



**HAL**  
open science

# Distribution and function of mesozooplankton in the first kilometer of the global ocean

Yawouvi Dodji Soviadan

► **To cite this version:**

Yawouvi Dodji Soviadan. Distribution and function of mesozooplankton in the first kilometer of the global ocean. Biodiversity and Ecology. Sorbonne Université, 2021. English. NNT : 2021SORUS469 . tel-03731365

**HAL Id: tel-03731365**

**<https://theses.hal.science/tel-03731365>**

Submitted on 21 Jul 2022

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

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# THESE

SORBONNE UNIVERSITE

Ecole Doctorale des Sciences de l'Environnement d'Ile de France ED129

par SOVIADAN Yawouvi Dodji

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE SORBONNE UNIVERSITE

Spécialité : Océanographie et Ecologie Marine

---

## **Distribution et fonction du mésozooplancton dans le premier kilomètre de l'océan mondial**

---

Soutenue le 20/07/2021 devant un jury composé de :

Pr. Eric Thiebaut (SU, [eric.thiebaut@sb-roscoff.fr](mailto:eric.thiebaut@sb-roscoff.fr) )

Pr. Benoît Sautour (U-Bordeaux, [benoit.sautour@u-bordeaux.fr](mailto:benoit.sautour@u-bordeaux.fr) )

Rapporteur Pr. Jean-Louis Jamet (U-Toulon, [jean-louis.jamet@univ-tln.fr](mailto:jean-louis.jamet@univ-tln.fr) )

Rapporteur Dr. Leo Berline (MIO, [leo.berline@mio.osupytheas.fr](mailto:leo.berline@mio.osupytheas.fr) )

Dr. Jean-Baptiste Romagnan (IFREMER, [Jean.Baptiste.Romagnan@ifremer.fr](mailto:Jean.Baptiste.Romagnan@ifremer.fr) )

Directeur de thèse Pr. Lars STEMMANN (SU, [stemmann@obs-vlfr.fr](mailto:stemmann@obs-vlfr.fr))

Co-Directeur de thèse Pr. Kissao GNANDI (LG-UL Togo, [kgnandi@yahoo.fr](mailto:kgnandi@yahoo.fr) )



# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse Lars Stemmann et Kissao Gnandi pour la confiance qu'ils m'ont témoignée en acceptant de diriger mes recherches de doctorat. Tout au long de ces années, ils ont su, chacun à leur manière, guider ma réflexion et mes initiatives, et mettre à ma disposition les moyens nécessaires à la réalisation de ce travail. Merci à Lars Stemman pour sa grande disponibilité même en dehors des heures de travail et durant les moments difficiles de cette thèse surtout pendant la crise sanitaire et pendant mon arrêt maladie. Mon Dieu vous rendra au centuple tous vos bienfaits. Merci profondément pour les nombreuses opportunités que vous m'avez offert d'exposer mon travail auprès de mes pairs.

J'adresse toute ma reconnaissance à Mesdames Anne Corval (ancienne) et E. Christians (nouvelle), directrices de l'institut de la mer de Villefranche, qui m'ont hébergé tout au long de cette thèse dans leur institut. Aussi je remercie Messieurs Antoine Sciandra (ancien) et Rodolphe Lemée (nouveau) directeurs du laboratoire de Villefranche sur Mer pour leur accueil au sein du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer.

Je tiens également à remercier toutes les personnes impliquées de près ou de loin dans la collecte des échantillons et des données qui ont servi à l'élaboration de ce travail.

Un immense merci au personnel de la Plateforme d'Imagerie Quantitative (PIQv) supervisé par Marc Picheral: Laëtitia Jalabert et Amanda Elineau pour leur contribution essentielle dans l'élaboration des données de zooplancton qui ont été utilisées pour cette thèse. Merci à tous les membres de l'équipe COMPLEX (COMPUTational PLankton Ecology) pour leur sympathie au quotidien (Fabien Lombard, Jean-Olivier Irisson, Corine Desnos, Lionnel Guidi et tous ceux que j'oublie ici). J'adresse également mes remerciements les plus amicaux à Camille Merland, Manoela C. Brandão et Emilia Trudnowska pour leur aide précieuse dans l'identification et le tri des images de zooplancton. Je remercie Fabio Benedetti, Sakina-Dorothee Ayata, Rainer Kiko pour leur aide dans l'analyse des données et la rédaction de mon premier article.

Je remercie également tous les membres du consortium Tara que j'ai croisés lors des séminaires de Tara et d'EMBL ou par mail et tous les autres que je n'ai jamais rencontrés personnellement mais sans qui une partie de ce travail n'aurait pas pu voir le jour. Un grand merci à Janique Etienne et au FFEM (Fonds Français pour l'Environnement Mondial) d'avoir soutenus ce projet. Je n'oublie pas tous les postdoctorants de TARA et FFEM, merci à vous tous.

Je n'oublie pas de remercier les nombreux stagiaires qui ont participé à la vie de notre équipe au long de ces quatre années de thèse, et tout particulièrement, Leatitia Drago, Telma panaiotis, Hannah Haines, pour leur aide et leur implication dans les projets en lien avec ma thèse, et pour lesquels ils ont beaucoup donné.

Mes remerciements s'adressent aussi aux secrétariats du LOV : Isabelle Courtois, Corinne Poutier, Anne Siberlmann, pour leur aide dans les démarches administratives, leur disponibilité et leur gentillesse. Je remercie également Martine Fioroni pour son aide précieuse en formation Zotero pour la bibliographie.

Je tiens à remercier également tous les amis et partenaires avec qui j'ai passé ces années, pour les bons moments, les balades que nous avons partagés (Romy, Baye, André ...).

C'est avec émotion que j'adresse ma reconnaissance à ma famille, mes parents, mes frères et sœurs, qui ont été là et qui m'ont soutenu dans toutes les situations.

Enfin... Thérèse, mon épouse, mon Amour, et mes enfants Arielle et Graceful, je veux vous exprimer tout l'amour que je vous porte, ainsi que la plus immense gratitude pour m'avoir porté et supporté pendant ces années. Vous avez été mon bonheur et mes joies. Merci de m'avoir amené une fois encore plus haut dans mes projets, merci tout simplement. Merci du fond du coeur.

A Yéhoshoua ha Mashiah la Gloire.

## Résumé

Le mésozooplancton désigne l'ensemble des animaux aquatiques compris entre 200  $\mu\text{m}$  et 2000  $\mu\text{m}$ , qui ne peuvent pas s'affranchir des courants. La variabilité du mésozooplancton joue un rôle majeur dans le cycle du carbone et les changements globaux à travers des effets directs et indirects. Il se distribue sur toute la colonne d'eau depuis la surface jusqu'aux abysses. La zone mésopélagique (entre 200 et 1000 m de profondeur) constitue une couche d'eau critique en raison des processus physiques et biologiques affectant les flux de carbone qui s'y déroulent. Toutefois, le mésozooplancton mésopélagique est rarement étudié, en raison des contraintes d'échantillonnage et de la méconnaissance taxonomique d'une communauté encore peu étudiée.

La collection d'échantillons de l'expédition Tara Océans analysée par imagerie au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer a permis de générer une base de données de mésozooplancton d'emprise globale, de la surface jusqu'à la limite inférieure de la zone mésopélagique (1000 m). La combinaison des données taxonomiques et morphométriques générées par l'imagerie permet: i) de décrire la structure faunistique du mésozooplancton ; ii) d'étudier sa structure en taille; et iii) de calculer les taux physiologiques des crustacés pour estimer leur contribution au budget de carbone dans l'océan global, de la surface jusqu'à 1000 m. Ces données ont été augmentées des données de la campagne Malaspina, des récentes campagnes Geomar et des données d'imagerie *in-situ* de profils verticaux de particules (profileur de vision sous-marine, UVP) de Tara Océans. Cette thèse est une première étape vers l'analyse des variables descriptrices et la distribution des communautés de mésozooplancton dans la zone mésopélagique à l'échelle globale, en relation avec les flux verticaux de particules et les variables hydrologiques et biogéochimiques.

Nos résultats montrent que la structure des communautés mésozooplanctoniques épipélagiques à l'échelle globale dépend essentiellement de la température, de la composition du phytoplancton, et de la matière organique particulaire produite en surface. Dans la couche mésopélagique, les principaux facteurs structurant le mésozooplancton sont la composition du phytoplancton de surface, la concentration en particules, la température et la concentration en oxygène dissous. La structure en taille du mésozooplancton a été étudiée à travers l'analyse des pentes et des formes des spectres de taille en biomasse normalisée ou en biovolume normalisé (NBSS). Nos résultats montrent que la position dans la colonne d'eau (profondeur) est un facteur plus important que l'effet de la latitude pour expliquer les différences entre communautés de mésozooplancton (abondances relatives des taxons, biomasse, NBSS). Les NBSS observés dans les régions tropicales sont le reflet d'une diminution drastique de l'abondance du mésozooplancton, s'accompagnant d'une diminution de leurs pentes spectrales (plus pentues), tandis que leurs formes changent peu. Les NBSS du grand mésozooplancton et des particules  $> 500 \mu\text{m}$  ESD obtenus à partir de deux méthodes différentes (collecte au filet et imagerie par ZooScan, et imagerie *in situ*, UVP, respectivement) ont permis de comparer et intercalibrer directement leurs NBSS, des systèmes oligotrophes aux systèmes eutrophes. Les résultats montrent que les filets sous-échantillonnent significativement les organismes fragiles tels que les rhizaires et que l'UVP sous-échantillonne les copépodes, avec une forte variabilité en fonction de la latitude et de la profondeur. Les NBSS du mésozooplancton estimés par les deux instruments concordent aux endroits où les copépodes dominent, dans les océans tempérés et polaires. L'analyse des NBSS des crustacés tropicaux révèle l'existence de cinq types de communautés, associées à des habitats distincts : les environnements riches de surface, riches de mésopélagique supérieur, pauvres de mésopélagique inférieur, de mésopélagique oligotrophe et des zones à minimum d'oxygène (OMZ). L'analyse des processus physiologiques de ces communautés, suggère qu'en surface plus de 90% du carbone organique particulaire (POC) est utilisé par les procaryotes et le zooplancton non crustacé. Dans la couche mésopélagique, bien que les apports en carbone ne couvrent pas la totalité des besoins en respiration des crustacés, on observe une augmentation du flux de particules sortant à 500 m,

ce qui suggère une ressource trophique non limitante entre 200 et 500 m. Ce résultat est à approfondir en prenant en compte la communauté entière du zooplancton, l'activité des procaryotes et les mécanismes d'advection.

## Abstract

Mesozooplankton refers to all aquatic animals between 200  $\mu\text{m}$  and 2000  $\mu\text{m}$  that drift with the currents. The variability of mesozooplankton plays a major role in the carbon cycle and global changes through direct and indirect effects. It is distributed throughout the water column from the surface to the abyss. The mesopelagic zone (between 200 and 1000 m depth) is a critical water layer because of the physical and biological processes affecting carbon fluxes that take place there. However, mesopelagic mesozooplankton is rarely studied, due to sampling constraints and the lack of taxonomic knowledge of a community that is still poorly studied.

The collection of samples from the Tara Oceans expedition analyzed by imaging at the Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer has allowed the generation of a global mesozooplankton database, from the surface to the lower limit of the mesopelagic zone (1000 m). The combination of taxonomic and morphometric data generated by the imaging technique allows: i) to describe the faunal structure of the mesozooplankton; ii) to study its size structure; and iii) to calculate the physiological rates of crustaceans to estimate their contribution to the carbon budget in the global ocean, from the surface to 1000 m. These data have been augmented with data from the Malaspina cruise, recent Geomar cruises and in-situ imaging data of vertical particles profiles (underwater vision profiler, UVP) from Tara Oceans. This thesis is a first step towards the analysis of descriptor variables and the distribution of mesozooplankton communities in the mesopelagic zone at the global scale, in relation with vertical particles fluxes and hydrological and biogeochemical variables.

Our results show that the structure of epipelagic mesozooplankton communities at the global scale depends mainly on temperature, phytoplankton composition, and surface-produced particulate organic matter. In the mesopelagic layer, the main factors structuring the mesozooplankton are surface phytoplankton composition, particulate concentration, temperature and dissolved oxygen concentration. The size structure of the mesozooplankton was studied through the analysis of slopes and shapes of the normalized biomass size spectrum or the normalized biovolume size spectrum (NBSS). Our results show that position in the water column (depth) is a more important factor than the effect of latitude in explaining differences between mesozooplankton communities (relative abundances of taxa, biomass, NBSS). NBSS observed in tropical regions reflect a drastic decrease in mesozooplankton abundance, accompanied by a decrease in their spectral slopes (steeper), while their shapes were less affected. NBSS of large mesozooplankton and particles  $> 500 \mu\text{m}$  ESD obtained from two different methods (net collection and imaging by ZooScan, and in situ imaging, UVP, respectively) allowed to directly compare and intercalibrate their NBSS from oligotrophic to eutrophic systems. Results show that nets significantly underestimate fragile organisms such as rhizarians and UVP underestimates copepods, with high variability with latitude and depth. Mesozooplankton NBSS estimated by both instruments are in agreement at locations where copepods dominate, in the temperate and polar oceans. Analysis of tropical crustacean NBSS reveals the existence of five types communities, associated with distinct habitats: surface rich environment, upper mesopelagic rich environment, lower mesopelagic poor environment, oligotrophic mesopelagic and oxygen minimum zones (OMZ). Analysis of the physiological processes of these communities, suggests that at the surface more than 90% of particulate organic carbon (POC) is used by prokaryotes and non-crustaceans zooplankton. In the mesopelagic layer, although carbon inputs do not cover the total respiration needs of crustaceans, an increase in the outflow of particles is observed at 500 m, suggesting a non-limiting trophic resource between 200 and 500 m. This result needs to be further investigated by taking into account the whole zooplankton community, the activity of prokaryotes and advection mechanisms.

## Table des matières

<b>Chapitre I: Introduction générale</b> .....	18
I.1. Le plancton et le cycle du carbone dans l’océan .....	18
I.2. La zone mésopélagique: .....	19
I.3. Plancton et changement climatique .....	20
I.4. Les zones à minimum d’oxygène .....	21
I.5 La structure en taille du plancton marin .....	23
I.6 Taux physiologiques.....	24
I.7. Objectifs de cette thèse.....	25
References.....	27
 <b>Chapitre II. Patterns of mesozooplankton community composition and vertical fluxes in the global ocean</b> .....	 34
II.1. Résumé.....	34
II.2. Article soumis et accepté.....	35
Abstract.....	36
Introduction.....	37
Materials and methods .....	38
Results.....	43
Discussion.....	49
Conclusions.....	53
ACKNOWLEDGMENTS .....	54
References.....	55
Supplementary material .....	65
II.3. Comparaison des communautés entre les biogéographies spatiales existantes dans l’océan global .....	 72
Introduction.....	72
Méthode .....	72
Résultat-Discussion .....	72
Meilleur prédicteur de la distribution spatiale du zooplancton .....	74
 <b>Chapitre III.1: Diversity of zooplankton NBSS in the global ocean</b> .....	 76
<b>III.1.1. Résumé</b> .....	76
<b>III.1.2. Article en préparation</b> .....	77
Abstract.....	77
Introduction.....	78



Material and methods.....	80
Results.....	85
Discussion.....	95
Conclusion.....	100
References.....	101
Supporting Material.....	110
<b>Chapitre III.2: Contribution of plankton to the Normalized Biovolume Size</b>	
<b>Distribution in the upper 1000m of open ocean.....</b>	<b>121</b>
III.2.1. Résumé.....	121
III.2.2. Article en préparation.....	122
Abstract.....	122
Introduction.....	123
Materials and methods.....	124
Results.....	129
Discussion.....	134
References.....	139
Acknowledgement.....	144
Supplementary.....	144
<b>Chapitre IV : Distribution en taille, budget de la respiration et de l'excrétion des crustacés dans la zone inter-tropicale de l'océan mondial : TARA Océans-GEOMAR-MALASPINA.....</b>	<b>145</b>
IV.1. Introduction.....	145
IV.2. Matériels et Méthodes.....	147
IV.2.1. Les données d'hydrologie, d'optique, d'imagerie et satellites.....	147
IV.2.2. Echantillons du Zooplancton et digitalisation.....	147
IV.2.3. Identification des images.....	149
IV.2.4. Construction du spectre et distribution en taille du plancton.....	150
IV.2.5. Analyse statistique.....	150
IV.2.6. Estimation des Biomasses et des taux de respiration et d'excrétion.....	151
IV.3. Résultats.....	152
IV.3.1. Variabilité des NBSS.....	152

IV.3.2. Sources de variance .....	153
IV.3.3. Pentés spectrales, tailles et biovolumes des crustacés .....	155
IV.3.4. Respiration et excréation des crustacés .....	162
IV.4. Discussion.....	167
IV.4.1. Qualité des données et les limites de notre travail.....	167
IV.4.2. Les sources de variance dans la distribution spatiale des crustacés.....	168
IV.4.3. Les grands types de NBSS des crustacés.....	170
IV.4.4. Biomasse, Respiration, excréation.....	172
IV.4.5. Contribution de la respiration des crustacés au Budget de carbone.....	173
IV.5. Conclusion.....	176
IV.6. Références .....	177
<b>Chapitre V: Conclusion générale et perspectives .....</b>	<b>191</b>
V.1. Résumé des résultats principaux .....	191
V.1.1. Structure verticale de la communauté du mésozooplancton dans l'océan mondial ....	191
V.1.2. Distribution 3D des NBSS du zooplancton.....	194
V.1.3. Etudes comparatives des NBSS collectés et in situ.....	194
V.1.4. Budget carbone des crustacés dans les zones inter-tropicales.....	195
VI.2. Perspectives générales .....	197
Références: .....	199

## Liste des figures :

## Figures chapitre I.

Fig.I. 1. Zooplancton et export du carbone dans l’océan, extrait de l’article... (Steinberg and Landry, 2017). .....	19
Fig.I. 2. Moyenne annuelle de l’oxygène à 400m de profondeur (climatologie WOA 2009) et les stations échantillonnées par TARA... (Thèse Roullier 2013).....	22
Fig.I. 3. Concentration minimale en oxygène pour différentes régions du monde (HOT = Hawaii Ocean Time-series ; NESAP = Northeast subarctic Pacific ; SI = Saanich inlet ; ETSP = eastern tropical South Pacific ; CB = Caraico Basin ; NAM = Namibian upwelling). Les points sont les échantillons multinetts Tara-Océans. Les données proviennent de la climatologie WOA 2009. D’après Wright et al. (2012).....	22
Fig.I. 4. Représentation schématique d’un spectre de taille planctonique reconstruit selon la méthode de Platt & Denman (1978). Les abscisses sont des classes de taille exprimées en biovolume (bv) et de largeur équivalentes en progression logarithmique : $\delta bv(i) = \delta bv(i + 1)$ .... (Thèse Romagnan, 2013). .....	24

## Figures chapitre II.

Fig_ 1. Location of the 57 stations sampled with the Multinet, grouped by ocean basin: AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean. ....	39
Fig_ 2. Vertical distribution of zooplankton biomass, abundance and particle flux in different latitudinal bands. Dotted lines represent the fitted linear regression for each latitudinal band (equation 3). The linear fits to the data point are given in table 4. ....	44
Fig_ 3: Distributions of attenuation rates at each station per latitudinal bands (Tropical, Tropical OMZ, Temperate, and Polar). A: Attenuation rate of zooplankton abundance (A_zoo). B: Attenuation rate of zooplankton biomass (B_zoo). C: Attenuation rate of particle flux (A_flux). (**) means significant Kruskal-Wallis test with $p < 0.01$ (Table 5). .....	45
Fig_ 4. RDA on the epipelagic communities. Each dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows correspond to the quantitative environmental variables in RDA space: f_pico, f_nano and f_micro correspond to the quantitative environmental variables in RDA space: f_pico, f_nano and f_micro correspond to the relative contribution (%) of pico-, nano- and micro-phytoplankton to total phytoplankton biomass, O2 = dissolved oxygen concentration ( $\mu\text{mol/kg}$ ), Chl_a = Chlorophyll a concentration ( $\text{mg/m}^3$ ), SPM = suspended particles matter ( $\text{m}^3/\text{sr}$ ), T = temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), Sal = salinity, NO3 = nitrate concentration ( $\text{mol/kg}$ ), Z = depth (m) ) and P_Flux= particulate flux ( $\text{mg. m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ). Grey dots mark the projection of the zooplankton groups abundance ( $\text{ind. m}^{-3}$ ). Colors correspond to the ocean basin where the samples were taken: AO = Arctic Ocean, IO = Indian Ocean, NAO = North Atlantic Ocean, NPO = North Pacific Ocean, SAO = South Atlantic Ocean, SO = Southern Ocean, SPO = South Pacific Ocean. Shapes illustrate oxygen level, Anoxic: $[\text{O}_2] < 5\mu\text{mol/kg}$ ; Hypoxic: $5\mu\text{mol/kg} < [\text{O}_2] < 58.5\mu\text{mol/kg}$ and oxygenated: $[\text{O}_2] > 58.5\mu\text{mol/kg}$ . Supplementary variables estimated for the epipelagic layer are represented with blue arrows: attenuation of particle flux (A_flux), attenuation of zooplankton abundance (A_zoo), attenuation of zooplankton biomass (B_zoo) and the Shannon index (H’). .....	46
Fig_ 5. RDA performed on the upper mesopelagic abundances. Each dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows correspond to the quantitative environmental variables (see legend of Fig. 4). Anoxic: $[\text{O}_2] < 5\mu\text{mol/kg}$ ; Hypoxic: $5\mu\text{mol/kg} < [\text{O}_2] < 58.5\mu\text{mol/kg}$ and oxygenated: $[\text{O}_2] > 58.5\mu\text{mol/kg}$ . Supplementary variables estimated for the upper mesopelagic layer are represented with blue arrows: attenuation of particle flux (A_flux), attenuation of zooplankton abundance (A_zoo), attenuation of zooplankton biomass (B_zoo) and the Shannon index (H’). .....	47

Fig\_ 6. RDA performed on the lower mesopelagic abundances. Each dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows correspond to the quantitative environmental variables (see legend of Fig. 4). Anoxic:  $[O_2] < 5\mu\text{mol/kg}$ ; Hypoxic:  $5\mu\text{mol/kg} < [O_2] < 58.5\mu\text{mol/kg}$  and oxygenated:  $[O_2] > 58.5\mu\text{mol/kg}$ . Supplementary variables estimated for the lower mesopelagic layer are represented with blue arrows: attenuation of particle flux (A\_flux), attenuation of zooplankton abundance (A\_zoo), attenuation of zooplankton biomass (B\_zoo) and the Shannon index (H')..... 49

FigS\_ 1. Vertical profiles of abundance (two first lines) and biomass (two last lines) in the global ocean for the 8 functional mesozooplankton groups: all copepoda, chaetognatha, crustacean decapoda (crust decapod), gelatinous carnivorous, gelatinous filter feeders, protista, pteropoda, small omnivorous zooplankton. Not all abundance and biomass scales are similar to better observe the gradients. In all cases, solid lines correspond to a smooth trends and gray ribbons to the 95% confidence intervals. These trends are drawn for illustrative purposes and were not used in down- stream analyses..... 68

FigS\_ 2. RDA performed with all layers. Each colored dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows mark the projection of the environmental variables in RDA space: f\_pico, f\_nano and f\_micro correspond to the relative contribution (%) of pico-, nano- and micro-phytoplankton to total phytoplankton biomass, median value of (O2 = dissolved oxygen concentration ( $\mu\text{mol/kg}$ ), Chl\_a = Chlorophyll a concentration ( $\text{mg/m}^3$ ), SPM = suspended particles matter ( $\text{m}^3/\text{sr}$ ), T = temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), Sal = salinity, NO3 = nitrate concentration ( $\text{mol/L}$ ), Z = depth (m) ) and P\_Flux= particulate flux ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ). Grey dots mark the projection of the zooplankton groups abundance ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ). Colors correspond to the ocean basin where the samples were taken: AO = Arctic Ocean, IO = Indian Ocean, NAO = North Atlantic Ocean, NPO = North Pacific Ocean, SAO = South Atlantic Ocean, SO = Southern Ocean, SPO = South Pacific Ocean. Shapes illustrate the vertical layers where the samples were taken: Epi = epipelagic, MesoS = upper mesopelagic and MesoI = lower mesopelagic..... 70

## Figures chapitre III.1.

Fig. 1 : Location of the 57 stations sampled with the Multinet, grouped by ocean in different colors: AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean..... 80

Fig. 2: Vertical distribution of the NBSS slopes (left) and total volume (right) in different latitudinal bands. Linear regressions calculated from the Tara dataset (continuous line) and from Dai et al., 2016 (black) are given..... 87

Fig. 3: Tanglegram between Dendrogram of hierarchical grouping performed on the zooplankton NBSS using Kolmogorov distance (left) and of the zooplankton community structure based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix (right). Each grey line relies the same net in each dendrogram. The Kolmogorov distance level of 84 on the NBSS dendrogram was set as the cutting range to distinguish size structure types. .... 88

Fig. 4: (Left) Raw NBSS (in % of the total volume in NBSS) and right) cumulative NBSS used to calculate the Kolmogorov distance matrix. Each NBSS is coloured according to the group..... 89

Fig. 5: Median size, slopes and biovolume distributions of the six groups ..... 89

Fig. 6: Latitudinal and depth variability in the NBSS, circle=Atlantic, square=Indian, star=Pacific, diamond=Polar, black dot=OMZ samples..... 90

Fig. 7: A) Zooplankton community composition in the 6 groups of NBSSs. Note that the total contribution is also given in SM7, 8 and 9..... 91

Fig. 8: Environmental conditions and characteristic in each of the group..... 93

Fig. 9: Comparative mesopelagic Zooplankton NBSS in and outside OMZ in absolute (left) and relative frequency (right). Data are only for the (0-40°) regions to avoid the latitudinal effect..... 94

Fig. SM 1: A) Distribution of Becker index (left) for the comparison between zooplankton community distribution and NBSS, B) Baker test (middle) shows a low but significant agreement in NBSS and environment (D1-D6) and C) Baker test shows (right) an agreement in plankton community composition and environment..... 116

Fig. SM 2: Entanglements between zooplankton NBSS and environment (left) and zooplankton community composition and environment (right)..... 116

Fig. SM 3: Latitudinal distribution of the NBSS slopes (left) and total volume (right). ..... 117

Fig. SM 4: Proportion of different groups as a function of ocean (left) and latitude (right)..... 117

Fig. SM 5: Depths, Latitude and longitude variability..... 117

Fig. SM 6: Cumulative size distribution and Kolmogorov test in the three layers. Kolmogorov test on the cumulative distributions for day and night NBSS from surface to mesopelagic zones..... 119

Fig. SM 7: Abundance (Indm<sup>3</sup>) in the six groups (all non explode proportion are less than1%).. 119

Fig. SM 8: Biovolume (mm<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>) in the six groups (all non explode proportion are less than1%) ..... 120

..... 120

Fig. SM 9: Abundance (Ind/m<sup>3</sup>) and Biovolume (mm<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>) in the six groups. .... 120

## Figures chapitre III.2

Fig 1: Location of the 57 stations sampled with the Multinet, grouped by ocean in different colors: AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean..... 124

Fig 2: Comparison between net and UVP estimates of different zooplankton taxa detected by the UVP in two different size range (>500µm and >1mm in ESD)..... 129

Fig 3: Vertical distribution of the slopes of NBSS\_Pu<sub>vp</sub> and NBSS\_Zu<sub>vp</sub> (data points and lineal models). The reference linear model for zooplankton is given as the black line. .... 130

Fig 4: Correlation between NBSS slopes of marine particles, zooplankton detected by the UVP and zooplankton collected by nets. The blue line corresponds to the x=y. Data are from 0-1000m depths. The slope (UVP-Zoou<sub>vp</sub>) is calculated on the NBSS = NBSS\_Pu<sub>vp</sub> - NBSS\_Zu<sub>vp</sub> ..... 130

Fig 5: NBSS of all particles (blue), zooplankton detected by the UVP (red), zooplankton collected by nets (green) and all particles without zooplankton (black) in three layers (0-200, 200-500 and 500-1000m). The shaded area corresponds to the 25 and 75 quartiles around the median of all NBSS observed at the 55 stations around the world. .... 131

Fig 6: NBSS of marine particles (blue), zooplankton detected by the UVP (red), zooplankton collected by nets (green) and particles without zooplankton (black) in six clusters. The shaded area corresponds to the 25 and 75 quartiles around the median of all NBSS observed at the 55 stations around the world. .... 132

Fig 7: Contribution of total zooplankton to total (zooplankton + particle) NBSS for the 6 clusters ..... 133

..... 133

Fig 8: Slopes of NBSS\_Zu<sub>vp</sub> as a function of slopes NBSS\_Zm<sub>tn</sub> calculated only the using the crustacean..... 137

..... 137

Fig SM 1 : Latitudinal distribution of NBSS\_Pu<sub>vp</sub> and NBSS\_Zu<sub>vp</sub> slopes in three depth layers ..... 144

..... 144

## Figures chapitre IV.

Fig. IV. 1: Spectre de biomasse normalisée de GEOMAR reconstitué (en orange la petite fraction, en rouge la fraction medium et en bleue la fraction large) à la station msm22 mn08 filet N°5 située à la latitude : 4.997 et la longitude : -22.992 le 31/10/2012. . En noir le maximum des fractions et en cyan la somme des trois fractions. Le spectre en couleur cyan est celui retenu dans le cadre de cette thèse. .... 148

Fig. IV. 2: Spectres de biomasse normalisée (à gauche) et spectres cumulés (à droite). En noir TARA, en bleu GEOMAR et en vert MALASPINA. Ligne rouge correspond à la limite supérieure des spectres. La ligne violette correspond au niveau de coupure selon les 3 modes des 3 séries de données pour l'étude de la classification. .... 152

Fig. IV. 3:(à gauche) spectres NBSS moyens des cinq groupes de stations (groupes cumulés en haut et les spectres en bas) identifiés par l'analyse de groupement. Rouge, groupe 1; Violet, groupe 2 ; Bleu, groupe 3 ; Vert, groupe 4 ; Gris, groupe 5. (à droite) pentes des spectres NBSS des cinq groupes suivies des profondeurs en haut et en bas le tracé de la moyenne des spectres de chaque groupe. .... 157

Fig. IV. 4: Distribution spatiale des groupes obtenus par le regroupement des spectres cumulés de tailles cumulés. a) Latitude et b) positions ..... 160

Fig. IV. 5: Diagrammes en boîtes des distributions des variables du milieu, pour les 5 groupes. En haut à gauche la température, au centre la salinité et à droite l'oxygène. En bas à gauche la chlorophylle de surface pour TARA et GEOMAR suivi du flux pour TARA uniquement. .... 161

Fig. IV. 6 : Variations du flux en fonction de la production primaire NPP dans les 3 couches de profondeur (1ère ligne) et celles de la respiration en fonction du NPP (2ème ligne). Variations du flux en fonction de la respiration (3ème ligne). Les lignes colorées représentent les droites de corrélations dans chaque couche. La ligne noire pleine, celle de l'ensemble des points et en pointillée la droite  $x=y$ . Toutes les données proviennent de la campagne TARA Océans 2009-2013. .... 166

Fig. IVS. 1 : NBSS moyen des 5 groupes de forme identifié par la méthode de groupement hiérarchique. .... 182

Fig. IVS. 2: Biomasse des crustacés, excrétion et respiration intégrées dans la couche 0-100m et les valeurs du minimum d'oxygène, de la température et du Chla des stations correspondantes. Le trait multicolore indique la moyenne globale de chaque variable tracée. Les couleurs sur le trait indiquent les océans. (AON=atlantique nord, OAS=atlantique sud, OPN=pacifique nord, OPS=pacifique sud, OI=indien). Les points noirs aux sommets des trois premières courbes indiquent les données de nuits. .... 187

Fig. IVS. 3: Comparaison de notre calcul des données GEOMAR sur les crustacés (plus de 90% du zooplancton) et celui de Rainer et al, 2020 comprenant les crustacés et autres catégories: les deux premières lignes cas de l'excretion et les deux dernières lignes cas de l'excretion et les deux dernières lignes cas de la respiration. .... 188

Fig. IVS. 4 : Distribution vertical de la respiration, de l'excrétion des crustacés et des flux verticaux (en vert, 0-10° et en bleu, 10-40°). Les lignes colorées representes les droites de corrélations. .... 189

Fig. IVS. 5: a) Profils verticaux de la respiration du zooplancton non migrant (ZR) médiane (en gras rouge), quartiles (rouge) et moyenne (en gras noir); b) profils verticaux du flux POC médiane (en gras) et quartiles lors de la campagne TARA Océans tropical 2009-2013. .... 190

## Figures chapitre V.

Fig.V. 1 . a) Hernández-León et al. 2020 and b) Tara multinet data of this study. Vertical distribution of zooplankton biomass. Vertical profiles of zooplankton biomass in different oceanic biomes as defined by Longhurst et al. Dotted lines represent the fitted r regression equations shown in the Supplementary Table 1. Black line is the general equation for all the data, also given in the Supplementary Table 1. Note that the X-axis is in logarithmic scale (base e)..... 193

Fig.V. 2. a) Hernández-León et al. 2020 and b) Tara multinet data. Zooplankton biomass and primary production from our study. Relationships between net primary production and zooplankton biomass in the epi- (0–200 m), meso- (200–1000 m). Solid lines represented the fitted regressions. Note that both axis are in logarithmic scale (base e)..... 193

Fig.V. 3. Carbon export and sequestration. Synthesis of carbon export values (from the epipelagic towards the mesopelagic zone) and sequestration (from the mesopelagic towards the bathypelagic zone) of particulate organic carbon (POC, green arrows) flux, active flux due to migrant zooplankton, and micronekton (red arrows), and estimated dissolved organic carbon (DOC, orange arrows) flux (as 20% of POC flux, see text). Values are given in  $\text{gCm}^{-2} \text{d}^{-1}$ , to compare values in oligotrophic (left panel) and productive systems (right panel. Active sequestration flux is, at present, unknown (reflected by a question mark in both panels) and it should also explain, at least in part, the higher respiration rates in the bathypelagic zones. Finally, active sequestration flux and respiration by macrozooplankton and micronekton should tend to balance the budget, and they are also represented as question marks in the Figure (Hernández-León et al.; 2020). ..... 196

Fig.V. 4 . Comparaison des spectres de taille du biovolume normalisé de zooplancton pour les communautés épipelagiques de TARA (vert) et du modele APECOSM (noir). Les spectres de biovolume des classes de tailles intermédiaires (1.5mm-14 mm) sont représentés en bleu et rouge pour TARA et APECOSM respectivement. Les pentes associées à ces spectres sont montrées entre parenthèses..... 198

## Liste des tableaux :

## Tables Chapitre II.

Table_ 1. List of the 19 taxa kept for the RDA analysis.....	63
Table_ 2. Coefficient factors used for equation 1 and that were taken from observed allometric relationships between body area and individual dry mass ( Lehette et al., 2009). The conversion factors to carbon are taken from Kiorboe 2013.....	63
Table_ 3. Summary of the main mesozooplankton groups global proportion of abundance and biomass:.....	64
Table_ 4. Summary of the vertical attenuation rate (b: median and IC: confidence Interval) of mesozooplankton abundance and biomass and particle vertical flux (b: median value and IC: confidence Interval).....	64
Table_ 5. Probability of H0, no difference between the groups (pairwise Kruskal-Wallis test) for total zooplankton and biomass depth attenuation rates and particle flux attenuation rate. * Significant differences.....	64
TableS_ 1. List of nets that were removed from the RDA analysis. AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean.....	71
TableS_ 2. Wilcoxon test for day and night for each taxon at level of 5% (bold values mean significant test).....	71

## Tables Chapitre III.1.

Table 1: Multifactors ANOVA (latitude, depths (surface, upper and lower mesopelagic)) on slope, median size and biovolume between 0-1000m. Summ square, degrees of freedom (df), mean squares, F values and probabilities to accept the null hypothesis (P) are given both for factors. In red are given all case where the null hypothesis of no effect is rejected. ....	85
Table 2: Multifactors ANOVA (day/night, latitude) on slope, median size and biovolume between 0-200m, 200-500m, 500-1000m. Sum square, degrees of freedom (df), mean squares, F values and probabilities to accept the null hypothesis (P) are given both for factors In red are given all case where the null hypothesis of no effect is rejected. ....	86
Table 3: Slopes (d') of the regression lines for biovolume (A: mm <sup>-3</sup> .m <sup>-3</sup> ) on depth (Z: m) at each latitude.....	86
Table 4: Slopes (p') of the regression lines for NBSS slopes (S) on depth (Z: m) at each latitude .	87
Table 5: Biovolume of zooplankton at Surface and deep layers at each latitudinal bands. ....	87
Table 6: Tara mésopélagique (oxygenate, hypoxic and aoxic) data, multifactors ANOVA (latitude: 0-40°, Oxygen) on slope, median size and biovolume between 200-1000m. Summ square, degrees of freedom (df), mean squares, F values and probabilities to accept the nul hypothesis (P) are given both for factors. .	94
Table 7: Comparison of mesozooplankton Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) slopes and size ranges at different locations. Modified from Matsuno et al. (2012). For Tara data we have Median values and in brackets are min and max values.....	96
Table SM 1: Groups based on function and taxonomy by aggregating the species (Gel=Gelatinous, Crust=Crustacean, omni=omnivorous). ....	110



Table SM 2: Lower and upper bound of each size class express in volume as calculated using the minor and major and corresponding ESD (mm). The size range obtained using the different image based protocols is indicated in the first column. .... 111

Table SM 3: Median, first quartile and third quartiles of abundance and biovolume for each group. .... 113

## Tables Chapitre III.2.

Table. 1 : List and examples of images of zooplankton taxa and also detritus identified in the UVP image data set..... 126

Table. 2: Lower and upper bound of each size class express in volume as calculated using the minor and major and corresponding ESD (mm). The first size class for each dataset and the size class corresponding to the mode are given in the second column. The corresponding log(biovolume) reported on all figures is given for reference in the last column ..... 128

Table. 3: Comparison between NBSS\_Puvp , NBSS\_Zuvp , NBSS\_Zmtn. NBSS\_Puvp\* has been calculated by removing from the NBSS, the counts of plankton such as NBSS\_Puvp\* = NBSS\_Puvp - NBSS\_Zuvp ..... 131

Table. 4: Biomasses of zooplankton calculated using the NBSS\_Zuvp (full size range) at each group of stations in the epipelagic and mesopelagic layers of the oceans. Median value 0-200 (25-75%), Median value 200-1000m (25-75%) ..... 136

## Tables Chapitre IV.

Tableau IV. 1 : facteurs (a) et exposent (b) pour estimer la biomasse avec le facteur de Conversion pour obtenir la masse en carbone (adapté de Lehette and Hernández-León, 2009) ..... 151

Tableau IV. 2 : Résultats de l'Anova à trois facteurs des échantillons résumés dans le tableau 4. La somme des carrés et leurs moyennes, les degrés de liberté (df), les valeurs F et les probabilités d'accepter l'hypothèse nulle (P) sont données pour les trois facteurs (campagne, variation jour/nuit et profondeur) entre 0-1000m. En rouge les test non significatifs. .... 153

Tableau IV. 3 : Résultats de l'Anova à deux facteurs des échantillons résumés dans le tableau 4. La somme des carrés et leurs moyennes, les degrés de liberté (df), les valeurs F et les probabilités d'accepter l'hypothèse nulle (P) sont données pour les deux facteurs (campagne et migration vertical). En rouge les test non significatifs. .... 154

Tableau IV. 4 : Valeurs des pentes, de la taille et du biovolume (log10) des paires d'échantillons Jour/Nuit (TARA & GEOMAR), pour zooplankton  $500\mu\text{m} < \text{ESD} < 4.70\text{mm}$ . \* différence significative 156

Tableau IV. 5 : Statistique de la comparaison des groupes de pente entre elles ..... 158

Tableau IV. 6 : Occurrences jour/nuit dans les groupes définis à partir du spectre de taille cumulé (TARA & GEOMAR). .... 158

Tableau IV. 7 : Valeurs intégrées par latitude entre 0-100m de la Biomasse, de la respiration et de l'excrétion ..... 162

Tableaux IV. 8 : Taux de respiration (R:  $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ), surface, mésopelagique supérieure: (200-500m), mésopelagique inférieure (500-1000m) de jour et de nuit. .... 163

Tableaux IV. 9 : Taux d'excrétion (E:  $\mu\text{molNH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ), surface, mésopelagique supérieure: (200-500m), mesopelagique inférieure (500-1000m) de jour et de nuit. .... 163

Tableau IV. 10 : Valeurs moyennes des taux (0-100m) dans les OZ (zone oxygénée) et hypoxiques (OMZ) ; Respiration (R:  $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ) et Excretion (E:  $\mu\text{molNH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ )..... 164

Tableau IV. 11. Production Primaire Nouvelle et flux vertical à la limite de la zone épipelagique (200m) et de la couche mésopelagique supérieure (500m). Ordre des valeurs dans le tableau : moyenne (médiane; min à max)..... 165

## Liste des tableaux

Tableau IV. 12: Production primaire Net, Estimation du flux de carbone organique particulaire (POC) à 200m et demande de respiration entre (0-200m). Les Valeurs sont des moyenne (médiane; min à max), unité : mgC .m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> . Le Carbone disponible est élevé dans la zone subtropicale (10-40°) mais la demande en respiration est plutôt élevée dans la zone équatoriale (0-10°). Les valeurs des procaryotes et des autres zooplanctons ne sont pas fournies. ....	174
Tableau IV. 13: Export de Carbone et demande en respiration entre (50-200m). Estimation du flux de carbone organique particulaire (POC). Les Valeurs sont des moyenne (médiane; min à max), unité : mgC .m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> . Le Carbone disponible est élevé dans la zone subtropicale (10-40°) mais la demande en respiration est plutôt élevée dans la zone équatoriale (0-10°). Les valeurs des procaryotes et des autres zooplanctons ne sont pas fournies.....	175
Tableau IV. 14: Export de Carbone et demande de respiration entre (200-500m). Estimation du flux de carbone organique particulate (POC). Les Valeurs sont des moyenne (médiane; min à max), unité : mgC .m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> . Le Carbone disponible est élevé dans la zone subtropicale (10-40°) mais la demande en respiration est plutôt élevée dans la zone équatoriale (0-10°). Les valeurs des procaryotes et des autres zooplanctons ne sont pas fournies.....	175
Tableau IVS. 1 : Biomasse, excretion, respiration intégrée 0_100m.....	182
Tableau IVS. 2 Biomasse des crustacés (mgC.m <sup>-3</sup> ) dans les 3 couches de profondeur pendant le jour .....	186
Tableau IVS. 3 Biomasse des crustacés (mgC.m <sup>-3</sup> ) dans les 3 couches de profondeur pendant la nuit .....	186
Tableau IVS. 4 : Valeurs des pentes, de la taille et du biovolume des pairs d'échantillons .....	189

## Chapitre I: Introduction générale

### I.1. Le plancton et le cycle du carbone dans l'océan

Le plancton désigne l'ensemble des organismes qui dérivent avec les courants, et joue un rôle majeur dans le cycle du carbone. Il est affecté directement et indirectement par les mécanismes, la vitesse et l'amplitude des changements globaux (Field et al., 2002). Le plancton est divisé en deux grands groupes: le plancton végétal, ou phytoplancton, majoritairement photosynthétique et autotrophe, et le plancton animal, ou zooplancton, hétérotrophe. Le plancton se distribue depuis des tailles inférieures au micron, (Azam and Hodson, 1977; Lee and Fuhrman, 1987), jusqu'à des tailles macroscopiques, incluant les grands prédateurs gélatineux, qui peuvent faire plusieurs mètres (Sieburth et al., 1978). Parmi le large spectre de taille des organismes planctoniques, le mésozooplancton (0,2-20mm) est un élément essentiel des réseaux trophiques marins et des cycles biogéochimiques par son alimentation, sa migration verticale et par la production de pelotes fécales (Banse, 1995; Robinson et al., 2010; Steinberg and Landry, 2017). Il consomme le phytoplancton, limitant ainsi son accumulation tout en transférant la matière organique produite par photosynthèse vers les niveaux trophiques supérieurs (McQueen et al., 1986). Le zooplancton soutient également la production microbienne et phytoplanctonique indirectement par l'excrétion de macronutriments azotés utilisables par les autotrophes (Steinberg and Landry, 2017; Kelly et al., 2019). Les pelotes fécales produites par le mésozooplancton peuvent se transformer en agrégats plus gros par coagulation, qui vont générer un flux vertical de matière organique particulaire (POC) vers l'océan profond. Le zooplancton et les bactéries des profondeurs consomment et métabolisent le POC au cours de sa sédimentation atténuant ainsi le flux de POC. L'advection du carbone organique dissous (DOC) produit par le phyto- et le zooplancton sous la couche de mélange et la sédimentation du POC constituent un processus important de la pompe biologique (Fig I.1, (Steinberg and Landry, 2017)).

