

École Doctorale des Sciences de l'Environnement d'Ile de France
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche

Thèse

Présentée pour l'obtention du grade de DOCTEUR
DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

par

Simon Ramondenc

**Analyse des variations spatio-temporelles du
zooplancton gélatineux et son effet sur les flux de
matières à l'aide d'une approche combinant
expérimentation et écologie numérique**

Spécialité : Ecologie Marine

Soutenue le 24 Novembre 2017 devant un jury composé de :

Rapporteur	Dr. Delphine Thibault	(AMU)
Rapporteur	Dr. Juan-Carlos Molinero	(GEOMAR)
Examineur	Dr. Fabrice Not	(UPMC)
Examineur	Dr. Laurent Bopp	(LSCE)
Examineur	Dr. Damien Eveillard	(LS2N)
Directeur de thèse	Dr. Fabien Lombard	(UPMC)
Co-encadrant de thèse	Dr. Lionel Guidi	(UPMC)
Président du jury	Pr. Louis Legendre	(UPMC)



Thèse effectuée au sein du **Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer**

de l'Université Pierre et Marie Curie

181 chemin du Lazaret

06230 Villefranche-sur-Mer

France

Remerciements

En recherche, le travail est rarement le fruit d'une personne mais essentiellement celui d'un groupe. Il vient donc le moment de remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de cette thèse.

Je tiens en premier lieu à remercier les directeurs de l'Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer qui se sont succédés au cours de ma thèse : Gaby Gorsky, Rodolphe Lemée et Anne Corval. Je remercie également le directeur du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Antoine Sciandra, qui m'a accueilli et conseillé pendant ces 3 années fantastiques. Je souhaite aussi remercier les membres du jury de l'école doctorale 129 qui m'ont accordé leur confiance en m'octroyant le financement de cette thèse.

J'adresse mes très sincères remerciements aux membres du jury qui ont accepté de lire et de corriger ce manuscrit. Merci aux Drs. Delphine Thibault et Juan-Carlos Molinero d'avoir accepté de rapporter ce travail. Merci aux Drs. Fabrice Not, Damien Eveillard, Laurent Bopp d'en être les examinateurs. Et un grand merci au Pr. Louis Legendre d'avoir accepté de présider le jury de cette thèse.

Je remercie chaleureusement mes deux directeurs de thèse Fabien Lombard et Lionel Guidi. Merci pour votre patience et vos encouragements, j'espère que vous avez été fiers de travailler avec moi et d'avoir participé à l'élaboration de ce manuscrit.

Fabien, tu me connais depuis maintenant six ans et tu m'as fait confiance dès le début. Je t'en suis extrêmement reconnaissant. J'espère ne pas avoir été trop têtue (même si je sais que je l'ai été parfois) et que tu as apprécié travailler avec moi.

Lionel, selon moi ces quelques lignes ne suffiront pas pour te remercier de l'aide que tu m'as apportée. Tu as fait énormément pour que ma thèse se déroule dans de bonnes conditions et pour que je m'épanouisse scientifiquement. Merci pour la liberté et la confiance que tu m'as accordées pendant ces trois dernières années. J'ai été fier de travailler avec toi et j'espère que nous pourrons continuer à travailler ensemble à l'avenir.

À ce même titre, je suis également redevable à Lars Stemmann pour avoir suivi mon travail et m'avoir donné de précieux conseils au début de cette thèse et au travers des comités scientifiques.

La majeure partie des travaux qui sont présentés dans cette thèse sont également le résultat d'une collaboration scientifique venue de domaines divers et variés. En ce sens, je remercie Madeleine Goutx pour ta disponibilité et nos discussions qui ont contribué à l'élaboration de ma première publication scientifique. Je remercie chaleureusement Benoît Delahaye et

l'ensemble du laboratoire LS2N pour m'avoir accueilli quelques jours dans leurs locaux. Benoit, tu as toujours répondu présent pour m'aider et pour lancer des simulations afin de soulager ma conscience et diminuer mon anxiété, merci. Fred Gazeau, je te suis également reconnaissant pour ton optimisme et pour le précieux temps que tu m'as donné. Je remercie aussi Julie Poulain et Samuel Chaffron pour leurs conseils et leur travail préliminaire pouvant ouvrir à des perspectives de recherche intéressantes. Un grand merci à Xavier Durrieu de Madron pour ta gentillesse et le savoir que tu m'as apporté.

La recherche sans donnée est impossible. Je voudrais donc dire un grand merci à Marc Picheral, Thierry Blasco et Sophie Collet pour l'aide et le soutien qu'ils m'ont fournis dans la récolte et l'analyse des données scientifiques.

Je voudrais également remercier l'ensemble du corps enseignant de la station de Villefranche-sur-Mer qui m'a fait confiance pour assurer la mission de monitorat ces deux dernières années. À ce titre, je souhaite remercier le responsable des enseignements, Stéphane Gasparini, pour avoir écouté mes demandes et facilité l'organisation des plannings. Sakina, je te remercie beaucoup d'avoir pris la responsabilité d'être ma tutrice mais aussi pour ton soutien, tes conseils et la bonne humeur que tu m'as apportée durant cette thèse. Jean-Olivier, ton dévouement envers les étudiants et la science est devenu pour moi un exemple à suivre et je t'en suis très reconnaissant de m'avoir montré le chemin. Je souhaite aussi remercier l'ensemble des élèves du master OEM que j'ai eu l'occasion d'encadrer pour leur patience et leur motivation.

Au même titre, je voudrais également remercier chaleureusement les stagiaires avec qui j'ai pu collaborer : Serena, Thelma, Louis et Mathilde. D'ailleurs, Mathilde, je tiens une nouvelle fois à m'excuser pour le réveil à 4 heures du matin pour m'assurer du bon état de santé des méduses.

Je remercie également l'ensemble des personnes que j'ai eu la chance de rencontrer pendant les deux campagnes océanographiques de MOOSE grande échelle. Merci à toi Laurent, tu as été un excellent chef de mission et tu resteras un ami inconditionnel. Merci à Jennifer, Laura, Hervé, Stéphane, Vincent, Mathieu, Denis et Victor pour votre bonne humeur et vos connaissances. Je remercie également les marins de la station de Villefranche-sur-Mer, Julien et Pierre, ainsi que l'emblématique capitaine, Jean-Yves. Merci pour votre disponibilité et les nombreux coups de filet dans la rade nécessaires pour nourrir les méduses.

Je tiens maintenant à adresser des remerciements tout particuliers aux personnes qui ont partagé mon quotidien pendant cette thèse. Merci à tous mes amis de l'OOV qui m'ont permis de rigoler et de travailler dans des conditions formidables. La dream team italienne Fabrizio et Enzo qui m'ont fait découvrir Ivrea et sa bataille d'orange. Fabrizio, j'ai adoré partager ces nombreux moments de franche rigolade avec toi et mon front (pas le ligure)

ne t'oubliera pas. Merci à toi Enzo, le fin gastronome de saucisse sèche, j'espère que mon "Tchao Enzo" résonnera encore à la corderie. Merci à vous, Anouck et Raph' pour votre soutien et votre bonne humeur. Malheureusement, citer tous les gens et définir leur qualité m'est impossible, mais sachez que vous avez contribué grandement à l'aboutissement du manuscrit : Robin (en route mauvaise troupe), Julia (promis je couperai cette barbe), Grand Martin (roi des diatomées), François L. (BG2), Thomas J. (la coloc se souviendra des gens inoubliables que tu as pu apporter), Guillaume M. ("Le bellâtre"), Amanda ("tu allais rester là combien de temps ?"), Michelle, Christophe M., Laure M., Nathalie L., Emilie, Lucas, Christian S., Francis, Marc B., Sophie M., Coco, Amélie, Guy, Loan, Lolo, Regis, Guillaume, David L., Alain, Hubert, Gjhuvan, Clement, Sabine, Orens, Juju, Tristan H., Lidya K., Marc Bi., Anthony O., Gab', Marie, Alice, Margaux C., Ben, Anne-Sophie, Géraldine, Joao, Laetitia, Isabella, Sophie P., Téo S., Marin.

Je remercie chaleureusement Isabelle, Linda, Corinne et Anne de m'avoir accompagnées tout au long de ces trois années. Vos conseils et votre aide ont été très précieux. Isabelle, tu as été une formidable rencontre, tu m'as aidé et soutenu à chaque moment. Je resterai ton éternel supporter aux cartes et personne ne m'en empêchera.

Je remercie également Martine car outre les livres que tu gardes, ton savoir et nos discussions m'ont beaucoup enrichis.

Sur un bateau, les cuisiniers sont le centre névralgique de la bonne humeur et de la bonne ambiance. À l'observatoire c'est la même chose. Merci à toi Didier, tu es un cuisinier hors pair. Merci à toi Jocelyne pour ton sourire au quotidien et tes gestes d'attention qui remontent le moral. Et un grand merci à Thierry pour son énorme coeur et sa verve de tous les jours. Je ne vous oublierai pas.

Mes chers colocataires, je dois bien l'avouer je vous ai rendu la vie dure et j'en suis fier. Pour avoir supporté les batailles de polochons, les chansons du Sud-Ouest, les calembours et les cache-cache improvisés cela ne fait aucun doute vous êtes de vrais amis.

Merci à mes deux bretons préférés, Anaëlle et Léo, pour avoir soufflé un vent de maturité dans cette colocation qui en avait bien besoin à certains moments. Léo, même si tu supportes le stade toulousain, je tiens à te dire que rugbystiquement c'est léger.

Merci à toi mon petit Nicolas pour cette bonne vieille rigolade en Croatie, je suis sûr que la stalactite s'en souvient. J'ai beaucoup trop de souvenirs qui me viennent en tête là et il me faudrait plusieurs pages pour les raconter (l'exposé de Master 2, le tir de nerf, Ivrea, ...).

Merci à toi Laurent Fromery. Tu as été une incroyable rencontre que je suis loin d'oublier. Tu m'as toujours soutenu aussi bien pour mes blagues que pour la science. Tu es une personne imprévisible et fantastique, ne change surtout pas.

Fabio, je te connais depuis 6 ans maintenant et je voudrais te dire que tu es une personne extraordinaire. Je n'aurais jamais pu aller aussi loin dans cette thèse sans toi, je te dois beaucoup. Tu es devenu un ami, un confident et quelque part un frère. Je suis fier que nos chemins se soient croisés et je ferais tout pour que l'on reste unis.

Je remercie également l'ensemble de mes amis de la promotion OEM 2011-2013. Maïa et Quentin, toujours présents pour rigoler et mettre la bonne ambiance. Mamandine, je te remercie de m'avoir soutenu depuis 6 ans, tu as été un pilier dans la construction de mon avenir. Pablo, les moments passés ensemble à parler de notre région et à rigoler sont inoubliables, j'espère pouvoir recommencer cela rapidement. Merci à toi Martin, notre amitié s'est renforcée en haut du Mauna Loa et je suis loin de l'oublier. Un grand merci à vous Pierre, Margaux, Manon, Caroline, Aurélie, Virginie, Mathilde, David, Jorge.

Un grand merci à mes amis montpelliérains avec qui j'ai noué des liens indestructibles : Nina, Marion, Esther, Tom, Thomas et Loïc. Vous avez toujours été là pour moi et ne changez surtout pas. Je remercie mes bons vieux amis millavois : Daphna, Johanna, Gulçin, Helena, Clara, Agathe, Pauline, Téo, Julien, Thomas et Simon pour avoir manifesté votre soutien malgré la distance. Merci à toi Margaux pour me supporter et m'apporter beaucoup de bonheur.

Je terminerai ces remerciements par les personnes qui me sont le plus cher : ma famille. Je ne mesure jamais assez la chance de vous avoir à mes côtés. Merci à mes parents qui n'ont mis aucune limites pour la réalisation de mes projets. Je me rends compte que je me suis rarement adressé à vous par écrit mais sachez que vous êtes admirables, exemplaires et que je vous aime. Merci à mon frère, qui m'a supporté et soutenu depuis mon plus jeune âge. Indirectement, ce travail est aussi le tien et je voudrais te dire combien je suis fier de t'avoir dans ma vie. Merci aussi à mon neveu Téo et à Mumu pour leur encouragement et leur bonne humeur.

Je dédie cette thèse à ma grand-mère qui je l'espère appréciera et sera fière du travail que j'ai accompli. Tu as grandement participé à mon bien-être et à mon éducation. Si j'en suis là aujourd'hui, à écrire ces quelques lignes pour clôturer le manuscrit, c'est en grande partie grâce à toi.

Liste des articles publiés, soumis et en préparation pour des journaux à comité de relecture

Ramondenc, S., Madeleine, G., Lombard, F., Santinelli, C., Stemmann, L., Gorsky, G., & Guidi, L. (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*, 117, 107-119.

Ramondenc, S., Lombard F., Eveillard D., Guidi L., Delahaye B., Contribution of the jellyfish “*Pelagia noctiluca*” to the biological carbon pump in the Mediterranean Sea, Manuscript en préparation pour *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

Ramondenc S., Ferrieux M., Collet S., Lombard F., Improving the culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: scyphozoa) in a closed system, Manuscript en préparation.

Ramondenc S., Ferrieux M., Blasco T., Lombard F., Guidi L., Gazeau F., Trophic ecology of the jellyfish *Pelagia noctiluca* from gut contents, bulk and amino acids stable isotopes, Manuscript en préparation.

Ramondenc S., Faillettaz R., Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., Elineau, A., Stemmann, L., Gorsky, G., Lombard, F., Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass, Manuscript en préparation pour *JPR*.

Durrieu de Madron, X., **Ramondenc, S.**, Berline, L., Houpert, L., Bosse, A., Martini, S., ... & Kunesch, S. (2017). Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation by open-ocean convection. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(3), 2291-2318.

Caputi, L., Carradec, Q., Eveillard, D., Pelletier, E., Rocha Jimenez Vieira, F., Kirilovsky, A., Villar, E., ..., Poulain, J., **Ramondenc, S.** ..., Not, F., Wincker, P., Bowler, C., Iudicone, D., Community-level response to natural perturbations in open ocean planktonic ecosystems. *Nature* (under review)

Liste des communications

Ramondenc S., Guidi L., Lombard F., Durrieu de Madron X. Studying spatial variability in marine biogeochemistry with particle imaging during the DEWEX and MOOSE cruises (2015). *MerMex Workshop*. Luminy, *Poster*

Ramondenc S., Durrieu de Madron X., Houpert L., Berline L., Conan P., Martini S., Pujo-Pay M., Guidi L., Lefevre D., Tamburini C., Escoffier S. (2015) Studying spatial variability in marine biogeochemistry with particle imaging during the DEWEX and MOOSE cruises. *MerMex Workshop*. Marseille, *Poster*

Barbieux M., Scheurle C., Ardyna M., Harmel T., Ferraris M., Jessin T., Lacour L., Mayot N., Organelli E., Pasqueron de Fommervault O., Penkerch C., Poteau A., Uitz J., **Ramondenc S.**, Sauzede R., Vellucci V., Claustre H. (2016) Building an early career network through outreach projects: The mon ocean et moi example. *Ocean Sciences Meeting (OSM)*, New-Orleans, USA. *Poster*.

Ramondenc S., Lombard F., Eveillard D., Guidi L. (2017) Contribution of the jellyfish *Pelagia noctiluca* to carbon export in the Mediterranean Sea. The Association for the Sciences of Limnology and Oceanography (ASLO). Hawaii, USA. *Oral*.

Supervision et enseignements

Enseignements

Mission d'enseignements disciplinaire (2015/2016 et 2016/2017). 64 heures annuelles de Travaux Dirigés et/ou de Travaux Pratiques au niveau Master 1 et 2. UFR 939. *Université Pierre et Marie Curie*.

Stagiaires encadrés

Thelma Panaiotis (Mai-Juin 2015) Ecologie Trophique de la méduse *Pelagia noctiluca* et impact sur les flux de matière. *Stagiaire Licence, Ecole Normale Supérieure Cachan*.

Serena Busti (Mai-Août 2015) Trophic role of pelagia noctiluca (cnidaria, Scyphozoa) in the western mediterranean sea: Preliminary assessment of stable isotope signatures in jellyfish tissues. *Stagiaire Master 2 ERASMUS, Université de Salento (Italie)*.

Louis Terrats (Mai-Juin 2016) Analyse isotopique, une méthode pour retracer les liens trophiques du plancton gélatineux. *Stagiaire Master 1, Université Pierre et Marie Curie*.

Mathilde Ferrieux (Janvier-Juillet 2017) Ecologie trophique de *Pelagia noctiluca* : herbivore ou carnivore ? *Stagiaire Master 2, Université Pierre et Marie Curie*.

Outreach

Mon océan et moi (2015 à 2017) Intervention dans les classes de lycée, suivi à distance du travail des élèves et journée de restitution au laboratoire. *Projet Adopt Float, Villefranche-sur-Mer*. Dirigé par Caroline Schurle

MEDITES (2015 et 2016) Intervention dans les classes de collège. *Villefranche-sur-Mer*. Dirigé par Martina Ferraris.

Missions scientifiques

Campagnes océanographiques

Mediterranean Ocean Observing System for the Environment (MOOSE 2015 et 2016), Réseaux associant plateformes mobiles et autonomes pour agrandir et améliorer l'observation de la Méditerranée.

Ecole d'été

The Ramon Margalef Colloquia (2016), Microbes in a changing world : diversity and biogeochemistry. *Barcelone, Espagne*.

Table des matières

1	Introduction générale	1
1.1	Le zooplancton gélatineux	2
1.1.1	Concept, définition et phylogénie	2
1.1.2	Distribution géographique : De l'échelle globale à régionale	4
1.1.3	Des océans de plus en plus gélatineux ?	7
1.2	Les forçages écosystémiques clés potentiellement impactés par la prolifération des gélatineux	11
1.2.1	Le réseau trophique	11
1.2.2	Les pompes océaniques, véritables moteurs de la séquestration du carbone	14
1.3	Zone d'étude : La mer Méditerranée	16
1.3.1	Cadre physico-chimique du bassin	16
1.3.2	Les communautés planctoniques en mer Méditerranée	19
1.3.3	<i>Pelagia noctiluca</i> , une méduse commune et abondante en mer Méditerranée	22
1.4	Objectifs et organisation du manuscrit	26
2	An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea	29
2.1	Introduction	30
2.2	Material and Methods	31
2.2.1	Drifting trap-measured carbon export	31
2.2.2	Particle size-based carbon flux	33
2.2.3	Particle remineralization, <i>e-ratio</i> , and phytoplankton community composition	34
2.3	Results	35

2.3.1	POC export across the Mediterranean basin	35
2.3.2	POC flux attenuation in the water column	41
2.3.3	Primary Production, and <i>e-ratio</i> across the Mediterranean basin . . .	41
2.3.4	Phytoplankton community structure	41
2.3.5	Size and composition of the exported organic matter	42
2.4	Discussion	42
2.4.1	Carbon export uncertainties	42
2.4.2	Mechanisms leading to seasonal trend of POC export in the Mediter- ranean Sea	44
2.4.3	Mechanisms leading to the longitudinal flux gradient in the Mediter- ranean Sea	46
2.4.4	Impacts of mesoscale processes on POC export in the Mediterranean Sea	46
2.4.5	POC export compared to DOC sequestration in the Mediterranean Sea	47
2.5	Conclusion	49
3	Modelling <i>P. noctiluca</i> to estimate its contribution to the biological car- bon pump	53
3.1	Introduction	54
3.2	Material and Methods	56
3.2.1	Conceptual model	56
3.2.2	Statistical Model Checking Engine	59
3.2.3	Abundance and biomass estimation	61
3.2.4	Sinking and remineralization rate experiments	62
3.3	Results	63
3.3.1	Implementation and calibration of the Statistical Model Checking (SMCE)	63
3.3.2	Sinking speed and decomposition rate	66
3.3.3	Estimation of carbon exported by jellyfish	67
3.4	Discussion	68
3.4.1	A new approach and perspectives for marine biological modeling . .	68
3.4.2	Model uncertainties	71

3.4.3	Gelatinous zooplankton: an important contributor to the biological pump?	72
4	Improving the culture and growth of <i>P. noctiluca</i> in a closed system	75
4.1	Introduction	76
4.2	Material and Methods	77
4.2.1	<i>Pelagia noctiluca</i> collection and rearing method	77
4.2.2	Diet and zooplankton prey	78
4.2.3	Measurement and statistical analysis	78
4.3	Results	79
4.3.1	Effect of diet on jellyfish growth	79
4.3.2	Space effect on the jellyfish growth rate	80
4.4	Discussion	81
4.4.1	Culturing optimisation	81
4.4.2	Life cycle reviewing of <i>P. noctiluca</i>	82
4.4.3	<i>P. noctiluca</i> , as a new multidisciplinary model	84
5	Trophic ecology of <i>P. noctiluca</i> from gut contents and stable isotopes analyses	87
5.1	Introduction	88
5.2	Material and Methods	90
5.2.1	Gut content analyses	90
5.2.2	Laboratory cultures	91
5.2.3	Elemental analyses (EA)	91
5.2.4	Isotope analyses of amino acids	92
5.2.5	Statistical Analyses	94
5.3	Results	94
5.3.1	Gut content analysis	94
5.3.2	Bulk isotopes analysis	96
5.3.3	AAs isotopic signatures	98
5.4	Discussion	100
5.4.1	Gut contents	100
5.4.2	Bulk Isotopic signature	101

5.4.3	AA abundance and isotopes signatures	103
5.4.4	Trophic level	103
6	Synthèse et perspectives	107
6.1	Synthèse des principaux résultats de cette thèse	108
6.2	Prédire l'évolution de <i>P. noctiluca</i> dans le bassin Méditerranéen	109
6.3	Amélioration du modèle écophysologique	113
6.4	La relation entre les méduses et le plastique	114
6.5	<i>P. noctiluca</i> et le réseau de co-occurrence de <i>Tara</i> Ocean	117
A	Annexe chapitre III	121
B	Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation by open-ocean convection	125
	Bibliographie	173

Liste des figures

1	Introduction Générale	1
1.1	Arbre phylogénétique du vivant précisant et détaillant la position des méduses	3
1.2	Distribution de l'ensemble des classes de zooplancton gélatineux disponible dans la base de donnée JeDI (Jellyfish Database Initiative)	6
1.3	Schéma illustrant les potentiels mécanismes susceptibles de favoriser les proliférations de gélatineux dans les océans	10
1.4	Représentation des trois voies principales dans le fonctionnement des écosystèmes marins	13
1.5	Représentation schématique de la pompe biologique	15
1.6	Représentation schématique de la circulation des eaux atlantiques modifiées dans le bassin Méditerranéen	17
1.7	Distribution spatiale des régimes trophiques climatologiques	20
1.8	Planche dessinée par Mayer en 1910 représentant <i>Pelagia noctiluca</i> (1), un de ses organes sensoriels marginaux (2) et une de ses nombreuses verrues situées sur l'ombrelle (3)	23
2	An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea	29
2.1	Location of particle size distribution profiles and sediment traps deployments in the Mediterranean Sea.	31
2.2	Map of seasonal climatology of the net primary production derived from MODIS data	36
2.3	BOUM cruise transect over AVISO sea level anomaly for 27 Jun 2008	40
2.4	Cross-comparison of flux from sediment traps vs UVP estimates at the DY-FAMED station	43

2.5	Times series of Mixed Layer Depth (MLD), NO ₃ at the MLD, and chlorophyll <i>a</i>	45
3	Modelling <i>P. noctiluca</i> to estimate its contribution to the biological carbon pump	53
3.1	Conceptual diagram and equations used in the <i>Pelagia noctiluca</i> ecophysiological model	58
3.2	Activity diagram of the SMCE that was used to find the best combination of values for the unknown parameters in the ecophysiological model.	61
3.3	Spider plots of the fifty best (colors areas) and the best (red lines) parameters combinations that were found thanks to the SMCE for the growth rates measured (a) in laboratory, (b) <i>in situ</i> conditions and (c) according to both.	63
3.4	Comparison between the results of the in laboratory experiments and the outputs of the ecophysiological model, based on fifty random simulations within the best parameters combinations defined by the SMCE	64
3.5	Comparison of jellyfish size variations between <i>in situ</i> observations and outputs of the model, based on fifty random simulations within the best parameters combinations defined by the SMCE	65
3.6	Spatiotemporal variability of the percentage of POC exported at 200m that is due to the egestion of <i>P. noctiluca</i> , estimated from ecophysiological model, in the Ligurian Sea.	68
3.7	Correlogram of parameters and output result obtained by the SMCE. Color scale indicates the strengths of the correlation.	70
4	Improving the culture and growth of the jellyfish <i>P. noctiluca</i> in a closed system	75
4.1	(a) Previous and (b) new culturing diagram of jellyfish <i>Pelagia noctiluca</i> with artificial seawater in a closed recycling system	77
4.2	Evolution of the size bell diameter and growth rates of the jellyfish <i>Pelagia noctiluca</i> cultured in a 17 L Kreisel and feed with (i) nauplii of <i>Artemia salina</i> and a mix of sea urchin and (ii) nauplii <i>A.salina</i>	79
4.3	(a) Bell diameter size and (b) growth rate in different volumes of Kreisels (17L, 35L, 90L, 200L) and individual tanks without turbulence	80
4.4	Growth of the second jellyfish generation in Kreisel of 17L artificial seawater.	81
4.5	Overview of the <i>P. noctiluca</i> life cycle	83

5	Trophic ecology of <i>P. noctiluca</i> from gut contents and stable isotopes analyses	87
5.1	Dissection, sampling and conservation protocol of the <i>Pelagia noctiluca</i> gut contents carried out on 61 individuals sampled in the North-West Mediterranean Sea between 2015 and 2017	90
5.2	Biological sample protocol for the ^{13}C and ^{15}N bulk isotope analysis with Elemental Analyzer (EA) coupled with Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS)	92
5.3	Biological sample protocol adapted from Chikaraishi et al. (2007; 2009) for the ^{13}C and ^{15}N amino acids isotope analysis with Gas Chromatography-Mass Spectrometry (GC-MS) and Gas Chromatograph Isotope Ratio Mass Spectrometer (GC-c-IRMS)	93
5.4	(a) Heatmap resulting from the clustergram based on the log10 transform and (b) zooplanktonic preys network of groups abundance found in <i>P. noctiluca</i> gut content	95
5.5	$\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) isotopic compositions of preys and predators obtained from the from EA-IRMS analysis	97
5.6	(a) $\delta^{15}\text{N}$ and (b) $\delta^{13}\text{C}$ signatures from the whole-body samples of juvenile <i>P. noctiluca</i> as a function of the number of days following two in laboratory diet conditions (eggs of sea urchin and <i>S. fusiformis</i>)	98
5.7	Correspondance Analysis (CA) of amino acids area percentage found in <i>P. noctiluca</i> samples and hierarchical clustering analysis of samples' score resulting from CA	99
5.8	Average essential and non-essential amino acid carbone-isotope compositions for (a) <i>P. noctiluca</i> or <i>C. hemisphaerica</i> vs <i>A. salina</i> , (b) <i>P. noctiluca</i> vs <i>S. fusiformis</i> and (c) <i>P. noctiluca</i> vs <i>A. aurita</i>	99
6	Synthèse et perspectives	107
6.1	Représentation (a) des probabilités d'occurrences moyennes estimé par le modèle de niche NPPEN sur la période 1981 à 1940 en Méditerranée ainsi que de la série temporelle moyennes des anomalies d'occurrence des mois (b) de janvier à avril et de (c) de mars à décembre	112
6.2	Photographies des mésocosmes <i>in situ</i> et représentation schématique du dispositif pouvant être envisagé pour valider les résultats obtenu dans cette thèse.	114

6.3	Représentation (a) du pourcentage de séquence obtenu de différentes espèces dans le mucus de <i>P. noctiluca</i> et (b) des corrélations entre <i>P. noctiluca</i> et les autres espèces dans l'environnement naturel, grâce au réseau de co-occurrence de <i>Tara Ocean</i>	119
A	Annexe A	121
A.1	Log-log plot of temperature-corrected clearance rates as a function of body carbon weight for several jellyfish species	122
A.2	Log-log plot of temperature-corrected respiration rates as a function of body carbon weight for several jellyfish species	122
A.3	Log-Log plot of egg production as function of bell diameter over lappets in laboratory and in situ condition	123
B	Appendix B	125

Liste des tableaux

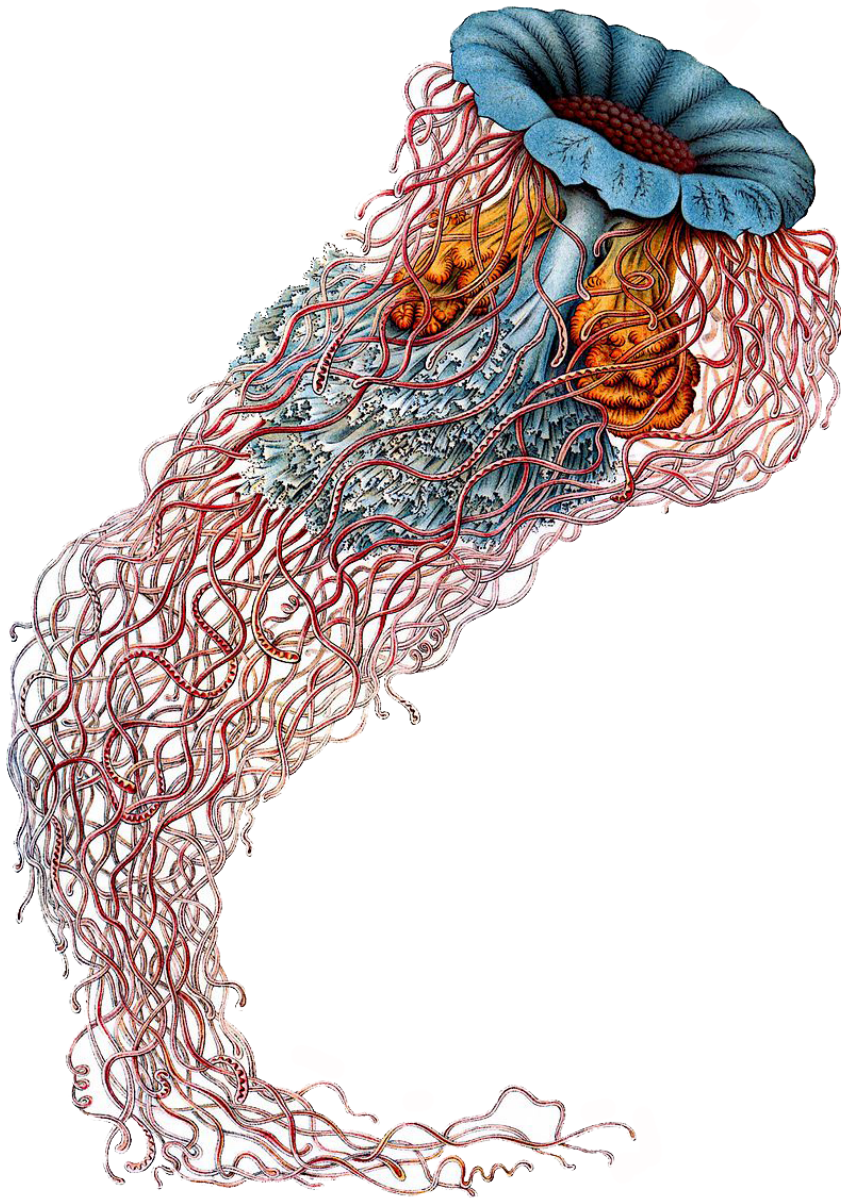
1	Introduction Générale	1
2	An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea	29
2.1	UVP and sediment traps (ST) locations and deployment.	32
2.2	Median with 1 st /3 rd quartile (between hock) of POC export at 200 m based on sediment trap flux measurements and UVP particle size distribution, net primary production estimated from seasonal climatology [38] from MODIS satellite, and <i>e-ratio</i> in the different sub-basins of the Mediterranean Sea (<i>n</i> is the sum of UVP profiles and sediment trap samples for a given area and season defined as on Fig. 2.2).	37
2.3	Comparison of C/N and lipids/OC ratios measured from particles in drifting sediment traps deployment during the period (1995 - 2005), slope of the <i>Junge-type</i> particle size distribution (the steeper the slope, the larger the proportion of small particle to the total particle concentration) and <i>b</i> using the UVP during the period (1991 - 2010) (<i>n</i> : number of observations, <i>p</i> : <i>p-value</i> of non-parametric statistical test (Wilcoxon rank-sum test) between western and eastern basin).	38
2.4	Median with 1 st /3 rd quartiles (between hocks) proportions of phytoplankton community composition (micro-, nano- and pico-phytoplankton) estimated from seasonal climatology of MLD [134] and Chl a in the different sub-basins of the Mediterranean Sea based on the method proposed by Claustre (1994) [96] and further improved by Uitz et al. in (2006) [476].	39

2.5	Estimation of POC and DOC export in three different sub-basins of the Mediterranean Sea: western Mediterranean, Adriatic and Levantine sub-basin. POC export is the median flux calculated from table 2.2 and extrapolated at year and sub-basin scales. DOC export is the product of the semi-labile DOC present in the sinking water (the Δ DOC which is the difference between DOC at the surface and DOC in the deep-water) and the transfer velocity by the deep water formation (Sv).	48
3	Modelling <i>P. noctiluca</i> to estimate its contribution to the biological carbon pump	53
3.1	Values, Symbols, description and units of the different parameters used in the model.	60
3.2	Median with standard deviation of final mass of sampling, O ₂ consumption, CO ₂ production, matter remineralized and time estimated for total remineralization.	66
3.3	Mean with standard deviation of sinking time, distance traveled, surface, diameter spherical equivalent (DSE) and sinking speed measured in laboratory condition without turbulence of the particles O ₂ consumption, CO ₂ production, matter remineralized and time estimated for total remineralization.	67
4	Improving the culture and growth of the jellyfish <i>P. noctiluca</i> in a closed system	75
5	Trophic ecology of <i>P. noctiluca</i> from gut contents and stable isotopes analyses	87
5.1	Biochemical and stable isotope composition (mean \pm std) of bell, oral arms, collars and gonads from <i>A. aurita</i> , <i>P. punctata</i> and <i>P. noctiluca</i> cultivated in the laboratory and fed with <i>A. salina</i> or <i>A. aurita</i>	96
6	Synthèse et perspectives	107
6.1	Pourcentage d'individus ayant ingéré des débris d'origine anthropique chez les oiseaux, les tortues, les poissons, les cétacés, le plancton et les crustacés benthiques. n étant le nombre d'individus étudiés.	116

A	Annexe A	121
B	Appendix B	125

Chapitre 1

Introduction générale



1.1 Le zooplancton gélatineux

1.1.1 Concept, définition et phylogénie

Le zooplancton gélatineux regroupe l'ensemble des espèces animales ("zoo") gélatineuses qui dérivent suivant les courants océaniques ("plancton"). Comme leur nom l'indique, le corps de ces organismes est principalement constitué d'une matrice extracellulaire, aussi appelée mésoglée, renfermant 95% d'eau et une quantité très faible de carbone (<1% du poids humide). D'un point de vue architectural, posséder ce type de tissu confère plusieurs avantages : (i) diminuer la vulnérabilité face aux prédateurs visuels (corps translucide), (ii) avoir une flottabilité importante (faible nombre de Reynolds, Re), ou encore (iii) avoir une capacité de capture nettement plus efficace que les autres groupes zooplanctoniques [1]. Ces avantages entraînent une diminution des coûts énergétiques face aux organismes zooplanctoniques réalisant une prédation carnassière, notamment dans des écosystèmes ultra-oligotrophes (concentration faible en nutriment) où la répartition de la ressource est inégale [1, 142]. Les gélatineux sont aussi connus pour produire une grande quantité de gamètes afin de compenser leur importante dilution dans la colonne d'eau. Même si ce processus peut être considéré comme une perte énergétique directe, il favorise la dispersion et le brassage génétique entre les populations [326] d'autant plus que la plupart de ces organismes ont une phase sédentaire. L'ensemble de ses caractéristiques majeures a offert aux gélatineux plusieurs avantages évolutifs et a contribué à l'amélioration de leur durée de vie, de leur dispersion (reproduction sexuée) et de leurs abondances dans la plupart des écosystèmes océaniques [104]. Les espèces gélatineuses font partie des plus anciennes espèces de métazoaires, leurs premiers fossiles datant du précambrien (environ 540 millions d'années). Cette histoire évolutive fait qu'actuellement nous retrouvons trois principaux phyla au sein du zooplancton gélatineux (Fig. 1.1) : les tuniciers, les cténophores et les cnidaires.

Les tuniciers, préalablement nommés Urochordés, appartiennent à l'embranchement des chordés et sont les espèces océaniques gélatineuses les plus proches de l'Homme (Fig. 1.1). On retrouve trois classes au sein de ce phylum : les Ascidiacea (ascidies), les Larvacea (appendiculaires) et les Thaliacea (salpes, doliolles et pyrosomes). Les thaliacés sont connus pour vivre en colonies ou en chaînes mesurant plusieurs dizaines de mètres de long. Les tuniciers pélagiques sont tous des filtreurs se nourrissant préférentiellement de protistes, bactéries ou même de virus. Le plus ancien fossile de tunicier pélagique retrouvé à ce jour suggère qu'ils sont apparus au Néogène, soit il y a 20 à 30 millions d'années (Ma ; [407]). À l'inverse, les cténophores sont supposés être les plus anciens organismes gélatineux avec la découverte de fossiles datant du pré-Cambrien (540 Ma ; [86]). Ces animaux se déplacent à l'aide de petites rangées de cils situés à la surface du corps, aussi appelés ctènes. L'embranchement des cténophores est séparé en deux classes, celui des Nuda et des Tentaculata (Fig. 1.1) selon si l'organisme est pourvu ou non de tentacule pour assurer la

prédation. Les cténophores se nourrissent principalement de crustacés, d'oeufs de poissons ou encore d'autres espèces zooplanctoniques gélatineuses [230].

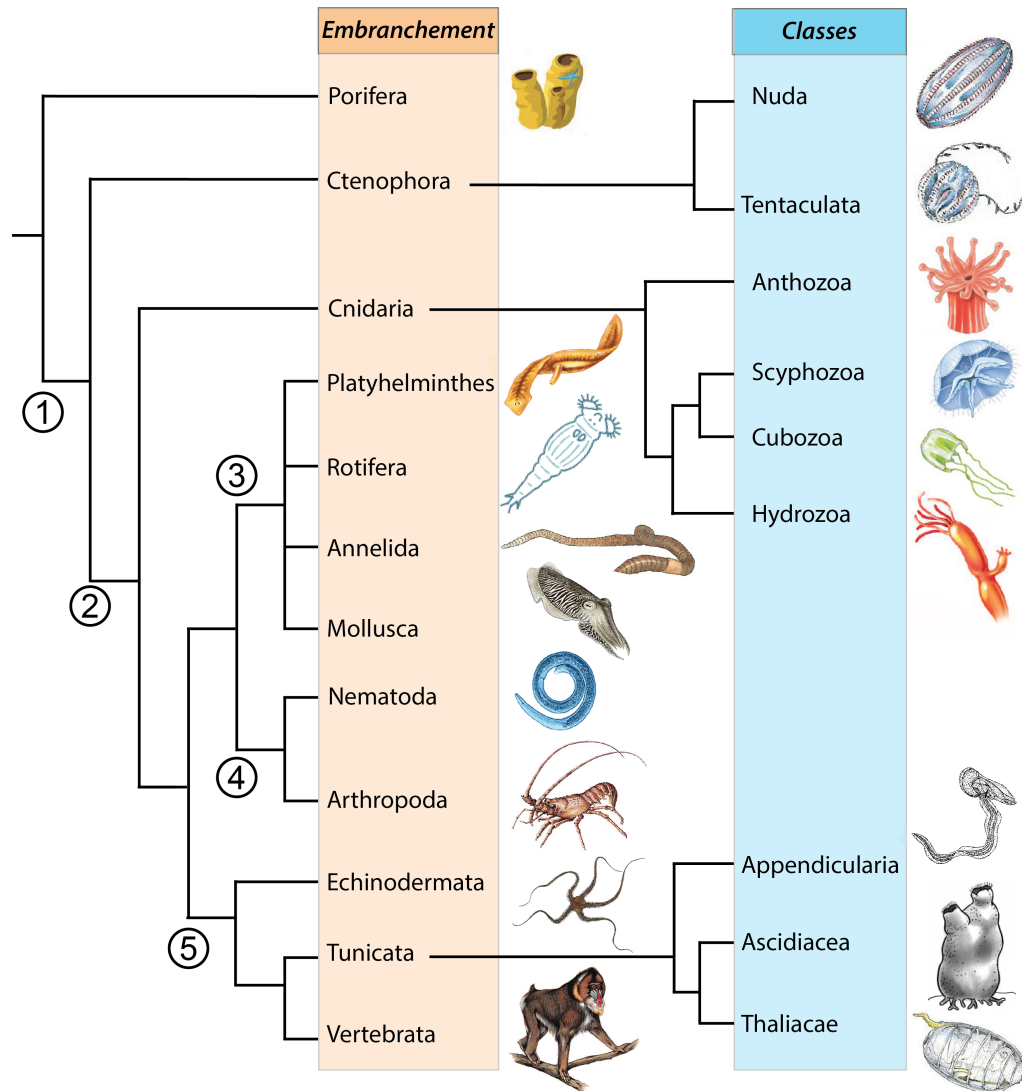


Figure 1.1: Arbre phylogénétique du vivant précisant et détaillant la position des méduses. les chiffres 1, 2, 3, 4 et 5 représentent respectivement la position des Eumétazoaires, Bilatériens, Lophotrocozoaire, Ecdysozoaires et des Deutérostomiens.

Dans le langage courant le terme "méduse" est attribué à l'ensemble des espèces gélatineuses de taille macroscopique. En réalité, le mot "méduse" ou "vraie méduse" fait référence aux organismes issus du groupe des cnidaires. Depuis plus de 500 millions d'années, les cnidaires se sont diversifiés tant sous la forme polype (fixée au fond des océans) que méduse (libre dans la colonne d'eau) [198]. Certains cnidaires existent seulement sous le stade polype (cycle holobenthique), d'autres uniquement sous le stade méduse (cycle holoplanctonique), tandis que d'autres passent d'un stade à l'autre au cours de leur cycle de

vie (cycle méroplanctonique). Les cycles de vie des cnidaires sont très courts, ce qui leur permet de coloniser rapidement les niches écologiques libres [53]. Leur plan organisationnel présente une symétrie radiale à l'aspect d'un sac renfermant l'espace gastrovasculaire, où se déroulent la digestion et des échanges gazeux. Cette cavité communique avec le milieu extérieur par un seul et même orifice servant à la fois de bouche et d'anus. Le système nerveux, quant à lui, est organisé suivant un réseau diffus de neurones multipolaires. L'embranchement des cnidaires regroupe de nombreuses espèces carnivores qui utilisent leurs tentacules armés de milliers de petites cellules urticantes, les cnidocytes ou cnidoblastes, pour assurer les mécanismes de défense et/ou de prédation. Les cnidocytes se déclenchent à la moindre stimulation chimique ou physique et libèrent brusquement un filament qui décharge des toxines au sein de la proie ou du prédateur. Actuellement, on distingue quatre classes principales dans ce phylum: les Hydrozoaires (2500 à 3000 espèces, ex : *Physalia physalis*), les Scyphozoaires (200 à 300 espèces, ex : *Cotylorhiza tuberculata*), les Cubozoaires (40 espèces, ex : *Chironex fleckeri*) et les Anthozoaires (6 200 espèces, ex : les coraux) (Fig. 1.1).

1.1.2 Distribution géographique : De l'échelle globale à régionale

Incertitudes et méthodes d'échantillonnage. Avoir une vision globale de la répartition du zooplancton gélatineux à différentes échelles est extrêmement difficile en raison de leur distribution irrégulière et de leur fragilité structurale [210, 384]. En effet, ces animaux supportent difficilement les méthodes d'échantillonnage traditionnelles [277]. La caractéristique abrasive des filets à plancton ainsi que la pression d'eau exercée suite au colmatage de ces derniers est telle qu'elle provoque une destruction ou une forte dégradation corporelle. C'est pourquoi les techniques d'échantillonnage du zooplancton gélatineux sont largement discutées dans la bibliographie [60, 277, 384].

De nouvelles approches ont été développées pour améliorer les estimations d'abondance, comme les méthodes acoustiques [101, 149] ou optiques [185, 453, 499]. Les méthodes acoustiques s'avèrent plus ardues et moins adaptées car les gélatineux ne sont pas de grands diffuseurs d'ondes sonores en raison de leur teneur en eau élevée et d'une faible densité à l'interface eau/corps. La seule exception étant certaines espèces de siphonophores ayant des pneumatophores qui renferment du gaz ou des oléocystes (globules lipidiques) . Même si dans certaines régions du globe, la discrimination entre les différents groupes taxonomiques de gélatineux est possible, cette méthode s'avère particulièrement limitée à l'échelle globale. La méthode optique a débuté avec l'utilisation de submersibles [197, 205, 328, 394] tels que le "remotely operated vehicles" (ROVs) [393, 439] ou *via* des plongées en bouteilles répétées. Cependant, elle n'en reste pas moins limitante du point de vue de la résolution spatio-temporelle et du coût opérationnel. De plus, cette approche ne permet pas de quantifier la grande majorité des gélatineux en raison de leur faible visibilité (petites

tailles et transparents). Récemment, l'approche par imagerie a beaucoup évolué et semble être une solution appropriée pour des échelles spatio-temporelles variables [185]. Le profileur de vision marine (UVP) et le "In Situ Ichthyoplankton Imaging Systems" (ISIIS) sont deux exemples d'instruments pouvant capturer automatiquement des images d'organismes planctoniques dans la colonne d'eau. Après un traitement post acquisition, les deux appareils retransmettent des données quantitatives (taille, abondance, ...) de chaque individu présent dans un volume d'eau échantillonné. L'UVP se focalise essentiellement sur des organismes millimétriques le long d'un profil vertical alors que l'ISIIS enregistre principalement des organismes de tailles macroscopiques sur une colonne d'eau restreinte le long d'un transect. Aujourd'hui, les instruments d'imagerie sont largement utilisés par la communauté scientifique et ont permis de détailler le rôle du plancton au sein de nos écosystèmes [283, 453]. Outre les méthodes détaillées précédemment, une étude récente menée par Licandro et al. (2015) [277] a su démontrer une perspective de recherche intéressante par le couplage de deux outils spécifiques à l'échantillonnage et à l'identification : le "Continuous Plankton Recorder (CPR)" et le barcoding. Le CPR permet de s'affranchir de la répartition irrégulière du plancton alors que le barcoding donne des informations sur la diversité et la distribution des méduses. Cependant, cette méthode reste dépendante des séquences disponibles dans les banques de gènes.

En dépit de cet intérêt croissant pour le zooplancton gélatineux et les nouvelles technologies, notre connaissance sur leur distribution ou leur impact à l'échelle globale reste méconnue [204, 327].

La biomasse globale. Une étude récente a réalisé un important effort de synthèse en créant une base de données en open access spécifique au zooplancton gélatineux baptisée "Jellyfish Database Initiative" (JeDI) [104]. Cette dernière contient 476 000 enregistrements d'abondance, de présence-absence ou de présence uniquement pour différents groupes de plancton gélatineux récoltés à partir de méthodes d'échantillonnages diverses (Fig. 1.2). JeDI a largement été utilisé dans les domaines de l'écologie ou de la modélisation pour étudier les patrons géographiques de biomasse et les forçages environnementaux associés [294]. Aujourd'hui, la couverture spatiale de cette base de données correspond à 33% de la surface océanique mondiale. Les cnidaires, les cténophores et les thaliacea contribuent respectivement à 92%, 5.5% et 2.5% de la biomasse totale sur les 200 premiers mètres de la colonne d'eau, ce qui représente environ 0.53 mgC.m^{-3} . À titre de comparaison, le phytoplancton et le zooplancton représentent 56 mgC.m^{-3} [58] et 4.18 mgC.m^{-3} [457] respectivement. Lucas et al. (2014) ont démontré que les variables environnementales telles que la température ou l'oxygène semblent être des facteurs déterminants pour expliquer la distribution des gélatineux. En effet, de nombreux cnidaires tolèrent facilement des conditions hypoxiques ($<1.4 \text{ mL O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$) ou ultrahypoxique ($<0.35 \text{ mL O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$) ce qui s'explique par une demande en carbone faible par rapport à leur taille individuelle

[49, 294]. Il n'est pas étonnant que la température soit un facteur essentiel pour expliquer la répartition des méduses à l'échelle globale car de nombreux processus écophysologiques comme la reproduction ou la croissance en dépendent.

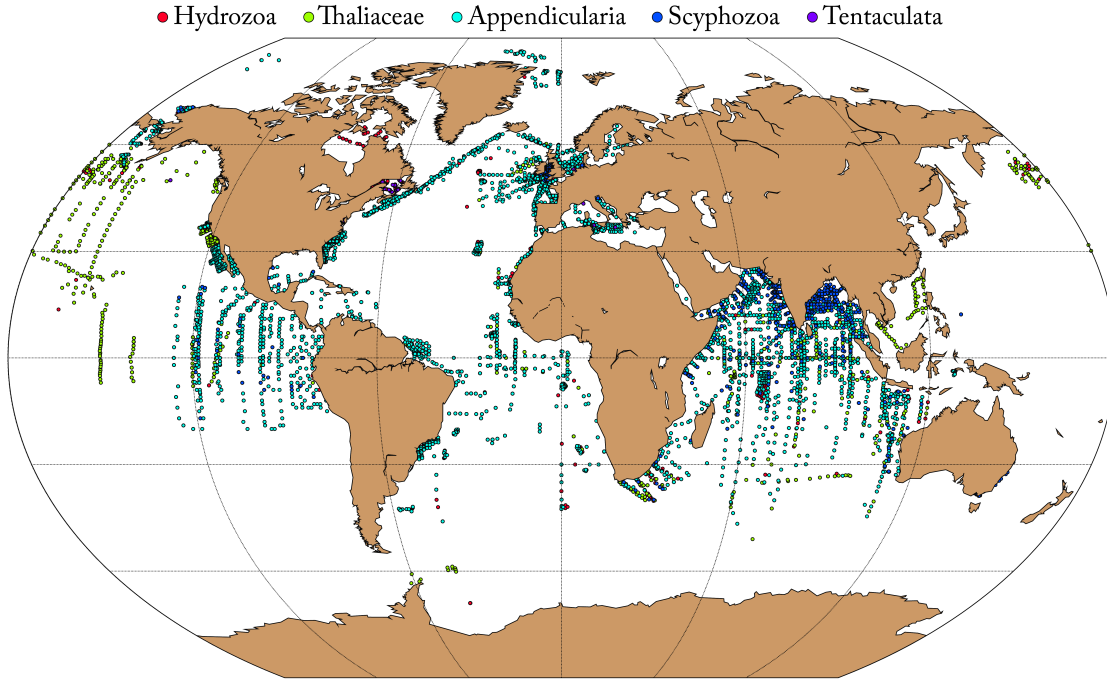


Figure 1.2: Distribution de l'ensemble des classes de zooplancton gélatineux disponible dans la base de donnée JeDI (Jellyfish Database Initiative).

La distribution horizontale. La distribution et l'abondance du zooplancton sont affectées par des processus physiques intervenants à des échelles spatiales diverses, allant des larges fronts (100 km) jusqu'aux circulations de Langmuir (0.01 km) [27, 153, 186, 347, 349]. En effet, les espèces planctoniques gélatineuses sont connues pour s'agrèger dans les zones de convergences frontales et contribuer de manière disproportionnée à la productivité régionale [146, 186, 189]. Les causes biologiques et écologiques d'une distribution hétérogène sont diverses. Prenons le cas de la reproduction. Les processus d'agrégations permettent d'optimiser les chances de rencontre pour des espèces sexuées et d'assurer la pérennité des générations futures. La seconde cause est l'optimisation de la rencontre entre les proies et les prédateurs. En effet, le zooplancton gélatineux se nourrit de proies planctoniques qui subissent les mêmes contraintes physiques. Par conséquent, la moindre augmentation de nutriment dans la colonne d'eau induira une augmentation des producteurs primaires et de l'ensemble des maillons supérieurs.

La distribution verticale. En plus des variations spatiales sur le plan horizontal, de nombreuses espèces gélatineuses forment des patchs sur le plan vertical suite à des migra-

tions journalières ou saisonnières. Ces deux types de migrations placent les organismes planctoniques dans des courants de directions et de vitesses variables.

La migration journalière. La principale migration verticale journalière des organismes consiste en leur remontée à la surface la nuit, et un retour vers les profondeurs le jour. Ce comportement est observé dans la plupart des groupes zooplanctoniques gélatineux et plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer son réel intérêt [170, 236]. La première est que certains animaux sont plus vulnérables aux prédateurs visuels, par conséquent l'évitement sera plus efficace en profondeur, où la visibilité est moindre. En revanche, la nourriture étant plus abondante en surface, les prédateurs remontent la nuit pour se mouvoir. La seconde hypothèse est que certaines espèces zooplanctoniques conservent leur énergie en allant en profondeur, où l'eau plus froide, diminue le métabolisme de l'organisme. Même si la nage nécessite un faible pourcentage d'énergie, il n'a cependant pas encore été démontré que le coût métabolique dû à la propulsion soit inférieur à celui gagné par la diminution du rythme métabolique. La migration journalière permet également un brassage génétique important grâce à un mélange des individus de différentes populations. Le brassage génétique est majeur pour ces espèces dont la mobilité horizontale est réduite à la dynamique physique des courants. Le comportement migratoire permet aussi un transfert de matières plus efficace vers les profondeurs. En effet, chaque organisme migrateur retire de la nourriture en surface pour la relâcher en profondeur après digestion, on parle alors de transport actif.

La migration verticale saisonnière. Chez quelques espèces, la migration verticale change au rythme des saisons et semble être associée au cycle de reproduction et de vie. Seules les espèces présentes dans les zones tempérées, froides et dans des régions d'upwelling sont capables de réaliser des migrations saisonnières verticales importantes. Ce comportement résulte de la productivité nettement plus forte en surface, créant une zone idéale pour les individus en pleine croissance. Une fois le stade adulte atteint et les ressources emmagasinées, les animaux pourront regagner les eaux froides profondes moins productives pour entrer en diapause [293]. Le métabolisme est ralenti et l'organisme dépend totalement des réserves énergétiques stockées.

1.1.3 Des océans de plus en plus gélatineux ?

Au cours des dernières décennies, plusieurs cas d'invasions de gélatineux ou de pullulations de méduses indigènes ont été répertoriées [65, 66, 103, 104, 238, 268, 284, 327, 383, 389, 480, 481, 496] mais une augmentation claire de la population de gélatineux dans les océans reste à démontrer. En effet, pour juger d'une augmentation significative d'une espèce ou même d'une classe d'organismes, il est indispensable de pouvoir mesurer avec certitude le

nombre d'organismes présent à un temps t à un endroit donné.

Malheureusement, comme évoqué précédemment, aucune méthode d'échantillonnage ne fait office de standard. La question restant en suspens de nombreux rapports et publications scientifiques sont plus ou moins modérés sur la question [103, 104, 169, 322, 423]. Une étude récente a mis en évidence une chronologie temporelle des événements de prolifération de gélatineux [104]. Les auteurs ont ainsi pu créer une série allant du Cambrien, avec la découverte dans la zone centrale du Wisconsin (Etats-Unis) d'une centaine de corps fossilisés de forme circulaire identique aux scyphozoaires actuels [198], à nos jours, avec de nombreuses publications traitant de ce sujet dans le domaine scientifique et médiatique. L'une des conclusions principales était que la prolifération de méduses a semble-t-elle une origine ancienne et à l'époque elle était, tout comme aujourd'hui, fortement tributaire de la concentration en nourriture [75, 104]. La perception que nous avons concernant l'augmentation de l'abondance des méduses pourrait être due à notre méconnaissance. En effet, la majeure partie des études se focalisent sur des espèces spécifiques et à une échelle spatio-temporelle réduite. Néanmoins, la raison pour laquelle les avis divergent est que de tout porte à croire que les gélatineux tirent un bénéfice clair des perturbations anthropogéniques.

La surpêche semble affecter positivement la biomasse de zooplancton gélatineux de par la suppression des prédateurs supérieurs ayant des intérêts commerciaux (Fig. 1.3). L'utilisation de techniques et d'outils de pêche de plus en plus sophistiqués permet de cibler les populations de poissons planctonophages, ce qui engendre une réduction de l'effet dit "Top down" sur les écosystèmes océaniques [15, 385]. Depuis deux décennies, la pêche représente un enlèvement global de 100 à 120 millions de tonnes de poissons par an (prises accessoires, pêches illégales et non déclarées) [358]. Ce processus a d'ailleurs été montré au niveau de l'upwelling du Benguela où la pêche intensive a décimé les stocks de sardines laissant un espace écologique plus vaste pour les méduses comme *Chrysaora hysoscella* [298]. De plus, il est aussi important de rappeler que les gélatineux, et plus particulièrement les cnidaires et les cténophores, se nourrissent préférentiellement de petites proies zooplanktoniques telles que des copépodes, et se retrouvent donc en compétition avec les larves ichthyoplanctoniques [385]. Nombre de gélatineux carnivores s'alimentent sur les oeufs ou les juvéniles d'espèces nectoniques [336, 382]. En résumé, l'augmentation de la pression de capture sur les poissons commerciaux par les activités de pêche diminue la prédation sur les gélatineux, diminue la capacité de recrutement des poissons mais favorise la compétition des gélatineux face aux larves ichthyoplanctoniques.

Le réchauffement climatique est aussi vu comme un facteur bénéfique à l'augmentation des gélatineux à l'échelle globale (Fig. 1.3). Sur 27 espèces de cténophores et de cnidaires analysées grâce à des séries temporelles longues, 20 semblent augmenter due au réchauffement de notre planète [389]. Les hausses de température et de salinité influencent grandement la productivité au sein des océans [38] ce qui entraînerait potentiellement une mod-

ification globale de l'alimentation et du réseau trophique que nous connaissons. En effet, le réchauffement des eaux de surface induit une stratification plus intense de la colonne d'eau et limite l'apport de nutriments vers la surface. Les eaux de surface pauvres en nutriments sont alors principalement dominées par du plancton de petite taille comme les flagellés qui ont la capacité de migrer verticalement vers des eaux plus riches contrairement aux organismes plus imposants comme les diatomées [115]. La domination des petits organismes représente un avantage majeur pour les méduses dont le régime alimentaire est extrêmement varié [354]. Additionnellement, il a été démontré que les taux de croissance et de reproduction chez certaines espèces de méduses étaient favorisés par des températures plus chaudes [389, 406]. Les changements climatiques influencent également la variabilité du climat alors même que de nombreuses études montrent une corrélation positive entre les variations du climat de type naturelles comme l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) [299, 334], les événements "El Niño" [393], l'oscillation décennale du Pacifique [12], et l'abondance des méduses. Face au bouleversement climatique actuel, les dynamiques physiques des océans telles que la rétention, l'advection et les variations de masse d'eau, seront altérées et les méduses seront susceptibles de proliférer dans de nouveaux écosystèmes [182, 334]. Le réchauffement climatique pourrait étendre la répartition de plusieurs espèces de méduses tropicales vers des latitudes subtropicales et tempérées [405].

Les perturbations humaines sur les côtes peuvent aussi avoir un impact dans l'implantation et la prolifération de gélatineux [218, 351] (Fig. 1.3). En effet, la plupart des méduses nécessitent un substrat dur pour la fixation de leurs polypes et les constructions artificielles liées à l'homme (port, marina) semblent être des zones propices à leur implantation. Ces phénomènes sont principalement observés en aquaculture sur les cages piscicoles [287] ou sur des plateformes pétrolières [186].

L'eutrophisation est considérée comme un des problèmes majeurs lié à la pollution anthropique [220] (Fig. 1.3). Ce phénomène est corrélé à une augmentation anormale de nutriments due aux ruissellements des engrais issus d'agriculture intensive, et des eaux usées dans les zones côtières. Les nutriments disponibles, essentiellement riches en azote et en phosphore mais pauvres en silice, favorisent une production plus importante de flagellés [208] et entraînent une réduction de la taille des producteurs primaires puis secondaires [115, 119]. La modification des tailles de proies dans un environnement eutrophisé semble être plus favorable aux méduses qu'aux poissons [354] en raison de leur large spectre alimentaire [100, 308, 459]. De plus, l'eutrophisation est souvent associée à des écosystèmes hypoxiques (soit $< 2\text{-}3 \text{ mgO}_2\cdot\text{L}^{-1}$; [62]) suite aux fortes activités de dégradations bactériennes [131]. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, la plupart des méduses sont tolérantes à des niveaux d'oxygène inférieurs à $1 \text{ mgO}_2\cdot\text{L}^{-1}$ [102, 385] contrairement aux poissons.

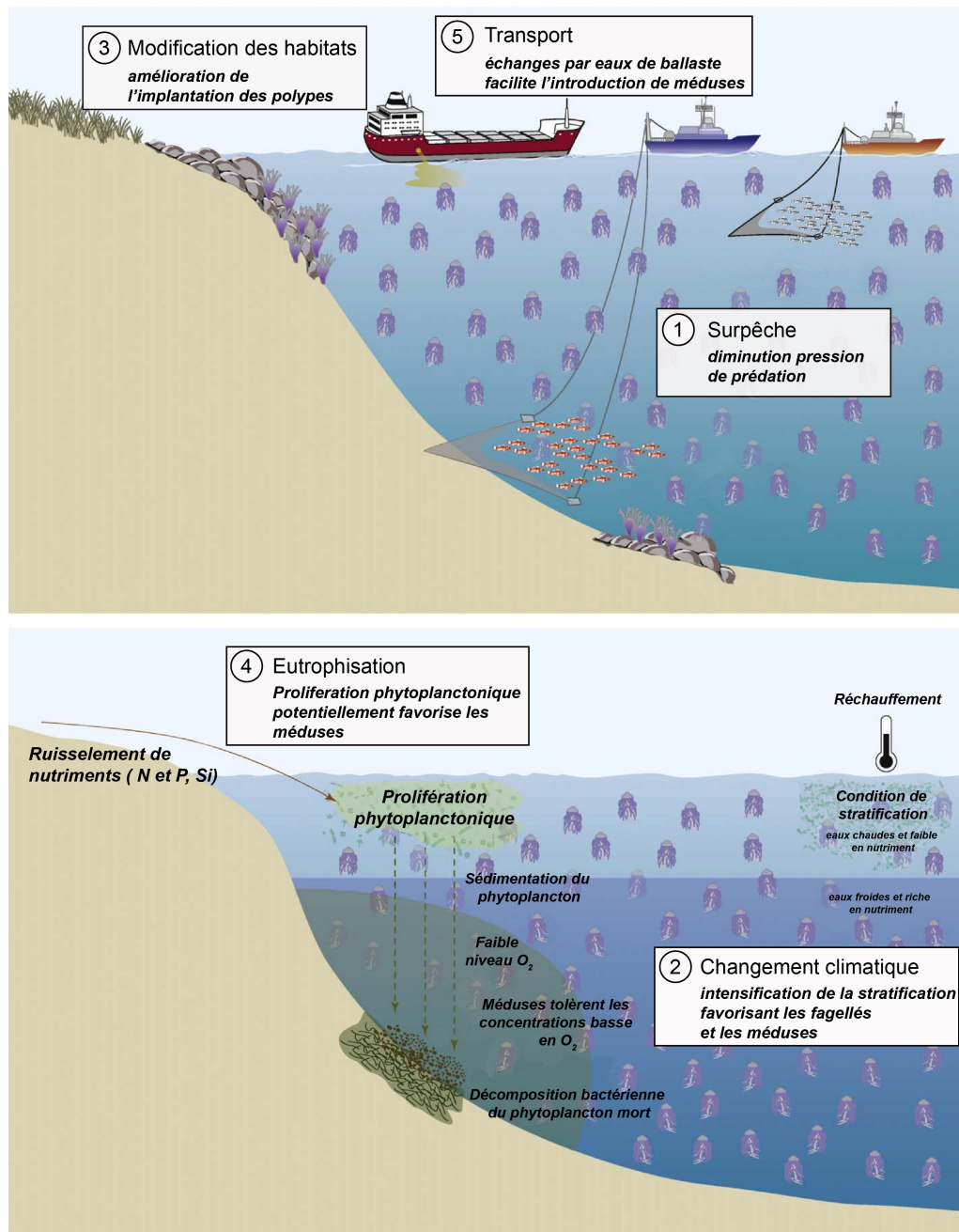


Figure 1.3: Schéma illustrant les potentiels mécanismes susceptibles de favoriser les proliférations de méduses dans les océans issu de Richardson et al. 2009.

