin, les copépodes, dans un bassin présentant une forte biodiversité mais, aussi, une forte sensibilité au changement climatique anthropique : la Mer Méditerranée. Le travail effectué vise à : (i) définir de nouveaux groupes fonctionnels du zooplancton à partir de traits fonctionnels spécifiques ; (ii) tester si ces groupes possèdent des niches environnementales distinctes ; et (iii) analyser comment le changement climatique pourra modifier la richesse et la composition des assemblages de copépodes en Mer Méditerranée, et si ces modifications auront un impact sur la diversité fonctionnelle.

Afin de réaliser ce travail, un nouveau jeu de données de traits fonctionnels a été implémenté depuis la littérature afin de définir des groupes fonctionnels pertinents grâce à des analyses statistiques multivariées. Puis, un nouveau jeu de données d'occurrences, à l'échelle globale, a été utilisé pour modéliser les niches environnementales d'une centaine d'espèces de copépodes. Ceci a permis de mettre en évidence le contrôle de conditions environnementales sur la distribution des espèces et de leur groupe fonctionnel. Puis, plusieurs modèles de niche ont été développés pour prédire l'évolution de la diversité  $\alpha$  et  $\beta$  des assemblages de copépodes de la Mer Méditerranée sous divers scénarii de changement climatique. Simultanément, les principales sources d'incertitudes liées à ces prédictions ont été identifiées et leur contribution relative à la variabilité a été quantifiée. Finalement, l'ensemble des résultats sont ré-analysés, et discutés, ensemble afin de fournir une vision synoptique de l'impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle des copépodes planctoniques marins en Mer Méditerranée, et les conséquences potentielles vis-à-vis du fonctionnement des écosystèmes pélagiques.

Les différents choix effectués au cours de ce travail ont conduit à des perspectives de recherche qui se proposent d'étudier : (i) la dynamique de la diversité (et des groupes) fonctionnelle à différentes échelles de temps et d'espace ; (ii) les communautés zooplanctoniques, et leur biogéographie fonctionnelle, à l'échelle globale ; ainsi que d'inclure (iii) la dimension phylogénétique de la Biodiversité pour étudier l'écologie du plancton.