Parmi les organismes marins, le plancton ne présente vraiment pas un intérêt commercial comme les grands crustacés ou les poissons. Les activités humaines n'impacteraient donc pas directement les dynamiques du plancton, mais plutôt celles-ci sont dues aux changements des écosystèmes qui les abritent. Compte tenu du temps de génération généralement courts et la phénologie du plancton, il résulte un couplage fort entre sa dynamique et les variations de son environnement (Hays et al., 2005). Les distributions biogéographiques du plancton seraient donc très dépendantes des distributions de paramètres abiotiques tels que la température de l'eau (Beaugrand et al., 2002), la concentration d'oxygène (Ekau et al., 2010; Wishner et al., 2018, 2020) ou les variations de la position des courants (Borkman and Smayda, 2009).

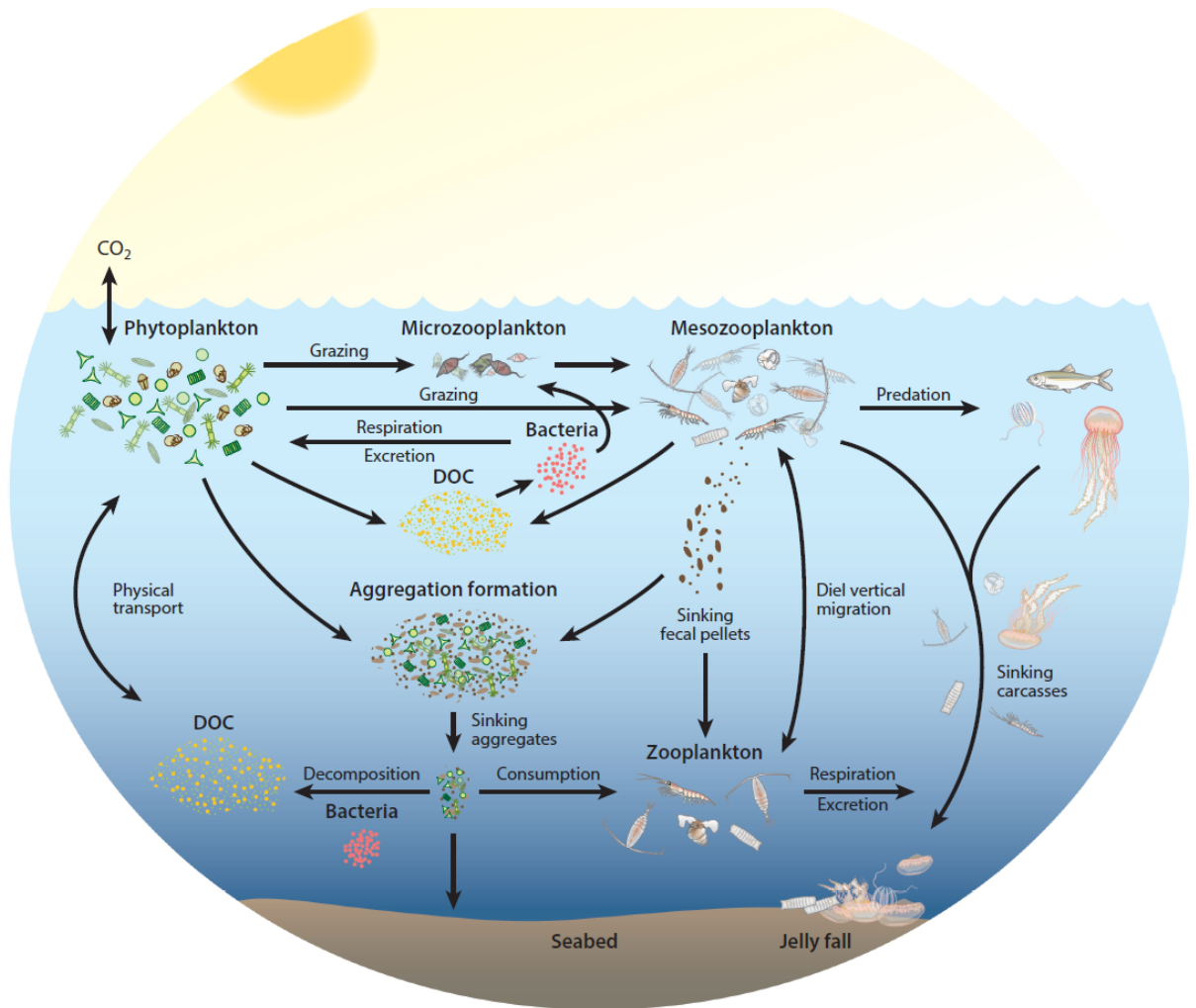


Fig.I. 1. Zooplancton et export du carbone dans l'océan, extrait de Steinberg & Landry, 2017. Le phytoplancton absorbe du  $CO_2$  et est consommé par du micro- et mésozooplancton herbivore. Le microzooplancton est également une proie du mésozooplancton. Le carbone organique particulaire (POC) du phytoplancton est ingéré puis respiré par le zooplancton sous forme de  $CO_2$  et excrété sous forme de carbone organique dissous (DOC), qui est utilisé par le phytoplancton et les bactéries pour alimenter la boucle microbienne. Le mésozooplancton et ses prédateurs rejettent des pelotes fécales qui coulent et peuvent former des agrégats plus importants. Les migrants verticaux se nourrissent dans les eaux de surface la nuit et métabolisent la nourriture qu'ils ingèrent en profondeur, le jour. Le zooplancton et les bactéries de la zone mésopélagique ingèrent et métabolisent le POC ce qui entraîne une atténuation du flux de POC. Les carcasses de zooplancton mort comprenant des gélatineux peuvent donner lieu à des sédimentations rapides vers le fond de l'océan. L'advection du DOC produit par le phytoplancton et le zooplancton des eaux de surface sous la couche mixte est également un mécanisme d'export important.

## I.2. La zone mésopélagique:

La plupart des études régionales ou globales concernent essentiellement les zones éclairées (0-200m) de l'océan et ont permis d'étudier la distribution de l'abondance, de la biomasse et de la diversité du plancton dans la couche éclairée de l'océan. Au contraire, la zone mésopélagique, soit entre 200 et 1000 m de profondeur est encore peu étudiée et les processus qui s'y déroulent, mal connus. Plus la profondeur augmente, plus la luminosité diminue et les conditions physiques et abiotiques varient par rapport à la surface entraînant une modification

du milieu et de la distribution et de la structure des communautés d'organismes. Cette zone dite crépusculaire ou mésopélagique constitue un refuge pour certains animaux plus vulnérables aux prédateurs visuels. Pour ces espèces, l'évitement sera plus efficace en profondeur où la visibilité est moindre. En revanche, la nourriture étant produite en surface, ces animaux migrent en surface la nuit pour se nourrir. La migration vers la zone mésopélagique permet également à certaines espèces zooplanctoniques de conserver l'énergie acquise par l'alimentation en surface en allant en profondeur, où l'eau plus froide diminue leur métabolisme. La connaissance des processus planctoniques dans la zone mésopélagique devient important pour l'étude des flux de matière mais les données sont rares car cette zone de l'océan est difficile d'accès et sous échantillonnée comparée à la surface (Everett et al., 2017). Le manque d'informations sur le mésozooplancton dans cette couche de l'océan entraîne un goulot d'étranglement dans la connaissance du fonctionnement de l'écosystème mésopélagique, y compris son impact sur le transport de la matière organique qui descend de la zone euphotique en surface vers cette couche profonde. Le mésozooplancton mésopélagique est parfois considéré une « boîte noire » en écologie marine et biogéochimie (Robinson et al., 2010; St. John et al., 2016).

La diversité des méthodes de collecte et d'analyses des échantillons, ainsi que les disparités environnementales spatiales rendent difficile l'homogénéisation des données existantes et les comparaisons régionales. De plus, le lien entre ces disparités et l'export vertical de POC est également mal compris car les observations du plancton et les études biogéochimiques ont généralement été réalisées par des communautés scientifiques distinctes et peu perméables. Des programmes interdisciplinaires en cours, fournissent maintenant des connaissances plus intégrées sur l'importance du zooplancton pour la séquestration du carbone (Guidi et al., 2016; Steinberg and Landry, 2017; Stukel et al., 2019; Kiko et al., 2020) toutefois aucune étude d'emprise globale n'a encore été en mesure d'analyser les variations au niveau communautaire des abondances, de la biomasse et de la diversité du zooplancton en conjonction avec des évaluations du flux vertical de particules dans le premier kilomètre de l'océan mondial. Grâce à l'expédition Tara Océans nous disposons d'un jeu de données homogènes pouvant permettre de répondre à ces difficultés.

### **I.3. Plancton et changement climatique**

Dans un contexte de changement climatique mondial, les communautés de zooplancton connaissent des conditions de plus en plus stressantes en raison du réchauffement planétaire, de l'acidification et de la désoxygénation des océans (Oschlies et al., 2018; Schmidtko et al., 2017), de la stratification accrue de la colonne d'eau et des modifications de la production de phytoplancton et de la structure des communautés (Richardson, 2008; Coma et al., 2009; Kwiatkowski et al., 2019). Ibarbalz et al., 2019 montrent une diminution de la diversité pour la plupart des groupes planctoniques vers les pôles, principalement due à la baisse de la température. Leurs projections dans le futur suggèrent que le réchauffement sévère de l'océan de surface d'ici la fin du 21<sup>ème</sup> siècle pourrait conduire à la tropicalisation de la diversité de la plupart des groupes planctoniques dans les régions tempérées et polaires. D'autres études ont montré comment à long terme les changements climatiques entraîneraient des modifications importantes de la composition du zooplancton de surface (Beaugrand et al., 2019). Le réchauffement climatique en cours pourrait également réduire les apports en macronutriments

dans la couche épipélagique de l'océan et donc diminuer la biomasse du phytoplancton produite en surface (Chust et al., 2014). De tels changements dans la biomasse phytoplanctonique peuvent être amplifiés au niveau du zooplancton par des effets trophiques (Chust et al., 2014) qui pourraient modifier considérablement les flux de matière organique dans les couches mésopélagiques plus profondes. Dans ces dernières, des modifications de la quantité et de la qualité du flux vertical de particules produites dans les couches de surface pourraient déclencher des changements substantiels dans l'abondance et la composition du mésozooplancton. L'expansion des zones à minimum d'oxygène OMZ (Stramma et al., 2010; Schmidtke et al., 2017) pourrait limiter davantage la distribution spatiale (Ekau et al., 2010; Wishner et al., 2020, 2018) et l'activité (Seibel, 2011; Kiko and Hauss, 2019; Kiko et al., 2020) de nombreux taxons de zooplancton sensibles aux niveaux d'oxygène dissous. De récents travaux suggèrent que le plancton est un indicateur de changement environnemental plus sensible que les variables environnementales elles-mêmes, car les réponses non-linéaires des communautés planctoniques peuvent amplifier des variations environnementales subtiles (Taylor et al., 2002). A l'heure où les changements climatiques et environnementaux s'accélèrent (IPCC 2021), il est donc essentiel de comprendre les variations de la biomasse et de la diversité du zooplancton dans le premier kilomètre de l'océan global afin d'évaluer l'impact du changement climatique mondial sur les propriétés des écosystèmes marins

### **I.4. Les zones à minimum d'oxygène**

Les OMZ (Oxygen Minimum Zones) sont de grandes régions situées en profondeur (~100 à ~1000 m de profondeur) contenant de très faibles teneurs en oxygène (Fig. I.3). Le réchauffement climatique entraîne des modifications de l'environnement marin telles que : l'expansion des OMZ et l'acidification des océans. Ces variations modifient le comportement des espèces de même que leur structuration spatiale à l'échelle globale. Pour le zooplancton, l'oxygène est un paramètre important et sa survie en conditions hypoxiques est fonction de sa capacité d'adaptation. La distribution de l'oxygène dans les océans résulte de l'équilibre permanent entre producteurs et consommateurs, modulée par les apports advectifs et le mélange vertical. Les eaux superficielles sont souvent nettement plus concentrées en oxygène que les eaux intermédiaires moins bien ventilées. Il est classique d'observer une diminution de la biomasse du mesozooplancton, entre 500 et 2000m environ (Wyrski, 1962; Takahashi et al., 1981), en lien avec la limitation en biomasse phytoplanctonique et la disponibilité en oxygène dissous. Cependant, la répartition de la concentration en oxygène à 400m de profondeur met en évidence des zones de minima extrêmement forts qui s'écartent de la distribution classique de l'oxygène dans les océans (Fig. I.2).

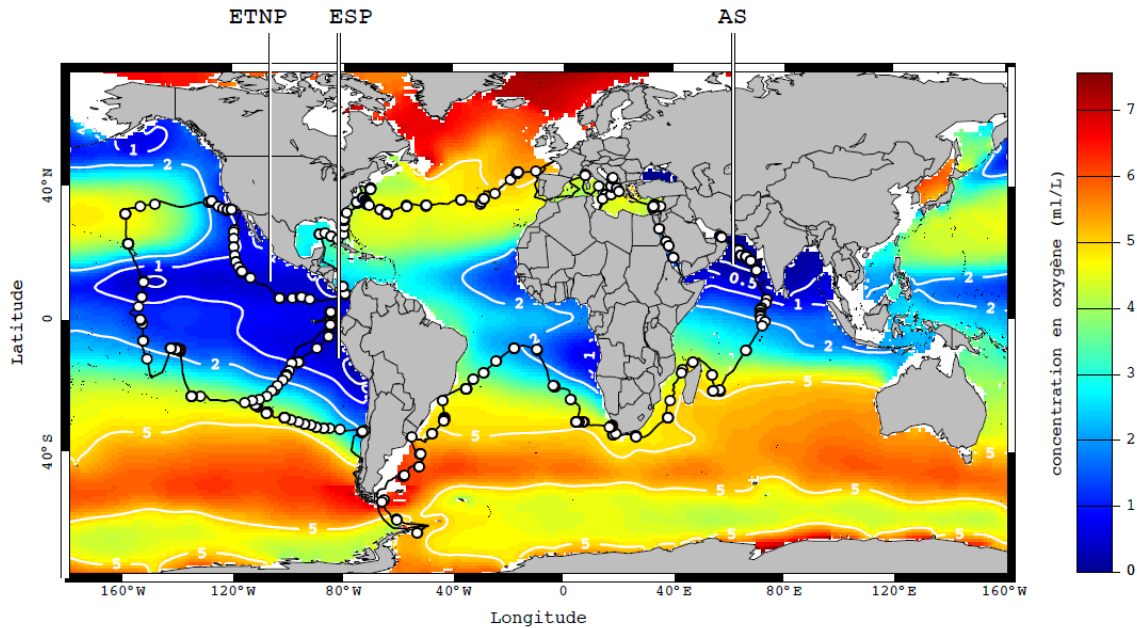


Fig.I. 2. Moyenne annuelle de l'oxygène à 400m de profondeur (climatologie WOA 2009) et les stations échantillonnées par TARA (Thèse Roullier 2013)

La perte d'oxygène dans les eaux océaniques profondes est reconnue comme un problème environnemental et écologique critique associé au changement climatique en cours (Stramma et al., 2010; Breitburg et al., 2018). Sur la base de données et de modèles récents (Keeling et al., 2010; Oschlies et al., 2008; Stramma et al., 2008), les OMZ devraient s'étendre

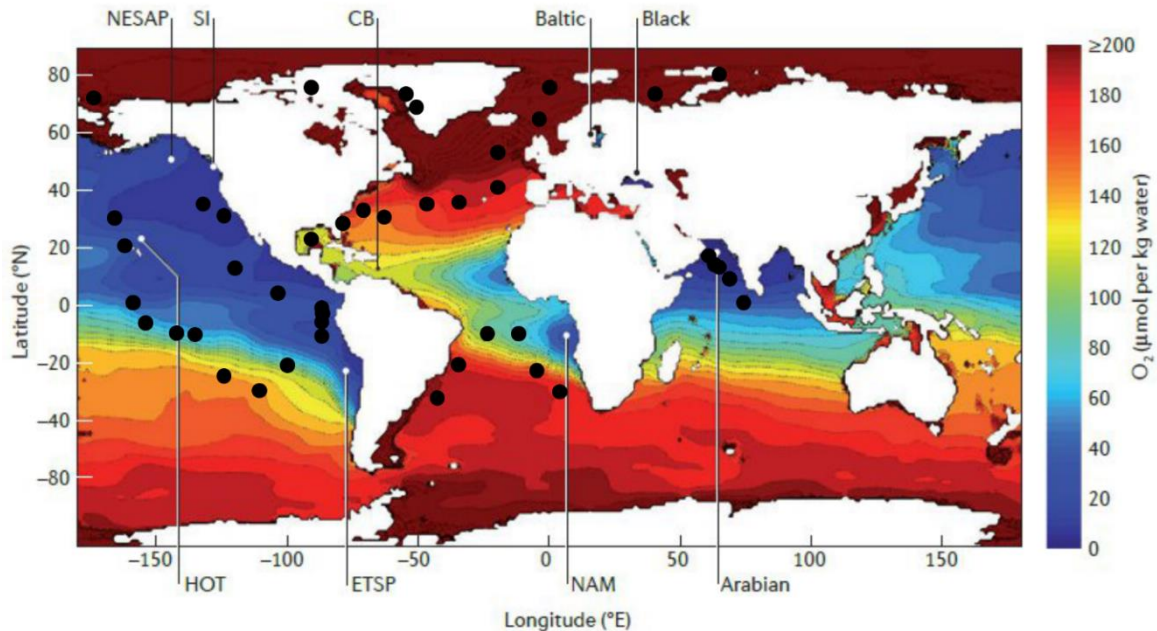


Fig.I. 3. Concentration minimale en oxygène pour différentes régions du monde (HOT = Hawaii Ocean Time-series ; NESAP = Northeast subarctic Pacific ; SI = Saanich inlet ; ETSP = eastern tropical South Pacific ; CB = Caraïbe Basin ; NAM = Namibian upwelling). Les points sont les échantillons multinetts Tara-Océans. Les données proviennent de la climatologie WOA 2009. D'après Wright et al. (2012).

et devenir de plus en plus hypoxiques.

La distribution du zooplancton, sa migration verticale journalière, et ses fonctions écologiques sont fortement affectées par les gradients d'oxygène verticaux de l'OMZ (Wishner et al., 1995, 2008, 2013). L'expansion des OMZ pourra affecter les maxima de biomasse du zooplancton en subsurface de même que les espèces dont les activités trophiques associées sont spécifiques à des bords inférieurs et supérieurs de l'OMZ (oxyclines). La profondeur, l'abondance et la composition de ces communautés uniques dans la colonne d'eau également sont affectées par les modifications de la concentration en oxygène dans l'océan, par conséquent, leurs effets sur les chaînes alimentaires et les flux de particules varient en fonction de l'épaisseur des OMZ (Wishner et al., 2013).

Une partie de ce travail de thèse a porté sur des régions à minimum d'oxygène et l'étude des écosystèmes de ces régions (Chapitres 2, 3 et 4). Nous avons essayé de comprendre comment les OMZ pouvaient impacter le flux vertical de particules, la distribution et la structure verticale des communautés mésopélagiques et leurs spectres de taille dans les OMZ.

### **I.5 La structure en taille du plancton marin**

L'analyse de la distribution de la biomasse par classes de taille est une approche non taxonomique pour étudier la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Dans cette approche, chaque organisme échantillonné est rangé dans une classe de taille. Cette approche réduit la complexité du système à un niveau gérable (Quinones et al., 2003). La théorie des spectres NBSS prédit, en représentation log-log, une réduction linéaire de la biomasse au fur et à mesure de l'augmentation de la taille individuelle des organismes. La pente et l'ordonnée à l'origine (Fig I.4) du spectre de taille de biomasse normalisée (NBSS) sont des estimateurs de l'efficacité du transfert de la matière et de l'énergie dans la communauté étudiée, et de la production de l'écosystème étudié, respectivement (Marcolin et al., 2013; Zhou, 2006). La pente (a) et de l'ordonnée à l'origine (b) de la droite d'ajustement linéaire au spectre NBSS, permettent généralement d'analyser les spectres NBSS planctoniques. Si la pente de l'ajustement est prédite proche de -1, il résulte une estimation de la biomasse par le biovolume des organismes (Platt & Denman, 1978 ; Fig. I.4). Des pentes plus importantes (avec des valeurs plus négatives, ou plus « pentues») représentent un écart par rapport à l'état théorique stable, caractérisé par une diminution rapide de la biomasse quand le spectre tend vers les grandes classes de taille. Des pentes moins importantes (avec des valeurs moins négatives, plus « plates ») symbolisent par contre une augmentation de la biomasse dans les grandes classes de taille (Fig. I.4). Tout simplement les pentes spectrales plus pentues traduisent une diminution de la pression de prédation au fur et à mesure que la taille augmente (Zhou, 2006). Un tel système serait moins efficace dans le transfert de la biomasse des petits organismes, base des réseaux trophiques vers les prédateurs planctoniques, et plutôt l'inverse quand la pente spectrale est plate (Gaedke, 1993; Zhou et al., 2009).



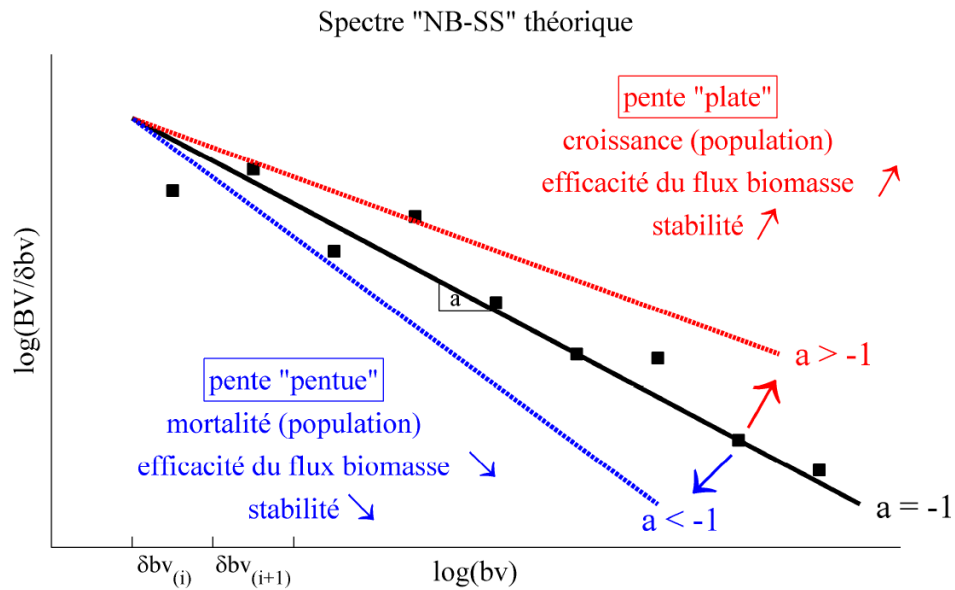


Fig.I. 4. Schéma représentatif d'un spectre de taille planctonique reconstruit selon la méthode de Platt & Denman (1978). Les abscisses sont des classes de taille exprimées en biovolume ( $bv$ ) et de largeurs équivalentes en progression logarithmique :  $\delta bv_{(i)} = \delta bv_{(i+1)}$ . Les ordonnées représentent le biovolume total ( $BV$ ) par classe de taille, normalisé par la largeur de la classe de taille. La flèche rouge indique le passage d'un spectre de pente  $-1$  vers un spectre de pente  $> -1$ , dite « plate », représenté par la ligne pointillée rouge. Dans une population, une pente « plate » peut se traduire par de la croissance, une efficacité de transfert de biomasse des petits organismes vers les plus grands et une plus grande stabilité de l'écosystème. La flèche bleue indique le passage d'un spectre de pente  $-1$  vers un spectre de pente  $< -1$ , dite « pentue », représenté par la ligne pointillée bleue. Dans une population, une pente « pentue » peut se traduire par de la mortalité, une inefficacité de transfert de biomasse des petits organismes vers les grands moindre, et une instabilité de l'écosystème. (Thèse Romagnan, 2013).

Des travaux récents (Brandão et al., 2021) montrent que la taille et l'abondance du zooplancton diminuent vers les environnements plus chauds et plus oligotrophes. Cette tendance est portée par les copépodes tandis que les grands protistes présentent le schéma opposé. Ces dernières années, les spectres NBSS ont été largement utilisés pour analyser les propriétés biologiques des écosystèmes marins (Dai et al., 2016; García-Comas et al., 2014; Marcolin et al., 2013; Ohman, 2012; Schultes et al., 2013). Mais peu d'informations sont actuellement disponibles concernant les distributions verticales des NBSS du zooplancton dans la zone mésopélagique. Comprendre la distribution verticale des communautés de zooplancton est important pour améliorer notre compréhension des écosystèmes marins globaux (Chisholm, 2000; Yamaguchi et al., 2002a, Guidi et al., 2016).

## I.6 Taux physiologiques

La taille des proies et des prédateurs dans les mécanismes de production et de transformation des flux de matière est importante pour estimer les activités métaboliques telles que le broutage et la respiration (Ikeda, 2014), et de sédimentation des pelotes fécales (Stamieszkin et al., 2015; Turner, 2015). Les changements dans la distribution en taille et dans la composition faunistique du zooplancton peuvent induire des changements dans les flux biogéochimiques portés par le zooplancton malgré une biomasse zooplanctonique totale invariante. L'excrétion du mésozooplancton, par exemple, fournit une fraction substantielle des

besoins de nutriments estimés en azote (N) et phosphore (P) du phytoplancton (>50% dans l'Atlantique oligotrophe tropical et subtropical (Isla et Anadón, 2004)), ce qui favorise en retour la croissance du zooplancton. L'ingestion et la respiration du carbone par le mésozooplancton intégré sur la colonne d'eau sont estimées respectivement à 34-63% et 17-32% de la production primaire, dans les eaux du large (Hernández-León and Ikeda, 2005). La respiration dans la couche mésopélagique est assez difficile à estimer, mais elle est d'une importance capitale pour évaluer le budget de carbone dans cette zone. Le transport en profondeur du carbone peut être effectué lors de la migration nyctémérale. La biomasse des migrants et leur respiration dans la zone mésopélagique sont nécessaires pour estimer le flux respiratoire, une composante importante du flux actif (Hernández-León et al., 2019). L'expansion des OMZ peut être renforcée par la respiration du zooplancton qui a un impact sur la distribution de l'oxygène.

L'analyse de la distribution en taille du zooplancton et les impacts de ses variations sur le métabolisme sont nécessaires pour parvenir à une compréhension plus complète des cycles biogéochimiques de l'écosystème marin (Hernández-León et al., 2019).

### **I.7. Objectifs de cette thèse**

L'objectif principal de cette thèse est de déterminer la structuration globale 3D (latitude, longitude, profondeur) du mésozooplancton (communauté et taille) et estimer les taux physiologiques (respiration et excrétion) dans le premier kilomètre de l'océan, avec un accent particulier sur la couche mésopélagique afin d'évaluer l'impact de cette structuration sur le flux de matière particulaire dans l'océan en lien avec les facteurs abiotiques.

Pour comprendre cette structuration globale du mésozooplancton, nous posons plusieurs questions :

**Le mésozooplancton est-il structuré verticalement à l'échelle de l'océan global ?  
Quelle est l'organisation verticale et latitudinale de la composition des communautés à l'échelle globale ? Comment la variabilité de la structure verticale du mésozooplancton affecte les flux verticaux de matières dans l'océan ?**

De récentes campagnes interdisciplinaires ont fourni des connaissances plus intégrées sur l'importance du zooplancton pour la séquestration du carbone (Guidi et al., 2016; Steinberg and Landry, 2017; Stukel et al., 2019; Kiko et al., 2020) mais aucune étude mondiale n'a encore analysé les variations des abondances, de la biomasse et de la diversité du zooplancton en conjonction avec des évaluations du flux vertical de particules dans le kilomètre supérieur de l'océan mondial. Grâce à l'expédition Tara Océans, 35 000 échantillons de toute la communauté planctonique (depuis les virus aux méduses) ont été collectés dans l'ensemble de l'océan mondial entre 2009 et 2013 (Karsenti et al., 2011). Ces échantillons ont permis de générer un ensemble de données homogènes d'images du zooplancton ainsi que les données environnementales contextuelles associées, à l'échelle globale, et stratifié entre 0 et 1000 m de profondeur. Les études précédentes ont exploré les gradients latitudinaux mondiaux en termes de richesse et de composition pour l'ensemble de la communauté planctonique (Ibarbalz et al.,

2019). Nous avons ici pour objectif de décrire la composition de la communauté de mésozooplancton à travers les couches profondes à l'échelle mondiale.

**Existe-t-il une organisation homogène verticale et latitudinale des spectres de tailles du mésozooplancton à l'échelle globale ? Les spectres de taille peuvent-ils être classés en différents types et quelles sont les caractéristiques des types de spectres obtenus ? Quelle relation existe entre la composition de la communauté du mésozooplancton et son spectre de taille. Quelles sont les facteurs influençant les gradients latitudinaux et verticaux dans les spectres de la surface jusqu'à la profondeur des océans ? Les spectres de tailles varient-ils en fonction de la technique d'analyse ? En comparant les données d'imagerie provenant de deux approches différentes (Multinet & ZooScan, au laboratoire, versus UVP, *in-situ*) nous étudierons la différence entre les NBSS produits par ces méthodes et les relations entre les NBSS du zooplancton et ceux des particules.**

Le spectre de taille NBSS a souvent été proposé comme indicateur de l'état des communautés planctoniques mais l'organisation des spectres de taille planctonique en fonction des trois dimensions de l'espace (latitude, longitude, profondeur) n'a pas encore été étudiée. Les Chapitres III et IV de cette thèse présentent les résultats de l'analyse de la distribution globale de la structure en taille du mésozooplancton échantillonné lors de l'expédition Tara Océans pour le chapitre III et cette expédition sera augmentée des expéditions de Geomar et Malaspina pour étudier la distribution des spectres de taille tropicale des crustacés dans le chapitre IV. Les structures en tailles estimées par des spectres NBSS ont été confrontées aux conditions environnementales au cours de ces expéditions. Ici, nous abordons ces questions en utilisant les données d'imagerie du zooplancton nouvellement disponibles provenant d'échantillons collectés à l'aide d'un filet à plancton Multinet dans 5 couches de la surface à 1000 m de profondeur et analysées par le ZooScan (Gorsky et al., 2010). Les différents NBSS ont été analysés en calculant leurs pentes et leurs ordonnées à l'origine et en utilisant des techniques de groupement hiérarchiques qui peuvent révéler des changements subtils tels que des distributions multimodales dans les NBSS, non perçu à travers l'analyse des pentes.

**Existe-t-il des communautés de crustacés présentant des spectres de tailles différents à l'échelle globale en tenant compte des trois dimensions de l'espace ? Quelles sont leurs caractéristiques ? Cette distribution est-elle fonction des facteurs environnementaux ? Comment varie la respiration des crustacés dans l'océan mondial par rapport à la production primaire et au flux de matière organique ? Quelle est la contribution des crustacés au budget de carbone dans l'océan ?**

Cette partie sera développée dans le chapitre IV avec une homogénéisation des jeux de données de spectre de taille NBSS de mésozooplancton comprenant plus de 120 stations obtenues à partir des trois expéditions (Tara Océans, Geomar et Malaspina) et 752 échantillons. Nous évaluerons la qualité des données ainsi que les facteurs de variance (campagnes, profondeur, jour/nuit) sur des indicateurs de la taille (le diamètre sphérique équivalent ou ESD, la pente du NBSS et le biovolume). Cette présentation comprend des éléments dans la section méthode, résultat et discussion. Ensuite nous effectuerons une typologie des formes des NBSS dans les

zones inter-tropicales et la corrélons avec les variables environnementales disponibles. Les résultats sont d'abord présentés puis discutés. Enfin, nous estimerons les taux de respiration et d'excrétion du mésozooplancton dans les différentes couches de la colonne d'eau afin d'évaluer leur impact sur le budget de carbone.

### References

- Azam, F., Hodson, R.E., 1977. Size distribution and activity of marine microheterotrophs 1. *Limnology and Oceanography* 22, 492–501. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.3.0492>
- Banase, K., 1995. Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science* 52, 265–277. [https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80043-3](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80043-3)
- Beaugrand, G., Edwards, M., Hélaouët, P., 2019. An ecological partition of the Atlantic Ocean and its adjacent seas. *Progress in Oceanography* 173, 86–102. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.02.014>
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science* 296, 1692–1694. <https://doi.org/10.1126/science.1071329>
- Borkman, D.G., Smayda, T.J., 2009. Gulf Stream position and winter NAO as drivers of long-term variations in the bloom phenology of the diatom *Skeletonema costatum* “species-complex” in Narragansett Bay, RI, USA. *Journal of Plankton Research* 31, 1407–1425. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp072>
- Brandão, M.C., Benedetti, F., Martini, S., Soviadan, Y.D., Irisson, J.-O., Romagnan, J.-B., Elineau, A., Desnos, C., Jalabert, L., Freire, A.S., Picheral, M., Guidi, L., Gorsky, G., Bowler, C., Karp-Boss, L., Henry, N., de Vargas, C., Sullivan, M.B., Stemmann, L., Lombard, F., 2021. Macroscale patterns of oceanic zooplankton composition and size structure. *Sci Rep* 11, 1–19. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-94615-5>
- Breitburg, D., Levin, L.A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F.P., Conley, D.J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G.S., Limburg, K.E., Montes, I., Naqvi, S.W.A., Pitcher, G.C., Rabalais, N.N., Roman, M.R., Rose, K.A., Seibel, B.A., Telszewski, M., Yasuhara, M., Zhang, J., 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359, eaam7240. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>
- Chisholm, S.W., 2000. Stirring times in the Southern Ocean. *Nature* 407, 685–686. <https://doi.org/10.1038/35037696>

- Chust, G., Allen, J.I., Bopp, L., Schrum, C., Holt, J., Tsiaras, K., Zavatarelli, M., Chifflet, M., Cannaby, H., Dadou, I., 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 20, 2124–2139.
- Coma, R., Ribes, M., Serrano, E., Jiménez, E., Salat, J., Pascual, J., 2009. Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *PNAS* 106, 6176–6181. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805801106>
- Dai, L., Li, C., Yang, G., Sun, X., 2016. Zooplankton abundance, biovolume and size spectra at western boundary currents in the subtropical North Pacific during winter 2012. *Journal of Marine Systems* 155, 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.11.004>
- Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H.-O., Gilbert, D., 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7, 1669–1699. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1669-2010>
- Everett, J.D., Baird, M.E., Buchanan, P., Bulman, C., Davies, C., Downie, R., Griffiths, C., Heneghan, R., Kloser, R.J., Laiolo, L., Lara-Lopez, A., Lozano-Montes, H., Matear, R.J., McEnulty, F., Robson, B., Rochester, W., Skerratt, J., Smith, J.A., Strzelecki, J., Suthers, I.M., Swadling, K.M., van Ruth, P., Richardson, A.J., 2017. Modeling What We Sample and Sampling What We Model: Challenges for Zooplankton Model Assessment. *Front. Mar. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00077>
- Field, J.G., Hempel, G., Summerhayes, C.P., 2002. *Oceans 2020: Science, Trends, and the Challenge of Sustainability*. Island Press.
- Gaedke, U., 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake. *Limnology and Oceanography* 38, 112–127. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.1.0112>
- García-Comas, C., Chang, C.-Y., Ye, L., Sastri, A.R., Lee, Y.-C., Gong, G.-C., Hsieh, C., 2014. Mesozooplankton size structure in response to environmental conditions in the East China Sea: How much does size spectra theory fit empirical data of a dynamic coastal area? *Progress in Oceanography, Recent Developments In Oceanography of the Asian Marginal Seas* 121, 141–157. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2013.10.010>
- Gorsky, G., Ohman, M.D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J.-B., Cawood, A., Pesant, S., Garcia-Comas, C., Prejger, F., 2010. Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research* 32, 285–303. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp124>
- 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., 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532, 465–470. <https://doi.org/10.1038/nature16942>
- Hays, G.C., Richardson, A.J., Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution, SPECIAL ISSUE: BUMPER BOOK REVIEW* 20, 337–344. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004>
- Hernández-León, S., Calles, S., Fernández de Puelles, M.L., 2019. The estimation of metabolism in the mesopelagic zone: Disentangling deep-sea zooplankton respiration. *Progress in Oceanography* 178, 102163. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102163>
- Hernández-León, S., Ikeda, T., 2005. A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. *J Plankton Res* 27, 153–158. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh166>
- Ibarbalz, F.M., Henry, N., Brandão, M.C., Martini, S., Busseni, G., Byrne, H., Coelho, L.P., Endo, H., Gasol, J.M., Gregory, A.C., Mahé, F., Rigonato, J., Royo-Llonch, M., Salazar, G., Sanz-Sáez, I., Scalco, E., Soviadan, D., Zayed, A.A., Zingone, A., Labadie, K., Ferland, J., Marec, C., Kandels, S., Picheral, M., Dimier, C., Poulain, J., Pisarev, S., Carmichael, M., Pesant, S., Acinas, S.G., Babin, M., Bork, P., Boss, E., Bowler, C., Cochrane, G., de Vargas, C., Follows, M., Gorsky, G., Grimsley, N., Guidi, L., Hingamp, P., Iudicone, D., Jaillon, O., Kandels, S., Karp-Boss, L., Karsenti, E., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Poulton, N., Raes, J., Sardet, C., Speich, S., Stemmann, L., Sullivan, M.B., Sunagawa, S., Wincker, P., Babin, M., Boss, E., Iudicone, D., Jaillon, O., Acinas, S.G., Ogata, H., Pelletier, E., Stemmann, L., Sullivan, M.B., Sunagawa, S., Bopp, L., de Vargas, C., Karp-Boss, L., Wincker, P., Lombard, F., Bowler, C., Zinger, L., 2019. Global Trends in Marine Plankton Diversity across Kingdoms of Life. *Cell* 179, 1084-1097.e21. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.10.008>
- Ikeda, T., 2014. Respiration and ammonia excretion by marine metazooplankton taxa: synthesis toward a global-bathymetric model. *Mar Biol* 161, 2753–2766. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2540-5>
- Isla, J.A., Anadón, R., 2004. Mesozooplankton size-fractionated metabolism and feeding off NW Spain during autumn: effects of a poleward current. *ICES J Mar Sci* 61, 526–534. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.014>
- Karsenti, E., Acinas, S.G., Bork, P., Bowler, C., Vargas, C.D., Raes, J., Sullivan, M., Arendt, D., Benzoni, F., Claverie, J.-M., Follows, M., Gorsky, G., Hingamp, P., Iudicone, D., Jaillon, O., Kandels-Lewis, S., Krzic, U., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Reynaud, E.G., Sardet, C., Sieracki, M.E., Speich, S., Velayoudon, D., Weissenbach, J., Wincker, P., Consortium, the T.O., 2011. A Holistic Approach to Marine Eco-Systems Biology. *PLOS Biology* 9, e1001177. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001177>

- Keeling, R.F., Körtzinger, A., Gruber, N., 2010. Ocean Deoxygenation in a Warming World. *Annual Review of Marine Science* 2, 199–229. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163855>
- Kelly, T.B., Davison, P.C., Goericke, R., Landry, M.R., Ohman, M.D., Stukel, M.R., 2019. The Importance of Mesozooplankton Diel Vertical Migration for Sustaining a Mesopelagic Food Web. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00508>
- Kiko, R., Brandt, P., Christiansen, S., Faustmann, J., Kriest, I., Rodrigues, E., Schütte, F., Hauss, H., 2020. Zooplankton-Mediated Fluxes in the Eastern Tropical North Atlantic. *Front. Mar. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00358>
- Kiko, R., Hauss, H., 2019. On the estimation of zooplankton-mediated active fluxes in oxygen minimum zone regions. *Frontiers in Marine Science* 6, 741.
- Kwiatkowski, L., Aumont, O., Bopp, L., 2019. Consistent trophic amplification of marine biomass declines under climate change. *Glob Change Biol* 25, 218–229. <https://doi.org/10.1111/gcb.14468>
- Lee, S., Fuhrman, J.A., 1987. Relationships between Biovolume and Biomass of Naturally Derived Marine Bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology* 53, 1298–1303. <https://doi.org/10.1128/aem.53.6.1298-1303.1987>
- Marcolin, C. da R., Schultes, S., Jackson, G.A., Lopes, R.M., 2013. Plankton and seston size spectra estimated by the LOPC and ZooScan in the Abrolhos Bank ecosystem (SE Atlantic). *Continental Shelf Research, Oceanography, ecology and management of Abrolhos Bank* 70, 74–87. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.09.022>
- McQueen, D.J., Post, J.R., Mills, E.L., 1986. Trophic Relationships in Freshwater Pelagic Ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 1571–1581. <https://doi.org/10.1139/f86-195>
- Ohman, M.D., 2012. Estimation of mortality for stage-structured zooplankton populations: What is to be done? *Journal of Marine Systems, Understanding and Quantifying Mortality in Pelagic, Early Life Stages of Marine Organisms: Experiments, Observations and Models (WKMOR) special issue* 93, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.05.008>
- Oschlies, A., Brandt, P., Stramma, L., Schmidtko, S., 2018. Drivers and mechanisms of ocean deoxygenation. *Nature Geoscience* 11, 467–473. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0152-2>
- Oschlies, A., Schulz, K.G., Riebesell, U., Schmittner, A., 2008. Simulated 21st century's increase in oceanic suboxia by CO<sub>2</sub>-enhanced biotic carbon export: RAPID INCREASE IN OCEANIC SUBOXIA. *Global Biogeochemical Cycles* 22, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2007GB003147>

- Platt, T. & Denman, K. 1978 The structure of pelagic marine ecosystems. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **173**, 60–65.
- Quinones et al., 2003. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography* **57**, 405–427. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00108-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00108-3)
- Richardson, A.J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science* **65**, 279–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Robinson, C., Steinberg, D.K., Anderson, T.R., Arístegui, J., Carlson, C.A., Frost, J.R., Ghiglione, J.-F., Hernández-León, S., Jackson, G.A., Koppelman, R., Quéguiner, B., Ragueneau, O., Rassoulzadegan, F., Robison, B.H., Tamburini, C., Tanaka, T., Wishner, K.F., Zhang, J., 2010. Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry – a synthesis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Ecological and Biogeochemical Interactions in the Dark Ocean* **57**, 1504–1518. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.018>
- Schmidtko, S., Stramma, L., Visbeck, M., 2017. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature* **542**, 335–339. <https://doi.org/10.1038/nature21399>
- Schultes, S., Sourisseau, M., Le Masson, E., Lunven, M., Marié, L., 2013. Influence of physical forcing on mesozooplankton communities at the Ushant tidal front. *Journal of Marine Systems, XII International Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay* 109–110, S191–S202. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.11.025>
- Seibel, B.A., 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *Journal of Experimental Biology* **214**, 326–336.
- Sieburth, J.M., Smetacek, V., Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and Oceanography* **23**, 1256–1263. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.6.1256>
- St. John, M.A., Borja, A., Chust, G., Heath, M., Grigorov, I., Mariani, P., Martin, A.P., Santos, R.S., 2016. A Dark Hole in Our Understanding of Marine Ecosystems and Their Services: Perspectives from the Mesopelagic Community. *Frontiers in Marine Science* **3**. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00031>
- Stamieszkin, K., Pershing, A.J., Record, N.R., Pilskaln, C.H., Dam, H.G., Feinberg, L.R., 2015. Size as the master trait in modeled copepod fecal pellet carbon flux: Copepod size structure and carbon flux. *Limnology and Oceanography* **60**, 2090–2107. <https://doi.org/10.1002/lno.10156>



- Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science* 9, 413–444. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>
- Stramma, L., Johnson, G.C., Sprintall, J., Mohrholz, V., 2008. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science* 320, 655–658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>
- Stramma, L., Schmidtko, S., Levin, L.A., Johnson, G.C., 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 587–595. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.01.005>
- Stukel, M.R., Ohman, M.D., Kelly, T.B., Biard, T., 2019. The Roles of Suspension-Feeding and Flux-Feeding Zooplankton as Gatekeepers of Particle Flux Into the Mesopelagic Ocean in the Northeast Pacific. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00397>
- Takahashi, T., Broecker, W.S., BAINBRIDGE, A.E., 1981. The Alkalinity and Total Carbon Dioxide Concentration in the World Oceans 159–199.
- Taylor, A.H., Allen, J.I., Clark, P.A., 2002. Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature* 416, 629–632. <https://doi.org/10.1038/416629a>
- Turner, J.T., 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography* 130, 205–248. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.08.005>
- Wishner, K.F., Ashjian, C.J., Gelfman, C., Gowing, M.M., Kann, L., Levin, L.A., Mullineaux, L.S., Saltzman, J., 1995. Pelagic and Benthic Ecology of the Lower Interface of the Eastern Tropical Pacific Oxygen Minimum Zone. *Deep Sea Res.* 42, 93–115.
- Wishner, K.F., Gelfman, C., Gowing, M.M., Outram, D.M., Rapien, M., Williams, R.L., 2008. Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Prog. Oceanogr.* 78, 163–191. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.001>
- Wishner, K.F., Outram, D.M., Seibel, B.A., Daly, K.L., Williams, R.L., 2013. Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 79, 122–140. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.05.012>
- Wishner, K.F., Seibel, B., Outram, D., 2020. Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability. *Biogeosciences* 17, 2315–2339. <https://doi.org/10.5194/bg-17-2315-2020>

- Wishner, K.F., Seibel, B.A., Roman, C., Deutsch, C., Outram, D., Shaw, C.T., Birk, M.A., Mislan, K.A.S., Adams, T.J., Moore, D., Riley, S., 2018. Ocean deoxygenation and zooplankton: Very small oxygen differences matter. *Sci. Adv.* 4, eaau5180. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau5180>
- Wyrki, K., 1962. The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 9, 11–23. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(62\)90243-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(62)90243-7)
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Mac Takahashi, M., 2002. Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, North Pacific Biogeochemical Processes* 49, 5513–5529. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00205-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00205-9)
- Zhou et al., 2009. Productivity, trophic levels and size spectra of zooplankton in northern Norwegian shelf regions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, The Proceedings of the ECONORTH Symposium on Ecosystem Dynamics in the Norwegian Sea and Barents Sea* 56, 1934–1944. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.018>
- Zhou, M., 2006. What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *Journal of Plankton Research* 28, 437–448. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi119>

## **Chapitre II. Patterns of mesozooplankton community composition and vertical fluxes in the global ocean**

L'intégralité de ce chapitre a fait l'objet d'un travail qui est accepté avec une révision mineure en vue de sa publication dans le journal scientifique « Progress in Oceanography ». Il est rédigé en anglais et un résumé en français est disponible ci-dessous.