Je terminerai cette section par les invasions biologiques qui montrent le fort impact des méduses sur les écosystèmes marins (Fig. 1.3). Les mouvements d'espèces assistés par l'homme dans de nouvelles zones océaniques sont causés par des échanges d'eau de ballast et/ou par le bio-encrassement des coques de navires [183]. À ce jour, plusieurs espèces de méduses ont été introduites accidentellement dans différents endroits du monde, provo-

quant des désastres écologiques et des pertes économiques sèches. L'exemple le plus utilisé est l'introduction dans les années 80 de l'espèce *Mnemiopsis leidyi* en mer Noire *via* les eaux de ballast [501]. Ce cténophore s'est adapté et a proliféré. Il s'en est suivi un changement drastique et total de l'écosystème dû à une pression de prédation intense. Le recrutement des larves de poissons et les prises de pêche ont considérablement diminué à l'échelle du bassin [66, 119, 430]. Un autre exemple est celui du scyphozoaire *Phyllorhiza punctata*, endémique de l'océan Pacifique, devenu une nuisance dans le golfe du Mexique suite à sa translocation [183]. Entre mai et septembre 2000, plus de 5 millions d'individus ont été estimés sur plus de 150 km².

En dépit de l'intérêt croissant pour le zooplancton gélatineux, on connaît toujours très peu de choses sur leur écologie et leur biologie. Actuellement, il est difficile de prédire l'impact du zooplancton gélatineux sur les écosystèmes marins sachant que nous avons beaucoup de difficulté à définir son abondance mondiale. Le défi pour les prochaines années est d'accentuer l'effort d'échantillonnage et de trouver une façon claire et non biaisée pour estimer la biomasse de ces organismes. Si les tendances de ces dernières années se confirment, la prolifération des gélatineux à la surface de notre planète peut avoir de sérieux effets sur le système océanique à commencer par le dérèglement de certains processus majeurs tels que la pompe biologique [264] et le réseau trophique [65, 327, 497].

1.2 Les forçages écosystémiques clés potentiellement impactés par la prolifération des gélatineux

1.2.1 Le réseau trophique

Les méduses ont une faculté hors du commun pour s'adapter aux écosystèmes marins perturbés et réagissent promptement à des conditions plus favorables. Ceci s'explique par des caractéristiques qui leur sont propres : (i) un régime alimentaire diversifié allant des protistes [100] jusqu'aux larves de poissons [64, 380–382, 388] en passant par des crustacés zooplanctoniques [413], (ii) des taux de croissance élevés, (iii) une faculté à décroître en taille lorsque les concentrations en nourriture sont insuffisantes, (iv) une capacité de se régénérer ou de se fragmenter et (v) une tolérance à des conditions hypoxiques. En raison de ces nombreux atouts, les méduses sont considérées comme étant des espèces opportunistes [405].

Le fonctionnement des écosystèmes pélagiques peut être décrit en trois voies trophodynamiques principales (Fig. 1.4) : (i) la voie la plus commune phytoplancton → zooplancton crustacé herbivore → zooplancton carnivore → poissons, (ii) la voie secondaire phytoplancton → zooplancton crustacé herbivore → zooplancton gélatineux carnivore (iii) et la voie tertiaire plus courte mais toute aussi importante phytoplancton → zooplancton gélatineux herbivore [52]. Ces trois voies ne s'excluent pas mutuellement, mais leurs con-

tributions relatives sont variables dans l'espace et le temps. Habituellement, la première voie, dont le dernier maillon est représenté par les poissons, est considérée comme une situation "normale". Les deux autres voies, l'une se terminant par le zooplancton gélatineux carnivore et l'autre avec le zooplancton gélatineux herbivore, peuvent passer par un succès épisodique qui ne perturbe pas la voie dominante. De tels systèmes ont été surnommés "systèmes de loterie" [51, 155] et sont basés sur le processus de match/mismatch [116]. Il y a un "prix", représenté par le pool de production primaire, et les gagnants sont ceux qui utilisent le mieux cette énergie. Si les méduses parviennent à l'utiliser le plus efficacement, elles vont pouvoir dominer et auront la capacité de limiter la croissance de leurs propres prédateurs [336]. Le mécanisme de rétroaction, correspondant au fait que les méduses ont la capacité de se nourrir sur la progéniture de leur prédateur, est spécifique à l'environnement marin, comme l'illustre Bakun et Weeks (2006): "Essayez d'imaginer de maintenir la stabilité dans un écosystème Africain, si les antilopes et les zèbres voulaient chasser et consommer voracement les lionceaux et les jeunes guépards qui en dépendent.". En consommant les larves et les juvéniles de poissons, les méduses permettent de diminuer les stocks de ces derniers et libèrent ainsi des niches écologiques. Cet espace vacant peut potentiellement être bénéfique pour la biodiversité nectonique [367, 386]. Si les méduses dominent épisodiquement, tout n'est pas perdu pour les poissons étant donné que leur espérance de vie est beaucoup plus longue que celles des gélatineux. Ils ont donc moins de mal à supporter l'échec d'une même génération contrairement aux gélatineux dont l'espérance de vie est limitée à une année.

Concernant l'évolution des écosystèmes océaniques dans les prochaines décennies, deux visions s'opposent. La première, optimiste et envisagée par Boero et al. (2013), nous rappelle que le plancton gélatineux contribue lui aussi au réseau trophique pélagique et alimente les prédateurs de niveaux supérieurs [15]. Au cours de ces dernières années en mer Adriatique, les enregistrements de *Mola mola* (poisson lune) semblent être en nette augmentation tout comme la plupart des autres poissons médusivores en mer Ligure [163, 399]. Il est aussi important de rappeler qu'une grande majorité de poissons médusivores ne sont pas d'importance commerciale. La hausse des tailles et des abondances de prédateurs de méduses pourrait donc être une réponse des communautés nectoniques à la pression exercée par le plancton gélatineux [15, 19, 234]. Récemment, on a commencé à observer chez certaines espèces de poissons pélagiques comme *Scomber colias*, *Trachurus trachurus* et *Oblata melanura*, une coloration violette de l'aire péri-anale suite à une grande consommation de *Pelagia noctiluca* (scyphozoa; [399]). De plus, il est aussi important de rappeler que les gélatineux peuvent s'exclure mutuellement comme c'est le cas pour l'espèce *Beroe ovata* prédatrice de *Mnemiopsis leidyi* [432].



Figure 1.4: Représentation des trois voies principales dans le fonctionnement des écosystèmes marins issue de Boreo et al. (2013).

La seconde vision, plus pessimiste, est celle décrite par Mills (2001) et Pauly et al. (2009) traduisant un passage d'une chaîne alimentaire dirigée par les poissons à un océan de gélatineux. De par leurs nombres, les organismes gélatineux excluent les stocks de poissons compétiteurs ou prédateurs et induisent un changement durable dans la structure et l'exploitation des écosystèmes [27]. La potentielle domination des méduses associée aux conséquences des facteurs anthropiques, pourrait créer un environnement rappelant les écosystèmes anciens et rudimentaires du Cambrien (500 Ma ; [354, 355]). En effet, les géologues supposent que les océans étaient plus chauds, plus productifs et moins oxygénés à cette époque qu'ils ne le sont aujourd'hui. Les méduses étaient alors vraisemblablement parmi les principaux prédateurs des systèmes marins, les poissons n'étant apparus qu'au le Mésozoïque [407], soit 250 Ma plus tard. Il est donc ironique de penser que les mêmes activités qui stimulent l'industrialisation et la technologie menacent de ramener les

écosystèmes marins dans le passé [405].

1.2.2 Les pompes océaniques, véritables moteurs de la séquestration du carbone

L'activité humaine provoque une élévation anormale de la concentration en dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère de part la combustion d'énergie fossile, la production de ciment et la modification des terres [113]. Cette production de CO_2 anthropogénique est piégée à 29% par la biosphère terrestre tandis que 26% est séquestrée dans les océans [262]. En océanographie, quatre voies sont connues pour modifier la concentration en carbone au sein de la colonne d'eau : la "pompe microbienne", la "contre pompe des carbonates", ainsi que deux voies majeures favorisant la diminution de la concentration de CO_2 atmosphérique: la "pompe physico-chimique" et la "pompe biologique".

La pompe physique à carbone est un mécanisme perpétuel d'échanges physico-chimiques. Brièvement, le CO_2 atmosphérique se dissout dans l'océan selon la loi de Henry qui définit à l'équilibre les concentrations en gaz dissous dans un liquide et montre que la solubilité d'un gaz est inversement proportionnelle à la température. Par conséquent, cet échange passif à l'interface atmosphère/océan est plus ou moins intense selon les régions du globe. Les zones polaires et subpolaires de notre planète sont considérées comme des puits à carbone, à l'opposé des régions équatoriales jugées comme des sources de carbone en raison du dégazage de CO_2 . Associées à cette solubilité, les régions polaires sont aussi connues pour être les moteurs de la circulation thermohaline globale car c'est à ces latitudes extrêmes que se forment les eaux les plus denses. En effet, la densité de l'eau dépend principalement de deux paramètres, la température et la salinité. Une eau salée et froide est plus lourde qu'une eau chaude et peu salée. Par conséquent, les eaux denses néo-formées au niveau des pôles plongent à plusieurs milliers de mètres de profondeur et sont responsables de la majeure partie du transfert de la matière dissoute et particulaire [438] pour plusieurs milliers d'années [67]. Toutefois à échelle pluri-annuelle, la variabilité de l'absorption de CO_2 par les océans (diminution dans les années 1990 mais forte augmentation dans les années 2000) semble s'expliquer principalement par les changements de circulation océanique (approfondissement des eaux de surface froides et montée compensatoire des eaux profondes) [128]. Outre le terme "pompe physique", on peut aussi retrouver ce mécanisme sous l'appellation "pompe de solubilité".

Parallèlement à cette machinerie s'ajoute la pompe biologique à carbone (Fig. 1.5). Grâce à la photosynthèse réalisée par le phytoplancton dans la zone euphotique (zone océanique exposée à une lumière suffisante pour que les organismes autotrophes puissent réaliser la photosynthèse), le CO_2 atmosphérique à la surface de l'océan est fixé et transformé en carbone organique sous forme particulaire (POC) et dissoute (DOC) [120]. Le POC est directement généré par le phytoplancton *via* le processus d'agrégation/coagulation [242]

1.2 LES FORÇAGES ÉCOSYSTÉMIQUES CLÉS POTENTIELLEMENT IMPACTÉS PAR LA PROLIFÉRATION DES GÉLATINEUX 15

ou indirectement après consommation et égestion par le zooplancton (Fig. 1.5). Les particules organiques observées dans le milieu marin sont essentiellement constituées de phytoplanctons sénescents, de pelotes fécales, de mues et de carcasses d'organismes ou encore d'exsudats peptidiques [36]. Au cours de leur trajet vers l'océan profond, l'ensemble des particules marines sont soumises à plusieurs processus physiques et biologiques telles que la sédimentation et la reminéralisation [442, 470]. La vitesse de sédimentation est décrite par la loi de Stokes qui retranscrit la force de frottement d'un fluide sur une sphère. On distingue deux types de particules: celles qui sédimentent et dont la force de frottement est inférieure à la force de gravité, et celles suspendues dans la colonne d'eau dont la force de frottement est égale à la force de gravité. La reminéralisation, quant à elle, correspond à une dégradation de la matière labile de la neige marine par les microorganismes vers sa forme dissoute, la rendant de plus en plus réfractaire.

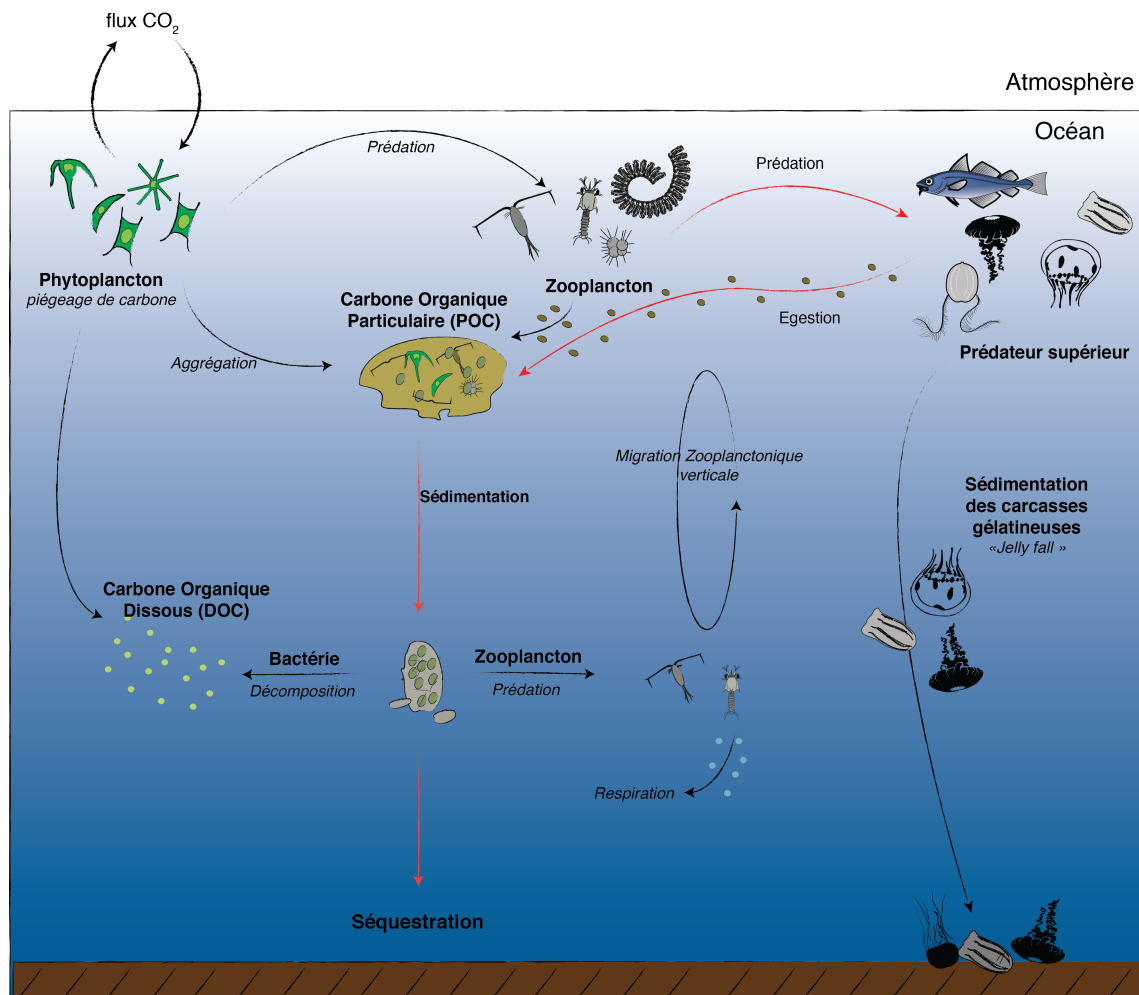


Figure 1.5: Représentation schématique de la pompe biologique dans les océans.

Il arrive aussi parfois que les particules soient soumises à un transport actif dû à la mi-

gration verticale du zooplancton (Fig. 1.5). Tout au long de son trajet, le zooplancton excrète de nombreuses pelotes fécales qui participent au transfert de matières de la surface vers le fond. Actuellement, il est estimé que la fraction de carbone exportée sous forme de POC à la base de la couche euphotique varie entre 0.28 et 30% de la production primaire et entre 0.10% et 8.8% à des profondeurs dépassant le kilomètre [296]. Au final, seule une infime fraction, inférieure à 1% [144] parvient à rejoindre les sédiments, séquestrant alors le carbone pour des millions d'années [396].

Quel rôle jouent les gélatineux au sein de la pompe biologique ? Pendant les épisodes de prolifération, les organismes gélatineux engendrent un export de POC vers l'océan profond *via* la sédimentation de leurs cadavres, on parle aussi de "Jelly falls" (Fig. 1.5) [266]. Trois groupes zooplanctoniques gélatineux ont été identifiés comme étant des acteurs majeurs de la pompe biologique : les cnidaires [49, 463], les pyrosomes [263, 264] et les salpes [441, 455]. Les fortes vitesses de sédimentation enregistrées sur les cadavres de gélatineux associées à de faibles taux de dégradation par les bactéries permettent un transfert d'énergie significatif vers le fond marin, qui sera alors rapidement utilisé par les charognards [263, 464]. Les gélatineux participent aussi aux flux de matière par le processus d'égestion. En effet, la contribution des pelotes fécales aux flux de POC total varie suivant les régions, les saisons, et les profondeurs mais dépend surtout d'autres facteurs incluant les tailles, la composition des espèces et l'abondance des communautés planctoniques [117]. Pour le zooplancton gélatineux, et en l'occurrence les salpes, les pelotes fécales sont larges, compactes et atteignent des vitesses de chute de l'ordre de 1 000 m.d⁻¹ [362]. Pendant les années à forte abondance aux Bermudes, 60% de l'export total mesuré à 200m par les trappes à sédiments correspondait à des pelotes fécales de salpes [455]. Les appendiculaires contribuent aussi à l'export de carbone de par l'abandon de dizaines de logettes muqueuses chaque jour [424] encombrées par une grande concentration de particules non digérées [7] et dont les vitesses de sédimentation varient entre 10 et 800 m.d⁻¹ [289]. La participation des appendiculaires à l'export de carbone a été estimée entre 12 et 83% de l'export total [7]. Concernant le groupe des cnidaires (essentiellement les scyphozoaires), une grande majorité sécrète un mucus digestif concentrant de la matière organique non digérée. Cependant, à ce jour aucune vitesse de chute de leurs matières fécales a été estimée. Leur contribution dans la pompe biologique reste alors inconnue.

1.3 Zone d'étude : La mer Méditerranée

1.3.1 Cadre physico-chimique du bassin

La Méditerranée est une mer semi-fermée constituée de deux sous bassins, Ouest et Est, reliés par le détroit de Sicile. Cette mer est soumise à d'intenses forçages environnementaux

(température, vent), responsables d'une perte en eau par évaporation plus conséquente comparée aux apports issus des précipitations et des fleuves. Dans le bassin Ouest, les vents dominants secs et froids (Mistrals et Tramontane) canalisés par les massifs montagneux (Alpes, Massif central et Pyrénées) accentuent l'évaporation et le refroidissement des eaux de surface. À l'échelle annuelle, le déficit hydrique est estimé à 0.54 m.a^{-1} [48] et est compensé en partie seulement par une entrée d'eau d'origine atlantique en surface, *via* le détroit de Gibraltar, et un transport d'eau intermédiaire d'Est en Ouest [365, 502]. Le couplage atmosphère/océan est donc le principal moteur de la circulation thermohaline dans le bassin, cette mer est ainsi souvent considérée comme étant une version réduite de la circulation océanique globale [270].

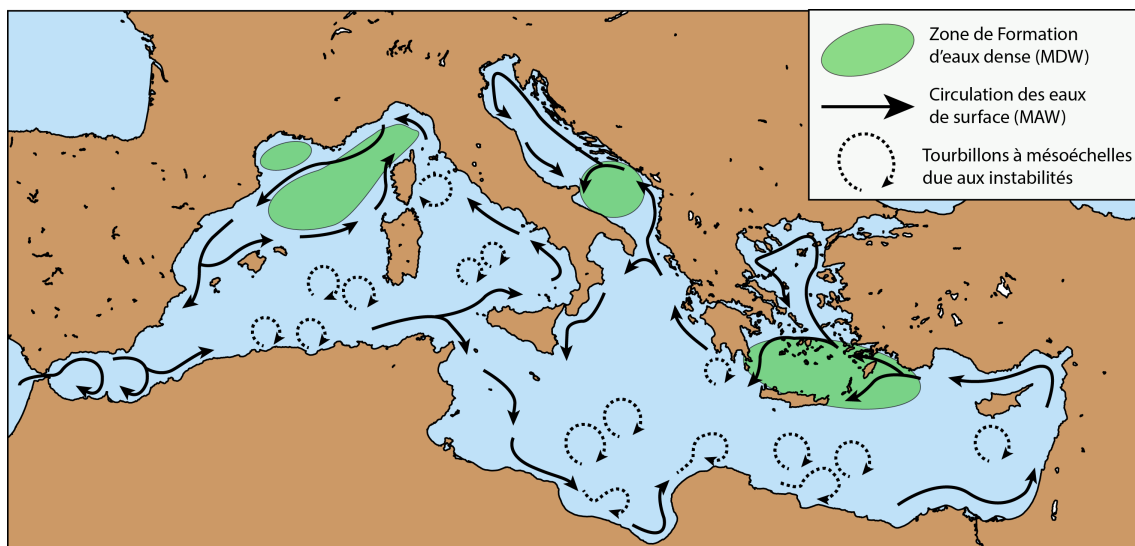


Figure 1.6: Représentation schématique de la circulation des eaux atlantiques modifiées (MAW; eaux de surface) dans le bassin Méditerranéen d'après Millot (1999).

La circulation générale en mer Méditerranée est cyclonique, c'est-à-dire qu'elle suit le sens inverse des aiguilles d'une montre (Fig. 1.6). Les eaux atlantiques entrantes se déplacent vers l'Est, en longeant les côtes Africaines et voient leurs propriétés physico-chimiques être modifiées progressivement. On les appelle alors les eaux atlantiques modifiées (Modified Atlantic Water ; MAW). Malgré ces remaniements, les MAW restent en surface (0 - 100 m) et débutent une circulation cyclonique dans le bassin Ouest. Au niveau du détroit de Sicile, deux tiers des MAW se dirigent vers le bassin Oriental alors que le reste remonte vers le Nord de part et d'autre de la Corse (courant Corse et veine Tyrrhénienne; Fig. 1.6). Au niveau du cap Corse, les deux courants initialement séparés fusionnent à nouveau pour former le courant Nord Méditerranéen. En mer Ligure, le courant Nord poursuit une circulation cyclonique de surface en longeant les côtes italiennes, françaises puis espagnoles.

Au cours de l'hiver, le refroidissement des MAW donne naissance à des eaux hivernales intermédiaires (Winter Intermediate Water ; WIW) qui coulent sous les eaux atlantiques modifiées de surface, moins denses et plus chaudes. Dans le bassin Est, l'effet de Coriolis reste dominant ce qui provoque une circulation générale cyclonique le long de la pente continentale. Même si la dynamique à mésoéchelle reste encore largement débattue au Sud, la circulation est fortement instable avec la présence de nombreux tourbillons en mer ouverte (Fig. 1.6) pouvant parcourir des centaines de kilomètres et avoir des durées de vie de plusieurs années [199].

En Méditerranée, trois zones majeures de formation d'eaux intermédiaire et profonde ont été recensées : le golfe du Lion (bassin Occidental), le sud de l'Adriatique et le Nord-Ouest du bassin Levantin, au large de Rhodes [95] (Fig. 1.6). Ces trois régions ont la particularité d'être associées à des gyres ressemblant à d'immenses tourbillons pérennes, dus à la force de Coriolis, qui isole les masses d'eau en leur centre. En période hivernale, les masses d'eau sont soumises à une importante évaporation et à une diminution de température provoquant une perte de flottabilité et actionnant des processus de convection et/ou de "cascading".

La convection profonde hivernale se structure en trois phases principales [311]: (i) la phase de préconditionnement caractérisée par une intensification du gyre cyclonique, créant un dôme isopycnal et isolant une masse d'eau centrale, (ii) la phase de mélange caractérisée par une perte de flottabilité de la masse d'eau centrale en raison des forçages atmosphériques et (iii) la phase de dégénérescence, définie par une dislocation de la zone de mélange en plusieurs entités avant une restratification progressive de la colonne d'eau [233, 467]. Lors du mélange, les vitesses verticales dans la zone convective peuvent atteindre 10 cm.s^{-1} et c'est à ce moment que les nouvelles eaux profondes Méditerranéennes (nMDW, "new Mediterranean Deep Waters"), plus chaudes et salées que les anciennes se forment [467]. Dans le cas d'événement intense, la profondeur de la couche de mélange peut atteindre plus de 2000 mètres de profondeur, provoquant ainsi un apport considérable de nutriments vers les couches supérieures. Cependant, le lien entre les convections profondes hivernales et l'intensité du bloom printanier reste encore à démontrer [275]. Dans la partie orientale et plus particulièrement au niveau du gyre de Rhodes, des masses d'eau intermédiaire peuvent aussi être formées lors de convection on les appelle les eaux levantines intermédiaires (LIW). Les LIW, formées sous l'effet de l'évaporation en mer Levantine, constituent la masse d'eau chaude la plus salée du bassin [253]. Les caractéristiques physiques des LIW peuvent être visibles dans le bassin Ouest car ces dernières pénètrent dans la partie occidentale par le détroit de Sicile, entre 300 et 800 mètres de profondeur, et suivent la circulation cyclonique de surface.

Les masses d'eau profonde de la Méditerranée peuvent aussi se former sur le plateau continental et couler le long du talus, on parle de cascading. On distingue quatre phases indépendantes [427]: (i) la phase de préconditionnement caractérisée par l'accumulation

d'eau dense sur un plateau continental, (ii) la phase active définie par l'écoulement des eaux denses le long du talus continental, (iii) la phase principale où le flux devient quasi permanent le long de la pente et (iv) la phase finale caractérisée par un décrochement des eaux denses du talus continental lorsque celles-ci atteignent une flottabilité neutre. Le volume d'eau dense formée sur le plateau continental du golfe du Lion est nettement inférieur à celui mis en jeu par la convection profonde. Cependant, il n'en demeure pas moins un phénomène majeur dans l'échange de matière organique et sédimentaire vers les zones profondes entre les écosystèmes côtiers et hauturiers [79, 121, 352].

La mer Méditerranée a été définie comme particulièrement sensible aux changements climatiques, en raison du fort couplage océan/atmosphère [172]. Des travaux de modélisation ont confirmé que le changement climatique pourrait provoquer un renforcement de la stratification de la colonne d'eau et un affaiblissement de la convection profonde [445, 471]. En raison de ces forçages abiotiques, la mer Méditerranée est fréquemment considérée comme étant un modèle réduit de l'océan global, dans la mesure où elle permet d'étudier à une échelle régionale de nombreux processus intervenants à échelle mondiale (convection, formation d'eau dense, échange entre le milieu côtier et hauturier, réponse aux changements environnementaux [270]).

1.3.2 Les communautés planctoniques en mer Méditerranée

Producteurs primaires. La dynamique physico-chimique joue un rôle majeur sur la distribution du phytoplancton à l'échelle de la mer Méditerranée. Les faibles concentrations en phosphore inorganique dans la plupart des sous bassins la définissent comme une mer "oligotrophe", limitant la production primaire et la concentration en chlorophylle *a* ($< 0.2 \mu\text{g Chla.L}^{-1}$). À l'échelle du bassin, la variabilité de la Chla est liée aux principaux processus climatiques comme la NAO, le jet Est Atlantique et les oscillations Méditerranéennes [237]. Les données satellites et les mesures *in situ* enregistrées en Méditerranée ont mis en évidence un gradient oligotrophe Ouest/Est [56, 63] et un approfondissement de la profondeur maximale de Chla (DCM; [132]). D'Ortenzio et Ribera d'Alcala (2009) ont divisé le bassin en 7 biorégions grâce à la phénologie du phytoplancton observée par satellite. Une étude plus récente a analysé la variabilité interannuelle de cette biorégionalisation et a permis d'identifier 4 nouveaux régimes trophiques supplémentaires avec des cycles saisonniers de biomasses phytoplanctoniques atypiques [315] (Fig 1.7). La province "Bloom", localisée exclusivement au Nord-Ouest de la Méditerranée, est la région la plus productive et semble être associée aux processus de convection profonde. Dans cette biorégion, l'apport de nutriments par la dynamique physique verticale est tel qu'au moment de la stratification les conditions environnementales sont optimales pour induire une intense prolifération phytoplanctonique. La biomasse augmente jusqu'à 6 fois la valeur de base [274]. La récente biorégionalisation a permis d'identifier un nouveau régime trophique,

nommé "Anomalous", défini par des pics de biomasse phytoplanctonique supérieurs à 1.09 mg.m^{-3} en lien avec les années de convections exceptionnelles (2005, 2006, 2008, 2010 et 2013) [315]. À échelle interannuelle, certaines zones de la Méditerranée ont été caractérisées "d'intermédiaire" en raison de l'alternance entre les régimes trophiques. Les changements en terme de productivité au niveau de ces régions sont essentiellement dus à l'instabilité des processus physiques à mésoéchelle (fronts, tourbillons). Les alternances de productivité dues à la variabilité saisonnière et la dynamique physique laissent place à des changements de populations phytoplanctoniques par différents groupes fonctionnels.

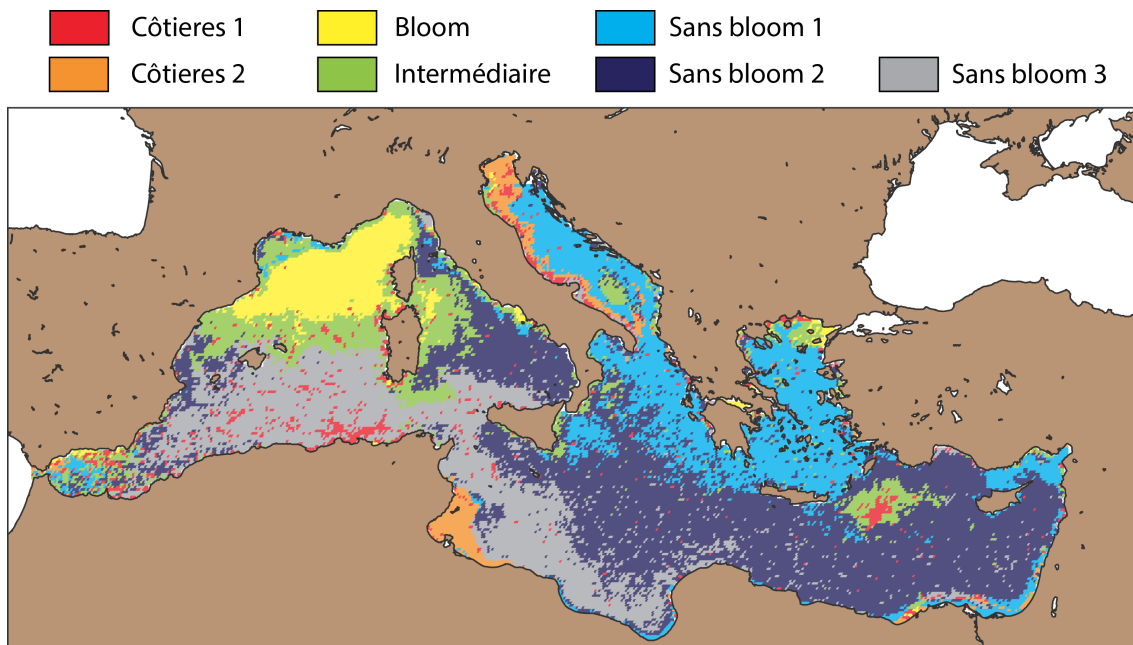


Figure 1.7: Distribution spatiale des régimes trophiques climatologiques définis initialement par D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà (2009) et re-travaillée à échelle interannuelle par Mayot et al. 2016.

Picoplancton ($0.2\mu\text{m} - 2\mu\text{m}$). Comme dans la plupart des régions oligotrophes, la biomasse phytoplanctonique est essentiellement dominée par le picophytoplancton et plus précisément par les cyanobactéries [276]. La Méditerranée ne dérogeant pas à cette règle, les populations de cyanobactéries représentent respectivement 59% et 65% du total de Chla et de la production primaire [301]. Dans les eaux de surface, les deux groupes majoritaires sont les *Synechococcus* et les *Prochlorococcus* qui peuvent atteindre des valeurs d'abondance supérieures à $10^4 \text{ cellules.ml}^{-1}$ [93, 508].

Nanoplancton ($2\mu\text{m} - 20\mu\text{m}$). En règle générale, la contribution du nanophytoplancton diminue avec la concentration en Chla [276]. Le nanophytoplancton regroupe principalement les dinoflagellés, les coccolithophores et les petites diatomés solitaires. Les nanoflag-

ellés représentent la majorité de cette classe de taille en terme d'abondance [123, 307] et les prymnésiophytes (classe des coccolithophores) représentent une incroyable diversité [112]. Concernant le gradient longitudinal, il a été démontré une augmentation de la diversité de dinoflagellés et principalement celle des coccolithophores dans les stations situées à l'Est [222]. Le nanophytoplancton semble donc être privilégié dans les régions avec une forte stratification [44, 223, 378].

Microplancton (20 μ m - 200 μ m). Qu'elles soient coloniales ou solitaires, les diatomées sont les organismes majoritaires au sein de ce groupe mais leurs proliférations restent éphémères et localisées. Par exemple, en période printanière dans la région du golfe du Lion, la contribution des diatomées à l'ensemble de la communauté microphytoplanctonique a été estimée à plus de 95% [315]. Le phytoplancton de grande taille a une forte capacité sédimentaire ce qui fait de lui un acteur majeur dans la séquestration de carbone *via* la pompe biologique [256]. Néanmoins, la concomitance entre les proliférations microphytoplanctoniques et les événements massifs d'export [194, 195, 214] laisse supposer que les blooms de diatomées sont faiblement exploités par les populations zooplanctoniques [137].

Zooplancton. Tout comme la majorité des classes décrites jusqu'à présent, un gradient longitudinal est clairement visible pour le zooplancton en mer Méditerranée. Le stock de zooplancton entre 0 et 200 m de profondeur a été estimé à 64 ind.m⁻³ et 32 ind.m⁻³ dans la région Ouest et Est du bassin respectivement [330]. En surface, les communautés zooplanctoniques sont extrêmement diversifiées et les copépodes représentent le groupe majoritaire en terme d'abondance et de biomasse [165]. Les différents traits écologiques des deux principaux ordres de copépodes (Calanoïdes et Cyclopoïdes) déterminent leurs distributions spatiale et saisonnière [506]. Les autres groupes de zooplancton sont nettement moins abondants que les copépodes. On observe principalement : (i) les crustacés sur les côtes et le long de la pente continentale [225, 403] qui peuvent représenter 6% du mésozooplancton à certaines périodes de l'année [440], (ii) les ostracodes dont l'abondance relative augmente de 2% à 11% pour des profondeurs de 50m et 200m respectivement [61] et (iii) le zooplancton gélatineux. Ce dernier groupe est très diversifié et peut périodiquement massivement proliférer pendant plusieurs jours ou mois en raison de leur fort taux de croissance en condition optimale [178]. Pouvant être filtreur passif ou prédateur vorace, le zooplancton gélatineux a su trouver sa place dans l'écosystème méditerranéen. Au sein de la catégorie des filtreurs on retrouve essentiellement les salpes (*Salpa fusiformis*, *Salpa maxima*, *Thalia democratica*), les doliolles (*Doliolum denticulatum*) et les appendiculaires (*Oikopleura* spp.). À titre d'exemple, en mer Ligure la contribution des appendiculaires peut parfois atteindre 38% de l'abondance totale du zooplancton [279]. Concernant le zooplancton gélatineux carnivore, on retrouve plus particulièrement les siphonophores dominés respectivement par les espèces *Sagitta enflata* et *Muggiaea atlantica*.

Les vraies méduses en Méditerranée. En mer Méditerranée, 12 espèces de scyphoméduses prolifèrent [26, 171] mais leur distribution est difficile à prédire en raison d'une répartition irrégulière et d'un manque d'observation. Bien que l'augmentation des gélatineux reste largement discutée à échelle globale, en Méditerranée il semble évident que certaines espèces de méduses prolifèrent [68, 103]. L'espèce *Chrysaora hysoscella* était présente dans le golfe de Trieste entre 1874 et 1911 mais elle n'y est plus documentée depuis 1981 [126]. En revanche, au cours de ces dernières années des proliférations successives de cette espèce ont été enregistrées en mer Egée et Adriatique [244, 350]. En effet, la mer Adriatique n'est pas épargnée par ces phénomènes sporadiques notamment pour les espèces *Rhizostoma pulmo*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Aurelia aurita* et *Aequorea forskalea* [244, 304]. De plus, des espèces invasives se sont aussi implantées dans les écosystèmes méditerranéens. On peut citer les espèces : (i) *Rhopilema nomadica* qui provoque de nombreux problèmes sociétaux et économiques dans le bassin Est (Égypte, Israël, Turquie, Grèce et Libye; [159, 310]), (ii) *Cassiopea andromeda* observée pour la première fois au début du XX^{ème} siècle dans le bassin Est [158], (iii) *Phyllorhiza punctata* a été observée tout d'abord en 1995 dans le bassin Est [158, 162] avant de s'étendre dans le bassin Ouest depuis 2009, (iv) *Carybdea marsupialis*, la seule cuboméduse de Méditerranée, observée en 1878 dans la mer Adriatique [130] et qui se propage à l'ensemble du bassin Ouest [55, 114] et enfin (v) les deux cténophores *Mnemiopsis leidyi* et *Beroe ovata* établies depuis 1990 et 2004 respectivement dans plusieurs sous-bassins [157, 161, 226, 240, 429, 431–433]. Récemment d'autres nouvelles espèces semblent s'installer en Méditerranée comme *Marivagia stellata* [160], *Catostylus tagi* jusque-là spécifique à l'Atlantique [344] et *Aequorea globosa* une hydroméduse caractéristique de l'Indo-Pacifique [475].

1.3.3 *Pelagia noctiluca*, une méduse commune et abondante en mer Méditerranée

Phylogénie. Les proliférations de méduses mentionnées dans le paragraphe précédent restent anodines comparées aux blooms récurrents de la méduse la plus connue et abondante du bassin méditerranéen : *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). Cette méduse fait partie de la classe des scyphozoaires et de l'ordre des Semaestomeae dont les caractéristiques majeures sont la présence de filaments gastriques, de 4 bras péribuccaux, de nombreux tentacules marginaux creux implémentés autour de l'ombrelle et de gonades ancrées autour de la cavité gastrique [248, 414]. Au sein de l'ordre des Semaestomeae qui est dominé par des espèces typiques des eaux tempérées et tropicales [71], *P. noctiluca* fait partie de la famille des Pelagiidae regroupant les genres *Pelagia* et *Chrysaora*.

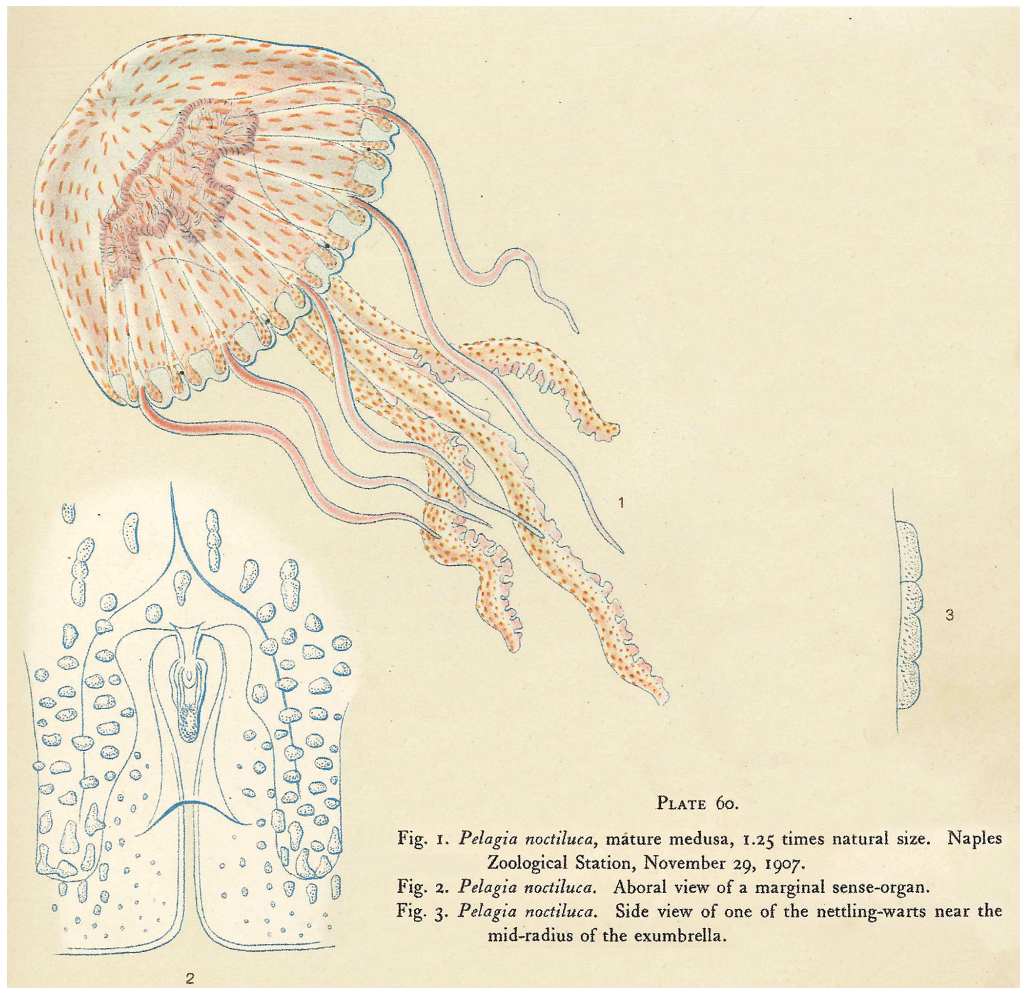


Figure 1.8: Planche dessinée par Mayer en 1910 représentant *Pelagia noctiluca* (1), un de ses organes sensoriels marginaux (2) et une de ses nombreuses verrues situées sur l'ombrelle (3).

Morphologie. Les *P. noctiluca* adultes possèdent une ombrelle ornée de verrues organisées radialement surmontant une cavité gastrique d'où partent 4 bras oraux décorés d'extension dermique ayant un aspect similaire à de la dentelle (Fig. 1.8). Autour de l'ombrelle on retrouve 16 lobes marginaux et 8 tentacules [248]. Cette méduse est très urticante à cause de la présence de petites cellules, appelées cnidocyte situés sur l'ensemble du corps. Les cellules renferment chacune un petit filament, similaire à un harpon, qui se décharge à la suite d'un stimulus calcique, on parle de calcium dépendance [416]. Le déclenchement des cellules urticantes est mécanique et se fait aussi bien sur des animaux vivants que des objets inertes [391] ce qui permet d'assurer à la fois le processus de défense et de prédation. De plus, les nématocystes stockent des toxines antigéniques (cardiotoxine; [347]) qui provoquent des brûlures et de l'hyperpigmentation chez l'homme. Par conséquent, cette méduse est considérée comme une nuisance du point de vue sociétal et

économique [31, 125, 136, 303, 387, 389, 477]. A titre d'exemple, dans l'océan Atlantique, les agrégations massives de *P. noctiluca* ont perturbé les opérations de mariculture et ont provoqué d'importantes mortalités dans les piscicultures [136]. En Irlande du Nord, cette espèce a causé la mort de plus de 250 000 saumons dans les fermes aquacoles et des milliers de piqûres sur les pêcheurs et les baigneurs [389]. Outre sa dangerosité, cette espèce est aussi bioluminescente. Chez les cnidaires, ce phénomène est plutôt commun à l'exception des cubozoaires [196]. La libération de cette énergie sous forme de lumière bleue (475 nm ; [339, 435]) semble être induite par un signal du système nerveux suite à une stimulation mécanique. La lumière provient essentiellement d'une réaction entre les ions calcium et des photoprotéines [196]. Les régions de production de la lumière sont encore mal définies chez cette espèce même si les verrues situées sur l'ombrelle semblent en être les premières responsables [414].

Reproduction et cycle de vie. La méduse *P. noctiluca* est sexuée et présente un cycle de vie holoplanctonique [14] court estimé à 1 an [302, 418]. Cependant, l'absence de stade polype chez cette espèce rend la prédiction de son occurrence difficile. Au cours du cycle de vie, la couleur de la méduse varie du jaune chez les juvéniles au rose chez les adultes. Les mâles et les femelles se différencient grâce aux gonades dont l'aspect est respectivement lisse et rose ou granuleux et brunâtre [150]. La fécondation peut être externe (dans la colonne d'eau) ou interne (à l'intérieur du corps de la méduse) [14]. Dans le cas d'une fécondation externe, les oocystes sont relâchés dans le milieu au sein d'un mucus adhésif et attractif pour les spermatozoïdes dans le but de favoriser le succès de la fertilisation. La ponte et l'émission des gamètes sont supposés être dépendant des variations lumineuses [9, 224, 281] mais ce phénomène reste encore méconnu. Pour la fécondation interne, les oeufs sont directement fécondés dans les gonades ou dans la cavité gastrique de la femelle comme chez d'autres espèces de scyphozoaire. Le cycle de vie sera plus longuement discuté dans le chapitre IV de cette thèse.

Les zones géographiques de pontes de *P. noctiluca* ne sont pas clairement définies. En Méditerranée, la reproduction sexuelle de cette méduse est supposée permanente tout au long de l'année avec deux pics saisonniers de pontes et de développements embryologiques : printemps et automne [324]. Néanmoins, la période de reproduction en Atlantique semble plus courte [247]. Chez *P. noctiluca*, comme pour la plupart des organismes, la reproduction représente des dépenses énergétiques importantes et est étroitement liée à la température du milieu. Ce facteur agit essentiellement sur le développement des gonades et participe donc à la variabilité du cycle de vie. A l'inverse, la ressource énergétique disponible (stockée sous forme de lipides ou fraîche assimilée) affecte majoritairement le processus et le succès de la reproduction. Il est également supposé que les blooms saisonniers de phytoplancton et de zooplancton accélèrent le taux de gamétogenèse chez *P. noctiluca*. Ces observations expliquent donc les changements saisonniers observés dans l'activité des gonades

(développement des gonades, qualité des gamètes, fécondité). Il en ressort également que la taille des oeufs de *P. noctiluca* reste tributaire à la fois des facteurs biotiques et abiotiques [324]). Par exemple, dans le détroit de Messine, les évènements de pontes et de fertilisation des oeufs ont lieu principalement en mai et octobre, lorsque l'eau est à une température de 19°C. Du point de vue biogéochimique, les trois composés moléculaires majoritairement présents au sein des gonades de *P. noctiluca* sont des réserves protéiques, des lipides et une faible concentration de carbohydrates [324]. La concentration en protéines est maximale dans les gonades durant les périodes de pré-ponte mais fluctue suivant les saisons. Les réserves lipidiques, utilisées par les larves, sont quant à elles en augmentation pendant la période printanière et restent constantes au cours de l'été. Chez ce scyphozoaire, les lipides sont essentiels car ils représentent un stock non négligeable d'énergie qui permettent d'assurer à la fois les performances physiologiques et le cycle de gamétogenèse lors de pénuries alimentaires.

Aire de répartition. La méduse *P. noctiluca* est typique des eaux chaudes mais arrive à supporter des changements de température importants de 8°C à 22°C [24]. A l'échelle globale, cette espèce est principalement observée dans les zones tropicales (Golfe du Mexique ; [185]) et tempérées (Pacifique Nord et Atlantique Nord; [37, 136, 278, 309, 386, 414]). Elles semblent proliférer le long des côtes californiennes [164], irlandaises [136] et méditerranéennes [94, 309] mais restent néanmoins absentes plus loin que la latitude 42°S [151]. En Méditerranée, les proliférations de *P. noctiluca* peuvent atteindre plus de 100 méduses.m⁻³ pour des périodes allant du jour à la semaine [303, 503]. Les premiers enregistrements de ce scyphozoaire ont été réalisés de 1775 à 1986 dans la partie Ouest du bassin méditerranéen [182]. Jusqu'en 1990, cette espèce semblait proliférer de manière récurrente tous les 12 ans mais ces dernières années, des blooms sont observés chaque année [46, 497]. Dans le bassin Est, notamment en Adriatique, cette espèce était considérée comme rare jusqu'en 1977 [503] mais depuis elle a pullulé, notamment entre les années 2004 et 2007 [244, 497]. La répartition de cette espèce dépend fortement des structures physiques à méso-échelle (les tourbillons, les zones frontales) et leurs arrivées sporadiques sur les côtes sont principalement liées au régime des vents [26, 146, 186, 503]. Les *P. noctiluca* adultes sont généralement observées en mer ouverte près des zones frontales [146, 309, 338] alors que les juvéniles sont souvent concentrés dans les veines d'eaux périphériques [338]. Du point de vue de la distribution verticale, *P. noctiluca* réalise d'importantes migrations nyctémérales [305, 504]. La nuit elle se situe principalement entre la surface et 150 m de profondeur alors que la journée on la retrouve entre 300m et 500m de profondeur [154, 257, 309, 314]. À ce jour l'hypothèse la plus probable pour expliquer cette migration journalière est que cette espèce suit les distributions de ses proies zooplanctoniques [255, 303, 415, 419]. Quelques auteurs ont aussi supposé qu'elles essayaient d'éviter leurs prédateurs visuels [209, 385], ou qu'elles étaient rarement en surface pour éviter les dommages liés aux vagues [503].

Alimentation. *P. noctiluca* Le comportement alimentaire chez *P. noctiluca* est le résultat d'une synchronisation parfaite entre les extensions dermiques. La pêche se caractérise par un étirement des tentacules sur plusieurs mètres de long à la recherche de proies potentielles. Une fois touché par un corps étranger (proies ou particules), le tentacule a la capacité de se rétracter jusqu'à 2 à 4 cm en quelques secondes indépendamment des sept autres. Le bras oral le plus proche du tentacule récupère la proie immobilisée et la remonte au manubrium puis à la cavité gastrique en quelques minutes. Entre-temps, le tentacule perturbé reprend sa position initiale à la recherche de proies supplémentaires et les taux de pulsations de la méduse se réduisent. Les analyses microscopiques de la cavité gastrique de *P. noctiluca* ont permis de définir différents temps de digestion suivant le type de proies ingérées (salpes, copépodes, larves de poissons). A titre d'exemple, une larve de poissons est digérée entre 2.5 et 3 heures pour une méduse de 4 à 110 mm de diamètre [388] alors que 4 heures sont nécessaires pour un copépode. L'analyse des contenus stomacaux de *P. noctiluca* a permis de définir un comportement alimentaire opportuniste et non sélectif. En effet, cette méduse exerce une importante pression de prédation sur la chaîne alimentaire épipélagique et se nourrit d'une large diversité de proies ichtyoplanctonique et zooplanctonique [305]. Les proliférations de *P. noctiluca* sont également associées à de fortes concentrations en producteur primaire car eux-même sont responsables de la croissance des herbivores appréciés par le scyphozoaire. En Méditerranée, les principales proies retrouvées dans la cavité gastrique sont des copépodes, des chaetognathes, des cladocères, des ptéropodes, des scyphozoaires ainsi que des oeufs et des larves de poissons [302, 413, 415]. A la différence d'autres espèces de scyphozoaire, *P. noctiluca* ne montre aucun changement de régime alimentaire au cours de sa croissance [109, 413]. Ceci est principalement dû à la capacité qu'ont les éphyrules à se nourrir de proies parfois plus grandes qu'elles comme certains chaetognathes (15 mm de long ; [413]) ou larves de poissons (~ 10 mm de long ; [388]). En raison de sa forte activité alimentaire, *P. noctiluca* est considérée comme étant : (i) un acteur majeur dans la structuration de la communauté planctonique et (ii) un excellent compétiteur pour la ressource, notamment avec les larves de poissons et les adultes. Dans un futur proche, cette méduse peut jouer un rôle non négligeable au sein des écosystèmes méditerranéens de par l'élimination de ses compétiteurs directs et engendrer des modifications irréversibles dans la chaîne alimentaire [413]. A ce jour, les seuls prédateurs connus de *P. noctiluca* en mer Méditerranée sont les thons, les espadons, les poissons-lunes et les tortues de mer [81].

1.4 Objectifs et organisation du manuscrit

Au cours de ces dernières années les méduses ont représenté un intérêt scientifique croissant. Néanmoins, de nombreuses questions restent sans réponses concernant la biologie, l'écologie et la biogéochimie associée à ces organismes gélatineux. En particulier plusieurs

interrogations subsistent concernant *Pelagia noctiluca*.

Quel est son abondance, son aire de répartition et son évolution à l'échelle du bassin méditerranéen ? La matière fécale produite sédimente-t-elle dans la colonne d'eau ? Cette méduse participe-t-elle significativement aux flux biogéochimiques ? Quelle est l'implication de cette méduse dans la boucle microbienne ? Quel est son régime alimentaire ? Pourquoi n'arrive-t-on pas à maintenir ces organismes au demeurant coriace en laboratoire ?

Dans ce cadre général, l'objectif principal de cette thèse a donc été de déterminer l'impact de *P. noctiluca* sur l'écosystème méditerranéen à la fois sur les flux biogéochimiques de carbone et sur la structure trophique des communautés zooplanctoniques. Le travail qui suit s'organisera autour de deux grandes parties constituées respectivement de deux chapitres développés sous la forme d'articles scientifiques (introduction, matériel et méthode, résultats et discussion).

La première partie de cette thèse s'attarde principalement à comprendre l'implication de *P. noctiluca* dans les flux biogéochimiques verticaux et plus particulièrement celui de la pompe biologique. Elle est donc organisée de la manière suivante :

1. Le **chapitre II** caractérise l'intensité de la pompe biologique à carbone réalisé par l'ensemble de la communauté planctonique dans le bassin méditerranéen. Ce travail est réalisé sur l'analyse d'une base de données unique incluant l'ensemble des observations des pièges à sédiments pendant le projet SESAME et des observations à long terme à l'aide du profileur à vision marine (UVP). L'étude permettra ainsi de définir un cadre local pour estimer l'impact relatif de cette méduse sur les flux de carbone dans le chapitre suivant.
2. Le **chapitre III** présente un modèle écophysiological basé sur sept processus écophysiologicals majeurs (prédation, l'ingestion, l'assimilation, respiration, reproduction, excrétion et égestion) à l'espèce *P. noctiluca*. Ce chapitre met également en avant l'importance de la méthode d'inférence de paramètre dans la modélisation en se basant à la fois sur une nouvelle approche statistique complexe ("Statistical Model Checking Engineering") en écologie et sur des données de croissance et décroissance mesurées en laboratoire et in situ. Le modèle permettra ainsi d'estimer la matière organique carbonée fécale produite par ce scyphozoaire suite au processus d'égestion. Les paramètres de sédimentation et de reminéralisation seront ensuite estimés à partir de matière fraîche au laboratoire avant d'être introduits dans le modèle. Pour finir, la contribution de *P. noctiluca* à la pompe biologique sera comparée aux estimations obtenues dans le chapitre précédent.

La seconde partie de ce manuscrit s'intéresse à l'écologie trophique de *P. noctiluca* et donc aux transferts horizontaux de matière entre les proies zooplanctoniques et la méduse. Elle est organisée de la manière suivante :

1. Le **chapitre IV** décrit la mise en place d'un protocole de culture pérenne en milieu contrôlé de *P. noctiluca*. En effet, la compréhension de l'écologie trophique du scyphozoaire passe nécessairement par la mise en place de cultures en laboratoire qui, à ce jour, reste particulièrement compliquée à reproduire. Une seule étude a su obtenir des adultes matures en laboratoire suite à une reproduction d'organismes prélevés in situ [281]. En revanche, ces dernières n'atteignaient pas des tailles comparables à celles retrouvées dans l'environnement laissant supposer des croissances incomplètes. L'objectif principal de ce travail a donc été d'améliorer la méthode de culture au laboratoire dans le but de garantir des croissances optimales et des générations successives.
2. Enfin, le **chapitre V** consiste à étudier le régime alimentaire et la position trophique de *P. noctiluca* suivant des approches traditionnelles (contenus stomacaux, isotopie en "bulk") et innovantes (isotopie des acides aminés). Les cultures contrôlées mises au point dans le chapitre précédent associées aux mesures faites sur des organismes directement issus du milieu in situ seront d'une aide primordiale pour replacer l'espèce *P. noctiluca* au sein du réseau trophique marin.

Le manuscrit se terminera sur une discussion générale relatant les conclusions majeures de la thèse. Ce dernier (**chapitre VI**) chapitre développe également quatre points majeurs correspondant aux perspectives que soulève cette thèse, à savoir, la prédiction des variations temporelles et spatiales de *P. noctiluca* en mer Méditerranée, l'amélioration du modèle écophysologique, la relation entre les méduses et le plastique, et la quantification des relations écologiques du scyphozoaire dans l'écosystème marin à l'aide d'outils de biologie moléculaire.

Transition vers le chapitre II. Dans le second chapitre de cette thèse, un bilan global de l'export de POC et de DOC dans le bassin Méditerranéen sera réalisé. Pour cela, nous disposons de mesures faites par des trappes à sédiments dérivantes et des profils verticaux réalisés à l'aide du profileur de vision marine (UVP). La variabilité spatio-temporelle de l'intensité de la pompe biologique ainsi que de la taille et de la teneur en lipides des particules sera analysées. Les données de satellites et des sorties de modèle de communauté phytoplanctonique seront également d'une aide précieuse pour expliquer les variations générales et saisonnières de l'export de POC à l'échelle du bassin. Pour finir, le rôle du carbone dissous et particulaire ainsi que des processus sous-jacents responsables de l'intensité du flux seront discutés.

Chapitre 2

An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea

Simon Ramondenc^a, *Madeleine Goutx*^b, *Fabien Lombard*^a, *Chiara Santinelli*^c, *Lars Stemann*^a, *Gabriel Gorsky*^a, *Lionel Guidi*^{a,d}

^a *Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), Observatoire Océanologique, Villefranche-sur-Mer, France*

^b *Aix-Marseille Université, Université du Sud Toulon-Var, CNRS/INSU, IRD, MIO, UM 110, 13288 Marseille, Cedex 09, France*

^c *CNR, Istituto di Biofisica, Via Moruzzi, 1, 56124 Pisa, Italy*

^d *University of Hawaii, Department of Oceanography, Honolulu, HI 96822, USA*

Article published in Deep-Sea Research Part I in November 2016

2.1 Introduction

Quantifying and understanding mechanisms that export carbon from surface layers to the deep ocean (here export is defined as the flux leaving the euphotic layer) is fundamental for modeling the carbon cycle and its response to future climate changes [167, 261]. However, this is challenging as multiple biological and physical processes mediate its variability [73, 74, 450]. Among these, the biological carbon pump, converting atmospheric CO₂ into organic matter *via* photosynthesis, plays a key role in regulating the ocean's efficiency for carbon sequestering. During this process, particulate, and dissolved organic carbon (POC and DOC, respectively) are released at all levels of the food web through extracellular release, grazing, egestion, excretion, production of fecal pellets, cellular death and viral lysis [206]. Carbon can be exported from the surface to the deep waters by the sinking of large and fast particles [488] as well as by deep-water formation and winter mixing [82, 421]. This vertically-transferred POC and DOC that escape mineralization in the upper layers lead to long-term carbon sequestration in the deep waters.

In that context, the semi-enclosed Mediterranean Sea appears to be a good model to study the biological carbon pump variations in a constrained environment. Indeed, the Mediterranean pelagic ecosystem is mainly limited by inorganic nitrogen and phosphorus available for bacteria and planktonic growth [43, 252, 468]. This limitation results in an overall trophic status similar to the open oceans varying from oligotrophic to ultra-oligotrophic from the western to the eastern basins [252, 342]. Biogenic particle fluxes calculated from a POC to mass ratio [340] or derived from POC/²³⁴Th ratios [446] are higher in the western basin compared to the eastern basin, representing on average 10% and 1%, of primary production, respectively. In addition to this spatial pattern, seasonal variations of particle fluxes have been observed. For example, a recent study conducted at the DYFAMED (DYnamique des Flux de mAtière en MEDiterranée; 43°25'N, 7°52'E) station over a 17 years' time period, showed that organic carbon fluxes were on average higher during spring than summer by a factor of 8 [332]. Finally, seasons are not only affecting the amount of sinking material but also its quality. Sediment trap material showed a higher contribution from carbohydrates in the eastern Mediterranean during spring [239] and higher lipid to protein ratio at the DYFAMED station as the system shifted from spring mesotrophy to summer oligotrophy [180].

Here, within the framework of the SESAME (Southern European Seas: Assessing and Modelling Ecosystem changes) project, we combined all available historical POC data from drifting sediment traps and particle profiles from the Underwater Vision Profiler (UVP) to present a Mediterranean Sea carbon export synthesis and compare these data with DOC fluxes in order to discuss the potential processes leading to carbon export and sequestration in the Mediterranean Sea.

2.2 Material and Methods

2.2.1 Drifting trap-measured carbon export

During the last decades, drifting sediment traps have been used intensively in the Mediterranean Sea to monitor short-term vertical carbon flux in a coherent water mass. The data presented in this synthesis have been collected in the framework of the PROOF, PCRD, and JGOFS programs and gathered through the SESAME project (Fig. 2.1 and Table 2.1). Overall, 187 individual drifting sediment trap (of type PPS3, PPS4 and PPS5) flux measurements were acquired between 1994 and 2004, from sediment traps deployed between 50 and 300 m with sampling intervals between 4 to 36h. Sediment trap deployments, material recovery, and swimmers treatment before sample splitting was performed by the "Cellules Pièges" service [108] according to the JGOFS protocol described in Miquel et al. (1994) [331]. Herein “basin” refers to the Mediterranean Scale estimates while "sub-basin" is used for regional estimates to allow comparisons of fluxes using different methods.

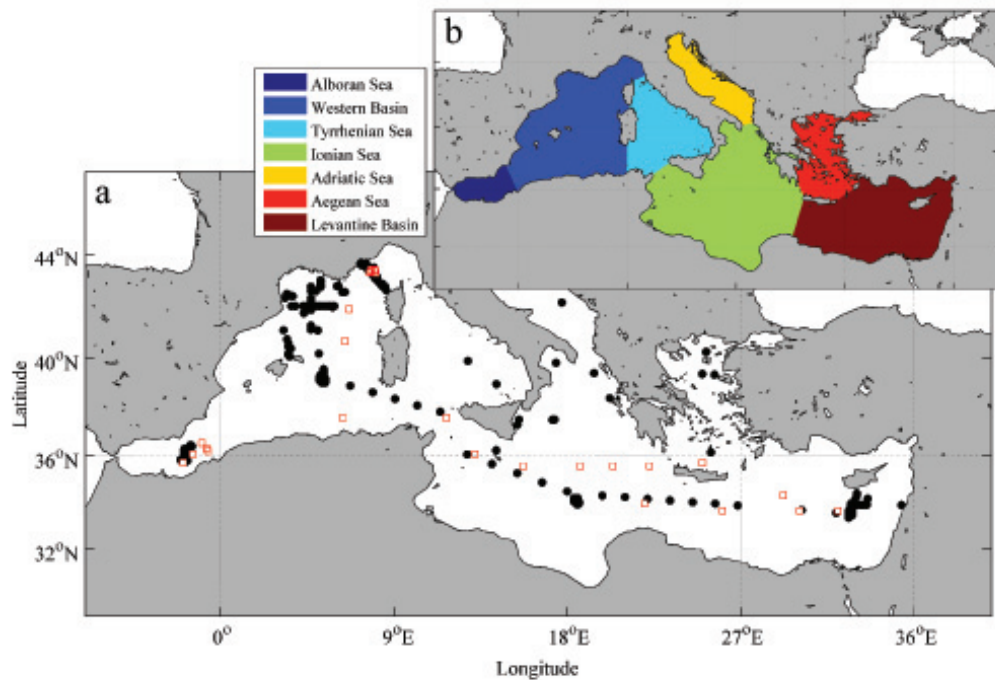


Figure 2.1: (a) Location of particle size distribution profiles (black dots) and sediment traps deployments (red open squares) in the Mediterranean Sea. (b) Segmentation of the Mediterranean Sea in sub-basins used for further analysis and discussions.