### **II.1. Résumé**

Les variations verticales des conditions physico-chimiques entraînent des changements dans la composition et la structure des communautés zooplanctoniques. En retour, le zooplancton participe à la régulation du transfert de la matière organique produite en surface vers les couches profondes. Pourtant, les liens entre la composition de la communauté zooplanctonique et l'intensité des flux verticaux de particules restent méconnus. Ici, nous proposons une analyse conjointe des variations de la composition de la communauté zooplanctonique et du flux vertical de particules entre 0 et 1000 m de profondeur, à l'échelle globale. Des échantillons de zooplancton ont été prélevés dans cinq couches d'eau adjacentes à l'aide d'un Multinet, entre 0 et 1000 m, et les flux verticaux de particules ont été estimés à partir de profils d'UVP5 à 57 stations distribuées dans l'océan mondial. Les échantillons de zooplancton ont été analysés à l'aide d'un ZooScan et les organismes imagés ont été classés individuellement en 19 groupes faunistiques. En surface (0-200 m), la composition de la communauté zooplanctonique dépend de la structure de la communauté du phytoplancton et de la quantité et de la qualité de la matière organique particulaire produite. De plus, l'abondance et la biomasse du zooplancton ainsi que le flux vertical de particules diminuent de la surface à 1000 m de profondeur à toutes les latitudes. Le taux d'atténuation de l'abondance du zooplancton avec la profondeur est plus important dans les OMZ ( $< 5\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{kg}^{-1}$ ). La plupart des groupes de zooplancton ont montré une nette diminution en abondance, à l'exception des méduses, des mollusques, des annélides, des grands protistes et de quelques familles de copépodes. Au contraire, le taux d'atténuation des flux verticaux de particules est plus faible dans les OMZ. Nos résultats suggèrent que les changements futurs dans la composition du phytoplancton de surface et la perte d'oxygène dans la couche mésopélagique pourraient affecter fortement l'abondance et la structure verticale du zooplancton entre 0 et 1000 m, impactant indirectement l'export vertical de matière organique et l'intensité de la pompe biologique à carbone.

**Mots-clés : Zooplancton, Océan mondial, Pompe biologique de carbone, Epipélagique, Mésopélagique, Structure de la communauté, Flux de particules, Taux d'atténuation, Zone de minimum d'oxygène.**

## II.2. Article soumis et accepté

Yawouvi Dodji Soviadan<sup>1,6</sup>, Fabio Benedetti<sup>2</sup>, Manoela C. Brandão<sup>1,3</sup>, Sakina-Dorothee Ayata<sup>1</sup>, Jean-Olivier Irisson<sup>1</sup>, Jean Louis Jamet<sup>5</sup>, Rainer Kiko<sup>1</sup>, Fabien Lombard<sup>1,4</sup>, Kissao Gnandi<sup>6</sup>, Lars Stemmann<sup>1,\*</sup>

1 Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

2 Environmental Physics, Institute of Biogeochemistry and Pollutant Dynamics, ETH Zürich, Universitätstrasse 16, 8092 Zürich, Switzerland.

3 Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Centre Bretagne, 29280 Plouzané, France.

4 Institut Universitaire de France (IUF), Paris, France

5 Université de Toulon, Mediterranean Institute of Oceanology (MIO), AMU-UTLN UM110, Equipe EMBIO. CS 60584, 83041 TOULON Cedex 9, FRANCE

6 Département de Géologie, Université de Lomé, Togo.

Corresponding author\*

### Abstract

Vertical variations in physical and chemical conditions drive changes in marine zooplankton community and composition. In turn, zooplankton communities play a critical role in regulating the transfer of organic matter produced in the surface ocean to deeper layers. Yet, the links between zooplankton community composition and the strength of vertical fluxes of particles remain elusive, especially on a global scale. Here, we provide a comprehensive analysis of variations in zooplankton community composition and vertical particle flux in the upper kilometer of the global ocean. Zooplankton samples were collected across five depth layers and vertical particle fluxes were assessed using continuous profiles of the Underwater Vision Profiler (UVP5) at 57 stations covering seven ocean basins. Zooplankton samples were analysed using a Zooscan and individual organisms were classified into 19 groups for the quantitative analyses. Zooplankton abundance, biomass and vertical particle flux decreased from the surface to 1000m depth at all latitudes. The zooplankton abundance decrease rate was stronger at sites characterised by oxygen minima ( $< 5\mu\text{mol O}_2.\text{kg}^{-1}$ ) where most of zooplankton groups showed a marked decline in abundance, except the jellyfishes, molluscs, annelids, large protists and a few copepod families. The attenuation rate of vertical particle fluxes was weaker at such oxygen-depleted sites. Canonical redundancy analyses showed that the epipelagic zooplankton community composition depended on the community structure of surface phytoplankton and the quantity and the quality of the produced particulate organic matter. We provide a consistent baseline of plankton community structure together with estimates of vertical flux and a contribution to our understanding of global zooplankton dynamics in the upper kilometer of the global ocean. Our results further suggest that future changes in surface phytoplankton composition and mesopelagic oxygen loss might lead to profound changes in zooplankton abundance and community structure in both the euphotic and mesopelagic ocean. These changes may affect the vertical export and hereby the strength of the biological carbon pump.

**Keywords: Zooplankton, Global Ocean, Biological carbon pump, Epipelagic, Mesopelagic, Community structure, Particle flux, Attenuation rates, Oxygen Minimum Zone.**

### Introduction

The upper kilometer of the ocean constitutes a habitat where most of the organic carbon produced by the phytoplankton in the epipelagic layer (0-200m) sinks into the mesopelagic layer (200-1000m) while being progressively consumed and respired. Within the wide size spectrum of planktonic organisms (0.02 $\mu$ m-2m), mesozooplankton (0.2-20mm) are a pivotal component of marine trophic webs impacting the Biological Carbon Pump (BCP) through their feeding, vertical migration, and the production of faecal pellets (Deborah K Steinberg and Landry, 2017). In a context of global climate change, zooplankton communities experience increasingly stressful conditions through global warming, ocean acidification and deoxygenation (Oschlies et al., 2018b; Schmidtko et al., 2017b), enhanced water column stratification in the open ocean and modifications in phytoplankton production and community structure (Coma et al., 2009b; Kwiatkowski et al., 2019b; Richardson, 2008b). Long term field surveys have shown how shifts in climatic conditions lead to large shifts in surface zooplankton composition (G. Beaugrand et al., 2019). Future climate warming could further reduce macronutrient supplies in the upper ocean and therefore decrease phytoplankton biomass in the tropical open ocean or can cause positive trophic amplification in the polar ocean (Chust et al., 2014). Such changes in biomass may be amplified in the zooplankton through trophodynamic effects, which could greatly alter the fluxes of organic matter into the deeper mesopelagic layers. Within the latter, modifications of the quantity and quality of the vertical particle flux produced in the surface layers could trigger substantial changes in mesozooplankton abundance and composition. In addition, the expansion of Oxygen Minimum Zones (OMZ) (Schmidtko et al., 2017b; Stramma et al., 2010b) may further constrain the spatial distribution of the numerous zooplankton taxa that are sensitive to dissolved oxygen levels (Ekau et al., 2010b; Kiko et al., 2020b; Kiko and Hauss, 2019; Seibel, 2011; Karen F Wishner et al., 2020, 2018). Therefore, understanding the variations of zooplankton biomass and diversity in the epi and mesopelagic is essential to better understand the impact of global climate change on the properties of marine ecosystems.

However, mesopelagic zooplankton communities remain critically under-sampled compared to the epipelagic ones, as most collections is in the first 200m of the water column (Jason D Everett et al., 2017). The mesopelagic is still considered a “dark hole” (C. Robinson et al., 2010; St John et al., 2016) as the gaps in sampling lead to critical gaps in knowledge regarding the functioning of mesopelagic ecosystems and how they are controlled by the organic matter fluxing from the euphotic zone. Local to regional field studies reported that the abundance of mesozooplankton decreases exponentially with depth, in parallel with substantial changes in species diversity and genus composition that remain poorly resolved (Bode et al., 2018a; Brugnano et al., 2012; Hernández-León et al., 2020; Koppelman et al., 2005; Kosobokova and Hopcroft, 2010; Yamaguchi et al., 2004). Some studies reported increases in diversity with depth, with maxima in the meso- to bathypelagic layers (Bode et al., 2018a; Gaard et al., 2008; Kosobokova and Hopcroft, 2010; Yamaguchi et al., 2004), whereas other studies reported either the opposite diversity pattern or even an absence of vertical patterns due to large spatio-temporal variability (Gaard et al., 2008; Hidalgo et al., 2012; Palomares-García et al., 2013; Wishner et al., 2008). Such mismatch between observations might be related to the

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

wide range of environmental conditions sampled using a variety of sampling gears that make inter-comparisons difficult. One recent global analysis of zooplankton vertical distribution in inter-tropical regions showed that in this narrow latitudinal band the vertical dimension was the main structuring pattern suggesting that midwater processes mediated by zooplankton may not change between oceans at those latitudes (Fernández de Puellas et al., 2019). How these changes relate to the vertical flux and also across the full latitudinal band is poorly understood because plankton observations and biogeochemical studies have usually been carried out by distinct scientific communities. Recent interdisciplinary cruises have taken place, providing more integrated knowledge on the importance of zooplankton to carbon sequestration (L. Guidi et al., 2016; Kiko et al., 2020b; Deborah K Steinberg and Landry, 2017; Michael R Stukel et al., 2019). No global study has yet been able to analyse community-level variations in zooplankton abundances, biomass and community composition in conjunction with assessments of vertical particle flux in the upper kilometre of the global ocean.

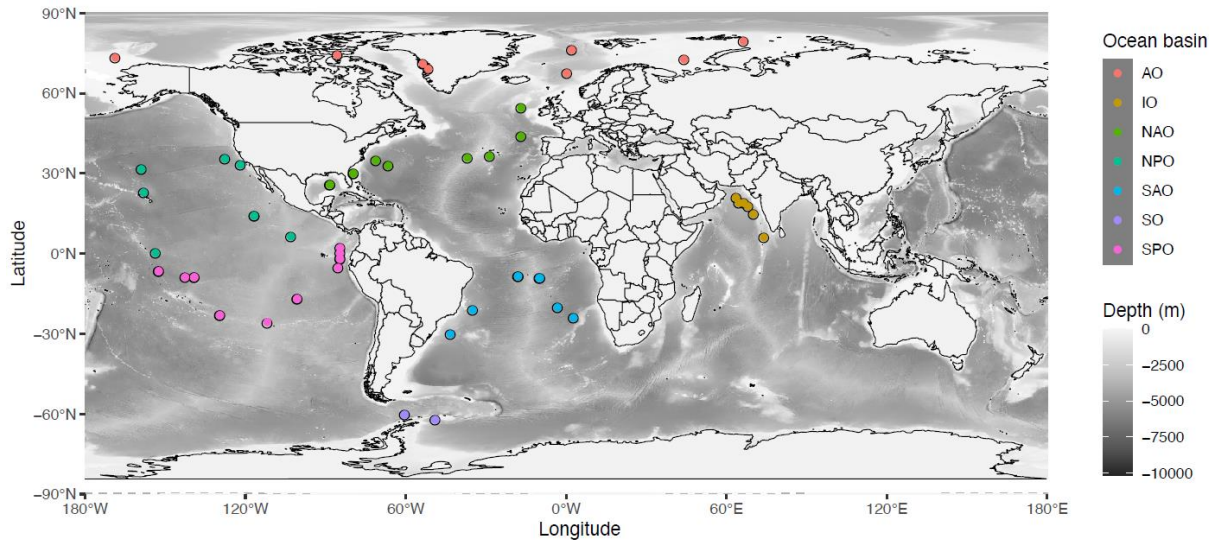
Here, a homogeneous dataset of community-level zooplankton images generated from the TARA Oceans expeditions is explored together with associated measurements of their contextual environmental conditions to: (i) test whether zooplankton communities present consistent vertical variations in abundance and composition across the oceans and in different latitudinal bands, and (ii) investigate the main drivers of such vertical gradients and how they are coupled to the surface phytoplankton and estimates of particle flux. The TARA Oceans expedition collected over 35000 samples encompassing the whole plankton community (i.e., from viruses to jellyfish) across the global ocean from 2009 to 2013 (E. Karsenti et al., 2011). Previous studies that analysed the TARA Oceans imaging dataset explored the global latitudinal gradients in richness and composition for the whole plankton community focusing on surface waters (Ibarbalz et al., 2019; Brandao et al., in press). Here, we aim to describe the community composition of mesozooplankton down to 1000m depth on a global scale. As the imaging techniques used here cannot achieve a species-level identification of the zooplankton community composition, our approach is rather oriented towards larger taxonomic and /or functional groups that may be associated with broad ecological and biogeochemical functions.

## Materials and methods

### Sampling sites and environmental variables

TARA Oceans took place between 2009 and 2013. Among the 210 stations that were sampled, 57 stations covering 7 ocean basins (Fig. 1) were sampled with a Multinet (Stephane Pesant et al., 2015; Roullier et al., 2014a), a sampling device with five nets that allows for depth-stratified sampling (see below).

## Chapitre II: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton



Fig\_1. Location of the 57 stations sampled with the Multinet, grouped by ocean basin: AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean.

A CTD rosette equipped with optical sensors was deployed to measure the physico-chemical parameters within the water column. Temperature and conductivity were measured from the surface to a maximum of 1300 m depth using a Seabird 911 CTD mounted on a Sea-Bird Carousel sampler with 10 Niskin bottles. The following additional sensors were mounted to measure optical properties related to relevant biogeochemical variables: fluorometer (Wetlab ECO-AFL/FL model), dissolved oxygen sensor (model SBE 43), nitrate sensor (ISUS with a maximum rating depth of 1000m Atlantic SA), a 25 cm transmissometer for particles 0.5–20  $\mu\text{m}$  (WETLabs), a one-wavelength backscatter meter for particles 0.5–10  $\mu\text{m}$  (WETLabs), and an Underwater Vision Profiler 5 (UVP5) for particles >150  $\mu\text{m}$  and zooplankton >600  $\mu\text{m}$  (Hydroptic). Assuming that particle sinking speed increases with size, those particles detected through the backscattering will be referred to as suspended particulate matter (SPM, particles < 10 $\mu\text{m}$  in Equivalent Spherical Diameter), while the ones detected by the UVP5 (>150 $\mu\text{m}$  in Equivalent Spherical Diameter) will be referred as particles. Vertical particle mass flux (in mg Dry Weight  $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ) was calculated from the particle size spectra detected by the UVP5 as in (Guidi et al., 2008b). Based on the High Pressure Liquid Chromatography (HPLC) analysis of water collected with Niskin bottles, we used the method of Uitz et al. (2006) to estimate the contribution (%) of three pigment size classes (microphytoplankton, nanophytoplankton, and picophytoplankton;  $f_{\text{micro}}$ ,  $f_{\text{nano}}$ , and  $f_{\text{pico}}$ , respectively) to total phytoplankton biomass in the epipelagic layer. The median value of all hydrological and optical data together with imaging data were calculated for each of the five horizontal layers sampled by the Multinet for future data processing. The samples were classified as anoxic, hypoxic and normoxic according to the oxygen minimum value measured within the towed layer. We used a threshold of 5  $\mu\text{mol kg}^{-1}$  to classify the stations as anoxic (Roullier et al., 2014) and 58.5  $\mu\text{mol kg}^{-1}$  (Bode et al., 2018) to classify them as hypoxic.



## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

### Zooplankton sampling, digitization, biomass estimates

A Hydrobios Multinet (with a 300 $\mu$ m mesh and an aperture of 0.25m<sup>2</sup>) was used to sample zooplankton (Roullier et al., 2014; Pesant et al., 2015) in five distinct water layers ranging from the surface to occasionally 1300 m depth. The five depth layers were locally defined as a function of the vertical structure of the water column according to the profiles of temperature, salinity, fluorescence, nutrients, oxygen, and particulate matter (Pesant et al., 2015). The Multinet was equipped with a flowmeter to measure the volume of seawater filtered by each net tow (Pesant et al., 2015). Day and night net tows were conducted at ten stations. Sampling at the other stations occurred at day or night, depending on cruise schedule and operational constraints. Once collected, the samples were preserved in a solution of buffered formaldehyde-Borax solution (4%). In the laboratory, the samples were rinsed and split with a Motoda box (MOTODA, 1959). The final split was analysed with the Zooscan imaging system (Gorsky et al., 2010) which allowed a rapid and semi-automatic analysis of zooplankton samples. In total, the samples comprised nearly 400,000 images of living zooplankton and detritus. These images were imported into Ecotaxa, an online platform which allows an automatic prediction of the taxonomic classification of each single image followed by a manual validation/correction. The organisms were then identified manually down to the order, sometimes to the family and rarely down to the genus level. All copepods were sorted at the family level apart from the smallest copepods that cannot be recognised at the family level from the image. They were all grouped into one category called Other-copepoda or other-Calanoidea if their morphological features allowed classifying them as Calanoidea. This initial sorting allowed classifying zooplankton into 119 taxa. As many taxa showed a very small contribution to total zooplankton abundance, the 119 taxa were grouped into 19 taxonomic groups (Table 1). Those include all the major zooplankton groups that are frequently observed in the oceans. To investigate vertical patterns in mesozooplankton abundance, these 19 groups were further aggregated into eight groups representing a combination of taxonomic and functional classification (Table 1).

Once the zooplankton images were sorted, Ecotaxa enabled us to extract the concentration and the biovolume of each mesozooplankton group at every station and for every net tow, while accounting for the Motoda fraction and the volume sampled. The biovolume was computed for each individual zooplankton using the minor and major length axes assuming a prolate ellipsoidal shape (Gorsky et al., 2010). The biomass was calculated for the 8 large groups using the equations for the different taxa :

$$Body\ Weight(\mu C) = aS^b \quad (1)$$

where  $S$  is body area in  $mm^2$ . Taxon-specific area-to-dry mass conversion factors (Lehette and Hernandez-Leon, 2009) and dry mass to carbon (C) conversion factors (Kiørboe, 2013a) were used to calculate the biomass and C content of each zooplankton organism scanned. Taxonomic units and biomass conversion factors used are listed in Table 2. For large protists the conversion factor was adjusted to 0.08  $mgC\ mm^{-3}$  (Biard et al., 2016a).

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

Shannon diversity index ( $H'$ ) was calculated based on the relative abundances of the 119 taxa for each sample as follows:

$$H' = -\sum_i^n p_i \log p_i \quad (2)$$

where  $p_i$  is relative abundance of each taxa in one sample and  $\log$  is the natural logarithm.

### Analyzing zooplankton and particles vertical distributions

Vertical attenuation rates of zooplankton (abundance and biomass) and estimated particle fluxes were estimated, from the five sampled layers for zooplankton and from the 5 meter resolution profile of estimated vertical flux using a linear regression of the log-log (i.e. natural logarithm) with the following equation :

$$X = X_0(Z/Z_0)^b \quad (3)$$

where  $X$  represents the zooplankton abundance, the zooplankton biomass or the particle vertical flux at the depth level  $Z$ ,  $X_0$  the zooplankton biomass or abundance and vertical particle flux at the depth  $Z_0$  (chosen as median depth of the surface net) and  $b$  the slope taken as a proxy of the attenuation rate of zooplankton biomass zooplankton abundance or particle flux. In the rest of the manuscript,  $A\_zoo$  represents the slope  $b$  of vertical profile for zooplankton abundance,  $B\_zoo$  the slope  $b$  of vertical profile for zooplankton biomass,  $A\_flux$  the slope  $b$  of vertical profile for particle flux, and  $P\_flux1$ ,  $P\_flux2$  and  $P\_flux3$  the particle flux in respectively the epipelagic, upper and lower mesopelagic. To analyse latitudinal patterns in attenuation rates, the slope values were separated into three latitudinal bands based on the latitudinal position of their corresponding sampling stations: intertropical ( $0^\circ$ - $30^\circ$ ), temperate ( $30^\circ$ - $60^\circ$ ) and polar ( $60^\circ$ - $90^\circ$ ). The intertropical stations gathered both OMZ and non-OMZ stations, which allowed us to analyse the effect of oxygen depletion on zooplankton and particles. Non-parametric variance analyses (Kruskal and Wallis tests) were performed to test for differences in slope values (i.e. zooplankton and particles attenuation rates) between latitudinal bands.

### Multivariate analysis of community composition

To explore the response of zooplankton community composition to environmental drivers across depth layers, the non-interpolated abundances of the 19 taxonomic groups mentioned above were aggregated into three layers: the epipelagic layer (0-200m), the upper mesopelagic layer (200-500m) and the lower mesopelagic layer (500-1000m). To analyse separately the three depth layers, the samples collected in overlapping layers (18.59% of the total samples) were not included in the statistical analysis (Table S1). To characterise the environmental conditions of each layer at each sampling station the median values of the following contextual environmental variables were used: temperature (T), salinity (S), oxygen ( $O_2$ ), nitrate concentration ( $NO_3$ ), chlorophyll  $a$  concentration (Chl $_a$ ), phytoplankton size fractions ( $f_{micro}$ ,  $f_{nano}$ , and  $f_{pico}$ ), concentration of suspended particles (SPM) and particle

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

flux (P\_Flux). The measurements of all these environmental variables are available on PANGAEA (<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.840721>).

To estimate the strength of the Diel Vertical Migration (DVM) at 10 stations, pairwise Wilcoxon tests were performed to compare in each layers the abundance and biomass of each taxa between day and night. For those 10 same pairs of stations, we used an analysis of similarities (ANOSIM) to test for significant variations in community composition between day and night samples. The ANOSIM tested whether the inter-groups difference (day and night groups) was higher than the intra-groups difference, by providing an R coefficient. An R coefficient close to one suggests dissimilarity between groups, while R value close to zero suggests an even distribution of high and low ranks within and between groups. An R value below zero suggests that dissimilarities are greater within groups than between groups (Clarke and Gorley, 2001). ANOSIM tests were performed within each layer using log-transformed (where log is the natural logarithm) abundances and Bray-Curtis distance among stations.

For each depth layer, a canonical redundancy analysis (RDA) was performed based on the abundances of the 19 mesozooplankton groups and the above-mentioned environmental variables to explore the explanatory power of these variables in structuring the mesozooplankton community. The RDA is an extension of the multiple regression analysis applied to multivariate data (P. Legendre and Legendre, 1998). It allows representing the response variables (abundances of the 19 mesozooplankton groups) in a “constrained” reduced space, i.e., constructed from the explanatory variables (the environmental variables). For each RDA, the following variables were used as “supplementary variables” of the analysis in order to visualize their correlation with the environmental structuring of the mesozooplankton community (i.e., to visualise their position in the RDA space): attenuation of particle flux (A\_flux), attenuation of zooplankton abundance (A\_zoo), attenuation of zooplankton biomass (B\_zoo) and the Shannon index ( $H'$ ). Beforehand, a Hellinger transformation was performed on the mesozooplankton abundances. A preliminary RDA based on all samples together showed a very strong effect of depth on mesozooplankton community composition (Fig. S1). Therefore, to avoid such a strong effect of depth on the community composition analysis, three separate RDAs were performed on each of the three layers defined above. Significant axes were identified using the Kaiser-Guttman criterion (Legendre and Legendre, 1998).

Data manipulation and statistical analyses were performed with Matlab 2018b (MATLAB 9.5) for the vertical profiles of abundance and biomass and statistical test (Wilcoxon test, Kruskal-wallis test), R environment v3.5.1 (using the following packages: vegan version 2.5-5, ggplot2 version 3.1.1, ggrepel version 0.8.0 and ggfortify version 0.4.7) for the redundancy analysis and PRIMER6 (Version 6.1.12) and PERMANOVA+ (Version 1.0.2) for the ANOSIM test.

### Results

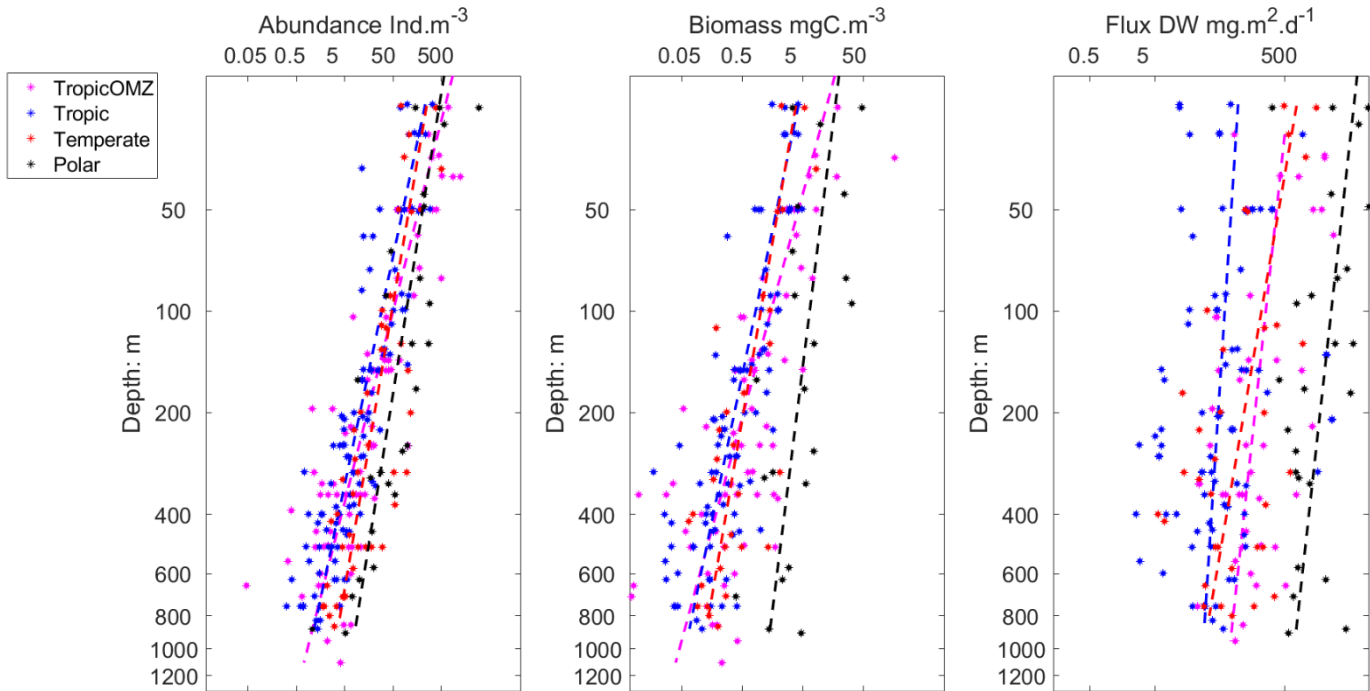
#### Day night variability

In each layer, the comparison between day/night of the taxonomic groups indicated that only a few groups (Euphausiidae, Metridinidae, Corycaeidae and Cnidaria for abundance; Eumalacostraca and Ostracoda for biomass) showed significant differences in either the surface layer or the upper mesopelagic layer (Table S1). Nonetheless, the ANOSIM found no significant differences in the community composition between the day and night samples at the community-level (R0-200m = -0.039; R200-500m = -0.008; R500-1100m = -0.006). The same analyses based on biomass also indicated no significant differences (R0-200m = 0.018; R200-500m = -0.051; R500-1100m = 0.087). As a consequence, all further analyses were carried out without making any distinctions between day and night samples.

#### Vertical patterns in zooplankton total abundance and biomass and particle flux

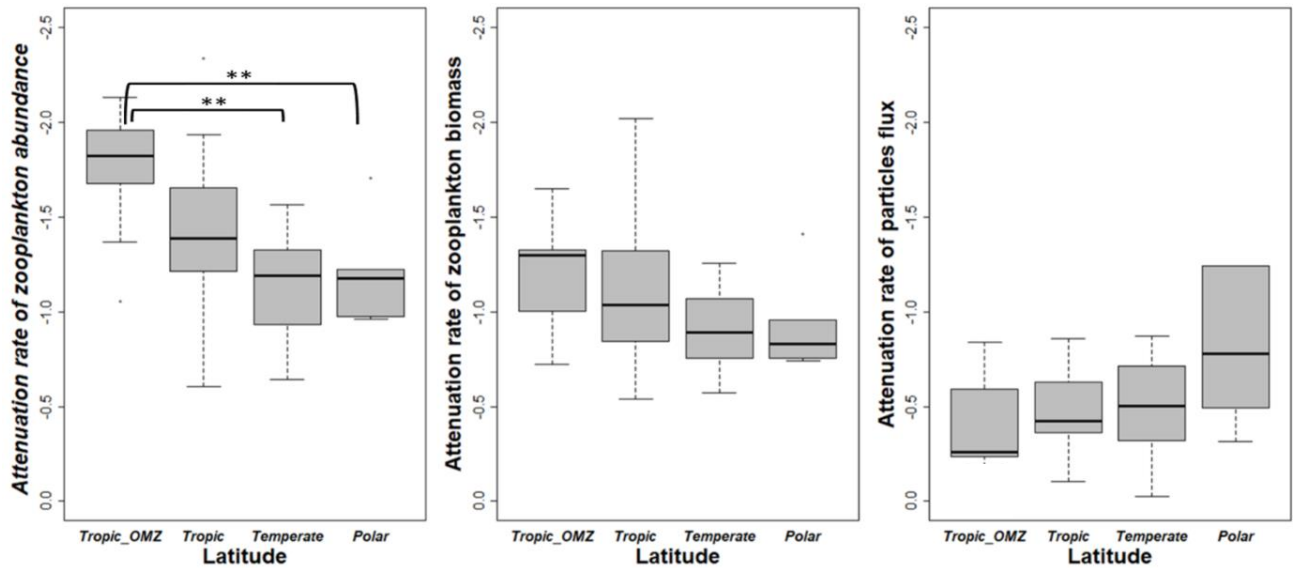
On a global scale, zooplankton abundance and biomass decreased exponentially with depth (Fig. 2) in the different latitudinal bins. Abundance and biomass decrease rate with depth and were correlated ( $r^2=0.342$ ,  $p=4.6 \cdot 10^{-5}$ ) but the biomass attenuation rate estimates were systematically lower than the attenuation based on the abundance profiles. On average, polar waters showed increased zooplankton abundance and biomass compared to the stations located in the tropics. In the epipelagic layer, abundances and biomass ranged from 1 to 5000 ind  $m^{-3}$  and 0.05 to 200 mg C  $m^{-3}$  while in the mesopelagic they were reduced to 0.05 to 450 ind  $m^{-3}$  and 0.005 to 40 mg C  $m^{-3}$ . Copepods were the most abundant being 85% and 65% of the abundance and biomass in the epipelagic, 85 and 76% in the upper mesopelagic and 95% and 97% in the lower pelagic (Table 3). The estimated vertical flux also decreased with depth in all latitudinal bands. On average polar waters showed higher fluxes compared to the stations located in the tropics.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton



Fig\_ 2. Vertical distribution of zooplankton biomass, abundance and particle flux in different latitudinal bands. Dotted lines represent the fitted linear regression for each latitudinal band (equation 3). The linear fits to the data point are given in table 4.

The attenuation rates of zooplankton abundance and biomass with depth were stronger than the attenuation rates of the vertical particle flux (Fig. 3A, B and C, Table 4). The decrease rates in zooplankton vertical abundance and biomass are more pronounced in OMZ stations compared to the non-OMZ stations. Yet, such difference was found to be significant only when the vertical decrease rates were calculated from abundances. In general, zooplankton attenuation rates decreased with latitude whereas the attenuation rates of particle fluxes increased with latitude (Fig. 3, Table 3). A non-parametric variance analysis (Kruskal-Wallis test) of the attenuation rate revealed significant differences in the attenuation rates of zooplankton abundances between the anoxic tropical stations and the temperate and polar ones, but not with the other tropical stations (Table 4). No statistical difference between regions was found. The attenuation rate of vertical flux was weaker at the OMZ sites compared to the non OMZ ones but this difference was not significant (Fig. 3B).

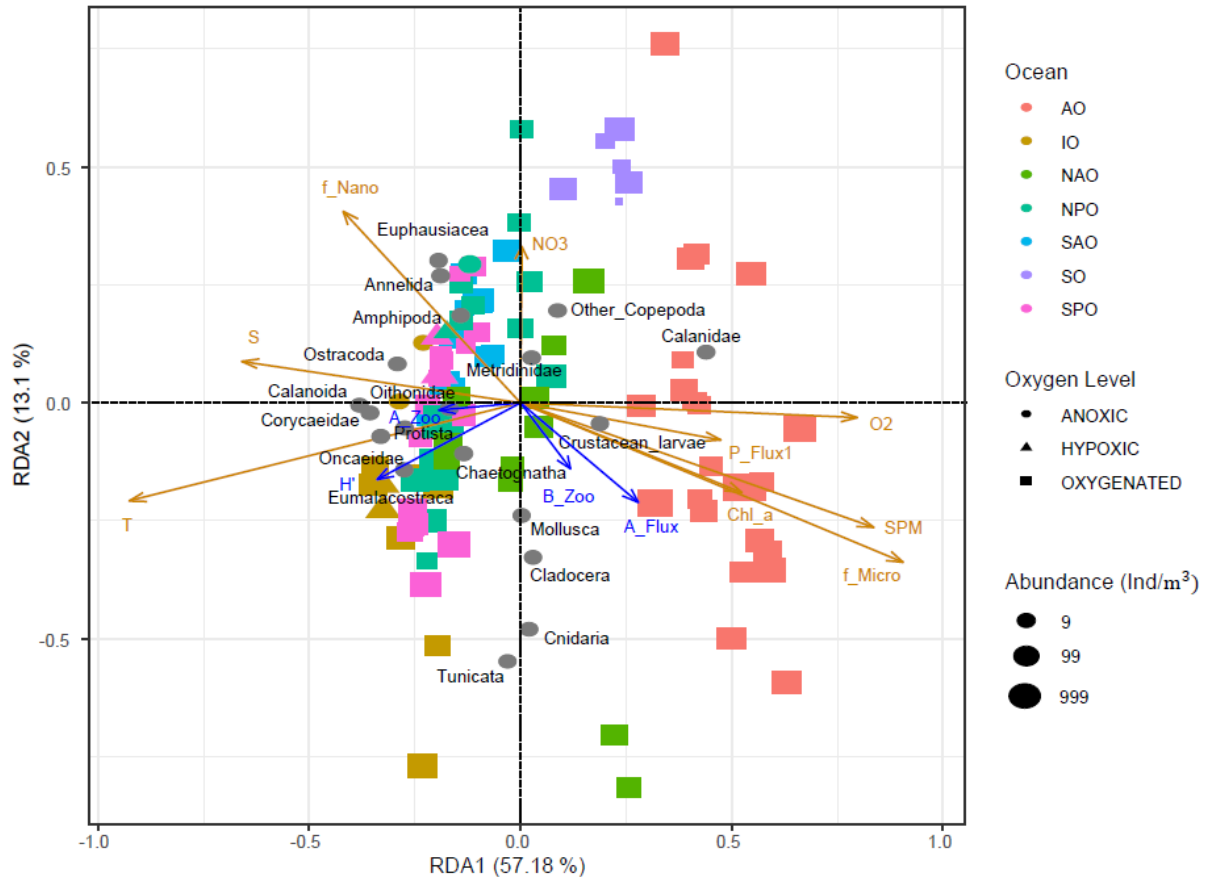


Fig\_3: Distributions of attenuation rates at each station per latitudinal bands (Tropical, Tropical OMZ, Temperate, and Polar). A: Attenuation rate of zooplankton abundance ( $A_{zoo}$ ). B: Attenuation rate of zooplankton biomass ( $B_{zoo}$ ). C: Attenuation rate of particle flux ( $A_{flux}$ ). (\*\*) means significant Kruskal-Wallis test with  $p < 0.01$  (Table 5).

### Structuring of the epipelagic community composition.

In the epipelagic layer (0 – 200 m depth), the environmental variables explained 32.71% of the total variance in mesozooplankton groups' abundances. The first RDA axis (RDA1, 57.18 % of constrained variance) opposed the samples from polar waters, and especially those from the Arctic dominated by Calanidae and crustacean larvae ( $RDA1 > 0$ ), to the tropical samples presenting more even contributions from most of the remaining groups: Protista, Eumalacostraca, Annelida, Amphipoda, Corycaeidae, Chaetognatha, Euphausiacea, Oithonidae, Ostracoda, Oncaeidae, Calanoida ( $RDA1 < 0$ ). RDA1 was negatively scored by temperature and salinity and positively scored by vertical particle flux, microphytoplankton contribution, suspended particle concentration, dissolved oxygen concentration and chlorophyll *a* concentration. Among the supplementary variables, the attenuations of the particle flux and of the zooplankton biomass were positively correlated with RDA1, while the attenuation of the zooplankton abundance and the Shannon index were negatively correlated to RDA1. RDA2 (13.1% of constrained variance) opposed the samples from the Indian Ocean and North Atlantic Ocean that present higher abundances of Cnidaria, Mollusca, Tunicata and Cladocera ( $RDA2 < 0$ ) to those samples from the Southern Ocean presenting higher abundances of Annelida, Euphausiacea, Amphipoda and Other Copepoda ( $RDA2 > 0$ ). RDA2 was positively scored by nitrate concentrations and the relative contribution of nanophytoplankton. It was negatively scored by the concentration of suspended particles and the relative contribution of microphytoplankton. All supplementary variables were negatively correlated with RDA2.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton



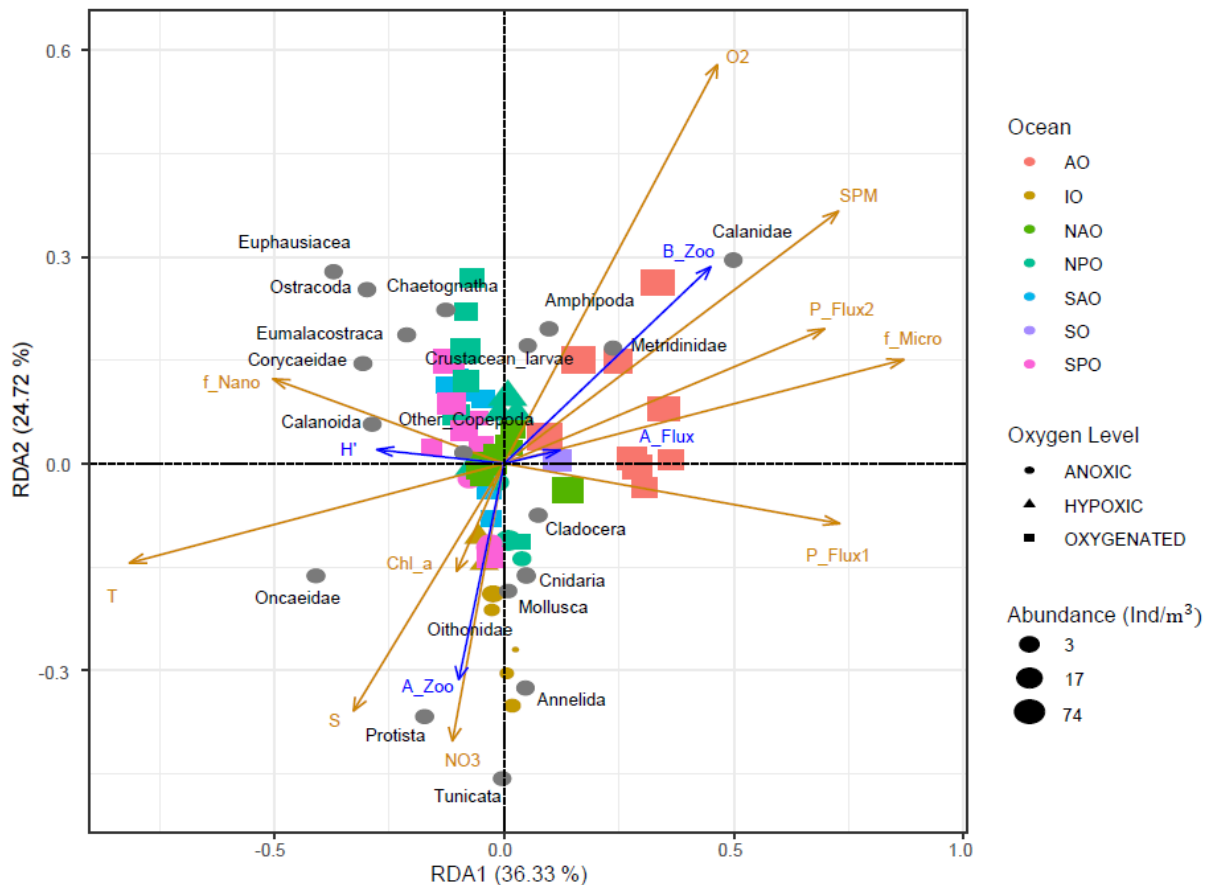
Fig\_4. RDA on the epipelagic communities. Each dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows correspond to the quantitative environmental variables in RDA space:  $f_{pico}$ ,  $f_{nano}$  and  $f_{micro}$  correspond to the quantitative environmental variables in RDA space:  $f_{pico}$ ,  $f_{nano}$  and  $f_{micro}$  correspond to the relative contribution (%) of pico-, nano- and micro-phytoplankton to total phytoplankton biomass,  $O_2$  = dissolved oxygen concentration ( $\mu\text{mol/kg}$ ),  $Chl_a$  = Chlorophyll a concentration ( $\text{mg/m}^3$ ),  $SPM$  = suspended particles matter ( $\text{m}^3/\text{sr}$ ),  $T$  = temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $Sal$  = salinity,  $NO_3$  = nitrate concentration ( $\text{mol/kg}$ ),  $Z$  = depth (m) and  $P\_Flux$  = particulate flux ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ). Grey dots mark the projection of the zooplankton groups abundance ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ). Colors correspond to the ocean basin where the samples were taken: AO = Arctic Ocean, IO = Indian Ocean, NAO = North Atlantic Ocean, NPO = North Pacific Ocean, SAO = South Atlantic Ocean, SO = Southern Ocean, SPO = South Pacific Ocean. Shapes illustrate oxygen level, Anoxic:  $[O_2] < 5 \mu\text{mol/kg}$ ; Hypoxic:  $5 \mu\text{mol/kg} < [O_2] < 58.5 \mu\text{mol/kg}$  and oxygenated:  $[O_2] > 58.5 \mu\text{mol/kg}$ . Supplementary variables estimated for the epipelagic layer are represented with blue arrows: attenuation of particle flux ( $A\_flux$ ), attenuation of zooplankton abundance ( $A\_zoo$ ), attenuation of zooplankton biomass ( $B\_zoo$ ) and the Shannon index ( $H'$ ).

### Structuring of the upper mesopelagic community composition.

In the upper mesopelagic layer (200 to 500 m depth), the environmental variables explained 29% of the total variance in mesozooplankton groups' abundances. Again, the first RDA axis (RDA1, 36.33% of constrained variance) mainly opposed the polar samples dominated by Calanidae copepods, and characterized by higher concentrations of suspended particle, particle flux (both from surface and upper mesopelagic layer), and higher dissolved oxygen concentrations ( $\text{RDA1} > 0$ ), from the samples characterized by more diverse zooplankton communities (mainly Corycaeidae, small Calanoida, Oncaeidae) and correlated to higher temperature, higher salinity and a higher relative contribution of the nanophytoplankton ( $\text{RDA1} < 0$ ). Similarly, to what was observed for the epipelagic layer, among the supplementary variables, the attenuations of the particle flux and of zooplankton biomass were positively correlated with RDA1, while the attenuation of zooplankton abundance and the Shannon index

## Chapitre II: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

were negatively correlated to RDA1. RDA2 (24.72% of constrained variance) opposed the anoxic samples from the Indian Ocean presenting higher abundances of Tunicata, Annelida, Protista, Mollusca, Oithonidae and Cnidaria ( $RDA2 < 0$ ) to the oxygenated ones displaying higher abundances of Ostracoda, Eumalacostraca, crustacean larvae, other Copepoda, Chaetognatha and Euphausiacea ( $RDA2 > 0$ ). Samples from the Arctic Ocean were dominated by large copepods from the Calanidae and Metridinidae families. Samples from the Pacific and Atlantic Oceans were dominated by other Copepoda, Eumalacostraca, Ostracoda, Euphausiacea, Chaetognatha and crustacean larvae. Higher attenuation rates of zooplankton biomass and particle flux were found in polar samples whereas higher zooplankton attenuation rates were found in warmer waters, especially at OMZ stations. Again, samples from the tropical upper mesopelagic layers displayed more diverse communities. The distribution of the supplementary variables along RDA2 differed from what was observed for the epipelagic layer, as the supplementary variables, except the attenuation of the zooplankton abundances, were positively correlated to RDA2.



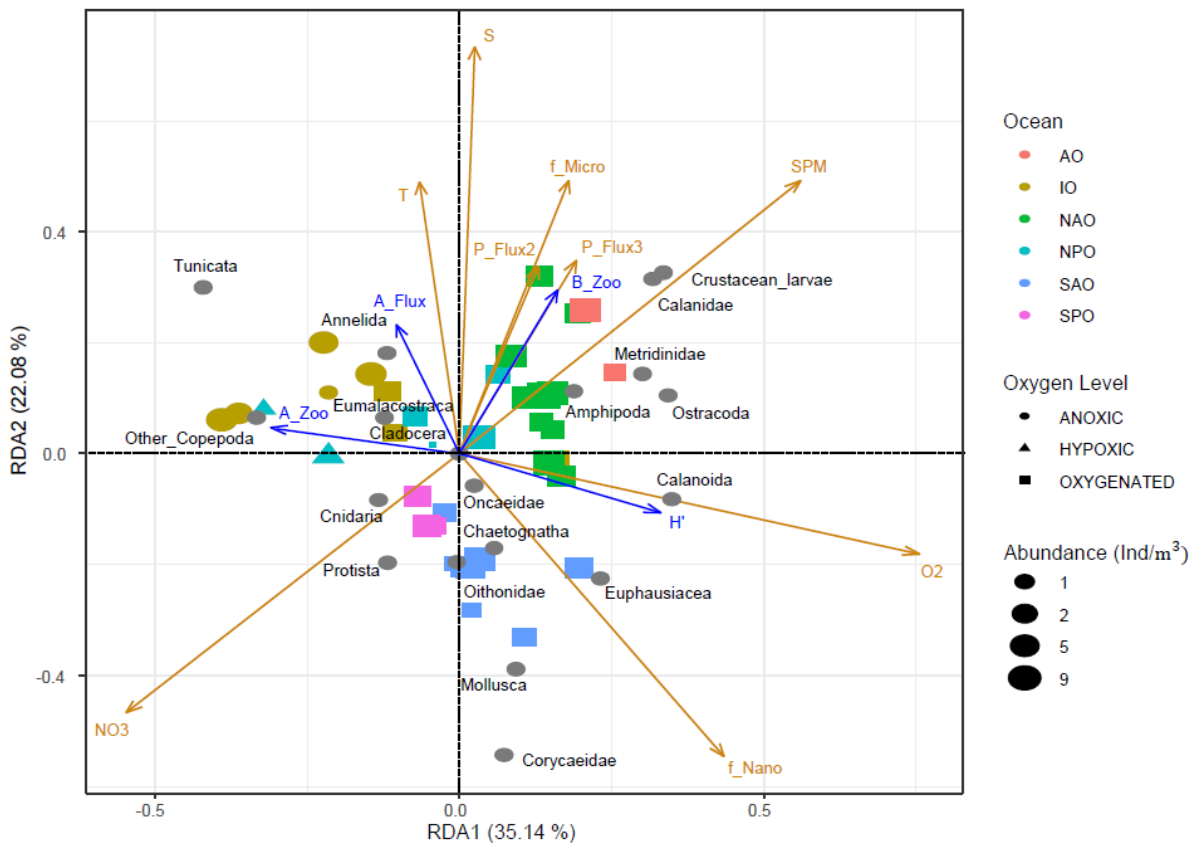
Fig\_5. RDA performed on the upper mesopelagic abundances. Each dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows correspond to the quantitative environmental variables (see legend of Fig. 4). Anoxic:  $[O_2] < 5 \mu\text{mol/kg}$ ; Hypoxic:  $5 \mu\text{mol/kg} < [O_2] < 58.5 \mu\text{mol/kg}$  and oxygenated:  $[O_2] > 58.5 \mu\text{mol/kg}$ . Supplementary variables estimated for the upper mesopelagic layer are represented with blue arrows: attenuation of particle flux (A\_flux), attenuation of zooplankton abundance (A\_zoo), attenuation of zooplankton biomass (B\_zoo) and the Shannon index (H').



## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

### **Structuring of the lower mesopelagic community composition**

In the lower mesopelagic layers (500 to 1000 m depth), the environmental variables explained 29.46 % of the total variance in mesozooplankton groups' abundances. The first RDA axis (RDA1, 35.14 % of constrained variance) opposed the stations from the Arctic and North Atlantic Oceans characterized by higher dissolved oxygen concentrations, higher suspended particle concentrations (RDA1 > 0), from the anoxic and nitrate-rich stations from the Indian Ocean (RDA1 < 0). The former stations were characterized by higher abundances of Calanidae, Calanoida, Metridinidae, crustacean larvae, Ostracoda and Amphipoda, whereas the latter were characterized by higher abundances of Tunicata, Annelida, Eumalacostraca and other Copepoda. RDA2 (22.08 % of constrained variance) separated the colder and less salty stations of the Southern Atlantic Ocean (RDA2 < 0) from the warmer, saltier stations (RDA2 > 0) of the North Atlantic and the Indian Oceans that are characterized by less diverse zooplankton communities. The stations that sampled the oxygenated waters of the North Atlantic and Arctic Oceans were dominated by large copepods of the Metridinidae and Calanidae families, as well as most of the small other Calanoida (i.e. those smaller copepods that could not be recognized at a more detailed taxonomic level) in addition to Ostracoda, Amphipoda, and crustacean larvae. Oxygenated stations from the South Atlantic Ocean (SAO) were characterized by higher abundances of Chaetognatha, Corycaeidae, Euphausiacea, Cnidaria, Mollusca, Oithonidae, Oncaeidae and Protista. Samples taken in the OMZ of the Indian and North Pacific Oceans displayed higher abundances of other Copepoda, Tunicata, Annelida, Eumalacostraca and Protista.



Fig\_6. RDA performed on the lower mesopelagic abundances. Each dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows correspond to the quantitative environmental variables (see legend of Fig. 4). Anoxic:  $[O_2] < 5\mu\text{mol/kg}$ ; Hypoxic:  $5\mu\text{mol/kg} < [O_2] < 58.5\mu\text{mol/kg}$  and oxygenated:  $[O_2] > 58.5\mu\text{mol/kg}$ . Supplementary variables estimated for the lower mesopelagic layer are represented with blue arrows: attenuation of particle flux (A\_flux), attenuation of zooplankton abundance (A\_zoo), attenuation of zooplankton biomass (B\_zoo) and the Shannon index ( $H'$ ).

Higher mesozooplankton biomass and stronger particle flux attenuation rates were found in the normoxic waters while higher zooplankton attenuation rates were observed at the stations that sampled an OMZ. The distribution of the supplementary variables showed similar association with environmental variables as in the upper mesopelagic.

## Discussion

The present global analysis of spatial patterns of the mesozooplankton community and their relationship with the strength of the vertical particle flux is based on zooplankton abundance and biomass estimates and vertical particles flux estimated using state-of-the-art imaging techniques (Zooscan and UVP5). The rigorous quality control (see Supplementary Material) allows to depict with confidence correlations between zooplankton and particle flux, two important components of the biological carbon pump (BCP). Notably the study allows to infer global ecological patterns in the epipelagic and mesopelagic layers, the coupling between these two layers in oxygenated, hypoxic and anoxic situations.

### **Important environmental factors for the mesozooplankton community composition in the epipelagic layer**

High latitude marine ecosystems are characterised by a combination of lower species diversity and shorter food webs (Laws, 1985; Stempniewicz et al., 2007) sustained by higher concentrations of large microphytoplankton cells (diatoms). On the contrary, low latitude ecosystems are featured by more complex and diverse food webs (Saporiti et al., 2015; Uitz et al., 2006) adapted to lower production rates ensured by smaller cells (i.e. pico- and nanoplankton). How the dynamics of zooplankton community composition and vertical particle flux follow this scheme remains more elusive. Previous field-based studies reported peaks in zooplankton species richness in the tropics (Rombouts et al., 2010; Rutherford et al., 1999; Yasuhara et al., 2012), which is in line with the above-mentioned theory that the tropical food-depleted regions promote more complex food-webs with higher species richness. Our RDAs results result supports the view that, on a global scale, temperature and the production regime of surface ecosystems are the main drivers of zooplankton community structure in the epipelagic layer. Therefore, our observations fall in line with the theory described above: in the epipelagic layers, less abundant and more diverse zooplankton thrive in warm, pico- and nanophytoplankton-dominated waters contrary to the polar waters where zooplankton is much more abundant but less diverse. Polar waters are characterised by a higher contribution of microphytoplankton to total phytoplankton biomass and higher concentrations of particles. Our results also indicate that the two polar communities are not completely alike, as the Arctic is dominated by calanoid copepods while euphausiids and small undetermined copepods dominate in the few stations sampled in the Southern Ocean. Such differentiation has been previously shown by several authors who found that Arctic zooplankton were dominated by *Calanus* spp. (Balazy et al., 2018a; H-J Hirche and Mumm, 1992), whereas it was shown that Antarctic zooplankton were dominated by euphausiids, small calanoids, cyclopoids (i.e. *Oithona* spp., *Oncaea* spp.) and salps (Park and Wormuth, 1993; Quetin et al., 1996; Ross et al., 2008).

### **Important environmental factors for the mesozooplankton community structure in the mesopelagic layer**

The RDA displayed similar general patterns in both the upper and lower mesopelagic layers with the stations in the Indian Ocean (with low zooplankton concentration in low oxygen) and Arctic Ocean (with high zooplankton concentration in oxygenated conditions) being in all layers well separated from the other stations in the remaining ocean. The highest mesopelagic zooplankton concentrations were found at stations associated with high microphytoplankton concentrations in the epipelagic and high particle flux, suggesting a strong impact of surface production regime on the mesozooplankton in the mesopelagic (Hernández-León et al., 2020). The inter-basin differences in zooplankton concentration and community composition was slightly lower in the lower mesopelagic compared to the upper mesopelagic, probably due to the more homogeneous habitat (Fernández de Puelles et al., 2019).

In general, stations associated with anoxic or hypoxic conditions at midwater depth displayed lower zooplankton concentrations in the mesopelagic and different community composition from oxygenated layers. The stations that sampled the tropical OMZ showed higher proportions of gelatinous carnivorous zooplankton (Cnidaria), gelatinous filter feeders

## Chapitre II: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

(Tunicata), Mollusca and small omnivorous grazers (Cladocera). Anoxic or strongly hypoxic conditions in the mesopelagic may have selected for those taxa adapted to low oxygen (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2008a). In mesopelagic oxygenated waters, the stations of the Tropical Pacific Ocean displayed a higher diversity stemming from the higher and relatively even abundances of large protists (i.e. Rhizaria and Foraminifera), chaetognaths, crustaceans (Ostracods, Euphausiacea, Eumalacostraca, Amphipoda), and various copepod families (Corycaeidae, Oithonidae, Oncaeidae, small Calanoida). These zooplankton communities were associated with oligotrophic conditions at surface (Fig. 4), lower zooplankton abundances, lower concentrations of suspended matter, weaker particle fluxes and weaker attenuation rates (Fig. 3B) and with stronger attenuation rates of organisms' abundances (Fig. 3A). Therefore, we evidence oligotrophic regimes where the zooplankton community constitutes a network of diverse taxa that is not as efficient at using the low amount of material fluxing. Our results are consistent with previous studies suggesting that those oligotrophic regimes can be relatively efficient at exporting the slow-sinking fraction of the little carbon that is produced in the surface layers due to a low impact of zooplankton grazing on the sinking particles (Guidi et al., 2009; Henson et al., 2015). This could help explain why we found the lowest particle flux attenuation rates in the tropics.

### **Global vertical patterns of zooplankton and particle flux**

The concentration and biomass of various zooplankton groups decreased with depth (Fig. S1), confirming the general trend of decreasing zooplankton abundance and biomass from the surface to 1000 m depth resolved (Fig. 2; Bode et al., 2018; Brugnano et al., 2012; Hernández-León et al., 2020; Koppelman et al., 2005; Kosobokova and Hopcroft, 2010; Yamaguchi et al., 2004). Among these earlier studies, two models for the attenuation of zooplankton have been proposed: an exponential or a power model. Here, we used the power model (equation 1) because it was widely used to model vertical flux attenuation rates (Martin et al., 1987). Based on this power model, we observed rates of decrease in zooplankton abundance or biomass (Fig. 3) that were in the same range as those reported in the western Pacific Ocean (-1.52 to -1.41 for abundance and -1.32 to -1.10 for biomass, (A. Yamaguchi et al., 2002). Zooplankton abundance decreased more rapidly with depth than biomass as the average size of organisms increased with depth, confirming that the contribution of larger species increases with depth (Homma and Yamaguchi, 2010; A. Yamaguchi et al., 2002). Considering a larger latitudinal band than earlier studies who found weak regional or global patterns (Hernández-León et al., 2020; Puellas et al., 2019), we showed that the rates of zooplankton attenuation vary with latitude and to a lesser extent with oxygen concentrations (Fig. 3) and also in the opposite direction of the flux attenuation.

Stronger surface particle fluxes and vertical attenuation rates were found at higher latitudes where primary production is mainly ensured by the microphytoplankton and weaker flux and attenuation was found in the low latitude dominated by picophytoplankton (Fig.4). Such latitudinal pattern in particle attenuation rates results from the gradient in the production regime and has been observed quasi-systematically with imaging systems on global scales (L. Guidi et al., 2015), but also based on sediment traps (Berelson, 2001) or combining sediment traps with satellite-based estimates of primary production (Henson et al., 2012). However,

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

several short-term experiments at selected sites from temperate to tropical latitudes of the Pacific and Atlantic, showed an opposite pattern with stronger flux and attenuation in cold and productive regions compared to inter-tropical oligotrophic (Buesseler et al., 2007; Marsay et al., 2015). The inconsistency of the observations is difficult to explain although it was noted that depth varying remineralisation due to varying temperature may reconcile the contrasted results (Marsay et al., 2015). It is possible that some of the differences arise from the use of different methodologies (instruments, time scale, global representation of the dataset) to address the complexity of the processes to be measured simultaneously.

Such opposite pattern between A\_Zoo and B\_zoo in one hand and A\_Flux in the other hand supports the view that the abundant zooplankton community plays a crucial role in flux attenuation in productive layers, by feeding and fragmenting the sinking material as suggested in previous studies (Dilling and Alldredge, 2000; R. S. Lampitt et al., 1990; Sarah L. C. Giering et al., 2014; Stemmann et al., 2004). However, on average and more importantly at high latitudes, zooplankton attenuation rates were stronger than the vertical flux attenuation rates (Fig. 3) indicating that zooplankton vertical zonation may be affected by other processes than the resources provided by the flux of organic matter from the epipelagic layer. In the inter-tropical OMZ regions, zooplankton vertical attenuation rates were maximum when the vertical attenuation of the particle's flux was minimum. Previous studies have reported lower flux attenuation rates in the OMZ of the Arabian Sea (Haake et al., 1992; Roullier et al., 2014a), and Eastern Tropical North Pacific (Cavan et al., 2017; Van Mooy et al., 2002). Lower zooplankton activity together with reduced bacterial activity (Cram et al., 2021) would allow sinking particles to transit through the OMZ core without being severely degraded (Wishner et al., 2008, 1995).

### **Sensitivity of plankton and vertical flux to contrasted oxygen conditions**

By comparing zooplankton communities from inter-tropical stations with those from oxygenated mesopelagic layers to stations from OMZs, our analysis brought additional evidence that change in zooplankton community composition may affect the efficiency of the BCP. The zooplankton community sampled in the Indian Ocean OMZ displayed a particular composition compared to the other samples, which is in line with the increasing number of studies that document the profound impact of oxygen depletion on pelagic organisms (Ekau et al., 2010b; Hauss et al., 2016; Karen F Wishner et al., 2018). Our results underlined how the OMZ can strongly reduce the abundance of several zooplankton groups (i.e. Calanoida, Euphausiacea, Amphipoda, Ostracoda) that are outcompeted by more hypoxia-tolerant ones. We found that tunicates (mostly Appendicularia), large protists (Collodaria and Foraminifera), polychaetes, Oncaeidae, Oithinidae and to a lesser extent Cnidaria (jellyfishes) may tolerate OMZ conditions, since their abundance at OMZ and at non-OMZ stations did not present significant differences. All of these zooplankton groups have been reported as being able to thrive or endure at low oxygen concentrations in various OMZs (Ekau et al., 2010b; Hauss et al., 2016; Keister and Tuttle, 2013; Kiko and Hauss, 2019; Parris et al., 2014; Tutasu and Escribano, 2020; Werner and Buchholz, 2013; Karen F Wishner et al., 2020). Those “hypoxiphilic” or hypoxia-tolerant taxa display special adaptations that enable them to remain at extremely low oxygen concentrations where other zooplankton groups cannot, because they

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

fail to meet their metabolic oxygen demand (Childress and Seibel, 1998; Seibel, 2011). Jellyfish and large protists benefit from their passive feeding tactics which are less oxygen-demanding than active cruising and filter feeding (Kiørboe, 2011). Indeed, hypoxia-tolerant taxa can also display behavioral adaptations that cut down the metabolic costs associated with active feeding or the active search for mates in the water column. Copepod species belonging to the Oncaeidae and Oithonidae families are known for performing ambush feeding tactics or to attach themselves on large detritus (Brun et al., 2017), which allows them to capture small preys or to feed on falling detritus at very low metabolic costs. Therefore, these less motile copepods frequently outcompete most of their calanoid congeners in OMZs and often co-occur with Appendicularia, as those discard particle-rich aggregates on which the copepods feed (Alldredge, 1972; Brun et al., 2017; Kiørboe, 2011). Other possible adaptations consist in the use of lipid storages and metabolic suppression (Karen F Wishner et al., 2020). Some organisms conduct a diapause in the OMZ for an extended period, allowing them to avoid foraging predators and to complete their life cycle (Arashkevich et al., 1996). Diapause reduces energetic costs and thus allows the organisms to survive in resource-depleted conditions. Metabolic suppression goes hand in hand with the diapause, but can also occur on shorter time scales, e.g. when organisms stay at OMZ depth during diel vertical migrations. Diapause and metabolic suppression are associated with reduced respiratory and locomotor activity. Feeding on and disruption of particles could therefore be reduced at OMZ depth not only due to the exclusion of many hypoxia intolerant zooplankton organisms, but also due to the reduced activity of those zooplankton organisms that can cope with OMZ conditions. The zooplankton groups we found to characterize the community inhabiting the hypoxic and anoxic layers are those that commonly outcompete others in OMZs worldwide. They could benefit from the likely future expansion of OMZ (Oschlies et al., 2018b) and thus become increasingly abundant with future climate change. This would probably result in enhanced vertical particle flux in those regions. However, this requires further research as some of these organisms could already be living near their physiological hypoxia tolerance limits (Karen F Wishner et al., 2018).

## Conclusions

Our study combined consistent and large-scale observations of zooplankton abundance, biomass and community composition with estimates of vertical particle fluxes obtained through imaging system pipelines. We showed that consistent observations can be obtained at a global level using in situ camera systems and precise net sampling in various ecosystems representative of different ocean conditions. In future surveys, consistently combining these techniques with acoustic and other bio-optical sensors will allow the measurement of the vertical and horizontal distribution of organisms with greater precision. We showed that the key environmental variables driving epipelagic mesozooplankton community structure at the global scale are temperature, phytoplankton biomass and phytoplankton key groups. In the mesopelagic layer, surface phytoplankton size classes, particle concentration, temperature and oxygen availability were identified as the main drivers of mesozooplankton community structure. Our work furthermore suggests that low attenuation of zooplankton abundance and

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

biomass go in hand with high particle flux attenuation and vice versa. Such information is crucial for the parameterization of the next generation of marine ecosystem models that describe complex zooplankton-related processes based on coarse but increasingly numerous functional types. Such models suggest that surface phytoplankton biomass and size classes, the flux of particles and the oxygen content in the mesopelagic layer will all be affected further by global climate change. The fact that zooplankton communities are sensitive to those factors suggests that future climatic changes may profoundly alter zooplankton communities worldwide, at the surface but also in the deeper mesopelagic layer.

### ACKNOWLEDGMENTS

Tara Oceans (which includes both the Tara Oceans and Tara Oceans Polar Circle expeditions) would not exist without the leadership of the Tara Ocean Foundation and the continuous support of 23 institutes (<https://oceans.taraexpeditions.org/>). This study is part of the “Ocean Plankton, Climate and Development” project funded by the French Facility for Global Environment (FFEM). Y.D.S. and M.C.B. received financial support from FFEM to execute the project. R.K acknowledges support support via a “Make Our Planet Great Again” grant of the French National Research Agency within the “Programme d’Investissements d’Avenir”; reference “ANR-19-MPGA-0012”. F.B. received support from ETH Zürich and the European Union’s Horizon 2020 research and innovation programme under grant agreement n°SEP-210591007. We further thank the commitment of the following sponsors: CNRS (in particular Groupement de Recherche GDR3280 and the Research Federation for the Study of Global Ocean Systems Ecology and Evolution FR2022/Tara Oceans-GOSEE), the European Molecular Biology Laboratory (EMBL), the French Ministry of Research, and the French Government “Investissements d’Avenir” programs OCEANOMICS (ANR-11-BTBR-0008), the EMBRC-France (ANR-10-INBS-02). Funding for the collection and processing of the Tara Oceans data set was provided by NASA Ocean Biology and Biogeochemistry Program under grants NNX11AQ14G, NNX09AU43G, NNX13AE58G, and NNX15AC08G (to the University of Maine); the Canada Excellence research chair on remote sensing of Canada’s new Arctic frontier; and the Canada Foundation for Innovation. We also thank Agnès b. and Etienne Bourgois, the Prince Albert II de Monaco Foundation, the Veolia Foundation, Region Bretagne, Lorient Agglomeration, Serge Ferrari, Worldcourier, and KAUST for support and commitment. The global sampling effort was enabled by countless scientists and crew who sampled aboard the Tara from 2009–2013, and we thank MERCATOR-CORIOLIS and ACRI-ST for providing daily satellite data during the expeditions. We are also grateful to the countries who graciously granted sampling permission.

### References

- Allredge, A.L., 1972. Abandoned larvacean houses : a unique food source in pelagic environment. *Science* 177, 885.
- Andersen, V., Francois, F., Sardou, J., Picheral, M., Scotto, M., Nival, P., 1998. Vertical distributions of macroplankton and micronekton in the Ligurian and Tyrrhenian Seas (northwestern Mediterranean). *Oceanologica Acta* 21, 655–676.
- Arashkevich, E., Drits, A., Timonin, A., 1996. Diapause in the life cycle of *Calanoides carinatus* (Kroyer), (Copepoda, Calanoida). *Hydrobiologia* 320, 197–208.
- Balazy, K., Trudnowska, E., Wichorowski, M., Błachowiak-Samołyk, K., 2018. Large versus small zooplankton in relation to temperature in the Arctic shelf region. *Polar Research* 37, 1427409.
- Banse, K., 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progress in oceanography* 2, 53–125.
- Beaugrand, G., Conversi, A., Atkinson, A., Cloern, J., Chiba, S., Fonda-Umani, S., Kirby, R.R., Greene, C.H., Goberville, E., Otto, S.A., Reid, P.C., Stemmann, L., Edwards, M., 2019. Prediction of unprecedented biological shifts in the global ocean. *Nature Climate Change* 9, 237–+. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0420-1>
- Berelson, W.M., 2002. Particle settling rates increase with depth in the ocean. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 49, 237–251.
- Berelson, W.M., 2001. The Flux of Particulate Organic Carbon Into the Ocean Interior: A Comparison of Four U.S. JGOFS Regional Studies. *Oceanography* 14, 59–67.
- Biard, T., Stemmann, L., Picheral, M., Mayot, N., Vandromme, P., Hauss, H., Gorsky, G., Guidi, L., Kiko, R., Not, F., 2016. In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean. *Nature* 532, 504–+. <https://doi.org/10.1038/nature17652>
- Bode, M., Hagen, W., Cornils, A., Kaiser, P., Auel, H., 2018. Copepod distribution and biodiversity patterns from the surface to the deep sea along a latitudinal transect in the eastern Atlantic Ocean (24°N to 21°S). *Progress in Oceanography* 161, 66–77. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.01.010>
- Böttger-Schnack, R., 1996. Vertical structure of small metazoan plankton, especially noncalanoid copepods. I. Deep Arabian Sea. *Journal of Plankton Research* 18, 1073–1101. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.7.1073>
- Brugnano, C., Granata, A., Guglielmo, L., Zagami, G., 2012. Spring diel vertical distribution of copepod abundances and diversity in the open Central Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Journal of Marine Systems* 105, 207–220.
- Brun, P., Payne, M.R., Kiørboe, T., 2017. A trait database for marine copepods. *Earth System Science Data* 9, 99–113.
- Buesseler, K.O., Lamborg, C.H., Boyd, P.W., Lam, P.J., Trull, T.W., Bidigare, R.R., Bishop, J.K.B., Casciotti, K.L., Dehairs, F., Elskens, M., Honda, M., Karl, D.M., Siegel, D.A., Silver, M.W., Steinberg, D.K., Valdes, J., Van Mooy, B., Wilson, S., 2007. Revisiting Carbon Flux Through the Ocean's Twilight Zone. *Science* 316, 567–570. <https://doi.org/10.1126/science.1137959>
- Cavan, E.L., Henson, S.A., Belcher, A., Sanders, R., 2017. Role of zooplankton in



## Chapitre II: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

- determining the efficiency of the biological carbon pump. *Biogeosciences* 14, 177–186.
- Childress, J.J., Seibel, B.A., 1998. Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *The Journal of experimental biology* 201, 1223–1232.
- Chust, G., Allen, J.I., Bopp, L., Schrum, C., Holt, J., Tsiaras, K., Zavatarelli, M., Chifflet, M., Cannaby, H., Dadou, I., 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 20, 2124–2139.
- Coma, R., Ribes, M., Serrano, E., Jiménez, E., Salat, J., Pascual, J., 2009. Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 6176–6181.
- Cram, J., Fuchsman, C., Duffy, M., Pretty, J., Lekanoff, R., Neibauer, J., Leung, S., Huebert, K.B., Weber, T., Bianchi, D., 2021. Slow particle remineralization, rather than suppressed disaggregation, drives efficient flux transfer through the Eastern Tropical North Pacific Oxygen Deficient Zone. *Earth and Space Science Open Archive ESSOAr*.
- Dilling, L., Alldredge, A.L., 2000. Fragmentation of marine snow by swimming macrozooplankton: A new process impacting carbon cycling in the sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 47, 1227–1245.
- Ekau, W., Auel, H., Portner, H.O., Gilbert, D., 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7, 1669–1699. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1669-2010>
- Everett, J.D., Baird, M.E., Buchanan, P., Bulman, C., Davies, C., Downie, R., Griffiths, C., Heneghan, R., Kloser, R.J., Laiolo, L., 2017. Modeling what we sample and sampling what we model: challenges for zooplankton model assessment. *Frontiers in Marine Science* 4, 77.
- Fernández de Puelles, M., Gazá, M., Cabanellas-Reboredo, M., Santandreu, M., Irigoien, X., González-Gordillo, J.I., Duarte, C.M., Hernández-León, S., 2019. Zooplankton abundance and diversity in the tropical and subtropical ocean. *Diversity* 11, 203.
- Forest, A., Babin, M., Stemmann, L., Picheral, M., Sampei, M., Fortier, L., Gratton, Y., Belanger, S., Devred, E., Sahlin, J., Doxaran, D., Joux, F., Ortega-Retuerta, E., Martin, J., Jeffrey, W.H., Gasser, B., Miquel, J.C., 2013. Ecosystem function and particle flux dynamics across the Mackenzie Shelf (Beaufort Sea, Arctic Ocean): an integrative analysis of spatial variability and biophysical forcings. *Biogeosciences* 10, 2833–2866. <https://doi.org/10.5194/bg-10-2833-2013>
- Gaard, E., Gislason, A., Falkenhaus, T., Sjøiland, H., Musaeva, E., Vereshchaka, A., Vinogradov, G., 2008. Horizontal and vertical copepod distribution and abundance on the Mid-Atlantic Ridge in June 2004. *Deep Sea Research Part II: topical studies in oceanography* 55, 59–71.
- Gallienne, C.P., Robins, D.B., Woodd-Walker, R.S., 2001. Abundance, distribution and size structure of zooplankton along a 20 degrees west meridional transect of the northeast Atlantic Ocean in July. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 48, 925–949.
- Gehlen, M., Bopp, L., Ernprin, N., Aumont, O., Heinze, C., Raguencau, O., 2006.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

- Reconciling surface ocean productivity, export fluxes and sediment composition in a global biogeochemical ocean model. *Biogeosciences* 3, 521–537.
- 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., Tara Oceans Consortium Coordinator, 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532, 465-+.
- Guidi, L., Jackson, G.A., Stemmann, L., Miquel, J.C., Picheral, M., Gorsky, G., 2008. Relationship between particle size distribution and flux in the mesopelagic zone. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 55, 1364–1374.
- Guidi, L., Legendre, L., Reygondeau, G., Uitz, J., Stemmann, L., Henson, S.A., 2015. A new look at ocean carbon remineralization for estimating deepwater sequestration. *Global Biogeochem. Cycles* 29, 1044–1059. <https://doi.org/10.1002/2014gb005063>
- Guidi, L., Stemmann, L., Jackson, G.A., Ibanez, F., Claustre, H., Legendre, L., Picheral, M., Gorsky, G., 2009. Effects of phytoplankton community on production, size and export of large aggregates: A world-ocean analysis. *Limnology and Oceanography* 54, 1951–1963. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6.1951>
- Haake, B., Ittekkot, V., Ramaswamy, V., Nair, R., Honjo, S., 1992. Fluxes of amino acids and hexosamines to the deep Arabian Sea. *Marine Chemistry* 40, 291–314.
- Hauss, H., Christiansen, S., Schütte, F., Kiko, R., Edvam Lima, M., Rodrigues, E., Karstensen, J., Löscher, C.R., Körtzinger, A., Fiedler, B., 2016. Dead zone or oasis in the open ocean? Zooplankton distribution and migration in low-oxygen mede-water eddies. *Biogeosciences* 13, 1977–1989.
- Henson, S.A., Sanders, R., Madsen, E., 2012. Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 26.
- Henson, S.A., Yool, A., Sanders, R., 2015. Variability in efficiency of particulate organic carbon export: A model study. *Global Biogeochemical Cycles* 29, 33–45.
- Hernández-León, S., Koppelman, R., Fraile-Nuez, E., Bode, A., Mompeán, C., Irigoien, X., Olivar, M.P., Echevarría, F., de Puellas, M.F., González-Gordillo, J.I., 2020. Large deep-sea zooplankton biomass mirrors primary production in the global ocean. *Nature communications* 11, 1–8.
- Hidalgo, P., Escribano, R., Fuentes, M., Jorquera, E., Vergara, O., 2012. How coastal upwelling influences spatial patterns of size-structured diversity of copepods off central-southern Chile (summer 2009). *Progress in Oceanography* 92, 134–145.
- Hirche, H.-J., Mumm, N., 1992. Distribution of dominant copepods in the Nansen Basin, Arctic Ocean, in summer. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39, S485–S505.
- Homma, T., Yamaguchi, A., 2010. Vertical changes in abundance, biomass and community structure of copepods down to 3000 m in the southern Bering Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 965–977.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

- Ibarbalz, F.M., Henry, N., Brandao, M.C., Martini, V., Busseni, G., Byrne, H., Coelho, L.P., Endo, H., Gasol, J.M., Gregory, A.C., Mahe, F., Rigonato, J., Royo-Llonch, M., Salazar, G., Sanz-Saez, I., Scalco, E., Soviadan, D., Zayed, A.A., Zingone, A., Labadie, K., Ferland, J., Marec, C., Kandels, S., Picheral, M., Dimier, C., Poulain, J., Pisarev, S., Carmichael, M., Pesant, S., Acinas, S.G., Babin, M., Bork, P., Boss, E., Bowler, C., Cochrane, G., de Vargas, C., Follows, M., Gorsky, G., Grimsley, N., Guidi, L., Hingamp, P., Iudicone, D., Jaillon, O., Kandels, S., Karp-Boss, L., Karsenti, E., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Poulton, N., Raes, J., Sardet, C., Speich, S., Stemmann, L., Sullivan, M.B., Sunagawa, S., Wincker, P., Bopp, L., Lombard, F., Zinger, L., Tara Oceans, C., 2019. Global Trends in Marine Plankton Diversity across Kingdoms of Life. *Cell* 179, 1084-+. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.10.008>
- Irigoiien, X., Klevjer, T.A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J.L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J.I., Hernandez-Leon, S., 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature communications* 5, 1–10.
- Iversen, M.H., Lampitt, R.S., 2020. Size does not matter after all: no evidence for a size-sinking relationship for marine snow. *Progress in Oceanography* 189, 102445.
- Karsenti, E., Acinas, S.G., Bork, P., Bowler, C., De Vargas, C., Raes, J., Sullivan, M., Arendt, D., Benzoni, F., Claverie, J.M., Follows, M., Gorsky, G., Hingamp, P., Iudicone, D., Jaillon, O., Kandels-Lewis, S., Krzic, U., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Reynaud, E.G., Sardet, C., Sieracki, M.E., Speich, S., Velayoudon, D., Weissenbach, J., Wincker, P., Tara Oceans, C., 2011. A Holistic Approach to Marine Eco-Systems Biology. *Plos Biology* 9. <https://doi.org/e1001177> 10.1371/journal.pbio.1001177
- Keister, J.E., Tuttle, L.B., 2013. Effects of bottom-layer hypoxia on spatial distributions and community structure of mesozooplankton in a sub-estuary of Puget Sound, Washington, USA. *Limnology and Oceanography* 58, 667–680.
- Kiko, R., Biastoch, A., Brandt, P., Cravatte, S., Hauss, H., Hummels, R., Kriest, I., Marin, F., McDonnell, A.M.P., Oschlies, A., Picheral, M., Schwarzkopf, F.U., Thurnherr, A.M., Stemmann, L., 2017. Biological and physical influences on marine snowfall at the equator. *Nature Geoscience* 10, 852-+. <https://doi.org/10.1038/ngeo3042>
- Kiko, R., Brandt, P., Christiansen, S., Faustmann, J., Kriest, I., Rodrigues, E., Schütte, F., Hauss, H., 2020. Zooplankton-mediated fluxes in the eastern tropical North Atlantic. *Frontiers in Marine Science* 1.
- Kiko, R., Hauss, H., 2019. On the estimation of zooplankton-mediated active fluxes in oxygen minimum zone regions. *Frontiers in Marine Science* 6, 741.
- Kjørboe, T., 2013. Zooplankton body composition. *Limnology and Oceanography* 58, 1843–1850.
- Kjørboe, T., 2011. What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research* 33, 677–685.
- Kjørboe, T., Visser, A., Andersen, K.H., Handling editor: Howard Browman, 2018. A trait-based approach to ocean ecology. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy090>
- Koppelman, R., Weikert, H., Halsband-Lenk, C., Jennerjahn, T., 2004. Mesozooplankton community respiration and its relation to particle flux in the

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

- oligotrophic eastern Mediterranean. *Global Biogeochemical Cycles* 18.
- Koppelman, R., Zimmermann-Timm, H., Weikert, H., 2005. Bacterial and zooplankton distribution in deep waters of the Arabian Sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 52, 2184–2192. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.06.012>
- Kosobokova, K.N., Hopcroft, R.R., 2010. Diversity and vertical distribution of mesozooplankton in the Arctic's Canada Basin. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57, 96–110.
- Kwiatkowski, L., Aumont, O., Bopp, L., 2019. Consistent trophic amplification of marine biomass declines under climate change. *Global change biology* 25, 218–229.
- Lampitt, R.S., Noji, T., Von Bodungen, B., 1990. What happens to zooplankton fecal pellets ? Implication for material flux. *Marine Biology* 104, 15–23.
- Laws, R.M., 1985. The ecology of the Southern Ocean. *Amer. Scient.* 73, 26–40.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology, 2nd english. ed, *Developments in environmental modelling* 20. Elsevier, Amsterdam.
- Lehette, P., Hernandez-Leon, S., 2009. Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms. *Limnology and Oceanography-Methods* 7, 304–308.
- Madhupratap, M., Nair, K.N.V., Venugopal, P., Gauns, M., Haridas, P., Gopalakrishnan, T., Nair, K.K.C., 2004. Arabian Sea oceanography and fisheries.
- Marsay, C.M., Sanders, R.J., Henson, S.A., Pabortsava, K., Achterberg, E.P., Lampitt, R.S., 2015. Attenuation of sinking particulate organic carbon flux through the mesopelagic ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 1089–1094.
- Martin, J.H., Knauer, G.A., Karl, D.M., Broenkow, W.W., 1987. VERTEX: Carbon cycling in the Northeast Pacific. *Deep-Sea Research* 34, 267–285.
- Morrison, J.M., Codispoti, L., Smith, S.L., Wishner, K., Flagg, C., Gardner, W.D., Gaurin, S., Naqvi, S., Manghnani, V., Prosperie, L., 1999. The oxygen minimum zone in the Arabian Sea during 1995. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46, 1903–1931.
- MOTODA, S., 1959. Devices of simple plankton apparatus. *Memoirs of the faculty of fisheries Hokkaido University* 7, 73–94.
- Ohman, M.D., Romagnan, J.B., 2016. Nonlinear effects of body size and optical attenuation on Diel Vertical Migration by zooplankton. *Limnology and Oceanography* 61, 765–770. <https://doi.org/10.1002/lno.10251>
- Oschlies, A., Brandt, P., Stramma, L., Schmidtko, S., 2018. Drivers and mechanisms of ocean deoxygenation. *Nature Geoscience* 11, 467–473.
- Paffenhofer, G.A., Mazzocchi, M.G., 2003. Vertical distribution of subtropical epipelagic copepods. *Journal of Plankton Research* 25, 1139–1156.
- Palomares-García, R.J., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C.J., 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research* 35, 1009–1026.
- Park, C., Wormuth, J., 1993. Distribution of Antarctic zooplankton around Elephant Island during the austral summers of 1988, 1989, and 1990. *Polar Biology* 13, 215–

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

225.