Tableau 2.1: UVP and sediment traps (ST) locations and deployment.

Cruise	UVP type	# of Profiles	Min Latitude	Max Latitude	Min Longitude	Max Longitude	Starting Date	Ending Date	Reference
Almofront	2a	16	35.77°N	36.47°N	1.47°W	2.05°W	15-May-91	24-May-91	[451]
Barmed	4a	19	43.42°N	43.42°N	7.87°E	7.87°E	23-Mar-03	25-Jun-03	[195]
BOUM	4a & 5	185	33.47°N	42.62°N	32.77°E	4.95°E	19-Jun-08	18-Jul-08	[341]
Cascade	5	62	41.13°N	42.8°N	6.13°E	3.36°E	2-Mar-11	21-Mar-11	This study
Dyfabac	2a	16	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.36°E	28-Nov-95	3-Dec-95	[195]
Dyfabmed 2007	4a	12	43.37°N	43.56°N	7.9°E	7.5°E	23-Feb-07	14-Dec-07	This study
Dyfabmed 2008	4a	5	43.36°N	43.38°N	7.91°E	7.88°E	23-Jan-08	27-Aug-08	This study
Dyfabmed 2009	4a	4	43.38°N	43.38°N	7.88°E	7.88°E	15-Mar-09	13-Nov-09	This study
Dyfabmed 2010	4a	2	43.37°N	43.37°N	7.9°E	7.84°E	25-Apr-10	11-May-10	This study
Dynaproc 1	2a	24	43.42°N	43.42°N	7.86°E	7.86°E	10-May-95	31-May-95	[195]
Egee2	2c	5	36.16°N	40.26°N	25.63°E	25°E	08-March-98	14-Mar-98	[195]
Euromarge	2a	12	40.07°N	42.95°N	5.2°E	3.45°E	29-Jun-95	7-Jul-95	[195]
Frontal 1992	2a	43	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.36°E	13-Jan-92	19-Nov-92	[452]
Frontal 1993	2a	104	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.26°E	25-Jan-93	10-Dec-93	[452]
Frontal 1994	2a	130	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.36°E	12-Jan-94	3-Dec-94	[452]
Frontal 1995	2a	53	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.36°E	14-Jan-95	22-Jul-95	[452]
Frontal 1996	2a	23	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.36°E	9-Feb-96	18-Jun-96	[452]
Intercalibrage	2c & 4a	13	43.46°N	43.68°N	7.3°E	7.3°E	13-Nov-01	14-Nov-01	[364]
OIM 2006	4a	10	42.77°N	43.65°N	8.55°E	7.4°E	29-Sep-06	30-Sep-06	This study
OIM 2007	4a	17	43.37°N	43.63°N	7.88°E	7.41°E	17-Sep-07	20-Sep-07	This study
OIM 2008	4a	11	42.65°N	43.67°N	8.6°E	7.4°E	19-Sep-08	20-Sep-08	This study
Pauline	2a	4	42.83°N	43.03°N	5.21°E	5.2°E	6-Nov-94	14-Nov-94	[195]
Picnic	2a	18	43.42°N	43.66°N	7.87°E	7.36°E	31-Mar-95	9-Apr-95	[195]
POB 2008	4a	5	40.38°N	41.1°N	3.67°E	3.28°E	19-Mar-08	21-Mar-08	This study
POTES 2008	4a	4	43.42°N	43.45°N	7.85°E	7.85°E	15-Apr-08	16-Apr-08	This study
Potesmer	4a	9	42.57°N	42.83°N	6.47°E	6.05°E	4-May-07	10-May-07	This study
TARA	5	31	33.37°N	43.51°N	35.33°E	7.89°E	11-Oct-09	15-Dec-09	This study

Cruise	ST type	# Fluxes	Min Latitude	Max Latitude	Min Longitude	Max Longitude	Starting Date	Ending Date	Reference
Almofront	PPS5	5	35.72°N	36.53°N	0.63°W	1.92°W	27-Dec-97	8-Jan-98	[456]
Dynaproc 1	PPS5	39	43.42°N	43.42°N	7.85°E	7.85°E	13-May-95	3-Jun-95	[180]
Dynaproc 2	PPS5	74	43.3°N	43.42°N	7.77°E	8.07°E	17-Sep-04	15-Oct-04	[313]
MINOS	PPS4	13	33.4°N	42°N	6.2°E	32°E	1-Jun-96	30-Jun-96	[340]
PROSOPE	PPS5	54	33.98°N	43.42°N	7.85°E	22°E	22-Sep-99	5-Oct-99	This study

2.2.2 Particle size-based carbon flux

Four different generations of UVP instruments (UVPs 2a, 2c, 4a and 5; Fig 2.1 and Table 2.1) [195, 364] were deployed from 1991 to 2011 providing a total of 834 profiles of particle size distribution. Previous inter-calibration studies of UVPs showed that only the common size range of the different instruments could be used to compare particle profiles [193, 364]. Therefore only particle size distributions from 250 to 1500 μm were used to estimate particle size-based carbon fluxes (using Eq. 2.2 and 2.3) using the relationship described by Guidi et al. (2008) [193].

Particle-size-distribution (PSD) follows a decreasing power law over the μm to mm size range [195, 316, 428]. This distribution, known as the *Junge-type* distribution, is retrieved from the Underwater Vision Profiler (UVP) images [364] and translates into the following equation :

$$n(d) = \alpha d^\beta \quad (2.1)$$

where d is particles diameter and $n(d)$ is the particle size spectrum. The exponent (β) is defined as the slope of number spectrum when equation 2.1 is log transformed. This slope is commonly used as a descriptor of the shape of the aggregate size distribution [70, 316, 428].

The particle size-based carbon approach relies on the assumption that the total carbon flux of particles (F) corresponds to the flux spectrum integrated over all particle sizes from the smallest (d_{min}) to the largest (d_{max}) particle size:

$$F = \int_{d_{min}}^{d_{max}} n(d).m(d).w(d).dd \quad (2.2)$$

where d is the particle diameter, $n(d)$ is the particle size spectrum, $m(d)$ the mass (here carbon content) of a spherical particle and $w(d)$ the settling rate calculated using Stokes Law.

The combined mass and settling rate of particles are either described as a power law function of particle's diameter, such as observed on particles collected by scuba divers [5, 6], or by comparing particle-size-distribution obtained from imaging devices with sediment trap estimates of mass flux [139, 193, 235], giving $m(d).w(d) = Ad^B$, where A and B are constants. Hence, the particle carbon flux can be approximated using equation 2.2 over a finite number of small logarithmic intervals of diameters [195, 364] such that:

$$F = \sum_{i=1}^x n_i A d_i^B \Delta d_i \quad (2.3)$$

where $A=12.5\pm 3.40$ and $B=3.81\pm 0.70$ corresponds to the best set of parameters that minimized the log-transformed differences between 118 sediment trap carbon flux estimates

and UVP-recorded particle abundance and PSDs for particles ranging from 250 to 1500 μm [193].

2.2.3 Particle remineralization, *e-ratio*, and phytoplankton community composition

Particulate carbon flux profiles derived from UVP measurements were modelled using the commonly used Martin's equation [312]. This empirical description fits a power law function to flux measurements representing the rapid decrease of flux with depth:

$$F_z = F_e \left(\frac{Z}{Z_e}\right)^{-b} \quad (2.4)$$

where F_z is the POC flux at a given depth (Z), F_e is the flux at the base of the euphotic layer of thickness Z_e and b describes the flux attenuation with depth. In order to calculate the best fit between the flux data and the Martin's model, the entire depth range of the exponential decrease of the flux need to be captured. This depth range usually spans from 50 and 400 m (see example in Guidi et al. (2009) [195]). Here we used flux values between the base of euphotic layer (defined as the depth of the maximum flux over the first 200 m) and the depth at which remineralization ends. The use of the 2nd derivative of a 4th degree polynomial fit to carbon flux profiles from the UVP data allows finding the depth of both the maximal and minimal fluxes. Then a classical martin curve is fitted to estimate "b" based on these 2 depths.

Quantifying the fraction of seasonal POC production exported from the photic zone is important in order to improve our understanding about the origin of the matter and the carbon budget at the Mediterranean Sea regional scale. Traditionally, the *e-ratio* is calculated from the estimated POC export flux at the base of photic zone compared to the net primary production (NPP) integrated on the photic zone [30, 72]:

$$e - ratio = \frac{POC_{export}}{NPP_{sat}} \quad (2.5)$$

Here, the NPP and Chlorophyll (Chl a) concentrations were extracted from seasonal climatology [38] based on MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer sensor; with a 0.04° resolution) and calculating medians within a region of 0.05° around each sediment trap and UVP profiles. Seasonal climatology of Mixed Layer Depth (MLD) was extracted from the D'Ortenzio et al. (2005) [134] dataset. MLD and Chl a were used to estimate the relative contribution to the total phytoplankton biomass of three pigment-based phytoplankton size classes (microphytoplankton, nanophytoplankton and picophytoplankton) by applying the method developed by Claustre (1994) [96] and further improved by Uitz et al. (2006) [476]. Claustre et al. (2004) [97] made an intercomparison of pigment determination on natural samples. They showed that HPLC total Chl a can be estimated

within an uncertainty of 7% and that the accuracy for accessory pigments is generally less. Secondly, Uitz et al. (2006) [476] developed algorithms (multilinear regressions) to relate phytoplankton size classes (micro, nano, picophytoplankton) to HPLC pigments concentrations.

2.3 Results

2.3.1 POC export across the Mediterranean basin

POC export measurement from sediment traps ranged from $0.61 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (eastern Mediterranean in September 1999) to $95.6 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (Alboran Sea in December 1997) with a median of $4.1 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (1^{st} and 3^{rd} quartile: 1.9 and $9.5 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, respectively) for the entire basin (Fig. 2.2). POC export estimated from the UVP particle size distribution at 200 m ranged from 0.04 to $504 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, with a median of $5.8 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (1^{st} and 3^{rd} quartile: 2.01 , $25.29 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, respectively). Overall no significant difference in median carbon flux were observed between measurements from sediment traps and estimates from the UVP (Wilcoxon rank-sum test; $p > 0.01$) within sub-basin, except during fall (Wilcoxon rank-sum test; $p < 0.01$). This could be explained by a more important spatial discrepancy between measurements from these two instruments during fall, notably in the Adriatic and Ionian sub-basin (Figure 2.2), relative to the other seasons. All together, measurements originating from UVP and sediment traps provide 1024 distinct POC export estimates covering almost all basins and seasons in the Mediterranean Sea (Fig. 2.2, Table 2.2). Carbon export decreases significantly from west to the east during spring and autumn ($r^2 = 0.03$, $p < 0.01$; $r^2 = 0.35$, $p < 0.01$, respectively) but not during low productivity seasons of winter and summer (Fig. 2.2, $r^2 = 0.02$, $p = 0.04$, $r^2 = 0.01$, $p = 0.07$, respectively).

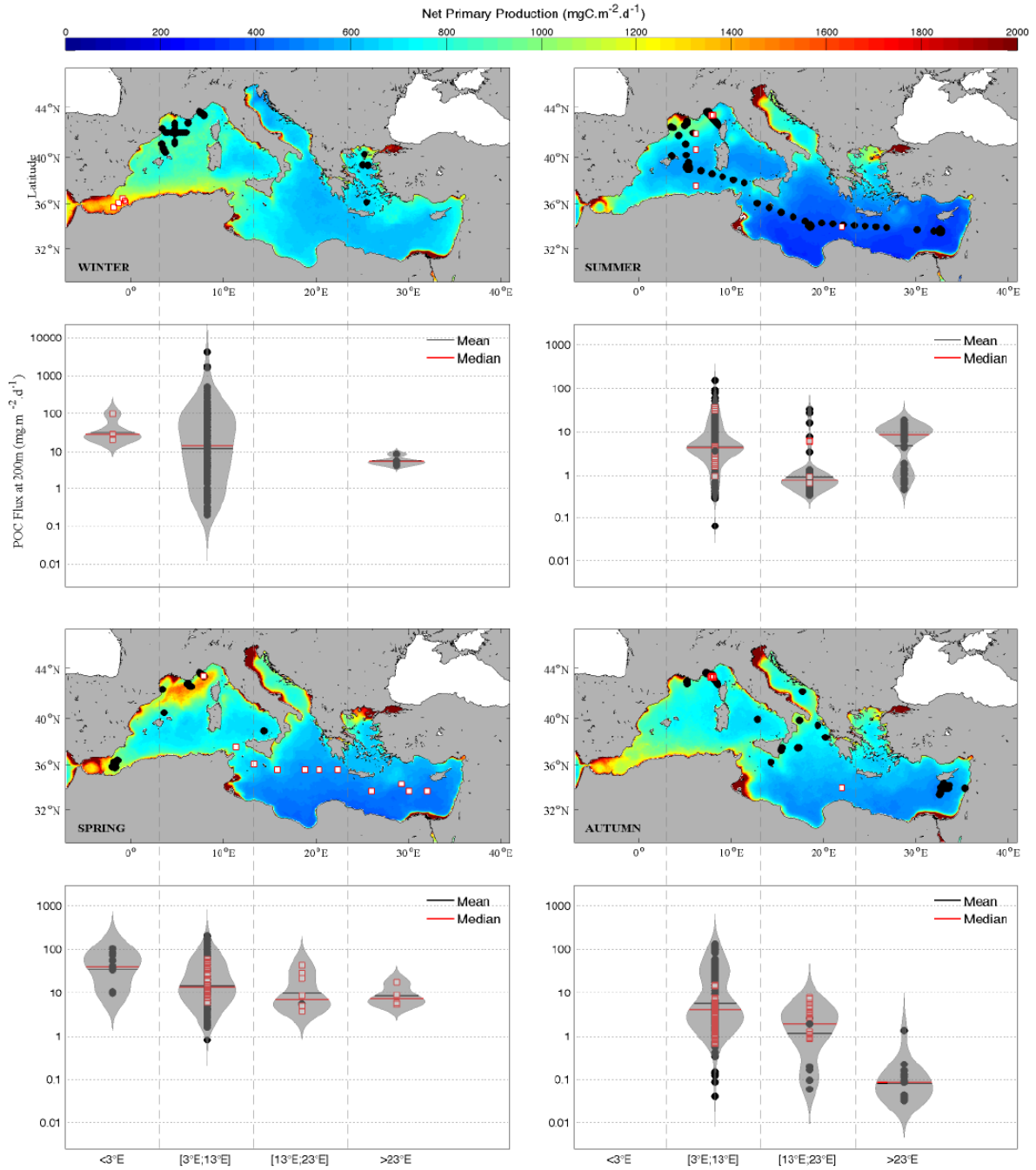


Figure 2.2: Map of seasonal climatology of the net primary production (NPP) derived from MODIS data (monthly median between 2003 and 2013) for (a) winter, (b) summer, (e) spring, and (f) autumn. Particle carbon export estimated from the UVP particle size distribution at 200 m (black dots), and measured fluxes in drifting sediment traps (red open squares) clustered along the longitude for (c) winter, (d) summer, (g) spring and (h) autumn.

Tableau 2.2: Median with 1st / 3rd quartile (between hock) of POC export at 200 m based on sediment trap flux measurements and UVP particle size distribution, net primary production estimated from seasonal climatology [38] from MODIS satellite, and *e-ratio* in the different sub-basins of the Mediterranean Sea (*n* is the sum of UVP profiles and sediment trap samples for a given area and season defined as on Fig. 2.2).

	Alboran Sea	Western sub-basin	Tyrrhenian Sea	Ionian Sea	Adriatic Sea	Aegean Sea	Levantine sub-basin
POC (mg.m ⁻² .d ⁻¹)	Winter	26.9 (n=5) [19.9 - 45.5]	13.6 (n=168) [2.5 - 70.6]	-	-	5.2 (n=5) [4.6 - 6.2]	-
	Spring	39.9 (n=16) [10.3 - 77.4]	13.3 (n=205) [6.2 - 36.8]	16.6 (n=2) [5.5 - 27.7]	8.4 (n=5) [4.6 - 26.9]	-	7.3 (n=4) [5.6 - 13.1]
	Summer	-	4.4 (n=218) [2.6 - 7.9]	3.6 (n=1)	0.8 (n=67) [0.6 - 1.07]	-	8.5 (n=61) [1.4 - 12.4]
	Autumn	-	4.1 (n=222) [2.0 - 23.5]	0.1 (n=3) [0.1 - 0.3]	2.5 (n=18) [0.9 - 3.5]	1.9 (n=1)	0.1 (n=18) [0.1 - 0.1]
NPP sat (mg.m ⁻² .d ⁻¹)	Winter	1234 [1216-1246]	806 [783-829]	-	-	672 [666-940]	-
	Spring	1060 [986-1094]	1373 [1088-1373]	714 [666-763]	543 [531-657]	-	497 [484-531]
	Summer	-	749 [562-947]	592	373 [372-381]	-	318 [317-319]
	Autumn	-	777 [773-894]	825 [707-853]	554 [554-722]	753	495 [494-513]
<i>e-ratio</i> (%)	Winter	2.14 [1.6 - 3.7]	1.69 [0.3 - 8.9]	-	-	0.71 [0.6 - 0.8]	-
	Spring	3.76 [1.1 - 7.2]	1.01 [0.5 - 3.2]	2.23 [0.8 - 3.6]	1.55 [0.9 - 4.1]	-	1.39 [1.1 - 2.6]
	Summer	-	0.71 [0.3 - 1.2]	0.61	0.19 [0.1 - 0.3]	-	2.57 [0.4 - 3.9]
	Autumn	-	0.53 [0.3 - 2.5]	0.01 [0.001 - 0.04]	0.35 [0.02 - 0.6]	0.25	0.02 [0.01-0.03]

¹Without Cyprus anticyclonic eddy.

Tableau 2.3: Comparison of C/N and lipids/OC ratios measured from particles in drifting sediment traps deployment during the period (1995 - 2005), slope of the *Junge-type* particle size distribution (the steeper the slope, the larger the proportion of small particle to the total particle concentration) and *b* using the UVP during the period (1991 - 2010) (*n*: number of observations, *p*: *p-value* of non-parametric statistical test (Wilcoxon rank-sum test) between western and eastern basin).

UVP data						
Parameters Bassins	Slope of PSD at 200 m		<i>p</i>	b exponent		<i>p</i>
	Western	Eastern		Western	Eastern	
Winter	-1.84 (n =168) [-3.7 -1.1]	-3.69 (n =5) [-3.8 -3.5]	*	0.99 (n =96) [0.7 - 1.4]	0.96 (n =2) [0.2 - 1.6]	-
Spring	-1.84 ± 0.85 (n =183) [-2.5 -1.5]	-	-	0.89 (n =112) [0.6 - 1.1]	-	-
Summer	-2.75 ± 0.86 (n =197) [-3.1 -1.8]	-3.4 (n =116) [-3.6 -2.8]	*	1.16 (n =117) [0.8 - 1.4]	1.45 (n =75) [0.8 - 1.7]	1.06 (n =56) ^g [0.7 - 1.6]
Autumn	-1.49 ± 0.95 (n =140) [-2.4 -1.2]	-3.76 (n =25) [-4.1 -3.5]	*	0.93 (n =70) [0.5 - 1.3]	1.35 (n =16) [1.1 - 1.5]	* _g *

Sediment Traps data					
Parameter Bassins	C/N		<i>p</i>	Total lipids/OC	
	Western	Eastern		Western	Eastern
Winter	4.33 (n =5) ^f [4.3 - 4.5]	-	-	13.37 (n =5) ^f [11.9 15.8]	-
Spring	8.09 (n =40) ^{a,b} [7.1 - 10.6]	5.93 (n =9) ^e [5.4 - 6.5]	*	9.77 (n =39) ^{a,b} [7.7 - 17.5]	-
Summer	14.43 (n =17) ^{d,e} [12.1 - 18.0]	9.13 (n =4) ^c [8.9 - 13.0]	-	22.53 (n =12) ^d [17.7 - 28.0]	18.43 (n =4) ^c [18.4 - 20.8]
Autumn	12.05 (n =90) ^{c,d} [9.1 - 15.3]	9.85 (n =19) ^c [8.4 - 13.9]	-	21.56 (n =88) ^{c,d} [16.6 - 29.3]	18.43 (n =19) ^e [18.4 - 27.8]

¹ a G erin and Goutx (1994) [168], b Goutx et al. (2000) [180], c Goutx (unpublished data), d Marty et al. (2009) [313], e Moutin and Raimbault (2002) [340], f Striby et al. (2000) [456], g Without Cyprus anticyclonic eddy, * *p*-value of the Wilcoxon rank-sum test <0.05

Tableau 2.4: Median with 1st / 3rd quartiles (between hocks) proportions of phytoplankton community composition (micro-, nano- and pico- phytoplankton) estimated from seasonal climatology of MLD [134] and Chl a in the different sub-basins of the Mediterranean Sea based on the method proposed by Claustre (1994) [96] and further improved by Uitz et al. in (2006) [476].

	Alboran Sea	Western Basin	Tyrrhenian Sea	Ionian Sea	Adriatic Sea	Aegean Sea	Levantine Basin
micro (%)	Winter	33.3 [32.8 - 33.5]	30.3 [29.9 - 30.9]	-	-	23.5 [21.2 - 36.4]	-
	Spring	24.1 [23.1 - 24.8]	23.7 [20.0 - 23.7]	15.9 [14.7 - 17.0]	15.5 [14.4 - 15.7]	-	13.9 [13.6 - 14.0]
	Summer	-	14.4 [13.6 - 17.4]	13.3	11.6 [11.5 - 11.7]	-	9.7 [9.6 - 9.7]
	Autumn	-	23.8 [23.6 - 24.8]	20.0 [17.6 - 20.7]	13.3 [13.2 - 13.3]	21.9	13.7 [13.6 - 13.8]
nano (%)	Winter	44.9 [44.7 - 45.1]	46.6 [46.2 - 46.8]	-	-	46.0 [42.9 - 48.5]	-
	Spring	49.2 [49.0 - 49.3]	49.9 [49.8 - 50.6]	46.7 [42.4 - 50.9]	51.1 [42.0 - 51.2]	-	41.4 [41.2 - 41.5]
	Summer	-	42.1 [41.2 - 44.4]	41.1	42.9 [42.8 - 42.9]	-	43.7 [43.7 - 43.7]
	Autumn	-	49.2 [49.0 - 49.2]	46.7 [44.6 - 47.4]	41.1 [41.1 - 41.1]	48.4	41.3 [41.2 - 41.3]
pico (%)	Winter	21.9 [21.8 - 22.1]	23.1 [22.9 - 23.3]	-	-	27.3 [20.6 - 31.0]	-
	Spring	26.7 [26.1 - 27.6]	26.5 [26.5 - 29.6]	37.5 [32.1 - 42.9]	33.3 [33.1 - 43.5]	-	44.8 [44.5 - 45.2]
	Summer	-	43.5 [38.2 - 45.6]	45.5	45.5 [45.5 - 45.6]	-	46.6 [46.6 - 46.7]
	Autumn	-	27.0 [26.1 - 27.2]	33.4 [31.9 - 37.7]	45.6 [45.6 - 45.6]	29.7	45.0 [44.9 - 45.1]

Noteworthy, the summer sampling spatial distribution is biased in the Levantine sub-basin because of high-resolution sampling of the Cyprus eddy during the BOUM cruise (Fig. 2.3a) [342]. This anticyclonic eddy showed absolute geostrophic velocities of about $0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ on its edges, creating a positive sea level anomaly in the eddy core (Fig. 2.3b). This bias induced by physical structure led to a bimodal distribution of POC flux with respective median values of $10.14 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ and $0.84 \text{ mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$ inside and outside this eddy (Fig. 2.3d). This mesoscale feature was responsible for $7.1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (*i-e circa* 10-fold) increase of POC export in this region. In parallel of this intensified flux, particles size distributions also indicate presence of larger particles inside the eddy (Fig. 2.3c) as indicated by the slope of the PSD with median value of -2.65 (1^{st} and 3^{rd} quartile: $-2.58, -2.65$) than outside with a median value of -3.38 (1^{st} and 3^{rd} quartile: $-3.44, -3.38$).

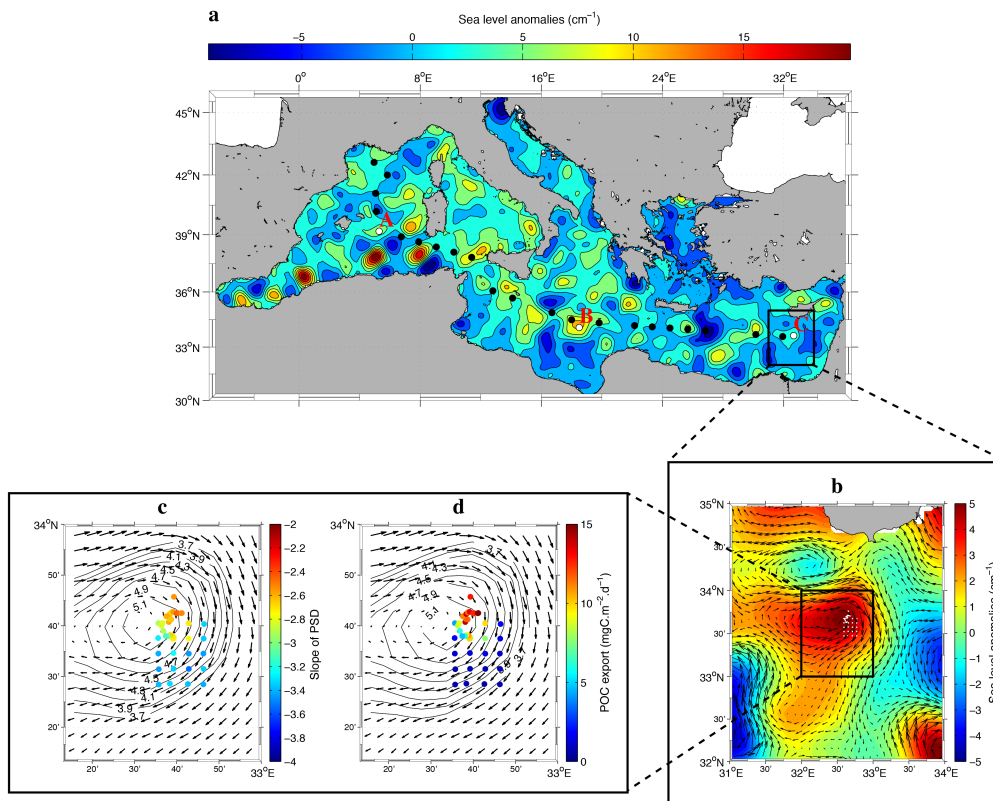


Figure 2.3: BOUM cruise transect over AVISO sea level anomaly for 27 Jun 2008 (a). Red squares represent the location of process studies where several hydrologic and particle profiles have been done in Lagrangian mode as well as in a survey mode around local eddies. Process station are named A, B and C from west to east. A detail of station C sampling is presented on the bottom with surface geostrophic circulation (arrows), sea level anomalies (contours) (b), Slope of PSD (c) and POC export (d).

Removing samples from eddy resulted in a significant decrease in POC export with longitude during summer ($r^2 = 0.11$, $p < 0.01$). The low r^2 reflects an important variability of flux measurements at a given location (particularly with the over-sampled DYFAMED station compared to the other regions of Mediterranean Sea) as well as disparities in the sampling spatial coverage with the western basin over-represented compared to the eastern Mediterranean Sea.

2.3.2 POC flux attenuation in the water column

The exponent b (Eq. 2.4) from the Martin curve, representing flux attenuation with depth, ranged from 0.89 to 1.45 (Table 2.3) over the entire Mediterranean Sea and was significantly lower during summer and autumn in the western than in the eastern basins (Table 2.3, Wilcoxon rank-sum test, $p < 0.01$). However, when removing b estimates in the Cyprus anticyclonic eddy the value of POC flux attenuation decreased from 1.45 to 1.06 in the eastern basin leading to no statistical difference with the western basin during summer (Table 2.3, Wilcoxon rank-sum test, $p = 0.8$). Finally, no significant differences have been found between basins in winter (Table 2.3, Wilcoxon rank-sum test, $p > 0.05$).

2.3.3 Primary Production, and e -ratio across the Mediterranean basin

NPP estimates, representing the major source of particulate matter, ranged from 318 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ during summer in the Levantine sub-basin to 1373 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ during spring in the western sub-basin (Fig. 2.2, Table 2.2). Moreover, strong seasonal variations were observed in each region of the Mediterranean Sea. This variability ranged from 592 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ to 1373 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ in the western sub-basin and from 318 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ to 753 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ in the eastern sub-basins. The fraction of exported production or e -ratio (here POC export at 200 m divided by the seasonal NPP in the euphotic layer) decreased from west to east for each season except summer with values ranging from low of 0.01% in Thyrrenian Sea during autumn to high of 3.76% in the Alboran Sea during spring (Table 2.2). Interestingly, an unexpected and particularly large e -ratio (2.57%) was observed during summer in Levantine sub-basin due to Cyprus anticyclonic eddy.

2.3.4 Phytoplankton community structure

The overall annual composition of the Mediterranean phytoplankton community is dominated by pico- and nanophytoplankton (21.9-46.6% and 41.1-51.1% respectively) relative to the microphytoplankton fraction (9.7-33.3%; Table 2.4). In addition the contribution of microphytoplankton to the phytoplankton community structure was more important in the western than the eastern basins while the opposite was observed for the picophytoplankton. The nanophytoplankton fraction was similar across all sub-basins. At seasonal

scales, the picophytoplankton fraction dominated in summer and autumn whereas the microphytoplankton fraction increased during winter and spring. For example, the western sub-basin phytoplankton composition shifted from 14.4% *vs* 43.5% of microphytoplankton and picophytoplankton respectively in summer, to 30.3% *vs* 23.1% during winter when maximum POC fluxes occurred (Table 2.4).

2.3.5 Size and composition of the exported organic matter

The slopes (β) of the particle size distribution at 200 m give a direct indication of the size composition of the exported particles (the steeper the slope, the larger the proportion of small particles to total particle concentration). The slopes of the particle size distribution ranged from -3.76 to -1.49 over the entire Mediterranean Sea, similarly to what was found at the global scale [195, 428]. In addition, particles were significantly larger in western than in the eastern Mediterranean for all seasons (Table 2.3, Wilcoxon rank-sum test, $p < 0.05$). Finally, the POC/PON ratios ranged from 4.3 to 14.4 with the lowest value found in the sediment trap material collected in the western basin. However, no significant differences were found in both sub-basins (Table 2.3, $p > 0.05$) except during spring and summer (Table 2.3, $p < 0.05$), and no longitudinal trend was found for particle lipid content with values ranging from 9.7% to 21.7% of total particle carbon.

2.4 Discussion

2.4.1 Carbon export uncertainties

This approach provides the first integrated Mediterranean carbon flux database combining carbon flux measurements from drifting sediment traps and estimates derived from *in situ* particle size distributions. Because carbon flux depends mostly on particle sinking speed and particle mass or composition, both related to particle size by power laws (Eq. 2.5), it is assumed that imaging systems can be used to estimate carbon flux [193, 227, 235]. One should keep in mind that particle flux estimated from particle size assumes that particle composition is constant over all particle size classes. However, it has been shown that the relationship between particle size distribution and particle sinking speed might not follow an exponential relationship [181, 267, 288, 318, 490] making a direct estimation of particle flux from particle size more complex [235, 318].

Concomitant UVP and sediment trap data were too rare and centred at the DYFAMED site preventing a dedicated calibration of UVP-derived flux at the scale of the Mediterranean Sea. Nevertheless, a cross-comparison of these different methods can be done at this station based on data collected during the DYNAPROC cruise (Fig. 2.4a and b). Compared POC flux measurements from sediment traps and UVP's POC flux estimates for this given cruise

follow the trend observed by Guidi et al. (2008) [193] (Fig. 2.4a). In other words, this result suggests that the relationship derived from data gathered at the global scale can also be used at the regional scale in the Mediterranean Sea. It is important to notice that these additional data (red dots) have been collected during the 3 weeks DYNAPROC cruise in 1995. Figure 2.4b shows that both sediment traps measurement of POC flux and UVP's POC flux estimates follow the same pattern even though the UVP estimates tend to underestimate carbon fluxes. Interestingly, POC flux estimated from the UVP at 100 m compared better with sediment trap measurements than estimates at 200 m (Fig. 2.4b). This discrepancy could either be explained by: (1) the parameters used to estimate POC flux from particle size distribution (Eq. 2.1); (2) the vertical heterogeneity of flux between 100 m and 200 m which could not be resolved by the sediment traps; (3) the rapid vertical transfer of particles from 100 m to 200 m that would be integrated by sediment traps.

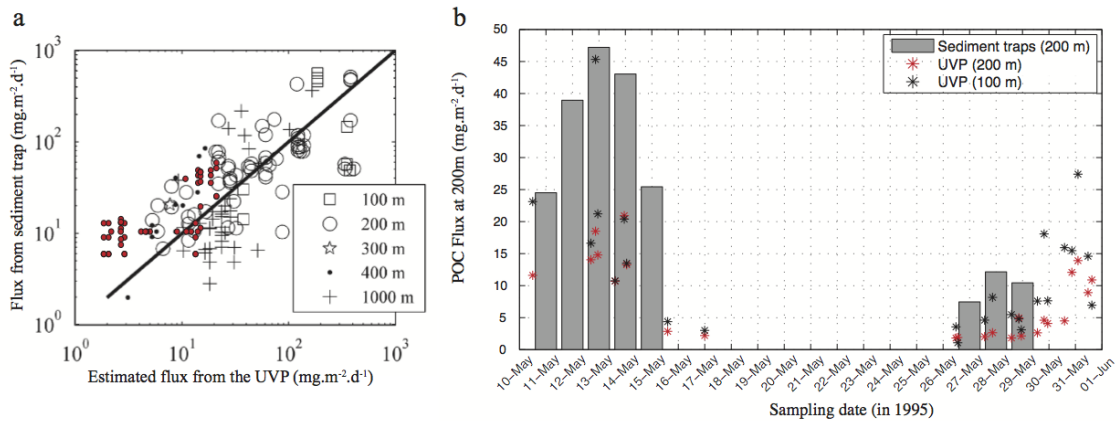


Figure 2.4: (a) Cross-comparison of flux from sediment traps *vs* UVP estimates at the DYFAMED station (red dots) obtained during a 3 weeks cruise (DYNAPROC) superimposed to the global dataset available from the literature [193]. (b) Time-series of POC flux at 200 m based on daily averaged sediment traps measurements and UVP's POC flux estimates at 100 and 200 m during the DYNAPROC cruise.

In addition, it is noteworthy that both sediments traps and UVP data captured a specific flux event occurring during 2 consecutive days (13 and 14 may 1995). These 2 days correspond to a strong wind event (the night of the 12th/13th of May 1995) at the end of spring bloom with intense stratification of the column water, which had a dramatic impact on the physics of the top ten-meter at the DYFAMED station [11]. The physical perturbation is hypothesised to led to a rise of isopycnal, which was sufficient to revive primary production and more specifically, microphytoplankton production through diatoms [11] followed by intense particle aggregation and zooplankton grazing [451] leading to an increase in carbon flux [180]. Few days after (15 may 1995), export of diatom biomass

¹Here is how to add a footnote within a caption.

stopped, which explains the rapid decrease of carbon export, measured by sediment traps and estimated with the UVP. To conclude, sediment traps and UVP flux values seem to be consistent across the Mediterranean Sea and for all seasons (Fig. 2.2), suggesting that the uncertainty introduced by the lack of a dedicated calibration is small compared to the natural variability of the flux measurements.

2.4.2 Mechanisms leading to seasonal trend of POC export in the Mediterranean Sea

The northwestern Mediterranean basin was intensively sampled allowing exploration of seasonal variations of POC export (Fig. 2.5, Table 2.2). Data from this region showed that at small temporal scales, the phytoplankton community structure is strongly related to meteorological and hydrological forcing and is able to exploit available nutrients, leading to a typical spring bloom regime [440]. These blooms have been observed in the northwestern Mediterranean Sea (Gulf of Lion and Ligurian Sea) where intense vertical convection occurs in winter resulting in a deepening of the mixed layer and significant nutrient upwelling (Fig. 2.5a). In spring, when the water column stratifies, a large bloom takes place with an increase of Chl a concentration and consumption of available nutrients (Fig. 2.5a). This optimal condition promotes the growth of large phytoplankton cells like diatoms, which dominate primary producers. Thus, due to this combination of physical and biological processes during these two seasons (spring and winter) an intense POC flux is generated (Fig. 2.5b). Previous times series studies in northwestern Mediterranean Sea have revealed that these blooms are followed by intense production of large particles [449] and increased organic particle fluxes at 200m depth [332] contrasting with low particle concentration and flux from late summer to early winter. Moreover, the MedFlux group showed that an intense flux occurs at the DYFAMED station during spring bloom conditions due to fast sinking diatom aggregates and zooplankton fecal matter. A higher proportion of slowly sinking phytoplankton cells, many of which have been degraded by bacteria during summer oligotrophy, usually follows this flux event [267].

Considered together, the east and south of the Mediterranean Sea are characterized by a non-blooming regime with phytoplankton biomass increasing slowly over a background low productivity pattern [133]. However, these regions are among the most poorly sampled regions of the Mediterranean Sea (see Table 2.1 for details), which limit our ability to understand their carbon fluxes dynamic. In the absence of eddy structures, the lowest POC fluxes were encountered in spring along with a low NPP and a small size picophytoplankton dominated community structure in these regions (Table 2.4). Nevertheless, the export ratio during the same season was higher in the eastern than in the western sub-basin, suggesting specific aggregation process of small size particles (*i.e.* picophytoplankton).

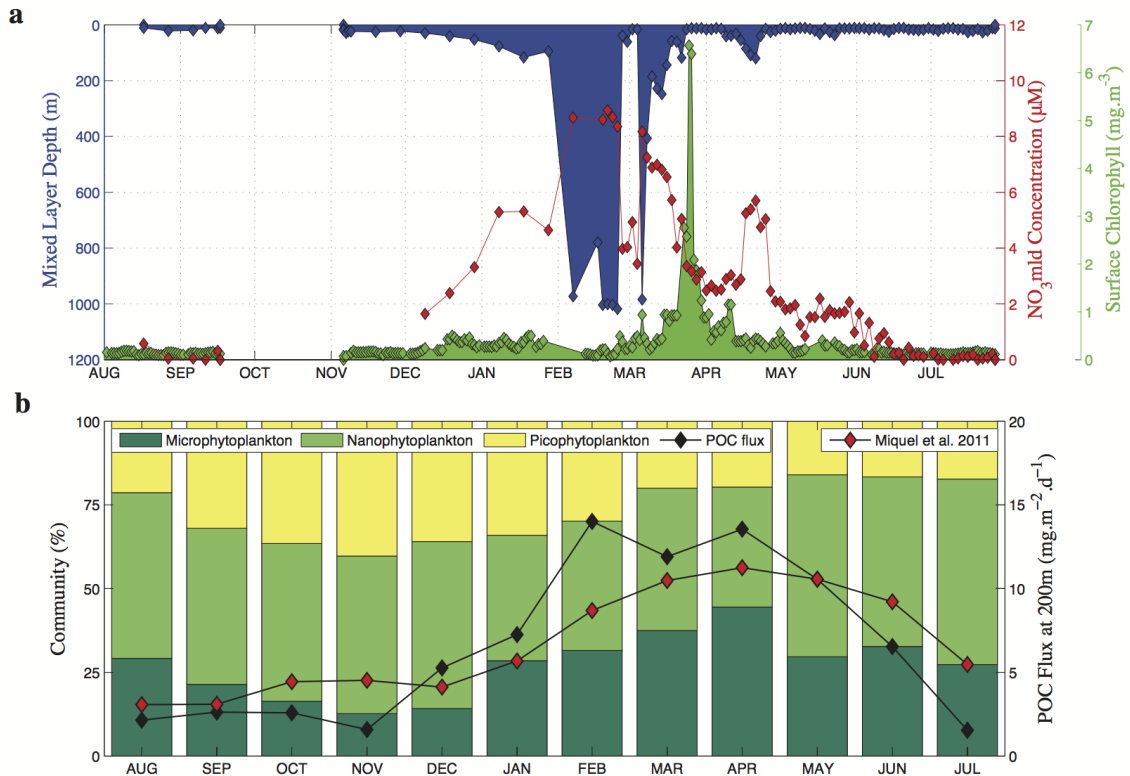


Figure 2.5: (a) Times series of Mixed Layer Depth (MLD), NO₃ at the MLD, and chlorophyll *a* as reported by D’Ortenzio et al. (2014) [135] in western sub-basin during the year 2011/2012. (b) Times series of POC at 200 m and phytoplankton community composition at DYFAMED station calculated from this study.

In addition, upwelling of nutrients by increased vertical velocities has been suggested as an important mechanism. These physical events can trigger primary production, followed by gelatinous macro-zooplankton grazing producing rapidly sinking fecal pellets [356]. Other sedimentation mechanisms, such as dust deposition and ballast effect, may also be considered for explaining efficient export ratio in spring in the eastern Mediterranean. The major mechanisms driving the annual trend of POC export occur at different time and temporal scales in the western and the eastern Mediterranean. Indeed, shifts between blooming and non-blooming periods, and intense vertical mixing in winter at the seasonal scale [332, 449] and mesoscale hydrodynamics [452] are strongly driving the export of POC in the western Mediterranean. By contrast, in the ultra oligotrophic eastern Mediterranean, mainly shorter scale events, such as local upwelling, mesoscale eddies, atmospheric dust inputs appear as key drivers for POC export to depth. These small scale and short scale events are well shown in carbon export patterns across the anticyclonic Cyprus eddy (Fig. 2.3 and section 2.4.4).

2.4.3 Mechanisms leading to the longitudinal flux gradient in the Mediterranean Sea

POC flux, NPP, *e-ratio*, PSD's slope (β), and the microphytoplankton fraction generally decreased from west to east in the Mediterranean Sea while the picophytoplankton fraction increased. These trends hint towards the potential mechanisms leading to particle formation in the surface layer of the Mediterranean Sea and their subsequent export to depth. Indeed, it has been shown that particle flux can be driven by the phytoplankton community composition at the global scale [59, 192, 195] where ecosystems dominated by larger phytoplankton cells (microphytoplankton) were associated with larger particles and important carbon export while ecosystems dominated by smaller cells (picophytoplankton and nanophytoplankton) were linked to smaller particles and lower carbon export. Here, using both estimates from sediment traps and UVP, we observed a similar trend both from west to east and from spring to summer in the Mediterranean Sea, suggesting that particle size, rather than organic matter composition, is an important factor controlling the flux of particle at the basin scale.

The b exponent (Eq. 2.4) from the Martin's curve is commonly used to represent the strength of the carbon flux attenuation. Higher b translates into higher attenuation due to remineralisation and therefore lower carbon transfer efficiency. Estimates of flux attenuation with depth in the Mediterranean Sea ranged from 0.89 to 1.45, similar to what is observed at the global scale (0.55 - 2.01; [152]). Some studies suggested local variations in flux attenuation in the Mediterranean Sea, ranging from the Alboran (0.753; [417]) to Ionian Sea (1.07; [447]) with intermediate values found in the Algero-Balearic basin (0.918; [509]). Thus, those published b values assume higher carbon transfer efficiency with lower remineralization rates in western Mediterranean Sea compared to eastern part. This result is contrary to the conclusions set out at global scale by Guidi et al. (2009) [195] which proposed higher b values in systems dominated by larger phytoplankton and lower b values with smaller phytoplankton. From our data, no significant longitudinal trend was found. This could be explained by the important variability within basins, potentially due to mesoscale activity or the lack of data.

2.4.4 Impacts of mesoscale processes on POC export in the Mediterranean Sea

Mesoscale eddies cover 1/6 of the world ocean [85]. They are responsible for a significant proportion of the physical processes at the surface of ocean. In particular, they have been shown to be important contributors to spatiotemporal variability of upper ocean biogeochemistry [40, 320]. Indeed, this physical dynamics can enhance vertical nutrient delivery to the upper ocean [76, 232], which potentially stimulates new production [273], influencing the biology of plankton [319] and intensifying the flux of particulate organic

carbon to depth [348, 507]. Results obtained during the BOUM cruise ([341]; Fig. 2.3a) within the anticyclonic Cyprus eddy (station C, Fig. 2.3b) highlight the importance of meso and sub-mesoscale structure when studying carbon cycle. While particle size distribution profiles were spaced by only a few kilometres (Fig. 2.3; 50 km from South to North), they show an important variability in terms of carbon flux (Fig. 2.3d) and slope of the PSD (Fig. 2.3c). A similar pattern was found in several eddies in the North Pacific Subtropical Gyre [191], in the oligotrophic western North Pacific Ocean [434], in the Canaries [8] and northern South China Sea [507] or in the Western Mediterranean Sea [179, 452].

In general, physical mechanisms such as frontogenesis and geostrophic adjustment can lead to higher particle concentrations in areas of low productivity, promoting the formation of aggregates, and increasing the local efficiency of the biological pump, mainly on the edges of eddies. In the Cyprus eddy, large particle and POC flux maxima were found in the core of the mesoscale structure, as described earlier in the western Mediterranean basin [179] suggesting that aggregation is an important physical process structuring particle size and flux in such features. In the northern hemisphere, anticyclonic eddies generate a convergence of surface water toward their centre due to Ekman transport [243, 319]. However, high vorticity occurs on their edges, potentially generating larger particles by aggregation. Therefore, convergence and aggregation are two mechanisms that can explain the efficiency of the biological pump within the Cyprus eddy. Finally, these export events at the mesoscale level not only depend on particle sinking velocity but also on seasonal biological production. Indeed during spring, eddies can drive half of the total export of POC in the North Atlantic, the Kuroshio extension, and the Southern Ocean [348]. Therefore, these results highlight that for a better understanding of the biological carbon pump in the Mediterranean Sea, both its mesoscale and seasonal variability needs to be resolved.

2.4.5 POC export compared to DOC sequestration in the Mediterranean Sea

DOC usually represents 90% of the total organic carbon (TOC) in the open ocean. The accumulation of DOC in the surface layer together with the transformation of labile DOC to refractory DOC can strongly affect carbon export and sequestration to depth. While POC fluxes occur throughout the year, along with seasonal intensification during the bloom in the western basin, supplying the meso- and bathypelagic microorganisms with less organic carbon but almost continuously, DOC exports are pulsed and intense, occurring mainly during deep convection events in winter, and localized in sub-basins of the Mediterranean Sea. DOC fluxes to the deep Mediterranean Sea are therefore potentially more spatially and temporally constrained than POC fluxes.

DOC plays an important role in carbon export down to meso- and bathypelagic lay-

ers through two main processes: (i) deep-water formation [82, 422] and (ii) winter convective mixing of the spring to summer-accumulated DOC in the mixed surface layer [206, 421, 444].

Tableau 2.5: Estimation of POC and DOC export in three different sub-basins of the Mediterranean Sea: western Mediterranean, Adriatic and Levantine sub-basin. POC export is the median flux calculated from table 2.2 and extrapolated at year and sub-basin scales. DOC export is the product of the semi-labile DOC present in the sinking water (the Δ DOC which is the difference between DOC at the surface and DOC in the deep-water) and the transfer velocity by the deep water formation (Sv).

Specific areas of the Mediterranean Sea	DW formation rate (Sv)	Δ DOC (μ M)	DOC export (Tg.yr ⁻¹)	Sub-basin area (10 ³ km ⁻²)	POC export (Tg.yr ⁻¹)
Gulf of Lion	0.14-1.2 ^a	10-40 ^b	0.54-18.24	520	1.7 [0.7 - 2.5]
Adriatic Sea	0.07 ^c	32-45 ^d	0.85-1.19	140	0.1
Levantine sub-basin	1.0-1.5 ^e	22 ^b	8.3-12.5	560	0.3 [0.1 - 1.2]

The first process is geographically limited (in the Gulf of Lion, Adriatic Sea, Aegean Sea and Levantine sub-basin) and the amount of DOC exported to depth by deep-water formation is function of both the difference between surface and bottom waters DOC concentrations (under biological influence) and the deep-water formation rates (influenced by climatic condition). The amount of carbon exported as DOC during deep-water formation has been estimated to range between 0.85 and 1.19 Tg.yr⁻¹ in the Adriatic Sea and 0.53 and 18.16 Tg.yr⁻¹ in the Gulf of Lion (Table 2.5). The high remineralization rate estimated in deep-waters recently ventilated confirms the semi-labile nature of exported DOC [422]. This mechanism therefore brings a large amount of energy as semi-labile DOC to depth >1000 m, fuelling the microbial loop. In comparison POC annual export rates are relatively low in the same areas (0.1 Tg.yr⁻¹ in the Adriatic Sea and 1.2 Tg.yr⁻¹ in western sub-basin; Table 2.5). Similarly, the Levantine Intermediate Water (LIW) formation may carry between 8.3 and 12.5 Tg DOC yr⁻¹ from the surface to intermediate layer (Table 2.5) whereas POC export is estimated to be 0.2 Tg.yr⁻¹. However, it is important to keep in mind that deep-water formation will also export suspended POC to depth. Unfortunately, data are too scarce to allow an appropriate estimate of the magnitude of this process. Published data indicate that total POC concentration is $\sim 4 - 6 \mu$ M in the surface layer of the Gulf of Lions and $\sim 3 \mu$ M in the surface layer of the eastern Mediterranean Sea [111, 379, 483], suggesting that POC export due to deep water formation is about 0.2 - 2.7 Tg.y⁻¹ in the Gulf of Lions and 1.1 - 1.7 Tg.y⁻¹ due to LIW formation. Interestingly, the

¹a.Rhein (1995) [402], b.Santinelli et al. (2013) [421], c.Artegianni et al. (1997) [18], d.Santinelli et al. (2013) [421], e.Lascaratos et al., 1993 [259]

estimation from POC total was close to the prediction done with POC sinking. Note that we used the lowest POC concentrations for the Gulf of Lions since deep-water formation occurs in winter when POC is at its minimum.

Winter convective mixing occurs in areas characterized by a strong stratification/ destratification cycle like in the Adriatic Sea and the Gulf of Lion, and it can sequester carbon in the mesopelagic layer for short periods (months-years), depending on the depth reached by winter mixing. This mechanism is influenced by the amount of DOC that accumulates above the pycnocline during stratification periods, and by the intensity and the depth of winter mixing. In order to obtain an estimation of the amount of carbon that can be exported by this mechanism, repeated sample collection at fixed locations are necessary. In the Mediterranean Sea, the first estimation of the amount of carbon exported by this process was obtained at the DYFAMED station and equaled $50 \text{ mg.m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ [107]. In the same area, a more recent estimate indicated a winter DOC flux of about $33 \text{ mg.m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ below 100 m [25]. In the southern Tyrrhenian and Adriatic Seas, winter mixing below 50 m was 8.5 and $42 \text{ mg DOC m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ respectively [421]. These two areas show a different stratification/destratification cycle. In the southern Tyrrhenian Sea, stratification is always present, it weakens in winter but the mixing never gets to the intermediate layer (>200 m). In contrast, the southern Adriatic Sea is characterized by intense winter vertical mixing, frequently leading to deep-water formation. These estimates are larger than POC export in the same regions (4.1 to $13.6 \text{ mg.m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$; Table 2.2).

This comparison highlights that both, weaker but continuous flux of the POC and the strong DOC pulsing export to midwaters should be taken into account in future representations of carbon fluxes in the Mediterranean Sea.

2.5 Conclusion

Compilations of several data sets have assessed and quantified POC export to a given depth, in the global ocean [17, 152, 194, 214, 297] and some in the Mediterranean Sea [174]. Here, we present the first synthesis addressing simultaneously the role of seasonal NPP, particulate matter composition, and phytoplankton composition on POC export in the Mediterranean Sea. This synthesis is then compared to DOC transport at specific locations where physical mixing and deep-water formation are the driving mechanisms. At the Mediterranean scale, quantitative and qualitative changes in the phytoplankton composition along the longitudinal gradient impact particle size and POC export. Moreover, in the northwest region and at seasonal scales from spring to summer, the same trends have been highlighted. Through the comparison between POC and DOC, we also demonstrated the major role played by the latter in carbon export in the Mediterranean Sea.

We may assume that global warming will change deep-water formation [3], remineralization

rates and lead the ecosystem to an ultra-oligotrophic state in favor of smaller phytoplankton. Thus, these physical and biological processes could strongly affect the amount of DOC and POC exported at depth. All these hypothetical mechanisms provide ground for further experiments and observations, and the Mediterranean Sea appears to be an ideal test site.

Résumé du Chapitre II et transition vers le chapitre III. Au cours du projet SESAME EU FP6, toutes les données sur le POC disponibles et provenant de trappes à sédiments dérivantes, et de déploiements de profileur de vision marine (UVP), ont été recueillies afin de réaliser un bilan général de l'export de carbone dans le bassin Méditerranéen. Dans ce deuxième chapitre, nous avons observé que la taille des particules, l'export de POC et la contribution relative du microphytoplancton à la structure de la communauté phytoplanctonique diminuent suivant le gradient Ouest-Est de production primaire nette. Cependant, aucun gradient longitudinal clair n'a été observé pour la composition des particules (rapports C/N ou teneur en lipides). Les patrons longitudinaux décrits ci-dessus ont également été observés à l'échelle saisonnière au nord-ouest du bassin. Nos observations suggèrent que les flux de POC en mer Méditerranée sont contrôlés par la taille des particules plutôt que par leur composition. La comparaison entre les flux de POC et de DOC met en évidence la différence d'échelle temporelle des mécanismes physiques et suggèrent que le flux de DOC peut jouer un rôle sous-estimé dans l'apport de carbone frais vers les eaux profondes. En effet, comme nous l'avons vu, l'apport de DOC à des couches plus profondes peut-être d'un ordre de grandeur plus grand que le flux de POC, mais il se produit de manière pulsatile lors de la déstratification des eaux de surface en raison (i) de la formation d'eau profonde, ou (ii) du mélange hivernal. En revanche, l'export vertical de POC se produit tout au long de l'année, apportant de façon quasi-continue de l'énergie aux communautés méso- et bathypélagiques.

Malgré leur importance, les contributions relatives des différentes espèces du plancton à la pompe biologique demeurent très peu connues. Or, les estimations d'export de carbone particulaire présentées dans le chapitre précédent peuvent être utilisées pour évaluer, de manière comparative, la contribution de certaines espèces au flux de carbone. L'espèce *P. noctiluca* est la méduse la plus abondante dans le bassin Ouest de la mer Méditerranée et pourrait donc être un acteur important de la pompe biologique. Autrement dit, il serait intéressant de répondre à la question suivante : la méduse *P. noctiluca* a-t-elle un impact majeur sur la pompe biologique ?

Dans le chapitre suivant, nous essaierons de répondre à cette question par l'intermédiaire d'un modèle décrivant les dynamiques écophysologiques de *P. noctiluca*. Nous développer-

ons ce modèle à partir d'équations simulant la croissance et la décroissance des méduses suivant sept processus écophysologiques majeurs : la prédation, l'ingestion, l'assimilation, la respiration, la reproduction, l'excrétion et l'égestion. Une nouvelle méthode d'inférence de paramètres appelée "Statistical Model Checking" (SMCE), jusqu'ici uniquement utilisée dans le domaine de l'aéronautique, sera implémentée pour estimer les meilleurs ensembles de paramètres expliquant les mesures expérimentales faites en laboratoire et *in situ*. À partir du meilleur ensemble de paramètres estimé, nous serons en mesure d'évaluer le coût en carbone de chacun des processus physiologiques modélisés. À l'aide des mesures d'abondance acquises dans le bassin Nord-Ouest de la Méditerranée (Mer Ligure), nous serons capables d'estimer une quantité moyenne de carbone excrété par *P. noctiluca* via l'égestion. Dans un deuxième temps, nous appliquerons des paramètres de reminéralisation bactérienne, et de sédimentation de la matière fécale, mesurés grâce à des expériences réalisées en laboratoire. *In fine*, la quantité de carbone exporté par les méduses sera comparée à l'export total dans la même zone géographique grâce aux estimations du Chapitre II.

Chapitre 3

Modelling *P. noctiluca* to estimate its contribution to the biological carbon pump

Simon Ramondenc^a, *Damien Eveillard*^b, *Lionel Guidi*^{a,c}, *Fabien Lombard*^a,
Benoît Delahaye^b

^a *Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), Observatoire Océanologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France*

^b *Université de Nantes, LS2N, UMR 6004, CNRS, ECN, IMTA, 2 rue de la Houssinière, 44322 Nantes, France*

^c *University of Hawaii, Department of Oceanography, Honolulu HI 96822, USA*

Article in preparation for Proceedings of the National Academy of Sciences

3.1 Introduction

The global ocean acts as a large buffer against global warming [398]. The biological carbon pump (BCP) is one of the main pathways that enables to sequester atmospheric carbon in the deep ocean through vertical transfer of organic carbon, therefore reducing the greenhouse effect. However, understanding all the processes and fluxes that lead carbon dioxide to be exported to the deep ocean is very complex. Indeed, carbon sequestration through the BCP acts at multiple scales, from genes to ecosystems *via* physiological processes [192, 448]. In particular, ecosystem community structure and composition, such as bacterio- and viroplankton, has been shown to be key when studying carbon export and its variability [192]. Gelatinous zooplankton are still poorly represented in the BCP compared to other groups [260]. The implication of this group in biogeochemical processes is still debated due to the lack of information on the fate of the gelatinous biomass, but several recent studies support the inclusion of gelatinous zooplankton in ecosystem models [213, 265, 455]. Even if the ongoing increase in the abundances of gelatinous zooplankton is largely contested [104], their impact on carbon fluxes [49, 106, 266] and on the structuration of the trophic food webs from microbial level to fish [298, 371, 493] is evidenced. For example, recent studies conducted in West Africa, in the Mediterranean Sea, in the northeastern Pacific Ocean, and in the Sargasso Sea observed fecal pellets and corpses of Thaliaceans (Pyrosoma and Salps) on the seafloor, and showed that they can represent up to 70% of the total carbon flux [10, 263, 443, 455]. Cnidarians could also represent important vectors of carbon export, with gelatinous corpses sinking rates ranging between 1000 and 1100 m.d⁻¹ [264]. Modelling ecosystem structure to better represent biogeochemical processes in the ocean is therefore of primary importance. However, due to scaling issues and lack of holistic information on the plankton community, marine ecosystems are still very simplified compared to their terrestrial counterparts [261]. Today, the new generation of Ocean Biogeochemical Models called Dynamic Green Ocean Models allows to better resolve the biological complexity of marine ecosystems thanks to the inclusion of multiple plankton functional types [261]. Similarly, trait-based modelling use "functional traits" such as body size, shape, with "trade-off" to represent ecosystem functioning [148, 285]. Overall, general plankton compartments such as macrozooplankton or microphytoplankton summarize ecosystems in order to facilitate the parameterization of non-linear parameters. Nonetheless, such parameters remain difficult to determine because of their multi-scale implication, from physiological to ecosystems.

One of the main challenges in ecological modelling is to achieve a higher biological resolution while increasing the simplifications of models by selecting target species [129]. The sensitivity of a model to one parameter might depend on the value of other parameters. In this setting, analyzing the sensitivity of the model to single parameters in isolation is not satisfying. Moreover, standard sensitivity analyses do not consider the number of

simulations that are needed to obtain accurate results [201]. Following previous applications in engineering, the use of Statistical Model Checking Engine (SMCE) overcomes this weakness by bringing formal confidence (trust) in the results while enhancing the range of the sensitivity analysis towards considering the dependencies between distinct parameters in a global manner. First, instead of fixing parameter values to their mean observed values and performing sensitivity analysis of one parameter at a time, the SMCE embeds the uncertainty on the parameter values inside the proposed models by assigning a probabilistic distribution to each parameter on its potential values (*i.e.* uniform distribution per default). SMCE performs model simulations by picking parameter values within their attached distributions (*i.e.* by considering the variances of parameters) and executing standard simulations. Thus, following several simulations, which implies considering several and distinct parameter choices, the SMCE performs a generalization of standard sensitivity analyses, not by analyzing the sensitivity of a single average simulation but rather by analyzing all feasible simulations and proposing general statistics of the whole; *i.e.* accurate statistical guarantees to perform predictive simulations while taking into account experimental uncertainties. Overall, considering a predictive goal at both physiological and ecosystem levels, the SMCE generates a global set of parameter values that guarantees that the model matches experimental observations even when parameter values are allowed to slightly vary.

In the Mediterranean Sea, *Pelagia noctiluca* is the most dominant jellyfish species [80]. This holoplanktonic species is present all year long in the basin and has been observed without interruption since 1994 [46]. Mostly present offshore, *P. noctiluca* reaches coastal waters thanks to wind events or currents [45]. Moreover, this species is able to realize nycthemeral migrations between 0 and 300-500m deep. The development of *P. noctiluca* from oocyte to adult is strongly related to temperature and environmental food conditions [22–24, 418, 420, 458]. It is a non-specific predator [80] that responds rapidly to changes in the biotic and abiotic environment [368]. Indeed, like most scyphozoan species, *P. noctiluca* has been known to shrink its own body mass when prey concentration become limiting [203, 280, 335, 479, 498]. Nevertheless, according to our knowledge, no estimates were made on particulate organic carbon (POC) from jellyfish egestion because considered entirely remineralized in the upper layer of the ocean thus not participating to carbon export. Because *P. noctiluca* is a multi-scale player, estimating its model parameters is difficult. The goal of the present paper is to apply the SMCE to infer parameters of an ecophysiological model and assess the importance of a jellyfish in marine ecosystems and biogeochemical processes. To do so, we (i) build an ecophysiological model for *P. noctiluca* to describe the fundamental physiological processes that are involved in carbon fluxes, (ii) infer the model's parameters using the SMCE and (iii) estimate POC exported due to *P. noctiluca* egestion at the base of the euphotic zone. The benefits of the SMCE consist not only in performing an accurate parameter estimation on several scales simultaneously, but

also in emphasizing correlations between parameters through an extensive and automatic analysis.

3.2 Material and Methods

3.2.1 Conceptual model

To understand the role played by jellyfish in carbon cycling, it is essential to trace each physiological process where carbon is implicated. The growth (G) of any organism depends on the balance between the quantity of assimilated preys (A) and losses due to respiration (R), excretion (Ex) and reproduction (Re) (Fig. 3.1). Unassimilated predated preys, after ingestion (I), are considered as "egestion rate" (Eg). In this way, the scope of growth and Eg could be expressed respectively by the equation 3.1 and 3.2 below. Each variable was determined separately.

$$\Delta G = A - (R + Ex + Re) \quad (3.1)$$

$$Eg = I - A \quad (3.2)$$

To estimate the assimilation rate, an estimation of ingested prey itself subject to the predation rate (P) and prey concentration [F] is necessary. The total amount of predated food is function of an allometric relationship that depends on individual carbon mass (CM), temperature (T;°C) and food concentration, as follows:

$$P = \frac{1}{[F] + k_p} \cdot p_{max} \cdot CM^{b_p} \cdot t_{10p}^T \quad (3.3)$$

where p_{max} is the maximum net feeding rate, t_{10p} the tenth root of the Q_{10} which describes by how much rate changes with a 10°C increase, and b_p is a regression coefficient. The parameters p_{max} , b_p and t_{10p} were calibrated following the relationships between carbon weight and clearance rate defined for 8 different jellyfish species by Acuna et al., 2011 [2] (Appendix 1; Fig. A.1). Michaelis-Menten kinetics were performed in the predation equation (Eq. 3.3), with a half constant saturation of feeding rate (k_p) that varies with the food concentration. In this model, the ingestion rate is expressed by the simple product between prey concentration and predation rate, as follow:

$$I = P \cdot [F] \quad (3.4)$$

However, the assimilation rate is different than the ingestion one and the model assumes that the fraction of food ingested and effectively assimilated decreases with increasing

zooplankton concentration following a Holling type II Michaelis-Mentens relationship:

$$A = I \cdot (1 - a_{max} \frac{[F]}{[F] + k_a}) \quad (3.5)$$

where a_{max} is the maximum fraction of assimilated food and k_a is the half-saturation constant for assimilation.