- Parris, D.J., Ganesh, S., Edgcomb, V.P., DeLong, E.F., Stewart, F.J., 2014. Microbial eukaryote diversity in the marine oxygen minimum zone off northern Chile. *Frontiers in microbiology* 5, 543.
- Pesant, S., Not, F., Picheral, M., Kandels-Lewis, S., Le Bescot, N., Gorsky, G., Iudicone, D., Karsenti, E., Speich, S., Trouble, R., Dimier, C., Searson, S., Tara Oceans Consortium, C., 2015. Open science resources for the discovery and analysis of Tara Oceans data. *Scientific data* 2, 150023–150023. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.23>
- Quetin, L.B., Ross, R.M., Frazer, T.K., Haberman, K.L., 1996. Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Antarctic Research Series* 70, 357–371.
- Remsen, A., Hopkins, T.L., Samson, S., 2004. What you see is not what you catch: a comparison of concurrently collected net, Optical Plankton Counter, and Shadowed Image Particle Profiling Evaluation Recorder data from the northeast Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 51, 129–151.
- Richardson, A.J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science* 65, 279–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Robinson, C., Steinberg, D.K., Anderson, T.R., Aristegui, J., Carlson, C.A., Frost, J.R., Ghiglione, J.F., Hernandez-Leon, S., Jackson, G.A., Koppelman, R., Queguiner, B., Ragueneau, O., Rassoulzadegan, F., Robison, B.H., Tamburini, C., Tanaka, T., Wishner, K.F., Zhang, J., 2010. Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry - a synthesis. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography* 57, 1504–1518. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.018>
- Roe, H., 1988. Midwater biomass profiles over the Madeira Abyssal Plain and the contribution of copepods, in: *Biology of Copepods*. Springer, pp. 169–181.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S., Legendre, L., 2010. A multivariate approach to large-scale variation in marine planktonic copepod diversity and its environmental correlates. *Limnology and Oceanography* 55, 2219–2229. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.5.2219>
- Ross, R.M., Quetin, L.B., Martinson, D.G., Iannuzzi, R.A., Stammerjohn, S.E., Smith, R.C., 2008. Palmer LTER: Patterns of distribution of five dominant zooplankton species in the epipelagic zone west of the Antarctic Peninsula, 1993–2004. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55, 2086–2105.
- Roullier, F., Berline, L., Guidi, L., De Madron, X.D., Picheral, M., Sciandra, A., Pesant, S., Stemmann, L., 2014. Particle size distribution and estimated carbon flux across the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Biogeosciences* 11, 4541–4557. <https://doi.org/10.5194/bg-11-4541-2014>
- Rutherford, S., D'Hondt, S., Prell, W., 1999. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature* 400, 749–753. <https://doi.org/10.1038/23449>
- Saporiti, F., Bearhop, S., Vales, D.G., Silva, L., Zenteno, L., Tavares, M., Crespo, E.A., Cardona, L., 2015. Latitudinal changes in the structure of marine food webs in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 538, 23–34.
- Sarah L. C. Giering, Richard Sanders, Richard S. Lampitt, Thomas R. Anderson,

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

- Christian Tamburini, Mehdi Boutrif, Mikhail V. Zubkov, Chris M. Marsay, Stephanie A. Henson, Kevin Saw, Kathryn Cook, Daniel J. Mayor, 2014. Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone. *Nature* 507, 17. <https://doi.org/10.1038/nature13123>
- Schmidtko, S., Stramma, L., Visbeck, M., 2017. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature* 542, 335–339.
- Seibel, B.A., 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *Journal of Experimental Biology* 214, 326–336.
- Smith, S., Roman, M., Prusova, I., Wishner, K., Gowing, M., Codispoti, L.A., Barber, R., Marra, J., Flagg, C., 1998. Seasonal response of zooplankton to monsoonal reversals in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research Part II* 45, 2369–2403.
- St John, M.A., Borja, A., Chust, G., Heath, M., Grigorov, I., Mariani, P., Martin, A.P., Santos, R.S., 2016. A dark hole in our understanding of marine ecosystems and their services: perspectives from the mesopelagic community. *Frontiers in Marine Science* 3, 31.
- Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual review of marine science* 9, 413–444.
- Stemmann, L., Jackson, G.A., Gorsky, G., 2004. A vertical model of particle size distributions and fluxes in the midwater column that includes biological and physical processes - Part II: application to a three year survey in the NW Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 51, 885–908. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.002>
- Stempniewicz, L., Błachowiak-Samołyk, K., Węśławski, J.M., 2007. Impact of climate change on zooplankton communities, seabird populations and arctic terrestrial ecosystem—a scenario. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54, 2934–2945.
- Stramma, L., Schmidtko, S., Levin, L.A., Johnson, G.C., 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 587–595. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.01.005>
- Stukel, M.R., Ohman, M.D., Kelly, T.B., Biard, T., 2019. The roles of suspension-feeding and flux-feeding zooplankton as gatekeepers of particle flux into the mesopelagic ocean in the Northeast Pacific. *Frontiers in Marine Science* 6, 397.
- Tarling, G.A., Shreeve, R.S., Ward, P., Atkinson, A., Hirst, A.G., 2004. Life-cycle phenotypic composition and mortality of *Calanoides acutus* (Copepoda : Calanoida) in the Scotia Sea: a modelling approach. *Marine Ecology-Progress Series* 272, 165–181.
- Terazaki, M., Wada, M., 1988. Occurrence of large numbers of carcasses of the large, grazing copepod *Calanus cristatus* from the Japan Sea. *Marine Biology* 97, 177–183.
- Trudnowska, E., Lacour, L., Ardyna, M., Rogge, A., Irisson, J.O., Waite, A.M., Babin, M., Stemmann, L., 2021. Marine snow morphology illuminates the evolution of phytoplankton blooms and determines their subsequent vertical export. *Nature communications* 12, 2816–2816. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22994-4>
- Tutasi, P., Escribano, R., 2020. Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile. *Biogeosciences* 17, 455–473.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

- Uitz, J., Claustre, H., Morel, A., Hooker, S.B., 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans* 111, [doi:10.1029/2005JC003207].
- Van Mooy, B.A., Keil, R.G., Devol, A.H., 2002. Impact of suboxia on sinking particulate organic carbon: Enhanced carbon flux and preferential degradation of amino acids via denitrification. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66, 457–465.
- Vaquier-Sunyer, R., Duarte, C.M., 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 15452–15457.
- Werner, T., Buchholz, F., 2013. Diel vertical migration behaviour in Euphausiids of the northern Benguela current: seasonal adaptations to food availability and strong gradients of temperature and oxygen. *Journal of Plankton Research* 35, 792–812.
- Wheeler Jr, E., 1967. Copepod detritus in the deep sea. *Limnology and Oceanography* 12, 697–702.
- Wishner, K.F., Ashjian, C.J., Gelfman, C., Gowing, M.M., Kann, L., Levin, L.A., Mullineaux, L.S., Saltzman, J., 1995. Pelagic and Benthic Ecology of the Lower Interface of the Eastern Tropical Pacific Oxygen Minimum Zone. *Deep Sea Res.* 42, 93–115.
- Wishner, K.F., Gelfman, C., Gowing, M.M., Outram, D.M., Rapien, M., Williams, R.L., 2008. Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Prog. Oceanogr.* 78, 163–191. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.001>
- Wishner, K.F., Seibel, B., Outram, D., 2020. Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability. *Biogeosciences* 17, 2315–2339.
- Wishner, K.F., Seibel, B.A., Roman, C., Deutsch, C., Outram, D., Shaw, C.T., Birk, M.A., Mislan, K., Adams, T., Moore, D., 2018. Ocean deoxygenation and zooplankton: very small oxygen differences matter. *Science advances* 4, eaau5180.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Mac Takahashi, M., 2004. Latitudinal differences in the planktonic biomass and community structure down to the greater depths in the western North Pacific. *Journal of Oceanography* 60, 773–787.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Takahashi, M., 2002. Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep Sea Research Part I* 49, 1007–1025.
- Yasuhara, M., Hunt, G., Dowsett, H.J., Robinson, M.M., Stoll, D.K., 2012. Latitudinal species diversity gradient of marine zooplankton for the last three million years. *Ecology Letters* 15, 1174–1179. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01828.x>

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

Table\_ 1. List of the 19 taxa kept for the RDA analysis.

<b>Taxonomic groups</b>	<b>Sub groups</b>
Protista	Protista includes unrecognized protista on the images
Annelida	Images of all Annelida
Chaetognatha	Images of all Chaetognatha
Tunicata	Images of all Gelatinous filter feeders
Cnidaria	Images of all gelatinous carnivores belonging to Cnidaria
Mollusca	Images of all Pteropoda
Cladocera	Images of all Small Cladocera
Eumalacostraca	Images of all Decapoda but those distinguish at detailed taxonomic level
Euphausiacea	Images of all Euphausiacea
Amphipoda	Images of all Amphipoda
Ostracoda	Images of all Ostracoda
Crustacean_larvae	Images of all crustacean larvae
Other_Copepoda	Images of all Copepoda but those distinguish at detailed taxonomic level
Calanoida	Images of all Calanoida but those distinguish at detailed taxonomic level
Oithonidae	Images of all Oithonidae
Corycaeidae	Images of all Corycaeidae
Oncaeidae	Images of all Oncaeidae
Metridinidae	Images of all Metridinidae
Calanidae	Images of all Calanidae

Table\_ 2. Coefficient factors used for equation 1 and that were taken from observed allometric relationships between body area and individual dry mass ( Lehette *et al.*, 2009). The conversion factors to carbon are taken from Kiorboe 2013.

<b>Zooplankton category</b>	<b>Biomass Exponent (b)</b>	<b>Biomass Multiplier (a)</b>	<b>DW to C</b>
Copepods	1.59 ± 0.03	45.25	0.48
Chaetognaths	1.19 ± 0.13	23.45	0.367
Decapods	1.48 ± 0.05	49.58	0.419
Cnidaria	1.02 ± 0.38	43.17	0.132
Tunicata	1.24 ± 0.08	4.03	0.103
Pteropods	1.54 ± 0.03	43.38	0.289
Protists*		0.08 mgC mm <sup>-3</sup>	
Other (Annelids, Cladocera, Ostracoda)	1.54 ± 0.03	43.38	0.289



## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

\* for the protist we used a conversion factor between biovolume and biomass (Biard et al., 2016)

Table\_3. Summary of the main mesozooplankton groups global proportion of abundance and biomass:

Taxa Proportion(%)	Epipelagic		Upper Mesopelagic		Lower Mesopelagic	
	Abundance	Biomass	Abundance	Biomass	Abundance	Biomass
All copepoda	84.89	65	84.80	76.39	94.5	96.5
Chaetognatha	3.67	8.39	2.44	3.48	2.06	2.53
Crust decapoda	2.9	18.9	0.36	14.98	0.00	0.00
Cnidaria	0.7	0.96	0.19	0.24	0.00	0.00
Tunicata	0.5	0.02	0.08	0.001	0.1	0.00
Protista	1.5	0.5	0.97	0.19	0.9	0.09
Pteropoda	1.2	0.6	0.41	0.03	0.00	0.00
Other (annelids, cladocera, ostracoda)	4.2	3.09	10.05	3.23	2.38	0.87

Table\_4. Summary of the vertical attenuation rate (*b*: median and IC: confidence Interval) of mesozooplankton abundance and biomass and particle vertical flux (*b*: median value and IC: confidence Interval).

	Zooplankton abundance  (Ind. m <sup>-3</sup> )		Zooplankton biomass  (mgC. m <sup>-3</sup> )		Particle vertical flux  (mg. m <sup>-2</sup> . d <sup>-1</sup> )	
	<i>b</i>	IC (95%)	<i>b</i>	IC (95%)	<i>b</i>	IC (95%)
ANOXIA_TROPIC	-1.82	-2.13 - -1.13	-1.3	-2.9 - -0.75	-0.26	-0.77- -0.19
TROPIC	-1.39	-2.46 - -0.69	-1.04	-1.92 - -0.58	-0.42	-0.78- -0.21
TEMPERATE	-1.19	-1.56 - -0.64	-0.89	-1.26 - -0.57	-0.50	-0.84- -0.11
POLAR	-1.18	-1.71 - -0.96	-0.83	-1.41 - -0.74	-0.78	-4.51- -0.36

Table\_5. Probability of H0, no difference between the groups (pairwise Kruskal-Wallis test) for total zooplankton and biomass depth attenuation rates and particle flux attenuation rate. \* Significant differences.

Two by two comparisons		Abundance	Biomass	Flux
Tropic-Anoxia	Tropic	0.057	0.641	0.77
Tropic-Anoxia	Temperate	0.0018*	0.189	0.82
Tropic-Anoxia	Polar	0.01*	0.238	0.09
Tropic	Temperate	0.34	0.639	0.99
Tropic	Polar	0.51	0.685	0.28
Temperate	Polar	0.99	1	0.52

## Supplementary material

### Availability of the dataset

**Data sets for the environment are available at Pangea:**

(<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.840721>)

**Tables for the RDA are available**

For zooplankton: Metadata\_Zooplankton\_Article\_RDA.xls

**Zooplankton Pangea for the tables/ecotaxa for the vignettes**

<https://ecotaxa.obs-vlfr.fr/prj/714?taxo=56693&taxochild=N&ipp=100&zoom=100&sortby=&magenabled=0&popupenabled=0&statusfilter=&samples=&instrum=&sortorder=asc&dispfield=&projid=714&pageoffset=0>

### Quality of the dataset

The analysis reported here is the first to apply consistent imaging techniques in order to investigate particle flux, zooplankton community composition and biomass across the global ocean. To do so, our study relies on the combined use of the Underwater Video Profiler v5 (UVP5), a Multinet and the Zooscan imaging system. These results are the first combined global zooplankton and flux estimates and as such provide a baseline for future studies. Their quality needs to be discussed with regards to 1) flux assessment, 2) mesh selectivity, mass conversion and possible impact of dead zooplankton in the images, the capacity of the sampling design to capture or not 3) day night variability and 4) mesopelagic peaks of zooplankton.

Vertical particle mass fluxes ( $\text{mg Dry Weight m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ) were calculated from the particle size spectra (150  $\mu\text{m}$  -1.5 mm) detected by the UVP5 following Guidi et al., (2008). Briefly, the procedure optimized two parameters in the flux equation by comparing UVP5 derived flux and a global sediment trap flux data set (Guidi et al., 2008b). Depending on the ocean basin, regional algorithms with different sets of the two parameters have been proposed (Forest et al., 2013; Kiko et al., 2017) but the shape of the allometric relationships between particle size and flux is kept as a growing monotonic power relationship. Many studies have shown that this assumption is verified when comparing extremes size of particles but they all have also shown a high variability (Guidi et al., 2008b; Iversen and Lampitt, 2020) which cannot be depicted without more information on the type of particles. In addition, we used the same parametrization for each depth layer although a few observational and modelling studies (Berelson, 2002; Gehlen et al., 2006) have proposed that the sinking speed may vary with depth. Finally, the fluxes are calculated considering all particles detected in situ by the UVP5. Because particles are so abundant in the size range presently considered for flux estimation (150 $\mu\text{m}$  to 1.5mm),

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

the impact of zooplankton in the present flux estimates is low (Guidi et al., 2015; Kiko et al., 2020). We did not perform further sensitivity analyses as the aim of this study was not to quantify absolute carbon flux but to assess correlations with zooplankton and other environmental variables. In the future, better recognition of particles on images will possibly allow to calculate different particle speed for different types of aggregates as was proposed recently (Trudnowska et al., 2021).

Zooplankton abundance estimates are sensitive to the mesh of the plankton net tow used (Gallienne et al., 2001). A mesh size of 300 $\mu$ m was selected for the Multinet as a good compromise to capture both mesozooplankton and macro-zooplankton. However, the small copepod families (Oithona, Oncaeidae, Clausocalanidae, Paracalanidae) that dominate community composition in tropical/subtropical open oceans are not collected in an optimal fashion with the present mesh size, contrary to the larger Calanidae notably in the temperate and polar regions. Therefore, our abundance estimates likely underestimate the contribution of the smallest mesozooplankton groups. Nonetheless, even a net equipped with a 150  $\mu$ m mesh can still underestimate the abundance of cyclopoids and early copepod stages (Paffenhofer and Mazzocchi, 2003).

Nets can also destroy fragile organisms during the sampling process (Remsen et al., 2004). For example, the very low abundance and biomass of Rhizarians reported here contrasting with recent findings based on *in situ* cameras (Biard et al., 2016). This is likely due to such sampling biases. As for the estimation of particle fluxes from particle size spectra, we assessed the carbon biomass of each individual organism's size using published allometric relationships (Lehette and Hernández-León, 2009) in which large and rare organisms contribute importantly to the total biomass bringing strong variability in the results. To account for the excessive variability in biomass estimates, we analysed our results using both abundance and biomass.

Dead zooplankton, including carcasses, are increasingly recognized as being quite abundant in the mesopelagic water (Böttger-Schnack, 1996; Roe, 1988; Terazaki and Wada, 1988; Wheeler Jr, 1967). It is impossible to assess whether the damages of the organisms observed on the digitized organisms were inflicted by the net tow. This is even harder to assess in the deeper nets which spent more time in the water column. Therefore, we cannot tell whether the organisms were damaged during the sampling process or dead beforehand. We attempted to separate the carcasses from the complete bodies of copepods based on grey intensity criteria or by looking at the physical integrity of the organisms, but this was not successful because of independent and continuous changes for both criteria. Nonetheless, among the 110'000 vignettes of copepods, 21'117 (20%) were initially classified as possible carcasses. Their proportion was equal to 42.90% in the surface layer, 26.71% in the upper mesopelagic and 30.39% in the deepest layers. The median and interquartile of abundances varied from the surface (median = 1.21  $Ind/m^3$ , IQR = 2.53) to the upper mesopelagic (median = 0.75, IQR = 0.89) and increased towards deeper layers (median = 0.85, IQR = 0.99). Subsequent data analyses showed that aggregating them or not with the non-damaged copepods had no effect on the analysis' results because their proportion was homogeneous across sampling sites. Therefore, all copepods were ultimately pooled together for all our numerical analyses.

Zooplankton and micronekton perform diel vertical migration (DVM) in all oceans (Banse, 1964). Depending on the organism's taxonomic group and size, ranges of diel migration

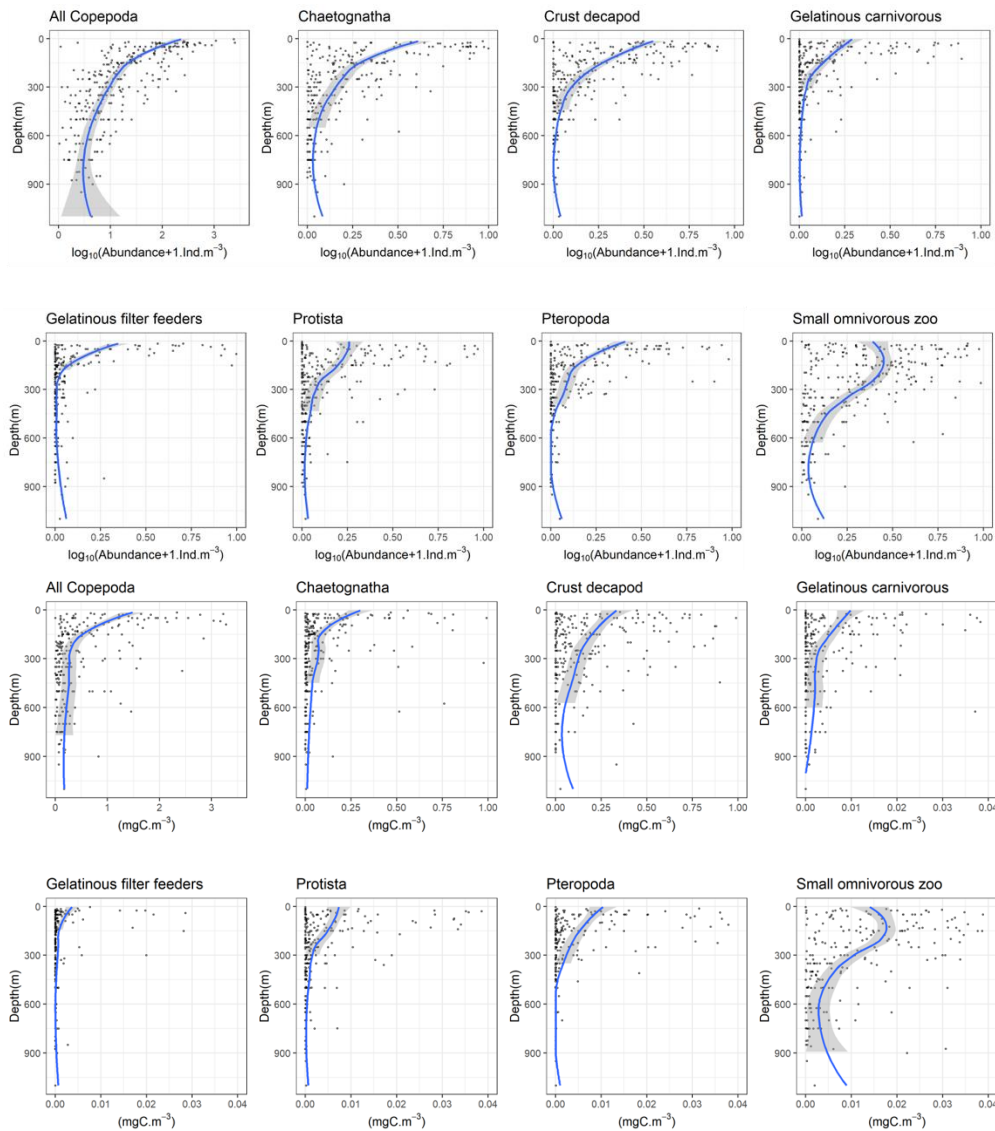
## Chapitre II: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

show tremendous variability (Ohman and Romagnan, 2016; Tarling et al., 2004). In our study, significant differences in abundances between day and night samples was found for a few groups known to be diel migrators (Euphausiids, Metridinidae, Corycaeidae, Cnidaria for abundance data; and Eumalacostraca and Ostracoda for biomass data). However, at the community level (i.e., total mesozooplankton), no significant differences could be found between the day and night samples at surface. However, total zooplankton biomass was higher in night samples compared to day samples, because of the more abundant large-bodied migrators (Eumalacostraca, Euphausiacea, Table S2). For abundance, this is a rather unexpected result as a large number of zooplankton taxa perform DVM (Kiørboe et al., 2018; M. D. Ohman and Romagnan, 2016). Yet, this absence of significant changes had already been observed in previous studies using similar types of plankton nets (Karen F Wishner et al., 2018). DVM could not be detected from the ANOSIM analysis of the surface layer for different reasons. First, the weak diel differences in abundances could easily be smeared by plankton patchiness when the replicates are too low. Second, it is possible that no differences were observed because the large organisms carrying out DVM are too few in number compared to the smaller ones in the present data. Day and night differences between the slopes of the total biomass were found, probably due to the few diel migrators species. Hence, it is well known that large zooplankton (euphausiids, sergestid shrimps, amphipods, fish such as myctophids (Morrison et al., 1999)) sampled with larger Multinet nets (opening  $>1\text{m}^2$  and mesh size  $>500\mu\text{m}$ ), or detected through acoustics techniques, showed stronger DVM than smaller organisms collected through smaller Multinet nets such as ours (opening of  $0.25\text{m}^2$  and mesh size of  $300\mu\text{m}$ ). Furthermore, copepods contributed to nearly 80% of total zooplankton abundance in our samples, and copepod DVM may be confined most typically to populations living within the epipelagic zone (Madhupratap et al., 2004; Morrison et al., 1999; Smith et al., 1998).

Many studies have reported midwater peaks of zooplankton and nekton in 100-200 m depth layers centered around 40 to 600 m depth (Andersen et al., 1998; Irigoien et al., 2014; Koppelman et al., 2004) indicating that the use of a simple power law to describe plankton biomass may be an oversimplification of the true vertical zonation. The general lack of such peaks may be explained by the variability in methods used between studies. Midwater peaks are often reported with instruments allowing a good vertical resolution ( $> 10$  observations in the upper kilometer) and targeting the large migrating organisms with nets having large mesh size or acoustic devices with frequencies adapted to nektonic organisms. Many studies using Multinets equipped with rather fine mesh size ( $<500\mu\text{m}$ ) do not capture such peaks in abundance/ biomass (Homma and Yamaguchi, 2010; A. Yamaguchi et al., 2002). In our study, the mesopelagic layer was sampled down to 900 m depth, and only with 2 or 3 nets with a mesh size of  $300\mu\text{m}$  and a small net opening ( $0.25\text{m}^2$ ). Therefore, midwater peaks could have been smoothed in the few layers. Hence, the power law simplification may be a proper proxy for the smaller fraction of the mesozooplankton (mainly copepods smaller than 2 mm).

**Community vertical distribution**

On a global scale, zooplankton average abundance and biomass decreased drastically with depth, with quasi similar patterns for the eight main zooplankton groups (Fig. S1). The strongest variation in abundance was observed for copepods, followed by chaetognaths, small omnivorous zooplankton and crustacean decapods (Fig. S1). The strongest variation in biomass with depth were observed for copepods followed by decapods, chaetognaths and small omnivorous zooplankton (Fig. S2).

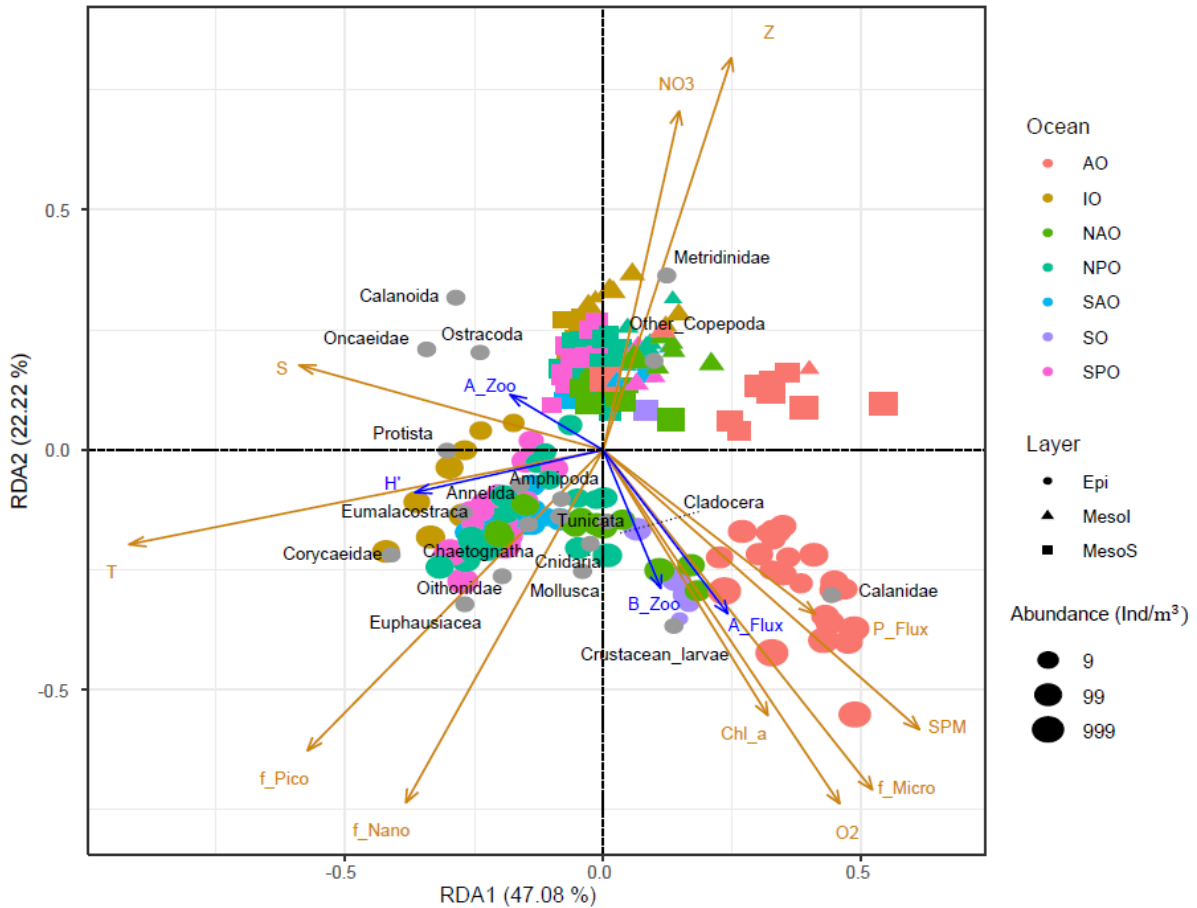


FigS\_1. Vertical profiles of abundance (two first lines) and biomass (two last lines) in the global ocean for the 8 functional mesozooplankton groups: all copepoda, chaetognatha, crustacean decapoda (crust decapod), gelatinous carnivorous, gelatinous filter feeders, protista, pteropoda, small omnivorous zooplankton. Not all abundance and biomass scales are similar to better observe the gradients. In all cases, solid lines correspond to a smooth trends and gray ribbons to the 95% confidence intervals. These trends are drawn for illustrative purposes and were not used in down- stream analyses.

### **Community composition in the upper first kilometer of the ocean**

When analyzing all vertical layers together, the redundant discriminant analysis (RDA) indicated that environmental variables explained 27.01% of the variance in mesozooplankton groups abundance (Fig. 4). The first RDA axis (RDA1; 47.08% of the variance constrained by the RDA) opposed the samples from polar waters (Arctic Ocean, Southern Ocean; RDA1 > 0) to the samples taken at lower latitudes (Indian Ocean, Northern and Southern Atlantic Ocean, Northern and Southern Pacific Ocean; RDA1 < 0), especially for epipelagic and upper mesopelagic samples. RDA1 was negatively scored by variables depicting a gradient of tropical to extratropical conditions: temperature, salinity, and the relative contribution of picophytoplankton and nanophytoplankton to phytoplankton community biomass. Meanwhile, RDA1 was positively scored by dissolved oxygen concentration, the intensity of the vertical particle flux and its attenuation rate, the concentration of suspended particles and the contribution of microphytoplankton to total phytoplankton biomass. The second RDA axis (22.22 % of the constrained variance) opposed the samples from the surface (RDA2 < 0) to the samples from mesopelagic layers (RDA2 > 0). This axis was positively scored by depth, salinity, and nitrate concentrations, and negatively scored by pico-, nano- and microphytoplankton concentrations, oxygen concentration, particles and chlorophyll *a* concentrations. Samples from the epipelagic layer of higher latitudes showed higher plankton abundances and were dominated by Calanidae and crustacean larvae (copepod nauplii). Samples from the epipelagic layers of lower latitudes Tropical Ocean were more diverse as they displayed more even contributions of Protista, Eumalacostraca, Annelida, Amphipoda, Tunicata, Corycaeidae, Chaetognatha, Euphausiacea, Oithonidae, Cnidaria, Mollusca and Cladocera. In the mesopelagic layer, communities were less spread in the RDA space than for the surface layer. Mesopelagic communities were dominated by Other Copepoda and Metridinidae at higher latitudes and by Calanoida, Ostracoda and Oncaeidae at lower latitudes. Polar and temperate waters displayed lower mesozooplankton diversity but higher mesozooplankton abundances/biomass, more intense vertical particle fluxes, and stronger particle attenuation rates. On the opposite, the warmer and more oligotrophic tropical waters displayed lower diversity, lower mesozooplankton biomass/ abundance, but higher attenuation rates of mesozooplankton organisms. To better disentangle the relationships between mesozooplankton composition and the environmental conditions within the different vertical layers of the ocean, separate RDAs were then performed for each depth layer.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton



FigS\_2. RDA performed with all layers. Each colored dot corresponds to a sample, i.e., one net at one depth at one station. The orange arrows mark the projection of the environmental variables in RDA space:  $f_{pico}$ ,  $f_{nano}$  and  $f_{micro}$  correspond to the relative contribution (%) of pico-, nano- and micro-phytoplankton to total phytoplankton biomass, median value of ( $O_2$  = dissolved oxygen concentration ( $\mu\text{mol/kg}$ ),  $Chl_a$  = Chlorophyll a concentration ( $\text{mg/m}^3$ ),  $SPM$  = suspended particles matter ( $\text{m/sr}$ ),  $T$  = temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $Sal$  = salinity,  $NO_3$  = nitrate concentration ( $\text{mol/L}$ ),  $Z$  = depth ( $\text{m}$ ) and  $P_{Flux}$  = particulate flux ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ )). Grey dots mark the projection of the zooplankton groups abundance ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$ ). Colors correspond to the ocean basin where the samples were taken: AO = Arctic Ocean, IO = Indian Ocean, NAO = North Atlantic Ocean, NPO = North Pacific Ocean, SAO = South Atlantic Ocean, SO = Southern Ocean, SPO = South Pacific Ocean. Shapes illustrate the vertical layers where the samples were taken: Epi = epipelagic, MesoS = upper mesopelagic and MesoI = lower mesopelagic.

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

TableS\_1. List of nets that were removed from the RDA analysis. AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean.

Ocean Bassin	Nets
IO	36_4,38_4, 39_2, 42_3
AO	163_2, 163_3, 206_2
NAO	142_4,142_4n,143_3,143_3n,147_3,147_4,150_1,150_4,151_2,151_4,152_2,152_3,155_2,158_2
NPO	131_2, 132_2,133_3,135_2,137_3,137_3n
SAO	131_2, 132_2,133_3,135_2,137_3,137_3n
SO	84_1, 85_1, 85_2
SPO	98_2, 98_3, 102_1, 106_2, 106_4,109_1,110_1,110_1n,111_1,111_1n,122_1,122_1n,125_1,125_3,127_2,127_2n

TableS\_2. Wilcoxon test for day and night for each taxon at level of 5% (bold values mean significant test)

Species	Wilcoxon p-value (abundance)		Wilcoxon p-value (biomass)	
	Epipelagic	Upper Mesopelagic	Epipelagic	Upper Mesopelagic
Protista	0.50	0.13	0.8	0.06
Annelida	0.66	0.82	0.62	0.57
Chaetognatha	1	0.20	0.58	0.32
Tunicata	0.26	0.078	0.06	0.19
Cnidaria	0.90	<b>0.037</b>	0.58	<b>0.009</b>
Mollusca	0.95	0.123	0.26	0.96
Eumalacostraca	0.39	0.62	<b>0.049</b>	0.49
Euphausiacea	0.21	<b>0.0098</b>	<b>0.0001</b>	0.63
Amphipoda	0.07	0.91	0.39	0.83
Ostracoda	0.32	0.96	<b>0.049</b>	1
Crustacean_larvae	<b>0.01</b>	0.81	0.23	0.81
Other_Copepoda	0.76	0.46	0.95	0.41
Calanoida	0.10	0.24	0.11	0.32
Oithonidae	0.19	1	0.24	0.84
Corycaeidae	<b>0.01</b>	1	<b>0.016</b>	0.76
Oncaeidae	0.66	0.41	0.8	0.51
Metridinidae	<b>0.0001</b>	<b>0.018</b>	<b>0.0001</b>	<b>0.006</b>
Calanidae	0.29	0.12	0.07	1



### II.3. Comparaison des communautés entre les biogéographies spatiales existantes dans l'océan global

#### Introduction

En se basant sur la physique, la chimie, la production primaire et la saisonnalité, quatre régions ou biomes primaires ont été identifiés en surface dans la colonne d'eau (Longhurst et al., 1995). Ensuite, en raison de la variabilité de chaque biome, ils ont été divisés en unités écologiques similaires à celles établies dans la biogéographie terrestre. Ces unités géographiques appelées "provinces biogéochimiques" ont été établies pour les zones épipelagiques (Longhurst et al., 1995) et mésopélagiques (Reygondeau et al., 2018; Sutton et al., 2017). Cependant, le lien entre la composition du zooplancton et ces différentes propriétés du biotope épi-mésopélagique est encore mal connu. Une étude mondiale à l'instar de l'expédition Tara Océan basée sur un ensemble complet et homogène d'observations du zooplancton a été nécessaire pour évaluer la cohérence de la distribution du zooplancton observée dans les divisions spatiales existantes de l'océan épipelagique et de l'océan mésopélagique (Longhurst et al., 1995; Reygondeau et al., 2018; Sutton et al., 2017) à travers trois couches de profondeur (0-200m, 200-500m, et 500-1000m).

#### Méthode

Pour comparer les communautés de la colonne d'eau avec les modèles spatiaux existants, on a d'abord construit un modèle nul pour chaque couche. Pour ce modèle, des groupes de zooplancton ont été créés en utilisant une analyse de regroupement, puis les communautés de zooplancton ont été testées en considérant ces groupes comme facteur pour l'ANOSIM. Le modèle nul a été utilisé comme référence pour les autres tests basés sur l'océan, les biomes, la latitude, Longhurst, Sutton, Reygondeau et l'environnement.

#### Résultat-Discussion

Peu de classifications biogéographiques mésopélagiques globales sont directement comparables à celle présentée ici. La plupart des études mésopélagiques sont soit confinées aux bassins océaniques ou à des échelles plus petites, et la plupart sont spécifiques à un taxon. Les tests ANOSIMs (Table IIS.3) ont indiqué que 61%, 28% et aucune comparaison entre bassins respectivement dans l'épipelagique, le mésopélagique supérieur et le mésopélagique inférieur étaient significativement différents (de 0,01). Les biomes et les provinces biogéochimiques, la latitude et l'environnement ont indiqué les mêmes tendances (Table IIS.3). Les grandes différences dans la couche supérieure mésopélagique se sont produites dans les eaux oxygénées de l'océan Arctique et avec les eaux à minimum d'oxygène de l'océan Indien. Pour des cas spécifiques tels que les upwellings, les zones à minimum d'oxygène (OMZ) l'ensemble des

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

données disponibles ne suffit pas à définir les limites des différentes régions, mais la cohérence du modèle observé peut être testée par rapport à la biogéographie existante.

		<b>Null Model</b> N <sub>srf</sub> = 10 ; N <sub>msup</sub> =7 ; N <sub>msinf</sub> =7	<b>Ocean</b> N= 7	<b>Biome</b> N= 7	<b>Latitude</b> N= 6	<b>Longhurst</b> N= 19	<b>Sutton</b> N= 15	<b>Reygon deau</b> N= 10	<b>Environ ment</b> N= 7
<b>Surface</b>	R	0.794 ***	0.256***	0.27***	0.35***	0.287***	-	-	0.277***
	Si	-	61%	52%	60%	17%	-	-	52%
<b>Meso sup</b>	R	0.775***	0.22***	0.26***	0.22***	0.246***	0.2***	0.23***	0.178***
	Si	-	28%	28%	26%	9%	11%	16%	28%
<b>Meso inf</b>	R	0.828***	0.12**	0.047 ns	0.038 ns	0.153#	0.057 ns	0.105#	-0.009 ns
	Si	-	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%

*Table II.S. 1: Comparisons of biogeographies based on community composition in the three layers for the Null Model, Ocean basin, biomes, latitude, against Longhurst, Sutton, Reygondeau and Environment. R=Null Model: zooplankton against itself; Si=proportion of significant number at level of 1%; \*\*\* significant at level of 1%; ns=non-significant; # non-significant (level close to 5%). N=number of groups.*

## Chapitre II: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

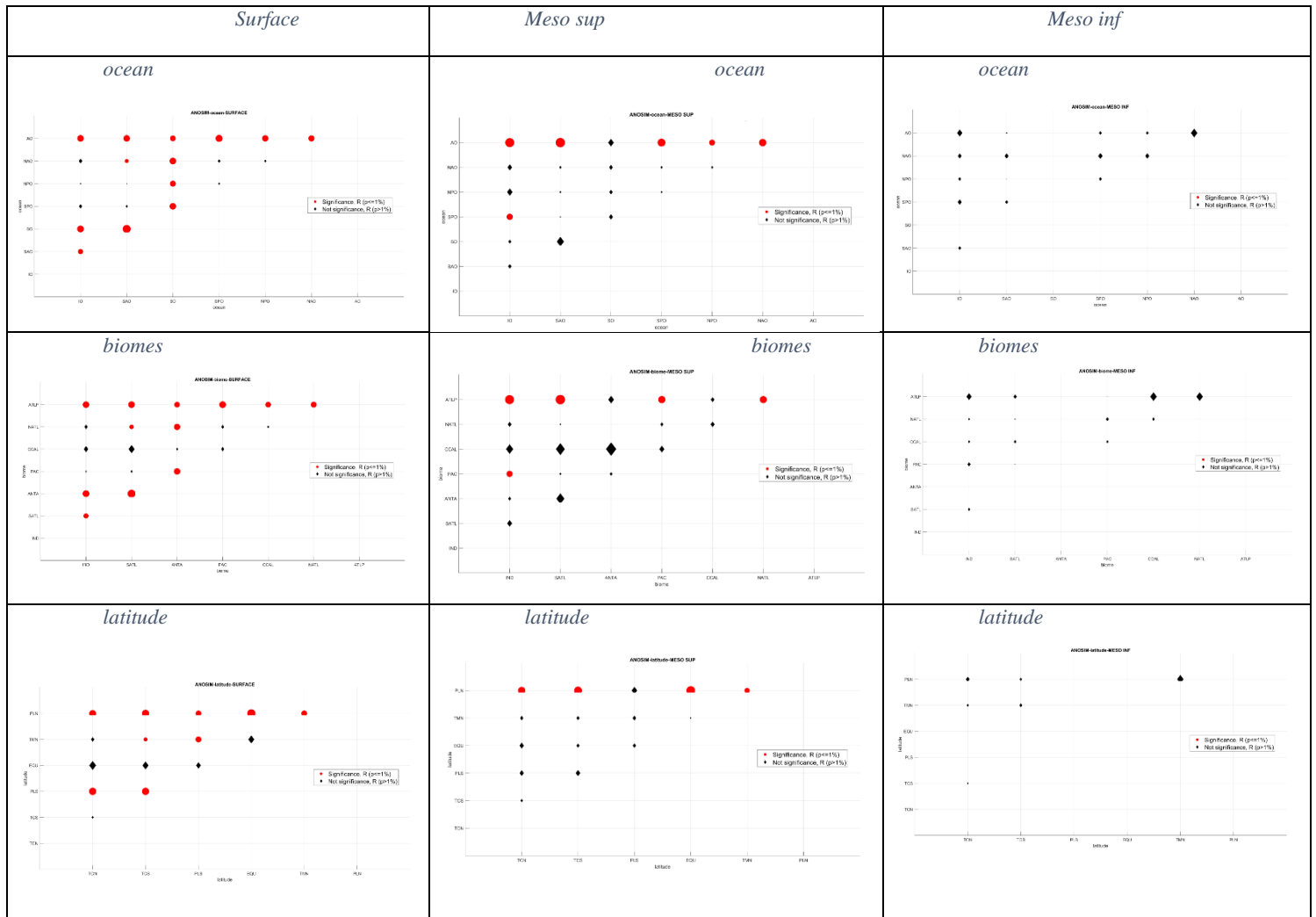


Figure IIS. 1 ANOSIM in the three layers, against Ocean basin, against biomes, against latitude

### Meilleur prédicteur de la distribution spatiale du zooplancton

En raison de la nature des données (faible résolution taxonomique, 19 taxons seulement), les résultats seront davantage comparés à la répartition résultant d'une approche biogéochimique basée sur la biomasse de grandes catégories et leur cycle saisonnier, comme (Longhurst et al., 1995) dans la zone épipélagique et (Reygondeau et al., 2018; Sutton et al., 2017) dans les zones mésopélagiques. Les résultats observés avec les ANOSIM (Table II.S.3) ont donné le nombre de comparaisons significatives entre les océans, les biomes, les provinces biogéographiques. Tous les modèles spatiaux ne captent qu'une faible part de la variabilité comme l'indique leur différence avec le modèle nul. Tous les modèles spatiaux montrent une diminution de leur capacité à décrire la composition de la communauté planctonique au fur et à mesure que la profondeur augmente. Le changement majeur se produit entre les couches de 200-500 à 500-1000 m de profondeur. Cela suggère que les communautés de zooplancton décrites deviennent de plus en plus homogènes avec l'augmentation des profondeurs dans les océans. Aucun des modèles ne peut être défini comme le meilleur prédicteur de la composition des communautés de plancton, le faible nombre de stations et de taxons faisant de cette

## ChapitreII: Structure verticale de la communauté du mésozooplancton

biogéographie une approche plutôt biogéochimique. Les habitats locaux et les modèles à l'échelle des bassins ont la même capacité à expliquer la distribution des communautés de zooplancton. La partition détaillée dans l'épipélagique (Longhurst) et dans le mésopélagique (Suton, Reygondeau) ne donne pas de meilleurs résultats que la partition basée sur les gradients latitudinaux, ce qui suggère que la latitude est un puissant moteur du système. L'OMZ de l'océan Indien et de l'océan Pacifique apparaît toujours le long des communautés spécifiques qui sont plus adaptées aux environnements à faible teneur en oxygène.

## **Chapitre III.1: Diversity of zooplankton NBSS in the global ocean**

L'intégralité de ce chapitre a fait l'objet d'un travail qui est en préparation pour la soumission en vue de la publication dans une revue scientifique. Il est rédigé en anglais et un résumé en français est disponible ci-dessous.