To estimate the organic carbon losses due to the jellyfish metabolism, we considered four main processes: respiration, excretion, reproduction and egestion rates. Many authors investigated jellyfish respiration rates [2, 280] but we choose to adapt the approach of Lilley et al. (2014), which performed an allometric equation for *P. noctiluca* species such as:

$$R_{(molO_2.d^{-1})} = R_o \cdot CM^{b_r} \cdot t_{10r}^T \quad (3.6)$$

where R_o is the theoretical respiration rate for 1 g CM of individual at 0°C, b_r is the allometric exponent for the effect of individual mass on respiration rate and t_{10r} is the tenth root of the Q_{10} coefficient. To convert oxygen to energy units and then energy units to carbon units, two parameters α ($J \cdot \mu mol O_2^{-1}$; 56) and β ($gC \cdot J^{-1}$; 39), were used respectively. The parameters R_o , b_r and t_{10r} were calibrated according to a log-log relationship between carbon weight and respiration rate obtained by Lilley et al., 2014 [280] (Appendix 2; Fig. A.2).

Jellyfish excretion has been largely studied [106]. DOC concentration from excretion activity was considered to scale with respiration rates, which is representative of the overall metabolic rates, as follows:

$$Ex = R_{(gC.d^{-1})} \cdot c_e \quad (3.7)$$

with c_e being the scalar factor.

Concerning the reproduction, when *P. noctiluca* is sexually mature, each individual spawning releases hundreds of eggs bounded into mucus. In our model, eggs production was estimated following the power law relationship developed by Lilley et al. 2014 (Appendix 1; Fig. A.3) and two additional parameters c_{re} and spn , that characterize mucus (as proportion of eggs carbon) and spawning frequency (spawn per day) respectively following the equation below:

$$Re = ((a_{re} \cdot Size^{b_{re}}) \cdot W_e) \cdot c_{re} \cdot spn \quad (3.8)$$

where a_{re} and b_{re} are coefficient parameters and W_e is the egg carbon mass [281]. Sexual maturity was attained when jellyfish size reached 4 cm [420].

To estimate the contribution of *P. noctiluca* (POC_{jelly}) to the carbon pump, the sinking

speed ($m.d^{-1}$; w) and the remineralization rate (k) were implemented in our model after estimation by laboratory experiments. The amount of carbon sequestered by jellyfish at a given depth was then modelled as follows :

$$C_{seq} = Eg \times w \times k \quad (3.9)$$

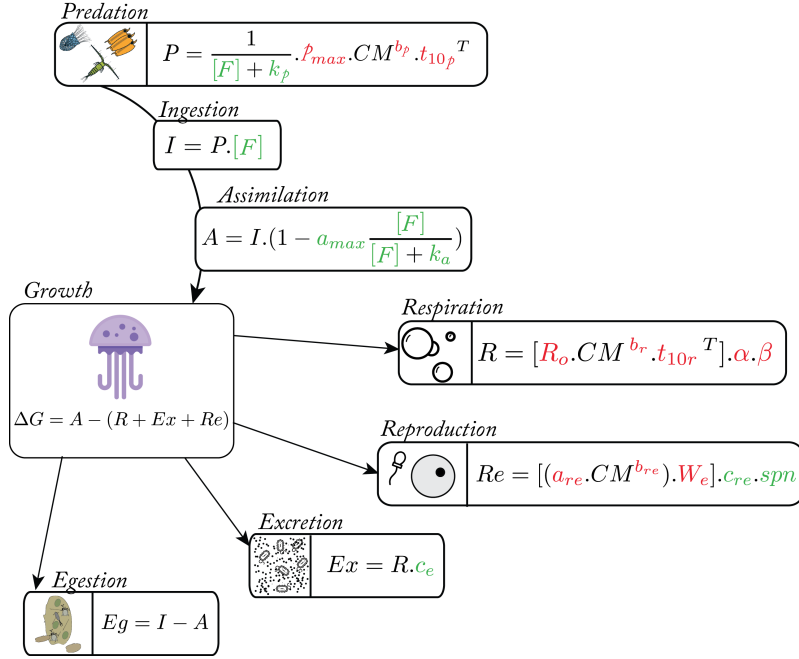


Figure 3.1: Conceptual diagram and equations used in the *Pelagia noctiluca* ecophysiological model. Symbols and units of the different variables are described in Table 3.1. The green and red colors represent all parameters deduced from literature dataset and Statistical Model Checking Engine (SMCE) respectively.

To correctly represent the growth and degrowth of *P. noctiluca*, model outputs were compared to our laboratory and *in situ* measurements as well as those of carried out by Lilley al. (2014) [281]. Three forcing variables were required to run the model: temperature, food concentration and initial jellyfish carbon mass.

According to Lilley et al (2014), degrowth and growth experiments were carried out in a room maintained at 18°C. Regarding food concentration, no prey was used in degrowth experiments whereas jellyfish were fed *ad libitum* during growth measurements. Thus, a food concentration vector was tested to represent the *ad libitum* (P_{lab} , see Table 3.1).

An annual climatology of sea surface temperature and zooplankton concentrations, recorded from plankton imaging, were calculated for the 2011-2015 period. Zooplankton biomass was estimated in carbon units by converting zooplankton biovolumes to biomass following the linear model of Alcaraz et al. (2003) [4], which was developed for the northwestern

Mediterranean Sea. As previously mentioned, *P. noctiluca* undergoes nycthemeral migrations from the surface towards the bathypelagos [154]. This behaviour was integrated by calculating each ecophysiological rate for both sea surface temperature and bathypelagic temperature (*i.e.* 13°C in the Mediterranean Sea). Then, the average of each ecophysiological rate at time t was computed from the two measures.

3.2.2 Statistical Model Checking Engine

The SMCE is a new mathematical approach based on probability (\mathbb{P}). The core of this method consists in a combination of the Monte Carlo method [408] and the Sequential Probability Ratio Test (SPRT) [491]. Implemented within a computational framework, the SMCE allows to simulate models or programs with uncertainties (Fig. 3.2). In particular, the SMCE allows a modeller to search for the optimal parameter values with respect to experimental data. Initially, the modeller assigns a virtual search vector, with upper bounds, lower bounds and resolution chosen according to prior knowledge, to each unknown parameters (step 1 in Fig. 3.2 ; Table 3.1). This allows to define a global search domain for optimal parameter values, which is the cartesian product of the individual search vectors of all unknown parameters. The SMCE will then automatically browse the search domain and perform an evaluation of each set of parameter values, which measures its adequation to experimental datasets. In addition, the SMCE will consider an uncertainty on the parameter values. Instead of considering exact parameter values for each sample in the search space, the SMCE uses standard deviations around the chosen sample to perform its evaluation. However, worth noticing, the size of the search space, as well as the computing time, increases proportionally following the width and the resolution of the individual vectors of each unknown parameter (*i.e.* size range of values subjects to investigation). Briefly, the essence of the SMCE is as follows: for each set of parameter values *Param* chosen from the sample space, a pseudo standard deviation (std) is used to create a new interval [*Param* - std; *Param* + std] (step 2 in Fig. 3.2). The size of this deviation is chosen according to prior knowledge on the variability of each unknown parameter. The SMCE then performs a number of simulations of the model according to the chosen parameter set. At each simulation, random values of the parameters are chosen from their interval, which takes into account variability, and implemented in the model prior to running it (step 3 in Fig. 3.2). Model outputs are then compared to observations prior to running the SMCE to inform the latter whether predictions were correct or not (*i.e.* True or False) (step 4 in Fig. 3.2). From those random simulations, the Monte Carlo technique allows to compute a value \mathbb{P} which represents the adequation of the obtained prediction with respect to the given data. Since the SMCE is a statistical method, the obtained measure is estimated with a given precision ϵ . As a consequence, obtaining an estimation Θ of the measure \mathbb{P} ensures that \mathbb{P} lies in the interval [$\Theta - \epsilon$; $\Theta + \epsilon$] (step 5a in Fig. 3.2).

Tableau 3.1: Values, Symbols, description and units of the different parameters used in the model.

Ecophysiological process	Parameters	Values	Units	Description
<i>Predation (P)</i>	p_{max}	0.23	$L \cdot d^{-1} \cdot ind^{-1}$	Theoretical predation rate of 1g CM individual at 0° C and with unlimited food; $\log(C) = \log(B) + a$
	b_p	0.8854	dimensionless	Half saturation coefficient for predation
	k_p	$[3 \times 10^{-5} : 2 \times 10^{-5} : 2 \times 10^{-4}]$	$gC \cdot L^{-1}$	Tenth root of the Q_{10} coefficient which describes by how much as a rate changes with a 10° C increase in temperature
	t_{10p}	1.066	dimensionless	Theoretical respiration rate of 1g WM individual at 0° C
Respiration (R)	R_0	2.80	$\mu molO_2 \cdot d^{-1}$	Allometric exponent for the effect of individual mass on respiration rate
	b_r	0.934	dimensionless	Tenth root of the Q_{10} coefficient which describes by how much as a rate changes with a 10° C increase in temperature
	t_{10r}	1.066	dimensionless	Allometric exponent for the production of eggs
Reproduction (Re)	$a_{r,e}$	0.07	dimensionless	Eggs carbon mass
	$b_{r,e}$	4.66	dimensionless	Proportion of mucus production during spawning
	W_e	1.52×10^{-6}	$gC \cdot eggs^{-1}$	Spawning rate
Assimilation (A)	$c_{r,e}$	$[1.2 : 0.1 : 3]$	dimensionless	Maximal assimilation rate
	spn	$[0.4 : 0.1 : 1]$	d^{-1}	Half saturation coefficient for assimilation
	a_{max}	$[0.5 : 0.1 : 1]$	dimensionless	Proportion of excretion production
Excretion (Ex)	k_a	$[1.5 \times 10^{-5} : 0.5 \times 10^{-5} : 5 \times 10^{-5}]$	$gC \cdot L^{-1}$	
	c_e	$[0 : 0.05 : 1]$	dimensionless	
<i>Conversion factor</i>	β	447×10^{-3}	$J \cdot \mu molO_2^{-1}$	Coefficient to convert from oxygen units to energy units
	α	2.28×10^{-5}	$gC \cdot J^{-1}$	Coefficient to convert from energy units to carbon units
	γ	277.78	dimensionless	Coefficient to convert from carbon mass to wet mass
<i>P</i>		$[0.7 \times 10^{-5} : 1 \times 10^{-6} : 0.9 \times 10^{-5}]$	$gC \cdot L^{-1}$	Prey concentration in laboratory condition

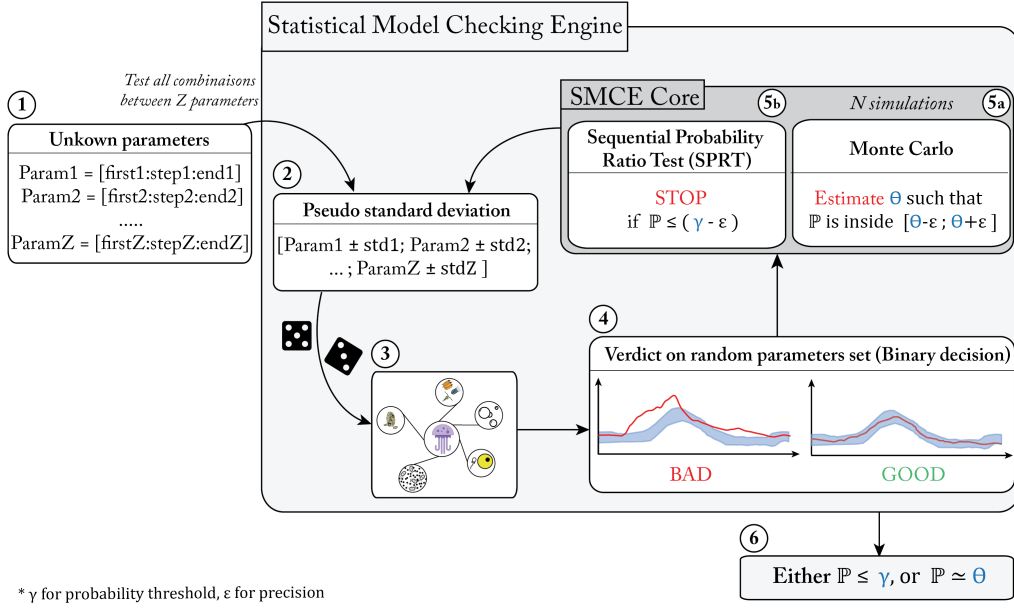


Figure 3.2: Activity diagram of the SMCE that was used to find the best combination of values for the unknown parameters in the ecophysiological model.

In order to spare computing time, the SPRT method is used. This approach allows to stop the estimation of \mathbb{P} if the simulations that have already been performed ensure that this probability cannot be greater than a threshold (γ) (step 5b in Fig. 3.2). When all the necessary simulations have been performed, the SMCE either returns the estimation Θ of \mathbb{P} if it is high enough or a statement that \mathbb{P} is below the threshold otherwise. Such estimation is performed for each set of parameter values from the search space (step 6 in Fig. 3.2). The estimated measures of all sets of parameter values are finally compared, which allows to identify the set of parameter values that gives the best prediction with respect to the experimental data.

In order to compute the estimation of \mathbb{P} , it is necessary to compare individual simulations of the model with our experimental data. Such a comparison is performed *via* a "tunnel" selection based on the standard deviations of our experimental data sets. Considering a tunnel as the range of acceptable model outputs, a simulation of a model with respect to a given set of parameter values is therefore "correct" if the outputs of this simulation fit inside the tunnels (see Fig. 3.2 and step 4 in Fig. 3.5 for illustrations).

3.2.3 Abundance and biomass estimation

The Ligurian Sea is an area in the northwestern Mediterranean Sea that presents its own cyclonic circulation [325]. Indeed, two different Modified Atlantic Waters (MAW) are mixed around Corsica and formed the "Northern current". This strong flow progresses anticlock-

wisely eastward along the Italian and French coasts. The Northern current exhibits specific physical and biological conditions and splits the basin into three different hydrographic zones: (i) the peripheral zone, (ii) the frontal zone and (iii) the offshore central zone. Our study monitored the distribution of *P. noctiluca* in 2012 [146] with a quantitative method. Briefly, thanks to the French ship "Alchimie" (www.alchimie-mediterranee.fr/), each cruise was carried out at night from Villefranche-sur-Mer (43°41'N, 7°18'E) to Calvi (42°34'N, 8°45'E). During this transect, only adult *P. noctiluca* were recognized and counted every 10 minutes. The jellyfish biomass was estimated from the median wet mass of some sampled individuals.

3.2.4 Sinking and remineralization rate experiments

Adult *P. noctiluca* were collected at the surface with a dip net (1 mm mesh size) close to the frontal zone. Each individual jellyfish was placed in a 8L plastic bucket filled with filtered (100 μm) *in situ* seawater. Few hours were necessary for the gelatinous organisms to egest their gut content in the form of digestive mucus. The excreted particulate matter was individually incubated in sealed vials of 33.4, 67.9 or 136.5 mL filled with filtered (0.2 μm) seawater to determine the remineralization rate. Each vial contained small optodes foil glued inside their glass wall. Optodes excited by light pulses emit a fluorescence pulse in response that depends upon the oxygen concentration of the solution (quenching). The phase delay of the light response provides oxygen saturation rates for the incubator. This system (optical electrodes Presens ®), is a non-intrusive and precise method (precision: 0.4% of O₂ air saturation) but it is sensitive to temperature and pressure. For this reason, it is necessary to calibrate each vial under controlled conditions before measurements (need to re calibrated every 2 months). In parallel, others vial were prepared without particles to obtain i.e control condition. Average respiration from control measurements was subtracted to experimental measurements with gelatinous mucus. All incubation ($n=33$) ranged between 9 - 20 h. At the end of the experiment, mucus was freezed at -60°C for CHN analysis. The degradation rate of organic matter was calculated following a linear regression based on the decrease of O₂ with time. Using the final amount and degradation rate, both carbon content at initial time and remineralized can be estimated. In another way, sinking speed rate experiments were conducted in laboratory. All other individual digestive mucus was used to estimate particles sinking speed, inspired from previous study [146]. One by one, each mucus ($n=19$) was placed in the first centimeters of a large graduated plastic bucket, which was 38 cm high and 30 cm in diameter, full with filtered *in situ* seawater (0.2 μm) in order to conserve identical water density. The time taken by the mucus to reach between 15 and 20 cm was used to estimate sedimentation rate.

3.3 Results

3.3.1 Implementation and calibration of the Statistical Model Checking (SMCE)

We ran 500 simulations for each parameters set which gave a 5% estimation precision and an error rate of 1% on the probability that parameters set is correct (i.e qualified as "Match"). The experiment was performed on a 64 cores CPU, 512 Go Ram, 13 To HDD computer, and ran for 27 068 minutes (*i.e.* 19 days). At the end, the SMCE returned all parameter sets that presented a "Match" greater than 70%. Additional characteristics were also returned, such as the average number of simulations that were found outside the confidence interval defined from data observation ("Score"), and the distance of this interval ("Dist") together, for laboratory and *in situ* conditions.

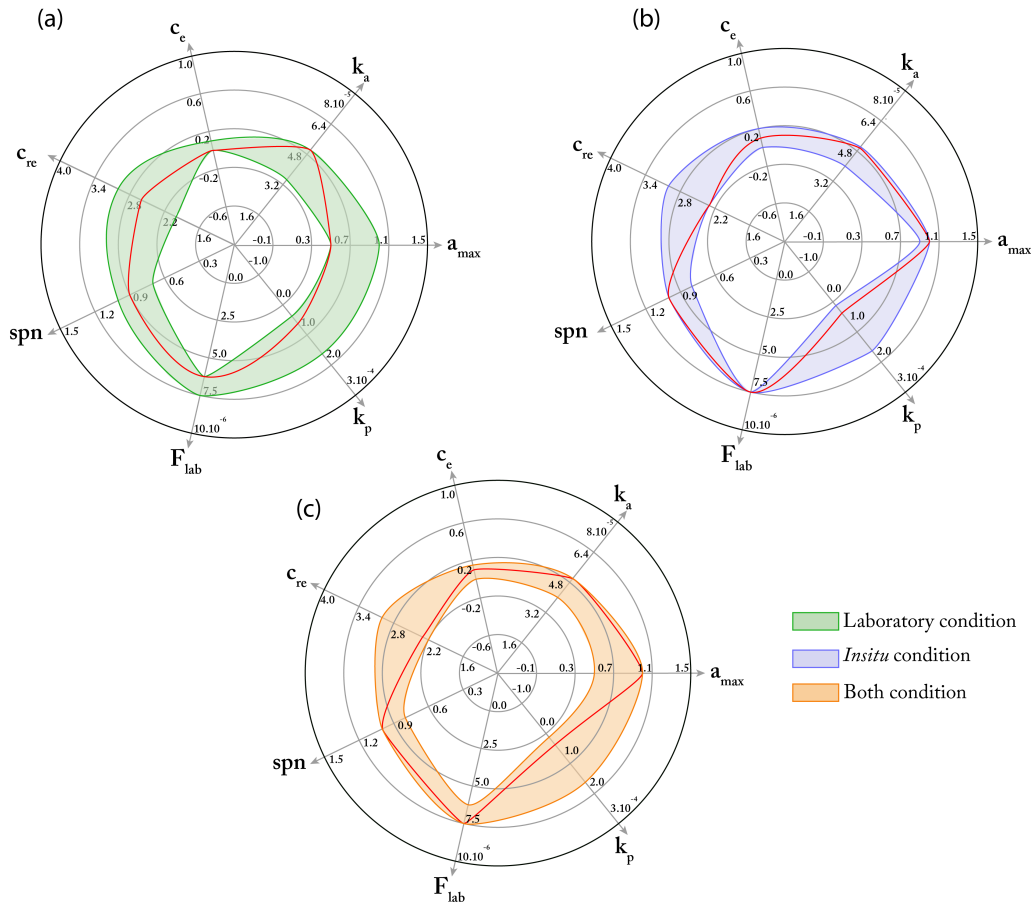


Figure 3.3: Spider plots of the fifty best (colored areas) and the best (red lines) parameters combinations that were found thanks to the SMCE for the growth rates measured (a) in laboratory, (b) *in situ* conditions and (c) according to both.

In laboratory conditions, parameters such as the excretion coefficient (c_e) are less sensitive than the others (Fig. 3.3a). The best parameters set selected corresponds to a spawning frequency of 0.9 days ($spn=0.9$), a maximum fraction of unassimilated food of 50% ($a_{max}=0.5$), a half-saturation assimilation and predation constants of 5.10^{-5} and 1.10^{-4} respectively, no excretion rate, a carbon cost for mucus production equal to 2.6 times the carbon-cost of eggs production ($c_{re} = 2.6$) and an prey concentration around 7.10^{-6} gC.L $^{-1}$ (Fig. 3.3a). The representation of 50 random simulations, from the best parameter set highlights that the ecophysiological model correctly represents the jellyfish growth and degrowth in laboratory conditions (Fig. 3.4). In starved conditions, the model shows that jellyfish bell diameter decreases exponentially due to carbon losses *via* respiration, excretion and reproduction (Fig. 3.4a). However, the model slightly underestimates the biomass losses. In contrast, in feeding conditions, jellyfish grow exponentially throughout the somatic phase, reaching saturation when sexually mature though prey concentration stays constant in the environment (Fig. 3.4b). This equilibrium suggests that the amount of organic carbon gained by predation is equal to losses promoted by excretion, egestion, and respiration. Thus, along other marine species, *P. noctiluca* growth can be represented by a sigmoid curve.

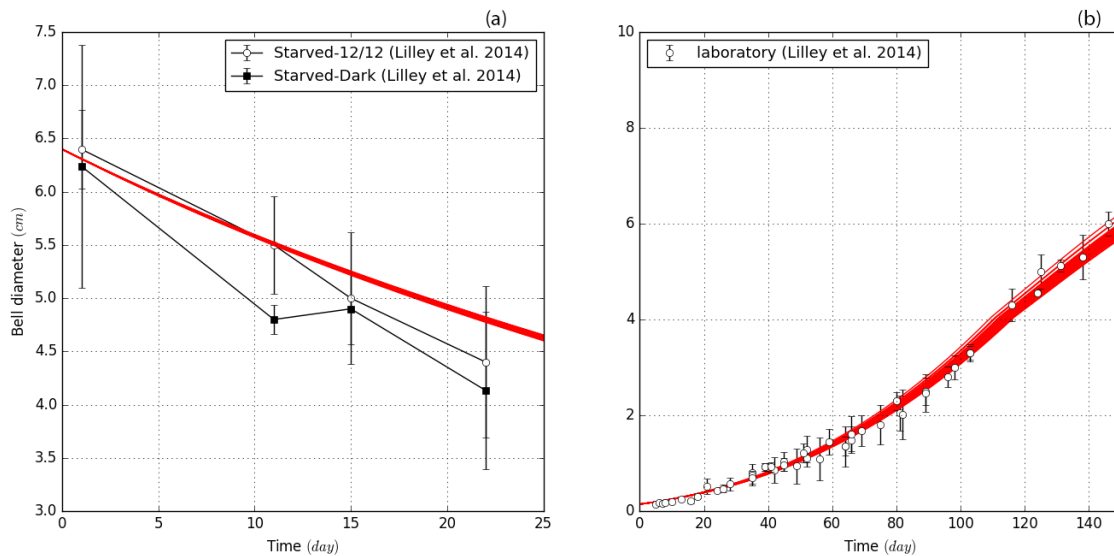


Figure 3.4: Comparison between the results of the in laboratory experiments and the outputs of the ecophysiological model, based on fifty random simulations within the best parameters combinations defined by the SMCE. Subpanels show degrowth and growth simulation in (a) starved and (b) feeding conditions respectively.

In *in situ* conditions, the 2011-2015 annual climatology of temperature and zooplankton biomass in the northwestern Mediterranean Sea (Fig. 3.5a) showed significant seasonal

variability. In winter, both sea surface temperature (SST) and zooplankton biomass are low (13°C , and $1.10^{-6} \text{ gC.L}^{-1}$, respectively). In early spring, heating of the water column leads to a stratification allowing phytoplankton growth which, in turns, generates an increase in zooplankton biomass ($5\text{-}6.10^{-6} \text{ gC.L}^{-1}$). During summer, zooplankton biomass decreases to $1.10^{-6} \text{ gC.L}^{-1}$ while SST increases to 22°C , before decreasing below 18°C in autumn. According to our observations ($n=1734$), the size of *P. noctiluca* ranges between 2.1 and 21 cm throughout the year and is strongly related to environmental conditions. Three phases characterize *P. noctiluca* growth: (i) a slow growth in winter and early spring, (ii) an exponential growth as soon as temperature and food availability increase in mid-spring, and (iii) a degrowth phase during summer and autumn associated to massive gametes emission [293, 335, 425, 479].

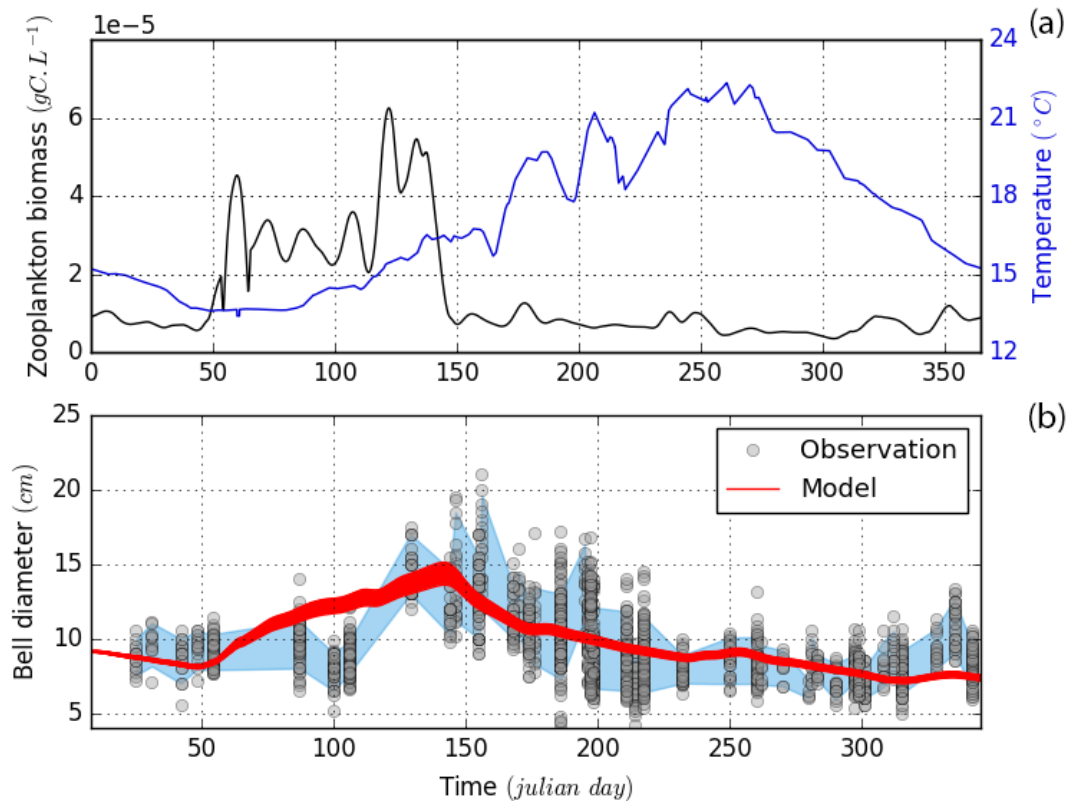


Figure 3.5: Comparison of jellyfish size variations between *in situ* observations and outputs of the model, based on fifty random simulations within the best parameters combinations defined by the SMCE. Subpanels show: (a) the annual sea surface temperature (blue) and annual zooplankton biomass (black) climatologies (from August 2011 to December 2015) that were used as model inputs; and (b) the jellyfish size variation obtained from *in situ* observations (dots) and model simulations (red lines). The blue colour represents the tunnel of confidence for our SMCE decision.

Compared to laboratory conditions, *in situ* simulations show that spn and a_{max} are less sensitive than others parameters. The best parameters set selected corresponds to a daily spawning frequency, a maximum of unassimilated food around 100%, a half-saturation constant assimilation and predation near 5.10^{-5} and 9.10^{-5} respectively, an excretion rate equal to 10% of the respiration rate, a spawning frequency of 1 day and a mucus production equal to 2.3 time the carbon-cost of eggs production ($c_{re} = 2.3$) (Fig. 3.3b). The representation of 50 random simulations from the best parameter set shows a good agreement between observations and simulations (Fig. 3.5b) and the variability between simulations correlates with the concentration of prey in the seawater.

Finally, satisfying both laboratory and *in situ* conditions, we introduce more variability on each individual parameters but found minor changes on the best parameters set (Fig. 3.3c). Indeed, the best parameters set selected corresponds to a daily spawning frequency similar to *in situ* conditions, a a_{max} at 100%, a k_a and k_p around 5.10^{-5} and 9.10^{-5} respectively, an excretion rate equals to 10% of the respiration rate and a mucus production equal to 2.3 times the carbon cost of eggs production. Here, the goal of SMCE is to identify a set of parameters that matches all observations. Because there is no clear evidence favoring the selection of *in situ* vs laboratory conditions, we decided to select the best set of parameters that matches both conditions. This approach therefore maximizes the variability of observations while optimizing the potential solutions for the parameters.

3.3.2 Sinking speed and decomposition rate

The sinking rate of the mucus produced by *P. noctiluca* ranges between 384 m.d^{-1} and 1329 m.d^{-1} with a median equal to 751 m.d^{-1} (Table 3.2). The sinking rates were positively

Tableau 3.2: Median with standard deviation of final mass of sampling, O_2 consumption, CO_2 production, matter remineralized and time estimated for total remineralization.

Date	n	Final mass (mgC)	O_2 consumption ($\mu\text{mol.h}^{-1}$)	CO_2 production ($\mu\text{mol.h}^{-1}$)	Remineralized matter (%)	Remineralisation time (d)
6/5/15	10	2.96 ± 1.54	0.29 ± 0.12	0.25 ± 0.10	3.40 ± 1.49	29.41 ± 29.05
6/24/15	7	2.93 ± 1.44	0.27 ± 0.30	0.24 ± 0.26	1.94 ± 1.76	51.63 ± 68.98
7/6/15	9	0.91 ± 0.95	0.30 ± 0.25	0.26 ± 0.22	8.96 ± 14.62	11.16 ± 18.89
10/9/15	4	0.3 ± 0.13	0.04 ± 0.02	0.04 ± 0.01	3.96 ± 4.0	26.75 ± 31.7
11/9/15	2	0.8 ± 0.11	0.09 ± 0.03	0.08 ± 0.02	2.79 ± 1.12]	39 ± 15.68
11/10/15	4	0.44 ± 0.16	0.04 ± 0.02	0.03 ± 0.01	2.12 ± 0.21	47.29 ± 4.62

correlated with the mucus size ($r^2=0.6$, $p<0.05$) and showed similar properties to marine snow. The mucus remineralization rate was estimated at 0.034 d^{-1} function of the CO_2 consumption measurements (Table 3.3). Based on these two estimates, a mucus sinking between 0 and 200m is expected to lose 1% of its carbon weight.

Tableau 3.3: Mean with standard deviation of sinking time, distance traveled, surface, diameter spherical equivalent (DSE) and sinking speed measured in laboratory condition without turbulence of the particles O₂ consumption, CO₂ production, matter remineralized and time estimated for total remineralization.

Date	n	Time (s)	Distance (cm)	Surface (mm ²)	DSE (mm)	Sinking speed (m.d ⁻¹)	Carbon (%)	Sample mass (mg)
6/5/15	9	15 ± 6.54	15 ± 3.2	456.1 ± 199.4	24.1 ± 5.5	864 ± 262	1.22 ± 0.7	1.1 ± 1.2
7/6/15	10	27 ± 8.8	20 ± 0.0	585.2 ± 374	13.6 ± 5.0	640 ± 207	2.05 ± 1.01	3.5 ± 3.9

3.3.3 Estimation of carbon exported by jellyfish

A recent study estimated the monthly export of total POC at the DYFAMED station in the Ligurian Sea [392]. The authors evidenced a seasonal trend in POC export that results from a combination of physical (deep water convection) and biological (phytoplankton bloom) processes during winter and spring respectively. The export estimates varied from 1.53 mgC.m⁻².d⁻¹ in July to 14.01 and 13.55 mgC.m⁻².d⁻¹ in February and April, respectively. The present ecophysiological model provides carbon fluxes for the predation, ingestion, assimilation, respiration, excretion, reproduction and the egestion of *P. noctiluca*. Therefore, combining the modelled egestion with *P. noctiluca* abundances in the North-West Mediterranean sea and the estimated remineralization, and sinking rates of their produced mucus, enables to estimate their contribution to the total carbon export in the region. In 2013, *P. noctiluca* abundances ranged from 0 to 3.45 ind.m⁻² with a median of 0.018 ind.m⁻² (1st and 3rd quartiles: 0.003 and 0.1 ind.m⁻² respectively; $n=1,371$). The spatial distribution of this gelatinous species largely relies on circulation features with greater abundances found essentially in the frontal zone [146]. We estimated an average mucus export at 200m depth between 3.10⁻³ and 0.2 mgC.m⁻².d⁻¹ in October and April, respectively. In comparison with the total carbon export at DYFAMED station, this result suggested that %POC_{jelly} at 200m in the region ranged from 0.01% to 2.43% in October and August respectively. Focusing on summer, we estimated that %POC_{jelly} can vary between 0% and 297%, with a median value of 1.01% (1st and 3rd quartile: 0.15% and 5.90% respectively; Fig. 3.6). These observations suggest that *P. noctiluca* contribution to the carbon export at the basin scale is low. However, because its contribution can reach more than 100% locally (in frontal zone) and at specific time (during spring/summer), its local impact on carbon cycling and subsequent consequences on the ecosystem can be very significant.

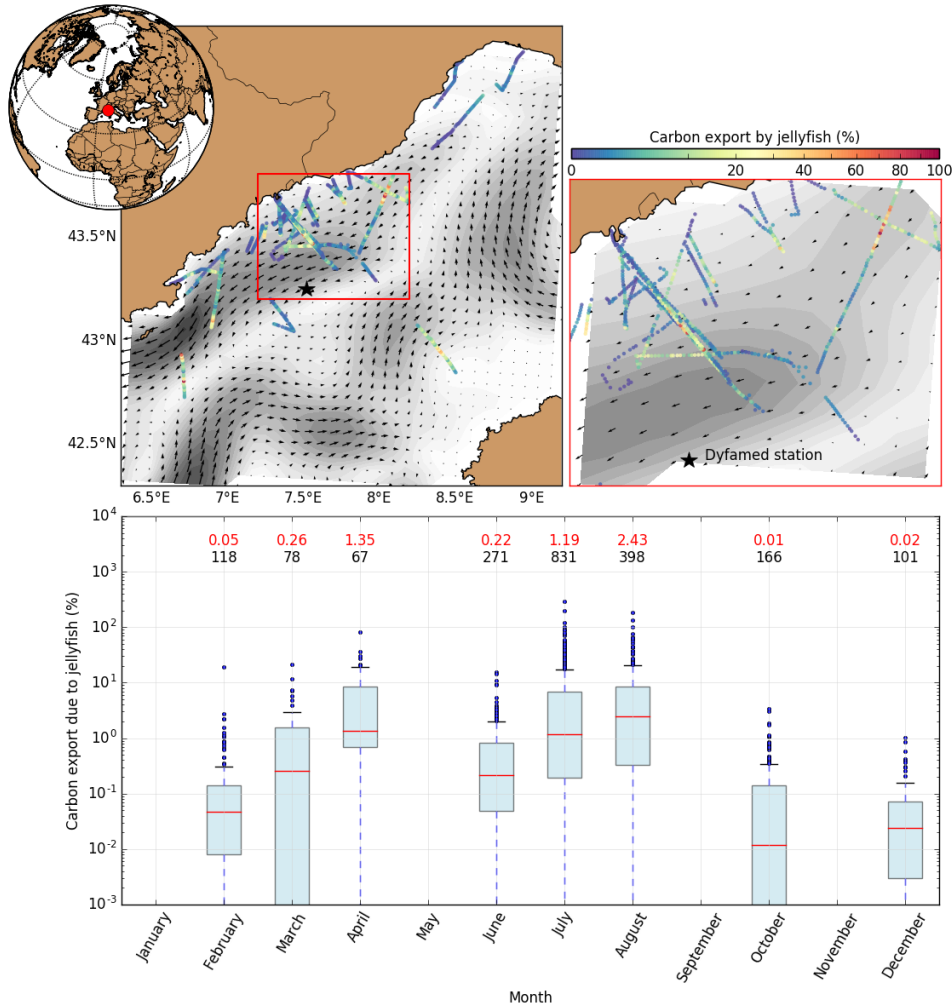


Figure 3.6: Spatiotemporal variability of the percentage of POC exported at 200m that is due to the egestion of *P. noctiluca*, estimated from ecophysiological model, in the Ligurian Sea.

3.4 Discussion

3.4.1 A new approach and perspectives for marine biological modeling

The SMCE method has been known for a few years in computer sciences, but it has been mainly applied for verifying large software models that are out of reach of standard verification methods. Its purpose is to analyze a software model in order to prove (or disprove) that it satisfies desirable properties. Although marginally applied to non software systems (*e.g.*, aeronautics [28] or gene regulatory networks [333]), its use has always required extensive computational skills (*i.e.* use of dedicated modeling languages). Here we propose (i) to apply the SMCE to biological models *per-se* with no pervasive modification, and (ii)

to reach parameter estimation expectation while (iii) allowing a gain of global knowledge on the models besides the verification of pre-defined properties.

The best parameter values found by the SMCE are comparable to the ones that have been found previously therefore confirming those isolate observations. Regarding the reproduction processes, the spawning behavior of *P. noctiluca* has been widely studied [24, 280, 363, 420] showing that all sexual mature organisms spawned daily until their death. This gamete emission occurs 3 hours after the start of the light and during 30 minutes. However this behavior could also be the result of laboratory conditions. The new computational approach suggested that a daily spawning frequency is optimal for error minimization both in laboratory and *in situ* conditions. Spawning activation is largely discussed for the species *P. noctiluca* but spawning among scyphozoans seems to be related to environmental stress such as light variations [9, 124, 224, 280, 346], temperature [292] and food availability [24, 292]. Our model supposed that mucus production during spawning represented 65%, 57.5% and 57.5% of total spawn in laboratory, *in situ* and in both conditions compared to literature (52%; [280]). This amorphous matter keeps the eggs together in the water column and plays an important role for fertilization success due to its attractive propriety to sperm [24]. Our results confirm that scyphozoan produced massive amounts of eggs daily to promote growth population and survival [16].

The DOC excreted by *P. noctiluca* has never been investigated through experiments. Nevertheless, existing estimates of DOC excretion for other gelatinous zooplankton are coherent with model outputs. This ecophysiological process is strongly correlated with temperature and simulations estimated an excretion rate around 0, 0.4 and 0.4 $\mu\text{molC.gDW}^{-1}.\text{h}^{-1}$ in laboratory (18°C), *in situ* (temperature seasonal trends; average near 15°C) and both respectively. In comparison, two different studies measured excretion rates for *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) ranging from 0.4 to 61.6 $\mu\text{molC.gDW}^{-1}.\text{h}^{-1}$ [105] or 0.18 to 0.86 $\mu\text{molC.gDW}^{-1}.\text{h}^{-1}$ [249] with temperature ranges of 18-27°C and 10-24°C respectively. The *Chrysaora quinquecirrha* and *Aurelia aurita* scyphomedusae, which are closer to *P. noctiluca* from a phylogenetic point of view, released high quantities of DOC with estimates spanning 1.3 - 46.4 $\mu\text{molC.gDW}^{-1}.\text{h}^{-1}$ [105] and 1.2 - 6.7 $\mu\text{molC.gDW}^{-1}.\text{h}^{-1}$ [207] in temperature ranges of 14-27°C and 16-20°C respectively. Most of the time, jellyfish release a large amount of highly labile DOC, which can be easily metabolized by bacterioplankton with uptake rates two or six times that of bulk DOM [106]. Moreover, authors showed that specific bacterial groups in the water column successfully used this matter and suggest that jellyfish promote fundamental transformation in the biogeochemical functioning and microbial loops.

Interestingly, the correlogram (Fig. 3.7) showed that prey concentration and excretion rate seem to be the most influential parameters for laboratory and *in situ* conditions respectively. This means that the greater the excretion rate or/and the laboratory prey concentration defined in the model, the greater the probability to be outside the confi-

dence interval defined from the observation data. Nevertheless, the probability to find a good "Match" essentially depends on the growth in laboratory conditions. These results suggest that the vector of the laboratory prey concentration tested and adapted following publication [281] is potentially too short and we need to estimate more precisely the amount prey injected in aquarium during growth experiment.

Beyond parameter description and putative dependencies, SMCE provides new modelling perspectives. Existing modelling studies are limited by (i) the inherent variability of experiments that cannot be reflected by deterministic models and (ii) the lack of knowledge about dependencies between parameters which drive general deterministic models to consider them independently. On the contrary, the SMCE is a quantitative modelling approach that allows to embed the variability within models. The benefits of the SMCE rely on simultaneously estimating parameters at different scales, therefore also providing information on the global dependencies between parameters.

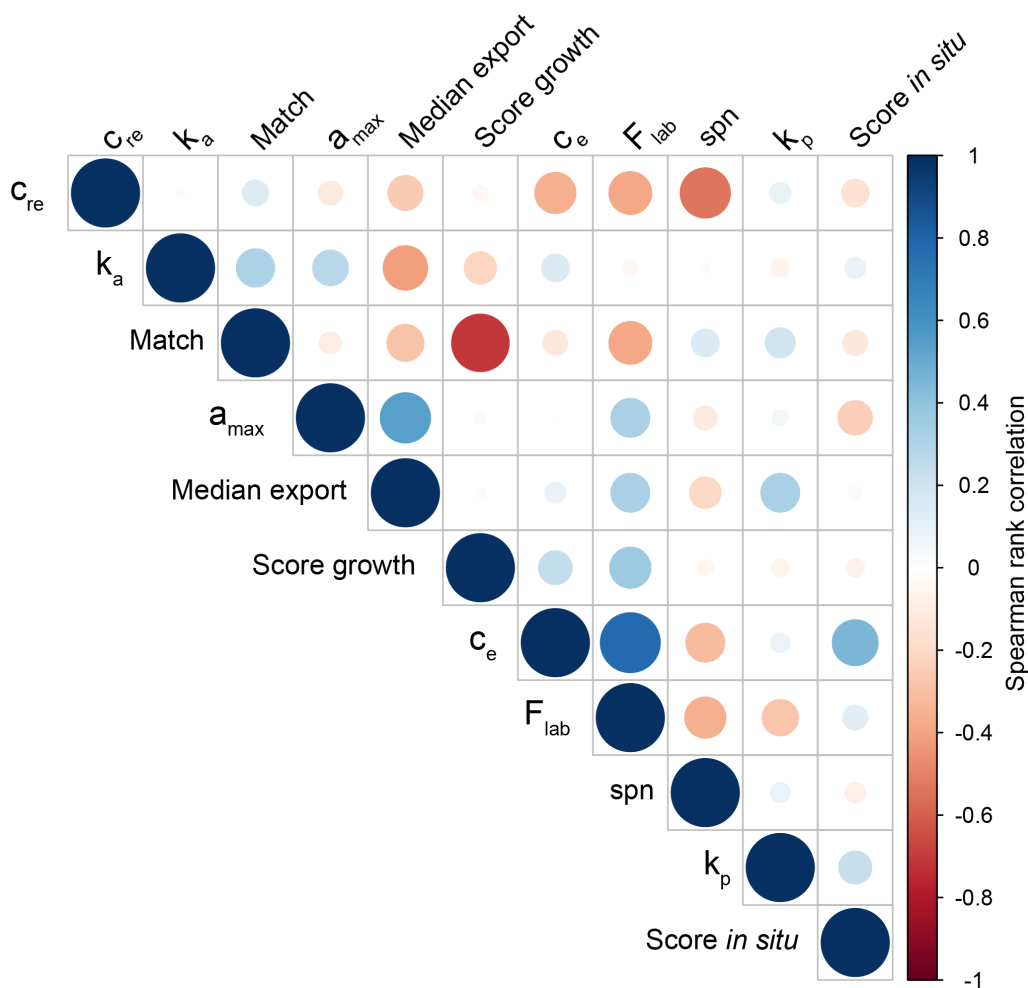


Figure 3.7: Correlogram of parameters and output result obtained by the SMCE. Color scale indicates the strengths of the correlation.

3.4.2 Model uncertainties

The ecophysiological model relies on several hypotheses regarding the parameters value and the forcing variables that we will now discuss. The parameters values are left unchanged throughout the entire life cycle, except for the reproduction rate, which was modelled once the jellyfish measure more than 4 cm. After fecundation, the eggs quickly change in shape from oocytes to adults passing by planula and juvenile stage. These morphological changes could significantly affect physiological processes. Nevertheless, all these modifications due to their growth were indirectly integrated by the allometric function body carbon mass variations in each equation. A large uncertainty was assumed concerning the prey concentration input in the model. In controlled conditions, food concentration provided to the cultures was considered constant whereas in the original study [281], authors specified that jellyfish were fed *ad libitum* daily during growth experiment which suppose daily pulse of food concentration followed by decrease while jellyfish consumes their preys. Moreover, in captivity jellyfish growth is limited by space contrary to *in situ* conditions, where food availability is the main limiting factor (Chapitre IV). Nevertheless, this inherent bias is mainly significant after the exponential stage, when growth reaches its equilibrium. Given that the SMCE was applied on observations obtained before the exponential stage, mistakes due to laboratory culturing were considered to be not significant and give us large confidence on our results. One should also keep in mind that POC_{jelly} in the Ligurian Sea was estimated through prey concentrations measured from plankton imaging systems deployed in a coastal area, and converted into carbon unit using biovolume and biomass regression [4]. Extrapolating the carbon estimates to sub-basin scale was necessary because of the lower sampling frequency and the lack of information in the open ocean. Nevertheless, the present results show seasonal patterns and biomass abundance estimates that are in line with the literature [146]. Similarly, all POC_{jelly} estimates were compared to *in situ* observations by carried out a ratio with POC_{total} monthly climatology obtained at DYFAMED station [392], which is the only time series available for this region. As previously mentioned, the development of *P. noctiluca* is strongly controlled by environmental food and temperature, but this species also performs nycthemeral migrations from the surface to the deep ocean, so it actually experiences a gradient of these two factors. Regarding temperature, the gradient was considered towards the bathypelagic zone, but for prey concentration the model suggested that jellyfish are following them and therefore that the food abundance is constant from surface to the deep ocean.

The mucus sinking speed experiments also present some uncertainties. The jellyfish egestion products take the shape of gelatinous strings. Particles sinking speed is mainly dependent on shape complexity [120]. However, to measure different sinking runs, samples were extracted from jellyfish tanks using a wide pipette to transfer it to the vertical-settling column. Consequently, the strings' shape could be modified towards a more compact shape. The present particles sinking speed could be overestimated, but this would not change

its density which is comparable to similar types of marine snow. Similarly, variations in seawater temperature, salinity and density could modify remineralization and sinking rates [264, 466]. Even if all experiments were performed with surface seawater at ambient temperature, the model supposed that both rates were constant for each season and depth. This error is nonetheless considered insignificant given the variability and standard deviation between measurements.

3.4.3 Gelatinous zooplankton: an important contributor to the biological pump?

Estimates of POC_{total} export flux from the surface to the euphotic zone ranged between 1.0 and 15.0 $\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ depending on the month [392]. Our basin scale estimates of $\%\text{POC}_{jelly}$ ranged between 0.01 to 2.43% of this total flux. Conversely, our study highlights that jellyfish could mediate a significant part ($>100\%$) of the total flux at the local scale, with some proportions greater than 100%. These trends are explained by the patchiness of their distribution [207]. In comparison, the contribution of salps' fecal pellets to average total POC fluxes has been estimated to reach 11% in the Sargasso Sea [455]. During blooming events, salps can even represent up to 60% of POC flux at 200m. Similar to what has been found for Thaliacea [300, 359, 505], the relatively high abundances and predation rates of scyphozoans can impact planktonic communities locally [334], and carbon fluxes which should be integrated in pelagic ecosystems modelling studies.

Our model provides an initial overview of detritus production and export by scyphozoans, a group that is still largely neglected in biogeochemical models. Even if our results suggest that the impact of *P. noctiluca* on the biological carbon pump is weak at the regional scale, the high biomass of this species makes it an excellent candidate for the jelly-POM concept [266] and supports the incorporation of a gelatinous zooplankton compartment, and the decomposition of their jelly body, into biogeochemical and modelling studies [264]. Additionally, corpses decomposition coupled with intense jellyfish excretion can increase dissolved inorganic carbon concentration in the water column, and thus promote the microbial food web [106]. This could potentially lead to two opposite effects regarding the ocean carbon pumps. On one hand, carbon sequestration through the biological pump could be weakened because of increased carbon remineralization through microbial respiration of this dissolved organic material. On the other hand, carbon sequestration through the microbial carbon pump could be promoted because of increased transformation of labile dissolved organic carbon into refractory material through microbial activity.

Résumé du Chapitre III et transition vers le Chapitre IV. La modélisation de la pompe à carbone biologique (BCP) dans l'océan mondial demeure extrêmement simplifiée au vu de sa complexité. Dans un tel contexte, des modèles numériques nécessitant

de nombreux paramètres inconnus et non linéaires ont été développés pour étendre les caractéristiques physiologiques des organismes planctoniques aux écosystèmes. Ainsi, la modélisation de la BCP doit intégrer des paramètres adaptés aux comportements physiologiques et écologiques qui sont difficiles à déterminer. En particulier, une telle difficulté se pose pour la modélisation physiologique des méduses *P. noctiluca*. Cette espèce zooplanktonique gélatineuse présente d'importantes abondances en Méditerranée, et pourrait ainsi contribuer de manière significative à la BCP par la production de détritiques. Cependant, en dépit de son abondance et de sa biomasse, le zooplancton gélatineux reste rarement représenté dans les modèles biogéochimiques, en raison des incertitudes globales quant à son écophysiologie. Pour résoudre ce problème, nous avons utilisé le SMCE pour la première fois en écologie marine. Standard en ingénierie, cette approche probabiliste considère l'ensemble des paramètres et recherche de manière combinatoire les groupes de paramètres qui correspondent à des données expérimentales distinctes. Ici, le SMCE a été appliqué simultanément à la fois sur des expériences issues de cultures en laboratoire et des observations de campagnes en mer. Contrairement à d'autres techniques d'inférence de paramètres, le SMCE cherche des ensembles de paramètres adaptés à la fois aux observations locales et aux modèles globaux, tout en tenant compte des incertitudes. S'appuyant sur des ressources informatiques intensives, le SMCE permet d'estimer précisément les processus écophysiologiques de *P. noctiluca* en fonction de la température et des concentrations de proies. Le modèle développé reproduit correctement la croissance et la décroissance de *P. noctiluca* cultivées en laboratoire et celles échantillonnées dans l'environnement. En plus des simulations précises, le SMCE permet d'identifier les connaissances manquantes concernant les processus physiologiques des méduses. En particulier, nous avons montré que l'export lié au méduse est principalement dépendant des paramètres de prédation et d'assimilation de la méduse. Dans le contexte de la BCP, ce cadre de modélisation a été complété par de nouvelles mesures de taux de reminéralisation et de vitesse de sédimentation du POC excrété par *P. noctiluca* post-digestion. Ces agrégats fécaux présentent des vitesses de sédimentation élevées (384 -1329 m.d⁻¹) et des taux de reminéralisation faibles (0,034 d⁻¹). Ces taux, associés aux abondances de méduses dans le Nord-Ouest de la Méditerranée, ont permis d'estimer les flux de carbone entre la méduse et ses proies, ainsi que sa contribution à l'export de carbone dans le milieu. La contribution des méduses à l'export total de POC s'est révélée faible à l'échelle du bassin mais importante localement en raison d'abondances élevées.

Au vue de leur impact significatif sur l'intensité de la pompe biologique à l'échelle locale, nous supposons que cette espèce pourrait avoir un impact significatif sur les autres espèces planctoniques, qu'elles soient de niveau trophique inférieur ou équivalent. Longtemps décrite comme une espèce opportuniste et non-sélective, *P. noctiluca* s'adapte aisément à son environnement et est capable de supporter de longues périodes limitées en nourriture. Cependant l'analyse du comportement alimentaire et de l'écologie trophique des méduses

in situ est rendue quasi impossible en raison de nombreux biais d'échantillonnages (filets, migrations verticales). Il est donc primordial d'étudier son comportement alimentaire en laboratoire.

Dans le prochain chapitre de cette thèse, nous chercherons donc à améliorer la méthode de culture de *P. noctiluca* en milieu contrôlé. Nous tenterons, pour la première fois, de cultiver cette espèce de scyphozoaire en eau de mer artificielle au sein d'un circuit fermé et quasi-autonome. Un suivi hebdomadaire de la croissance et des changements morphologiques des méduses sera réalisé pour s'assurer du bon développement des animaux, suivant différentes sources de nourriture. Pour finir, nous essaierons pour la première fois, d'obtenir une deuxième génération de *P. noctiluca* issues d'adultes cultivés exclusivement en laboratoire.

Chapitre 4

Improving the culture and growth of *P. noctiluca* in a closed system

Simon Ramondenc^a, *Mathilde Ferrieux*^a, *Sophie Collet*^a, *Fabio Benedetti*^a,
Fabien Lombard^a

^a *Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie
de Villefranche (LOV), Observatoire Océanologique, 06230 Villefranche-sur-
Mer, France*

Article in preparation

4.1 Introduction

The scyphozoan species *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) could be an ideal pluridisciplinary model for research in biology. Contrary to the other jellyfish species, *P. noctiluca* presents an holoplanktonic life cycle which means that the development is completed without any fixed scyphistoma stage [251]. The polyp phase was lost throughout evolution, and the fertilized eggs develop and turn into the juvenile stage directly. The daily spawning rate by a female can reach several thousands eggs depending on the size of individuals [280]. The fertilization is external contrary to many other scyphozoans.

P. noctiluca presents also a real interest for ecological research. Since the 70s, *P. noctiluca* is considered as one of the most abundant and common species in the Mediterranean Sea [80, 182, 306, 309]. Recent works highlighted that (i) it occurs preferentially offshore, with coastal intrusions due to wind events or variations of sea currents [45, 146] and that (ii) its growth mainly depends on food concentration but it can cope with extended food-limited periods through size shrinking [280].

A system was proposed to culture *P. noctiluca* but the post-fecundation jellyfishes obtained over 500 days did not present sizes that were comparable to those observed in the environment [281]. The authors supposed that conditioning tanks inhibited jellyfish growth due to the stirring motion, collisions with the container walls that increased the rate of nematocysts discharge, inability to undertake large vertical migrations, or limited prey availability. The culturing system proposed in the previous work was made of 5 to 15L containers depending on organism size and motorised PVC paddles (Fig. 4.1a) rotating to resuspended younger individuals. Potentially, this method caused lots of stress for organisms. In addition, this method was highly time consuming because it required to change sea-water frequently (every day or 2 days). No follow-up has been developed over subsequent generations, which prevent to certify the sustainability of the culture system.

Many researchers and aquariologists improved methods to culture gelatinous species in laboratory and some were successful [395]. Today, all systems are based on "planktonkreisel" [188] which maintained organisms in suspension in the water column thanks to circular currents [494], but the shape of containers are modified in function to species of interest. The main limitation to culturing gelatinous zooplankton are the food choice, the shape of tanks, and the current inside, which should vary for each development stage of the jellyfish [395].

The objective of this study was to develop and optimise a new culture system in close-circuit in the laboratory for long-term monitoring of *P. noctiluca*, and offer new research perspectives. A special attention was also brought on the second generation which will certify the durability of the method.

4.2 Material and Methods

4.2.1 *Pelagia noctiluca* collection and rearing method

Mature jellyfish were collected during the day in the bay of Villefranche-sur-Mer (43.696°N, 7.307°E) with hand nets (1 mm mesh). Females and males were separated into 20L plastic tanks in the laboratory. Mature males present purple gonads with transverse parallel lines of tissue whereas the females' gonads are browner and usually present eggs. The temperature in the room was fixed to 18°C, which corresponds to the optimal growth temperature for this species [24], and a circadian cycle was programmed (12h light/ 12h night). All sexually mature jellyfish spawned daily at 11 am, three hours after switching on the lights. Gametes were particularly visible in the tanks: unfertilized eggs have a brown-orange color and are embedded in an amorphous mucus, while the sperm clearly whitened the seawater. For our experiments, one male and one female were randomly selected to create the first generation.

The fertilization was realized in smaller plastic tank of 10L filled with artificial seawater (osmotic water and red sea salt was adjusted at 37‰) at a temperature of 18°C. All the eggs produced by the female were placed in tanks of 10L using a 0.5 cm wide glass pipette. Nearly 20 mL of concentrated sperm was added. Then, a slow turbulence was applied during a few minutes to keep the mucus entire. After three hours, the eggs were recovered and placed in a non-turbulent artificial seawater to avoid polyspermy. Within four days, eggs metamorphosed into planula and then ephyrae.

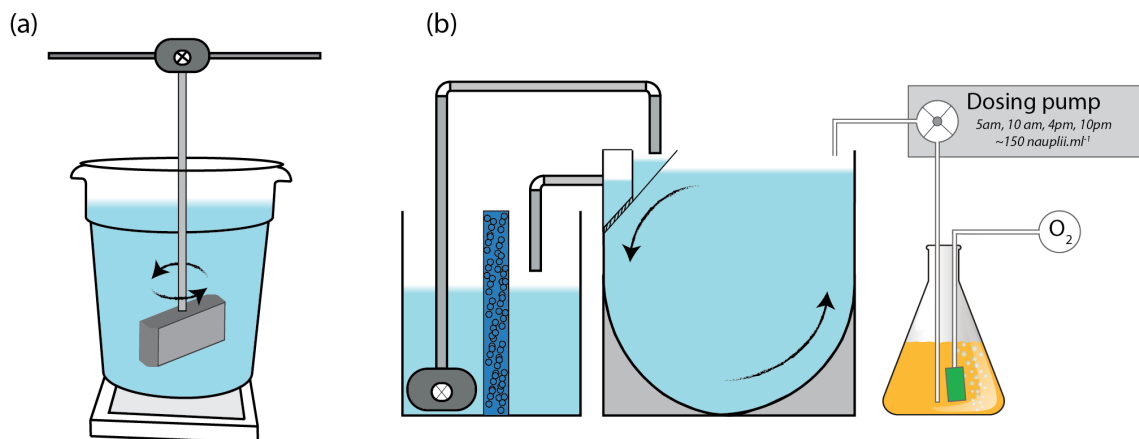


Figure 4.1: Previous and new culturing diagram of jellyfish *Pelagia noctiluca* with artificial seawater in a closed recycling system.

Once the jellyfish were able to move in the water column, they were placed in a new closed system filled with artificial seawater composed of : (i) a Kreisel, (ii) a settling container, (iii)

bacteriological foam and (iv) a water pump (Fig. 4.1b). As mentioned in the introduction, the Kreisel is a particular aquarium for gelatinous zooplankton comprising an inlet and an outlet water that create a circular and laminar flow. The dirty artificial seawater was continually recycled in a settling tank by a bacteriological foam. Microorganisms enable to denitrify, purify and clean the water culture. Each month, 30% of the artificial seawater was changed in each Kreisels and biogeochemical variables such as pH (8.2), NO₂, NO₃ and NH₄ were measured.

4.2.2 Diet and zooplankton prey

Two cultures from the same fecundation were carried out with different diets composition: (i) culture 1 (750 ephyrae) was fed with nauplii of *Artemia salina*, (ii) culture 2 (1030 ephyrae) was fed with a mix of eggs of sea urchins and nauplii of *Artemia salina* for 50 days after post-fecundation before switching to nauplii only. The nauplii were kept in a reserve at a concentration of ~ 150 nauplii.mL⁻¹ and were daily injected in each Kreisels at 5:00am, 10:00am, 4:00pm and 10:00pm with a dosing pump. The prey volume injected in all cultures was adjusted according to the size and the abundance of jellyfish. At the beginning, culture 2 started in a 17L Kreisel but when growth started to weaken due to volume limitation, the jellyfish were gradually transferred to higher volume Kreisels (35L then 90L). The jellyfish were then fed with diverse zooplankton preys coming from the daily sampling in the bay of Villefranche-sur-Mer (salps, copepods, pteropods and other gelatinous zooplankton). At day 130 post-fecundation, culture 2 from the 90L Kreisel was split in two : (i) in laboratory, 12 specimen were placed in four large containers of 15L filled with natural seawater, without turbulence, and fed twice a day with large zooplankton preys; and (ii) 14 specimens were fed with adult *Aurelia aurita* and were placed at the Oceanographic Museum of Monaco in a open system of natural seawater and a large 200L Kreisel to overcome the volume limitation of our laboratory. In our experiments, *P. noctiluca* was fed *ad libitum*.

4.2.3 Measurement and statistical analysis

To compare jellyfish growth rates between our cultures and with previous studies, size measurements of bell diameters were performed from lappets to lappets. Each week, six to ten randomly-selected jellyfish were isolated from each culture and placed individually in a Petri dish with a small amount of seawater. The organisms smaller than 2 cm were measured using a binocular loup (Zeiss Stemi SV11) and each specimen was photographed with a digital camera. Their body size dimensions were measured by photo analyses using Adobe Illustrator CS6. A correction was applied to take into account the magnification under which photographs were taken. For organisms larger than 2 cm, body size was measured with a ruler to the nearest millimetre. A special care was taken when deploying the

umbrella and the lappets in a Petri dish.

Additionally, the growth rates (μ ; d^{-1}) were calculated from the carbon weight (CW) with the same approach as the one described in Lilley et al. (2014) [281]. Thus, all size measurements were converted into carbon weight following the relationship $\text{CW} = 0.235 \times \text{BD}^{3.115}$ prior to calculating μ over the consecutive times periods, such as :

$$\mu = \frac{\ln(\text{CW}_2/\text{CW}_1)}{(t_2 - t_1)} \quad (4.1)$$

4.3 Results

4.3.1 Effect of diet on jellyfish growth

Culture 1, fed only with nauplii, was conducted over 97 days post-fecundation while culture 2 was extended for 161 days post-fecundation (Fig. 4.2). In culture 1, the jellyfish size ranged between 0.23 and 1.75 cm with an average of 0.65 cm. Moreover, the mean growth rate was estimated at 0.066 d^{-1} .

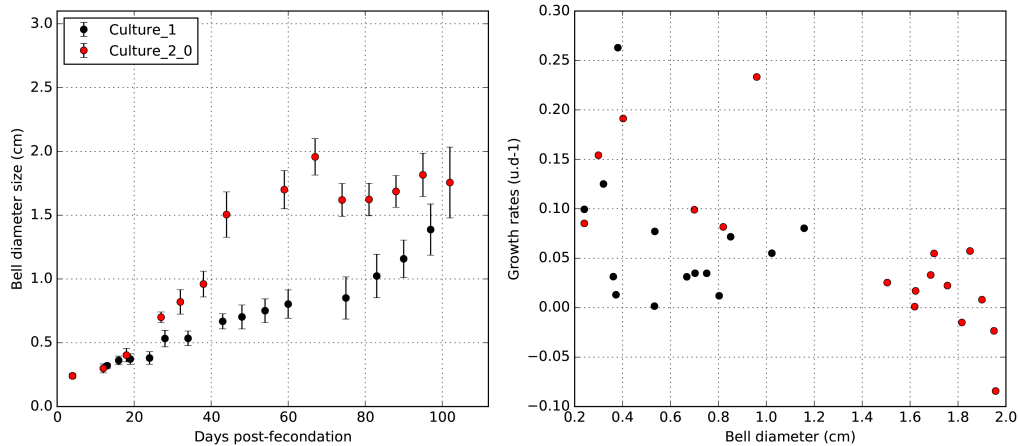


Figure 4.2: Evolution of the size bell diameter and growth rates of the jellyfish *Pelagia noctiluca* cultured in a 17 L Kreisel and feed with (i) nauplii of *Artemia salina* and a mix of sea urchin and (ii) nauplii *A. salina*.

From the ephyrae stage, the characteristics of oral morphology, such as gastric cavity and oral arms, changed continuously. The first gastric filaments were observed 28 days after fecundation, when the jellyfish were around 0.5 cm large. Meanwhile, the preliminary tentacles appeared 48 days after fecundation when the jellyfish measured approximately 0.8 cm. Unfortunately, no gonads and consequently no eggs production could be observed. The jellyfish size of the culture 2-0 ranged between 0.23 cm and 2.7 cm with an average of 1.18 cm. The average growth rate was slightly greater than the one of the previous culture with a value of 0.074 d^{-1} . Even if the number of ephyrae in culture 2 was higher

than culture 1, the jellyfish size times series clearly showed that culture 2 grew faster than in culture 1 (Fig. 4.2). Moreover, at 74 days post-fecundation individuals reached their maximal size (around 2 cm) in the 17L Kreisel. This result could be due to the fact that sea urchins eggs added with nauplii in culture 2 potentially bring additional nutritive values which permit a better development.

In this last case, the first gastric filament and oral development was observed at 18 days post-fecundation when jellyfish measure 0.4 cm, while tentacles implantation took place 38 days post-fecundation so when jellyfish measured 1 cm. Here also, no gonads and eggs production were observed.

4.3.2 Space effect on the jellyfish growth rate

In the culture 2-1 (Kreisel of 35L), jellyfish size increased and reached an equilibrium at 4 cm (Fig. 4.3a) after 119 days post-fecundation. Thus, compared to culture 1 (17L), the doubling of the volume capacity clearly had a positive effect on the specimens' size. Considering the periods of positive growth, the average growth rate in culture 2-1 was around 0.07 d^{-1} . At day 130 post-fecundation, when culture 2-1 was split and transferred in the 90L Kreisel to become culture 2-1-1, the growth started to increase again exponentially with an average growth rate around to 0.03 d^{-1} . Nevertheless, in these two cultures no eggs production and gonads formation were observed.

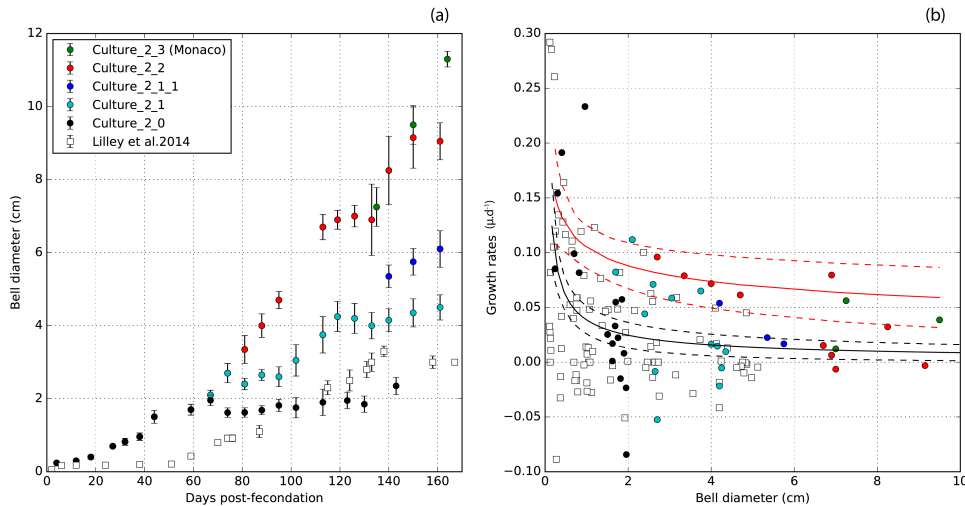


Figure 4.3: (a) Bell diameter size and (b) growth rate in different volumes of Kreisels (17L, 35L, 90L, 200L) and individual tanks without turbulence.

Culture 2-2 (Kreisel of 90 L), the equilibrium was observed around 7 cm, 110 days after fecundation. Here also, when this last culture was split in two : (i) large tanks without turbulence and (ii) a larger 200L Kreisel (culture 2-3), jellyfish growth increased to achieve

a maximum size at 9 cm and over 11 cm at day 150 and 164 post-fecundation, respectively. To compare with Lilley et al. (2014) [281] observations, jellyfish size at 150 and 164 days after fecundation was less than 4 cm for the best run which correspond to organisms 7 cm lesser than our system. The growth rate versus bell diameter was performed during positively growth periods from all cultures 2 (Fig. 4.3b). The new power relationship equation was estimated such as: $\mu = 0.105 \times \text{BL}^{-0.25}$ ($r^2=0.28$, $n=58$) (Fig. 4.3b, red curve).

In the last culture of our experiments (culture 2-3), the gonads formation and eggs production were observed when jellyfish reached 6 cm, so approximately 110 days after fecundation. At this moment, eggs and sperm were released daily at 11am. The eggs were viable and the growth of a second-generation culture was monitored (Fig. 4.4). This culture began in a Kreisel of 17L where 700 ephyrae were added. At the 40th day post-fecundation, the second generation culture was split in two different 17L Kreisels: one with 100 ephyrae (blue dots) and the other with 600 ephyrae (black dots), both fed with nauplii of *A. salina*. The jellyfish born from this second generation reached sizes that are similar to ones from the previous cultures (Fig. 4.4), therefore demonstrating the replicability of experiment.

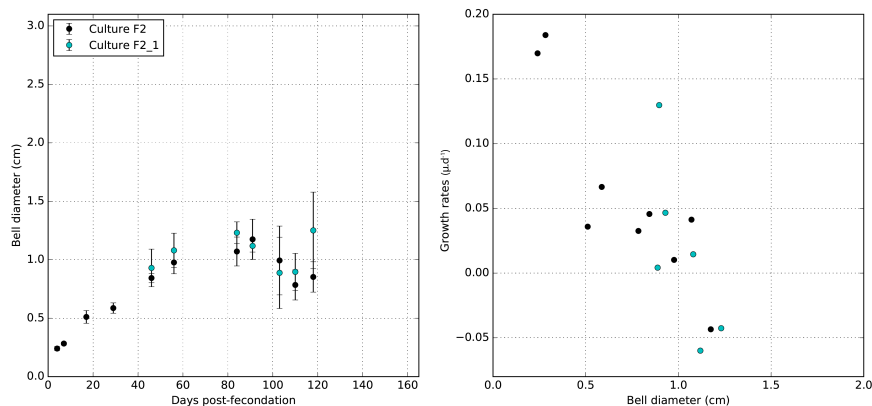


Figure 4.4: Growth of the second jellyfish generation in Kreisel of 17L artificial seawater.

4.4 Discussion

4.4.1 Culturing optimisation

This study shows how to achieve a perennial culture of *P. noctiluca* in a controlled and enclosed system with artificial sea water. To our knowledge, this is the first study showing that *P. noctiluca* can be cultured with an optimal growth rate. Thanks to our culturing systems, it is possible to control the life cycle by choosing the development stage of interest. Moreover, our culture system produced specimen larger than 11 cm and this is a clear optimisation compared to the previous study [281]. Contrary to the initial system of Lilley et al. (2014) [281], our experiment produced jellyfish with sizes that are comparable

to the ones observed *in situ*, where the median and the higher values recorded for adult *P. noctiluca* were around 9 cm and 21 cm in the Ligurian sea, respectively. Regression between growth rate and bell diameter are more optimistic than the one found by Lilley et al 2014 [281].

The effect of turbulence seemed relatively negligible on the jellyfish development. Nevertheless, it was essential to keep a moderate water circulation in order to avoid any choc and damage on the Kreisel walls and maintain the jellyfish in suspension. The main difficulty of our culturing system was to adjust the amount of prey concentration to satisfy an adequate energy input while avoiding the accumulation of waste from the unassimilated food items. According to our experiment, prey quality and concentration and the total available volume were the two most limiting factors in the culturing systems. During the first stages of development (from ephyra to juvenile), sea urchin eggs mixed with nauplii of *A. salina* seemed to be enough to obtain an optimal growth, as they potentially bring additional nutritive values which permit a better development. Moreover, it has been demonstrated that rotifers were particularly appreciated by jellyfish ephyrae [494], and could present an other additional food source. In the same way, previous studies have shown that for *P. noctiluca* [200, 212] but also for other scyphozoan species, such as *A. aurita* [109, 184] or *Chrysaora plocamia* [404], increasing quantity and diversity of prey produce a greatest growth responses due to the different supply of essential nutrients. Nevertheless, in laboratory, the feeding behavior of *P. noctiluca* showed that they preferred a larger diversity of gelatinous prey, such as salps, chaetognaths, pyrosomes and other jellyfish species like *Aurelia aurita*. These trends were also highlighted by the growth rates measured in all type 2 cultures (Fig. 4.3). The jellyfish seem to target fish larvae and juveniles in *in situ* conditions [415]. The attractive feature of our study was that our experiments were only performed using restricted volumes of artificial seawater which is uncommon to scyphozoan rearing [494]. Nevertheless, growth rates are controlled by the Kreisel volume. According to both results on prey concentration and volume capacity, we advise to begin the cultures in a volume of 17 L, by feeding them with rotifers and nauplii of *A. salina* to increase encounter rates. Once the jellyfish become larger than 2 cm, the organisms can be transferred in larger Kreisel with gelatinous preys such as *A. aurita* or adults *A. salina*. Thus, these conditions suggest additional cultures of rotifers, *A. salina* and *A. aurita*.

4.4.2 Life cycle reviewing of *P. noctiluca*

First of all, seawater temperature seems to affect the number of pulsation [489] and the time of the development of jellyfish [22, 337]. The morphological changes discussed are based on observation made at 18°C. The eggs produced by *P. noctiluca* measured 300 μm and are larger than the eggs from any other scyphozoan [47]. One day after fecundation, the brown color of the eggs cleared, oocysts turn on themselves and the asymmetry can be

observed. Rapidly, this distortion amplifies to generate a planula larvae with a one-sided oral extremity [418]. Three days after fecundation, the larvae are bell-shaped, the oral face becomes cruciform [414], and the first contractions appear due the development of both the manubrium and the gastric cavity. Noteworthy, from this stage called "cone larva", each individual begins to float in the water column (Fig. 4.5).

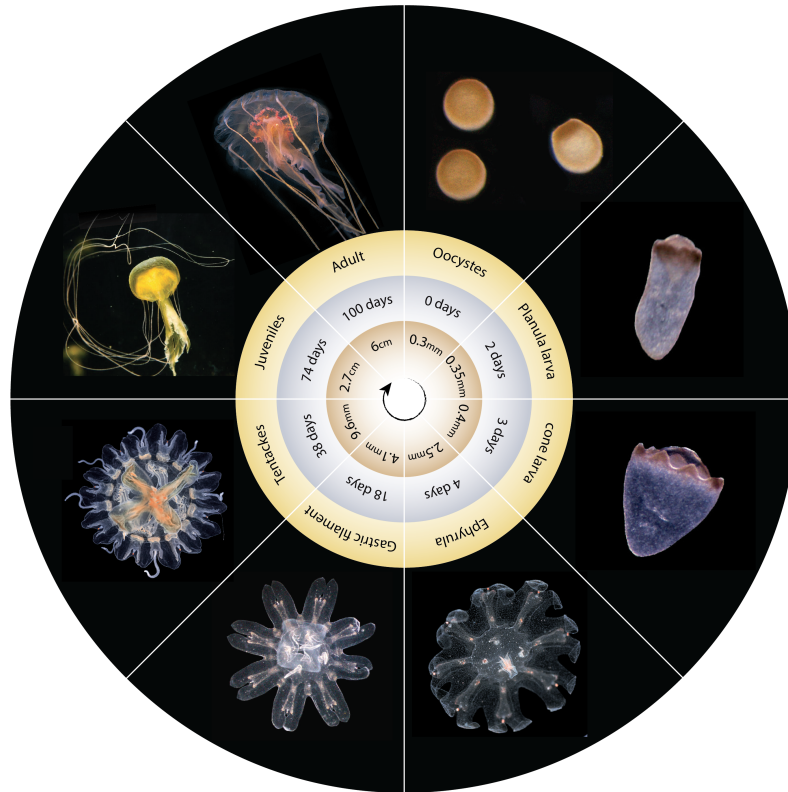


Figure 4.5: Overview of the *P. noctiluca* life cycle.

The last larval stage is called the "ephyra", which approximately measures 2.5 mm and is achieved four days after fecundation. The eight marginal lobes subdivided in two small lips are clearly recognizable. The gastric filament becomes visible at the 18 post-fecundation day in our experiment when the average size of jellyfish is 4.1 mm. This is slightly larger than previous observations where filaments became visible at 3.5 mm [414]. Similarly, the four primary marginal tentacles are well developed and four secondary tentacles appear at 9.6 mm against 8 mm in the first morphological description of the species [414]. The juvenile stage was considered to begin from tentacles apparition to sexual maturity. With time, the mesoglea thickens, the warts on the umbrella are organized in regular rows, and the abundance of gastric filament increase [248, 414] and the yellow color changes progressively to the pink color that is typical of the adults. In our study, gonads formation and gametes emission were observed for jellyfish higher than 6 cm. But the literature

suggests that sexual maturity is reached around 4 or 5 cm. Nevertheless, the jellyfish placed in tanks without turbulence seem to develop their gonads faster [248, 414].

4.4.3 *P. noctiluca*, as a new multidisciplinary model

The cultures set up in laboratory showed that organisms could be developed as an experimental model and offer many perspectives for a large diversity of disciplines, from ecophysiology to developmental biology or molecular biology. In ecology, the trophic position of *P. noctiluca* in pelagic ecosystems remains poorly understood. The variations of the stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) could be used to overcome this uncertainty, as it has become a popular method to understand the fluxes of energy within food webs [323]. $\delta^{15}\text{N}$ isotopes are transferred from preys to organisms of higher trophic level while accumulating higher concentrations of ^{15}N . In marine systems, such enrichment leads to a difference of nearly 2-3‰ in $\delta^{15}\text{N}$ across trophic levels [317]. The enclosed system presented in our study could be used to develop cultures of *P. noctiluca* by considering several types of food sources to derive the corresponding enrichment ratios during the development of the jellyfish. Then, the resulting stable isotopes ratios could be used to identify the specific preys of *P. noctiluca* from gut contents sampled *in situ*. Interestingly, *P. noctiluca* can withstand long starvation periods, suggesting it can feed on unexplored or underestimated food sources, such as microzooplankton.

Even if the ecophysiological processes of *P. noctiluca* such as respiration or reproduction [280] are relatively well known, many uncertainties remain concerning the rates of ingestion, assimilation, excretion or egestion (Chapitre III). These mechanisms are very difficult to estimate because they are strongly controlled by environmental conditions and jellyfish size [281]. The present culturing system could help experimental scientists to understand such processes and their variation as a function of jellyfish growth and temperature.

Our enclosed system could also be used in development biology, cell biology and genomics. Indeed, *P. noctiluca* produces a blue light around 475 nm [414, 436] generated by a photoprotein [339]. Even if scyphozoans have been primarily used for studying bioluminescence understanding [353], the cells in charge of this light emission are unknown. Moreover, the culture can help in the fields of genomics and transcriptomics to highlight the importance of numerous stage-specific transcription factors that drive the changes in morphology and function. The possibility to keep a lineage over several generations in controlled conditions should enable studying the species' genome and transcriptome. To conclude, the continuous availability of individuals under controlled conditions could help to generate a genomic map of genes expression following the growth of this species.

Résumé du Chapitre IV et transition vers le chapitre V. La méduse *Pelagia noctiluca* est considérée comme l'espèce de scyphozoaire la plus abondante dans le bassin

Ouest de la mer Méditerranée. Elle a potentiellement une forte influence sur la structure du réseau trophique et les flux de carbone sous jacents. De plus, des travaux récents ont mis en évidence la longévité de ces méduses (durée de vie entre 1 et 2 ans) ainsi que leur capacité à faire face aux périodes limitées en nourriture [280, 281]. *P. noctiluca* possède de nombreux atouts pour devenir un nouveau modèle d'étude pluridisciplinaire. En effet, le cycle de vie de cette espèce est simplifié et ne présente pas de phase de polypes (cycle holoplanctonique). Le développement complet en captivité, de *P. noctiluca* a été réalisé avec succès dans une étude antérieure [281], mais les méduses post-fécondation obtenues n'ont cependant pas grandi à des tailles comparables à celles observées dans l'environnement. Nous avons donc proposé une nouvelle méthode de culture en laboratoire grâce à un système fermé en eau de mer artificielle. À partir d'une reproduction de méduses adultes collectées dans la baie de Villefranche-sur-Mer, les éphyrules ont été placées dans un premier système fermé (17 L) avant d'être transférées dans des systèmes de culture plus volumineux de 35 L, 90 L et 200 L, suivant leur croissance. Les courbes de croissances obtenues ont montré une première phase exponentielle, suivie par une phase d'équilibre. Une seconde phase exponentielle a ensuite été observée après chaque transfert dans des systèmes de culture plus volumineux. De plus, les taux de croissance optimaux enregistrés suivant la taille de l'ombrelle sont nettement plus élevés que ceux obtenus dans l'étude précédente. La taille maximale de l'ombrelle atteinte à partir de notre système est de 11.7 cm, soit une taille comparable à celles mesurées en mer Méditerranée.

Maintenant que nous sommes en mesure de cultiver efficacement *P. noctiluca*, nous pouvons mettre en place des séries d'expériences en milieu contrôlé pour étudier le niveau trophique de l'espèce *P. noctiluca* et définir ses proies principales. En écologie, deux méthodes sont couramment utilisées pour estimer le niveau trophique d'une espèce : l'analyse des contenus stomacaux et l'application des isotopes stables (SIA). L'utilisation des contenus stomacaux renseigne principalement sur les proies ingérées au moment présent. Il est donc possible d'avoir des informations sur chacune des proies et de les classer à des niveaux taxonomiques variables, suivant leurs degrés de digestion. Cependant, les contenus stomacaux ne renseignent pas sur la qualité de la matière assimilée. En revanche, l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote renseigne essentiellement sur la source (terrestre ou marine) et le niveau trophique des proies assimilées (producteurs primaires, prédateurs supérieurs), selon le principe du "tu es ce que tu manges" [370], ou plus précisément du "tu es ce que tu assimiles" [323]. Classiquement, les mesures d'isotopie s'effectuent sur les organismes dans leur globalité ("bulk") mais la composition en isotopes stables de l'organisme peut être spatialement et temporellement très variable [147]. Pour diminuer cette variabilité, des études récentes proposent d'analyser la signature de certains acides aminés pour mettre en évidence les liens trophiques. Dans le prochain chapitre de cette thèse, nous proposons d'évaluer l'écologie trophique de l'espèce *P. noctiluca* à partir des approches décrites ci-dessus : l'analyse des contenus stomacaux, l'isotopie du bulk et

celle sur des acides aminés.

Chapitre 5

Trophic ecology of *P. noctiluca* from gut contents and stable isotopes analyses

Simon Ramondenc^a, *Mathilde Ferrieux*^a, *Thierry Blasco*^a, *Fabien Lombard*^a,
Lionel Guidi^{a,b}, *Frédéric Gazeau*^a

^a *Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), Observatoire Océanologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France*

^b *University of Hawaii, Department of Oceanography, Honolulu HI 96822, USA*

Article in preparation

5.1 Introduction

Recently, jellyfish are no longer considered as trophic dead ends but as organisms that occupy a trophic level equivalent to fish and that significantly contribute to the flow of energy and organic matter through the food web [147, 305]. Jellyfish are generally deemed as a group of organisms that eat more or less the same type of prey throughout their existence [53], and that feed on one or two trophic levels [358]. However, the trophic position of jellyfish is not clearly defined due to the lack of data and their fast digestion rates. In order to better understand the role of jellyfish in marine food-webs, their trophic position and the way they store energy remain to be precisely determined.

Gut content analysis is the most direct approach to determine species trophic positions. Jellyfish are able to capture, ingest and assimilate a wide range of planktonic organisms from hard-bodied crustaceans to soft-bodied gelatinous species [384, 388] which impacts average digestion times. For example, the digestion time of *Pelagia noctiluca* (scyphozoa) ranges between two and four hours depending on the ingested prey [388]. Such fast digestion rates imply that gut content analyses provide only a snapshot of the jellyfish feeding patterns and limit the assessment of their trophic position. Moreover, gut content analysis do not provide information on the assimilated matter but on the abundance of preys ingested and partially digested. Finally, it further underestimates the role of smaller size classes which are more difficult to detect [384].

An alternative approach to estimate species trophic positions is the stable isotope analysis (SIA) of tissues. Assessing the variations in the stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) is now commonly used in ecology to identify the assimilated food and understand the flux of energy within food webs [323, 361]. The signature in ^{13}C across trophic levels remains the same ($< 1\%$ enrichment between two trophic levels) and indicates the original source of carbon used by primary producers. It can therefore help in determining temporal and/or spatial diet shifts. In contrast, the ^{15}N signature has been used to identify the trophic position of various marine organisms. During catabolism, retention of heavy nitrogen forms is higher and leads to a larger enrichment for ^{15}N compared to ^{14}N . ^{15}N isotopes are transferred from prey to predators so that organisms of higher positions exhibit higher $\delta^{15}\text{N}$ signatures. In marine ecosystems, the average ^{15}N enrichment is 2-3‰ across species of varying trophic level [317, 329, 361]. However, studies that applied SIA on jellyfish highlight that $\delta^{13}\text{C}$ signatures are biased by the heterogeneous distribution of lipid contents between different body parts [118, 474]. So far, only one study investigated the fractionation of C and N between a jellyfish species (*Aurelia aurita*) and its prey [118]. Laboratory feeding experiments indicated scyphozoa increased +4‰ in $\delta^{13}\text{C}$ and +0.1‰ in $\delta^{15}\text{N}$ compared to their diet. More research is needed to develop and apply the SIA approach on gelatinous zooplankton.

Recently, the ecological application of SIA of individual amino acids (AAs) *via* gas chro-

matography isotope ratio mass spectrometry (GC-c-IRMS) gained a lot of interest as it provides more accurate estimates of trophic positions [321]. Individual AAs are commonly divided into two groups according to their relative fractionation during trophic transfer [372] : (i) trophic AAs (i.e. glutamic acid, aspartic acid, alanine, leucine, isoleucine, proline and valine) with large nitrogen fractionation (Δ n-AA $>$ 5‰); and (ii) source AAs (i.e methionine, tyrosine and phenylalanine) with lower trophic fractionation (Δ n-AA $<$ 1‰). The best proxies among the trophic and source AA groups are the glutamic acid (Glu) and phenylalanine (Phe) because they show significantly different ^{15}N -enrichment (+8.0‰ and +0.4‰ on average, respectively) [90]. Trophic relationships inferred from amino acids composition could be possible according to two other groups of AAs. Indeed, the essential AAs (EAA; Thr, Val, Met, Ile, Leu and Phe) are very conservative indicators of diet compared to the non essential AAs (NEAAs; Asp, Glu, Gly, Ala and Ser) which reflect variations in AAs catabolism of various origins such as glycolysis or citric cycle. To our knowledge, no studies have estimated trophic discrimination factors among AAs in jellyfish in spite of their potential interest.

The Mediterranean Sea seems to experience a constant increase in the abundance of some jellyfish species [68, 103]. Recurrent blooms of various gelatinous zooplanktonic species occur in the basin, but the most famous is the mauve stinger *Pelagia noctiluca* [46, 497]. Since the 70s, *P. noctiluca* is considered as one of the most common and abundant species in the Mediterranean Sea [478]. Large swarms usually occur in pelagic ecosystems from March to May, but also in summer to a lower extent, as large specimens are recorded near the coast [309]. Its persistence is due not only to its behavior [303, 503], but also to the environmental [182, 244] and hydrodynamic conditions of the Mediterranean Sea [146]. *P. noctiluca* is believed to be a non-specific predator [80, 413] which most likely plays a very important role in structuring the trophic chain and may potentially favor small zooplankton by feeding on their larger predators. However, the exact role of these jellyfish in ecosystem functioning remains unclear since the type and quantity of prey they ingest are mostly unknown and their trophic level is still debated.

The aim of this study is to carry out several gut content analyses on *P. noctiluca* sampled in the bay of Villefranche-sur-Mer (NW Mediterranean Sea) to estimate the potential selectivity of this species. From laboratory cultures, the fractionation of C and N between several jellyfish species and their preys is investigated based on the analyses of both tissues and amino acids. Furthermore, the time needed for a jellyfish isotopic signature to reach a new steady state after a switch in the diet with high end member spacing in their isotopic composition is also estimated. This will be useful to understand the turnover rates of tissues and to assess the representativeness of isotopic signatures measured on adult *P. noctiluca* sampled *in situ*.

5.2 Material and Methods

5.2.1 Gut content analyses

Between 2015 and 2017, 61 *P. noctiluca* adults were collected using a hand net in the bay of Villefranche-sur-Mer (French Riviera; 43°41'N, 7°18'E) and along monitoring transects between Villefranche-sur-Mer and Corsica (42°34'N, 8°45'E). Freshly caught jellyfish were immediately dissected and gastric pouches were rinsed several times with filtered sea water (10 μ m; Fig. 5.1). Samples were conserved with formaldehyde 4% in small flask of 250 mL. In the laboratory, preys found in gut samples were identified under a dissecting microscope (Zeiss Stemi SV11) using a Dollfus counting chamber to fractionate the samples and facilitate the counting. Owing to the partial digestion of the preys, taxonomic identification at species-level could not be achieved, yet the identification was realized at the lowest possible taxonomic level and the absolute and relative abundance of each groups were reported. To assess if *P. noctiluca* exhibit selective feeding behaviour, the relative proportions estimated on each individual medusae were compared to environmental proportions as follows :

$$\alpha = \frac{r_i/p_i}{\sum_{i=1}^m (r_i/p_i)} \quad (5.1)$$

with r_i and p_i corresponding to the proportion of each group observed in gut content and *in situ* respectively and m number of groups. Zooplankton *in situ* abundance was obtained from the weekly sampling in the bay of Villefranche sur Mer [411, 486].

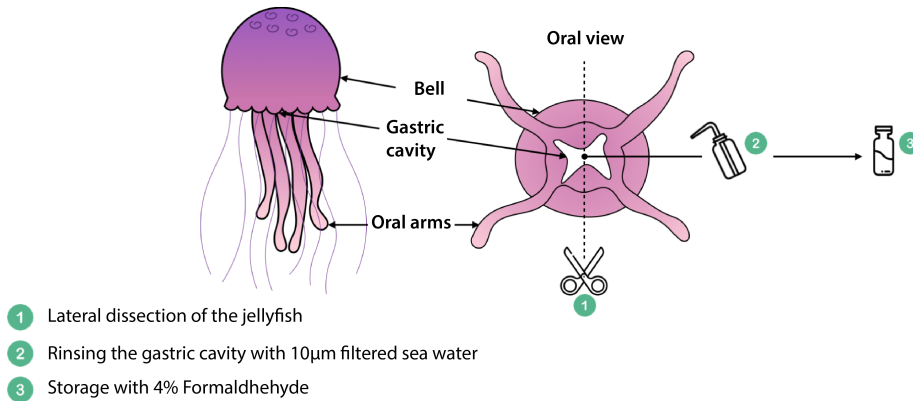


Figure 5.1: Dissection, sampling and conservation protocol of the *Pelagia noctiluca* gut contents carried out on 61 individuals sampled in the North-West Mediterranean Sea between 2015 and 2017.

5.2.2 Laboratory cultures

Jellyfish cultures were carried out in the Laboratoire d'Océanographie de Villefranche and at the Oceanographic Museum of Monaco. These cultures enabled to study six relationships between predators and preys under fully controlled conditions: (i) *P. noctiluca* vs *Artemia salina*, (ii) *P. noctiluca* vs *Salpa fusiformis*, (iii) *P. noctiluca* vs *Aurelia aurita*, (iv) *Clytia hemisphaerica* vs *A. salina*, (v) *A. aurita* vs *A. salina* and (vi) *Phyllorhiza punctata* vs *A. salina*. More details about the cultures are presented in chapter IV of the present thesis. All jellyfish samples were stored at -20°C until isotopic analyses were performed. A total of 40 randomly chosen medusae of similar size were collected from the same Kreisel. These specimens were initially and exclusively fed with *A. salina* and were equally distributed to two large non-turbulent crystallizers in which they remained for 17 days: (i) in the first one, specimens were fed with thawed salps and (ii) in the other one, organisms were fed with sea urchins eggs. At time 0 (control), 2, 4, 6, 8, 10, 12, 15 and 17 days, two jellyfish per crystallizer were sampled and stored at -20°C until isotopic analyses were performed.

5.2.3 Elemental analyses (EA)

Once removed from the freezer, biological tissues were dried in tin cups for 14h at 60°C . The tins cups were closed in order to avoid any pollution from the surrounding environment. The wet and dry weight of each sample was estimated using a microbalance. In the EA, each sample was pyrolysed in a combustion oven at 900°C and gases were transferred in the reduction oven to neutralize oxides and to keep C and N compounds only (Fig. 5.2). Carbon and nitrogen isotope measurements were obtained by an Elemental Analyzer (EA VarioPyroCube) coupled to continuous flow isotope ratio mass spectrometer Isoprime 100 (IRMS). Stable isotope abundances were expressed according to the following expression :

$$X = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 100 \quad (5.2)$$

where X is ^{13}C or ^{15}N and R is the corresponding ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. The standard for ^{13}C and ^{15}N were acetanilide (-27.62‰ ^{13}C ; 1.52‰ ^{15}N), caffeine (-27.77‰ ^{13}C ; 1.00‰ ^{15}N) and ammonium sulfate (20.3‰ ^{15}N). The elemental analyzer was also used to measure the %C and %N from the dry weight.

One specific experiment using *P. punctata* and *A. aurita* specimens fed with *A. salina* and *P. noctiluca* specimens fed with *A. aurita* was used to estimate the heterogeneity of isotopic signature between different organs of the jellyfish (bell, oral arms, tentacles and collars, Table 5.1).

In the environment, the isotope signature of predators change continuously according to seasonal prey variations. To determine the time needed to stabilize their stable isotope

signature after diet change, we performed times series analysis using both salps and sea urchin eggs as food and we estimated the jellyfish turnover rate following an decreasing exponential function such as:

$$y(t) = a \times e^{bt} + c \quad (5.3)$$

where $y(t)$ is the stable isotope value in *P. noctiluca* tissues through time t and b is the turnover rate. Parameters a and c represent the difference between initial and final steady state $\delta^{15}\text{N}$ values and the data-derived final steady state $\delta^{15}\text{N}$ value, respectively.

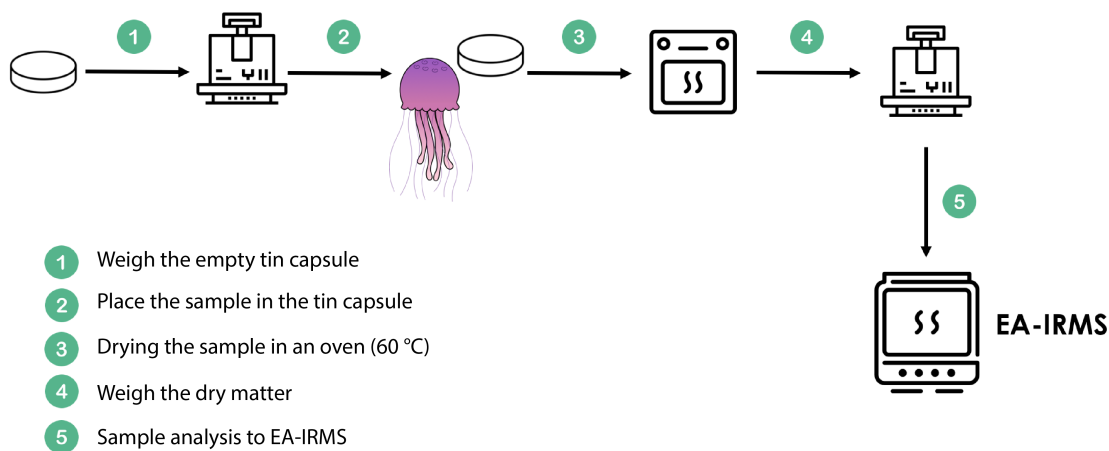


Figure 5.2: Biological sample protocol for the ^{13}C and ^{15}N bulk isotope analysis with Elemental Analyzer (EA) coupled with Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS).

5.2.4 Isotope analyses of amino acids

Once thawed, biological tissues were placed in small vials of 1 mL and the methods of Chikaraishi et al. (2007; 2009) [87, 88] were used to extract amino acids (Fig. 5.3). Briefly, an acid hydrolysis step was realized to release individual AAs from peptide and protein sample. A volume of 200 μL of 12N HCl was added in the vials that were further sealed with heat-resistant cap and PTFE tape and heated at 110°C between 12 and 24 h. The organic matter was filtered on GHP Nanosep filter and centrifuged at 10000 rpm during 10s. The filtrate matter was collected and placed in a new vial. The hydrophobic compounds were removed in each vial by adding of 200 μL of n-hexane/dichlorométhane (DCM) (3:2, v:v). Few seconds after mixing, two distinct layers were observed: an organic phase with hydrophobic compounds and an acid phase containing amino acids. The de-lipidation method was realized three times by keeping the acid phase of each run. The vials were flushed with N_2 in order to evaporate the solvent. The AAs were stabilised by isopropyl

and pivaloyl groups through a two step derivatization: 200 μL of thionyl chloride/2-propanol (1:4, v:v) were added before the addition of 200 μL of pivaloyl chloride/DCM. Each step was terminated by heating samples for 2 h at 110°C and cleaning twice with 300 μL of DCM after N_2 flushing. Then, 200 μL of distilled water were added.

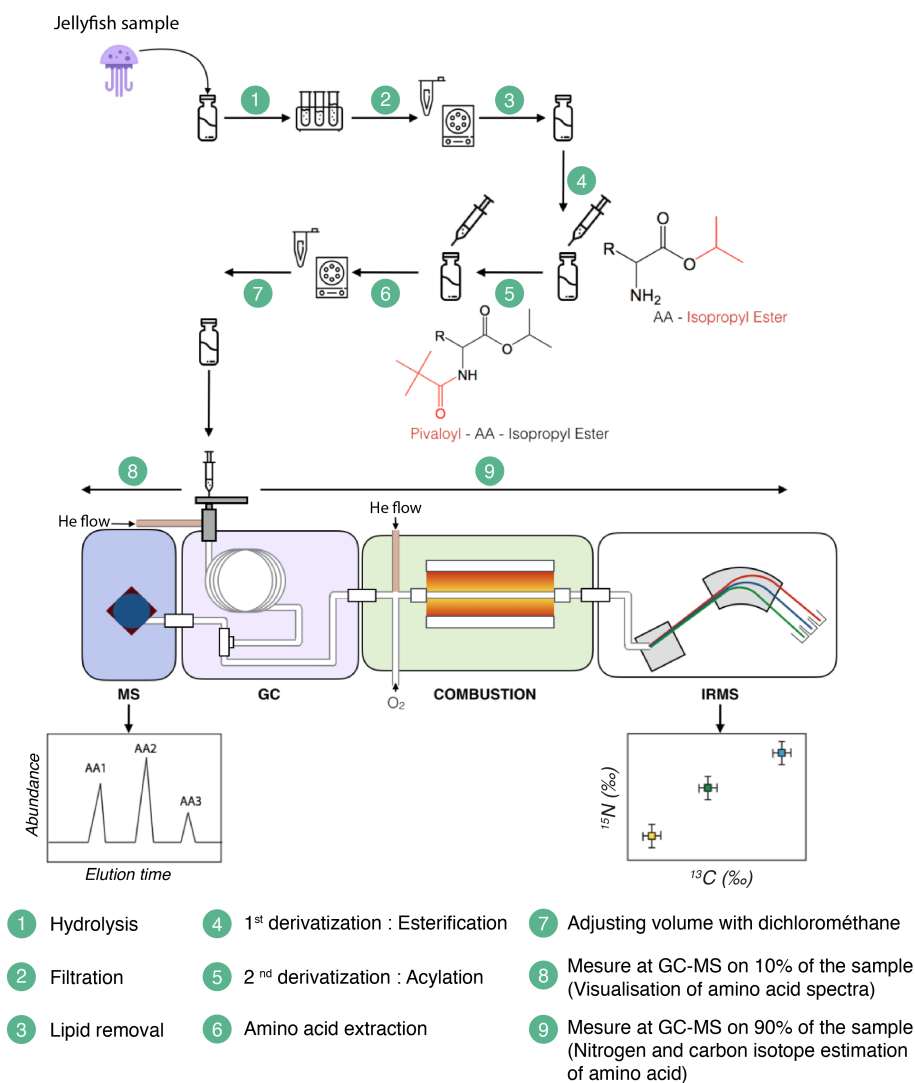


Figure 5.3: Biological sample protocol adapted from Chikaraishi et al. (2007; 2009) for the ^{13}C and ^{15}N amino acids isotope analysis with Gas Chromatography-Mass Spectrometry (GC-MS) and Gas Chromatograph Isotope Ratio Mass Spectrometer (GC-c-IRMS).

Samples were extracted and dehydrated with 500 μL of n-hexane/DCM (3:2, v:v). The resulting solution was separated in two phases, the AAs in organic solvent above and the water below. The AAs solution was filtered on GHP Nanosep filled to 1/3 by MgSO_4 and centrifuged at 10 000 rpm during 10s to remove residual water. The volumes were adjusted

after being flushed with N₂, with 500 μL and 20 μL of unnatural amino acid β -Alanine concentrated at 100 $\text{ng}\cdot\mu\text{l}^{-1}$. All vials were injected in the Gas Chromatograph (Agilent 7890 GC) coupled to a single-filter Agilent 5975C MSD Mass Spectrometer (MS) and an IRMS *via* an Isoprime GC5 interface to record respectively spectrum and isotopic amino acids signature in carbon and nitrogen.

5.2.5 Statistical Analyses

A clustergram analysis was performed on log transformed gut content observations to represent our dataset. This visualization method created different groups thanks to a hierarchical cluster analysis (Bray Curtis distance with complete linkage, R software) and illustrated the result through a heatmap graph. This exploratory analysis enabled us to highlight the important groups while giving us information according to sample period.

A Local Similarity Analysis (LSA) was applied on the gut content observations to find complex dependence associations among species. In other words, LSA results were used to construct a theoretical ecological network which allowed an easy visualization of the most significant inter-species associations within the jellyfish stomachs.

A non parametric one-way variance analysis was performed for each stable isotope ratio to test for differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among different body parts of adult *P. noctiluca* fed with *A. aurita* in laboratory. This analysis was followed by a pairwise Mann-Whitney test to identify the groups explaining the significant differences. A student test (*t*-test) was used to compare carbon and nitrogen isotope signature between the oral arms and bells of *A. aurita*. Normal distribution and homogeneity of variance of data were verified prior to *t* test using Shapiro test and Fisher test.

We used correspondence analysis (CA) to explore differences in AAs relative abundances between samples. CA is an ordination technique that enables describing community structure from multivariate contingency tables with frequency-like data (i.e abundances derived from countings with integers and zeros) that are dimensionally homogeneous [269]. Hierarchical clustering analysis was performed on the samples' scores along the first components resulting from the CA to classify the gut content samples according to their similarity in AAs composition. Euclidean distance was used to compute the distance matrix from which a hierarchical dendrogram was generated using Ward's aggregation link [269].

5.3 Results

5.3.1 Gut content analysis

A total of 26 different taxa and types of detritus were observed from the 61 *P. noctiluca* gut contents. The most abundant taxa were copepods with in average 75 individuals per

jellyfish, followed by pteropods and salps with 11 and five individuals per jellyfish respectively. Surprisingly, 964 and 14 plastic fibers and macroplastics were also observed which correspond respectively to 18 and 0.2 pieces per jellyfish. The clustergram analysis (Fig. 5.4a) highlighted that: (i) copepods, plastic fiber and pteropods are found in relatively higher abundances than other groups in the jellyfish stomachs throughout the year, and (ii) summer samples were different from samples in others seasons. Taxa such as copepods, pteropods, crustaceans, salps, appendicularians and gastropods were present in greater proportions during the most productive seasons (spring and autumn). Five *P. noctiluca* gut contents were separated from other samples due to a large amount of plants debris, insects and macro plastics which show a significant coastal bias. The zooplanktonic preys network found in *P. noctiluca* gut (Fig. 5.4b) highlighted a cluster of taxa which dominated and are essential in the jellyfish diet. Indeed, copepods, plastic fibers, pteropods, salps, appendicularians, crustaceans, gastropods, pyrosomes and chaetognaths represented respectively 60, 13, 9, 4, 4, 3, 1 and 0.2% of the total abundance.

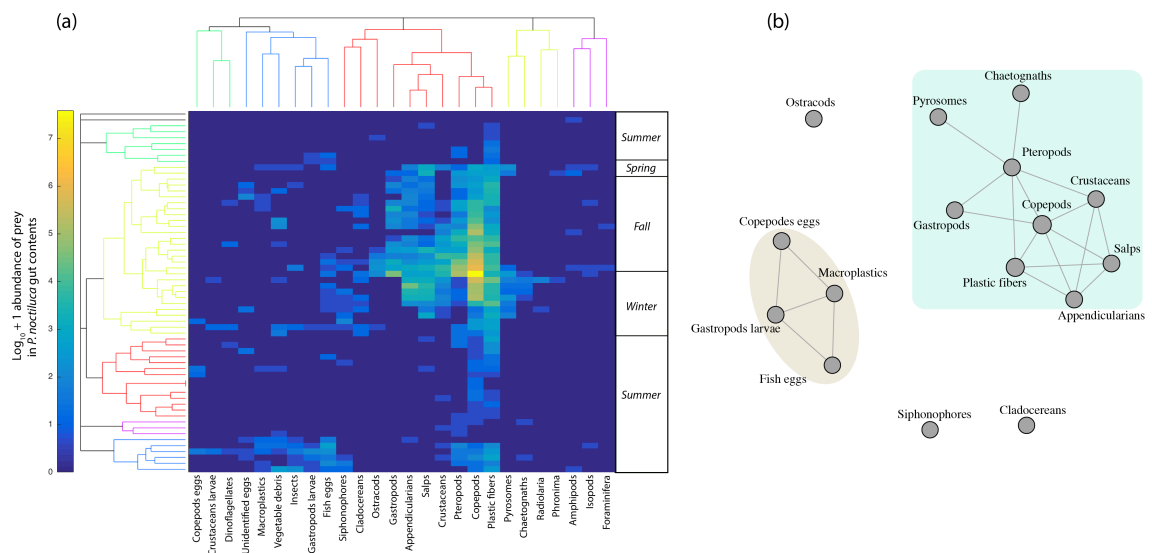


Figure 5.4: (a) Heatmap resulting from the clustergram based on the log10 transform and (b) zooplanktonic preys network of groups abundance found in *P. noctiluca* gut content. Hierarchical classification obtained by Bray-Curtis distance with complete linkage and network is based on covariance matrix with threshold at 0.2.

P. noctiluca did not show clearly positive selection for specific food items except for fish eggs and salps. However, many uncertainties could bias this result, such as the unknown digestion rate and its potential variability as a function of zooplankton preys composition. In addition, the zooplankton data we used come from a coastal sampling station that could be unrepresentative of the prey composition prevailing at the location where the jellyfish originally fed. For all these reasons, the selection index will not be discussed in the next

sections.

5.3.2 Bulk isotopes analysis

Body parts analysis. The tissue-specific differences in stable isotope composition were studied on the three following species: *P. punctata*, *A. aurita* and *P. noctiluca* (Table 5.1). *P. punctata* and *A. aurita* specimens were fed with *A. salina* whereas *P. noctiluca* specimens were fed with *A. aurita*. No significant differences in bulk isotopic signatures were found between oral arms and bell for *P. punctata* or *A. aurita* (*t*-test; *p*-value > 0.05). Nevertheless, the one-way variance analysis showed that *P. noctiluca* gonads and collars had significantly higher isotopic signatures compared to the bell, oral arms and tentacles. Moreover, gonads had significantly higher C/N ratios (*p*-value < 0.01 in both cases) compared to the bell, oral arms, collars and tentacles. In light of these results and previous studies [118], the lipids that are present in much higher proportion in the gonads were suspected to induce a bias in the isotopic signature of the tissue samples. To overcome this problem, all following analyses were carried on juveniles or adults without gonad tissues.

Tableau 5.1: Biochemical and stable isotope composition (mean ± std) of bell, oral arms, collars and gonads from *A. aurita*, *P. punctata* and *P. noctiluca* cultivated in the laboratory and fed with *A. salina* or *A. aurita*.

Predators	Body part	Food	Sample dry mass (mg)	N (%)	C (%)	C/N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>A. aurita</i>	Bell	<i>A. salina</i>	11.45 ± 1.87	1.62 ± 0.45	5.62 ± 1.47	3.49 ± 0.19	-18.80 ± 0.99	12.90 ± 0.48
	Oral arms	<i>A. salina</i>	7.59 ± 3.78	1.79 ± 0.26	6.52 ± 0.77	3.65 ± 0.17	-18.24 ± 0.21	12.48 ± 0.51
<i>P. punctata</i>	Bell	<i>A. salina</i>	10.77 ± 2.62	1.7 ± 0.49	6.66 ± 1.87	3.92 ± 0.03	-18.34	12.14 ± 0.01
	Oral arms	<i>A. salina</i>	4.85 ± 0.06	4.51 ± 0.33	18.0 ± 1.35	3.99 ± 0.01	-18.57 ± 0.01	12.5 ± 0.14
<i>P. noctiluca</i>	Bell	<i>A. aurita</i>	14.43 ± 6.32	2.94 ± 2.1	9.14 ± 6.0	3.16 ± 0.11	-17.34 ± 0.22	11.66 ± 0.62
	Oral arms	<i>A. aurita</i>	10.97 ± 3.03	3.57 ± 0.43	14.20 ± 2.28	3.99 ± 0.47	-17.71 ± 0.62	12.64 ± 0.44
	Collars	<i>A. aurita</i>	7.65 ± 2.33	2.96 ± 1.41	9.88 ± 4.35	3.39 ± 0.15	-16.61 ± 0.5	12.08 ± 0.4
	Tentacles	<i>A. aurita</i>	7.40 ± 3.19	7.52 ± 0.17	27.91 ± 2.64	3.71 ± 0.38	-17.78 ± 0.27	12.26 ± 0.4
	Gonads	<i>A. aurita</i>	7.03 ± 2.40	6.72 ± 0.24	29.4 ± 0.74	4.38 ± 0.1	-18.89 ± 0.19	13.07 ± 0.23

Bulk fractionation values for different jellyfish species. The bulk fractionation measures for the four prey-predator relationships were similar (Fig. 5.5). The fractionation between *A. salina* cultured in Villefranche-sur-Mer ($\delta^{13}\text{C} = -20.8 \pm 0.38$; $\delta^{15}\text{N} = 13.09 \pm 0.32$) and *P. noctiluca* ($\delta^{13}\text{C} = -19.7 \pm 0.4$; $\delta^{15}\text{N} = 14.4 \pm 0.4$) or *C. hemisphaerica* ($\delta^{13}\text{C} = -19.6 \pm 0.9$; $\delta^{15}\text{N} = 14.7 \pm 0.6$) was around +1.0 or +1.2‰ $\delta^{13}\text{C}$ and +1.3‰ or +1.6‰ $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Concerning the relationship between the *A. salina* cultured in Monaco ($\delta^{13}\text{C} = -20.1 \pm 0.1$; $\delta^{15}\text{N} = 10.6 \pm 0.1$) and *A. aurita* ($\delta^{13}\text{C} = -18.5 \pm 0.7$; $\delta^{15}\text{N} = 12.7 \pm 0.5$) or *P. punctata* ($\delta^{13}\text{C} = -18.5 \pm 0.1$; $\delta^{15}\text{N} = 12.3 \pm 0.2$), we estimated an average fractionation between predators and diet close to +1.58 or +1.55 $\delta^{13}\text{C}$ and +2.05 or +1.7 $\delta^{15}\text{N}$, respectively. For the *P. noctiluca* ($\delta^{13}\text{C} = -17.4 \pm 0.7$; $\delta^{15}\text{N} = 12.2 \pm 0.5$) fed with *A. aurita*, fractionation was measured at approximately +1.2‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and -0.46‰ for

$\delta^{15}\text{N}$. The last prey-predator couple, which was *S. fusiformis* ($\delta^{13}\text{C} = -24.3 \pm 0.2$; $\delta^{15}\text{N} = 2.9 \pm 0.4$) vs. *P. noctiluca* ($\delta^{13}\text{C} = -22.9 \pm 0.4$; $\delta^{15}\text{N} = 3.6 \pm 0.3$), showed fractionation values of $+1.5\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $+0.8\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$. To summarise, the median fractionation between all prey-predator relationships was estimated at $+1.3\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $+1.4\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$. The measurement recorded on adult *P. noctiluca* individuals from the bay of Villefranche was on average around -20.0‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 3.9‰ for $\delta^{15}\text{N}$.

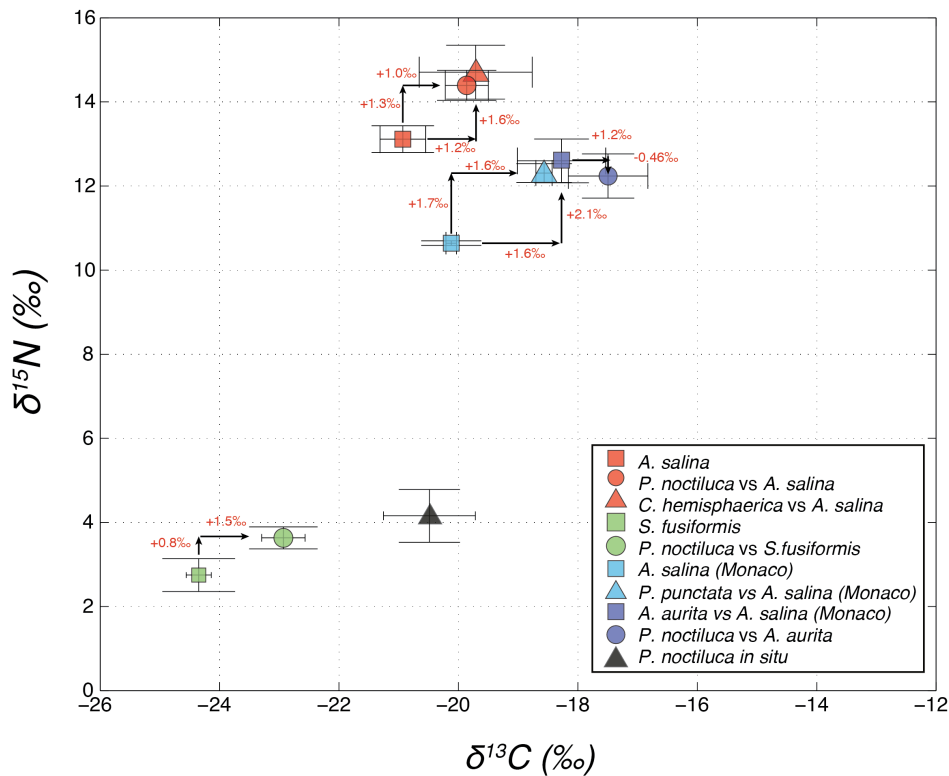


Figure 5.5: $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) isotopic compositions of preys and predators obtained from the from EA-IRMS analysis. Preys are represented by squares and predators by rounds or triangles. The spread of the standard deviations of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measures are represented through the vertical and horizontal bars.

To overcome the problem related to gonad tissues, time series experiments were performed on juvenile *P. noctiluca* with an average size of 1.9 cm. From the initial time to the end of the 17 day-cultivation period, the nitrogen isotopic signature decreased exponentially to a steady state close to 6.0‰ and 3.6‰ $\delta^{15}\text{N}$ for the jellyfish fed with sea urchin eggs and *S. fusiformis*, respectively (Fig. 5.6a). The carbon signatures did not change when jellyfish were fed with sea urchin eggs and *S. fusiformis*, as they seemed to stabilize at -20‰ and -22.1‰ $\delta^{13}\text{C}$, respectively (Fig. 5.6b). These results suggest an isotope fractionation of $+0.6\text{‰}$ and $+2.2\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $+1.1$ and $+0.7\text{‰}$ for ^{15}N . The calculated rates of stable

isotope turnover coefficient were estimated at -0.22‰ d^{-1} for $\delta^{15}\text{N}$ for both food conditions (Fig. 5.6).

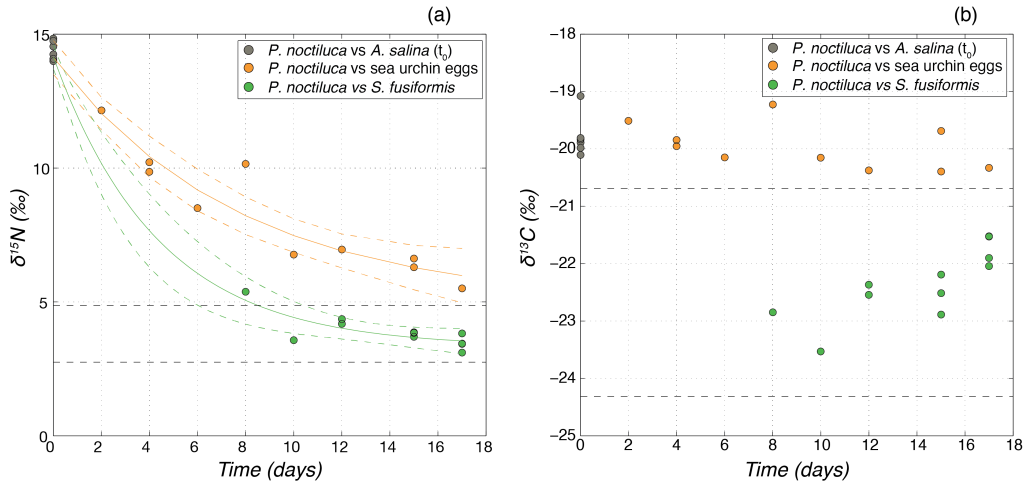


Figure 5.6: $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ signatures from the whole-body samples of juvenile *P. noctiluca* as a function of the number of days following two in laboratory diet conditions (eggs of sea urchin and *S. fusiformis*).

5.3.3 AAs isotopic signatures

Amino acids area. From the GC-MS spectrum of all *P. noctiluca* samples, 10 AAs were recorded and identified using a reference data bank. None of the samples contained the following essential amino acids (EAAs): tryptophan (Try), histidine (His) and Lysine (Lys). All remaining EAAs: isoleucine (Ile), Leucine (Leu), Phenylalanine (Phe), threonine (Thr) and valine (Val) were present and represented 31.1% of the total AAs. Non essential amino acids (NEAAs): alanine (Ala), Glycine (Gly), aspartic acid (Asp), serine (Ser) and glutamic acid (Glu) were recorded. The most abundant amino acids in our samples were Gly, followed by Glu, Asp, Leu and Ala. The correspondance analysis (Fig. 5.7) showed a maximum variability between food origins, with the first component covering 61.4%. Indeed, the first axis opposes the *P. noctiluca* fed with *S. fusiformis* to the *P. noctiluca* from *in situ* or fed with eggs of sea urchins. Interestingly, the first axis discriminated NEAAs (Asp, Glu, Gly, Ala and Ser) and EAAs (Thr, Val, Ile, Leu and Phe). The second canonical axis explained 19.6% of total variance and discriminated adult and juvenile *P. noctiluca*, the latter being characterized by higher relative abundance of Ser and Ile.

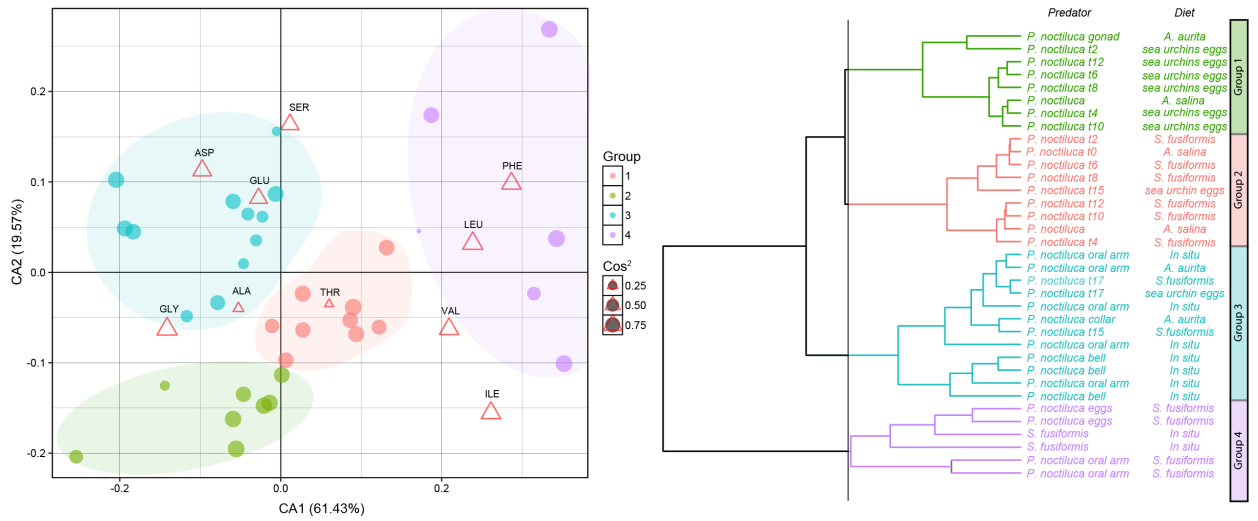


Figure 5.7: Correspondance Analysis (CA) of amino acids area percentage found in *P. noctiluca* samples and hierarchical clustering analysis of samples' score resulting from CA. Euclidean distance and Ward's aggregation link were used to generated hierarchical dendrogram.

AAs carbon fractionation. For all predators-preys relationships, the bulk $\delta^{13}\text{C}$ estimates were clearly higher than the one estimated for individual AAs (Fig. 5.8). The EAAs and NEAAs fractionation of *C. hemisphaerica* and *P. noctiluca* fed with *A. salina* (Fig. 5.8a) showed an enrichment of ^{13}C except for Val and Gly.

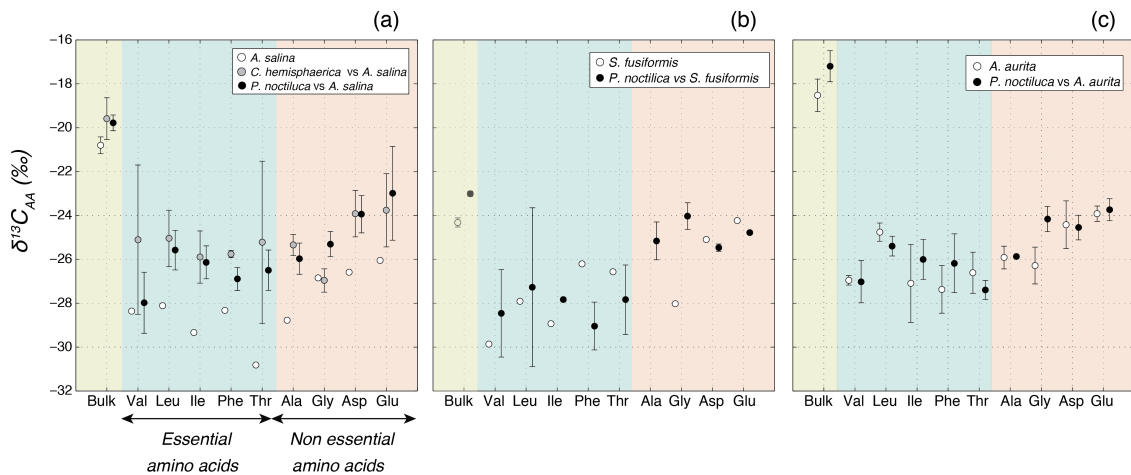


Figure 5.8: Average essential and non-essential amino acid carbene-isotope compositions for (a) *P. noctiluca* or *C. hemisphaerica* vs *A. salina*, (b) *P. noctiluca* vs *S. fusiformis* and (c) *P. noctiluca* vs *A. aurita*.

For the adult jellyfish fed with *S. fusiformis* (Fig. 5.8b) and *A. aurita* (Fig. 5.8c), the

differences in carbon signatures between EAAs and NAAs were much less marked. Our estimates of amino acids carbon isotope also showed an important variability (Fig. 5.8). Regarding the $\delta^{15}\text{N}$ of individual AAs, no reliable estimates could be obtained so far, due to instrumental issues. We hope to promptly resolve these issues in order to provide correct measurements.

5.4 Discussion

5.4.1 Gut contents

The jellyfish *P. noctiluca* has been described as an opportunistic and non selective predator [173, 258, 302, 337, 413, 419], able to ingest a large diversity and size range of planktonic groups from microzooplankton to ichthyoplankton [173, 413, 415]. Our observations fall in line with such definition as 26 different taxa and detritus groups were observed in the gut content of specimens sampled in the Bay of Villefranche (Fig. 5.4). These observations showed that copepods and plastic fibers were always present, independently of the seasons. On one hand, the presence of copepods was not surprising given that it is the most abundant zooplankton group in the ocean [241]. On the other hand, the fact that plastic fibers and macro-plastics were observed in, respectively, 88% and 20% of our samples was unexpected since it is the very first time, to our knowledge, that such high quantities of plastic detritus are observed in the gut of a jellyfish species. These proportion correspond to the highest occurrence of plastic among stomach content of marine crustacean and gelatinous plankton [127, 462] and are only overpassed by the proportion found in fish [228, 412] or turtles and birds collected on beaches [77, 78, 98, 410]. On average, 18 microplastic fibers were found per jellyfish sampling. Nevertheless, in the Mediterranean Sea, plastic fibers were also found in the stomachs of other top predators. In a recent study, 32% of *Thunnus thynnus* (Atlantic bluefin tuna), 13% of *Thunnus alalunga* (albacore tuna) and 12% of *Xiphias gladius* (sword fish) individuals were found to contain plastic detritus [412]. As some of these species feed on jellyfish such as *P. noctiluca*, not only do our results suggest that *P. noctiluca* is vulnerable to plastic pollution, but they also bring further concern about its role in the trophic transfer of contaminants towards higher trophic levels. Additionally, since those organisms undergo intense vertical migrations from the surface to >1000m [154], such interactions may also participate to the flux of microplastic from the surface to the sediments [246]. Therefore, a deeper and specific study on jellyfish and plastic interactions is needed.

P. noctiluca diet showed a dominant set of taxa constituted of copepods, plastic fibers, pteropods, salps, appendicularians, crustaceans, gastropods, pyrosomes and chaetognaths (Fig. 5.4). This is in agreement with previous studies carried out in the Mediterranean Sea [190, 413, 500]. Except for copepods, the abundance of these taxa in the gut content

presented seasonal variations (Fig. 5.4) confirming that this jellyfish is an opportunistic predator. Even if fish eggs exhibited low contributions to the composition of this species diet, previous studies showed that *P. noctiluca* can potentially regulate fish recruitment through competition for food and predation on juvenile fish [173, 415]. Since some preys could be highly digested and unidentified [472] stable isotope allows better identified of the exact trophic level of those organisms.

5.4.2 Bulk Isotopic signature

Results based on four different jellyfish species in controlled laboratory cultures showed enrichment factors of 1.02 - 1.58‰ for carbon and 0.76 - 2.05‰ for nitrogen. These values are different from the ones commonly used in the literature to estimate trophic positions of jellyfish. However, only one predator-prey relationship (*P. noctiluca* vs *A. aurita*) showed atypical nitrogen fractionation values which remains unexplained.