### **III.1.1. Résumé**

Ici, nous fournissons une nouvelle analyse complète du spectre de taille du biovolume normalisé (NBSS) du zooplancton dans le kilomètre supérieur de l'océan mondial. Des échantillons de zooplancton ont été collectés à l'aide d'un Multinet (maille de 300 $\mu$ m) dans 57 stations réparties sur 5 couches océaniques différentes, de la surface au premier kilomètre de la mer profonde. Les échantillons de zooplancton ont été analysés avec une méthode d'imagerie de laboratoire (Zooscan) pour obtenir des informations sur la taxonomie et la taille. Le zooplancton a été classé en classes de taille allant de 0,23 à 9,6 mm en diamètre sphérique équivalent (ESD). Les ESD ont été analysés à la fois par leurs pentes et par la similarité de leurs formes analysées par une technique de regroupement, qui prend également en considération les distributions multimodales, non détectées par la pente. La distribution spatiale du zooplancton exprimée par la taille et par les taxons était significativement liée bien qu'avec un faible coefficient de corrélation suggérant que la forme des NBSS résulte d'une dynamique plus complexe que la composition de la communauté. Parmi les facteurs environnementaux, la profondeur, suivie de la latitude et de l'heure du jour, ont eu le plus grand effet sur les pentes. Les pentes des NBSS étaient plus plates vers les pôles et les grandes profondeurs. Le regroupement des NBSS révèle que 6 types de formes de structure de taille existent dans l'océan mondial. Trois d'entre elles étaient unimodales (trouvées principalement dans les océans intertropicaux de surface) tandis que trois étaient bimodales, présentant la présence de modes secondaires soit dans les régions tempérées et polaires de surface, soit dans la couche mésopélagique de tous les océans. Il n'y avait pas de pentes de NBSS spécifiques ou de formes typiques dans les OMZ (Zones à minimum d'oxygène) bien que le biovolume total ait été significativement plus faible et que la composition de la communauté ait varié avec une contribution plus élevée de plusieurs groupes (cnidaires, ...) dans les OMZ. Ce travail établit une compréhension de base unique de la diversité du NBSS à l'échelle globale, évaluée de manière cohérente. Ces informations sont nécessaires pour le paramétrage des modèles biogéochimiques nouvellement développés qui décrivent le zooplancton sur la base de leur taille et de la composition de la communauté générale.

### III.1.2. Article en préparation

Possible list of authors (not in order, could change depending on the interactions)

Yawouvi Dodji Soviadan<sup>1</sup>, Baye M'Baye<sup>1</sup>, Fabien Lombard<sup>1</sup>, Rainer Kiko<sup>1</sup>, Emilia Trudnowska<sup>4</sup>, Jean Baptiste Romagnan<sup>5</sup>, Tara Consortium, Kissao Gnandi<sup>3</sup>, Lars Stemmann<sup>1</sup>

1 Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

2 Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, CP 50. 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

3 Département de Géologie, Université de Lomé (TOGO)

4 Institute of Oceanology, Polish Academy of Sciences, Department of Ecology (Poland)

5 Ifremer, Centre Bretagne, Unité Dynamiques des Ecosystèmes Côtiers, 29280 Plouzané, France.

#### Abstract

Here, we provide a novel comprehensive analysis of zooplankton Normalized Biovolume Size Spectrum (NBSS) in the upper kilometre of the global ocean. Zooplankton samples were collected with a Multinet (mesh size of 300 $\mu$ m) at 57 stations across 5 different ocean layers, from the surface to the first kilometer of the deep sea. Zooplankton samples were analysed with a laboratory imaging method (Zooscan) to obtain taxonomic and size information. Zooplankton were classified in size classes ranging from 0.23 to 9.6 mm in Equivalent Spherical Diameter (ESD). NBSS were analysed both by their slopes and similarity in their shapes analysed by a grouping technique, which takes into consideration also multimodal distributions, not detected by the slope. Zooplankton spatial distribution expressed by size and by taxa were significantly related although with a low correlation coefficient suggesting that the shape of the NBSS results from more complex dynamics than the community composition. Among environmental factors, depth followed by latitude and time of the day had the greatest effect on the slopes. NBSS slopes were flatter toward the poles and the greater depths. Grouping of NBSS reveals that 6 types of size structure shapes exist across the global ocean. Three of them were unimodal (found mainly in the surface intertropical oceans) while three were bimodal, presenting the presence of the secondary modes either in the surface temperate and polar regions or in the mesopelagic layer of all oceans. There was no specific NBSS slopes or typical shapes in the OMZ although the total biovolume was significantly lower and the community composition varied with higher contribution of several groups (cnidarians, euphausiacea) in the OMZ. The work sets a unique baseline comprehension of the diversity of the NBSS at global scale, assessed in a consistent way. Such information is necessary for the parameterization of newly developed biogeochemical models that describe zooplankton basing on their size and general/coarse/rough community composition.

### Introduction

Size is a master functional trait governing the ecology of the ocean by affecting interactions between plankters and their direct environment including marine particles (Stemmann and Boss, 2012a; Vinogradov and Tseitlin et al., 1983). Changes in these individual inter-actions affect not only the flow of energy across trophic webs from primary producers to fishes but also the biological carbon pump ( Brun et al. 2019; Tréguer et al. 2018; Davison et al. 2013; Richardson and Jackson 2007; Beaugrand, Edwards, and Legendre 2010). Zooplankton body size governs vital individual physiological rates, size-based selectivity of preys, life histories of zooplankton (Litchman, Ohman, & Kiorboe, 2013).

Plankton size is often studied by calculating the Normalized Biomass (or biovolume) Size Spectrum (NBSS) representing the size fractionated community biomass. The NBSS slope is an important indicator of plankton characteristics, whereas the intercept can reflect the total biomass of a community when the slopes are similar (Matsuno et al., 2012; Quinones et al., 2003; Sprules and Munawar, 1986). In a steady-state marine ecosystem, the theoretical value of the slope of NBSS is  $-1$  (Sheldon et al., 1972). A steeper slope indicates that the plankton predominantly consist of small forms, with a low number of large organisms and a low ecological transfer efficiency. However, NBSS slopes vary in different environments and their dependency the environmental factors of change in community composition is not well known. Factors that influence NBSS slopes might be different between coastal and open sea regions and also as a function of depth. Consistent measurements of zooplankton body size are inexistent on the global scale although regional surveys the last 15 years inform us on possible general patterns (see Table 7). Coastal systems have usually flatter slopes than open sea as a result of the enhanced productivity (Marcolin et al., 2017, Manriquez et al., 2012) or estuarine processes (Zhou et al., 2015). In the open ocean, NBSS have been shown to be related to water masses in the North Pacific with an effect of primary productivity (Dai et al., 2016). Latitudinal patterns of the NBSS are not known although individual organisms are known to be larger in temperate and polar waters compared to tropical regions (Brandao et al., in press) but reported NBSS slopes varies in the literature over a wide range ( $-1.8 << -0.43$ , Table 7). Being already scarce in the upper oceans, reported values for the mesopelagic layers are even less available, especially in Oxygen Minimum Zones. In the North Pacific ocean, slopes were ranging from  $-1.11$  to  $-0.25$  with steeper slopes at surface than in the deep (García-Comas et al., 2014; Manríquez et al., 2012). OMZ have been shown to profoundly affect zooplankton community composition (Wishner et al., 2018) but to what extent this reflect on the NBSS in barely known. Finally, not to mention that other studies reported weak relationships between slope steepness and the environment (García-Comas et al., 2014). The scarcity of the data impedes the understanding of the factors controlling the NBSS spatial patterns. Regional studies often exhibit uneven spatial coverage and thus fail to cover all the environmental conditions that occur in the oceans. The extent to which these local findings scale up to the global ocean remains poorly constrained. Such gaps in combined sampling across oceans lead to critical gaps in knowledge of zooplankton dynamics at a time of increasing global modelling efforts of zooplankton size spectra.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

Our global field study is based on a comprehensive and homogeneously-sampled set of zooplankton observations collected by multinet in 5 layers from surface to 1000m depth (Pesant et al., 2015) and analysed by the Zooscan (Gorsky et al., 2010). This dataset was analysed in terms of community composition in an earlier study (Soviadan et al., under correction). In this manuscript, zooplankton NBSS were computed and compared to the taxonomic composition. The NBSS were analysed by calculating their slopes and by using grouping technics that may reveal subtle changes such as multimodal distributions in plankton. We address in the manuscript the following key questions: (i) Do zooplankton present homogeneous patterns in NBSS across vertical, latitudinal gradients? (ii), what relationships exist between zooplankton community composition and NBSS, (iii) what are the main drivers of such latitudinal and vertical gradients in the zooplankton size structure in the upper kilometre of the ocean?



## Material and methods

### *Sampling strategy*

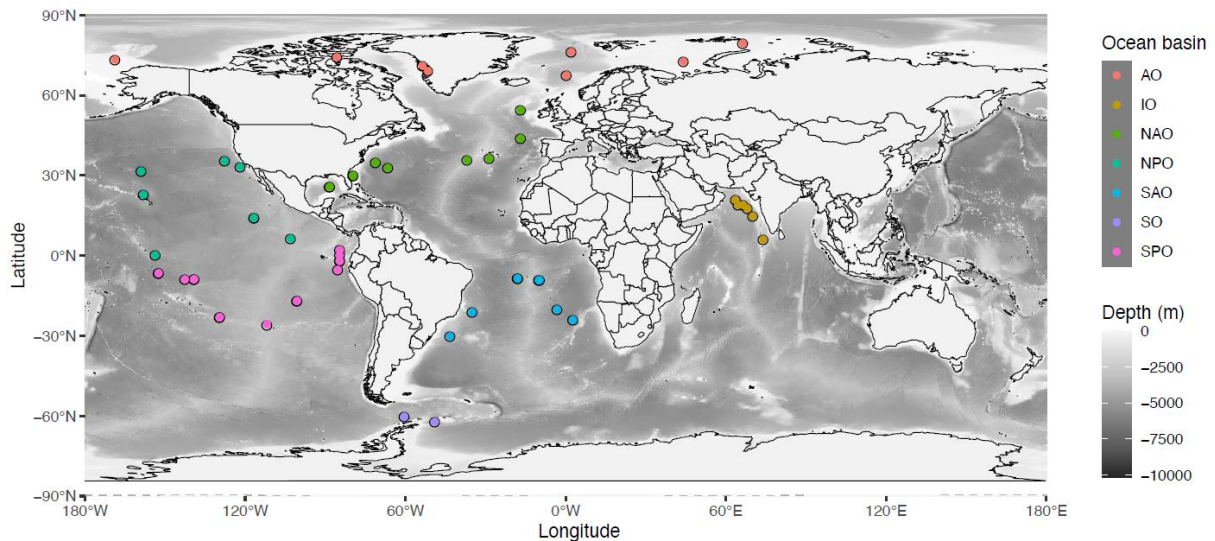


Fig. 1 : Location of the 57 stations sampled with the Multinet, grouped by ocean in different colors: AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean.

The dataset of this study comprises of the effort of 57 sampling campaigns/cruises that took place between 2009 and 2013, during which 200 stations have been visited in 7 ocean domains, but with only 57 stations where zooplankton was sampled by the Multinet (Fig.1)

A CTD rosette equipped with optical and imaging sensors was deployed to measure the physico-chemical parameters that characterize the water column. Temperature and conductivity were measured from the surface to a maximum of 1300m depth using a Seabird 911 CTD mounted on a Sea-Bird Carousel sampler with 10 Niskin bottles (7 L each). The following additional sensors were mounted for the measure of water optical properties used as biogeochemical proxies: fluorometer (Wetlab ECO-AFL/FL model), dissolved oxygen sensor (model SBE 43), nitrate sensor (ISUS with a maximum rating depth of 1000m Atlantic SA), a 25 cm transmissiometer for particles 0.5–20  $\mu\text{m}$  (WETLabs), a one-wavelength backscatter meter for particles 0.5–20  $\mu\text{m}$  (WETLabs, referred as beta-470 thereafter), and an Underwater Vision Profiler 5 (UVP5) for particles >100  $\mu\text{m}$  and zooplankton >600  $\mu\text{m}$  (Hydroptic). Particles detected by the backscatter will be referred to as suspended particles while the ones detected by the UVP5 will be referred as marine snow. Vertical fluxes were calculated from the particle size spectra detected by the UVP5 as in (Lionel Guidi et al., 2015). All hydrological, optical and imaging data were interpolated to the nearest 5m intervals. The phytoplankton community composition is based on the analysis of filtered sea water collected from the Niskin bottles and analysed by High Pressure Liquid Chromatography (HPLC) technique. We used the method of (Julia Uitz et al., 2006) to estimate the contribution of three pigment size classes (microphytoplankton, nanophytoplankton, and picophytoplankton;  $f_{\text{micro}}$ ,  $f_{\text{nano}}$ , and  $f_{\text{pico}}$ , respectively) to the total phytoplankton biomass in the epipelagic layer.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

The median of the contextual environmental variables (temperature, salinity, oxygen, nutrients concentration, chlorophyll *a* concentration (Chl*a*), HPLC-derived phytoplankton size fractions, and the particle flux) was calculated for each groups using the datasets available on PANGAEA (<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.840721>).

### *Zooplankton sampling and digitization*

Zooplankton samples were collected by Hydrobios Multinet composing of five sequential plankton nets equipped with a 300µm mesh and an aperture of 0.25m<sup>2</sup>, equipped with a flow meter to calculate the volume of filtered water that ranged from 5 to 502 m<sup>3</sup> (median value of 113 m<sup>3</sup>) (Stéphane Pesant et al., 2015). Plankton sampling was carried out at 57 stations and at five different depth levels between the surface and 1300 m. Only 10 stations were sampled both at day and night. Once collected, the samples were preserved in a solution of buffered formaldehyde (4%). In the laboratory, the samples were rinsed and fractionated with a Motoda box. The final fraction was analyzed with the ZOOSCAN which allowed a rapid and time-efficient analysis of the plankton samples and stored the data in digital form (Gorsky et al., 2010). The resolution of the ZOOSCAN (2400 dpi) allowed for morphometric measurements and a taxonomic classification of the images that was adequate for the goal of our study. The observed volume by the UVP5 for each sample was much lower ranging from 0.033 to 3.77 m<sup>3</sup> (median value of 0.69 m<sup>3</sup>).

The multinet samples comprised nearly 400.000 images of organisms. Images were imported into Ecotaxa (<http://ecotaxa.obs-vlfr.fr>), an online platform connected to the database which allowed to visually validate the taxonomic classification of each particle/organism previously semi-automatic predicted by the Ecotaxa web application. The images were sorted into the different groups for each instrument. For the Zooscan, the high definition images allowed to identify down to the family (and sometimes down to genus). Those taxa were further aggregated into 19 taxonomic groups (Table SM1) for which abundances were high enough for the following statistical analysis including the NBSS estimates.

Once the zooplankton images were sorted, Ecotaxa enabled to extract the concentration of each taxa and the biovolume of each living organism for every station and net (depth interval). The concentrations were used to describe the community composition. The biovolume was computed for each individual zooplankton using the minor and major length provided by the software and computed assuming an ellipsoidal shape (Gorsky et al., 2010). Because the sampling depths were not constant during the cruise, most further statistical analysis were performed in three depth layers, 0-200. 200-500 and 500-1000m depth by calculating mean concentrations in each layers. Few nets intersecting the layers were removed in that case.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

### *Building plankton NBSS*

Plankton size distribution was estimated using the well-used normalized Biomass Size Spectra (NBSS) which was initially developed for zooplankton (Denman K. and Platt T., 1978). They were obtained by sorting the individual biovolume of each objects in series of size classes defined by  $[\log(X_n); \log(X_{n+1})]$ , with equal distance:

$$\log(X_{n+1}) - \log(X_n) = \log(k) , \quad (1)$$

the constant  $k$  is  $2^{1/4}$  according to (Denman K. and Platt T., 1978).

NBSS was calculated by dividing the total biovolume in each size class by the width interval of each size class  $[\Delta\text{volume (mm}^3\text{)}]$ .

When determining the NBSS, smaller organisms may be underestimated because of the mesh size. To avoid this issue, when calculating the slopes, we determined the smallest size class using the approach described by García-Comas et al. (2014). We chose to keep all size classes larger than the size class corresponding to the first peak in the size distribution (biovolume of  $0.0749 \text{ mm}^3$  or  $e^{-2.5911} \text{ mm}^3$ ). Finally, a maximum of 65 size classes were used to calculate the NBSS. Regression analysis was conducted by least squares regression and the NBSS linear model was calculated by:

$$Y = a + bX , \quad (2)$$

where  $a$  and  $b$  are the intercept and slope of the NBSS, respectively. The cumulated NBSS of each sample was calculated from the frequency distribution. The number of organisms in each size bin was divided by the total number of organisms and multiplied to obtain frequencies per bin. Then, the successive frequencies were cumulated as a running total from the first bin to the last.

The minimum limit of the size classes was  $e^{-5} \text{ mm}^3$ , which corresponds to an equivalent spherical diameter (ESD) of  $234.3 \text{ }\mu\text{m}$ . The maximum limit was  $e^{10} \text{ mm}^3$  or  $34.77 \text{ mm}$  (ESD) but because of too few organisms in the large size classes, the NBSS were calculated to a maximum size range of  $e^7 \text{ mm}^3$  which corresponds to ESD of  $12.54 \text{ mm}$  (Table SM2). All larger organisms were summed up in the last size class. For clarity in the text, we additionally divided the continuous size range into 3 size classes. We will refer to small zooplankton for those having individual biovolume of  $e^{-5}$  to  $e^{-1} \text{ mm}^3$  ( $234.3 \text{ }\mu\text{m} < \text{ESD} < 889 \mu\text{m}$ ) for which, i) the recognition of copepods was limited and most of them were assigned to other\_copepoda and ii) the mesh selectivity may have under-sampled the organisms  $< e^{-3} \text{ mm}^3$ . We will refer to medium size zooplankton for those having individual biovolume ranging from  $e^{-1}$  to  $e^4 \text{ mm}^3$  ( $889 \mu\text{m} < \text{ESD} < 4.71 \text{ mm}$ ) for which copepods could in most of the cases be identified at the family resolution. Finally, the large size class contained organisms larger than  $e^5 \text{ mm}^3$ . This size class was almost void of copepods.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

### *Statistical analysis*

To test the significance of variations on different space and time scales such as: (i) the variability in the latitude, (ii) the variability according to depth and (iii) the variability of time (day/night in 10 stations) and to assess whether both day and night stations could be pooled into a single analysis, we performed two ANOVAs based on the NBSS slope, the mean spherical equivalent diameter (ESD) and the total biovolume in the 0-1000 m layer for two datasets. For each, normality and homoscedasticity were tested on raw data using respectively the Kolmogorov-Smirnov test for fit quality and the Brown-Forsythe test for variance homogeneity. The first two-factor ANOVA tested for latitude and depth effects on the full dataset (n=285). The second two-factor ANOVA (latitude and day/night effect) was conducted in the three depth layers independently on a reduced dataset (n varying from 12 to 40 depending on the considered layer). We also tested the possible impact of day night variability on shape of the NBSS by comparing pairs of cumulative NBSS with a [two-sample Kolmogorov-Smirnov test](#). This test assess if decision for the null hypothesis ( $H=0$ ) that the pair of NBSS are from the same continuous distribution. The result is 1 if the test rejects the null hypothesis at the 5% significance level, and 0 otherwise. Finally, similarity analysis (ANOSIM) was used in each layer to test for significant variations in community composition between day and night samples at the stations where those were available. The ANOSIM tested whether the inter-groups difference (day and night groups) is greater than the intra-groups difference by providing an R coefficient. An R coefficient close to one suggests dissimilarity between groups while R value close to zero suggest an even distribution of high and low ranks within and between groups. An R value below zero suggest that dissimilarities are greater within groups than between groups (Clarke and Gorley, 2001). ANOSIM tests were performed within each layer using log-transformed abundances and Bray-Curtis distance among stations.

To quantitatively express the declining patterns of zooplankton biovolume ( $B: \text{mm}^{-3} \cdot \text{m}^{-3}$ ) with increasing depth ( $Z: \text{m}$ ), we used a power model,  $\log_{10}(B) = c' - d' \log_{10}(Z)$ , (Koppelman and Weikert, 1992; Dai et al. 2017) and an exponential model (Vinogradov, 1968; Dai et al. 2017),  $\log_{10}(B) = c' - d'Z'$ , where  $c'$  and  $d'$  are fitting constants.

To compare zooplankton classification based on taxonomy and NBSS, two parallel group analysis were performed. One was based on a Bray Curtis distance between samples for the community-based analysis (Beals, 1984) and the second was based on the Kolmogorov distance between cumulative NBSS for the size distribution analysis (Stemmann et al., 2002). A group analysis was also performed on the environmental data (Temperature, Salinity, Oxygen, nitrate concentrations, HPLC pigment community structure, suspended particles and marine snow) based on the Euclidian distance station. In all cases, an agglomerative approach with flexible link (Lance and Williams, 1967) was used with the following parameters:  $\alpha_i = 0.625$ ,  $\alpha_j = 0.625$ ,  $\beta = -0.25$ ,  $\gamma = 0$ . The correlations between various ordinations were verified using the Mantel test (which test the distance matrix, by the Baker test (which test the dendrogram shape (Baker, 1974)) and the entanglement graphs (Galili, 2015). The following comparisons were made: 1) comparison between community composition of zooplankton (expressed as biovolume in the 19 taxa) and zooplankton NBSS (expressed as biovolume in 54

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

size classes) and 2) comparison between the environmental factors and taxonomic and/or size structures (Euclidean distance matrixes vs. Bray-Curtis and/or Kolmogorov distance matrixes) using Mantel test and tanglegram analysis (see SM).

Data manipulation and statistical analyses were performed with Matlab 2018b (MATLAB 9.5) for the vertical profiles of abundance and biomass and statistical test (Wilcoxon test, Kruskal-wallis test), the R environment v3.5.1 (using the following packages: dendextend, regroup, maptree, clue, readxl, tidyverse) for the tanglegram analysis and PRIMER6 (Version 6.1.12) and PERMANOVA+ (Version 1.0.2) for the ANOSIM test.

## Results

### *NBSS space and time variability in the upper kilometer*

The first ANOVA on the full dataset showed that depth was associated with the strongest effect on the slope followed by the latitude (Table 1). The second ANOVA on the reduced dataset (only 10 stations) showed that day/night and latitude didn't show any effect on those descriptors (Table 2). The lack of latitudinal effect of the second analysis is due to the low number of stations that were only located in the inter-tropical regions.

*Table 1: Multifactors ANOVA (latitude, depths (surface, upper and lower mesopelagic)) on slope, median size and biovolume between 0-1000m. Summ square, degrees of freedom (df), mean squares, F values and probabilities to accept the null hypothesis (P) are given both for factors. In red are given all case where the null hypothesis of no effect is rejected.*

	Source of variation	Sum Sq.	d.f.	Mean Sq.	F	Prob>F
slope (n=285)	Latitude	1.2799	2	0.63997	12.73	0
	Depths	5.8103	2	2.90513	57.8	0
Median size (n=285)	Latitude	1.62 E+6	2	810147.3	1.94	0.1462
	Depths	3.26 E+6	2	1632327.9	3.9	0.0213
Biovolume (n=285)	Latitude	1009722.9	2	504861.5	9.37	0.0001
	Depths	900160	2	450080	8.35	0.0003

Among all day/night pairs of cumulated NBSS (n=45, SM 6), only 5 cases showed significant differences. In addition, no significant differences in the community composition could be observed between the day and night samples based on abundance (ANOSIM : R0-200m = -0.039; R200-500m = -0.008; R500-1100m = -0.006) and based on biovolumes (R0-200m = 0.032; R200-500m = -0.017; R500-1100m = 0.048). The Kolmogorov tests showed that more than 80% of pair wise comparison of NBSS distribution between day and night samples were non-significant (Fig. SM6). As a consequence of the ANOVA, Kolmogorov test and ANOSIM results, all further analyses were carried out without making any distinctions between day and night samples.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

Table 2: Multifactors ANOVA (day/night, latitude) on slope, median size and biovolume between 0-200m, 200-500m, 500-1000m. Sum square, degrees of freedom (df), mean squares, F values and probabilities to accept the null hypothesis (P) are given both for factors In red are given all case where the null hypothesis of no effect is rejected.

Depths		Source of variation	Sum Sq.	d.f.	Mean Sq.	F	Prob>F
0-200m (n=40)	Slope	DayNight	0.0883	1	0.0883	2.02	0.1636
		Latitude	0.03257	1	0.03257	0.75	0.3935
	Median Size	DayNight	542.6	1	542.6	0.06	0.8153
		Latitude	8104.7	1	8104.7	0.83	0.3691
	Biovolume	DayNight	88864.6	1	88864.6	0.52	0.474
		Latitude	5368	1	5368	0.03	0.8599
200-500m (n=48)	Slope	dayNight	0.00299	1	0.00299	0.05	0.823
		Latitude	0.00915	1	0.00915	0.15	0.6959
	Median Size	DayNight	81282	1	81282	2.47	0.1252
		Latitude	45932.7	1	45932.7	1.39	0.2456
	Biovolume	DayNight	379.9	1	379.88	0.96	0.3327
		Latitude	2516.4	1	2516.36	6.36	0.0154
500-1000m (n=12)	Slope	DayNight	0.0219	1	0.0219	0.55	0.4779
		Latitude	0.09469	1	0.09469	2.4	0.1603
	Median Size	DayNight	17216.7	1	17216.7	0.74	0.414
		Latitude	4356.7	1	4356.7	0.19	0.6762
	Biovolume	DayNight	18.5962	1	18.5962	2.25	0.1722
		Latitude	0.8293	1	0.8293	0.1	0.7597

### NBSS slopes and total volume across depth

On average, the slopes became flatter (lower absolute values) and the total volume of plankton decreased as depth increased (Fig. 2, Table 3, and Table 4). Zooplankton slopes decreased from -0.84 +/- 0.24 in the upper 100m depth to -0.46 +/- 0.18 at 800m depth. Zooplankton biovolume decreased from 261.33 +/- 416.36 in the upper 100m depth to 11.74 +/- 19.63 at 800m depth.

Table 3: Slopes (d') of the regression lines for biovolume ( $A: \text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ ) on depth ( $Z: \text{m}$ ) at each latitude.

Latitude	n	slope(d')	Intercept	r2
0-10°	85	-0.002	1.97	0.42 **
10-45°	144	-0.0013	1.53	0.2 **
> 45°	55	-0.0007	2.31	0.08 *
Regression model: $\log_{10} B = c' - d' Z$ ; ** $p < 0.01$ ; * $p < 0.05$ .				

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

Table 4: Slopes ( $p'$ ) of the regression lines for NBSS slopes ( $S$ ) on depth ( $Z$ : m) at each latitude

Latitude	n	Slope ( $p'$ )	Intercept	r2
0-10°	85	0.000916	-0.89	0.66 **
10-45°	144	0.000597	-0.88	0.38**
> 45°	55	-0.00057	-0.7	0.21 **
Regression model: $S = c' - p' Z$ ; ** $p < 0.01$ ; * $p < 0.05$ .				

Higher values of biovolume and flatter NBSS slopes were detected in the polar oceans compared with those in the tropical regions (Table 3&5, Fig.2). The reductions in the biovolume from shallow strata to greater depths differed even up to three orders of magnitude (Table 5). In terms of biovolume, the slopes of the resulting equations were steeper in the polar stations compared with those at the intertropical, which indicated that the decreases in zooplankton biovolume with increasing depth were more rapid in high latitude regions.

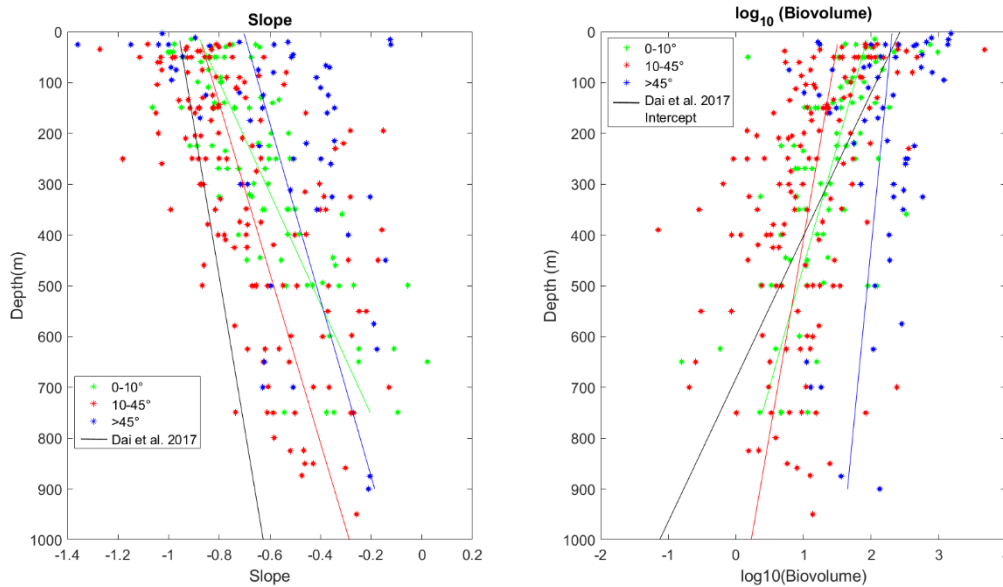


Fig. 2: Vertical distribution of the NBSS slopes (left) and total volume (right) in different latitudinal bands. Linear regressions calculated from the Tara dataset (continuous line) and from Dai et al., 2016 (black) are given.

Table 5: Biovolume of zooplankton at Surface and deep layers at each latitudinal bands.

Biovolume $mm^3 \cdot m^{-3}$						
	Latitude	median	max	min	mean	std
0-100m	0-10°	98	969.87	1.51	176.9	243.03
	10-45°	68.75	4780.6	5.29	249.21	822
	> 45°	258.97	1524.4	6.15	478.88	487.65
700-900m	0-10°	4.67	11.52	2.25	5.78	3.99
	10-45°	5.097	24.57	0.25	8.75	11.06
	> 45°	27.15	133.82	11.18	49.83	56.96



### *Comparison between zooplankton description based on community composition and NBSS*

The multidimensional scaling of 284 zooplankton samples was compared between the grouping based on the community compositions and on the size structure (Fig. 3). The level of agreement was estimated by the mantel test performed on the distance matrixes (Kolmogorov for the size spectra and Bray-Curtis for the plankton community) and showed that there was no statistical difference between the two descriptions of plankton community ( $r= 0.25$ ,  $p= 1.5310^{-6}$ ). Furthermore, the Baker index (0.11) and the entanglement index (0.42) showed that although highly variable main consistent and significant resemblances exists on the graphs.

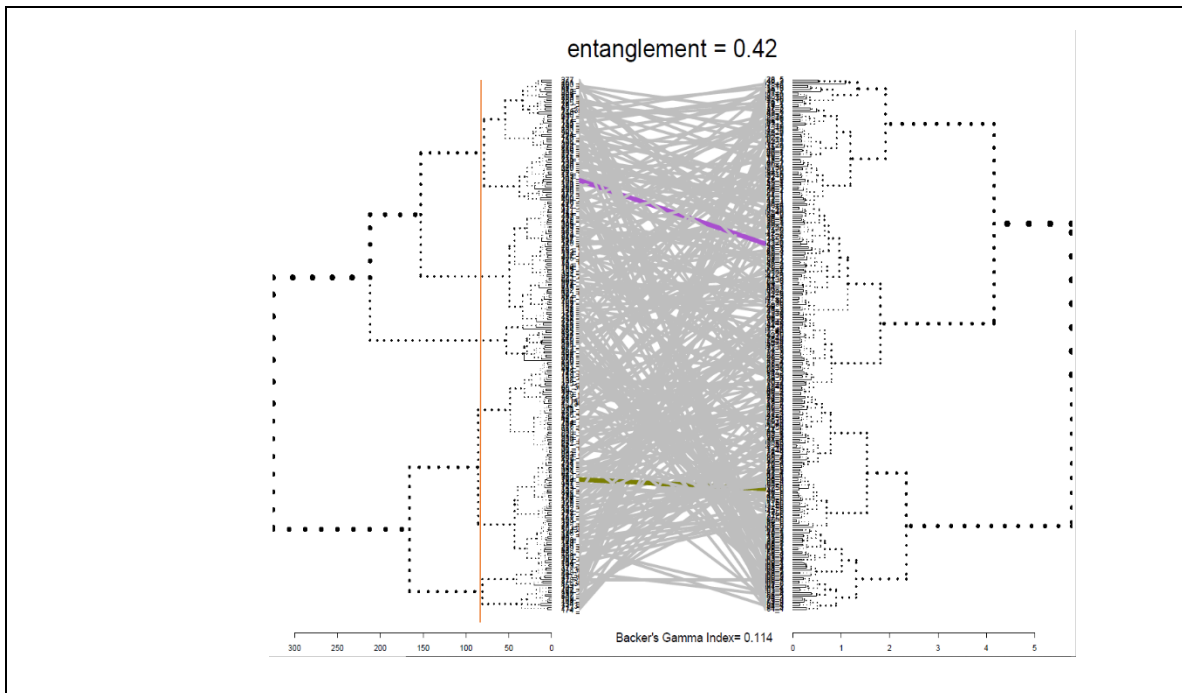


Fig. 3: Tanglegram between Dendrogram of hierarchical grouping performed on the zooplankton NBSS using Kolmogorov distance (left) and of the zooplankton community structure based on the Bray- Curtis dissimilarity matrix (right). Each grey line relies the same net in each dendrogram. The Kolmogorov distance level of 84 on the NBSS dendrogram was set as the cutting range to distinguish size structure types.

### *NBSS grouping across the global ocean*

The grouping identified six major groups of NBSS shapes based on a Kolmogorov distance of 84 (Fig. 3, groupgramm on the left). The common feature in all cases was the presence of at least one mode in each NBSS (see Fig. 4 and also Fig. 7 for details). The position of the main mode varied among the groups. At size larger than the mode, there is a general decrease in zooplankton abundance with increasing size (Fig. 4) but with varying differences in the rate of decrease. The difference in the size distribution is mainly due to the increase of the frequency of zooplankton  $> e^{-2} \text{ mm}^3$  that contributed from 90% of the total biovolume in group 2 to only 5% in group 5.

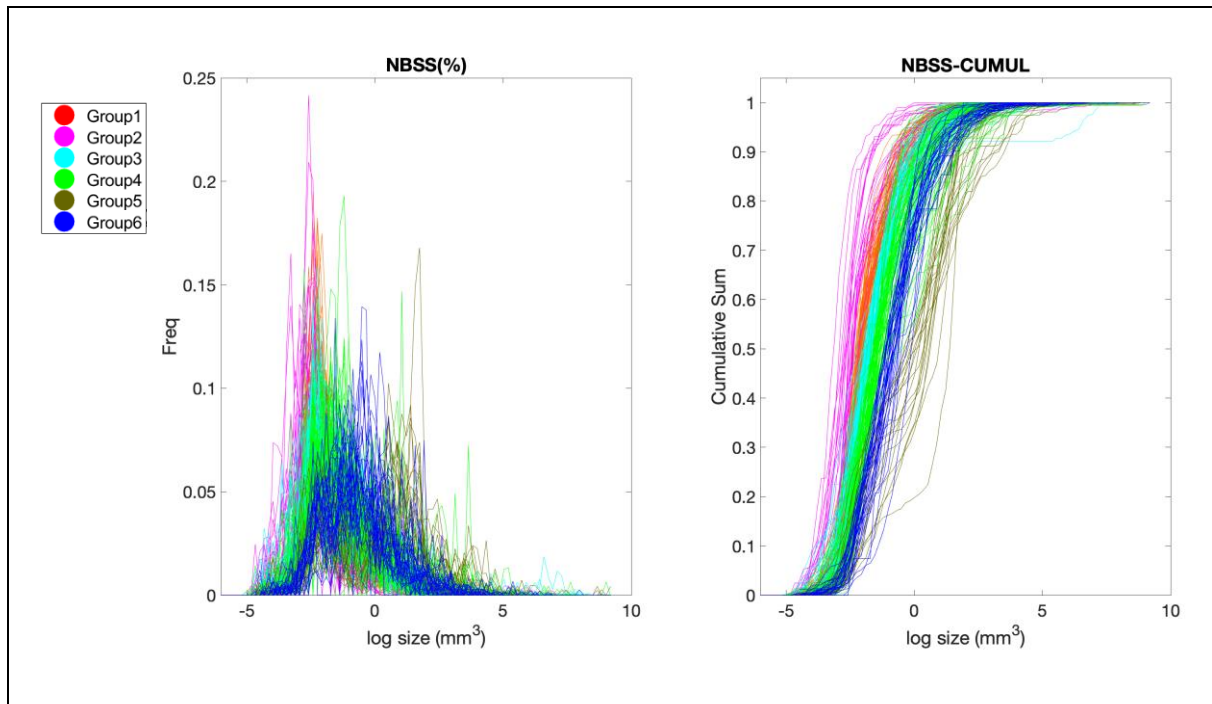


Fig. 4: (Left) Raw NBSS (in % of the total volume in NBSS) and right) cumulative NBSS used to calculate the Kolmogorov distance matrix. Each NBSS is coloured according to the group.

Synthetic properties of the size distributions (median size, NBSS slope, total abundance and biovolume) indicated that group 2 contained the community with the smallest concentrations and steep NBSS slopes. At the opposite, group 5 contained the largest

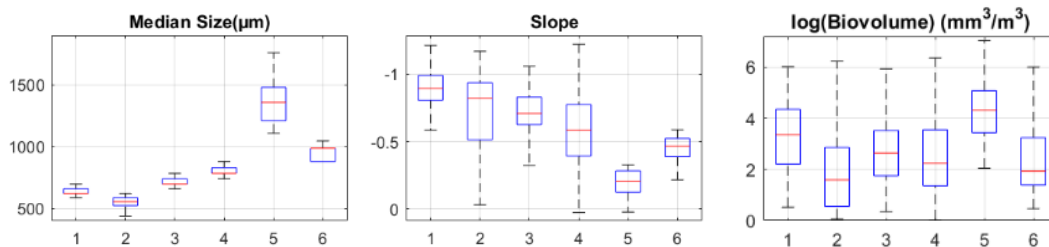


Fig. 5: Median size, slopes and biovolume distributions of the six groups

individuals with flat NBSS slopes and the highest biovolume of zooplankton. The other groups contained zooplankton community with properties ranging between the two extremes in a continuous manner (Fig. 5). Individual median size increased gradually and slopes became gradually steeper in the following order: group 6, 4, 3 and 1. In general, the slopes varied between groups (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ), but many pairs had similar ranges of the slopes (group1- group2, group2 group3, group4-group6, group4-group5, group5-group6). Group 4 and 6 had similar median size despite different slopes of size spectrum indicating that measuring the NBSS is much more informative than only calculating mean size.

*Spatial distribution of defined types of zooplankton size spectra/structures*

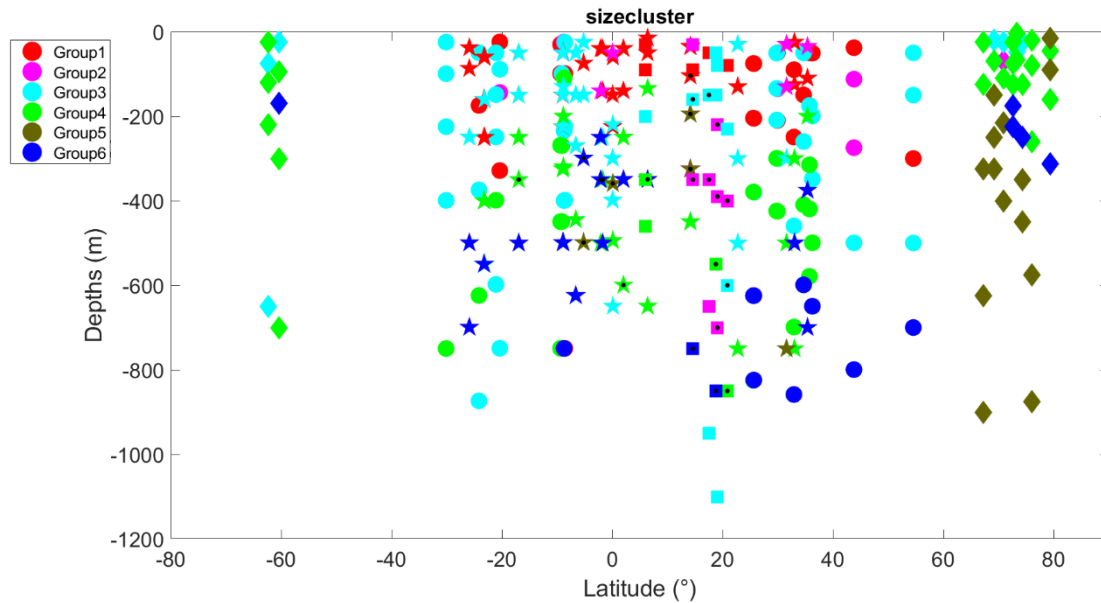


Fig. 6: Latitudinal and depth variability in the NBSS, circle=Atlantic, square=Indian, star=Pacific, diamond=Polar, black dot=OMZ samples.

The analysis of spatial locations (latitude and depth) of the six separated groups showed that Samples belonging to group 1 were found in the tropical epipelagic layers of all oceans (Fig 6). Samples of group 2 were found in the oligotrophic gyre of the North Atlantic Ocean or in the Indian Ocean OMZ. Those in group 3 were located in both the epipelagic and the mesopelagic layers, mainly in the tropical waters of all oceans. Samples belonging to group 4 were mainly located in the tropical mesopelagic layer and in the polar epipelagic layer. Samples of group 5 were located from the surface to the deep of the Arctic Ocean. Samples in group 6 were only found in the mesopelagic layers across the whole latitudinal range covered by our study.

*Zooplankton community composition in the six groups*

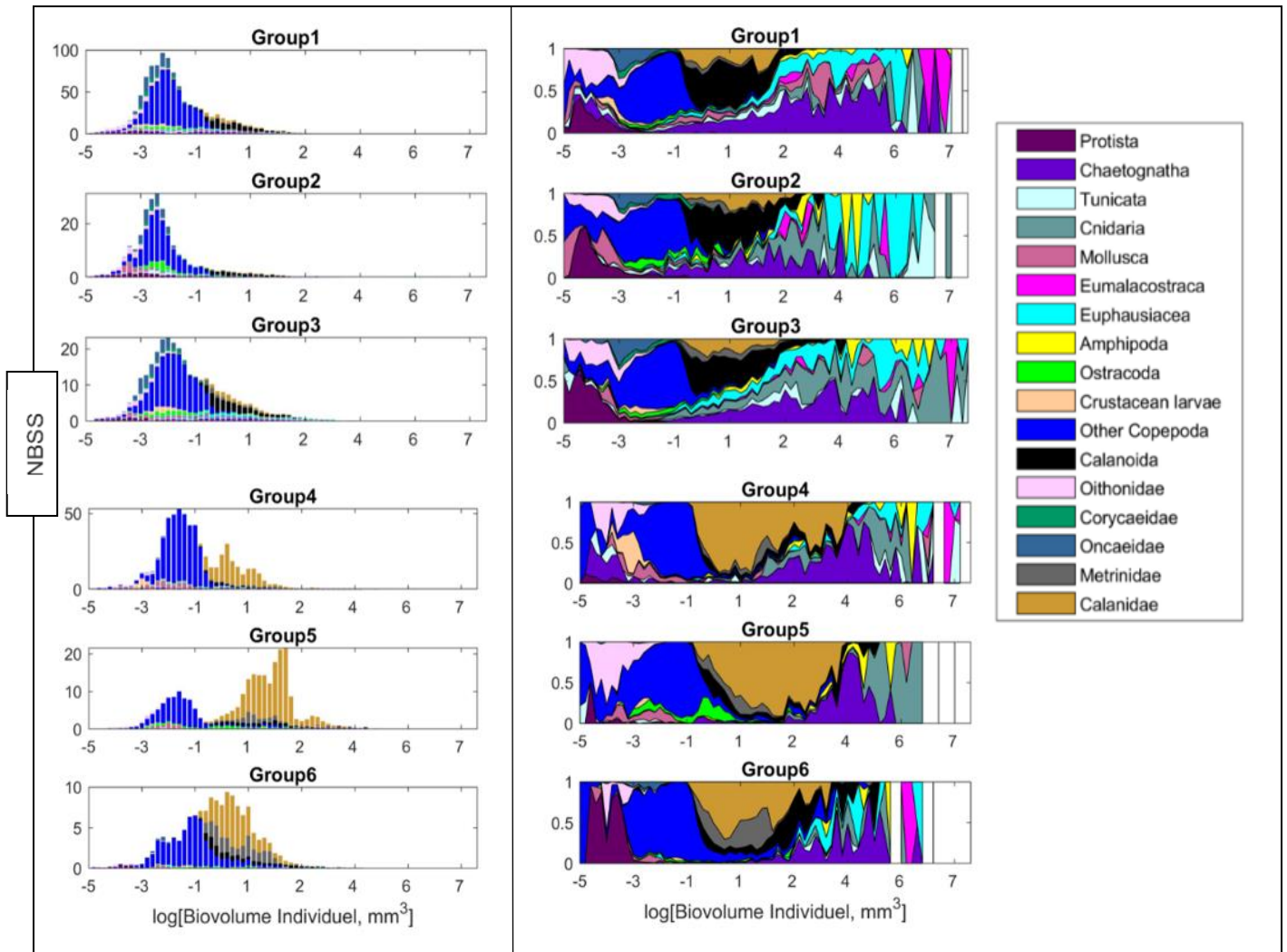


Fig. 7: A) Zooplankton community composition in the 6 groups of NBSSs. Note that the total contribution is also given in SM7, 8 and 9.