Regarding the positive carbon fractionation observed under controlled conditions, *P. noctiluca* showed an average enrichment in ^{13}C of 1.2‰. This fractionation is lower than in previous studies that showed an enrichment of around 2‰ relative to *in situ* zooplankton [305]. Nevertheless, the fractionation range of *P. noctiluca* does not appear to be unique as all the other studied species presented similar enrichment factors, i.e. +1.2‰, +1.6‰ and +1.6‰ in $\delta^{13}\text{C}$ for *C. hemisphaerica*, *P. punctata* and *A. aurita*, respectively. It must be stressed that, in a study also performed under controlled conditions [118], *A. aurita* exhibited a carbon enrichment around +4‰, however sampling preparation included a lipid removal step that was not performed in our study. The lipid content is known to induce a bias in carbon stable isotope signatures as it leads to an underestimation of $\delta^{13}\text{C}$ values [118, 156, 370, 376]. Similarly, the isotope composition of gonads from the same *P. noctiluca* individuals are richer in lipids (i.e. higher C/N), and they exhibited a lower carbon isotope signature than other tissues (bell, oral arms and tentacles). Our observations are in agreement with previous studies dedicated to two scyphozoans species: *A. aurita* [118] and *Phacellophora camtschatica* [474]. They also reinforce the hypothetical bias due to higher lipid content which decreases the $\delta^{13}\text{C}$ signatures [118, 291]. Several normalization have been published to correct $\delta^{13}\text{C}$ values following the C/N ratio for aquatic organisms ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -3.32 + 0.99 \times \text{C}/\text{N}_{\text{bulk}}$; [376]) or the scyphozoan species *A. aurita* ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -9.43 + 2.69 \times \text{C}/\text{N}_{\text{bulk}}$; [118]). Both corrections were applied on ^{13}C values measured on different tissues of *P. noctiluca* fed with *A. aurita*. The normalization of Post et al. (2007) did not change the observed differences between tissues of *P. noctiluca*. In contrast, applying the correction proposed by D'Ambra et al. (2014) led to an overestimation of the umbrella signature as compared to the other tissues. Nevertheless, it must be stressed that the normalisation from D'Ambra et al. (2014) was based on the analysis of tissues with a C/N ratio ranging between 3.4 and 4.0 whereas gonads in our study showed a significantly

higher C/N ratio (around 4.4). To unbiased the values obtained during our experiments, it will be therefore essential to perform a direct correction based on the analysis of samples from which lipids will be extracted.

Concerning nitrogen isotope fractionation, a recent study performed under controlled conditions showed that tissue fractionation values of scyphozoans were lower than the above mentioned value considered for marine ecosystems ($< 1\text{‰}$; [118]). In our study, similar to carbon signatures, the hydrozoan *C. hemisphaerica* as well as the scyphozoans (*A. aurita*, *P. punctata* and *P. noctiluca*) showed nitrogen fractionation ranges that were also lower than values commonly used for marine species. Thus, the controlled experiment challenges the use of this standard stable isotope fractionation for Cnidaria and suggests jellyfish have an atypical enrichment compared to other marine species. D'ambra et al. (2014) highlight several hypotheses about the cause of this jellyfish atypical fractionation. Firstly, jellyfish potentially have an atypical catabolism but knowledge about how proteins and lipids are used during respiration is poorly understood. Secondly, different $\delta^{15}\text{N}$ enrichments between consumer and their prey were found depending on several features of the considered organisms such as their trophic niche (carnivorous, herbivorous, mixotrophic, detritivorous), their taxonomic class, their environments (terrestrial, marine or freshwater). But the most important one is the biochemical form of nitrogenous waste (ammonotelic or ureotelic; [485]). Indeed, lower trophic enrichment was found in ammonotelic organisms such as jellyfish compared to ureotelic ones. Thirdly, the fractionation values could be biased by the quantity and quality of the food placed in the aquariums [166], or the temperature which has an indirect effect on lipid metabolism [280]. Indeed, at low temperatures and food quantities, slow lipid reserves are used and anabolic pathways prevail over metabolic pathways. In contrast, at high temperature and food quantities, catabolism predominates in order to rapidly fulfil metabolic requirements of the organism.

Carbon and nitrogen isotopic signatures of adult *P. noctiluca* sampled in the bay of Villefranche were in the same range as the ones observed in previous studies [305, 366, 400, 465]. *In situ* $\delta^{15}\text{N}$ signatures were close to the levels measured on specimens fed with *S. fusiformis* in the laboratory. This suggests that salps are important preys for *P. noctiluca* in the field and is in agreement with our gut content observations. Considering the results obtained for both fractionation and *in situ* isotope signatures, we suggest that *P. noctiluca* mainly feeds on preys with isotopic signature close to -21.4‰ $\delta^{13}\text{C}$ and 2.5‰ $\delta^{15}\text{N}$. In the North-West Mediterranean Sea, a mix of zooplankton species ($> 200 \mu\text{m}$) presented isotopic signatures of -22.3‰ $\delta^{13}\text{C}$ and 3.5‰ $\delta^{15}\text{N}$ [366], which is higher than the values we predicted above. According to our study, we expect the $\delta^{15}\text{N}$ signature of *P. noctiluca* to decrease when salps abundance increases. A seasonal survey of *P. noctiluca* nitrogen isotopic signatures in the Ligurian Sea and its covariation with environmental variability as well as changes in zooplankton composition would allow to further test this hypothesis.

5.4.3 AA abundance and isotopes signatures

AAs composition of *P. noctiluca* was similar to that of scyphozoans [245, 250, 271, 305, 390, 492]. AAs composition is widely dominated by Gly which is one of the main constituent of collagen [175, 437]. The CA clearly discriminated samples exhibiting higher abundances in the EAAs which are directly obtained from the preys, and especially *S. fusiformis*, from the ones presenting higher abundances of NAAs synthesized directly by the jellyfish. This result suggests that *P. noctiluca* is able to assimilate and use *S. fusiformis* more efficiently than other preys. In a previous study, no significant differences in *P. noctiluca* AAs composition were found between size classes [305]. However, the authors underlined that the amount of Gly decreased with size whereas Ser, Glu and Ala increased. Our results confirm this trend as the second CA axis discriminated adult jellyfish characterized by more Ser, Glu and Asp, from juveniles which were characterized by higher proportions of Leu and Gly.

The differences in fractionation observed regarding the AAs carbon isotopes between the condition fed with *A. salina* and *A. aurita* or *S. fusiformis* potentially come from differences in the predator's life stage. Indeed, the *P. noctiluca* fed with *A. salina* were juvenile whereas *P. noctiluca* fed with *S. fusiformis* or *A. aurita* were at the adult stage. However, our results showed a large variability and measurements obtained on AAs should be treated with extreme caution. Regarding the AAs nitrogen isotopes of our samples no reliable estimates could be obtained so far. We hope to resolve these difficulties in order to propose reliable measurements on AAs stable isotope.

5.4.4 Trophic level

The trophic position (TP) of an organism is estimated from bulk samples based on the observed differences between prey and predator as follow:

$$TP = \lambda + \frac{\delta^{15}N_{predator} - \delta^{15}N_{reference}}{TDF} \quad (5.4)$$

where λ is the trophic position of the organisms considered as the baseline ($\lambda=1$ for primary producers), $\delta^{15}N_{predator}$ and $\delta^{15}N_{reference}$ correspond to the nitrogen isotopic signature of the jellyfish and the signature of the prey, respectively; TDF represents the trophic discrimination factor at each shift of trophic level and is the TP of the baseline organism. Previous studies assumed an average enrichment in ^{15}N values (TDF) of $\sim 3.4\%$ between successive levels [329, 375, 484] but our study confirmed previous results showing that ^{15}N fractionation for jellyfish is close to $\sim 1.4\%$. Ideally, $\delta^{15}N_{baseline}$ should integrate the isotopic signature at a time scale near that of long-lived consumers. Therefore, $\delta^{15}N$, as measured in a target organism, is not a sufficient estimate of trophic position without a good estimate of $\delta^{15}N_{baseline}$ [375]. In our study, salps are considered as the baseline or-

ganism and represent primary consumers ($\lambda = 2$) due to their diet composed exclusively of phytoplankton. Based on both baseline organisms and nitrogen fractionation enrichment of jellyfish, *P. noctiluca* was estimated at a TP of ~ 2.7 . The trophic level estimates obtained with amino acids thanks to the phenylalanine (Phe) glutamic acid (Glu) couple remain validated [89].

To conclude, owing to their abundance, the predation impact of jellyfish on marine ecosystem functioning has become too convincing to be neglected. In several studies, the isotope fractionation by these species is considered similar to that of other marine organisms, with an enrichment close to 3.4‰ $\delta^{15}\text{N}$ between two trophic levels. However, under controlled conditions, our study has shown that this estimate is overestimated for 3 species of scyphozoans, and potentially leads to the misidentification of jellyfish preys in marine ecosystems when using the SIA approach. It is essential that future research aims at identifying the mechanisms responsible for these observed lower fractionation rates by exploring relative roles of anabolic and catabolic pathways in these organisms.

Résumé du Chapitre V et transition vers le Chapitre VI. En raison de l'importance de *P. noctiluca* en termes d'abondance et de biomasse en mer Méditerranée, il est primordial d'évaluer la qualité et la quantité de nourriture que ces méduses consomment, ainsi que leur position dans le réseau trophique. Par l'intermédiaire de 61 contenus stomacaux de *P. noctiluca* adultes, nous avons pu renforcer la définition de cette méduse en tant qu'espèce opportuniste. En effet, de nombreux taxons ou groupes de proies différents ont été retrouvés dans les contenus stomacaux (26 groupes). Il a également été montré que 88% et 20% des estomacs analysés à la loupe binoculaire présentaient respectivement des fibres plastiques et des macro-plastiques. L'application d'une analyse d'isotopes stables chez les organismes marins permet de définir des liens trophiques non détectables à partir des contenus stomacaux. Classiquement chez les espèces marines, l'enrichissement en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) est considéré comme étant de $+1\text{‰}$ et $+3.4\text{‰}$, respectivement. Grâce à des cultures monospécifiques réalisées pour quatre espèces de méduses (*C. hemisphaerica*, *P. punctata*, *A. aurita* and *P. noctiluca*), l'analyse des isotopes stables a montré un enrichissement moyen de $+1.34\text{‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de $+1.44\text{‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Ce fractionnement faible en azote pourrait s'expliquer par la forme biochimique des déchets azotés (espèces amoniotéliques). De plus, la composition isotopique et le rapport C/N des gonades de *P. noctiluca* sont différents de ceux mesurés dans les autres tissus (bras oraux, ombrelle, collerette et tentacules), ce qui pourrait être dû à un biais provoqué par les lipides. Ces résultats suggèrent donc que les protocoles communément appliqués pour d'autres espèces sont inexacts pour définir les proies de *P. noctiluca*. D'après nos résultats obtenus sur la totalité de l'individu ("bulk") et des mesures réalisées sur des indi-

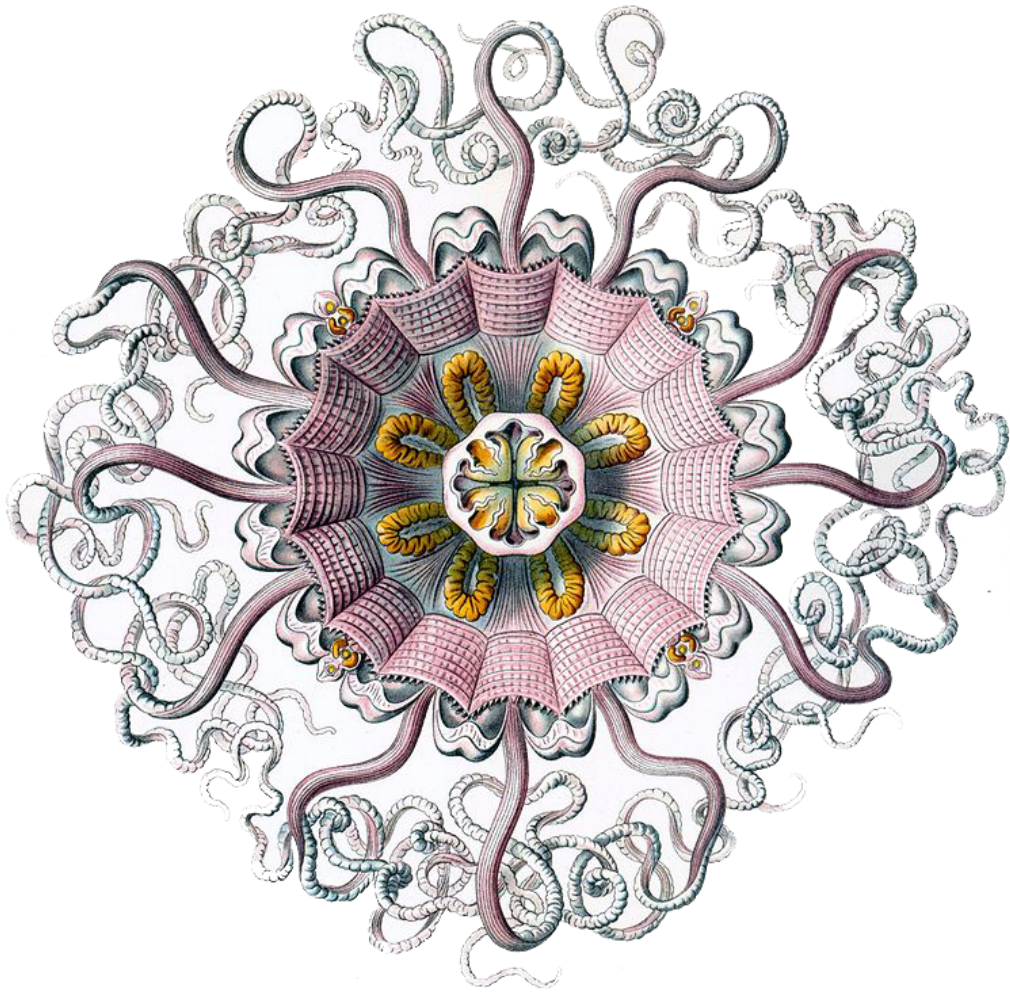
vidus adultes échantillonnés en mer Ligure, *P. noctiluca* semble se nourrir principalement d'un mélange de proies mésozooplanctoniques et microplanctoniques, ou de certaines espèces de mésozooplancton caractérisées par une signature isotopique faible en $\delta^{15}\text{N}$, telle que *S. fusiformis*. Concernant les acides aminés, l'analyse des aires obtenus par GC-MS a permis une discrimination trophique (acides aminés essentiels *versus* non-essentiels) et une discrimination suivant le cycle de vie (adulte *versus* juvénile). Malheureusement, aucune mesure isotopique fiable de la composition des acides aminés n'a pu être enregistrée en raison de nombreux dysfonctionnements liés à l'IRMS. Nous espérons pouvoir résoudre rapidement cette dernière difficulté afin de proposer des mesures fiables.

Le prochain chapitre de cette thèse sera consacré à une discussion générale. Dans un premier temps, je synthétiserai les principaux résultats obtenus avant de discuter de leurs implications dans un contexte de recherche élargie. Je déclinerai la fin du chapitre en quatre sous-parties, chacune dédiée à une perspective de recherche liée aux travaux réalisés aux cours de mes trois années de recherche :

- Prédire l'évolution de *P. noctiluca* dans le bassin Méditerranéen
- Amélioration du modèle écophysiological
- La relation entre les méduses et le plastique
- *P. noctiluca* et le réseau de co-occurrence de TARA Ocean

Chapitre 6

Synthèse et perspectives



6.1 Synthèse des principaux résultats de cette thèse

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier l'impact du zooplancton gélatineux, et plus particulièrement celui de la méduse *Pelagia noctiluca*, sur deux facteurs majeurs gouvernant le transfert de matière dans les écosystèmes marins : la pompe biologique à carbone et les réseaux trophiques. Afin de répondre à cet objectif, ce travail a été organisé selon les trois problématiques suivantes :

Objectifs :

- réaliser un bilan de l'export de carbone particulaire (POC) et dissous (DOC) à l'échelle du bassin méditerranéen.
- étudier et compléter notre connaissance sur l'écophysiologie de l'espèce *P. noctiluca* afin de pouvoir estimer sa contribution relative au sein de la pompe biologique.
- identifier le niveau et la place de *P. noctiluca* dans les réseaux trophiques marins.

L'exploitation des bases de données de trappes à sédiment dérivantes et des profils acquis par le profileur à vision marine (chapitre II), a permis de réaliser un premier bilan de l'export de POC (Fig. 2.2) et DOC (Table 2.5) à l'échelle de la mer Méditerranée. Une décroissance longitudinale d'Ouest en Est de l'export de POC, des tailles de particules et de la contribution du microphytoplancton au sein de la communauté phytoplanctonique a été mise en évidence. En revanche, aucune tendance nette n'a été trouvée vis à vis des rapports C/N et la composition lipidiques des particules. Des tendances similaires ont également été observées à l'échelle saisonnière, du printemps à l'été au Nord-Ouest de la Méditerranée, en soulignant les rôles majeurs du mélange hivernal et des proliférations phytoplanctoniques printanières sur l'intensité de la pompe biologique. Néanmoins, ces résultats suggèrent que pour une meilleure compréhension de la pompe biologique en Méditerranée, les variabilités à mésoéchelle et saisonnières doivent être résolues. Pour conclure, la comparaison entre le POC et le DOC montre que les flux de POC sont faibles mais continus, et que ceux de DOC sont intenses mais sporadiques. Ces flux doivent être pris en compte dans les représentations futures de l'export de carbone dans le bassin.

En association avec les résultats ci-dessus, le chapitre III a démontré la contribution faible de *P. noctiluca* sur l'intensité de la pompe biologique à l'échelle du bassin (Fig. 3.6). Toutefois, à l'échelle locale, l'abondance et les patrons de dispersion spatio-temporels des individus font de cette espèce un acteur majeur dans les flux de matière. Les limites de chacune des techniques et méthodes utilisées dans cette thèse ont déjà été présentées dans les chapitres précédents. Cependant, il est important de garder à l'esprit que les flux de carbone liés aux méduses, et estimés à partir de l'abondance, ont été comparés à des flux de POC totaux mensuels mesurés à la station DYFAMED. Nous faisons donc l'hypothèse

que le flux mesuré à cette station est représentatif de l'ensemble du bassin Ligure. Outre l'aspect écologique, l'approche probabiliste du SMCE a permis d'identifier des ensembles de paramètres idéaux permettant d'expliquer au mieux les observations obtenues par les campagnes en mer, les expériences de laboratoire, ou les deux simultanément (Fig. 3.3). Cette méthode, appliquée à la biologie marine pour la première fois, peut s'avérer pertinente dans de nombreux domaines scientifiques faisant appel à la modélisation.

Les chapitres IV et V, quant à eux, visent à étudier plus précisément les flux de matière entre les proies et les prédateurs. Au cours de ce travail, j'ai optimisé la méthode de culture de *P. noctiluca* en milieu contrôlé grâce au développement d'un système de circulation fermé en eau de mer artificielle. La taille des méduses obtenues par ce système de culture est comparable à celles mesurées *in situ* (taille maximale 11.7 cm), et une seconde génération de méduses cultivées exclusivement en laboratoire a pu être obtenue. À partir de ce protocole d'élevage, j'ai étudié le fractionnement isotopique de *P. noctiluca*, ainsi que de quatre autres espèces de cnidaires, pour déterminer leurs fractionnements isotopiques et ainsi mieux comprendre la position trophique de *P. noctiluca*. Les résultats obtenus ont montré un enrichissement en azote atypique pour l'embranchement des cnidaires par rapport à de nombreux autres organismes marins. Ceci peut s'expliquer par la forme biochimique des déchets azotés produits par les méduses (animaux ammoniothéliques). Les contenus stomacaux et les signatures isotopiques de *P. noctiluca* prélevées dans la baie de Villefranche-sur-Mer, renforcent également l'hypothèse que ces organismes sont des prédateurs opportunistes, et non sélectifs, se nourrissant sur une grande variété de proies méso-zooplanctoniques.

Je vais maintenant discuter de quatre perspectives de recherche en lien avec les résultats obtenus dans cette thèse.

6.2 Prédire l'évolution de *P. noctiluca* dans le bassin Méditerranéen

Aujourd'hui, les effets du changement climatique sur les écosystèmes terrestres et marins sont de plus en plus documentés [454]. Le changement climatique semble principalement affecter l'abondance, la distribution spatiale des espèces et par conséquent les interactions proies-prédateurs au sein des réseaux trophiques [20, 32, 33, 140]. Le changement climatique affecte différents niveaux trophiques des écosystèmes marins, du phytoplancton [397] au zooplancton [35] et aux poissons [360], et ce à différents niveaux, de la physiologie des organismes à l'écosystème dans sa globalité [373]. Pour comprendre l'effet du changement climatique sur une espèce, il est essentiel de connaître sa distribution dans le temps et l'espace. Cependant, cette information est souvent limitée dans le domaine marin, et plus particulièrement pour le plancton, à cause des nombreux biais liés à l'échantillonnage et le

coût élevé des campagnes en mer.

La modélisation de niche écologique permet d'évaluer la distribution spatiale et temporelle d'une espèce *via* un modèle statistique associant la présence de cette espèce à des variables environnementales qui déterminent la qualité abiotique de son habitat [143]. En effet, la niche écologique d'une espèce se définit par une enveloppe bioclimatique dans laquelle l'espèce peut survivre et développer une population stable malgré les effets de dispersions et les relations interspécifiques [221]. En d'autres termes, les modèles de niches permettent d'estimer la présence potentielle d'une espèce à un endroit donné, en fonction des combinaisons des variables environnementales considérées, et ainsi d'établir des cartes de probabilités de distribution. Plusieurs types de modèle de niche peuvent être utilisés selon le type de données d'occurrences disponibles : présences seules ou présences-absences [143]. Cette approche a longtemps été utilisée en écologie terrestre [409] mais depuis ces dix dernières années elle a démontré des prédictions robustes sur la distribution géographique de plusieurs espèces marines [34, 495]. À titre d'exemple, les projections futures réalisées sur une espèce de copépode typique des eaux Nord Atlantique, *Calanus finmarchicus*, suggèrent une progressive réduction de leur distribution spatiale [401]. Néanmoins, ce type de modèle demeure très peu exploité pour décrire et prédire la distribution des méduses. A notre connaissance, seules deux études ont été menées pour analyser la biogéographie et les patrons macro-écologiques de 4 espèces de cnidaires différentes : *Chironex fleckeri*, *Chiropsoides buitendijki*, *Chiropsoides quadrigatus* et *Periphylla periphylla* [41, 42]. Il serait donc judicieux d'étendre l'approche par modèle niche à l'étude de plusieurs espèces zooplanctoniques gélatineuses susceptibles d'être favorisées par les changements climatiques, à commencer par *P. noctiluca*, et d'évaluer l'utilité de cette méthode pour de la prédiction à long terme.

Objectifs :

- modéliser la distribution actuelle de l'espèce *P. noctiluca*, à l'aide d'un modèle de niche écologique.
- utiliser les scénarii climatiques du "Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat" (GIEC) pour pouvoir prédire les changements potentiels de distribution au cours du XX^{ime} siècle, dans un contexte de changement climatique.

Grâce aux travaux réalisés au cours de cette thèse, j'ai pu construire une base de données regroupant plus de 2700 occurrences de l'espèce *P. noctiluca* dans le bassin Nord-Ouest de la Méditerranée. Les observations ont été acquises au cours des campagnes en mer (Alchimie, MOOSE, Visufont, WWF) et peuvent être complétées par des bases de données en ligne (OBIS : www.iobis.org, JEDI : <http://people.uncw.edu/condonr/JeDI/JeDI.html>). Pour calibrer un modèle de niche de *P. noctiluca*, je propose de récupérer les prédicteurs abiotiques (température, salinité, bathymétrie et vitesse des courants) disponibles et d'importance

écologique pour l'espèce avec une résolution spatiale et temporelle la plus fine possible dans la zone d'échantillonnage. La base de données implémentée contient exclusivement des données de présence. Je propose donc d'utiliser le modèle "Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche model" (NPPEN; [34]). Ce modèle de niche utilise la distance de Mahalanobis pour mesurer la dissimilarité entre deux occurrences dans l'espace environnemental. Il présente l'avantage d'être un test non-paramétrique de permutation qui ne nécessite donc pas de multi-normalité des variables abiotiques prédictives. Toutefois, il sera également intéressant de comparer les résultats obtenus par NPPEN à d'autres modèles de niche car le choix du type de modèle est le facteur qui a le plus d'impact sur la qualité des projections de distribution spatiale [39]. *In fine*, les modèles pourront être utilisés pour produire, cartographier et prédire les probabilités de présence de *P. noctiluca* selon différents scénarii de changement climatique en mer Méditerranée [39].

Tests préliminaires. En collaboration avec Dr. Robin Faillettaz (Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences), nous avons réalisé une projection annuelle moyenne de la probabilité de présence de *P. noctiluca* de 1891 à 2015 à partir de la niche thermique de l'espèce obtenue par les données d'occurrences et le modèle NPPEN (Fig. 6.1). À l'échelle de la mer Méditerranée, les plus fortes probabilités de présence sont situées dans le bassin Ouest et au Nord de l'Adriatique ce qui est en accord avec la distribution connue de l'espèce dans cette région [46, 182, 244, 497] (Fig. 6.1a). Nous avons ensuite calculé les anomalies d'occurrence par rapport à l'année moyenne pour chaque année et chaque mois. L'analyse de ces anomalies permet d'observer l'évolution des probabilités d'occurrences sur ces 124 dernières années. D'après les premiers résultats, deux tendances se différencient : (i) les anomalies de l'hiver/début printemps (janvier à avril; Fig. 6.1b) et (ii) celle de la fin du printemps à la fin de l'automne (mai à décembre; Fig. 6.1c).

La série temporelle des anomalies des mois de janvier à avril montre un changement de régime avec le passage d'anomalies majoritairement négatives entre 1891 et 1940 à des anomalies principalement positives entre 1940 et 2015. Les variations observées au sein de la tendance générale montrent des pics d'anomalies positives tous les 10 à 15 ans, ce qui serait en accord avec les proliférations observées tous les 12 ans [46, 182, 497].

La série temporelle des anomalies des mois d'été et d'automne fluctue autour de la ligne de référence entre 1891 et 1990 avant de décroître et d'observer des anomalies négatives au cours de ces vingt dernières années. Dans la littérature, les températures propices à l'apparition de blooms de méduses ont été estimées supérieure à 10°C en hiver et inférieure à 27°C en été [387]. Le changement climatique induit des saisons plus chaudes ce qui pourrait expliquer une augmentation des anomalies positives l'hiver et celles négatives l'été. Cependant, *P. noctiluca* arrive à supporter des changements de températures importantes [24].

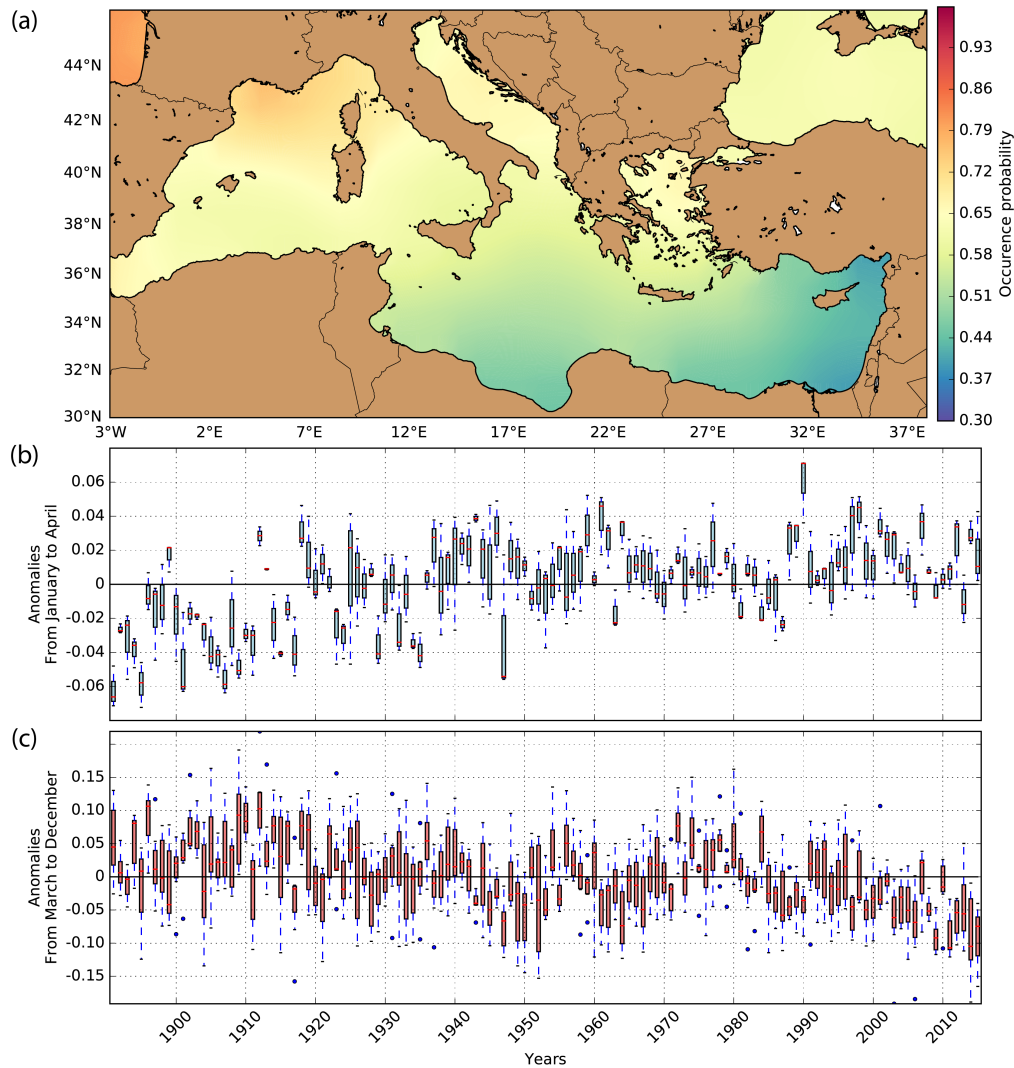


Figure 6.1: Représentation (a) des probabilités d'occurrences moyennes estimé par le modèle de niche NPPEN sur la période 1981 à 1940 en Méditerranée ainsi que de la série temporelle moyennes des anomalies d'occurrence des mois (b) de janvier à avril et de (c) de mars à décembre

Pour approfondir cette étude préliminaire, il sera primordial de prendre en considération des facteurs autres que la température pour estimer plus précisément la niche écologique de l'espèce, comme la profondeur de la couche de mélange, la vitesse des courants ou la production primaire par exemple. Les données de campagnes et les climatologies permettent ainsi d'estimer l'habitat favorable de l'espèce *P. noctiluca* (proxy de la niche réalisée). Cependant, maintenant que nous avons la possibilité de cultiver efficacement l'espèce grâce au système de culture (chapitre IV), il serait intéressant de comparer cet habitat aux conditions optimales de croissance et de reproduction en laboratoire (proxy de la niche fondamentale). Nous pouvons également utiliser les résultats du modèle écophysologique

sur la prédation et respiration, eux-mêmes dépendant de la température, pour réaliser une projection de présence de *P. noctiluca* en mer Méditerranée et en Atlantique [290].

6.3 Amélioration du modèle écophysio­logique

En laboratoire. L'approche par modélisation élaborée dans le troisième chapitre a permis d'estimer des paramètres écophysio­logiques de *P. noctiluca* en minimisant l'erreur par rapport aux observations. Le SMCE a mis en évidence des différences claires concernant l'inférence de paramètres entre les expériences faites en laboratoire et celles réalisées *in situ*. Ce résultat souligne le fait que les croissances estimées en laboratoire ne correspondent pas forcément à celles prévalant dans le milieu naturel, et que les extrapolations entre les mesures du laboratoire et l'environnement sont à prendre avec précaution. Le chapitre IV montre que la mise en place de système de culture pour des méduses est complexe. Ces organismes sont extrêmement fragiles, urticants, et leur manipulation est délicate. De plus, les expériences faites en laboratoire sur ces animaux sont bien loin des conditions naturelles rendant les résultats parfois questionnables [369, 384]. Au moment de l'inférence de paramètres, les cultures présentées dans le chapitre IV étaient en train d'être mises en place. Nous étions alors dans l'incapacité de fournir des données de croissance en milieu contrôlé au SMCE pour trouver les paramètres optimaux. Nous avons donc fait le choix d'exploiter les mesures de croissance obtenues par Lilley et al. (2014) [281]. Cependant, les mesures de croissance obtenues pendant cette thèse ont démontré une croissance plus importante par rapport au système de culture de Lilley et al. (2014)[281]. Il serait donc intéressant d'appliquer à nouveau le SMCE sur les mesures de croissance obtenues dans le chapitre IV pour comparer de manière plus précise les paramètres estimés à ceux mesurés *in situ*.

Le troisième chapitre montre également notre méconnaissance actuelle vis à vis de la nutrition de *P. noctiluca*. Les expériences alimentaires en incubation peuvent donner des informations précieuses sur la sélectivité et les taux d'ingestion mais sont néanmoins biaisées par des perturbations liées au confinement et/ou la simplification des sources de nourriture par rapport à ce qui est rencontrée *in situ*. En milieu naturel, étudier la prédation, l'ingestion et l'assimilation est tout aussi complexe. Je pense donc qu'il est indispensable de poursuivre les recherches en milieu contrôlé pour essayer d'obtenir une estimation permettant de valider ou réfuter les ordres de grandeur des paramètres obtenus dans cette thèse. En ce sens, l'utilisation du système de culture décrit dans le chapitre IV pourrait être exploité pour mettre en place des séries d'expériences sur *P. noctiluca*, en mettant l'accent sur les paramètres les plus sensibles du modèle : k_p , a_{max} et k_a .

In situ. Les expériences en laboratoire sont moins coûteuses et donc plus accessibles que les mesures *in situ*. Cependant, pour approfondir les résultats obtenus au cours de

cette thèse, je propose d’allier les expériences décrites ci-dessus à des expériences réalisées en mésocosmes (Fig. 6.2). Des expériences en mésocosmes ont déjà été réalisées pour étudier l’écologie trophique des méduses [219]. L’avantage majeur de ces structures est de pouvoir travailler sur une colonne d’eau semi-contrôlée contenant des communautés naturelles de bactério-, micro- et macrozooplancton. Les pièges à particules fixés à la base des mésocosmes pourraient également être exploités afin de valider les estimations d’export de carbone faites à partir de notre modèle écophysologique. Cet environnement semi-contrôlé permettra d’analyser les flux de matière entrants et sortants de la méduse ainsi que la conséquence de ces derniers sur l’ensemble des niveaux planctoniques marins au travers d’un maximum de mesures abiotiques (température, salinité, oxygène etc) et biotiques (abondance et diversité de mesozooplankton, production primaire, communauté et abondances bactériennes). Il est néanmoins important de souligner la demande colossale que représente ce type d’étude à la fois sur le plan logistique et financier.

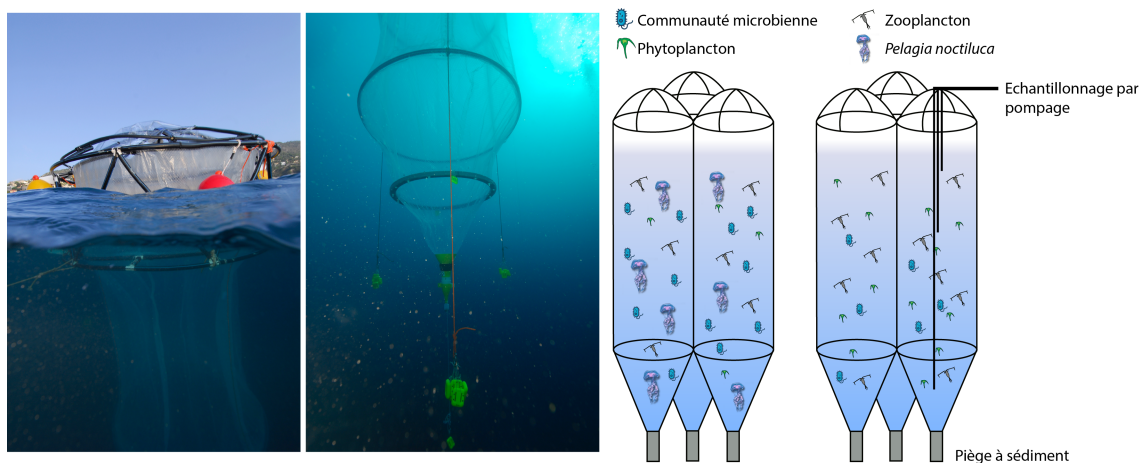


Figure 6.2: Photographies des mésocosmes *in situ* et représentation schématique du dispositif pouvant être envisagé pour valider les résultats obtenu dans cette thèse.

Pour résumer, à partir des expériences faites en laboratoire et en mésocosmes nous pourrions : (i) améliorer l’estimation des paramètres du modèle, (ii) valider les flux de carbone obtenus par la modélisation, et (iii) comprendre l’impact de *P. noctiluca* sur certains groupes et sur le reste du réseau trophique

6.4 La relation entre les méduses et le plastique

Depuis les années 50, le plastique est devenu essentiel dans la vie quotidienne. Matériel durable (certains débris pouvant mettre plus de 500 ans pour se dégrader; [177]) et économiquement rentable, on estime la production de plastique moyenne annuelle à 100 millions de tonnes par an. Malheureusement, 10% de cette production globale est re-

jetée chaque année dans les océans [469]. La pollution plastique n'épargne aucun océan et représente entre 60 et 80% des débris marins et plus de 90% de toutes les particules flottantes [176, 254]. Les principales sources de plastiques sont d'origines terrestres (~80% ; [13]) avec une entrée dans le milieu marin par les rivières et les systèmes de traitement des eaux usées [469]. Néanmoins, les systèmes océaniques semi-fermés avec des temps de rétention d'eau extrêmement longs comme celui de la mer Méditerranée sont beaucoup plus sensibles à cette pollution plastique. De plus, les côtes méditerranéennes abritent plus de 10% de la population côtière mondiale (soit 100 millions de personnes dans la bande côtière de 10 km), et le bassin est l'aboutissement de trois fleuves majeurs densément peuplé : le Nil, L'Ebre et le Po. Les premières analyses estiment que la concentration de plastique flottant dans la mer Méditerranée se situe entre 1 000 et 3 000 tonnes, soit 7% de plus que la quantité observée à l'échelle globale [110].

La présence généralisée et la forte concentration de petits débris plastiques dans la colonne d'eau rend les interactions entre les microplastiques et les organismes marins certaines. En effet, l'ingestion de plastique a été démontrée à différents niveaux trophiques du plancton aux cétacés (Table 6.1) avec pour conséquences des dysfonctionnements du système alimentaire et circulatoire (colmatage des appendices et du tube digestif chez les décapodes, [343] ; microplastique identifié dans l'hémolymphe de mollusques, [69]). À cette problématique mécanistique, on peut mentionner le potentiel toxique des microplastiques lié aux additifs et aux monomères ajoutés au moment de la manufacture. L'ingestion des déchets plastiques représente donc une voie d'entrée pour de nombreuses toxines organiques (phtalates, polybrominated diphenyl ethers et les contaminants organiques hydrophobes). Concernant le zooplancton, les contaminants chimiques sont des agents cancérigènes, toxiques et des perturbateurs hormonaux ayant des répercussions sur le cycle de vie, la croissance, la fécondité et la mortalité [99, 286, 345]. Comme nous l'avons vu tout au long de cette thèse, le zooplancton joue un rôle écologique essentiel dans la structure des écosystèmes marins et constitue un maillon charnière au sein de la chaîne alimentaire à la fois en tant que consommateur primaire que comme source d'énergie pour les prédateurs supérieurs. À ce jour, seules quelques études ont été réalisées pour comprendre le transfert trophique des contaminants chimiques chez les copépodes [99], les doliolles [202] et les salpes [84], vers les niveaux trophiques supérieurs. Par conséquent, de nombreuses questions restent en suspens concernant la biomagnification (processus par lequel les taux de certaines substances augmentent à chaque échelon trophique) de ces polluants organiques dans le domaine marin. Ce type d'étude doit être maintenant un domaine de recherche impératif au vu des quantités de plastique rejetées dans les océans.

Le chapitre V de cette thèse a mis en évidence l'étroite relation qui existe entre les déchets plastiques et *P. noctiluca*. Les contenus gastriques de nombreux individus prélevés dans le milieu naturel ont montré des concentrations en microfibrilles et en fragments de plastiques à des niveaux supérieurs à ceux observés dans de nombreux autres organismes planctoniques

Tableau 6.1: Pourcentage d'individus ayant ingéré des débris d'origine anthropique chez les oiseaux, les tortues, les poissons, les cétacés, le plancton et les crustacés benthiques. n étant le nombre d'individus étudiés.

	Espèces	Lieu	n	Cont.	Référence
Oiseaux	<i>Calonectris diomedea</i>	Îles Canaries, Méditerranée	85	83.00%	[410]
	<i>Phoebastria immutabilis</i>	Océan Pacifique Nord	18	83.30%	[187]
	<i>Phoebastria nigripes</i>	Océan Pacifique Nord	29	51.70%	[187]
	<i>Fulmarus glacialis</i>	Mer du Nord	1295	95.00%	[482]
	<i>Fulmarus glacialis</i>	Océan Pacifique nord-est	67	92.50%	[21]
	<i>Anas platyrhynchos</i>	Canada Atlantique	13	46.10%	[145]
	<i>Anas rubripes</i>	Canada Atlantique	87	6.90%	[145]
	<i>Somateria mollissima</i>	Canada Atlantique	48	2.10%	[145]
	<i>Calonectris diomedea</i>	Côte Catalane, Méditerranée	49	94.00%	[98]
	<i>Puffinus yelkouan</i>	Côte Catalane, Méditerranée	31	70.00%	[98]
	<i>Puffinus mauretanicus</i>	Côte Catalane, Méditerranée	46	70.00%	[98]
	<i>Puffinus gravis</i>	Océan Atlantique Nord	17	71.00%	[377]
	<i>Fulmarus glacialis</i>	Océan Atlantique Nord	35	51.00%	[377]
	Multiples	Nova Scotia	313	87.50%	[54]
	Tortues	Moyenne			64.60%
<i>Caretta caretta</i>		Océan Indien Sud-ouest	74	51.40%	[217]
<i>Caretta caretta</i>		Sardaigne, Méditerranée	121	14.00%	[77]
<i>Caretta caretta</i>		Côte Toscane, Méditerranée	31	71.00%	[78]
<i>Chelonia mydas</i>		Rio de la Plata, Océan Atlantique Sud-ouest	62	90.00%	[83]
Multiples		Global	2570	31.50%	[426]
	Moyenne			51.60%	
Poissons	<i>Xiphias gladius</i>	Mer Méditerranée	56	12.50%	[412]
	<i>Thunnus thynnus</i>	Mer Méditerranée	34	32.40%	[412]
	<i>Thunnus alalunga</i>	Mer Méditerranée	31	12.90%	[412]
	<i>Alepisaurus ferox</i>	Océan Pacifique Nord	192	24.50%	[228]
	Multiples	Manche	504	36.50%	[295]
	Multiples	Tourbillon central de l'Océan Pacifique Nord	670	35.00%	[50]
	Poisson-chat	nord-est du Brésil	182	23.10%	[374]
	Moyenne			25.30%	
Cétacés	Multiples	Global	3032	5.60%	[29]
Plancton	<i>Neocalanus cristatus</i>	Océan Pacifique nord-est	960	2.90%	[127]
	<i>Euphausia pacifica</i>	Océan Pacifique nord-est	413	5.90%	[127]
	Moyenne			4.40%	
Crustacés	<i>Nephrops norvegicus</i>	Firth of Clyde, Écosse, Océan Atlantique	120	83.00%	[343]

(Table 6.1). Je suggère d'utiliser des expériences en laboratoire *via* le système de culture pour répondre aux questions suivantes :

- Quelles sont les classes de tailles de plastiques préférentiellement ingérées par *P. noctiluca* aux différents stades du cycle de vie ?
- Quel est le taux d'ingestion des débris plastiques ?
- Quel est le temps de rétention des déchets plastiques chez *P. noctiluca* comparé à d'autres espèces ? À titre d'exemple, pour *Calanus helgolandicus* (copépode planctonique prépondérant en Atlantique Nord) le taux de rétention est de 7 jours [99]. Chez certaines espèces marines, tels que les poissons planctonivores [50] et les oiseaux [482], les débris plastiques peuvent être retenus dans les estomacs indéfiniment.
- Quel est l'effet des contaminants chimiques sur les processus écophysologiques et la croissance de la méduse ?
- Sachant que l'espèce *P. noctiluca* est une proie de poissons exploités par l'homme (ex: thon), quel est son niveau de bioaccumulation ?

Une étude récente a également mis en évidence la propriété cohésive et bioaccumulatrice du mucus de deux espèces de scyphozoaires (*A. aurita* et *P. noctiluca*), et d'un cténophore (*M. leyidi*), vis à vis des nanoparticules. Les auteurs ont souligné le rôle important joué par les glycoprotéines et les glycanes de cette matière colloïdale dans la capture de nanoparticules [357]. Nous pouvons donc supposer que l'action bioaccumulatrice du mucus pourrait également s'appliquer aux nombreuses microfibrilles de plastique retrouvées dans l'océan. De plus, comme nous l'avons constaté dans le chapitre III, les vitesses de sédimentation du mucus peuvent être très rapides, ce qui entraîneraient des particules plastiques vers l'océan profond, et permettraient une dépollution des océans de surface au détriment des écosystèmes profonds.

6.5 *P. noctiluca* et le réseau de co-occurrence de *Tara Ocean*

Dans le chapitre V, nous avons abordé la position trophique de l'espèce *P. noctiluca* au travers d'une approche taxinomique (contenus stomacaux) et isotopique (composition générale et acides aminés). Néanmoins, ces techniques ne permettent pas de déterminer les relations entre l'ensemble des organismes de l'écosystème (le réseau trophique). Au cours de cette thèse, j'avais pour ambition d'utiliser le "métabarcoding" pour cartographier les relations entre *P. noctiluca* et les autres espèces marines qu'elles soient procaryotes ou eucaryotes.

Pourquoi utiliser le métabarcodage ? Le terme "barcode", ou code-barres ADN, a été introduit en 2003 [211]. Cette approche de biologie moléculaire exploite les fragments d'ADN qui sont très conservés au sein d'une même espèce mais qui demeurent variables entre les espèces. Les écologues ont utilisé ces codes-barres pour identifier rapidement, et en une seule fois, toutes les espèces présentes dans un échantillon (malgré un état de dégradation parfois avancé) on parle de "métabarcoding". Cette technique s'avère donc idéale pour analyser l'ensemble des espèces présentes et partiellement digérées dans le mucus digestif de *P. noctiluca*. Le métabarcoding peut également être utilisé pour évaluer la présence de microorganismes dans l'estomac des méduses et identifier à la fois les microorganismes ingérés ou les holobiontes (espèces vivant en mutualisme ou en commensalisme avec l'hôte). De plus, les résultats obtenus à partir des séquences ADN pourront être comparés aux contenus stomacaux et à des mesures d'isotopes stables. Cette dernière perspective de recherche s'est avérée concluante pour étudier le régime alimentaire des larves de krill [473], des poissons [231, 272], des pingouins [229] ou des macareux [57]. En pratique, la technique du métabarcoding se décompose en quatre étapes majeures : (i) l'extraction d'ADN de l'échantillon, (ii) l'amplification du marqueur par une réaction en chaîne par polymérase (PCR) à l'aide d'un couple d'amorces, (iii) le séquençage, et (iv) l'identification des amplicons lorsque la banque de référence le permet. En 2003, la région du gène mitochondrial codant pour le cytochrome Oxydase I (COI) a été définie comme le fragment de référence pour l'identification des espèces animales [211]. Cependant, ce marqueur a montré des limites et ne fournit pas de solution universelle notamment chez les plantes [91, 92], les protistes [141, 215] et les mysticètes [138]. Outre les marqueurs COI, les régions génétiques les plus fréquemment utilisées comme marqueurs phylogénétiques sont les petites sous-unités ribosomiques (ARNr 16S et 18S pour les organismes procaryotes et eucaryotes respectivement). Ces marqueurs alternatifs permettent de distinguer les groupes taxonomiques jusqu'à l'espèce, tout en gardant des modèles de divergences cohérents. Les rRNA 16S et 18S contiennent 9 régions hypervariables, allant de V1 à V9 (V6 présent uniquement chez les procaryotes). La plupart de ces régions ont déjà été utilisées pour caractériser des assemblages zooplanctoniques : V1-V2 [282], V4 [460] ou encore V7-V9 [216] mais aucune ne fait l'unanimité. Chez les procaryotes, les régions V4-V5 sont supposées minimiser les surestimations de diversité liée à l'hétérogénéité intragénomique [461]. Concernant les eucaryotes, il semblerait que la région V9 soit la plus appropriée pour analyser les assemblages zooplanctonique car : (i) elle est universellement conservée en taille, (ii) elle contient à la fois des positions nucléotidiques stables et très variables au cours de l'évolution des espèces, et (iii) elle est largement représentée dans les bases de données publiques pour les identifications taxonomiques [122].

Quelques tests préliminaires. En collaboration avec le Génoscope (Paris-CEA), nous avons fait des expériences préliminaires pour valider cette approche sur le mucus digestif

de méduses collectées dans la rade de Villefranche-sur-Mer. La première difficulté est de travailler sur une matière colloïdale riche en oligosaccharides et bio-accumulatrice. Nous avons donc réalisé d’abord une étape de déstructuration du mucus (500 μ L de DNA/RNA shield) et de digestion des protéines (90 μ L de tampon digestif). Ensuite, nous avons appliqué les étapes classiques pour l’analyse par métabarcoding avec une extraction d’ADN (Kit ZR-Duet plus), et des PCR sur les marqueurs 16S (V4-V5) et 18S (V9). Les résultats obtenus sur les procaryotes montrent que la majorité des séquences obtenues dans nos échantillons sont des bactéries non identifiables potentiellement spécifiques à la flore digestive de la méduse (Fig. 6.3a). Concernant les eucaryotes, les assignations indiquent une forte présence de séquences ADN de *P. noctiluca* (~85% des séquences; Fig. 6.3a) sûrement dû à la présence de filaments gastriques aidant à la digestion des proies et qui sont facilement détachables de la poche gastrique. Cette forte détection du prédateur pourrait être limitée par l’ajout d’une amorce de blocage spécifique [487] à *P. noctiluca* lors de l’amplification. Outre ces séquences qui peuvent être assimilées à du bruit de fond dans les données, quelques séquences associées au genre *Salpa* (~6%) ont également pu être identifiées. Nous avons aussi exploré le jeu de données issu de l’expédition *Tara Ocean* où *P. noctiluca* est présente [192] afin d’évaluer les co-occurrences spécifiques des espèces procaryotes et eucaryotes avec cette méduse (Fig. 6.3b). Les résultats ont montré des co-occurrences positives et négatives fortes avec des groupes qui avaient déjà été identifiés par l’approche taxonomique des contenus stomacaux (Copépodes, Tuniciers, Appendiculaires et Radiolaires), ainsi que de nombreux groupes phytoplanctoniques.

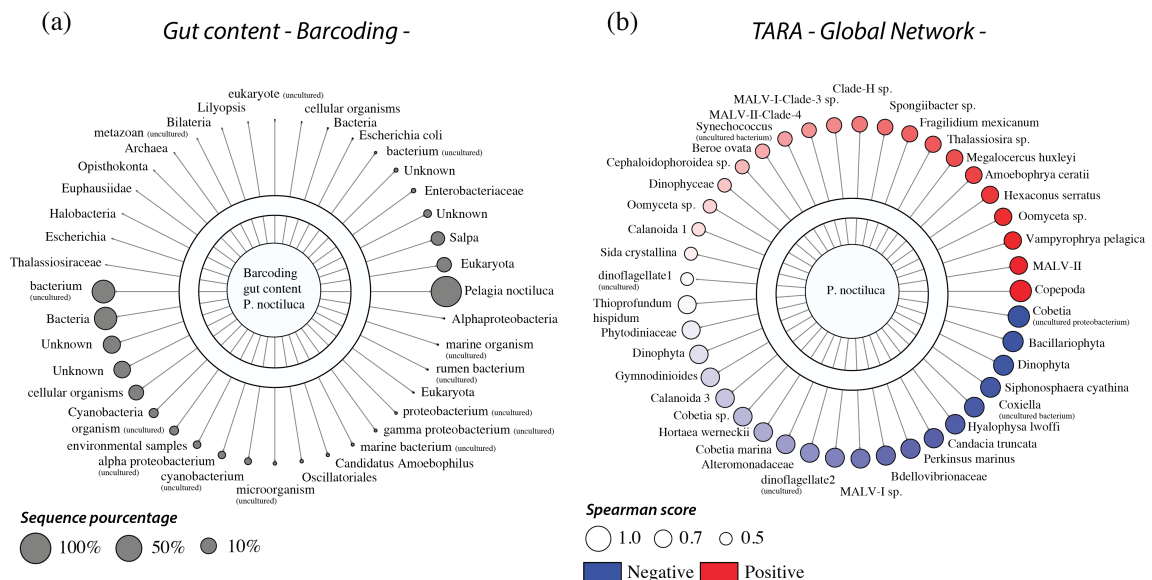
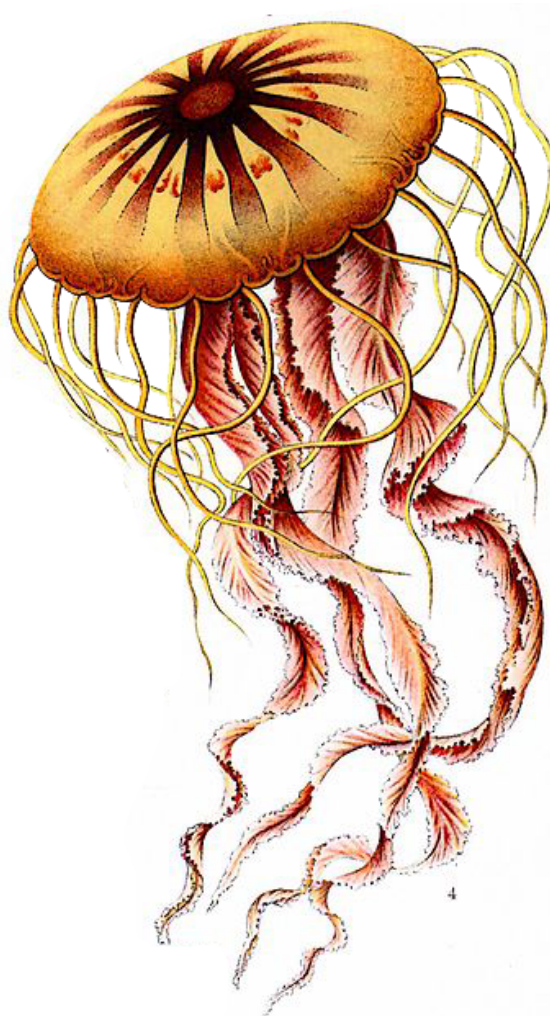


Figure 6.3: Représentation (a) du pourcentage de séquence obtenu de différentes espèces dans le mucus de *P. noctiluca* et (b) des corrélations entre *P. noctiluca* et les autres espèces dans l’environnement naturel, grâce au réseau de co-occurrence de *Tara Ocean*

À la suite de ces quelques tests, il serait donc intéressant de standardiser un protocole optimal d'extraction de la cavité gastrique de *P. noctiluca* dans le but de réduire la contamination de notre matériel génétique par des séquences provenant de l'hôte lui-même et étendre nos observations à une échelle beaucoup plus large. *P. noctiluca* pourrait ainsi devenir un cas d'étude afin de tester à quel point les réseaux de co-occurrences élaborés durant les missions *Tara* peuvent être utilisés pour inférer des réseaux trophiques.

Annexe A

Annexe chapitre III



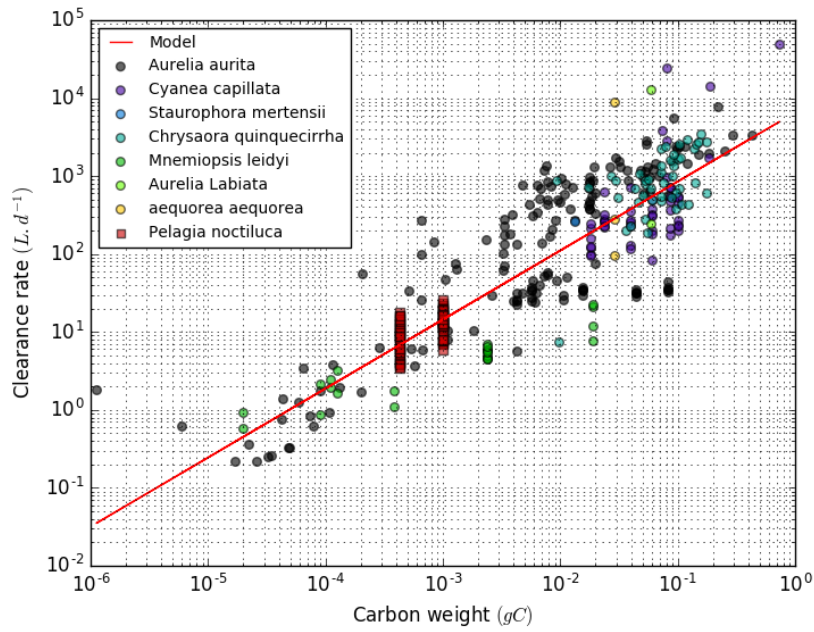


Figure A.1: Log-log plot of temperature-corrected clearance rates as a function of body carbon weight for several jellyfish species [2]

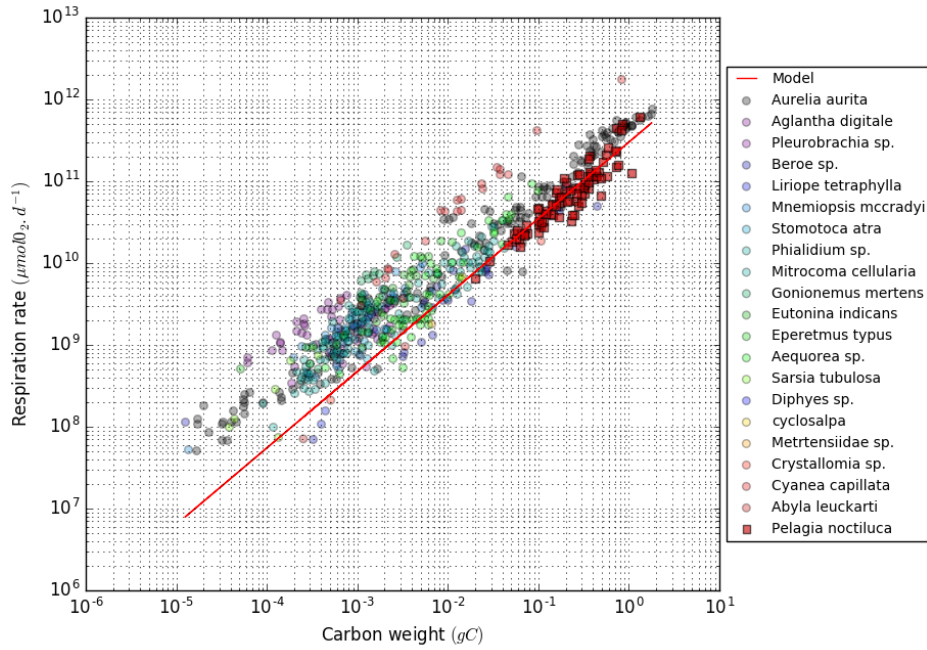


Figure A.2: Log-log plot of temperature-corrected respiration rates as a function of body carbon weight for several jellyfish species [2, 281]

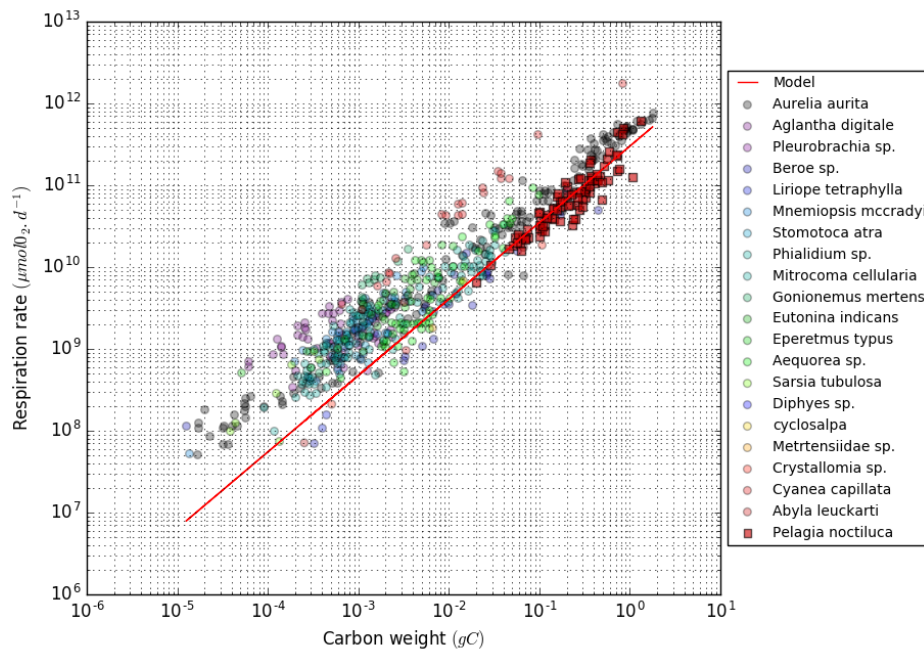
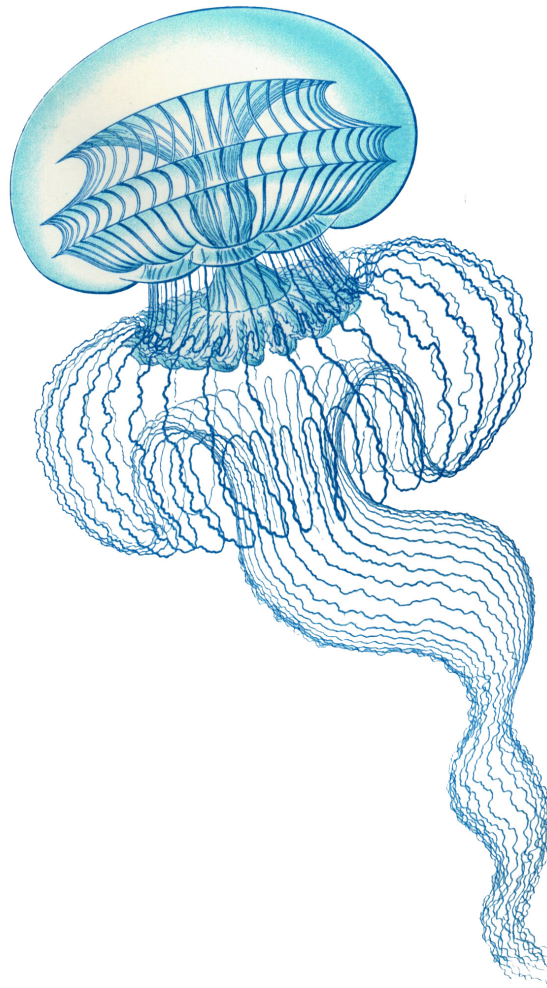


Figure A.3: Log-Log plot of egg production as function of bell diameter over lappets in laboratory and in situ condition [281, 413]

Annexe B

Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation by open-ocean convection



RESEARCH ARTICLE

10.1002/2016JC012062

Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation by open-ocean convection

Special Section:

Dense Water Formations in the North Western Mediterranean: From the Physical Forcings to the Biogeochemical Consequences

Key Points:

- Six years record of temperature, current, turbidity, and bioluminescence in the convection zone of the northwestern Mediterranean
- Strong currents associated to bottom-reaching convection induce deep sediment resuspension and formation of aggregates in the water column
- Upward transfer of resuspended sediment, stimulated by eddy activity, produces thick, and long-lasting bottom nepheloid layers

Correspondence to:

X. Durrieu de Madron,
demadron@univ-perp.fr









Citation:

Durrieu de Madron, X., et al. (2017), Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation by open-ocean convection, *J. Geophys. Res. Oceans*, 122, doi:10.1002/2016JC012062.

Received 15 JUN 2016

Accepted 15 JAN 2017

Accepted article online 21 JAN 2017

X. Durrieu de Madron¹ , S. Ramondenc² , L. Berline³ , L. Houpert⁴ , A. Bosse⁵ , S. Martini⁶, L. Guidi² , P. Conan⁷ , C. Curtil⁸, N. Delsaut¹, S. Kunesch¹ , J. F. Ghiglione⁷, P. Marsaleix⁸ , M. Pujo-Pay⁷, T. Séverin^{9,10} , P. Testor⁵ , C. Tamburini³, and the ANTARES collaboration¹¹

¹Université de Perpignan Via Domitia, CNRS, CEFREM, Perpignan, France, ²Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), Observatoire Océanologique, Villefranche-sur-mer, France, ³CNRS-IRD, Université d'Aix-Marseille, UMR 7294-IRD 235, MIO, Marseille, France, ⁴SAMS, Scottish Marine Institute, Oban, Argyll, UK, ⁵Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS-IRD-MNHN, UMR 7159, Laboratoire d'Océanographie et de Climatologie, IPSL, Paris, France, ⁶Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI), Moss landing, California, USA, ⁷Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, UMR 7621, Laboratoire d'Océanographie Microbienne, Observatoire Océanologique, Banyuls sur mer, France, ⁸CPPM, CNRS, Marseille, France, ⁹Université de Toulouse, CNRS, UPS, Laboratoire d'Aérodynamique Toulouse, France, ¹⁰Marine Science Institute, The University of Texas at Austin, Port Aransas, Texas, USA, ¹¹See Appendix A

Abstract The Gulf of Lions in the northwestern Mediterranean is one of the few sites around the world ocean exhibiting deep open-ocean convection. Based on 6 year long (2009–2015) time series from a mooring in the convection region, shipborne measurements from repeated cruises, from 2012 to 2015, and glider measurements, we report evidence of bottom thick nepheloid layer formation, which is coincident with deep sediment resuspension induced by bottom-reaching convection events. This bottom nepheloid layer, which presents a maximum thickness of more than 2000 m in the center of the convection region, probably results from the action of cyclonic eddies that are formed during the convection period and can persist within their core while they travel through the basin. The residence time of this bottom nepheloid layer appears to be less than a year. In situ measurements of suspended particle size further indicate that the bottom nepheloid layer is primarily composed of aggregates between 100 and 1000 μm in diameter, probably constituted of fine silts. Bottom-reaching open ocean convection, as well as deep dense shelf water cascading that occurred concurrently some years, lead to recurring deep sediments resuspension episodes. They are key mechanisms that control the concentration and characteristics of the suspended particulate matter in the basin, and in turn affect the bathypelagic biological activity.

1. Introduction

1.1. Attributes of Bottom Nepheloid Layers in the World Ocean

In the open ocean, the distribution of particulate matter in the water column presents distinct turbid layers. The photic layer at the surface is primarily associated to planktonic organisms and is highly time variable in its thickness and intensity. Underneath this surface nepheloid layer (SNL), particulate matter concentration presents a decreasing gradient, and a broad minimum at varying intermediate depths. *Biscaye and Eittrheim* [1977] showed from vertical profiles of light scattering in the Atlantic that concentrations at clear water minimum are one-to-two orders of magnitude lower than those in surface water but still reflect the residual flux of surface-water biological production and surface circulation patterns, suggesting that the “background” turbidity level in the oceans is primarily a function of the biogenic fallout.

Below the clear water minimum, a rise of the particle concentration toward the bottom has been observed from nephelometric observations in various regions of the ocean, i.e., the Atlantic [*Biscaye and Eittrheim*, 1977; *Eittrheim et al.*, 1975, 1976; *Ewing et al.*, 1971; *McCave*, 1986, *Nyffeler and Godet*, 1986; *Vangriesheim and Khripounoff*, 1990], in the Gulf of Mexico [*Feely*, 1975], at the foot of the continental slope off Washington [*Baker*, 1976], off northern New Zealand [*McCave and Carter*, 1997], over the ridges and rises surrounding the Canada basin in the arctic [*Hunkins et al.*, 1969], and more recently in the northwestern Mediterranean [*Béthoux et al.*, 2002; *Puig et al.*, 2013]. These bottom nepheloid layers (BNL) are referred to the suspended particles concentration below clear water, which is in excess of the clear water minimum concentration.

Bibliography

- [1] ACUÑA, J. L. Pelagic tunicates: why gelatinous? *The American Naturalist* 158, 1 (2001), 100–107.
- [2] ACUÑA, J. L., LOPEZ-URRUTIA, A., AND COLIN, S. Faking giants: The evolution of high prey clearance rates in jellyfishes. *Science* 333, 6049 (2011), 1627–1629.
- [3] ADLOFF, F., SOMOT, S., SEVAULT, F., JORDÀ, G., AZNAR, R., DÉQUÉ, M., HERRMANN, M., MARCOS, M., DUBOIS, C., PADORNO, E., ALVAREZ-FANJUL, E., AND GOMIS, D. Mediterranean Sea response to climate change in an ensemble of twenty first century scenarios. *Climate Dynamics* (2015), 1–28.
- [4] ALCARAZ, M., SAIZ, E., CALBET, A., TREPAT, I., AND BROGLIO, E. Estimating zooplankton biomass through image analysis. *Marine Biology* 143, 2 (2003), 307–315.
- [5] ALLDREDGE, A. The carbon, nitrogen and mass content of marine snow as a function of aggregate size. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 45, 4-5 (1998), 529–541.
- [6] ALLDREDGE, A. L., AND GOTSCHALK, C. *In situ* settling behavior of marine snow. *Limnology and Oceanography* 33, 3 (1988), 339–351.
- [7] ALLDREDGE A.L., GORSKY G., Y. M. D. D. The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters. *Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of appendicularians* (2005), 309–26.
- [8] ALONSO-GONZALEZ, I. J., ARISTEGUI, J., LEE, C., SANCHEZ-VIDAL, A., CALAFAT, A., FABRES, J., SANGRA, P., AND MASON, E. Carbon dynamics within cyclonic eddies: insights from a biomarker study. *PLoS One* 8, 12 (2013), e82447.
- [9] AMIEL, A., CHANG, P., MOMOSE, T., AND HOULISTON, E. *Clytia hemisphaerica*: a cnidarian model for studying oogenesis. *Oogenesis: the universal process. Chichester: John Wiley and Sons* (2010), 81–102.

- [10] ANDERSEN, V., AND NIVAL, P. A pelagic ecosystem model simulating production and sedimentation of biogenic particles - role of salps and copepods. *Marine Ecology Progress Series 44*, 1 (1988), 37–50.
- [11] ANDERSEN, V., AND PRIEUR, L. One-month study in the open NW Mediterranean Sea (DYNAPROC experiment, may 1995): overview of the hydrobiogeochemical structures and effects of wind events. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers 47*, 3 (2000), 397–422.
- [12] ANDERSON, P. J., AND PIATT, J. F. Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Marine Ecology Progress Series 189* (1999), 117–123.
- [13] ANDRADY, A. L. Microplastics in the marine environment. *Marine Pollution Bulletin 62*, 8 (2011), 1596–1605.
- [14] ARAI, M. N. *A functional Biology of Scyphozoa*. Springer Netherlands, 1997.
- [15] ARAI, M. N. Predation on pelagic coelenterates: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85*, 3 (2005), 523–536.
- [16] ARAI, M. N. *A functional biology of Scyphozoa*. Springer Science and Business Media, 2012.
- [17] ARMSTRONG, R. A., LEE, C., HEDGES, J. I., HONJO, S., AND WAKEHAM, S. G. *A new, mechanistic model for organic carbon fluxes in the ocean based on the quantitative association of POC with ballast minerals*. Elsevier, Kidlington, ROYAUME-UNI, 2002.
- [18] ARTEGANI, A., BREGANT, D., PASCHINI, E., PINARDI, N., RAICICH, F., AND RUSSO, A. The Adriatic Sea general circulation. part I: Air-sea interactions and water mass structure. *Journal of Physical Oceanography 27*, 8 (1997), 1492–1514.
- [19] ATES, R. Medusivorous fishes, a review. *Zoologische Mededelingen 62*, 3 (1988), 29–42.
- [20] ATKINSON, A., SIEGEL, V., PAKHOMOV, E., AND ROTHERY, P. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature 432*, 7013 (2004), 100–103.
- [21] AVERY-GOMM, S., O'HARA, P. D., KLEINE, L., BOWES, V., WILSON, L. K., AND BARRY, K. L. Northern fulmars as biological monitors of trends of plastic pollution in the eastern North Pacific. *Marine Pollution Bulletin 64*, 9 (2012), 1776–1781.
- [22] AVIAN, M. Temperature influence on *in vitro* reproduction and development of *Pelagia noctiluca* (Forsskål). *Bollettino Di Zoologia 53*, 4 (1986), 385–391.

- [23] AVIAN, M., AND SANDRINI, L. R. Oocyte development in 4 species of scyphomedusa in the Northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia* 216 (1991), 189–195.
- [24] AVIAN, M., SANDRINI, L. R., AND STRAVISI, F. The effect of seawater temperature on the swimming activity of *Pelagia noctiluca* (Forsskål). *Bollettino Di Zoologia* 58, 2 (1991), 135–141.
- [25] AVRIL, B. DOC dynamics in the northwestern Mediterranean Sea (DYFAMED site). *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 49, 11 (2002), 2163–2182.
- [26] AXIAK, V., GALEA, C., AND SCHEMBRI, P. Coastal aggregations of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa) in the Maltese coastal waters during 1980-1986. In *Proceedings of the 2nd Workshop on Jellyfish Blooms in the Mediterranean Sea. UNEP, Athens. Map tech. Rep. Ser* (1991), vol. 47, pp. 32–40.
- [27] BAKUN, A., AND WEEKS, S. J. Adverse feedback sequences in exploited marine systems: are deliberate interruptive actions warranted? *Fish and Fisheries* 7, 4 (2006), 316–333.
- [28] BASU, A., BENSALAM, S., BOZGA, M., CAILLAUD, B., DELAHAYE, B., AND LEGAY, A. Statistical abstraction and model-checking of large heterogeneous systems. *Formal Techniques for Distributed Systems, Proceedings 6117* (2010), 32–+.
- [29] BAULCH, S., AND PERRY, C. Evaluating the impacts of marine debris on cetaceans. *Marine Pollution Bulletin* 80, 1-2 (2014), 210–221.
- [30] BAUMANN, M. S., MORAN, S. B., LOMAS, M. W., KELLY, R. P., AND BELL, D. W. Seasonal decoupling of particulate organic carbon export and net primary production in relation to sea-ice at the shelf break of the eastern Bering Sea: Implications for off-shelf carbon export. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 118, 10 (2013), 5504–5522.
- [31] BAXTER, E. J., WALNE, A. W., PURCELL, J. E., MCALLEN, R., AND DOYLE, T. K. Identification of jellyfish from Continuous Plankton Recorder samples. *Hydrobiologia* 645, 1 (2010), 193–201.
- [32] BEAUGRAND, G., BRANDER, K. M., LINDLEY, J. A., SOUISSI, S., AND REID, P. C. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426, 6967 (2003), 661–664.
- [33] BEAUGRAND, G., IBANEZ, F., LINDLEY, J. A., AND REID, P. C. Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography. *Marine Ecology Progress Series* 232 (2002), 179–195.

- [34] BEAUGRAND, G., LENOIR, S., IBANEZ, F., AND MANTE, C. A new model to assess the probability of occurrence of a species, based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series 424* (2011), 175–190.
- [35] BEAUGRAND, G., LINDLEY, J. A., HELAOUET, P., AND BONNET, D. Macroecological study of *Centropages typicus* in the North Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography 72*, 2-3 (2007), 259–273.
- [36] BEAULIEU, S. E. Accumulation and fate of phytodetritus on the sea floor. *Oceanography and Marine Biology, Vol 40 40* (2002), 171–232.
- [37] BEDRY, R., PILLET, O., RIVET, P., HA, D., AND FAVAREL-GARRIGUES, J. Épidémiologie des agressions par animaux venimeux marins sur le littoral atlantique sud pendant la période estivale 1996. *Réanimation Urgences 7*, 4 (1998), 375–380.
- [38] BEHRENFELD, M. J., O'MALLEY, R. T., SIEGEL, D. A., MCCLAIN, C. R., SARMIENTO, J. L., FELDMAN, G. C., MILLIGAN, A. J., FALKOWSKI, P. G., LETELIER, R. M., AND BOSS, E. S. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature 444*, 7120 (2006), 752–755.
- [39] BENEDETTI, F., GUILHAUMON, F., ADLOFF, F., AND AYATA, S. Investigating uncertainties in zooplankton composition shifts under climate change scenarios in the Mediterranean Sea. *Ecography* (2017).
- [40] BENITEZ-NELSON, C. R., BIDIGARE, R. R., DICKEY, T. D., LANDRY, M. R., LEONARD, C. L., BROWN, S. L., NENCIOLI, F., RII, Y. M., MAITI, K., BECKER, J. W., BIBBY, T. S., BLACK, W., CAI, W. J., CARLSON, C. A., CHEN, F. Z., KUWAHARA, V. S., MAHAFFEY, C., MCANDREW, P. M., QUAY, P. D., RAPPE, M. S., SELPH, K. E., SIMMONS, M. P., AND YANG, E. J. Mesoscale eddies drive increased silica export in the subtropical Pacific Ocean. *Science 316*, 5827 (2007), 1017–1021.
- [41] BENTLAGE, B., PETERSON, A. T., BARVE, N., AND CARTWRIGHT, P. Plumbing the depths: extending ecological niche modelling and species distribution modelling in three dimensions. *Global Ecology and Biogeography 22*, 8 (2013), 952–961.
- [42] BENTLAGE, B., PETERSON, A. T., AND CARTWRIGHT, P. Inferring distributions of chirodropid box-jellyfishes (Cnidaria: Cubozoa) in geographic and ecological space using ecological niche modeling. *Marine Ecology Progress Series 384* (2009), 121–133.
- [43] BERLAND, B., BONIN, D., AND MAESTRINI, S. Azote ou phosphore ? considérations sur le "paradoxe nutritionnel" de la mer méditerranée. *Oceanologica Acta 3*, 1 (1980), 135–142.

- [44] BERLAND, B., BURLAKOVA, Z., GEORGIEVA, L., IZMESTIEVA, M., KHOLODOV, V., KRUPATKINA, D., MAESTRINI, S., AND ZAIKA, V. Phytoplankton estival de la Mer du Levant, biomasse et facteurs limitants. In *IFREMER Acta Colloquia* (1987), vol. 5, pp. 61–83.
- [45] BERLINE, L., ZAKARDJIAN, B., MOLCARD, A., OURMIERES, Y., AND GUIHOU, K. Modeling jellyfish *Pelagia noctiluca* transport and stranding in the Ligurian Sea. *Marine Pollution Bulletin* 70, 1-2 (2013), 90–99.
- [46] BERNARD, P., BERLINE, L., AND GORSKY, G. Long term (1981-2008) monitoring of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) on the French Mediterranean Coasts. *Journal of Oceanography, Research and Data* 4(1) (2011).
- [47] BERRILL, N. Developmental analysis of scyphomedusae. *Biological Reviews* 24, 4 (1949), 393–409.
- [48] BETHOUX, J. P., AND GENTILI, B. Functioning of the Mediterranean Sea: past and present changes related to freshwater input and climate changes. *Journal of Marine Systems* 20, 1-4 (1999), 33–47.
- [49] BILLETT, D. S. M., BETT, B. J., JACOBS, C. L., ROUSE, I. P., AND WIGHAM, B. D. Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology and Oceanography* 51, 5 (2006), 2077–2083.
- [50] BOERGER, C. M., LATTIN, G. L., MOORE, S. L., AND MOORE, C. J. Plastic ingestion by planktivorous fishes in the North Pacific Central Gyre. *Marine Pollution Bulletin* 60, 12 (2010), 2275–2278.
- [51] BOERO, F. Fluctuations and variations in coastal marine environments. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 15, 1 (1994), 3–25.
- [52] BOERO, F. *Review of jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea*. 2013.
- [53] BOERO, F., BOUILLON, J., GRAVILI, C., MIGLIETTA, M. P., PARSONS, T., AND PIRAINO, S. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series* 356 (2008), 299–310.
- [54] BOND, A. L., PROVENCHER, J. F., DAOUST, P. Y., AND LUCAS, Z. N. Plastic ingestion by fulmars and shearwaters at Sable Island, Nova Scotia, Canada. *Marine Pollution Bulletin* 87, 1-2 (2014), 68–75.
- [55] BORDEHORE, C., FUENTES, V. L., ATIENZA, D., BARBERÁ, C., FERNANDEZ-JOVER, D., ROIG, M., ACEVEDO-DUDLEY, M. J., CANEPA, A. J., AND GILI, J. M. Detection of an unusual presence of the cubozoan *Carybdea marsupialis* at

- shallow beaches located near Denia, Spain (south-western Mediterranean). *Marine Biodiversity Records* 4 (2011).
- [56] BOSCH, E., BRICAUD, A., AND ANTOINE, D. 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, 1 (2004).
- [57] BOWSER, A. K., DIAMOND, A. W., AND ADDISON, J. A. From puffins to plankton: A DNA-based analysis of a seabird food chain in the northern Gulf of Maine. *Plos One* 8, 12 (2013).
- [58] BOYCE, D. G., LEWIS, M. R., AND WORM, B. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466, 7306 (2010), 591–596.
- [59] BOYD, P. W., AND NEWTON, P. P. Does planktonic community structure determine downward particulate organic carbon flux in different oceanic provinces? *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 46, 1 (1999), 63–91.
- [60] BRACONNOT, J. C. Contribution to ecological and biological study of pelagic Tunicata Salpidae and Doliolidae .2. Ecology of doliolidae, biology of 2 groups. *Vie Et Milieu Serie B-Oceanographie* 22, 3-B (1971), 437–467.
- [61] BRAUTOVIC, I., BOJANIC, N., BATISTIC, M., AND CARIC, M. Annual variability of planktonic ostracods (Crustacea) in the South Adriatic Sea. *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective* 27, 2 (2006), 124–132.
- [62] BREITBURG, D. L., PIHL, L., AND KOLESAR, S. E. Effects of low dissolved oxygen on the behavior, ecology and harvest of fishes: A comparison of the Chesapeake Bay and Baltic-Kattegat systems. *Coastal and Estuarine Sciences, Vol 58 58* (2001), 241–267.
- [63] BRICAUD, A., BOSCH, E., AND ANTOINE, D. Algal biomass and sea surface temperature in the Mediterranean Basin - Intercomparison of data from various satellite sensors, and implications for primary production estimates. *Remote Sensing of Environment* 81, 2-3 (2002), 163–178.
- [64] BRODEUR, R. D., DECKER, M. B., CIANNELLI, L., PURCELL, J. E., BOND, N. A., STABENO, P. J., ACUÑA, E., AND HUNT, G. L. Rise and fall of jellyfish in the eastern Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography* 77, 2-3 (2008), 103–111.
- [65] BRODEUR, R. D., MILLS, C. E., OVERLAND, J. E., WALTERS, G. E., AND SCHUMACHER, J. D. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fisheries Oceanography* 8, 4 (1999), 296–306.

- [66] BRODEUR, R. D., SUGISAKI, H., AND HUNT, G. L. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 233 (2002), 89–103.
- [67] BROECKER, W. S. Ocean chemistry during glacial time. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 46, 10 (1982), 1689–1705.
- [68] BROTZ, L., AND PAULY, D. Jellyfish populations in the Mediterranean Sea. *Acta Adriatica* 53, 2 (2012), 213–231.
- [69] BROWNE, M. A., DISSANAYAKE, A., GALLOWAY, T. S., LOWE, D. M., AND THOMPSON, R. C. Ingested microscopic plastic translocates to the circulatory system of the mussel, *Mytilus edulis* (L.). *Environmental Science and Technology* 42, 13 (2008), 5026–5031.
- [70] BRUN-COTTAN, J. C. Study of the particle size distribution as measured with a Coulter counter. *Cahiers Oceanographiques* 23 (1971), 193–205.
- [71] BRUSCA, R., AND BRUSCA, G. Invertebrates. *Sunderland, MA: Sinauer Associates* 2 (2012).
- [72] BUESSELER, K. O. The decoupling of production and particulate export in the surface ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 12, 2 (1998), 297–310.
- [73] BUESSELER, K. O., ANTIA, A. N., CHEN, M., FOWLER, S. W., GARDNER, W. D., GUSTAFSSON, O., HARADA, K., MICHAELS, A. F., VAN DER LOEFF, M. R., SARIN, M., STEINBERG, D. K., AND TRULL, T. An assessment of the use of sediment traps for estimating upper ocean particle fluxes. *Journal of Marine Research* 65, 3 (2007), 345–416.
- [74] BURD, A. B., HANSELL, D. A., STEINBERG, D. K., ANDERSON, T. R., ARISTEGUI, J., BALTAR, F., BEAUPRE, S. R., BUESSELER, K. O., DEHAIRS, F., JACKSON, G. A., KADKO, D. C., KOPPELMANN, R., LAMPITT, R. S., NAGATA, T., REINTHALER, T., ROBINSON, C., ROBISON, B. H., TAMBURINI, C., AND TANAKA, T. Assessing the apparent imbalance between geochemical and biochemical indicators of meso- and bathypelagic biological activity: What the @ # ! is wrong with present calculations of carbon budgets ? *Deep-Sea Research Part II- Topical Studies in Oceanography* 57, 16 (2010), 1557–1571.
- [75] BUTTERFIELD, N. J. Plankton ecology and the Proterozoic-Phanerozoic transition. *Paleobiology* 23, 2 (1997), 247–262.
- [76] CALIL, P. H. R., AND RICHARDS, K. J. Transient upwelling hot spots in the oligotrophic North Pacific. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 115 (2010).

- [77] CAMEDDA, A., MARRA, S., MATIDDI, M., MASSARO, G., COPPA, S., PERILLI, A., RUIU, A., BRIGUGLIO, P., AND DE LUCIA, G. A. Interaction between loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and marine litter in Sardinia (Western Mediterranean Sea). *Marine Environmental Research* 100 (2014), 25–32.
- [78] CAMPANI, T., BAINI, M., GIANNETTI, M., CANCELLI, F., MANCUSI, C., SERENA, F., MARSILI, L., CASINI, S., AND FOSSI, M. C. Presence of plastic debris in loggerhead turtle stranded along the Tuscany coasts of the Pelagos Sanctuary for Mediterranean Marine Mammals (Italy). *Marine Pollution Bulletin* 74, 1 (2013), 225–230.
- [79] CANALS, M., PUIG, P., DE MADRON, X. D., HEUSSNER, S., PALANQUES, A., AND FABRES, J. Flushing submarine canyons. *Nature* 444, 7117 (2006), 354–357.
- [80] CANEPA, A., FUENTES, V., SABATÉS, A., PIRAINO, S., BOERO, F., AND GILI, J.-M. *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean Sea. In *Jellyfish Blooms*. Springer, 2014, pp. 237–266.
- [81] CARDONA, L., DE QUEVEDO, I. A., BORRELL, A., AND AGUILAR, A. Massive consumption of gelatinous plankton by Mediterranean apex predators. *Plos One* 7, 3 (2012).
- [82] CARLSON, C. A., HANSELL, D. A., NELSON, N. B., SIEGEL, D. A., SMETHIE, W. M., KHATIWALA, S., MEYERS, M. M., AND HALEWOOD, E. Dissolved organic carbon export and subsequent remineralization in the mesopelagic and bathypelagic realms of the North Atlantic basin. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 57, 16 (2010), 1433–1445.
- [83] CARMAN, V. G., ACHA, E. M., MAXWELL, S. M., ALBAREDA, D., CAMPAGNA, C., AND MIANZAN, H. Young green turtles, *Chelonia mydas*, exposed to plastic in a frontal area of the SW Atlantic. *Marine Pollution Bulletin* 78, 1 (2014), 56–62.
- [84] CHAN, W. Y., AND WITTING, J. The impact of microplastics on salp feeding in the tropical Pacific. *ANU Undergrad. Res. J* 4 (2012).
- [85] CHELTON, D. B., SCHLAX, M. G., AND SAMELSON, R. M. Global observations of nonlinear mesoscale eddies. *Progress in Oceanography* 91, 2 (2011), 167–216.
- [86] CHEN, J. Y., SCHOPF, J. W., BOTTJER, D. J., ZHANG, C. Y., KUDRYAVTSEV, A. B., TRIPATHI, A. B., WANG, X. Q., YANG, Y. H., GAO, X., AND YANG, Y. Raman spectra of a lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 15 (2007), 6289–6292.

- [87] CHIKARAISHI, Y., KASHIYAMA, Y., OGAWA, N. O., KITAZATO, H., AND OHKOUCHI, N. Metabolic control of nitrogen isotope composition of amino acids in macroalgae and gastropods: implications for aquatic food web studies. *Marine Ecology Progress Series 342* (2007), 85–90.
- [88] CHIKARAISHI, Y., OGAWA, N. O., KASHIYAMA, Y., TAKANO, Y., SUGA, H., TOMITANI, A., MIYASHITA, H., KITAZATO, H., AND OHKOUCHI, N. Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnology and Oceanography-Methods 7* (2009), 740–750.
- [89] CHIKARAISHI, Y., OGAWA, N. O., AND OHKOUCHI, N. Further evaluation of the trophic level estimation based on nitrogen isotopic composition of amino acids. *Earth, life, and isotopes. Kyoto University Press, Kyoto 415* (2010).
- [90] CHIKARAISHI, Y., STEFFAN, S. A., OGAWA, N. O., ISHIKAWA, N. F., SASAKI, Y., TSUCHIYA, M., AND OHKOUCHI, N. High-resolution food webs based on nitrogen isotopic composition of amino acids. *Ecology and Evolution 4*, 12 (2014), 2423–2449.
- [91] CHO, Y., MOWER, J. P., QIU, Y.-L., AND PALMER, J. D. Mitochondrial substitution rates are extraordinarily elevated and variable in a genus of flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101*, 51 (2004), 17741–17746.
- [92] CHO, Y., QIU, Y.-L., KUHLMAN, P., AND PALMER, J. D. Explosive invasion of plant mitochondria by a group I intron. *Proceedings of the National Academy of Sciences 95*, 24 (1998), 14244–14249.
- [93] CHRISTAKI, U., GIANNAKOURE, A., VAN WAMBEKE, F., AND GREGORI, G. Nanoflagellate predation on auto- and heterotrophic picoplankton in the oligotrophic Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research 23*, 11 (2001), 1297–1310.
- [94] CIESM. Gelatinous zooplankton outbreaks: theory and practice, 2001.
- [95] CIESM. Dynamics of Mediterranean deep waters. *CIESM Workshop Monographs* (2009), 38 :132.
- [96] CLAUSTRE, H. The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures. *Limnology and Oceanography 39*, 5 (1994), 1206–1210.
- [97] CLAUSTRE, H., HOOKER, S. B., VAN HEUKELEM, L., BERTHON, J., BARLOW, R., RAS, J., SESSIONS, H., TARGA, C., THOMAS, C. S., VAN DER LINDE, D., AND MARTY, J. *An intercomparison of HPLC phytoplankton pigment methods using in situ samples: application to remote sensing and database activities*, vol. 85. Elsevier, Amsterdam, PAYS-BAS, 2004.

- [98] CODINA-GARCIA, M., MILITAO, T., MORENO, J., AND GONZALEZ-SOLIS, J. Plastic debris in Mediterranean seabirds. *Marine Pollution Bulletin* 77, 1-2 (2013), 220–226.
- [99] COLE, M., LINDEQUE, P., FILEMAN, E., HALSBAND, C., GOODHEAD, R., MOGER, J., AND GALLOWAY, T. S. Microplastic ingestion by zooplankton. *Environmental Science and Technology* 47, 12 (2013), 6646–6655.
- [100] COLIN, S. P., COSTELLO, J. H., GRAHAM, W. M., AND HIGGINS, J. Omnivory by the small cosmopolitan hydromedusa *Aglaurea hemistoma*. *Limnology and Oceanography* 50, 4 (2005), 1264–1268.
- [101] COLOMBO, G. A., MIANZAN, H., AND MADIROLAS, A. Acoustic characterization of gelatinous-plankton aggregations: four case studies from the Argentine continental shelf. *Ices Journal of Marine Science* 60, 3 (2003), 650–657.
- [102] CONDON, R. H., DECKER, M. B., AND PURCELL, J. E. Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps (*Chrysaora quinquecirrha*). *Hydrobiologia* 451, 1-3 (2001), 89–95.
- [103] CONDON, R. H., DUARTE, C. M., PITT, K. A., ROBINSON, K. L., LUCAS, C. H., SUTHERLAND, K. R., MIANZAN, H. W., BOGEBERG, M., PURCELL, J. E., AND DECKER, M. B. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 3 (2013), 1000–1005.
- [104] CONDON, R. H., GRAHAM, W. M., DUARTE, C. M., PITT, K. A., LUCAS, C. H., HADDOCK, S. H. D., SUTHERLAND, K. R., ROBINSON, K. L., DAWSON, M. N., DECKER, M. B., MILLS, C. E., PURCELL, J. E., MALEJ, A., MIANZAN, H., UYE, S. I., GELCICH, S., AND MADIN, L. P. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world’s oceans. *Bioscience* 62, 2 (2012), 160–169.
- [105] CONDON, R. H., STEINBERG, D. K., AND BRONK, D. A. Production of dissolved organic matter and inorganic nutrients by gelatinous zooplankton in the York River estuary, Chesapeake Bay. *Journal of Plankton Research* 32, 2 (2010), 153–170.
- [106] CONDON, R. H., STEINBERG, D. K., DEL GIORGIO, P. A., BOUVIER, T. C., BRONK, D. A., GRAHAM, W. M., AND DUCKLOW, H. W. Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 25 (2011), 10225–10230.
- [107] COPIN-MONTÉGUT, G., AND AVRIL, B. Vertical distribution and temporal variation of dissolved organic carbon in the North-Western Mediterranean-Sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 40, 10 (1993), 1963–1972.

- [108] COPPOLA, L., DIAMOND RIQUIER, E., AND CARVAL, T. Dyfamed observatory data. sismser. <http://doi.org/10.12770/271cddd7-e9af-4175-9398-3f3e272af9bb> (2015).
- [109] COSTELLO, J. H., AND COLIN, S. P. Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology* 121, 2 (1994), 327–334.
- [110] COZAR, A., ECHEVARRIA, F., GONZALEZ-GORDILLO, J. I., IRIGOIEN, X., UBEDA, B., HERNANDEZ-LEON, S., PALMA, A. T., NAVARRO, S., GARCIA-DE LOMAS, J., RUIZ, A., FERNANDEZ-DE PUELLES, M. L., AND DUARTE, C. M. Plastic debris in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111, 28 (2014), 10239–10244.
- [111] CROMBET, Y., LEBLANC, K., QUEGUINER, B., MOUTIN, T., RIMMELIN, P., RAS, J., CLAUSTRE, H., LEBLOND, N., ORIOL, L., AND PUJO-PAY, M. Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8, 2 (2011), 459–475.
- [112] CROS, L., AND FORTUNO, J. M. Atlas of Northwestern Mediterranean coccolithophores - Preface. *Scientia Marina* 66 (2002), 5–+.
- [113] CROWLEY, T. J. Causes of climate change over the past 1000 years. *Science* 289, 5477 (2000), 270–277.
- [114] CUNEO, L. Au secours, les méduses. *Le Point, Paris, france* (2009).
- [115] CUSHING, D. H. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research* 11, 1 (1989), 1–13.
- [116] CUSHING, D. H. Plankton production and year-class strength in fish populations - an update of the match mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26 (1990), 249–293.
- [117] DAGG, M. J., JACKSON, G. A., AND CHECKLEY, D. M. The distribution and vertical flux of fecal pellets from large zooplankton in Monterey bay and coastal California. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 94 (2014), 72–86.
- [118] D’AMBRA, I., CARMICHAEL, R. H., AND GRAHAM, W. M. Determination of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and trophic fractionation in jellyfish: implications for food web ecology. *Marine Biology* 161, 2 (2014), 473–480.
- [119] DASKALOV, G. M. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series* 225 (2002), 53–63.

- [120] DE LA ROCHA, C. L., AND PASSOW, U. Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 54, 5-7 (2007), 639–658.
- [121] DE MADRON, X. D., RAMONDENC, S., BERLINE, L., HOUPERT, L., BOSSE, A., MARTINI, S., GUIDI, L., CONAN, P., CURTIL, C., DELSAUT, N., KUNESCH, S., GHIGLIONE, J. F., MARSALEIX, P., PUJO-PAY, M., SEVERIN, T., TESTOR, P., TAMBURINI, C., AND COLLABORATION, A. Deep sediment resuspension and thick nepheloid layer generation by open-ocean convection. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 122, 3 (2017), 2291–2318.
- [122] DE VARGAS, C., AUDIC, S., HENRY, N., DECELLE, J., MAHÉ, F., LOGARES, R., LARA, E., BERNEY, C., LE BESCOT, N., AND PROBERT, I. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* 348, 6237 (2015), 1261605.
- [123] DECEMBRINI, F., CAROPPO, C., AND AZZARO, M. Size structure and production of phytoplankton community and carbon pathways channelling in the Southern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 56, 11-12 (2009), 687–699.
- [124] DEGUCHI, R., KONDOH, E., AND ITOH, J. Spatiotemporal characteristics and mechanisms of intracellular Ca^{2+} increases at fertilization in eggs of jellyfish (Phylum Cnidaria, Class Hydrozoa). *Developmental biology* 279, 2 (2005), 291–307.
- [125] DELANNOY, C. M. J., HOUGHTON, J. D. R., FLEMING, N. E. C., AND FERGUSON, H. W. Mauve Stingers (*Pelagia noctiluca*) as carriers of the bacterial fish pathogen *Tenacibaculum maritimum*. *Aquaculture* 311, 1-4 (2011), 255–257.
- [126] DELNEGRO, P., KOKELJ, F., TUBARO, A., AND DELLALOGGIA, R. *Chrysaora Hyoscella* in the Gulf of Trieste - presence, evolution and cutaneous toxicity in man. *Science of the Total Environment, Supplement 1992* (1992), 427–430.
- [127] DESFORGES, J. P. W., GALBRAITH, M., AND ROSS, P. S. Ingestion of microplastics by zooplankton in the Northeast Pacific Ocean. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 69, 3 (2015), 320–330.
- [128] DEVRIES, T., HOLZER, M., AND PRIMEAU, F. Recent increase in oceanic carbon uptake driven by weaker upper-ocean overturning. *Nature* 542, 7640 (2017), 215–218.
- [129] DEYOUNG, B., HEATH, M., WERNER, F., CHAI, F., MEGREY, B., AND MONFRAY, P. Challenges of modeling ocean basin ecosystems. *Science* 304, 5676 (2004), 1463–1466.

- [130] DI CAMILLO, C., BO, M., PUCE, S., TAZIOLI, S., AND BAVESTRELLO, G. The cnidome of *Carybdea marsupialis* (Cnidaria: Cubomedusae) from the Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86, 4 (2006), 705–709.
- [131] DIAZ, R. J., AND ROSENBERG, R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321, 5891 (2008), 926–929.
- [132] DOLAN, J. R., CLAUSTRE, H., CARLOTTI, F., PLOUNEVEZ, S., AND MOUTIN, T. Microzooplankton diversity: relationships of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic Coast of Morocco to the Eastern Mediterranean. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 49, 7 (2002), 1217–1232.
- [133] D’ORTENZIO, F., AND D’ALCALA, M. R. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. *Biogeosciences* 6, 2 (2009), 139–148.
- [134] D’ORTENZIO, F., IUDICONE, D., MONTEGUT, C. D., TESTOR, P., ANTOINE, D., MARULLO, S., SANTOLERI, R., AND MADEC, G. Seasonal variability of the mixed layer depth in the Mediterranean Sea as derived from *in situ* profiles. *Geophysical Research Letters* 32, 12 (2005).
- [135] D’ORTENZIO, F., LAVIGNE, H., BESSON, F., CLAUSTRE, H., COPPOLA, L., GARCIA, N., LAES-HUON, A., LE RESTE, S., MALARDE, D., MIGON, C., MORIN, P., MORTIER, L., POTEAU, A., PRIEUR, L., RAIMBAULT, P., AND TESTOR, P. Observing mixed layer depth, nitrate and chlorophyll concentrations in the north-western Mediterranean: A combined satellite and NO₃ profiling floats experiment. *Geophysical Research Letters* 41, 18 (2014), 6443–6451.
- [136] DOYLE, T. K., DE HAAS, H., COTTON, D., DORSCHER, B., CUMMINS, V., HOUGHTON, J. D. R., DAVENPORT, J., AND HAYS, G. C. Widespread occurrence of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in Irish coastal and shelf waters. *Journal of Plankton Research* 30, 8 (2008), 963–968.
- [137] DUARTE, C. M., AGUSTI, S., KENNEDY, H., AND VAQUE, D. The Mediterranean climate as a template for Mediterranean marine ecosystems: the example of the northeast Spanish littoral. *Progress in Oceanography* 44, 1-3 (1999), 245–270.
- [138] EBERHARDT, U. A constructive step towards selecting a DNA barcode for fungi. *New Phytologist* 187, 2 (2010), 265–268.
- [139] EBERSBACH, F., TRULL, T. W., DAVIES, D. M., AND BRAY, S. G. Controls on mesopelagic particle fluxes in the Sub-Antarctic and Polar Frontal Zones in the

- Southern Ocean south of Australia in summer-Perspectives from free-drifting sediment traps. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 58, 21-22 (2011), 2260–2276.
- [140] EDWARDS, M., AND RICHARDSON, A. J. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 7002 (2004), 881–884.
- [141] EHARA, M., INAGAKI, Y., WATANABE, K. I., AND OHAMA, T. Phylogenetic analysis of diatom coxi genes and implications of a fluctuating GC content on mitochondrial genetic code evolution. *Current genetics* 37, 1 (2000), 29–33.
- [142] EIANE, K., AKSNES, D. L., BAGOIEN, E., AND KAARTVEDT, S. Fish or jellies - a question of visibility? *Limnology and Oceanography* 44, 5 (1999), 1352–1357.
- [143] ELITH, J., AND LEATHWICK, J. R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40 (2009), 677–697.
- [144] EMERSON, S., AND HEDGES, J. I. Processes controlling the organic carbon content of open ocean sediments. *Paleoceanography* 3, 5 (1988), 621–634.
- [145] ENGLISH, M. D., ROBERTSON, G. J., AVERY-GOMM, S., PINE-HAY, D., ROUL, S., RYAN, P. C., WILHELM, S. I., AND MALLORY, M. L. Plastic and metal ingestion in three species of coastal waterfowl wintering in Atlantic Canada. *Marine Pollution Bulletin* 98, 1-2 (2015), 349–353.
- [146] FERRARIS, M., BERLINE, L., LOMBARD, F., GUIDI, L., ELINEAU, A., MENDOZA-VERA, J. M., LILLEY, M. K. S., TAILLANDIER, V., AND GORSKY, G. Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 34, 10 (2012), 874–885.
- [147] FLEMING, N. E. C., HARROD, C., NEWTON, J., AND HOUGHTON, J. D. R. Not all jellyfish are equal: isotopic evidence for inter- and intraspecific variation in jellyfish trophic ecology. *Peerj* 3 (2015).
- [148] FOLLOWS, M. J., DUTKIEWICZ, S., GRANT, S., AND CHISHOLM, S. W. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315, 5820 (2007), 1843–1846.
- [149] FOOTE, K., AND STANTON, T. Acoustical methods. *ICES zooplankton methodology manual* (2000), 223–258.
- [150] FOX, D. L., AND MILLOTT, N. The pigmentation of the jellyfish, *Pelagia noctiluca* (Forsskål) Var *Panopyra* Peron and Lesueur. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 142, 908 (1954), 392–408.

- [151] FRANC, A. Classe des scyphozoaires. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie 3* (1993), 596–884.
- [152] FRANCOIS, R., HONJO, S., KRISHFIELD, R., AND MANGANINI, S. Factors controlling the flux of organic carbon to the bathypelagic zone of the ocean. *Global Biogeochemical Cycles 16*, 4 (2002).
- [153] FRANKS, P. J. S. Sink or swim - accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series 82*, 1 (1992), 1–12.
- [154] FRANQUEVILLE, C. Macroplankton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Tethys 3*, 11-56 (1971).
- [155] FRASCHETTI, S., GIANGRANDE, A., TERLIZZI, A., AND BOERO, F. Pre-and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica acta 25*, 6 (2002), 285–295.
- [156] FROST, J. R., DENDA, A., FOX, C. J., JACOBY, C. A., KOPPELMANN, R., NIELSEN, M. H., AND YOUNGBLUTH, M. J. Distribution and trophic links of gelatinous zooplankton on Dogger Bank, North Sea. *Marine Biology 159*, 2 (2012), 239–253.
- [157] FUENTES, V. L., ANGEL, D. L., BAYHA, K. M., ATIENZA, D., EDELIST, D., BORDEHORE, C., GILI, J. M., AND PURCELL, J. E. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009. *Hydrobiologia 645*, 1 (2010), 23–37.
- [158] GALIL, B., SPANIER, E., AND FERGUSON, W. The Scyphomedusae of the Mediterranean coast of Israel, including two Lessepsian migrants new to the Mediterranean. *Zoologische Mededelingen 64*, 7 (1990), 95–105.
- [159] GALIL, B. S. A sea under siege—alien species in the Mediterranean. *Biological Invasions 2*, 2 (2000), 177–186.
- [160] GALIL, B. S., GERSHWIN, L. A., DOUEK, J., AND RINKEVICH, B. *Marivagia stellata* gen. et sp. nov (Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae), another alien jellyfish from the Mediterranean coast of Israel. *Aquatic Invasions 5*, 4 (2010), 331–340.
- [161] GALIL, B. S., GEVILI, R., AND SHIGANOVA, T. Not far behind: First record of *Beroe ovata* mayer, 1912 (Ctenophora: Beroida: B. *Aquatic Invasions*, Supplement 1, S89–S90.
- [162] GALIL, B. S., SHOVAL, L., AND GOREN, M. *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Mastigiidae) reappeared off the Mediterranean coast of Israel. *Aquatic Invasions 4*, 3 (2009), 381–389.

- [163] GARIBALDI, F., RELINI, L. O., AND RELINI, G. Medusivorous fishes of the Ligurian Sea 2. The specialist, *Schedophilus medusophagus* COCCO, 1839. *Rapport Committee International de la Mer Méditerranée* 39 (2010), 525.
- [164] GASCA, R., AND HADDOCK, S. H. D. Associations between gelatinous zooplankton and hyperiid amphipods (Crustacea : Peracarida) in the Gulf of California. *Hydrobiologia* 530 (2004), 529–535.
- [165] GAUDY, R. *Features and peculiarities of zooplankton communities from the western Mediterranean*. Springer, 1985, pp. 279–301.
- [166] GAYE-SIESSEGGER, J., FOCKEN, U., ABEL, H. J., AND BECKER, K. Feeding level and diet quality influence trophic shift of C and N isotopes in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* (L.)). *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39, 2 (2003), 125–134.
- [167] GEHLEN, M., BOPP, L., ERNPRIN, N., AUMONT, O., HEINZE, C., AND RAGUENCAU, O. Reconciling surface ocean productivity, export fluxes and sediment composition in a global biogeochemical ocean model. *Biogeosciences* 3, 4 (2006), 521–537.
- [168] GÉRIN, C., AND GOUTX, M. Iatroscan-measured particulate and dissolved lipids in the Almeria-Oran frontal system (Almofront-1, May 1991). *Journal of Marine Systems* 5, 3-5 (1994), 343–360.
- [169] GIBBONS, M. J., AND RICHARDSON, A. J. Beyond the jellyfish joyride and global oscillations: advancing jellyfish research. *Journal of Plankton Research* 35, 5 (2013), 929–938.
- [170] GIBSON, R., ATKINSON, R., AND GORDON, J. Zooplankton diel vertical migration - a review of proximate control. *Oceanography and marine biology: an annual review* 47 (2009), 77–110.
- [171] GILI, J., AND PAGÈS, F. Les proliferacions de meduses. Jellyfish blooms. *Bolletí de la Societat d’Història Natural de les Balears* 48 (2005), 9–22.
- [172] GIORGI, F. Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters* 33, 8 (2006).
- [173] GIORGI, R., AVIAN, M., DE OLAZABAL, S., AND SANDRINI, L. R. Feeding of *Pelagia noctiluca* in open sea. In *Jellyfish Blooms Mediterr Proc II Workshop Jellyfish Mediterr Sea* (1991), pp. 102–111.
- [174] GOGOU, A., SANCHEZ-VIDAL, A., DE MADRON, X. D., STAVRAKAKIS, S., CALAFAT, A. M., STABHOLZ, M., PSARRA, S., CANALS, M., HEUSSNER, S., STAVRAKAKI, I., AND PAPATHANASSIOU, E. Carbon flux to the deep in three open

- sites of the Southern European Seas (SES). *Journal of Marine Systems* 129 (2014), 224–233.
- [175] GOMEZ-GUILLEN, M. C., GIMENEZ, B., LOPEZ-CABALLERO, M. E., AND MONTERO, M. P. Functional and bioactive properties of collagen and gelatin from alternative sources: A review. *Food Hydrocolloids* 25, 8 (2011), 1813–1827.
- [176] GORDON, M. Eliminating land-based discharges of marine debris in California: A plan of action from the Plastic Debris Project. *California State Water Resources Control Board, Sacramento, CA* (2006).
- [177] GORMAN, M. *Environmental hazards: marine pollution*. ABC-CLIO, Incorporated, 1993.
- [178] GORSKY, G., AND PALAZZOLI, I. Aspects de la biologie de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol. 1872 (Chordata: tunicata). *Oceanis* 15, 1 (1989), 39–49.
- [179] GORSKY, G., PRIEUR, L., TAUPIER-LETAGE, I., STEMMANN, L., AND PICHERAL, M. Large particulate matter in the Western Mediterranean i. LPM distribution related to mesoscale hydrodynamics. *Journal of Marine Systems* 33 (2002), 289–311.
- [180] GOUTX, M., MOMZIKOFF, A., STRIBY, L., ANDERSEN, V., MARTY, J. C., AND VESCOVALI, I. High-frequency fluxes of labile compounds in the central Ligurian Sea, northwestern Mediterranean. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 47, 3 (2000), 533–556.
- [181] GOUTX, M., WAKEHAM, S. G., LEE, C., DUFLOS, M., GUIGUE, C., LIU, Z. F., MORICEAU, B., SEMPERE, R., TEDETTI, M., AND XUE, J. H. Composition and degradation of marine particles with different settling velocities in the northwestern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 52, 4 (2007), 1645–1664.
- [182] GOY, J., MORAND, P., AND ETIENNE, M. Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, scyphomedusa) in the Western Mediterranean-Sea - prediction by climatic variables. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers* 36, 2 (1989), 269–279.
- [183] GRAHAM, W. M., AND BAYHA, K. M. *Biological invasions by marine jellyfish*. Springer, 2008, pp. 239–255.
- [184] GRAHAM, W. M., AND KROUTIL, R. M. Size-based prey selectivity and dietary shifts in the jellyfish, *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research* 23, 1 (2001), 67–74.

- [185] GRAHAM, W. M., MARTIN, D. L., FELDER, D. L., ASPER, V. L., AND PERRY, H. M. Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions* 5, 1-2 (2003), 53–69.
- [186] GRAHAM, W. M., PAGES, F., AND HAMNER, W. M. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* 451, 1-3 (2001), 199–212.
- [187] GRAY, H., LATTIN, G. L., AND MOORE, C. J. Incidence, mass and variety of plastics ingested by Laysan (*Phoebastria immutabilis*) and Black-footed Albatrosses (*P. nigripes*) recovered as by-catch in the North Pacific Ocean. *Marine Pollution Bulletin* 64, 10 (2012), 2190–2192.
- [188] GREVE, W. The "planktonkreisel", a new device for culturing zooplankton. *Marine Biology* 1, 3 (1968), 201–203.
- [189] GUERRERO, E., MARRODAN, A., SABATES, A., OREJAS, C., AND GILI, J. M. High spatial heterogeneity of two planktonic cnidarian species related to the variability of a shelf-slope front at short time scales. *Scientia Marina* 80, 4 (2016), 487–497.
- [190] GUGLIELMO, L., CRESCENTI, N., COSTANZO, G., AND ZAGAMI, G. Zooplankton and micronekton communities in the Straits of Messina. *Guglielmo L, Manganaro A, De Domenico (eds) The straits of Messina ecosystem. Messina* (1995), 247–269.
- [191] GUIDI, L., CALIL, P. H. R., DUHAMEL, S., BJORKMAN, K. M., DONEY, S. C., JACKSON, G. A., LI, B. L., CHURCH, M. J., TOZZI, S., KOLBER, Z. S., RICHARDS, K. J., FONG, A. A., LETELIER, R. M., GORSKY, G., STEMMANN, L., AND KARL, D. M. Does eddy-eddy interaction control surface phytoplankton distribution and carbon export in the North Pacific Subtropical Gyre ? *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 117 (2012).
- [192] GUIDI, L., CHAFFRON, S., BITTNER, L., EVEILLARD, D., LARHLIMI, A., ROUX, S., DARZI, Y., AUDIC, S., BERLINE, L., BRUM, J. R., COELHO, L. P., ESPINOZA, J. C. I., MALVIYA, S., SUNAGAWA, S., DIMIER, C., KANDELS-LEWIS, S., PICHERAL, M., POULAIN, J., SEARSON, S., STEMMANN, L., NOT, F., HINGAMP, P., SPEICH, S., FOLLOWS, M., KARP-BOSS, L., BOSS, E., OGATA, H., PESANT, S., WEISSENBACH, J., WINCKER, P., ACINAS, S. G., BORK, P., DE VARGAS, C., IUDICONE, D., SULLIVAN, M. B., RAES, J., KARSENTI, E., BOWLER, C., GORSKY, G., AND COORDINATOR, T. O. C. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532, 7600 (2016), 465–+.
- [193] GUIDI, L., JACKSON, G. A., STEMMANN, L., MIQUEL, J. C., PICHERAL, M., AND GORSKY, G. Relationship between particle size distribution and flux in the

- mesopelagic zone. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 55 (2008), 1364–1374.
- [194] GUIDI, L., LEGENDRE, L., REYGONDEAU, G., UITZ, J., STEMMANN, L., AND HENSON, S. A. A new look at ocean carbon remineralization for estimating deep-water sequestration. *Global Biogeochemical Cycles* 29, 7 (2015), 1044–1059.
- [195] GUIDI, L., STEMMANN, L., JACKSON, G. A., IBANEZ, F., CLAUSTRE, H., LEGENDRE, L., PICHERAL, M., AND GORSKY, G. Effects of phytoplankton community on production, size and export of large aggregates: A world-ocean analysis. *Limnology and Oceanography* 54, 6 (2009), 1951–1963.
- [196] HADDOCK, S. H., MOLINE, M. A., AND CASE, J. F. Bioluminescence in the sea.
- [197] HADDOCK, S. H. D. A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia* 530 (2004), 549–556.
- [198] HAGADORN, J. W., DOTT, R. H., AND DAMROW, D. Stranded on a Late Cambrian shoreline: Medusae from central Wisconsin. *Geology* 30, 2 (2002), 147–150.
- [199] HAMAD, N., MILLOT, C., AND TAUPIER-LETAGE, I. The surface circulation in the eastern basin of the Mediterranean Sea. *Scientia Marina* 70, 3 (2006), 457–503.
- [200] HAMBURGER, K., AND BOËTIUS, F. Ontogeny of growth, respiration and feeding rate of the freshwater calanoid copepod *Eudiaptomus graciloides*. *Journal of plankton research* 9, 4 (1987), 589–606.
- [201] HAMBY, D. M. A review of techniques for parameter sensitivity analysis of environmental-models. *Environmental Monitoring and Assessment* 32, 2 (1994), 135–154.
- [202] HAMMER, A., GRUTTNER, C., AND SCHUMANN, R. The effect of electrostatic charge of food particles on capture efficiency by *Oxyrrhis marina* Dujardin (dinoflagellate). *Protist* 150, 4 (1999), 375–382.
- [203] HAMNER, W., AND JENSEN, R. Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *American Zoologist* 14, 2 (1974), 833–849.
- [204] HAMNER, W. M., AND DAWSON, M. N. A review and synthesis on the systematics and evolution of jellyfish blooms: advantageous aggregations and adaptive assemblages. *Hydrobiologia* 616 (2009), 161–191.
- [205] HAMNER, W. M., MADIN, L. P., ALLDREDGE, A. L., GILMER, R. W., AND HAMNER, P. P. Underwater observations of gelatinous zooplankton - sampling problems, feeding biology, and behavior. *Limnology and Oceanography* 20, 6 (1975), 907–917.

- [206] HANSELL, D. A., AND CARLSON, C. A. *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. Academic Press, 2014.
- [207] HANSSON, L. J., AND NORRMAN, B. Release of dissolved organic carbon (DOC) by the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* and its potential influence on the production of planktic bacteria. *Marine Biology* 121, 3 (1995), 527–532.
- [208] HARASHIMA, A., KIMOTO, T., WAKABAYASHI, T., AND TOSHIYASU, T. Verification of the silica deficiency hypothesis based on biogeochemical trends in the aquatic continuum of Lake Biwa-Yodo River-Seto Inland Sea, Japan. *Ambio* 35, 1 (2006), 36–42.
- [209] HARRISON, N. M. Predation on jellyfish and their associates by seabirds. *Limnology and Oceanography* 29, 6 (1984), 1335–1337.
- [210] HAY, S. Marine ecology: Gelatinous bells may ring change in marine ecosystems. *Current Biology* 16, 17 (2006), R679–R682.
- [211] HEBERT, P. D. N., CYWINSKA, A., BALL, S. L., AND DEWAARD, J. R. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270, 1512 (2003), 313–321.
- [212] HELM, M. M. Mixed algal feeding of *Ostrea edulis* larvae with *Isochrysis galbana* and *Tetraselmis suecica*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 57, 4 (1977), 1019–1029.
- [213] HENSCHKE, N., EVERETT, J. D., RICHARDSON, A. J., AND SUTHERS, I. M. Rethinking the role of salps in the ocean. *Trends in Ecology and Evolution* 31, 9 (2016), 720–733.
- [214] HENSON, S. A., SANDERS, R., AND MADSEN, E. Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 26 (2012).
- [215] HENZE, K., AND MARTIN, W. Evolutionary biology: essence of mitochondria. *Nature* 426, 6963 (2003), 127–128.
- [216] HIRAI, J., YASUIKE, M., FUJIWARA, A., NAKAMURA, Y., HAMAOKA, S., KATAKURA, S., TAKANO, Y., AND NAGAI, S. Effects of plankton net characteristics on metagenetic community analysis of metazoan zooplankton in a coastal marine ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 469 (2015), 36–43.

- [217] HOARAU, L., AINLEY, L., JEAN, C., AND CICCIONE, S. Ingestion and defecation of marine debris by loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, from by-catches in the South-West Indian Ocean. *Marine Pollution Bulletin* 84, 1-2 (2014), 90–96.
- [218] HOLST, S., AND JARMS, G. Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. *Marine Biology* 151, 3 (2007), 863–871.
- [219] HOSIA, A., AUGUSTIN, C. B., DINASQUET, J., GRANHAG, L., PAULSEN, M. L., RIEMANN, L., RINTALA, J. M., SETALA, O., TALVITIE, J., AND TITELMAN, J. Autumnal bottom-up and top-down impacts of *Cyanea capillata*: a mesocosm study. *Journal of Plankton Research* 37, 5 (2015), 1042–1055.
- [220] HOWARTH, R. W., SHARPLEY, A., AND WALKER, D. Sources of nutrient pollution to coastal waters in the United States: Implications for achieving coastal water quality goals. *Estuaries* 25, 4B (2002), 656–676.
- [221] HUTCHINSON, G. E. Population studies - animal ecology and demography - concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22 (1957), 415–427.
- [222] IGNATIADES, L., GOTSIS-SKRETAS, O., PAGOU, K., AND KRASAKOPOULOU, E. Diversification of phytoplankton community structure and related parameters along a large-scale longitudinal east-west transect of the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 31, 4 (2009), 411–428.
- [223] IGNATIADES, L., PSARRA, S., ZERVAKIS, V., PAGOU, K., SOUVERMEZOGLOU, E., ASSIMAKOPOULOU, G., AND GOTSIS-SKRETAS, O. Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Journal of Marine Systems* 36, 1-2 (2002), 11–28.
- [224] IKEGAMI, S., HONJI, N., AND YOSHIDA, M. Light-controlled production of spawning-inducing substance in jellyfish ovary. *Nature* 272, 5654 (1978), 611–612.
- [225] ISARI, S., RAMFOS, A., SOMARAKIS, S., KOUTSIKOPOULOS, C., KALLIANIOTIS, A., AND FRAGOPOULU, N. Mesozooplankton distribution in relation to hydrology of the Northeastern Aegean Sea, Eastern Mediterranean. *Journal of Plankton Research* 28, 3 (2006), 241–255.
- [226] ISINIBILIR, M., YILMAZ, I. N., AND PIRAINO, S. New contributions to the jellyfish fauna of the Marmara Sea. *Italian Journal of Zoology* 77, 2 (2010), 179–185.
- [227] IVERSEN, M. H., NOWALD, N., PLOUG, H., JACKSON, G. A., AND FISCHER, G. High resolution profiles of vertical particulate organic matter export off Cape Blanc,

- Mauritania: Degradation processes and ballasting effects. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 57, 6 (2010), 771–784.
- [228] JANTZ, L. A., MORISHIGE, C. L., BRULAND, G. L., AND LEPCZYK, C. A. Ingestion of plastic marine debris by *Longnose lancetfish* (*Alepisaurus ferox*) in the North Pacific Ocean. *Marine Pollution Bulletin* 69, 1-2 (2013), 97–104.
- [229] JARMAN, S. N., MCINNES, J. C., FAUX, C., POLANOWSKI, A. M., MARTHICK, J., DEAGLE, B. E., SOUTHWELL, C., AND EMMERSON, L. Adelie penguin population diet monitoring by analysis of food DNA in scats. *Plos One* 8, 12 (2013).
- [230] JASPERS, C., TITELMAN, J., HANSSON, L. J., HARALDSSON, M., AND DITLEFSEN, C. R. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* poses no direct threat to Baltic cod eggs and larvae. *Limnology and Oceanography* 56, 2 (2011), 431–439.
- [231] JO, H., VENTURA, M., VIDAL, N., GIM, J. S., BUCHACA, T., BARMUTA, L. A., JEPPESEN, E., AND JOO, G. J. Discovering hidden biodiversity: the use of complementary monitoring of fish diet based on DNA barcoding in freshwater ecosystems. *Ecology and Evolution* 6, 1 (2016), 219–232.
- [232] JOHNSON, K. S., RISER, S. C., AND KARL, D. M. Nitrate supply from deep to near-surface waters of the North Pacific subtropical gyre. *Nature* 465, 7301 (2010), 1062–1065.
- [233] JONES, H., AND MARSHALL, J. Restratification after deep convection. *Journal of Physical Oceanography* 27, 10 (1997), 2276–2287.
- [234] JONES, T. T., HASTINGS, M. D., BOSTROM, B. L., PAULY, D., AND JONES, D. R. Growth of captive leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, with inferences on growth in the wild: Implications for population decline and recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 399, 1 (2011), 84–92.
- [235] JOUANDET, M.-P., TRULL, T. W., GUIDI, L., PICHERAL, M., EBERSBACH, F., STEMMANN, L., AND BLAIN, S. Optical imaging of mesopelagic particles indicates deep carbon flux beneath a natural iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography* 56, 3 (2011), 1130–1140.
- [236] JÚNIOR, M. N., BRANDINI, F. P., AND CODINA, J. C. U. Diel vertical dynamics of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) in a subtropical stratified ecosystem (South Brazilian Bight). *PloS one* 10, 12 (2015), e0144161.
- [237] KATARA, I., ILLIAN, J., PIERCE, G. J., SCOTT, B., AND WANG, J. J. Atmospheric forcing on chlorophyll concentration in the Mediterranean. *Hydrobiologia* 612 (2008), 33–48.

- [238] KAWAHARA, M., UYE, S., OHTSU, K., AND IZUMI, H. Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilemia nomurai* (Scyphozoa : Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series 307* (2006), 161–173.
- [239] KERHERVÉ, P., HEUSSNER, S., CHARRIÈRE, B., STAVRAKAKIS, S., FERRAND, J.-L., MONACO, A., AND DELSAUT, N. Biogeochemistry and dynamics of settling particle fluxes at the Antikythira Strait (Eastern Mediterranean). *Progress in oceanography 44*, 4 (1999), 651–675.
- [240] KIDEYS, A. E. Recent dramatic changes in the Black-Sea ecosystem - the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries. *Journal of Marine Systems 5*, 2 (1994), 171–181.
- [241] KIORBOE, T. What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research 33*, 5 (2011), 677–685.
- [242] KIORBOE, T., LUNDGAARD, C., OLESEN, M., AND HANSEN, J. L. S. Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom - a field experiment to test coagulation theory. *Journal of Marine Research 52*, 2 (1994), 297–323.
- [243] KLEIN, P., AND LAPEYRE, G. The oceanic vertical pump induced by mesoscale and submesoscale turbulence. *Annual Review of Marine Science 1* (2009), 351–375.
- [244] KOGOVŠEK, T., BOGUNOVIĆ, B., AND MALEJ, A. Recurrence of bloom-forming scyphomedusae: wavelet analysis of a 200-year time series. *Hydrobiologia 645*, 1 (2010), 81–96.
- [245] KOGOVSEK, T., TINTA, T., KLUN, K., AND MALEJ, A. Jellyfish biochemical composition: importance of standardised sample processing. *Marine Ecology Progress Series 510* (2014), 275–288.
- [246] KOWALSKI, N., REICHARDT, A. M., AND WANIEK, J. J. Sinking rates of microplastics and potential implications of their alteration by physical, biological, and chemical factors. *Marine Pollution Bulletin 109*, 1 (2016), 310–319.
- [247] KRAMP, P. Medusae. rep. danish oceanogr. *Exped. Medit. 2* (1924), 1–67.
- [248] KRAMP, P. L. Synopsis of the medusae of the world. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom 40* (1961), 7–382.
- [249] KREMER, P. *Respiration and excretion by the ctenophore Mnemiopsis leidyi*. University of Rhode Island, 1978.

- [250] KRISHNAN, S., AND PERUMAL, P. Preparation and biomedical characterization of jellyfish (*Chrysaora quinquecirrha*) collagen from southeast coast of India. *Structure* 8 (2013), 11.
- [251] KROHN, A. Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der *Pelagia noctiluca*. *Müller's Arch. Anat. Physiol.* (1855), 491–497.
- [252] KROM, M. D., KRESS, N., BRENNER, S., AND GORDON, L. I. Phosphorus limitation of primary productivity in the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 36, 3 (1991), 424–432.
- [253] LACOMBE, H., AND TCHERNIA, P. Caractères hydrologiques et circulation des eaux en méditerranée. *The Mediterranean Sea* (1972), 26–36.
- [254] LAIST, D. W. Overview of the biological effects of lost and discarded plastic debris in the marine environment. *Marine pollution bulletin* 18, 6 (1987), 319–326.
- [255] LAMPERT, W. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* 3, 1 (1989), 21–27.
- [256] LAMPITT, R. S. Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers* 32, 8 (1985), 885–897.
- [257] LARSON, R., MILLS, C., AND HARBISON, G. Western Atlantic midwater hydrozoan and scyphozoan medusae: *in situ* studies using manned submersibles. In *Hydrobiologia* (1991), vol. 216, Springer, pp. 311–317.
- [258] LARSON, R. J. A note on the feeding, growth, and reproduction of the epipelagic scyphomedusa *Pelagia noctiluca* (Forsskål). *Biological oceanography* 4, 4 (1987), 447–454.
- [259] LASCARATOS, A., WILLIAMS, R. G., AND TRAGOUE, E. A mixed-layer study of the formation of Levantine Intermediate Water. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 98, C8 (1993), 14739–14749.
- [260] LAUFKOTTER, C., VOGT, M., GRUBER, N., AITA-NOGUCHI, M., AUMONT, O., BOPP, L., BUITENHUIS, E., DONEY, S. C., DUNNE, J., HASHIOKA, T., HAUCK, J., HIRATA, T., JOHN, J., LE QUERE, C., LIMA, I. D., NAKANO, H., SEFERIAN, R., TOTTERDELL, I., VICHI, M., AND VOLKER, C. Drivers and uncertainties of future global marine primary production in marine ecosystem models. *Biogeosciences* 12, 23 (2015), 6955–6984.
- [261] LE QUÈRÈ, C., HARRISON, S. P., PRENTICE, I. C., BUITENHUIS, E. T., AUMONT, O., BOPP, L., CLAUSTRE, H., DA CUNHA, L. C., GEIDER, R., GIRAUD,

- X., KLAAS, C., KOHFELD, K. E., LEGENDRE, L., MANIZZA, M., PLATT, T., RIVKIN, R. B., SATHYENDRANATH, S., UITZ, J., WATSON, A. J., AND WOLF-GLADROW, D. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology* 11, 11 (2005), 2016–2040.
- [262] LE QUÉRÉ, C., MORIARTY, R., ANDREW, R. M., CANADELL, J. G., SITCH, S., KORSBAKKEN, J. I., FRIEDLINGSTEIN, P., PETERS, G. P., ANDRES, R. J., AND BODEN, T. A. Global carbon budget 2015. *Earth System Science Data* 7, 2 (2015), 349–396.
- [263] LEBRATO, M., AND JONES, D. O. B. Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa). *Limnology and Oceanography* 54, 4 (2009), 1197–1209.
- [264] LEBRATO, M., MENDES, P. D., STEINBERG, D. K., CARTES, J. E., JONES, B. M., BIRSA, L. M., BENAVIDES, R., AND OSCHLIES, A. Jelly biomass sinking speed reveals a fast carbon export mechanism. *Limnology and Oceanography* 58, 3 (2013), 1113–1122.
- [265] LEBRATO, M., PAHLOW, M., OSCHLIES, A., PITT, K. A., JONES, D. O. B., MOLINERO, J. C., AND CONDON, R. H. Depth attenuation of organic matter export associated with jelly falls. *Limnology and Oceanography* 56, 5 (2011), 1917–1928.
- [266] LEBRATO, M., PITT, K. A., SWEETMAN, A. K., JONES, D. O. B., CARTES, J. E., OSCHLIES, A., CONDON, R. H., MOLINERO, J. C., ADLER, L., GAILLARD, C., LLORIS, D., AND BILLET, D. S. M. Jelly-falls historic and recent observations: a review to drive future research directions. *Hydrobiologia* 690, 1 (2012), 227–245.
- [267] LEE, C., ARMSTRONG, R. A., COCHRAN, J. K., ENGEL, A., FOWLER, S. W., GOUTX, M., MASQUE, P., MIQUEL, J. C., PETERSON, M., TAMBURINI, C., AND WAKEHAM, S. MedFlux: Investigations of particle flux in the Twilight Zone. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 56, 18 (2009), 1363–1368.
- [268] LEE, P. L. M., DAWSON, M. N., NEILL, S. P., ROBINS, P. E., HOUGHTON, J. D. R., DOYLE, T. K., AND HAYS, G. C. Identification of genetically and oceanographically distinct blooms of jellyfish. *Journal of the Royal Society Interface* 10, 80 (2013).
- [269] LEGENDRE, P., AND LEGENDRE, L. F. *Numerical ecology*, vol. 24. Elsevier, 2012.
- [270] LEJEUSNE, C., CHEVALDONNÉ, P., PERGENT-MARTINI, C., BOUDOURESQUE, C. F., AND PÉREZ, T. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in ecology and evolution* 25, 4 (2010), 250–260.

- [271] LEONE, A., LECCI, R. M., DURANTE, M., MELI, F., AND PIRAINO, S. The bright side of gelatinous blooms: Nutraceutical value and antioxidant properties of three Mediterranean jellyfish (Scyphozoa). *Marine Drugs* *13*, 8 (2015), 4654–4681.
- [272] LERAY, M., YANG, J. Y., MEYER, C. P., MILLS, S. C., AGUDELO, N., RANWEZ, V., BOEHM, J. T., AND MACHIDA, R. J. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in Zoology* *10* (2013).
- [273] LEVY, M., KLEIN, P., AND BEN JELLOUL, M. New production stimulated by high-frequency winds in a turbulent mesoscale eddy field. *Geophysical Research Letters* *36* (2009).
- [274] LEVY, M., MEMERY, L., AND ANDRE, J. M. Simulation of primary production and export fluxes in the Northwestern Mediterranean Sea. *Journal of Marine Research* *56*, 1 (1998), 197–238.
- [275] LEVY, M., MEMERY, L., AND MADEC, G. Combined effects of mesoscale processes and atmospheric high-frequency variability on the spring bloom in the MEDOC area. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* *47*, 1 (2000), 27–53.
- [276] LI, W. K. W. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature* *419*, 6903 (2002), 154–157.
- [277] LICANDRO, P., BLACKETT, M., FISCHER, A., HOSIA, A., KENNEDY, J., KIRBY, R. R., RAAB, K., STERN, R., AND TRANTER, P. Biogeography of jellyfish in the North Atlantic, by traditional and genomic methods. *Earth System Science Data* *7*, 2 (2015), 173–191.
- [278] LICANDRO, P., CONWAY, D. V. P., YAHIA, M. N. D., DE PUELLES, M. L. F., GASPARINI, S., HECQ, J. H., TRANTER, P., AND KIRBY, R. R. A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Biology Letters* *6*, 5 (2010), 688–691.
- [279] LICANDRO, P., AND ICARDI, P. Basin scale distribution of zooplankton in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean) in late autumn. *Hydrobiologia* *617* (2009), 17–40.
- [280] LILLEY, M. K. S., ELINEAU, A., FERRARIS, M., THIERY, A., STEMMANN, L., GORSKY, G., AND LOMBARD, F. Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*. *Journal of Plankton Research* *36*, 6 (2014), 1585–1597.

- [281] LILLEY, M. K. S., FERRARIS, M., ELINEAU, A., BERLINE, L., CUVILLIERS, P., GILLETTA, L., THIERY, A., GORSKY, G., AND LOMBARD, F. Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series* 510 (2014), 265–273.
- [282] LINDEQUE, P. K., PARRY, H. E., HARMER, R. A., SOMERFIELD, P. J., AND ATKINSON, A. Next generation sequencing reveals the hidden diversity of zooplankton assemblages. *PloS one* 8, 11 (2013), e81327.
- [283] LINDSAY, D., PAGES, F., CORBERA, J., MIYAKE, H., HUNT, J. C., ICHIKAWA, T., SEGAWA, K., AND YOSHIDA, H. The anthomedusan fauna of the Japan Trench: preliminary results from in situ surveys with manned and unmanned vehicles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88, 8 (2008), 1519–1539.
- [284] LINK, J. S., AND FORD, M. D. Widespread and persistent increase of Ctenophora in the continental shelf ecosystem off NE USA. *Marine Ecology Progress Series* 320 (2006), 153–159.
- [285] LITCHMAN, E., KLAUSMEIER, C. A., SCHOFIELD, O. M., AND FALKOWSKI, P. G. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters* 10, 12 (2007), 1170–1181.
- [286] LITHNER, D., LARSSON, A., AND DAVE, G. Environmental and health hazard ranking and assessment of plastic polymers based on chemical composition. *Science of the Total Environment* 409, 18 (2011), 3309–3324.
- [287] LO, W. T., AND CHEN, I. L. Population succession and feeding of scyphomedusae, *Aurelia aurita*, in a eutrophic tropical lagoon in Taiwan. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76, 2 (2008), 227–238.
- [288] LOMBARD, F., GUIDI, L., AND KIORBOE, T. Effect of type and concentration of ballasting particles on sinking rate of marine snow produced by the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Plos One* 8, 9 (2013).
- [289] LOMBARD, F., AND KIORBOE, T. Marine snow originating from appendicularian houses: Age-dependent settling characteristics. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 57, 10 (2010), 1304–1313.
- [290] LOMBARD, F., LABEYRIE, L., MICHEL, E., BOPP, L., CORTIJO, E., RETAILLEAU, S., HOWA, H., AND JORISSEN, F. Modelling planktic foraminifer growth and distribution using an ecophysiological multi-species approach. *Biogeosciences* 8, 4 (2011), 853–873.

- [291] LORRAIN, A., PAULET, Y.-M., CHAUVAUD, L., SAVOYE, N., DONVAL, A., AND SAOUT, C. Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of experimental marine biology and ecology* 275, 1 (2002), 47–61.
- [292] LUCAS, C., AND LAWES, S. Sexual reproduction of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. *Marine Biology* 131, 4 (1998), 629–638.
- [293] LUCAS, C. H. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia* 451, 1-3 (2001), 229–246.
- [294] LUCAS, C. H., JONES, D. O. B., HOLLYHEAD, C. J., CONDON, R. H., DUARTE, C. M., GRAHAM, W. M., ROBINSON, K. L., PITT, K. A., SCHILDHAUER, M., AND REGETZ, J. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: geographic variation and environmental drivers. *Global Ecology and Biogeography* 23, 7 (2014), 701–714.
- [295] LUSHER, A. L., MCHUGH, M., AND THOMPSON, R. C. Occurrence of microplastics in the gastrointestinal tract of pelagic and demersal fish from the English Channel. *Marine Pollution Bulletin* 67, 1-2 (2013), 94–99.
- [296] LUTZ, M., DUNBAR, R., AND CALDEIRA, K. Regional variability in the vertical flux of particulate organic carbon in the ocean interior. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 3 (2002).
- [297] LUTZ, M. J., CALDEIRA, K., DUNBAR, R. B., AND BEHRENFELD, M. J. Seasonal rhythms of net primary production and particulate organic carbon flux to depth describe the efficiency of biological pump in the global ocean. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 112, C10 (2007).
- [298] LYNAM, C. P., GIBBONS, M. J., AXELSEN, B. E., SPARKS, C. A. J., COETZEE, J., HEYWOOD, B. G., AND BRIERLEY, A. S. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology* 16, 13 (2006), R492–R493.
- [299] LYNAM, C. P., HAY, S. J., AND BRIERLEY, A. S. Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation. *Limnology and Oceanography* 49, 3 (2004), 637–643.
- [300] MADIN, L. P., KREMER, P., WIEBE, P. H., PURCELL, J. E., HORGAN, E. H., AND NEMAZIE, D. A. Periodic swarms of the salp *Salpa aspera* in the slope water off the NE United States: Biovolume, vertical migration, grazing, and vertical flux. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 53, 5 (2006), 804–819.

- [301] MAGAZZU, G., AND DECEMBRINI, F. Primary production, biomass and abundance of phototrophic picoplankton in the Mediterranean-Sea - a review. *Aquatic Microbial Ecology* 9, 1 (1995), 97–104.
- [302] MALEJ, A. Unusual occurrence of *Pelagia noctiluca* in the Adriatic. *Acta Adriatica* 23, 1/2 (1982), 97–102.
- [303] MALEJ, A. Behavior and trophic ecology of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 126, 3 (1989), 259–270.
- [304] MALEJ, A. Are irregular plankton phenomena getting more frequent in the northern Adriatic Sea. In *Gelatinous zooplankton outbreaks: theory and practice. CIESM Workshop Series, Monaco* (2001), vol. 14, pp. 67–68.
- [305] MALEJ, A., FAGANELI, J., AND PEZDIC, J. Stable-isotope and biochemical fractionation in the marine pelagic food-chain - the jellyfish *Pelagia noctiluca* and net zooplankton. *Marine Biology* 116, 4 (1993), 565–570.
- [306] MALEJ, A., AND MALEJ, M. Population-dynamics of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775). *Marine Eutrophication and Population Dynamics* (1992), 215–219.
- [307] MALEJ, A., MOZETIČ, P., MALAČIČ, V., TERZIĆ, S., AND AHEL, M. Phytoplankton responses to freshwater inputs in a small semi-enclosed gulf (Gulf of Trieste, Adriatic Sea). *Marine Ecology Progress Series* (1995), 111–121.
- [308] MALEJ, A., TURK, V., LUCIC, D., AND BENOVIĆ, A. Direct and indirect trophic interactions of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) in a stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). *Marine Biology* 151, 3 (2007), 827–841.
- [309] MARIOTTINI, G. L., GIACCO, E., AND PANE, L. The mauve stinger *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775). Distribution, ecology, toxicity and epidemiology of stings. a review. *Marine Drugs* 6, 3 (2008), 496–513.
- [310] MARSHALL, A. Stinging season: can we learn to love the jellyfish. *Time, New York City, USA August 25* (2010), 2010.
- [311] MARSHALL, J., AND SCHOTT, F. Open-ocean convection: Observations, theory, and models. *Reviews of Geophysics* 37, 1 (1999), 1–64.
- [312] MARTIN, J. H., KNAUER, G. A., KARL, D. M., AND BROENKOW, W. W. Vertex - Carbon cycling in the Northeast Pacific. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers* 34, 2 (1987), 267–285.
- [313] MARTY, J. C., GOUTX, M., GUIGUE, C., LEBLOND, N., AND RAIMBAULT, P. Short-term changes in particulate fluxes measured by drifting sediment traps during

- end summer oligotrophic regime in the NW Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 6, 5 (2009), 887–899.
- [314] MASO, M., AND CATELLON, A. The vertical distribution of fish eggs and larvae and *Pelagia noctiluca* obtained in a cycle of 24 hours. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 29 (1985), 185–188.
- [315] MAYOT, N., D'ORTENZIO, F., D'ALCALA, M. R., LAVIGNE, H., AND CLAUSTRE, H. Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites. *Biogeosciences* 13, 6 (2016), 1901–1917.
- [316] MCCAVE, I. N. Size spectra and aggregation of suspended particles in the deep ocean. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 31, 4 (1984), 329–352.
- [317] MCCLELLAND, J. W., AND MONTROYA, J. P. Trophic relationships and the nitrogen isotopic composition of amino acids in plankton. *Ecology* 83, 8 (2002), 2173–2180.
- [318] MCDONNELL, A. M. P., AND BUESSELER, K. O. Variability in the average sinking velocities of marine particles. *Limnology and Oceanography* 55, 5 (2010), 2085–2096.
- [319] MCGILLICUDDY, D. J. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Annual Review of Marine Science* 8, 1 (2016), –.
- [320] MCGILLICUDDY, D. J., ANDERSON, L. A., DONEY, S. C., AND MALTRUD, M. E. Eddy-driven sources and sinks of nutrients in the upper ocean: Results from a 0.1 degrees resolution model of the North Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles* 17, 2 (2003).
- [321] MCMAHON, K. W., THORROLD, S. R., ELSDON, T. S., AND MCCARTHY, M. D. Trophic discrimination of nitrogen stable isotopes in amino acids varies with diet quality in a marine fish. *Limnology and Oceanography* 60, 3 (2015), 1076–1087.
- [322] MIANZAN, H., PURCELL, J. E., AND FROST, J. R. Preface: Jellyfish blooms: interactions with humans and fisheries. *Hydrobiologia* 690, 1 (2012), 1–2.
- [323] MIDDELBURG, J. J. Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences* 11, 8 (2014), 2357–2371.
- [324] MILISENDA, G., MARTINEZ-QUINTANA, A., FUENTES, V., BOSCH-BELMAR, M., AGLIERI, G., BOERO, F., AND PIRAINO, S. Reproductive and bloom patterns of pelagia noctiluca in the strait of messina, italy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (2016).

- [325] MILLOT, C. Circulation in the Western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems* 20, 1-4 (1999), 423–442.
- [326] MILLS, C. E. Vertical migration and diel activity patterns of Hydromedusae - Studies in a large tank. *Journal of Plankton Research* 5, 5 (1983), 619–635.
- [327] MILLS, C. E. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia* 451, 1-3 (2001), 55–68.
- [328] MILLS, C. E., AND GOY, J. *In situ* observations of the behavior of mesopelagic Solmissus narcomedusae (Cnidaria, Hydrozoa). *Bulletin of Marine Science* 43, 3 (1988), 739–751.
- [329] MINAGAWA, M., AND WADA, E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains - Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 48, 5 (1984), 1135–1140.
- [330] MINUTOLI, R., AND GUGLIELMO, L. Zooplankton respiratory Electron Transport System (ETS) activity in the Mediterranean Sea: spatial and diel variability. *Marine Ecology Progress Series* 381 (2009), 199–211.
- [331] MIQUEL, J. C., FOWLER, S. W., LAROSA, J., AND BUATMENARD, P. Dynamics of the downward flux of particles and carbon in the open northwestern Mediterranean-Sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 41, 2 (1994), 243–261.
- [332] MIQUEL, J. C., MARTIN, J., GASSER, B., BAENA, A. R. Y., TOUBAL, T., AND FOWLER, S. W. Dynamics of particle flux and carbon export in the northwestern Mediterranean Sea: A two decade time-series study at the DYFAMED site. *Progress in Oceanography* 91, 4 (2011), 461–481.
- [333] MISKOV-ZIVANOV, N., ZULIANI, P., CLARKE, E. M., AND FAEDER, J. R. Studies of biological networks with statistical model checking: application to immune system cells. In *Proceedings of the International Conference on Bioinformatics, Computational Biology and Biomedical Informatics* (2013), ACM, p. 728.
- [334] MOLINERO, J. C., IBANEZ, F., NIVAL, P., BUECHER, E., AND SOUISSI, S. North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. *Limnology and Oceanography* 50, 4 (2005), 1213–1220.
- [335] MÖLLER, H. Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight, Germany (FRG). *Marine Biology* 60, 2-3 (1980), 123–128.
- [336] MOLLER, H. Reduction of a larval herring population by jellyfish predator. *Science* 224, 4649 (1984), 621–622.

- [337] MORAND, P., CARRE, C., AND BIGGS, D. C. Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (scyphomedusae, semaestomae). *Journal of Plankton Research* 9, 4 (1987), 651–665.
- [338] MORAND, P., GOY, J., AND DALLOT, S. Recrutement et fluctuations à long-terme de *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa). *Ann. Inst. Océanogr. Paris* 68 (1992), 151–158.
- [339] MORIN, J. G., AND COOKE, I. M. Behavioural physiology of the colonial hydroid *Obelia*. *Journal of Experimental Biology* 54, 3 (1971), 723–735.
- [340] MOUTIN, T., AND RAIMBAULT, P. Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *Journal of Marine Systems* 33 (2002), 273–288.
- [341] MOUTIN, T., VAN WAMBEKE, F., AND PRIEUR, L. The biogeochemistry from the oligotrophic to the ultraoligotrophic Mediterranean (BOUM) experiment. *Biogeosciences Discuss.* 8, 4 (2011), 8091–8160.
- [342] MOUTIN, T., VAN WAMBEKE, F., AND PRIEUR, L. Introduction to the biogeochemistry from the oligotrophic to the ultraoligotrophic Mediterranean (BOUM) experiment. *Biogeosciences* 9, 10 (2012), 3817–3825.
- [343] MURRAY, F., AND COWIE, P. R. Plastic contamination in the decapod crustacean *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). *Marine Pollution Bulletin* 62, 6 (2011), 1207–1217.
- [344] NASTASI, A. Algal and jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea: a brief review. In *GFCM workshop on algal and jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea, Istanbul, 6th/8th Oct* (2010).
- [345] OEHLMANN, J., SCHULTE-OEHLMANN, U., KLOAS, W., JAGNYTSCH, O., LUTZ, I., KUSK, K. O., WOLLENBERGER, L., SANTOS, E. M., PAULL, G. C., VAN LOOK, K. J. W., AND TYLER, C. R. A critical analysis of the biological impacts of plasticizers on wildlife. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364, 1526 (2009), 2047–2062.
- [346] OHTSU, K., KAWAHARA, M., IKEDA, H., AND UYE, S.-I. Experimental induction of gonadal maturation and spawning in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology* 152, 3 (2007), 667–676.
- [347] OLSON, D. B., AND BACKUS, R. H. The concentrating of organisms at fronts - a cold-water fish and a warm-core Gulf-Stream ring. *Journal of Marine Research* 43, 1 (1985), 113–137.

- [348] OMAND, M. M., D'ASARO, E. A., LEE, C. M., PERRY, M. J., BRIGGS, N., CETINIC, I., AND MAHADEVAN, A. Eddy-driven subduction exports particulate organic carbon from the spring bloom. *Science* 348, 6231 (2015), 222–225.
- [349] OWEN, R. W. Fronts and eddies in the sea: mechanisms, interactions and biological effects. *Analysis of marine ecosystems* (1981), 197–233.
- [350] ÖZTÜRK, B., AND İŞINIBILIR, M. An alien jellyfish *Rhopilema nomadica* and its impacts to the Eastern Mediterranean part of Turkey. *Journal of Black Sea/Mediterranean Environment* 16, 2 (2010).
- [351] PAGÈS, F. Past and present anthropogenic factors promoting the invasion, colonization and dominance by jellyfish of a Spanish coastal lagoon. In *Gelatinous zooplankton outbreaks: theory and practice. CIESM Workshop Series* (2001), vol. 14, pp. 69–71.
- [352] PALANQUES, A., DE MADRON, X. D., PUIG, P., FABRES, J., GUILLEN, J., CALAFAT, A., CANALS, M., HEUSSNER, S., AND BONNIN, J. Suspended sediment fluxes and transport processes in the Gulf of Lions submarine canyons. The role of storms and dense water cascading. *Marine Geology* 234, 1-4 (2006), 43–61.
- [353] PANCERI, P. *Etudes sur la phosphorescence des animaux marins*. 1872.
- [354] PARSONS, T., AND LALLI, C. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La mer* 40 (2002), 111–121.
- [355] PARSONS, T. R. Some ecological, experimental and evolutionary aspects of the upwelling ecosystem. *South African Journal of Science* 75, 12 (1979), 536–540.
- [356] PATARA, L., PINARDI, N., CORSELLI, C., MALINVERNO, E., TONANI, M., SANTOLERI, R., AND MASINA, S. Particle fluxes in the deep Eastern Mediterranean basins: the role of ocean vertical velocities. *Biogeosciences* 6, 3 (2009), 333–348.
- [357] PATWA, A., THIERY, A., LOMBARD, F., LILLEY, M. K. S., BOISSET, C., BRAMARD, J. F., BOTTERO, J. Y., AND BARTHELEMY, P. Accumulation of nanoparticles in "jellyfish" mucus: a bio-inspired route to decontamination of nano-waste. *Scientific Reports* 5 (2015).
- [358] PAULY, D., GRAHAM, W., LIBRALATO, S., MORISSETTE, L., AND PALOMARES, M. L. D. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia* 616 (2009), 67–85.
- [359] PERISSINOTTO, R., MAYZAUD, P., NICHOLS, P. D., AND LABAT, J. P. Grazing by *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) in the south Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 330 (2007), 1–11.

- [360] PERRY, A. L., LOW, P. J., ELLIS, J. R., AND REYNOLDS, J. D. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308, 5730 (2005), 1912–1915.
- [361] PETERSON, B. J., AND FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18 (1987), 293–320.
- [362] PHILLIPS, B., KREMER, P., AND MADIN, L. P. Defecation by *Salpa thompsoni* and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean. *Marine Biology* 156, 3 (2009), 455–467.
- [363] PICCINETTI, C., AND PICCINETTI-MANFRIN, G. Considérations sur la distribution de *Pelagia noctiluca* (Forsskål) dans l’Adriatique de 1976 a1987. In *2nd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste* (1987), pp. 133–140.
- [364] PICHERAL, M., GUIDI, L., STEMMANN, L., KARL, D., IDDAOUD, G., AND GORSKY, G. The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnology and Oceanography-Methods* 8 (2010), 462–473.
- [365] PINARDI, N., AND MASETTI, E. Variability of the large scale general circulation of the Mediterranean Sea from observations and modelling: a review. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 158, 3-4 (2000), 153–174.
- [366] PINNEGAR, J. K., AND POLUNIN, N. V. C. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122, 3 (2000), 399–409.
- [367] PIRAINO, S., FANELLI, G., AND BOERO, F. Variability of species’ roles in marine communities: change of paradigms for conservation priorities. *Marine Biology* 140, 5 (2002), 1067–1074.
- [368] PITT, K. A., BUDARF, A. C., BROWNE, J. G., AND CONDON, R. H. *Bloom and bust: why do blooms of jellyfish collapse?* Springer, 2014, pp. 79–103.
- [369] PITT, K. A., CLEMENT, A.-L., CONNOLLY, R. M., AND THIBAUT-BOTHA, D. Predation by jellyfish on large and emergent zooplankton: implications for benthic–pelagic coupling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 4 (2008), 827–833.
- [370] PITT, K. A., CONNOLLY, R. M., AND MEZIANE, T. Stable isotope and fatty acid tracers in energy and nutrient studies of jellyfish: a review. *Hydrobiologia* 616 (2009), 119–132.
- [371] PITT, K. A., KINGSFORD, M. J., RISSIK, D., AND KOOP, K. Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. *Marine Ecology Progress Series* 351 (2007), 1–13.

- [372] POPP, B. N., GRAHAM, B. S., OLSON, R. J., HANNIDES, C. C. S., LOTT, M. J., LOPEZ-IBARRA, G. A., GALVAN-MAGANA, F., AND FRY, B. Insight into the trophic ecology of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from compound-specific nitrogen isotope analysis of proteinaceous amino acids. *Stable Isotopes as Indicators of Ecological Change 1* (2007), 173–190.
- [373] PORTNER, H. O., AND FARRELL, A. P. Ecology. *Science*, 5902, 690–692.
- [374] POSSATTO, F. E., BARLETTA, M., COSTA, M. F., DO SUL, J. A. I., AND DANTAS, D. V. Plastic debris ingestion by marine catfish: An unexpected fisheries impact. *Marine Pollution Bulletin* 62, 5 (2011), 1098–1102.
- [375] POST, D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 3 (2002), 703–718.
- [376] POST, D. M., LAYMAN, C. A., ARRINGTON, D. A., TAKIMOTO, G., QUATTROCHI, J., AND MONTANA, C. G. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 1 (2007), 179–189.
- [377] PROVENCHER, J. F., BOND, A. L., HEDD, A., MONTEVECCHI, W. A., BIN MUZAFFAR, S., COURCHESNE, S. J., GILCHRIST, H. G., JAMIESON, S. E., MERKEL, F. R., FALK, K., DURINCK, J., AND MALLORY, M. L. Prevalence of marine debris in marine birds from the North Atlantic. *Marine Pollution Bulletin* 84, 1-2 (2014), 411–417.
- [378] PSARRA, S., TSELEPIDES, A., AND IGNATIADES, L. Primary productivity in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean): seasonal and interannual variability. *Progress in Oceanography* 46, 2-4 (2000), 187–204.
- [379] PUJO-PAY, M., CONAN, P., ORIOL, L., CORNET-BARTHAX, V., FALCO, C., GHIGLIONE, J. F., GOYET, C., MOUTIN, T., AND PRIEUR, L. Integrated survey of elemental stoichiometry (C, N, P) from the western to eastern Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8, 4 (2011), 883–899.
- [380] PURCELL, J. E. Feeding ecology of *Rhizophysa eysenhardti*, a siphonophore predator of fish larvae. *Limnology and Oceanography* 26, 3 (1981), 424–432.
- [381] PURCELL, J. E. Predation on fish larvae by *Physalia physalis*, the Portuguese man of war. *Marine Ecology Progress Series* 19, 1-2 (1984), 189–191.
- [382] PURCELL, J. E. Predation on fish larvae and eggs by the hydromedusa *Aequorea victoria* at a herring spawning ground in British-Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46, 8 (1989), 1415–1427.

- [383] PURCELL, J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85, 3 (2005), 461–476.
- [384] PURCELL, J. E. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia* 616 (2009), 23–50.
- [385] PURCELL, J. E., AND ARAI, M. N. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* 451, 1-3 (2001), 27–44.
- [386] PURCELL, J. E., AND DECKER, M. B. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987-2000. *Limnology and Oceanography* 50, 1 (2005), 376–387.
- [387] PURCELL, J. E., MALEJ, A., AND BENOVIĆ, A. Potential links of jellyfish to eutrophication and fisheries. *Ecosystems at the land-sea margin: drainage basin to coastal sea* (1999), 241–263.
- [388] PURCELL, J. E., TILVES, U., FUENTES, V. L., MILISENDA, G., OLARIAGA, A., AND SABATES, A. Digestion times and predation potentials of *Pelagia noctiluca* eating fish larvae and copepods in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 510 (2014), 201–213.
- [389] PURCELL, J. E., UYE, S., AND LO, W. T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series* 350 (2007), 153–174.
- [390] QUENSEN, J. M., BLACK, R., AND WEBB, K. Composition of gelatin from developmental stages of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 70, 3 (1981), 649–651.
- [391] QUERUEL, P., BERNARD, P., GOY, J., AND DANTZER, E. *Pelagia noctiluca* jellyfish poisoning on the Mediterranean coast. *Presse Medicale* 29, 4 (2000), 188–188.
- [392] RAMONDENC, S., GOUTX, M., LOMBARD, F., SANTINELLI, C., STEMMANN, L., GORSKY, G., AND GUIDI, L. 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* 117 (2016), 107–119.
- [393] RASKOFF, K. A. The impact of El nino events on populations of mesopelagic hydromedusae. *Hydrobiologia* 451, 1-3 (2001), 121–129.
- [394] RASKOFF, K. A. Foraging, prey capture, and gut contents of the mesopelagic narcomedusa *Solmissus* spp. (Cnidaria : Hydrozoa). *Marine Biology* 141, 6 (2002), 1099–1107.

- [395] RASKOFF, K. A., SOMMER, F. A., HAMNER, W. M., AND CROSS, K. M. Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *Biological Bulletin* 204, 1 (2003), 68–80.
- [396] RAVEN, J., AND FALKOWSKI, P. Oceanic sinks for atmospheric CO₂. *Plant, Cell and Environment* 22, 6 (1999), 741–755.
- [397] REID, P. C., EDWARDS, M., HUNT, H. G., AND WARNER, A. J. Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* 391, 6667 (1998), 546–546.
- [398] REID, P. C., FISCHER, A. C., LEWIS-BROWN, E., MEREDITH, M. P., SPARROW, M., ANDERSSON, A. J., ANTIA, A., BATES, N. R., BATHMANN, U., BEAUGRAND, G., BRIX, H., DYE, S., EDWARDS, M., FUREVIK, T., GANGSTO, R., HATUN, H., HOPCROFT, R. R., KENDALL, M., KASTEN, S., KEELING, R., LE QUERE, C., MACKENZIE, F. T., MALIN, G., MAURITZEN, C., OLAFSSON, J., PAULL, C., RIGNOT, E., SHIMADA, K., VOGT, M., WALLACE, C., WANG, Z. M., AND WASHINGTON, R. Impacts of the oceans on climate change. *Advances in Marine Biology, Vol 56 56* (2009), 1–150.
- [399] RELINI, L. O., GARIBALDI, F., LANTERI, L., AND RELINI, M. Medusivorous fishes of the Ligurian Sea 1. Chub mackerels and other pelagic fish species sometimes “have the medusa” *Pelagia noctiluca*. *Rapp. Comm. Int. Mer Medit* 39, 2 (2010), 612.
- [400] REVELLES, M., CARDONA, L., AGUILAR, A., BORRELL, A., FERNANDEZ, G., AND SAN FELIX, M. Stable C and N isotope concentration in several tissues of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* from the western Mediterranean and dietary implications. *Scientia Marina* 71, 1 (2007), 87–93.
- [401] REYGONDEAU, G., AND BEAUGRAND, G. Water column stability and *Calanus finmarchicus*. *Journal of Plankton Research* 33, 1 (2011), 119–136.
- [402] RHEIN, M. Deep water formation in the western Mediterranean. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 100, C4 (1995), 6943–6959.
- [403] RIANDEY, V., CHAMPALBERT, G., CARLOTTI, F., TAUPIER-LETAGE, I., AND THIBAUT-BOTHA, D. 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, 11 (2005), 2029–2048.
- [404] RIASCOS, J. M., VILLEGAS, V., AND PACHECO, A. S. Diet composition of the large scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* in a highly productive upwelling centre off northern Chile. *Marine Biology Research* 10, 8 (2014), 791–798.

- [405] RICHARDSON, A. J., BAKUN, A., HAYS, G. C., AND GIBBONS, M. J. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 6 (2009), 312–322.
- [406] RICHARDSON, A. J., AND GIBBONS, M. J. Are jellyfish increasing in response to ocean acidification? *Limnology and Oceanography* 53, 5 (2008), 2040–2045.
- [407] RIGBY, S., AND MILSOM, C. V. Origins, evolution, and diversification of zooplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 (2000), 293–313.
- [408] ROBERT, C. P. *Monte Carlo methods*. Wiley Online Library, 2004.
- [409] ROBINSON, L. M., ELITH, J., HOBDAY, A. J., PEARSON, R. G., KENDALL, B. E., POSSINGHAM, H. P., AND RICHARDSON, A. J. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography* 20, 6 (2011), 789–802.
- [410] RODRIGUEZ, A., RODRIGUEZ, B., AND CARRASCO, M. N. High prevalence of parental delivery of plastic debris in Cory’s shearwaters (*Calonectris diomedea*). *Marine Pollution Bulletin* 64, 10 (2012), 2219–2223.
- [411] ROMAGNAN, J. B., LEGENDRE, L., GUIDI, L., JAMET, J. L., JAMET, D., MOUSSEAU, L., PEDROTTI, M. L., PICHERAL, M., GORSKY, G., SARDET, C., AND STEMMANN, L. Comprehensive model of annual plankton succession based on the whole-plankton time series approach. *Plos One* 10, 3 (2015).
- [412] ROMEO, T., PIETRO, B., PEDA, C., CONSOLI, P., ANDALORO, F., AND FOSSI, M. C. First evidence of presence of plastic debris in stomach of large pelagic fish in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin* 95, 1 (2015), 358–361.
- [413] ROSA, S., PANSERA, M., GRANATA, A., AND GUGLIELMO, L. Interannual variability, growth, reproduction and feeding of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) in the Straits of Messina (Central Mediterranean Sea): Linkages with temperature and diet. *Journal of Marine Systems* 111 (2013), 97–107.
- [414] RUSSELL, F. S. *The medusae of the British Isles*, vol. 2. CUP Archive, 1970.
- [415] SABATES, A., PAGES, F., ATIENZA, D., FUENTES, V., PURCELL, J. E., AND GILI, J. M. Planktonic cnidarian distribution and feeding of *Pelagia noctiluca* in the NW Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 645, 1 (2010), 153–165.
- [416] SALLEO, A., LASPADA, G., AND BARBERA, R. Gadolinium is a powerful blocker of the activation of nematocytes of *Pelagia noctiluca*. *Journal of Experimental Biology* 187 (1994), 201–206.

- [417] SANCHEZ-VIDAL, A., CALAFAT, A., CANALS, M., FRIGOLA, J., AND FABRES, J. Particle fluxes and organic carbon balance across the Eastern Alboran Sea (SW Mediterranean Sea). *Continental Shelf Research* 25, 5-6 (2005), 609–628.
- [418] SANDRINI, L. R., AND AVIAN, M. Biological cycle of *Pelagia noctiluca* - Morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Marine Biology* 74, 2 (1983), 169–174.
- [419] SANDRINI, L. R., AND AVIAN, M. Feeding mechanism of *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa, Semaestomeae) - Laboratory and open sea observations. *Marine Biology* 102, 1 (1989), 49–55.
- [420] SANDRINI, L. R., AND AVIAN, M. Reproduction of *Pelagia noctiluca* in the central and northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia* 216 (1991), 197–202.
- [421] SANTINELLI, C., HANSELL, D. A., AND D'ALCALA, M. R. Influence of stratification on marine dissolved organic carbon (DOC) dynamics: The Mediterranean Sea case. *Progress in Oceanography* 119 (2013), 68–77.
- [422] SANTINELLI, C., NANNICINI, L., AND SERITTI, A. DOC dynamics in the meso and bathypelagic layers of the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 57, 16 (2010), 1446–1459.
- [423] SANZ-MARTIN, M., PITT, K. A., CONDON, R. H., LUCAS, C. H., DE SANTANA, C. N., AND DUARTE, C. M. Flawed citation practices facilitate the unsubstantiated perception of a global trend toward increased jellyfish blooms. *Global Ecology and Biogeography* 25, 9 (2016), 1039–1049.
- [424] SATO, R., TANAKA, Y., AND ISHIMARU, T. House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research* 23, 4 (2001), 415–423.
- [425] SCHNEIDER, G. Estimation of food demands of *Aurelia aurita* medusae populations in the Kiel Bight/western Baltic. *Ophelia* 31, 1 (1989), 17–27.
- [426] SCHUYLER, Q., HARDESTY, B. D., WILCOX, C., AND TOWNSEND, K. Global analysis of anthropogenic debris ingestion by sea turtles. *Conservation Biology* 28, 1 (2014), 129–139.
- [427] SHAPIRO, G. I., HUTHNANCE, J. M., AND IVANOV, V. V. Dense water cascading off the continental shelf. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 108, C12 (2003).
- [428] SHELDON, R. W., PRAKASH, A., AND SUTCLIFF, W. H. Size distribution of particles in ocean. *Limnology and Oceanography* 17, 3 (1972), 327–340.

- [429] SHIGANOVA, T., AND MALEJ, A. Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea. *Journal of Plankton Research* 31, 1 (2008), 61–71.
- [430] SHIGANOVA, T. A. *Mnemiopsis leidyi* abundance in the Black Sea and its impact on the pelagic community. *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea, and North Sea* 27 (1997), 117–129.
- [431] SHIGANOVA, T. A., CHRISTOU, E. D., BULGAKOVA, J. V., SIOKOU-FRANGOU, I., ZERVOUDAKI, S., AND SIAPATIS, A. Distribution and biology of *Mnemiopsis leidyi* in the Northern Aegean Sea, and comparison with the indigenous *Bolinopsis vitrea*. *Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas* 35 (2004), 113–135.
- [432] SHIGANOVA, T. A., CHRISTOU, E. D., AND SIOKOU-FRANGOU, I. First recording of the non-native species *Beroe ovata* Mayer 1912 in the Aegean Sea. *Mediterranean Marine Science* 8, 1 (2007), 5–14.
- [433] SHIGANOVA, T. A., MIRZOYAN, Z. A., STUDENIKINA, E. A., VOLOVIK, S. P., SIOKOU-FRANGOU, I., ZERVOUDAKI, S., CHRISTOU, E. D., SKIRTA, A. Y., AND DUMONT, H. J. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology* 139, 3 (2001), 431–445.
- [434] SHIH, Y. Y., HUNG, C. C., GONG, G. C., CHUNG, W. C., WANG, Y. H., LEE, I. H., CHEN, K. S., AND HO, C. Y. Enhanced particulate organic carbon export at eddy edges in the oligotrophic western North Pacific Ocean. *Plos One* 10, 7 (2015).
- [435] SHIMOMURA, O. *Bioluminescence: chemical principles and methods*. World Scientific, 2006.
- [436] SHIMOMURA, O., JOHNSON, F. H., AND SAIGA, Y. Extraction, purification and properties of aequorin, a bioluminescent protein from the luminous hydromedusan, *Aequorea*. *Journal of Cellular Physiology* 59, 3 (1962), 223–239.
- [437] SHOULDERS, M. D., AND RAINES, R. T. Collagen structure and stability. *Annual Review of Biochemistry* 78 (2009), 929–958.
- [438] SIEGENTHALER, U., AND SARMIENTO, J. L. Atmospheric Carbon-Dioxide and the Ocean. *Nature* 365, 6442 (1993), 119–125.
- [439] SILGUERO, J. M. B., AND ROBISON, B. H. Seasonal abundance and vertical distribution of mesopelagic calycophoran siphonophores in Monterey Bay, CA. *Journal of Plankton Research* 22, 6 (2000), 1139–1153.

- [440] SIOKOU-FRANGOU, I., CHRISTAKI, U., MAZZOCCHI, M. G., MONTRESOR, M., D'ALCALA, M. R., VAQUE, D., AND ZINGONE, A. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 5 (2010), 1543–1586.
- [441] SMITH, B. E., COLLIE, J. S., AND LENGYEL, N. L. Fish trophic engineering: Ecological effects of the invasive ascidian *Didemnum vexillum* (Georges Bank, northwestern Atlantic). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 461 (2014), 489–498.
- [442] SMITH, D. C., SIMON, M., ALLDREDGE, A. L., AND AZAM, F. Intense hydrolytic enzyme-activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature* 359, 6391 (1992), 139–142.
- [443] SMITH, K. L., SHERMAN, A. D., HUFFARD, C. L., MCGILL, P. R., HENTHORN, R., VON THUN, S., RUHL, H. A., KAHRU, M., AND OHMAN, M. D. Large salp bloom export from the upper ocean and benthic community response in the abyssal northeast Pacific: Day to week resolution. *Limnology and Oceanography* 59, 3 (2014), 745–757.
- [444] SOHRIN, R., AND SEMPERE, R. Seasonal variation in total organic carbon in the northeast Atlantic in 2000-2001. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans* 110, C7 (2005).
- [445] SOMOT, S., SEVAULT, F., AND DEQUE, M. Transient climate change scenario simulation of the mediterranean sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model. *Climate Dynamics* 27, 7-8 (2006), 851–879.
- [446] SPEICHER, E. A., MORAN, S. B., BURD, A. B., DELFANTI, R., KABERI, H., KELLY, R. P., PAPUCCI, C., SMITH, J. N., STAVRAKAKIS, S., TORRICELLI, L., AND ZERVAKIS, V. Particulate organic carbon export fluxes and size-fractionated POC/Th-234 ratios in the Ligurian, Tyrrhenian and Aegean Seas. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 53, 11 (2006), 1810–1830.
- [447] STAVRAKAKIS, S., GOGOU, A., KRASAKOPOULOU, E., KARAGEORGIS, A. P., KONTOYIANNIS, H., ROUSAKIS, G., VELAORAS, D., PERIVOLIOTIS, L., KAMBOURI, G., STAVRAKAKI, I., AND LYKOUSIS, V. Downward fluxes of sinking particulate matter in the deep Ionian Sea (NESTOR site), eastern Mediterranean: seasonal and interannual variability. *Biogeosciences* 10, 11 (2013), 7235–7254.
- [448] STEINBERG, D. K., AND LANDRY, M. R. Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual Review of Marine Sciences, Vol 9* 9 (2017), 413–444.
- [449] STEMMANN, L., GORSKY, G., MARTY, J. C., PICHERAL, M., AND MIQUEL, J. C. Four-year study of large-particle vertical distribution (0-1000 m) in the NW Mediter-

- ranean in relation to hydrology, phytoplankton, and vertical flux. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 49, 11 (2002), 2143–2162.
- [450] STEMMANN, L., JACKSON, G. A., AND IANSON, D. A vertical model of particle size distributions and fluxes in the midwater column that includes biological and physical processes - part I: model formulation. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 51, 7 (2004), 865–884.
- [451] STEMMANN, L., PICHERAL, M., AND GORSKY, G. Diel variation in the vertical distribution of particulate matter (> 0.15 mm) in the NW Mediterranean Sea investigated with the Underwater Video Profiler. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 47, 3 (2000), 505–531.
- [452] STEMMANN, L., PRIEUR, L., LEGENDRE, L., TAUPIER-LETAGE, I., PICHERAL, M., GUIDI, L., AND GORSKY, G. Effects of frontal processes on marine aggregate dynamics and fluxes: An interannual study in a permanent geostrophic front (NW Mediterranean). *Journal of Marine Systems* 70, 1-2 (2008), 1–20.
- [453] STEMMANN, L., YOUNGBLUTH, M., ROBERT, K., HOSIA, A., PICHERAL, M., PATERSON, H., IBANEZ, F., GUIDI, L., LOMBARD, F., AND GORSKY, G. Global zoogeography of fragile macrozooplankton in the upper 100-1000 m inferred from the underwater video profiler. *Ices Journal of Marine Science* 65, 3 (2008), 433–442.
- [454] STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G.-K., TIGNOR, M., ALLEN, S. K., BOSCHUNG, J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, V., AND MIDGLEY, P. M. Climate change 2013: The physical science basis. contribution of working Group I to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1535 pp, 2013.
- [455] STONE, J. P., AND STEINBERG, D. K. Salp contributions to vertical carbon flux in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 113 (2016), 90–100.
- [456] STRIBY, L. Biogéochimie de la matière organique dans une structure physique casuunidimensionnelle (mer Ligure) et d’une structure physique frontale (front Almería-Oran). variations spatio-temporelles de la fraction lipidiques à petite échelle. pp211.
- [457] STROMBERG, K. H. P., SMYTH, T. J., ALLEN, J. I., PITOIS, S., AND O’BRIEN, T. D. Estimation of global zooplankton biomass from satellite ocean colour. *Journal of Marine Systems* 78, 1 (2009), 18–27.
- [458] SUCHMAN, C. L., BRODEUR, R. D., DALY, E. A., AND EMMETT, R. L. Large medusae in surface waters of the Northern California Current: variability in relation to environmental conditions. *Hydrobiologia* 690, 1 (2012), 113–125.

- [459] SULLIVAN, L. J., AND GIFFORD, D. J. Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research* 26, 4 (2004), 417–431.
- [460] SUN, C., ZHAO, Y., LI, H., DONG, Y., MACISAAC, H. J., AND ZHAN, A. Unreliable quantitation of species abundance based on high-throughput sequencing data of zooplankton communities. *Aquatic Biology* 24, 1 (2015), 9–15.
- [461] SUN, D.-L., JIANG, X., WU, Q. L., AND ZHOU, N.-Y. Intragenomic heterogeneity of 16S rRNA genes causes overestimation of prokaryotic diversity. *Applied and environmental microbiology* 79, 19 (2013), 5962–5969.
- [462] SUN, X. X., LI, Q. J., ZHU, M. L., LIANG, J. H., ZHENG, S., AND ZHAO, Y. F. Ingestion of microplastics by natural zooplankton groups in the northern South China Sea. *Marine Pollution Bulletin* 115, 1-2 (2017), 217–224.
- [463] SWEETMAN, A. K., AND CHAPMAN, A. First observations of jelly-falls at the seafloor in a deep-sea fjord. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 58, 12 (2011), 1206–1211.
- [464] SWEETMAN, A. K., SMITH, C. R., DALE, T., AND JONES, D. O. B. Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281, 1796 (2014).
- [465] SYVARANTA, J., HARROD, C., KUBICEK, L., CAPPANERA, V., AND HOUGHTON, J. D. R. Stable isotopes challenge the perception of ocean sunfish *Mola mola* as obligate jellyfish predators. *Journal of Fish Biology* 80, 1 (2012), 225–231.
- [466] TAMBURINI, C., GOUTX, M., GUIGUE, C., GAREL, M., LEFEVRE, D., CHARRIERE, B., SEMPERE, R., PEPA, S., PETERSON, M. L., WAKEHAM, S., AND LEE, C. Effects of hydrostatic pressure on microbial alteration of sinking fecal pellets. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 56, 18 (2009), 1533–1546.
- [467] TESTOR, P., AND GASCARD, J. C. Post-convection spreading phase in the Northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 53, 5 (2006), 869–893.
- [468] THINGSTAD, T. F., AND RASSOULZADEGAN, F. Nutrient limitations, microbial food webs, and biological C-pumps - suggested interactions in a P-limited Mediterranean. *Marine Ecology-Progress Series* 117, 1-3 (1995), 299–306.
- [469] THOMPSON, R. C. Plastic debris in the marine environment: consequences and solutions. *Marine Nature Conservation in Europe* 193 (2006), 107–115.

- [470] THOR, P. Elevated respiration rates of the neritic copepod *Acartia tonsa* during recovery from starvation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 283, 1-2 (2003), 133–143.
- [471] THORPE, R. B., AND BIGG, G. R. Modelling the sensitivity of Mediterranean Outflow to anthropogenically forced climate change. *Climate Dynamics* 16, 5 (2000), 355–368.
- [472] TILVES, U., PURCELL, J. E., FUENTES, V. L., TORRENTS, A., PASCUAL, M., RAYA, V., GILI, J. M., AND SABATES, A. Natural diet and predation impacts of *Pelagia noctiluca* on fish eggs and larvae in the NW Mediterranean. *Journal of Plankton Research* 38, 5 (2016), 1243–1254.
- [473] TOBE, K., MEYER, B., AND FUENTES, V. Detection of zooplankton items in the stomach and gut content of larval krill, *Euphausia superba*, using a molecular approach. *Polar Biology* 33, 3 (2010), 407–414.
- [474] TOWANDA, T., AND THUESEN, E. V. Ectosymbiotic behavior of *Cancer gracilis* and its trophic relationships with its host *Phacellophora camtschatica* and the parasitoid *Hyperia medusarum*. *Marine Ecology Progress Series* 315 (2006), 221–236.
- [475] TURAN, C., GÜRLEK, M., YAĞLIOĞLU, D., AND SEYHAN, D. A new alien jellyfish species in the Mediterranean Sea-*Aequorea globosa* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria: Hydrozoa). *Journal of Black Sea/Mediterranean Environment* 17, 3 (2011).
- [476] UITZ, J., CLAUSTRE, H., MOREL, A., AND HOOKER, S. B. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 111, C8 (2006).
- [477] UMANI, S. F. Pelagic production and biomass in the Adriatic Sea. *Scientia Marina* 60 (1996), 65–77.
- [478] U.N.E.P. Jellyfish blooms in the Mediterranean: Proceedings of the II workshop on jellyfish in the Mediterranean Sea. U. N. E. P. (eds.), Ed., p. 320pp.
- [479] UYE, S., AND SHIMAUCHI, H. Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research* 27, 3 (2005), 237–248.
- [480] UYE, S.-I. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton and Benthos Research* 3, Supplement (2008), 125–131.

- [481] UYE, S.-I., AND UETA, U. Recent increase of jellyfish populations and their nuisance to fisheries in the Inland Sea of Japan. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography (Japan)* (2004).
- [482] VAN FRANKEKER, J. A., BLAIZE, C., DANIELSEN, J., FAIRCLOUGH, K., GOLLAN, J., GUSE, N., HANSEN, P. L., HEUBECK, M., JENSEN, J. K., LE GUILLOU, G., OLSEN, B., OLSEN, K. O., PEDERSEN, J., STIENEN, E. W. M., AND TURNER, D. M. Monitoring plastic ingestion by the northern fulmar *Fulmarus glacialis* in the North Sea. *Environmental Pollution* 159, 10 (2011), 2609–2615.
- [483] VAN WAMBEKE, F., GOUTX, M., STRIBY, L., SEMPERE, R., AND VIDUSSI, F. Bacterial dynamics during the transition from spring bloom to oligotrophy in the northwestern Mediterranean Sea: relationships with particulate detritus and dissolved organic matter. *Marine Ecology Progress Series* 212 (2001), 89–105.
- [484] VANDER ZANDEN, M. J., AND RASMUSSEN, J. B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46, 8 (2001), 2061–2066.
- [485] VANDERKLIFF, M. A., AND PONSARD, S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136, 2 (2003), 169–182.
- [486] VANDROMME, P., STEMMANN, L., BERLINE, L., GASPARINI, S., MOUSSEAU, L., PREJGER, F., PASSAFIUME, O., GUARINI, J. M., AND GORSKY, G. Inter-annual fluctuations of zooplankton communities in the Bay of Villefranche-sur-mer from 1995 to 2005 (Northern Ligurian Sea, France). *Biogeosciences* 8, 11 (2011), 3143–3158.
- [487] VESTHEIM, H., AND JARMAN, S. N. Blocking primers to enhance PCR amplification of rare sequences in mixed samples—a case study on prey DNA in antarctic krill stomachs. *Frontiers in zoology* 5, 1 (2008), 12.
- [488] VOLK, T., AND HOFFERT, M. I. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present* (1985), 99–110.
- [489] VON, S. E. Beobachtungen an mednsen. *Zoologische Jahrbucher* 61 (1945), 296–336.
- [490] WAKEHAM, S. G., LEE, C., PETERSON, M. L., LIU, Z. F., SZLOSEK, J., PUTNAM, I. F., AND XUE, J. H. Organic biomarkers in the twilight zone-time series and settling velocity sediment traps during MedFlux. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 56, 18 (2009), 1437–1453.
- [491] WALD, A. Sequential tests of statistical hypotheses. *Annals of Mathematical Statistics* 16, 2 (1945), 117–186.

- [492] WEBB, K. L., SCHIMPF, A. L., AND OLMON, J. Free amino-acid composition of scyphozoan polyps of *Aurelia aurita*, *Chrysaora quinquecirrha* and *Cyanea capillata* at various salinities. *Comparative Biochemistry and Physiology* 43, 3B (1972), 653.
- [493] WEST, E. J., WELSH, D. T., AND PITT, K. A. Influence of decomposing jellyfish on the sediment oxygen demand and nutrient dynamics. *Hydrobiologia* 616 (2009), 151–160.
- [494] WIDMER, C. L. *How to keep jellyfish in aquariums: an introductory guide for maintaining healthy jellies*. Wheatmark, 2008.
- [495] WILEY, E. O., MCNYSET, K. M., PETERSON, A. T., ROBINS, C. R., AND STEWART, A. M. Niche modeling perspective on geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm.
- [496] XIAN, W. W., KANG, B., AND LIU, R. Y. Jellyfish blooms in the Yangtze Estuary. *Science* 307, 5706 (2005), 41–41.
- [497] YAHIA, M. N. D., BATISTIC, M., LUCIC, D., FERNÁNDEZ DE PUELLES, M. L., LICANDRO, P., MALEJ, A., MOLINERO, J.-C., SIOKOU-FRANGOU, I., ZERVOUDAKI, S., PRIETO, L., AND GOY, J. 2. Are the outbreaks of *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) more frequent in the Mediterranean basin? *In Workshop to Compare Zooplankton Ecology and Methodologies between the Mediterranean and the North Atlantic (WKZEM)* (2010), p. 8.
- [498] YOU, K., MA, C., GAO, H., LI, F., ZHANG, M., QIU, Y., AND WANG, B. Research on the jellyfish (*Rhopilema esculentum* kishinouye) and associated aquaculture techniques in China: current status. *Aquaculture International* 15, 6 (2007), 479–488.
- [499] YOUNGBLUTH, M., SORNES, T., HOSIA, A., AND STEMMANN, L. Vertical distribution and relative abundance of gelatinous zooplankton, *in situ* observations near the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 55, 1-2 (2008), 119–125.
- [500] ZAGAMI, G., BADALAMENTI, F., GUGLIELMO, L., AND MANGANARO, A. Short-term variations of the zooplankton community near the Straits of Messina (North-eastern Sicily): Relationships with the hydrodynamic regime. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 42, 5 (1996), 667–681.
- [501] ZAITSEV, Y. P. Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fisheries Oceanography* 1, 2 (1992), 180–189.
- [502] ZAVATARELLI, M., AND MELLOR, G. L. A numerical study of the Mediterranean-Sea circulation. *Journal of Physical Oceanography* 25, 6 (1995), 1384–1414.

- [503] ZAVODNIK, D. Spatial aggregations of the swarming jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). *Marine Biology* 94, 2 (1987), 265–269.
- [504] ZAVODNIK, D. *On the food and feeding in the North Adriatic of Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). United Nations Environment Programme (eds.), 1991, pp. pp. 212–216.
- [505] ZELDIS, J. R., DAVIS, C. S., JAMES, M. R., BALLARA, S. L., BOOTH, W. E., AND CHANG, F. H. Salp grazing - effects on phytoplankton abundance, vertical-distribution and taxonomic composition in a coastal habitat. *Marine Ecology Progress Series* 126, 1-3 (1995), 267–283.
- [506] ZERVOUDAKI, S., CHRISTOU, E. D., NIELSEN, T. G., SIOKOU-FRANGOU, I., ASSIMAKOPOULOU, G., GIANNAKOUROU, A., MAAR, M., PAGOU, K., KRASAKOPOULOU, E., CHRISTAKI, U., AND MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. The importance of small-sized copepods in a frontal area of the Aegean Sea. *Journal of Plankton Research* 29, 4 (2007), 317–338.
- [507] ZHOU, K. B., DAI, M. H., KAO, S. J., WANG, L., XIU, P., CHAI, F., TIAN, J. W., AND LIU, Y. Apparent enhancement of Th-234-based particle export associated with anticyclonic eddies. *Earth and Planetary Science Letters* 381 (2013), 198–209.
- [508] ZOHARY, T., BRENNER, S., KROM, M. D., ANGEL, D. L., KRESS, N., LI, W. K. W., NEORI, A., AND YACOBI, Y. Z. Buildup of microbial biomass during deep winter mixing in a Mediterranean warm-core eddy. *Marine Ecology Progress Series* 167 (1998), 47–57.
- [509] ZUNIGA, D., CALAFAT, A., SANCHEZ-VIDAL, A., CANALS, M., PRICE, B., HEUSSNER, S., AND MISEROCCHI, S. Particulate organic carbon budget in the open Algero-Balearic Basin (Western Mediterranean): Assessment from a one-year sediment trap experiment. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 54, 9 (2007), 1530–1548.

Abstract

The term “plankton” refers to all the organisms drifting in the water following the currents. Commonly, the vegetable autotrophic and mainly photosynthetic, “phytoplankton” is distinguished from the heterotrophic and animal “zooplankton”. In the last decades, many studies reported an increase in the abundances and spatial distributions of gelatinous zooplankton in many oceans. Even if the concept of “jellyfication of the oceans” needs to be used with caution, jellyfish populations show an increase in Mediterranean Sea over the last 40 years. The species *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) is considered as the most abundant jellyfish in the Mediterranean basin since the 70s. Due to its massive presence in this area, it is essential to evaluate precisely the impact of *P. noctiluca* on both biogeochemical cycles and pelagic ecosystem structure. Thus, the contribution of *P. noctiluca* to the two main factors regulating the biological carbon transfer in the oceans: carbon sequestration *via* the biological carbon pump and carbon transfer through trophic networks.

This manuscript is divided in 3 main sections : (i) providing an initial budget of the particulate ($\text{POC}_{\text{total}}$) and dissolved organic carbon (DOC) in the Mediterranean sea, (ii) building an ecophysiological model of *P. noctiluca* to estimate its contribution to the biological carbon pump, and (iii) assessing the trophic level of *P. noctiluca* and its potential impact on lower trophic levels.

First, we built a database of $\text{POC}_{\text{total}}$ measurements collected between 1991 and 2011 by drifting sediment traps and estimated using the Underwater Vision Profiler (UVP). Analysing this database highlighted the West-East decreasing gradient of particles size and export following physical and biological processes. The modelling approach, coupled with the innovative application of the “Statistical Model Checking Engine” (SMCE) method, was used to estimate the amount of fecal matter produced by *P. noctiluca* that is exported to the deep ocean ($\text{POC}_{\text{jelly}}$). The comparison between $\text{POC}_{\text{total}}$ and $\text{POC}_{\text{jelly}}$ in the Ligurian Sea revealed that the contribution of *P. noctiluca* to the biological carbon pump is low at the regional scale, but potentially important at the local scale. The trophic diet of *P. noctiluca* was studied through gut contents, and stable isotopes analyses performed on jellyfishes from laboratory cultures and/or *in situ* sampling. Our observations are in line with previous studies that demonstrate that *P. noctiluca* is an opportunistic species. Nevertheless, our results suggest that the standard isotope fractionation that is commonly applied to identify shifts in trophic levels between marine organisms ($+1\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$; $+3\text{‰ } \delta^{15}\text{N}$) could be inappropriate to define the trophic level of jellyfish.

The results obtained during my PhD lead to several research perspectives: (i) defining the environmental niche model of gelatinous zooplankton in order to predict potential future trends, (ii) designing an ambitious experimental system to test the results obtained in the laboratory and with modelling approach in condition that are similar to those *in situ*, (iii) identifying and characterizing the role of gelatinous zooplankton in the depollution of surface waters to the detriment of deep sea ecosystems, and (iv) using genomics and numerical approaches such as co-occurrence networks to infer the position of *P. noctiluca* and other gelatinous plankton in marine food webs.

Résumé

Le terme plancton désigne l'ensemble des organismes dérivant au grès des courants marins. On distingue le plancton végétal et principalement photosynthétique, "le phytoplancton", du plancton animal hétérotrophe, "le zooplancton". Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ont documenté une croissance de l'abondance et de la distribution spatiale du zooplancton gélatineux à travers diverses régions. Même si le terme "gélification" des océans doit être utilisé avec beaucoup de précaution, des régions comme la mer Méditerranée montre une constante augmentation des méduses au cours de ces 40 dernières années. L'espèce *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775) est considérée comme étant la méduse la plus abondante du bassin méditerranéen depuis les années 70. Du fait de leur présence massive dans cette région, il est primordial d'évaluer précisément l'impact de *P. noctiluca* à la fois sur les cycles biogéochimiques et sur la structuration des écosystèmes pélagiques. Pour cela, les deux processus majeurs de transfert de matière dans l'écosystème doivent être étudiés : la séquestration de carbone *via* la pompe biologique et le transfert de carbone au travers des réseaux trophiques.

Cette thèse s'articule autour de trois axes majeurs: (i) réaliser un premier bilan de l'export de carbone organique particulaire ($\text{POC}_{\text{total}}$) et dissous (DOC) en mer Méditerranée, (ii) construire un modèle écophysologique de *P. noctiluca* pour déterminer la contribution de cette méduse à la pompe biologique, et (iii) évaluer le niveau trophique de *P. noctiluca* et son potentiel impact sur les niveaux trophiques inférieurs.

Nous avons dans un premier temps créé une base de donnée de mesures de $\text{POC}_{\text{total}}$ collectées entre 1991 et 2001, par des trappes à sédiments dérivantes et estimées à l'aide du profileur de vision marine (UVP). Nous avons ainsi souligné l'existence d'un gradient longitudinal décroissant de la taille et de l'export des particules d'Ouest en Est en lien avec des processus physiques et biologiques. L'approche par modélisation couplée à une méthode innovante d'inférence de paramètres (*Statistical Model Checking Engine*) a permis d'estimer la quantité de matière fécale produite par *P. noctiluca* et susceptible de sédimenter vers l'océan profond ($\text{POC}_{\text{jelly}}$). La comparaison entre le $\text{POC}_{\text{total}}$ et le $\text{POC}_{\text{jelly}}$ en mer Ligure a révélé que la contribution de *P. noctiluca* à la pompe biologique est faible à l'échelle régionale mais potentiellement forte à l'échelle locale. Le régime trophique de *P. noctiluca* a été étudié *via* des analyses de contenus stomacaux et d'isotopes stables sur des méduses cultivées en laboratoire et/ou prélevées *in situ*. Nos observations démontrent que *P. noctiluca* est une espèce opportuniste. Néanmoins nos résultats suggèrent que le fractionnement isotopique communément appliqué pour de nombreuses espèces marines entre chaque niveau trophique ($+1\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$; $+3\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$) pourrait être inapproprié pour définir le niveau trophique des méduses.

Les travaux réalisés au cours de cette thèse sont une première étape et ouvre la porte à de nombreuses perspectives de recherche : (i) déterminer la niche écologique du zooplancton gélatineux pour prédire les tendances futures, (ii) développer un dispositif expérimental ambitieux qui permettrait de tester les résultats obtenus en laboratoire et par modélisation dans un cadre se rapprochant des conditions *in situ*, (iii) identifier et caractériser le rôle du zooplancton gélatineux sur la dépollution des eaux de surfaces au détriment des écosystèmes profonds et (iv) utiliser des approches génomique et numérique tels que les réseaux de co-occurrences pour identifier la place de *P. noctiluca* et d'autres gélatineux dans les réseaux trophiques.