All groups contained individuals of all the studied taxonomical categories, but the proportion of these different taxa across the size range and between groups differed. The smallest size (size range:  $0.0067 - 0.37 \text{ mm}^3$ ), was dominated by protists, oithonids, crustacean larvae, small chaetognaths, and the small copepods that could not be identified down to the family level. In that small size range, protists were the dominant group in all groups but group 4 and 5 which were dominated by oithonids, with crustacean larvae and small chaetognaths in group 4. The contribution of copepods to the total biovolume decreased in the larger size ranges ( $> 20 \text{ mm}^3$ ) in which molluscs (group 1), large crustaceans (group 1), cnidarians (3, 4 and 5), chaetognaths (all groups) had greater importance.

Three groups were clearly unimodal (groups 1, 2 and 3) with a single peak shifting at  $0.106$ ;  $0.089$  and  $0.126 \text{ mm}^3$  in biovolume resp. group 1, group 2, group3. The first mode of the size distribution (size range:  $0.0498 \text{ mm}^3 - 0.367 \text{ mm}^3$  or  $\log(\text{size}) = [-3 -1]$ ), was dominated by the small unidentified copepods. Differences between group 1, 2, and 3 are mainly observed for

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

the composition of the large size fraction ( $\log(\text{size}) > 1 \text{ mm}^3$ ) such as represented mainly by mollusca (group1), cnidarians (group2 and group3) and chaetognatha (group1 and group3). The other groups displayed three (at 0.178 and 0.85 and 2  $\text{mm}^3$  in group 4), four peaks (at 0.178 and 2 and 5.70 and 13.56  $\text{mm}^3$  group 5) and three (at 0.106 and 0.847 and 2.85  $\text{mm}^3$  group 6). The modes at larger size (size range: 0.367 $\text{mm}^3$  – 7.38  $\text{mm}^3$  or  $\log(\text{size}) = [-1 \ 2]$ ) were linked to the increase of the large-bodied copepods belonging to the Calanidae (group 4, 5 and 6) and Metridinidae families (group 6).

### *Ecosystem properties of each group*

There was a well-defined and significant relationship between the patterns in the zooplankton community composition and the environment, suggested by the significant correlation between the ordinations of Bray-Curtis resemblance, both in terms of the zooplankton composition expressed in a unit of abundance (Mantel test:  $r = 0.18$ ,  $p < 0.001$ , Becker index=0.104) and biovolume (Mantel test:  $r = 0.19$ ,  $p < 0.001$ , Becker index=0.103) and Euclidean distance matrixes. The relationship between the patterns in the zooplankton NBSS and hydrography was also significant, however much weaker (Mantel test between the Euclidean and Kolmogorov distance matrixes for the zooplankton size structure expressed as abundance:  $r = 0.13$ ,  $p < 0.001$ , Becker index=0.046 and biovolume:  $r = 0.11$ ,  $p < 0.001$ , Becker index=0.029). Groups 1, 2 and 3 were associated with higher temperature and salinity, relatively high chlorophyll *a* concentration, higher proportions of pico-phytoplankton and lower nitrates concentrations (Fig. 8). Groups 4, 5 and 6 were associated with lower temperature and salinity, lower chlorophyll *a* concentrations, lower zooplankton spectral slopes, larger organism sizes especially group 5. Group 5 was also associated with the highest contribution of micro-fraction of phytoplankton and the highest particle flux. Group 2 contained the community submitted to the lowest O<sub>2</sub> concentrations observed in the whole dataset suggesting possible effect of OMZ on community composition and NBSS.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

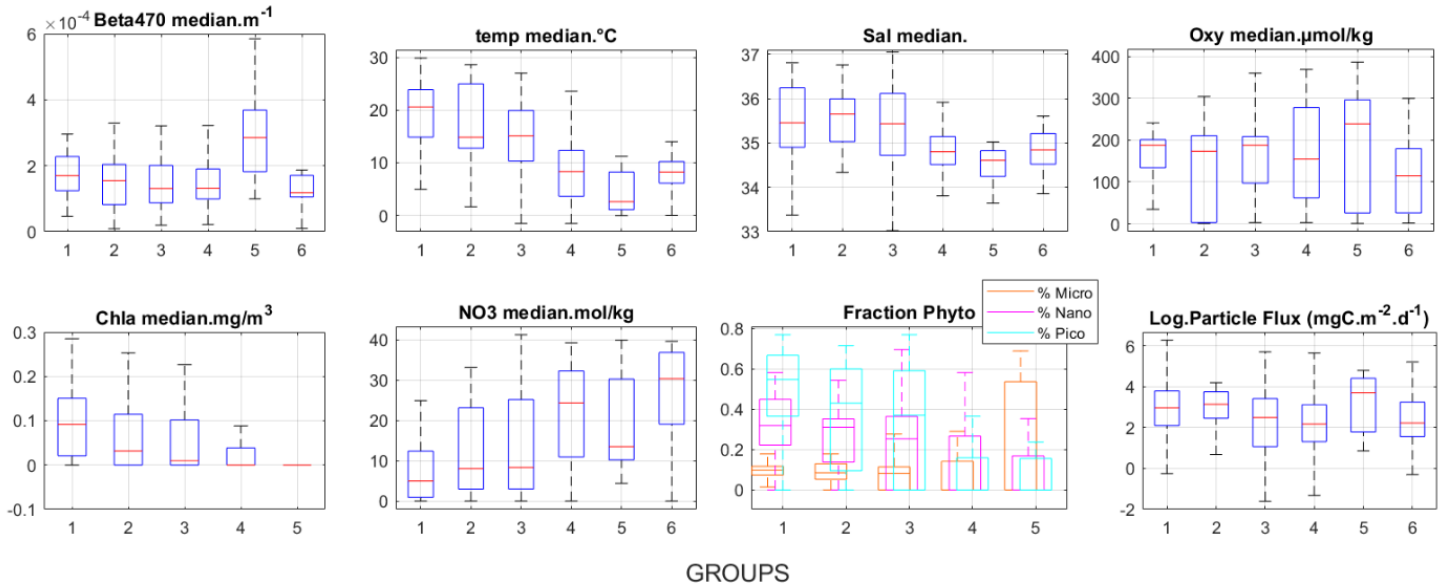


Fig. 8: Environmental conditions and characteristic in each of the group

### *Sensitivity of tropical NBSS to oxygen level*

To avoid the effect of latitudinal and vertical variation in the NBSS for the study of NBSS in OMZ, we calculated the NBSS for the mesopelagic layers only by differentiating the samples according to the O<sub>2</sub> level ( $[O_2] < 5 \mu\text{mol/kg}$  for anoxic samples and  $(5 < [O_2] < 58.5 \mu\text{mol/kg})$  for hypoxic samples and  $([O_2] > 58.5 \mu\text{mol/kg})$  for oxygenate samples). We focused the analysis to the latitudinal band of 40°S-40°N where the OMZ are located. Within that latitudinal band, all synthetic descriptors of NBSS (slope, median size and biovolume) showed that the latitude had an effect while oxygen level was important only for the median size and the total biovolume. NBSS slopes did not show significant differences in OMZ. The main change in the NBSS was a consequence of reduction in the zooplankton biovolume (sums of NBSS were 107.15; 60.17 and 25.11  $\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{mm}^{-3}$ ) respectively in Oxygenate, Hypoxic and OMZ mesopelagic zones), especially in the small size range explaining larger median size. Among the different taxa, copepods and rhizarians were mostly affected by the biovolume reduction. It is noticeable that rhizarians were more affected than copepods. Among small copepods ( $0.0067 < \text{Biovolume} (\text{mm}^3) < 1$  or  $\log(\text{size}) = [-5 \ 0]$ ), Oithonids were replaced by Oncaeids while the Eucalanidae (calanidae, calanoida, metridinidae) increased their proportion in the intermediate size range ( $0.367 < \text{Biovolume} (\text{mm}^3) < 20$ ) and Calanoids disappeared in the large size range ( $\text{Biovolume} > 20 \text{mm}^3$ ). The second important change was a quasi disparition of chaetognaths and amphipods in the large size range ( $\text{Biovolume} > 403.43 \text{mm}^3$ ) as they were replaced by decapods (Eumalacostraca) and cnidarians and to a lesser extent by gelatinous filter feeders (Fig. 9).

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

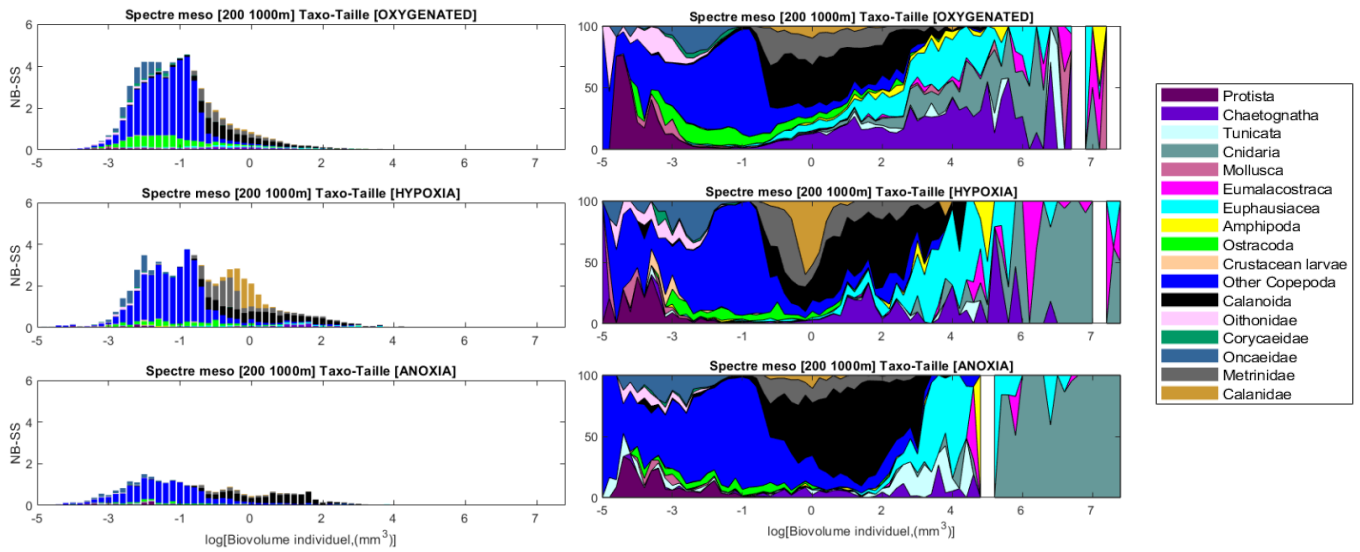


Fig. 9: Comparative mesopelagic Zooplankton NBSS in and outside OMZ in absolute (left) and relative frequency (right). Data are only for the (0-40°) regions to avoid the latitudinal effect.

Table 6: Tara mésopélagique (oxygenate, hypoxic and aoxic) data, multifactors ANOVA (latitude: 0-40°, Oxygen) on slope, median size and biovolume between 200-1000m. Summ square, degrees of freedom (df), mean squares, F values and probabilities to accept the nul hypothesis (P) are given both for factors.

	Source of variation	Sum Sq.	d.f.	Mean Sq.	F	Prob>F
slope (n=157)	Latitude	0.00679	1	0.00679	0.12	0.728
	Oxygen	0.61349	2	0.30674	5.48	0.0052
Median size (n=157)	Latitude	200154	1	200154	0.24	0.6279
	Oxygen	1.78 E+6	2	893640.5	1.05	0.3516
Biovolume (n=157)	Latitude	22604.6	1	22604.6	3	0.0855
	Oxygen	8313.8	2	4156.9	0.55	0.5769

### Discussion

#### *General patterns of community composition and NBSS*

Zooplankton Diel Vertical Migration (DVM) is an important feature of pelagic ecosystem but its amplitude varies with organisms size and light (Ohman and Romagnan 2016). Surprisingly, we found in the three layers no significant day-night variation in the community composition (although some taxa showed differences, see chapter 2), slopes of the NBSS and the frequency distribution of paired NBSS. The absence of DVM effect on the size distribution may be explained by the size range targeted by the sampling (mesh size of 300 $\mu$ m and net opening of 0.25m<sup>2</sup>) that mostly collect small zooplankton (234.3  $\mu$ m to 637  $\mu$ m in ESD) which are not the greatest migrators (Mark D. Ohman and Romagnan, 2016). In fact, the reduced DVM or complete lack of DVM for zooplankton collected by similar multinet was previously reported (Dai et al., 2016; Kiko et al., 2020a). Therefore, we do not address anymore this factor in the rest of the manuscript.

The TARA cruise has been sampling all oceans in different states of the pelagic ecosystem ranging from the warm ultra-oligotrophic Pacific gyres (SST=27°C, <0.01mg/L of Chla) to rich upwelling in Eastern boundary current (>1mg/L of Chla) and cold polar oceans with varying nutritional status (SST< -0.1 and Chla ranging from 0.4 to 0.5mg/L). These results indicate that the study encompasses low productivity to high productivity systems in all latitudinal bands. In that context zooplankton community composition and NBSS showed consistent variations with generally higher concentration and steeper slopes for the NBSS at surface than in the mesopelagic and also steeper slopes in less productive areas of the intertropical band (group 1, 2 and 3). On average, the variability induced by the depth effect was stronger than the latitude effect (Table 1) which has been observed previously (Auel and Hagen 2002; Kosobokova, Hopcroft, and Hirche 2011; Bode et al. 2018; Zhang et al., 2019). Slopes estimates and spatial distribution in our global study are consistent with previous estimates made in regional studies across smaller range in latitudinal and environmental variability (Table 6). However, the average values for the groups 4, 5 and 6 are in the lower range of previous estimates probably because they are dominant in habitats (mesopelagic including OMZ and polar regions) that were under-sampled before.



## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

Table 7: Comparison of mesozooplankton Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) slopes and size ranges at different locations. Modified from Matsuno et al. (2012). For Tara data we have Median values and in brackets are min and max values.

Location/Depth	Size range (mm)	Slope	Reference
Gulf of St Lawrence (open water) / upper 50 m	0.25–2	- 0.47	(Herman and Harvey, 2006)
Barents Sea/upper 240m	0.25–14	- 0.63	(Basedow et al., 2010)
Tasman Sea	0.11–3.3	- 0.69	Baird et al. (2008)
Chukchi Sea (less productive)	0.25–2	-0.86	(Matsuno et al., 2012)
Gulf of St Lawrence (estuary)	0.25–2	-0.9	(Herman and Harvey, 2006)
Western Antarctic Peninsula (Fall)	0.25–14	- 0.92	(Zhou et al., 2009)
Northwest Pacific Ocean	0.5-5	- 1.13	(Sato et al., 2015)
North Pacific Ocean	0.18-4	- 1.13	(Rodriguez and Mullin, 1986)
Northwest Atlantic Ocean	0.07-8	- 1.14	(Quinones et al., 2003)
California Current	0.2-3.3	- 1.43	(Huntley et al., 1995)
West Antarctic Peninsula (summer)	0.25-14	- 1.8	(Zhou et al., 2009)
California Bight	0.05-8	- 2.3	(Napp et al., 1993)
Brazilian Continental Shelf	0.25-8	- 1.01	(Marcolin et al., 2013b)
(Coastal Stations and Abrolhos Bank)	0.1-5	- 1.25	(Marcolin et al., 2013b)
Brazilian Continental Shelf (Oceanic Stations)	0.25-8	- 0.91	(Marcolin et al., 2013b)
Western Pacific	0.31-20	- 0.90 (-0.85 to -0.92)	(Dai et al., 2016)
Western Pacific (group A)	0.31-20	- 0.89	(Dai et al., 2016)
Western Pacific (group B)	0.31-20	- 0.92	(Dai et al., 2016)
Western Pacific (group C1)	0.31-20	- 0.88	(Dai et al., 2016)
Western Pacific (group C2)	0.31-20	- 0.85	(Dai et al., 2016)
Western Pacific (group A)	0.39-31	- 0.77	(Dai et al., 2017)
Western Pacific (group B)	0.39-31	- 0.69	(Dai et al., 2017)
Western Pacific (group C)	0.39-31	- 0.57	(Dai et al., 2017)
Tara multinet (group 1)	0.77 (0.30 to 31)	-0.89 (-0.58 to -1.21)	This study
Tara multinet (group 2)	0.65 (0.30 to 15)	-0.82 (-0.03 to -1.17)	This study
Tara multinet (group 3)	0.88 (0.30 to 26)	-0.71 (-0.23 to -1.22)	This study
Tara multinet (group 4)	0.99 (0.30 to 31)	-0.58 (-0.02 to -1.22)	This study
Tara multinet (group 5)	1.65 (0.30 to 31)	-0.21 (-0.02 to -0.33)	This study
Tara multinet (group 6)	1.19 (0.30 to 31)	-0.46 (-0.058 to -0.80)	This study
Tara multinet (mesopelagic anoxic)	1.01(0.30 to 22.65)	-0.41 (-0.0025 to -0.99)	This study
Tara multinet (mesopelagic hypoxic)	1.1(0.30 to 19.97)	-0.51 (-0.25 to -0.888)	This study
Tara multinet (mesopelagic oxygenate)	0.91(0.30 to 21.29)	-0.7 (-0.095 to -1.275)	This study

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

### *Typology of NBSS shapes in the world ocean*

Our results indicate that NBSS appears to be useful measure of zooplankton dynamics but our analysis also reveals that the NBSS slopes are not adapted to describe all shapes of NBSS because many of them were pluri-modal. Therefore, we decided to use a grouping technic based on cumulated NBSS to identify groups of NBSS having similar shapes. Six typical shapes for the NBSS were automatically retrieved from the 285 samples (Fig. 4). Groups 1, 2 and 3 were unimodal and found mostly in the epipelagic inter-tropical regions (Figure 6) while groups 4, 5 and 6 were plurimodal and found in polar regions all along the water column (group 4 and 5) or only in the mesopelagic across latitudes (group 6).

The observed main patterns of the relationship between community composition and NBSS can be discussed by decomposing the NBSS by taxa. In all groups but 4 (mesopelagic and polar samples) and 5 (mostly Arctic samples), the smallest size class ( $e^{-5} < BV \text{ (mm}^3) < e^{-3}$ ) were dominated by protozoa (mostly rhizarians) and small copepods (Onceidae, Oithonidae). The large contribution of rhizarians to plankton was barely known until recent work (Biard et al., 2016b; Stemmann et al., 2008a) because they would be damaged during sampling, difficult to count as they glued together and not reported in many studies. The recent works with in situ imaging systems have suggested that the dominance of rhizarians in inter-tropical water was in the large individual fractions ( $e^{-2} \text{ mm}^3$ ) and we show here that this may also be the case in the smaller size fractions. Among small copepods, our work confirm that oithonids are the dominant (Hwang et al., 2007). At intermediate size range ( $e^{-3} < BV \text{ (mm}^3) < e^{-2}$ ), copepods were the dominant group with high proportion of Calanidae in groups (4, 5 and 6) compared to the other groups where copepods of that size range could only be identified at the Calanoida level (in group 1, 2 and 3). Our results confirm that Calanidae copepods are the main contributor to the total copepods in polar systems (Balazy et al., 2018b; H. -J. Hirche and Mumm, 1992; Longhurst et al., 1984) and in the mesopelagic (Soviadan et al., submitted). In the larger size range, copepods dominance decreased and other taxa predominated with mainly cnidaria and chaetognaths, whose contributions varied among groups. Euphausiacea made also a significant proportion of the biovolume in group, 1, 2 and 3 compared to the other groups. These results highlight that difference among NBSS is mostly due to the balance between copepods and rhizarians in the small size class, by the change in the proportion of calanidae copepods at intermediate size range and in the change in the proportion of gelatinous carnivores and euphausiacea.

Although not fully analogue to the community composition description, NBSS appeared to be sensitive enough to catch the broad differences in the community composition. Therefore, as suggested earlier, an analysis based on the size structure can probably still be a satisfactory approach for monitoring the biogeographical shifts from colder regimes dominated by larger species to warmer regimes dominated by smaller species (Beaugrand, 2012; Kwasniewski et al., 2010).

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

### *Latitudinal distributions of zooplankton and the environment*

In general NBSS total biovolume and slopes were respectively higher and flatter at all depth in the equatorial band (0-10°) compared to the tropical band (10-45°) (Fig. 2). Group 6 which is exclusively mesopelagic was occurring (5 cases) in the epipelagic in that 0-10° latitudinal band (Fig. SM4). These observation may be related to the effect of the equatorial divergence that permanently brings nutrient and triggers higher concentrations of phytoplankton and zooplankton (Johnson et al., 2001; Weingartner and Weisberg, 1991; Wyrski, 1981) in that latitudinal band.

Stations dominated by microphytoplankton (mainly diatoms) at high latitudes showed mostly zooplankton NBSS of group 5 with large median sizes greater than 1mm (Fig. 5 and Fig. 8). It represents Calanus-dominated systems that are actively grazing on the large diatoms. Our results are consistent with zooplankton patterns reported for analogue systems in the central Pacific and eastern Pacific (Dai et al., 2016; Reid, 1962; White et al., 1995). In those regions; high nutrient and phytoplankton concentrations develop rapidly to produce high chlorophyll a levels (Fig. 8). Zooplankton respond to the enhanced food source via the bottom-up effect to generate high abundance and greater biovolume (Dai et al., 2016; Fiedler et al., 1992). Phytoplankton community composition was less obvious for the other groups although NBSS of type 1 and 2, with steep slopes and dominance of zooplankton less than 1 mm were associated to the phytoplankton community composition dominated by picophytoplankton suggesting that small grazers prevail in the regions with small preys. Arctic NBSS are clearly isolated from the other with a clear multimodal distribution from the surface to the deep layers. They have large median size and flat slopes because of the persistence of the bimodal distribution even in the mesopelagic.

### *Vertical distributions of zooplankton NBSS*

The vertical variability of the size groups (leading to an increase in the average size with depth) was stronger in the inter-tropical regions than in the temperate ones. Interestingly, the deep NBSS remained all multimodal in the northern latitude while both monomodal and multimodals NBSS could be observed in the intertropical regions. The better vertical coupling in temperate regions probably results from the large change with depth in the community composition of the more stratified regions.

In our study, steeper slopes were observed in shallow strata than in the mesopelagic. Smaller size organisms may prevail in the upper water layer, because those are the organisms feeding on the phytoplankton and other microzooplankton prey. Being small maybe an advantage not to be visible to predators, but also this surface layer is the reproductive layer where all type of larvae prevails. Higher average size, or flatter slopes of organisms in the mesopelagic can be due to relatively more larger size individuals in the deep ocean. On the one hand, the deep ocean environments makes larger individuals having an advantage to survive. The influence of the environment due to lower temperature, less dissolved oxygen, and increased hydrostatic pressure (Childress, 1995) could have lowered the selective pressure for

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

high activity (“predation-mediated selection” hypothesis), and the zooplankton ingested various types of food, such as diatoms, ciliates, and parts of copepods (Harding, 1974; Verity and Paffenhofer, 1996), or they might have employed the fecal pellets “repackaging” process (Lampitt et al., 1990; Sasaki et al., 1988) to reduce their metabolic rates and conserve energy (Ikeda et al., 2006). Larger individuals perform better in deep environments because they can accumulate more energy to survive (Hopcroft et al., 2001). On the other hand, the increased trophic level can also lead to corresponding increases in body size (Romero-Romero et al., 2016). The biomass of phytoplankton declines with increasing depth (Atsushi Yamaguchi et al., 2002b), so the predator-prey relationship shifts from more herbivorous to a more omnivorous or carnivorous (Vinogradov and Tseitlin et al., 1983). Higher proportions of carnivores were reported at depths around 2000 m by (Vinogradov and Tseitlin et al., 1983) and by (Ikeda et al., 2006). According to (Romero-Romero et al., 2016) the trophic level positively correlated with body size. Furthermore, from an individual perspective, deeper living pelagic species use more energy to achieve larger sizes, although they have a lower energy concentration and metabolic rates (Childress et al., 1990). As a possible result, a larger body size with greater depth may have been developed as a strategy to increase buoyancy and reduce attacks by predators.

### *Impact of the hypoxia and anoxia on the NBSS and community composition*

Oxygen minimum zones are thought to expand in the mesopelagic zone (Paulmier and Ruiz-Pino, 2009; Wishner et al., 2013). The oxygen gradients associated with OMZ structures zooplankton distribution both in coastal and open sea OMZs (Breitbart, 2002; Keister et al., 2000; Wishner et al., 2013). Hypoxia can suppress organism’s respiration rates (Maas et al., 2012; Teuber et al., 2013), reduce their survival (Richmond et al., 2006; Stalder and Marcus, 1997; Vargo and Sastry, 1977) and modify their reproduction (Marcus et al., 1997, 1994; Roman et al., 1993). Although hypoxia has negative effects several zooplankton specific groups, such as cnidarians and polychaetes can sustain lower oxygen (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2008b).

In the TARA results, what called for special attention was that the occurrence of hypoxia ( $<<58.5 \mu\text{Mol L}^{-1}$  of dissolved oxygen) and anoxia ( $<5 \mu\text{Mol L}^{-1}$  of dissolved oxygen) was observed both in the Pacific and Indian oceans where the zooplankton abundance and biovolume value were reduced compared to oxic waters (Fig. 9). The impact of OMZ on the NBSS is less clear. On one hand, total biovolume and median size were significantly different in OMZ (see biovolume, larger size) but on the other hand, the slopes were not significantly different. In addition, all samples collected in the OMZ (st 36, 38, 39, 40) from Arabian sea are in group 2, 3, 4, and 6 while the other stations in the Pacific (st 102, 106, 109, 110, 111, 137, 138) are in groups 1, 4, 5 and 6. So, the NBSS doesn’t show a specific shape associated to OMZ confirming also the ANOVA results based on the NBSS slope (Table 6). By contrast, there were more change in the community composition with groups showing a decreased contribution (Calanoida, Oithonidae, Chaetognatha, Amphipoda) while other showed increased contributions (Cnidaria, Eumalacostraca, Eucalanidae, Onceidae and gelatinous filter feeders). Among groups that were observed in the OMZ, copepods of the family Eucalanidae contains

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

several species showing adaptive characteristics that enable them to successfully inhabit hypoxic zones in different oceans (Hidalgo et al., 2005; Teuber et al., 2013). Several euphausiid species are known to migrate through OMZ or be resident (Longhurst, 1967; Vinogradov and Voronina, 1962) while cnidarians are known to be able to cope with very low oxygen (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2008b). Chaetognath are known as being sensitive to OMZ in different oceans (Giesecke and González, 2004; Kumsum et al., 2011) and their disappearance has been explained both by their high oxygen demands (Wishner et al., 2000) and by the reduced availability of their preferred preys, the copepods (Giesecke and González 2004; Alldredge et al. 1984; Decker et al. 2004; Kumsum et al., 2014). Chaetognaths maybe more affected due to their feeding behaviour less adapted to harvest large volume of water than cnidarians (Alldredge et al., 1984; Decker et al., 2004) that may remain the sole predator of copepods in OMZ. According to (Kimmel et al., 1990), such change in the predator may trigger shift in zooplankton size with an increased predation pressure on large mesozooplankton in oxygenated waters leading to an increased contributions of the smaller size fraction. Such process is only partially supported in our results as the NBSS did not show an univoqual response to anoxia.

### Conclusion

Despite distinct differences among sampling sites, variations in taxa abundance, and size distribution were more affected by depth than by latitudinal differences. In the epipelagic layer, phytoplankton community composition has a strong impact on zooplankton NBSS suggesting the importance of bottom-up processes. To which extend, the size property is translated into detritus size distribution remains an open question. In OMZ of tropical regions, the NBSS clearly demonstrated a drastic decrease in biovolume and change in community composition but the NBSS shapes were less affected. Our analysis suggest that zooplankton size distribution and community composition are correlated but that they cannot be considered to be analogues of each other's.

Our analysis is an essential first step in the establishment of a truly appropriate and uniformly consistent observation of zooplankton size spectra and community distribution obtained with imaging system. The work allows to set a baseline on the diversity of the NBSS. Such information is necessary for the parameterization of newly developed biogeochemical models that described zooplankton based on their size and rough description of the community composition. Such information is necessary for managing the ecosystem.

## References

- Allredge, A. L., B. H. Robison, A. Fleminger, J. J. Torres, J. M. King, and W. M. Hamner. 1984. "Direct Sampling and in Situ Observation of a Persistent Copepod Aggregation in the Mesopelagic Zone of the Santa Barbara Basin." *Marine Biology* 80 (1): 75–81. <https://doi.org/10.1007/BF00393130>.
- Auel, H., and W. Hagen. 2002. "Mesozooplankton Community Structure, Abundance and Biomass in the Central Arctic Ocean." *Marine Biology* 140 (5): 1013–21. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0775-4>.
- Balazy, Kaja, Emilia Trudnowska, Marcin Wichorowski, and Katarzyna Błachowiak-Samołyk. 2018. "Large versus Small Zooplankton in Relation to Temperature in the Arctic Shelf Region." *Polar Research* 37 (1): 1427409. <https://doi.org/10.1080/17518369.2018.1427409>.
- Basedow et al. 2010. "Biovolume Spectrum Theories Applied: Spatial Patterns of Trophic Levels within a Mesozooplankton Community at the Polar Front." *Journal of Plankton Research* 32 (8): 1105–19. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp110>.
- Beals, Edward W. 1984. "Bray-Curtis Ordination: An Effective Strategy for Analysis of Multivariate Ecological Data." In *Advances in Ecological Research*, edited by A. MacFadyen and E. D. Ford, 14:1–55. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60168-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60168-3).
- Beaugrand, Grégory. 2012. "Unanticipated Biological Changes and Global Warming." *Marine Ecology Progress Series* 445 (January): 293–301. <https://doi.org/10.3354/meps09493>.
- Beaugrand, Grégory, Martin Edwards, and Louis Legendre. 2010. "Marine Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Carbon Cycles." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (22): 10120–24. <https://doi.org/10.1073/pnas.0913855107>.
- Biard, Tristan, Lars Stemann, Marc Picheral, Nicolas Mayot, Pieter Vandromme, Helena Hauss, Gabriel Gorsky, Lionel Guidi, Rainer Kiko, and Fabrice Not. 2016. "In Situ Imaging Reveals the Biomass of Giant Protists in the Global Ocean." *Nature* 532 (7600): 504–7. <https://doi.org/10.1038/nature17652>.
- Bode, Maya, Wilhelm Hagen, Astrid Cornils, Patricia Kaiser, and Holger Auel. 2018. "Copepod Distribution and Biodiversity Patterns from the Surface to the Deep Sea along a Latitudinal Transect in the Eastern Atlantic Ocean (24°N to 21°S)." *Progress in Oceanography* 161 (February): 66–77. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.01.010>.
- Breitburg, Denise. 2002. "Effects of Hypoxia, and the Balance between Hypoxia and Enrichment, on Coastal Fishes and Fisheries." *Estuaries* 25 (4): 767–81. <https://doi.org/10.1007/BF02804904>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Brun, Philipp, Mark R. Payne, and Thomas Kiørboe. 2016. "Trait Biogeography of Marine Copepods - an Analysis across Scales." Edited by Punidan Jeyasingh. *Ecology Letters* 19 (12): 1403–13. <https://doi.org/10.1111/ele.12688>.
- Childress et al. 1990. "Metabolic Rates of Benthic Deep-Sea Decapod Crustaceans Decline with Increasing Depth Primarily Due to the Decline in Temperature." *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 37 (6): 929–49. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(90\)90104-4](https://doi.org/10.1016/0198-0149(90)90104-4).
- Childress, James J. 1995. "Are There Physiological and Biochemical Adaptations of Metabolism in Deep-Sea Animals?" *Trends in Ecology & Evolution* 10 (1): 30–36. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88957-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88957-0).
- Dai, Luping, Chaolun Li, Zhencheng Tao, Guang Yang, Xiaocheng Wang, and Mingliang Zhu. 2017. "Zooplankton Abundance, Biovolume and Size Spectra down to 3000 m Depth in the Western Tropical North Pacific during Autumn 2014." *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 121 (March): 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.12.015>.
- Dai, Luping, Chaolun Li, Guang Yang, and Xiaoxia Sun. 2016. "Zooplankton Abundance, Biovolume and Size Spectra at Western Boundary Currents in the Subtropical North Pacific during Winter 2012." *Journal of Marine Systems* 155 (March): 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.11.004>.
- Davison, P. C., D. M. Checkley, J. A. Koslow, and J. Barlow. 2013. "Carbon Export Mediated by Mesopelagic Fishes in the Northeast Pacific Ocean." *Progress in Oceanography* 116 (September): 14–30. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.05.013>.
- Decker et al. 2004. "Effects of Low Dissolved Oxygen on Zooplankton Predation by the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*." *Marine Ecology Progress Series* 280 (October): 163–72. <https://doi.org/10.3354/meps280163>.
- Fiedler, Paul C., Francisco P. Chavez, David W. Behringer, and Stephen B. Reilly. 1992. "Physical and Biological Effects of Los Niños in the Eastern Tropical Pacific, 1986–1989." *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39 (2): 199–219. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(92\)90105-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90105-3).
- García-Comas, Carmen, Chun-Yi Chang, Lin Ye, Akash R. Sastri, Yu-Ching Lee, Gwo-Ching Gong, and Chih-hao Hsieh. 2014. "Mesozooplankton Size Structure in Response to Environmental Conditions in the East China Sea: How Much Does Size Spectra Theory Fit Empirical Data of a Dynamic Coastal Area?" *Progress in Oceanography, Recent Developments In Oceanography of the Asian Marginal Seas*, 121 (February): 141–57. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.10.010>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- García-Comas et al. 2016. “Prey Size Diversity Hinders Biomass Trophic Transfer and Predator Size Diversity Promotes It in Planktonic Communities.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1824): 20152129. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2129>.
- Giesecke, Ricardo, and Humberto E. González. 2004. “Feeding of *Sagitta Enflata* and Vertical Distribution of Chaetognaths in Relation to Low Oxygen Concentrations.” *Journal of Plankton Research* 26 (4): 475–86. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh039>.
- Gorsky, G., M. D. Ohman, M. Picheral, S. Gasparini, L. Stemann, J.-B. Romagnan, A. Cawood, S. Pesant, C. Garcia-Comas, and F. Prejger. 2010. “Digital Zooplankton Image Analysis Using the ZooScan Integrated System.” *Journal of Plankton Research* 32 (3): 285–303. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp124>.
- Guidi, Lionel, Louis Legendre, Gabriel Reygondeau, Julia Uitz, Lars Stemann, and Stephanie A. Henson. 2015. “A New Look at Ocean Carbon Remineralization for Estimating Deepwater Sequestration.” *Global Biogeochemical Cycles* 29 (7): 1044–59. <https://doi.org/10.1002/2014GB005063>.
- Harding, G. C. H. 1974. “The Food of Deep-Sea Copepods.” *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54 (1): 141–55. <https://doi.org/10.1017/S0025315400022128>.
- Herman, A. W., and M. Harvey. 2006. “Application of Normalized Biomass Size Spectra to Laser Optical Plankton Counter Net Intercomparisons of Zooplankton Distributions.” *Journal of Geophysical Research: Oceans* 111 (C5). <https://doi.org/10.1029/2005JC002948>.
- Hidalgo et al. 2005. “Ontogenetic Vertical Distribution and Diel Migration of the Copepod *Eucalanus Inermis* in the Oxygen Minimum Zone off Northern Chile (20–21° S).” *Journal of Plankton Research* 27 (6): 519–29. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi025>.
- Hirche, H. -J., and N. Mumm. 1992. “Distribution of Dominant Copepods in the Nansen Basin, Arctic Ocean, in Summer.” *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39 (2, Part 1): S485–505. [https://doi.org/10.1016/S0198-0149\(06\)80017-8](https://doi.org/10.1016/S0198-0149(06)80017-8).
- Hopcroft, R. R., J. C. Roff, and F. P. Chavez. 2001. “Size Paradigms in Copepod Communities: A Re-Examination.” *Hydrobiologia* 453 (1): 133–41. <https://doi.org/10.1023/A:1013167917679>.
- Huntley et al. 1995. “Mesoscale Distribution of Zooplankton in the California Current in Late Spring, Observed by Optical Plankton Counter.” *Journal of Marine Research* 53 (4): 647–74. <https://doi.org/10.1357/0022240953213061>.



### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Hwang, Jiang-Shiou, Ram Kumar, Hans-Uwe Dahms, Li-Chun Tseng, and Qing-Chao Chen. 2007. "Mesh Size Affects Abundance Estimates of *Oithona* Spp. (Copepoda, Cyclopoida)." *Crustaceana* 80 (7): 827–37. <https://www.jstor.org/stable/20107869>.
- Ikeda et al. 2006. "Metabolism of Mesopelagic and Bathypelagic Copepods in the Western North Pacific Ocean." *Marine Ecology Progress Series* 322 (September): 199–211. <https://doi.org/10.3354/meps322199>.
- Johnson et al. 2001. "Equatorial Pacific Ocean Horizontal Velocity, Divergence, and Upwelling." *Journal of Physical Oceanography* 31 (3): 839–49. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2001\)031<0839:EPOHVD>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2001)031<0839:EPOHVD>2.0.CO;2).
- Keister, Julie E., Edward D. Houde, and Denise L. Breitburg. 2000. "Effects of Bottom-Layer Hypoxia on Abundances and Depth Distributions of Organisms in Patuxent River, Chesapeake Bay." *Marine Ecology Progress Series* 205 (October): 43–59. <https://doi.org/10.3354/meps205043>.
- Kiko, Rainer, Peter Brandt, Svenja Christiansen, Jannik Faustmann, Iris Kriest, Elizandro Rodrigues, Florian Schütte, and Helena Hauss. 2020. "Zooplankton-Mediated Fluxes in the Eastern Tropical North Atlantic." *Frontiers in Marine Science* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00358>.
- Kimmel et al. 1990. "KIMMEL, B. L., O. T. LIND & L. J. PAULSON. 1990. Reservoir Primary Production. In: Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. K. W. THORTON, B. L. KIMMEL, and F. E. PAYNE (Eds.): 133–194. Wiley Interscience." Wiley.Com. 1990. <https://www.wiley.com/en-us/Reservoir+Limnology%3A+Ecological+Perspectives-p-9780471885016>.
- Kosobokova, Ksenia N., Russell R. Hopcroft, and Hans-Jürgen Hirche. 2011. "Patterns of Zooplankton Diversity through the Depths of the Arctic's Central Basins." *Marine Biodiversity* 41 (1): 29–50. <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0057-9>.
- Kumsum et al. 2011. "(18) Impact of Oxygen-Depleted Water on the Vertical Distribution of Chaetognaths in the Northeastern Arabian Sea | Request PDF." 2011. [https://www.researchgate.net/publication/215903434\\_Impact\\_of\\_oxygen-depleted\\_water\\_on\\_the\\_vertical\\_distribution\\_of\\_chaetognaths\\_in\\_the\\_Northeastern\\_Arabian\\_Sea](https://www.researchgate.net/publication/215903434_Impact_of_oxygen-depleted_water_on_the_vertical_distribution_of_chaetognaths_in_the_Northeastern_Arabian_Sea).
- Kwasniewski, Slawomir, Marta Gluchowska, Dariusz Jakubas, Katarzyna Wojczulanis-Jakubas, Wojciech Walkusz, Nina Karnovsky, Katarzyna Blachowiak-Samolyk, Malgorzata Cisek, and Lech Stempniewicz. 2010. "The Impact of Different Hydrographic Conditions and Zooplankton Communities on Provisioning Little Auks along the West Coast of Spitsbergen." *Progress in Oceanography*, 3rd GLOBEC OSM: From ecosystem function to ecosystem prediction, 87 (1): 72–82. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2010.06.004>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Lampitt et al. 1990. "What Happens to Zooplankton Faecal Pellets? Implications for Material Flux." *Marine Biology* 104 (1): 15–23. <https://doi.org/10.1007/BF01313152>.
- Lance, G. N., and W. T. Williams. 1967. "A General Theory of Classificatory Sorting Strategies1. Hierarchical Systems." *The Computer Journal* 9 (4): 373–80. <https://doi.org/10.1093/comjnl/9.4.373>.
- Longhurst, Alan R. 1967. "Vertical Distribution of Zooplankton in Relation to the Eastern Pacific Oxygen Minimum." *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 14 (1): 51–63. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(67\)90028-9](https://doi.org/10.1016/0011-7471(67)90028-9).
- Longhurst, Alan, Douglas Sameoto, and Alex Herman. 1984. "Vertical Distribution of Arctic Zooplankton in Summer: Eastern Canadian Archipelago." *Journal of Plankton Research* 6 (1): 137–68. <https://doi.org/10.1093/plankt/6.1.137>.
- Maas et al. 2012. "Metabolic Suppression in Thecosomatous Pteropods as an Effect of Low Temperature and Hypoxia in the Eastern Tropical North Pacific." *Marine Biology* 159 (9): 1955–67. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1982-x>.
- Manríquez et al. 2012. "Spatial Structure of the Zooplankton Community in the Coastal Upwelling System off Central-Southern Chile in Spring 2004 as Assessed by Automated Image Analysis." *Progress in Oceanography, Variability of the coastal upwelling and coastal transition zones off central-southern Chile, 92–95 (January)*: 121–33. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.020>.
- Marcolin, Catarina da Rocha, Sabine Schultes, George A. Jackson, and Rubens M. Lopes. 2013. "Plankton and Seston Size Spectra Estimated by the LOPC and ZooScan in the Abrolhos Bank Ecosystem (SE Atlantic)." *Continental Shelf Research* 70 (November): 74–87. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.09.022>.
- Marcus et al. 1997. "Impact of Anoxia and Sulfide on the Viability of Eggs of Three Planktonic Copepods." *Marine Ecology Progress Series* 146 (January): 291–95. <https://doi.org/10.3354/meps146291>.
- Marcus, Nancy H., Robert Lutz, William Burnett, and Peter Cable. 1994. "Age, Viability, and Vertical Distribution of Zooplankton Resting Eggs from an Anoxic Basin: Evidence of an Egg Bank." *Limnology and Oceanography* 39 (1): 154–58. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.1.0154>.
- Matsuno et al. 2012. "Biomass Size Spectra of Mesozooplankton in the Chukchi Sea during the Summers of 1991/1992 and 2007/2008: An Analysis Using Optical Plankton Counter Data." *ICES Journal of Marine Science* 69 (7): 1205–17. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss119>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Napp, J. M., P. B. Ortner, R. E. Pieper, and D. V. Holliday. 1993. "Biovolume-Size Spectra of Epipelagic Zooplankton Using a Multi-Frequency Acoustic Profiling System (MAPS)." *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 40 (3): 445–59. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90141-O](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90141-O).
- Ohman, Mark D., and Jean-Baptiste Romagnan. 2016. "Nonlinear Effects of Body Size and Optical Attenuation on Diel Vertical Migration by Zooplankton: Body Size- and Light-Dependent DVM." *Limnology and Oceanography* 61 (2): 765–70. <https://doi.org/10.1002/lno.10251>.
- Paulmier, A., and D. Ruiz-Pino. 2009. "Oxygen Minimum Zones (OMZs) in the Modern Ocean." *Progress in Oceanography* 80 (3): 113–28. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001>.
- Pesant, Stéphane, Fabrice Not, Marc Picheral, Stefanie Kandels-Lewis, Noan Le Bescot, Gabriel Gorsky, Daniele Iudicone, et al. 2015. "Open Science Resources for the Discovery and Analysis of Tara Oceans Data." *Scientific Data* 2 (May): 150023. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.23>.
- Quinones et al. 2003. "Patterns of Biomass-Size Spectra from Oligotrophic Waters of the Northwest Atlantic." *Progress in Oceanography* 57 (3–4): 405–27. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00108-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00108-3).
- Reid, Joseph L. 1962. "On Circulation, Phosphate-Phosphorus Content, and Zooplankton Volumes in the Upper Part of the Pacific Ocean1." *Limnology and Oceanography* 7 (3): 287–306. <https://doi.org/10.4319/lo.1962.7.3.0287>.
- Richardson, Tammi L., and George A. Jackson. 2007. "Small Phytoplankton and Carbon Export from the Surface Ocean." *Science* 315 (5813): 838–40. <https://doi.org/10.1126/science.1133471>.
- Richmond, Courtney, Nancy H. Marcus, Christopher Sedlacek, Glenn A. Miller, and Cris Oppert. 2006. "Hypoxia and Seasonal Temperature: Short-Term Effects and Long-Term Implications for *Acartia tonsa* Dana." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328 (2): 177–96. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.07.004>.
- Rodriguez, Jaime, and Michael M. Mullin. 1986. "Relation between Biomass and Body Weight of Plankton in a Steady State Oceanic Ecosystem1." *Limnology and Oceanography* 31 (2): 361–70. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.2.0361>.
- Roman, Michael R., Anne L. Gauzens, W. Kirk Rhinehart, and Jacques R. White. 1993. "Effects of Low Oxygen Waters on Chesapeake Bay Zooplankton." *Limnology and Oceanography* 38 (8): 1603–14. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.8.1603>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Romero-Romero et al. 2016. “Body Size-based Trophic Structure of a Deep Marine Ecosystem - Romero-Romero - 2016 - Ecology - Wiley Online Library.” 2016. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/15-0234.1>.
- Sasaki et al. 1988. “Downward Flux of Particulate Organic Matter and Vertical Distribution of Calanoid Copepods in the Oyashio Water in Summer.” *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 35 (4): 505–15. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(88\)90128-8](https://doi.org/10.1016/0198-0149(88)90128-8).
- Sato, Kaede, Kohei Matsuno, Daichi Arima, Yoshiyuki Abe, and Atsushi Yamaguchi. 2015. “Spatial and Temporal Changes in Zooplankton Abundance, Biovolume, and Size Spectra in the Neighboring Waters of Japan: Analyses Using an Optical Plankton Counter.” *Zoological Studies* 54 (1): 18. <https://doi.org/10.1186/s40555-014-0098-z>.
- Sheldon et al. 1972. “The Size Distribution of Particles in the Ocean1.” *Limnology and Oceanography* 17 (3): 327–40. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.3.0327>.
- Sprules, W. Gary, and M. Munawar. 1986. “Plankton Size Spectra in Relation to Ecosystem Productivity, Size, and Perturbation.” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, May. <https://doi.org/10.1139/f86-222>.
- Stalder, L. C., and N. H. Marcus. 1997. “Zooplankton Responses to Hypoxia: Behavioral Patterns and Survival of Three Species of Calanoid Copepods.” *Marine Biology* 127 (4): 599–607. <https://doi.org/10.1007/s002270050050>.
- Stemmann, L., and E. Boss. 2012. “Plankton and Particle Size and Packaging: From Determining Optical Properties to Driving the Biological Pump.” *Annual Review of Marine Science* 4 (1): 263–90. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100853>.
- Stemmann, L., D. Eloire, A. Sciandra, G. A. Jackson, L. Guidi, M. Picheral, and G. Gorsky. 2008. “Volume Distribution for Particles between 3.5 to 2000 Mm in the Upper 200 m Region of the South Pacific Gyre.” *Biogeosciences* 5 (2): 299–310. <https://doi.org/10.5194/bg-5-299-2008>.
- Teuber, Lena, Anna Schukat, Wilhelm Hagen, and Holger Auel. 2013. “Distribution and Ecophysiology of Calanoid Copepods in Relation to the Oxygen Minimum Zone in the Eastern Tropical Atlantic.” *PLOS ONE* 8 (11): e77590. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077590>.
- Tréguer, Paul, Chris Bowler, Brivaela Moriceau, Stephanie Dutkiewicz, Marion Gehlen, Olivier Aumont, Lucie Bittner, et al. 2018. “Influence of Diatom Diversity on the Ocean Biological Carbon Pump.” *Nature Geoscience* 11 (1): 27–37. <https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Trudnowska et al. 2014. “Mid-Summer Mesozooplankton Biomass, Its Size Distribution, and Estimated Production within a Glacial Arctic Fjord (Hornsund, Svalbard).” *Journal of Marine Systems* 137 (September): 55–66. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.04.010>.
- Uitz, Julia, Hervé Claustre, André Morel, and Stanford B. Hooker. 2006. “Vertical Distribution of Phytoplankton Communities in Open Ocean: An Assessment Based on Surface Chlorophyll.” *Journal of Geophysical Research* 111 (C8). <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>.
- Vaquer-Sunyer, Raquel, and Carlos M. Duarte. 2008. “Thresholds of Hypoxia for Marine Biodiversity.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (40): 15452–57. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>.
- Vargo, S. L., and A. N. Sastry. 1977. “Acute Temperature and Low Dissolved Oxygen Tolerances of Brachyuran Crab (*Cancer Irroratus*) Larvae.” *Marine Biology* 40 (2): 165–71. <https://doi.org/10.1007/BF00396263>.
- Verity, P.G., and G.-A. Paffenhofer. 1996. “On Assessment of Prey Ingestion by Copepods.” *Journal of Plankton Research* 18 (10): 1767–79. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.10.1767>.
- Vinogradov and Tseitlin, T. Berge, R.J. Gonçalves, M. Hartvig, J. Heuschele, S. Hylander, N.S. Jacobsen, et al. 1983. “Characteristic Sizes of Life in the Oceans, from Bacteria to Whales Vinogradov and Tseitlin, 1983.” *Annual Review of Marine Science* 8 (1): 123–66. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034144>.
- Vinogradov, M. E., and N. M. Voronina. 1962. “Influence of the Oxygen Deficit on the Distribution of Plankton in the Arabian Sea.” *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 9 (11): 523–30. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(62\)90105-5](https://doi.org/10.1016/0011-7471(62)90105-5).
- Weingartner, Thomas J., and Robert H. Weisberg. 1991. “On the Annual Cycle of Equatorial Upwelling in the Central Atlantic Ocean.” *Journal of Physical Oceanography* 21 (1): 68–82. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1991\)021<0068:OTACOE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1991)021<0068:OTACOE>2.0.CO;2).
- White, Jacques R., Xincheng Zhang, Leigh A. Welling, Michael R. Roman, and Hans G. Dam. 1995. “Latitudinal Gradients in Zooplankton Biomass in the Tropical Pacific at 140°W during the JGOFS EqPac Study: Effects of El Niño.” *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 42 (2): 715–33. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(95\)00033-M](https://doi.org/10.1016/0967-0645(95)00033-M).
- Wishner et al. 2000. “Living in Suboxia: Ecology of an Arabian Sea Oxygen Minimum Zone Copepod.” *Limnology and Oceanography* 45 (7): 1576–93. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.7.1576>.

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

- Wishner, Karen F., Dawn M. Outram, Brad A. Seibel, Kendra L. Daly, and Rebecca L. Williams. 2013. "Zooplankton in the Eastern Tropical North Pacific: Boundary Effects of Oxygen Minimum Zone Expansion." *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 79 (September): 122–40. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.05.012>.
- Wyrski, Klaus. 1981. "An Estimate of Equatorial Upwelling in the Pacific." *Journal of Physical Oceanography* 11 (9): 1205–14. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1981\)011<1205:AEOEUI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1981)011<1205:AEOEUI>2.0.CO;2).
- Yamaguchi, Atsushi, Yuji Watanabe, Hiroshi Ishida, Takashi Harimoto, Kazushi Furusawa, Shinya Suzuki, Joji Ishizaka, Tsutomu Ikeda, and Masayuki Mac Takahashi. 2002. "Structure and Size Distribution of Plankton Communities down to the Greater Depths in the Western North Pacific Ocean." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, North Pacific Biogeochemical Processes, 49 (24): 5513–29. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00205-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00205-9).
- Zhang, Wenjing, Xiaoxia Sun, Shan Zheng, Mingliang Zhu, Junhua Liang, Juan Du, and Chenghao Yang. 2019. "Plankton Abundance, Biovolume, and Normalized Biovolume Size Spectra in the Northern Slope of the South China Sea in Autumn 2014 and Summer 2015." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 167 (September): 79–92. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.07.006>.
- Zhou et al. 2009. "Productivity, Trophic Levels and Size Spectra of Zooplankton in Northern Norwegian Shelf Regions." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, The Proceedings of the ECONORTH Symposium on Ecosystem Dynamics in the Norwegian Sea and Barents Sea, 56 (21): 1934–44. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.018>.
- Zhou, Linbin, Liangmin Huang, Yehui Tan, Xiping Lian, and Kaizhi Li. 2015. "Size-Based Analysis of a Zooplankton Community under the Influence of the Pearl River Plume and Coastal Upwelling in the Northeastern South China Sea." *Marine Biology Research* 11 (2): 168–79. <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.904882>.
- Zhou, Meng. 2006. "What Determines the Slope of a Plankton Biomass Spectrum?" *Journal of Plankton Research* 28 (5): 437–48. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi119>.

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

### Supporting Material

Table SM 1: Groups based on function and taxonomy by aggregating the species (Gel=Gelatinous, Crust=Crustacean, omni=omnivorous).

<b>Taxonomic groups</b>	<b>Functional groups</b>	<b>Trophics groups</b>
Protista	Protista includes unrecognized protista (mostly radiolaria, 5%), acanthera (10%), foraminifera (85%)	Other
Annelida	Small omivorous zoo	Other
Chaetognatha	Chaetognatha	Gel carnivore
Tunicata	Gelatinous filter feeders	Gel omnivore
Cnidaria	Gelatinous carnivorous	Gel carnivore
Mollusca	Pteropoda	Gel omnivore
Cladocera	Small omivorous zoo	Crust omnivore
Eumalacostraca	Crust decapod	Crust omnivore
Euphausiacea	Crust decapod	Crust Omnivore
Amphipoda	Other large	Crust carnivore
Ostracoda	Small omivorous zoo	Crust omnivore
Crustacean_larvae	Crust decapod	Crust omnivore
Other_Copepoda	All copepoda	Crust omnivore
Calanoida	All copepoda	Crust omnivore
Oithonidae	All copepoda	Crust carnivore
Corycaeidae	All copepoda	Crust carnivore
Oncaeidae	All copepoda	Crust carnivore
Metrinidae	All copepoda	Crust omni/carnivore
Calanidae	All copepoda	Crust omnivore

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

Table SM 2: Lower and upper bound of each size class express in volume as calculated using the minor and major and corresponding ESD (mm). The size range obtained using the different image based protocols is indicated in the first column.

Biovolume (mm <sup>3</sup> ) Low	Biovolume (mm <sup>3</sup> ) Sup	ESD (mm) Low	ESD (mm) Sup
0.0061	0.0072	0.226	0.240
0.0072	0.0086	0.240	0.254
0.0086	0.0102	0.254	0.269
0.0102	0.0121	0.269	0.285
0.0121	0.0144	0.285	0.302
0.0144	0.0172	0.302	0.320
0.0172	0.0204	0.320	0.339
0.0204	0.0243	0.339	0.359
0.0243	0.0289	0.359	0.381
0.0289	0.0344	0.381	0.403
0.0344	0.0409	0.403	0.427
0.0409	0.0486	0.427	0.453
0.0486	0.0578	0.453	0.480
0.0578	0.0687	0.480	0.508
0.0687	0.0817	0.508	0.538
0.0817	0.0972	0.538	0.570
0.0972	0.1156	0.570	0.604
0.1156	0.1374	0.604	0.640
0.1374	0.1634	0.640	0.678
0.1634	0.1944	0.678	0.719
0.1944	0.2311	0.719	0.761
0.2311	0.2749	0.761	0.807
0.2749	0.3269	0.807	0.855
0.3269	0.3887	0.855	0.905
0.3887	0.4623	0.905	0.959
0.4623	0.5498	0.959	1,016
0.5498	0.6538	1,016	1,077
0.6538	0.7775	1,077	1,141
0.7775	0.9246	1,141	1,209
0.9246	1,0995	1,209	1,281
1,0995	1,3075	1,281	1,357
1,3075	1,5549	1,357	1,437
1,5549	1,8492	1,437	1,523



### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

1,8492	2,1990	1,523	1,613
2,1990	2,6151	1,613	1,709
2,6151	3,1099	1,709	1,811
3,1099	3,6983	1,811	1,919
3,6983	4,3980	1,919	2,033
4,3980	5,2302	2,033	2,154
5,2302	6,2198	2,154	2,282
6,2198	7,3966	2,282	2,417
7,3966	8,7961	2,417	2,561
8,7961	10,4604	2,561	2,713
10,4604	12,4396	2,713	2,875
12,4396	14,7932	2,875	3,046
14,7932	17,5922	3,046	3,227
17,5922	20,9208	3,227	3,419
20,9208	24,8791	3,419	3,622
24,8791	29,5864	3,622	3,837
29,5864	35,1844	3,837	4,066
35,1844	41,8415	4,066	4,307
41,8415	49,7582	4,307	4,563
49,7582	59,1728	4,563	4,835
59,1728	70,3687	4,835	5,122

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

Table SM 3: Median, first quartile and third quartiles of abundance and biovolume for each group.

Taxa		GROUP 1			GROUP 2			GROUP 3			GROUP 4			GROUP 5			GROUP 6		
		Me	Q1	Q3	Me	Q1	Q3	Me	Q1	Q3	Me	Q1	Q3	Me	Q1	Q3	Me	Q1	Q3
<b>Protista</b>	Abundance	0.86	0.06	3,37	0.35	0.05	1,60	0.11	0.04	0.83	0.03	0.00	0.20	0.00	0.00	0.03	0.03	0.01	0.10
	Biovolume	0.07	0.01	0.25	0.02	0.00	0.07	0.01	0.00	0.06	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
<b>Chaetognatha</b>	Abundance	1,76	0.51	7,00	0.22	0.01	1,20	0.57	0.17	1,40	0.17	0.07	0.75	0.62	0.05	1,41	0.05	0.02	0.34
	Biovolume	6,60	1,41	15,76	1,05	0.00	3,51	2,17	0.72	5,59	0.75	0.26	5,36	8,53	1,25	40,04	0.37	0.04	4,03
<b>Tunicata</b>	Abundance	0.23	0.01	2,34	0.05	0.01	0.31	0.03	0.00	0.15	0.01	0.00	0.04	0.01	0.00	0.12	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	0.42	0.00	1,61	0.01	0.00	0.49	0.05	0.00	0.34	0.00	0.00	0.13	0.01	0.00	0.24	0.01	0.00	0.24
<b>Cnidaria</b>	Abundance	0.33	0.06	0.78	0.06	0.00	0.46	0.06	0.00	0.32	0.01	0.00	0.07	0.06	0.00	0.48	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	0.77	0.23	4,66	0.19	0.00	2,20	0.35	0.01	6,83	0.18	0.00	1,91	1,52	0.00	36,23	0.01	0.00	1,45
<b>Mollusca</b>	Abundance	0.56	0.13	1,84	0.33	0.05	1,00	0.12	0.03	0.49	0.01	0.00	0.10	0.01	0.00	0.39	0.00	0.00	0.02
	Biovolume	0.24	0.03	0.93	0.10	0.00	0.52	0.03	0.00	0.35	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
<b>Eumalacostraca</b>	Abundance	0.07	0.01	0.37	0.00	0.00	0.06	0.02	0.00	0.06	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
	Biovolume	0.18	0.024	1,08	0.00	0.00	0.30	0.06	0.00	1,91	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
<b>Euphausiacea</b>	Abundance	1,16	0.38	2,87	0.18	0.00	1,33	0.25	0.04	1,52	0.02	0.00	0.26	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	3,05	0.83	11,21	0.09	0.00	2,89	1,66	0.37	8,35	0.23	0.00	3,14	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	2,48
<b>Amphipoda</b>	Abundance	0.21	0.05	0.76	0.02	0.00	0.19	0.05	0.01	0.17	0.01	0.00	0.08	0.10	0.00	0.23	0.00	0.00	0.02
	Biovolume	0.90	0.15	2,28	0.14	0.00	0.85	0.23	0.00	0.61	0.03	0.00	0.35	1,63	0.02	7,70	0.00	0.00	0.06
<b>Ostracoda</b>	Abundance	2,52	1,33	4,99	0.68	0.04	1,99	1,03	0.31	2,33	0.29	0.03	1,02	0.80	0.17	2,46	0.11	0.04	0.31
	Biovolume	0.68	0.27	1,12	0.11	0.01	0.37	0.32	0.13	0.67	0.14	0.02	0.40	0.75	0.13	2,14	0.06	0.02	0.19
<b>Crustacean_larvae</b>	Abundance	0.02	0.00	0.54	0.00	0.00	0.23	0.02	0.00	0.16	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
<b>Other_Copepoda</b>	Abundance	29,47	8,46	91,95	11,40	0.76	23,47	6,92	2,94	24,99	3,52	1,65	12,02	5,36	1,78	15,22	2,81	1,63	5,09
	Biovolume	4,62	1,61	13,67	1,47	0.19	2,97	1,45	0.71	4,65	1,39	0.62	3,98	2,42	1,02	6,38	1,51	0.90	2,83
<b>Calanoida</b>	Abundance	4,03	1,37	18,42	0.47	0.06	2,38	1,47	0.53	4,14	0.75	0.22	1,87	1,05	0.42	1,59	0.71	0.21	3,18
	Biovolume	5,16	1,13	27,42	0.60	0.09	4,91	1,99	0.89	5,84	1,97	0.51	3,93	5,43	2,18	10,00	2,44	0.63	6,59
<b>Oithonidae</b>	Abundance	1,68	0.29	10,76	0.26	0.06	5,06	0.29	0.05	1,55	0.04	0.01	0.26	0.03	0.00	0.21	0.01	0.00	0.06
	Biovolume	0.13	0.02	0.46	0.02	0.00	0.24	0.02	0.00	0.09	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
<b>Corycaeidae</b>	Abundance	1,45	0.28	5,06	0.03	0.00	1,54	0.11	0.02	0.86	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
	Biovolume	0.23	0.04	0.70	0.00	0.00	0.23	0.01	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>Oncaeidae</b>	Abundance	3,31	0.37	11,17	0.15	0.07	1,66	0.41	0.18	1,67	0.13	0.01	0.61	0.00	0.00	0.01	0.08	0.02	0.22
	Biovolume	0.25	0.03	1,04	0.01	0.01	0.11	0.03	0.02	0.14	0.01	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02
<b>Metrinidae</b>	Abundance	0.48	0.10	2,38	0.04	0.00	0.28	0.48	0.11	1,25	0.36	0.11	0.89	1,08	0.38	3,98	0.30	0.13	1,28

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

	Biovolume	0.56	0.09	2,65	0.03	0.00	0.21	0.58	0.15	1,44	0.49	0.21	1,36	2,96	0.81	10,39	0.68	0.29	1,84
<b>Calanidae</b>	Abundance	0.38	0.16	1,65	0.05	0.00	0.56	0.15	0.03	0.77	0.11	0.03	1,17	1,85	0.11	17,09	0.06	0.03	0.63
	Biovolume	0.28	0.13	1,63	0.07	0.00	0.37	0.17	0.06	0.81	0.14	0.03	2,46	16,74	0.35	104,61	0.10	0.04	0.86
<b>Protista</b>	Abundance	0.86	0.06	3,37	0.35	0.05	1,60	0.11	0.04	0.83	0.03	0.00	0.20	0.00	0.00	0.03	0.03	0.01	0.10
	Biovolume	0.07	0.01	0.25	0.02	0.00	0.07	0.01	0.00	0.06	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
<b>Annelida</b>	Abundance	0.14	0.05	0.61	0.02	0.00	0.06	0.04	0.00	0.14	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02
	Biovolume	0.30	0.07	1,25	0.01	0.00	0.17	0.09	0.00	0.33	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
<b>Chaetognatha</b>	Abundance	1,76	0.51	7,00	0.22	0.01	1,20	0.57	0.17	1,40	0.17	0.07	0.75	0.62	0.05	1,41	0.05	0.02	0.34
	Biovolume	6,60	1,41	15,76	1,05	0.00	3,51	2,17	0.72	5,59	0.75	0.26	5,36	8,53	1,25	40,04	0.37	0.04	4,03
<b>Tunicata</b>	Abundance	0.23	0.01	2,34	0.05	0.01	0.31	0.03	0.00	0.15	0.01	0.00	0.04	0.01	0.00	0.12	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	0.42	0.00	1,61	0.01	0.00	0.49	0.05	0.00	0.34	0.00	0.00	0.13	0.01	0.00	0.24	0.01	0.00	0.24
<b>Cnidaria</b>	Abundance	0.33	0.06	0.78	0.06	0.00	0.46	0.06	0.00	0.32	0.01	0.00	0.07	0.06	0.00	0.48	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	0.77	0.23	4,66	0.19	0.00	2,20	0.35	0.01	6,83	0.18	0.00	1,91	1,52	0.00	36,23	0.01	0.00	1,45
<b>Mollusca</b>	Abundance	0.56	0.13	1,84	0.33	0.05	1,00	0.12	0.03	0.49	0.01	0.00	0.10	0.01	0.00	0.39	0.00	0.00	0.02
	Biovolume	0.24	0.03	0.93	0.10	0.00	0.52	0.03	0.00	0.35	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
<b>Cladocera</b>	Abundance	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	Biovolume	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>Eumalacostraca</b>	Abundance	0.07	0.01	0.37	0.00	0.00	0.06	0.02	0.00	0.06	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
	Biovolume	0.18	0.03	1,43	0.00	0.00	0.30	0.06	0.00	1,91	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
<b>Euphausiacea</b>	Abundance	1,16	0.38	2,87	0.18	0.00	1,33	0.25	0.04	1,52	0.02	0.00	0.26	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	3,05	0.83	11,21	0.09	0.00	2,89	1,66	0.37	8,35	0.23	0.00	3,14	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	2,48
<b>Amphipoda</b>	Abundance	0.21	0.05	0.76	0.02	0.00	0.19	0.05	0.01	0.17	0.01	0.00	0.08	0.10	0.00	0.23	0.00	0.00	0.02
	Biovolume	0.90	0.15	2,28	0.14	0.00	0.85	0.23	0.00	0.61	0.03	0.00	0.35	1,63	0.02	7,70	0.00	0.00	0.06
<b>Ostracoda</b>	Abundance	2,52	1,33	4,99	0.68	0.04	1,99	1,03	0.31	2,33	0.29	0.03	1,02	0.80	0.17	2,46	0.11	0.04	0.31
	Biovolume	0.68	0.27	1,12	0.11	0.01	0.37	0.32	0.13	0.67	0.14	0.02	0.40	0.75	0.13	2,14	0.06	0.02	0.19
<b>Crustacean_larvae</b>	Abundance	0.02	0.00	0.54	0.00	0.00	0.23	0.02	0.00	0.16	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.03
	Biovolume	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
<b>Other_Copepoda</b>	Abundance	29,47	8,46	91,95	11,40	0.76	23,47	6,92	2,94	24,99	3,52	1,65	12,02	5,36	1,78	15,22	2,81	1,63	5,09
	Biovolume	4,62	1,61	13,67	1,47	0.19	2,97	1,45	0.71	4,65	1,39	0.62	3,98	2,42	1,02	6,38	1,51	0.90	2,83
<b>Calanoida</b>	Abundance	4,03	1,37	18,42	0.47	0.06	2,38	1,47	0.53	4,14	0.75	0.22	1,87	1,05	0.42	1,59	0.71	0.21	3,18
	Biovolume	5,16	1,13	27,42	0.60	0.09	4,91	1,99	0.89	5,84	1,97	0.51	3,93	5,43	2,18	10,00	2,44	0.63	6,59
<b>Oithonidae</b>	Abundance	1,68	0.29	10,76	0.26	0.06	5,06	0.29	0.05	1,55	0.04	0.01	0.26	0.03	0.00	0.21	0.01	0.00	0.06

### Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

	Biovolume	0.13	0.02	0.46	0.02	0.00	0.24	0.02	0.00	0.09	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
<b>Corycaeidae</b>	Abundance	1,45	0.28	5,06	0.03	0.00	1,54	0.11	0.02	0.86	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
	Biovolume	0.23	0.04	0.70	0.00	0.00	0.23	0.01	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>Oncaeidae</b>	Abundance	3,31	0.37	11,17	0.15	0.07	1,66	0.41	0.18	1,67	0.13	0.01	0.61	0.00	0.00	0.01	0.08	0.02	0.22
	Biovolume	0.25	0.03	1,04	0.01	0.01	0.11	0.03	0.02	0.14	0.01	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02
<b>Metrinidae</b>	Abundance	0.48	0.10	2,38	0.04	0.00	0.28	0.48	0.11	1,25	0.36	0.11	0.89	1,08	0.38	3,98	0.30	0.13	1,28
	Biovolume	0.56	0.09	2,65	0.03	0.00	0.21	0.58	0.15	1,44	0.49	0.21	1,36	2,96	0.81	10,39	0.68	0.29	1,84
<b>Calanidae</b>	Abundance	0.38	0.16	1,65	0.05	0.00	0.56	0.15	0.03	0.77	0.11	0.03	1,17	1,85	0.11	17,09	0.06	0.03	0.63
	Biovolume	0.28	0.13	1,63	0.07	0.00	0.37	0.17	0.06	0.81	0.14	0.03	2,46	16,74	0.35	104,61	0.10	0.04	0.86

## Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

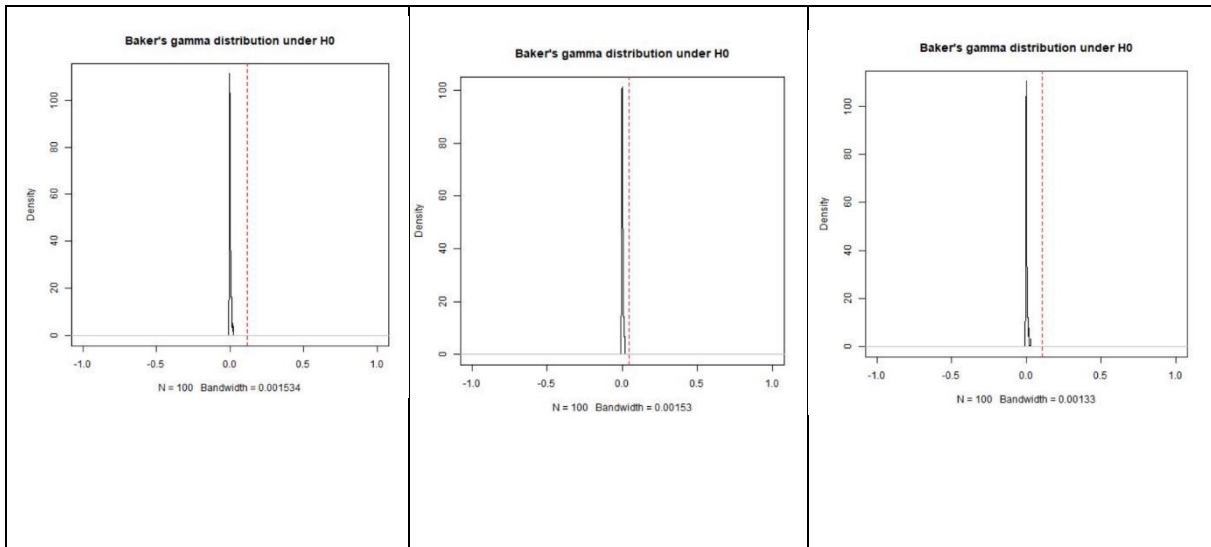


Fig. SM 1: A) Distribution of Becker index (left) for the comparison between zooplankton community distribution and NBSS, B) Baker test (middle) shows a low but significant agreement in NBSS and environment (D1-D6) and C) Baker test shows (right) an agreement in plankton community composition and environment. Baker's Gamma Index (Baker, 1974) is a measure of similarity between two dendrograms. It is defined as the rank correlation between pairs of objects in each of the two dendrograms. It is calculated by taking two object of the dendrogram, and see what is the highest possible level of  $k$  (number of group groups created when cutting the dendrogram) for which the two objects still belongs to the same group. That  $k$  is returned, and the same is done for the same pair of objects in the second dendrogram. This operation is then repeated for all the possible combination of pairs. Then, a Spearman correlation is calculated between the 2 vectors containing the values of  $k$  for each pairs of objects in the 2 dendrograms. The value can range between  $-1$  to  $1$ . With near  $0$  values meaning that the two dendrograms are not statistically similar. To test the significance, permutation over the labels of one tree was performed 100 times, in order to calculate the distribution under the null hypothesis (distribution of the gamma index between the dendrogram and the same dendrogram permuted 100 times). This measure of correlation is not affected by the height of a branch but only of its relative position compared with other branches.

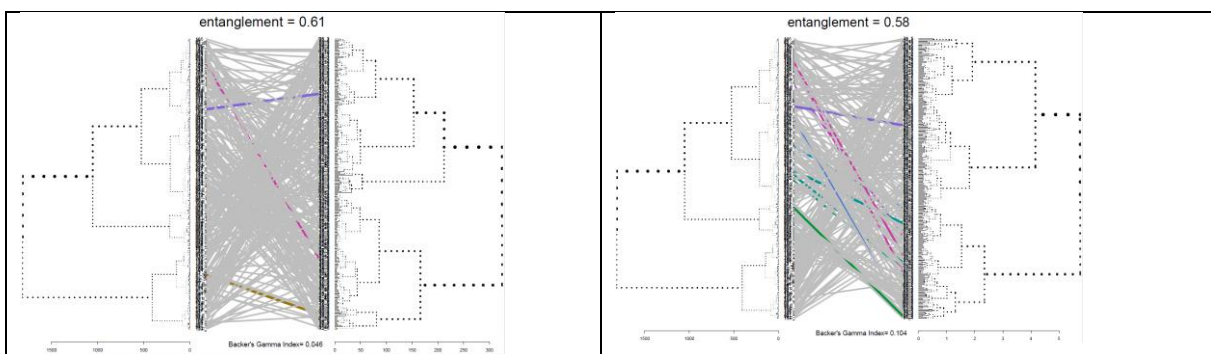


Fig. SM 2: Entanglements between zooplankton NBSS and environment (left) and zooplankton community composition and environment (right)

# Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

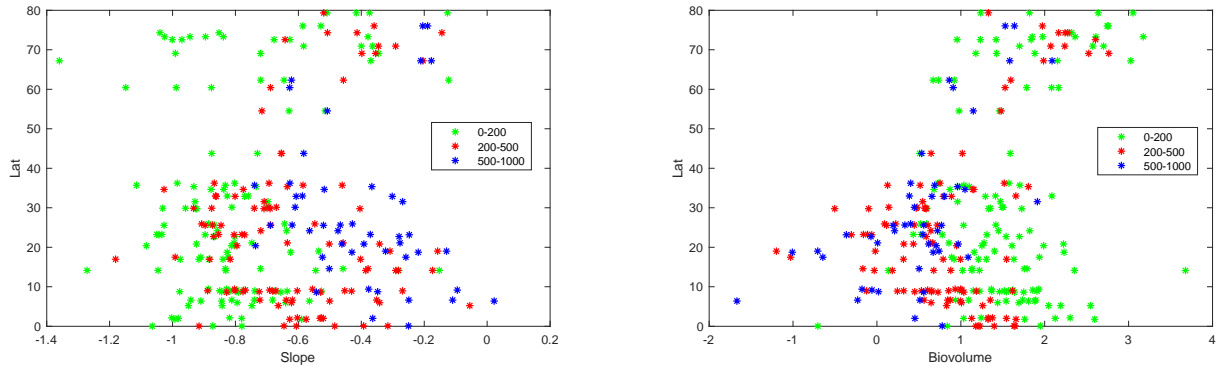


Fig. SM 3: Latitudinal distribution of the NBSS slopes (left) and total volume (right).

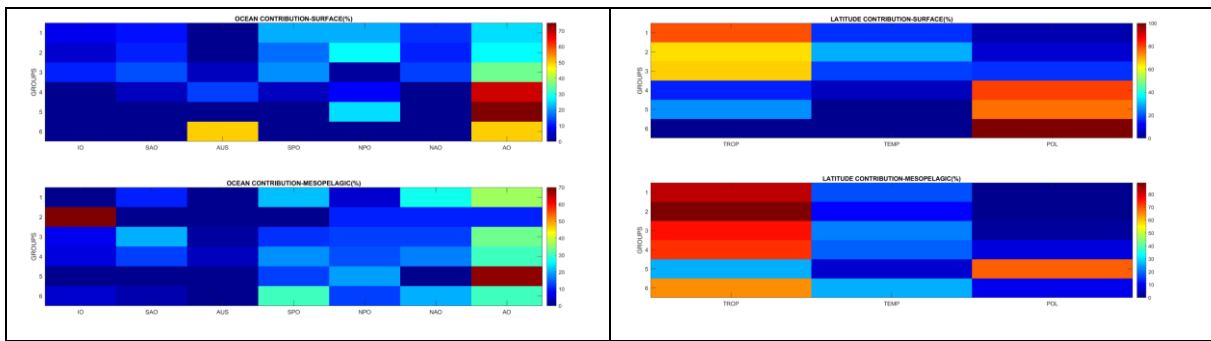


Fig. SM 4: Proportion of different groups as a function of ocean (left) and latitude (right)

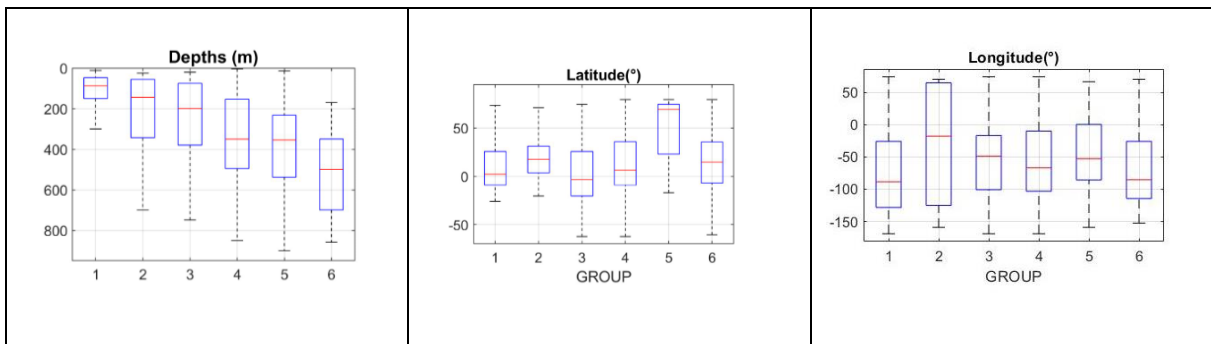
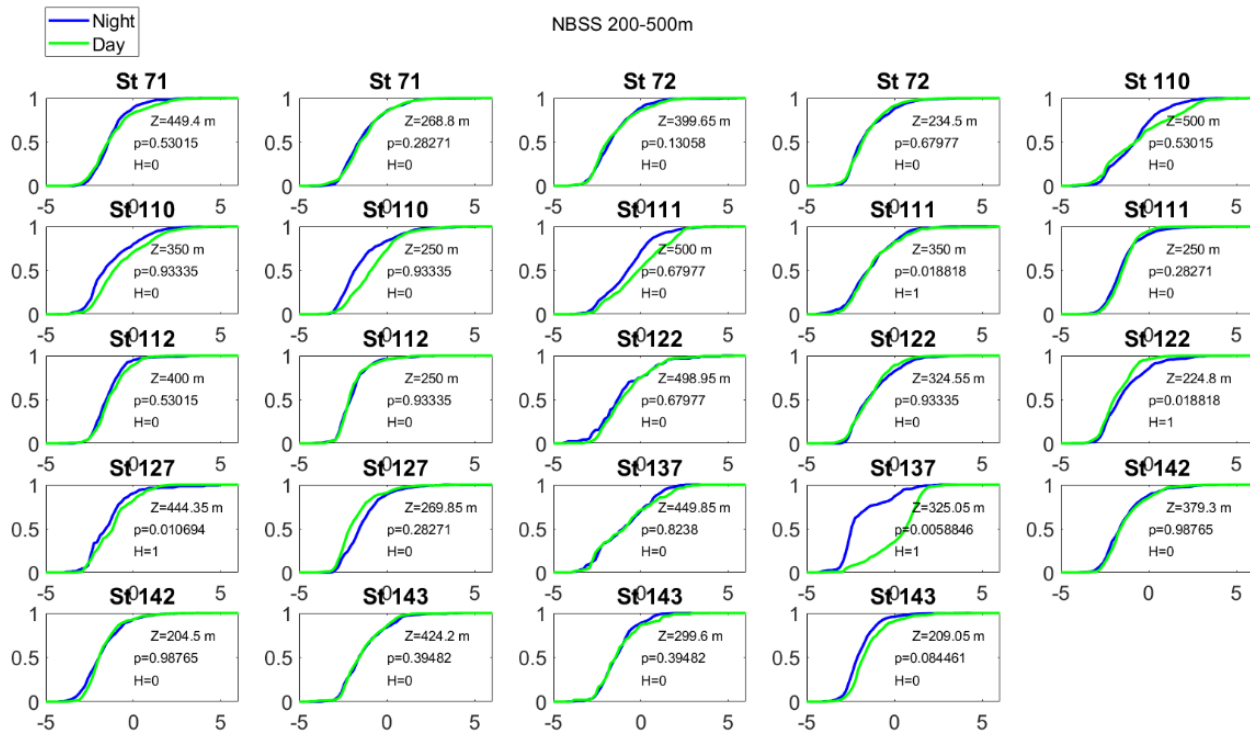
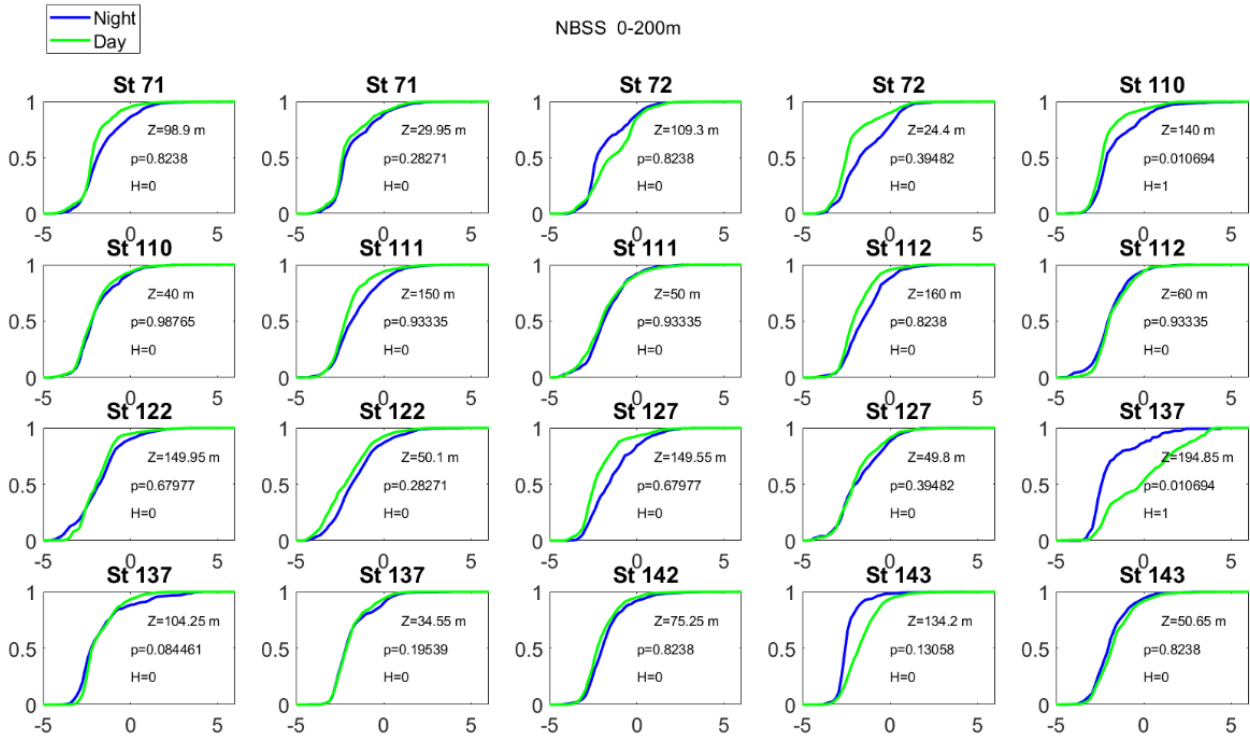


Fig. SM 5: Depths, Latitude and longitude variability

# Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton



# Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

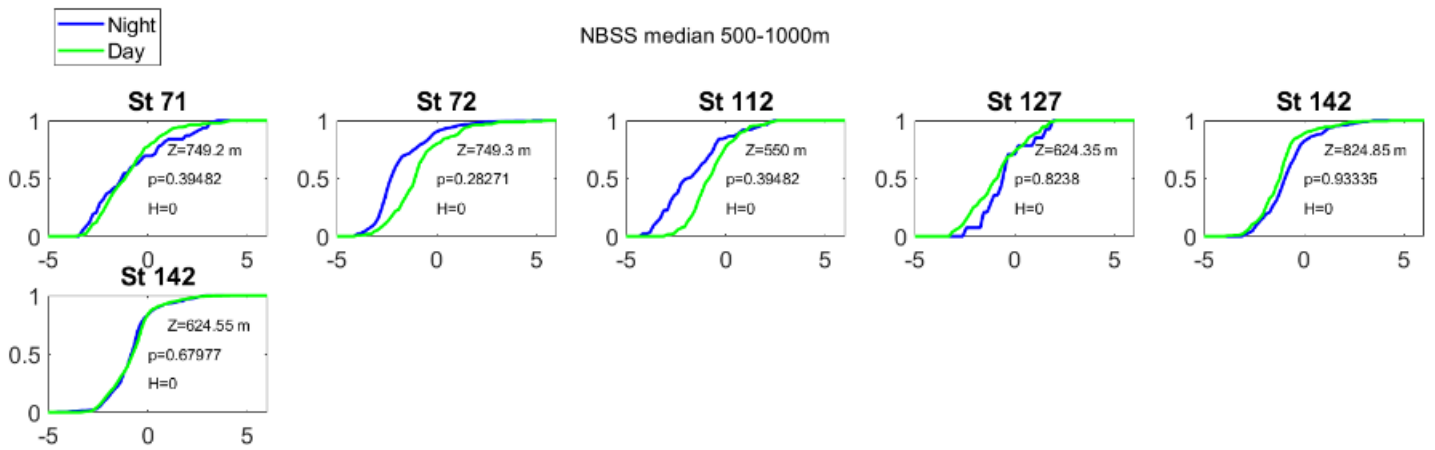


Fig. SM 6: Cumulative size distribution and Kolmogorov test in the three layers. Kolmogorov test on the cumulative distributions for day and night NBSS from surface to mesopelagic zones

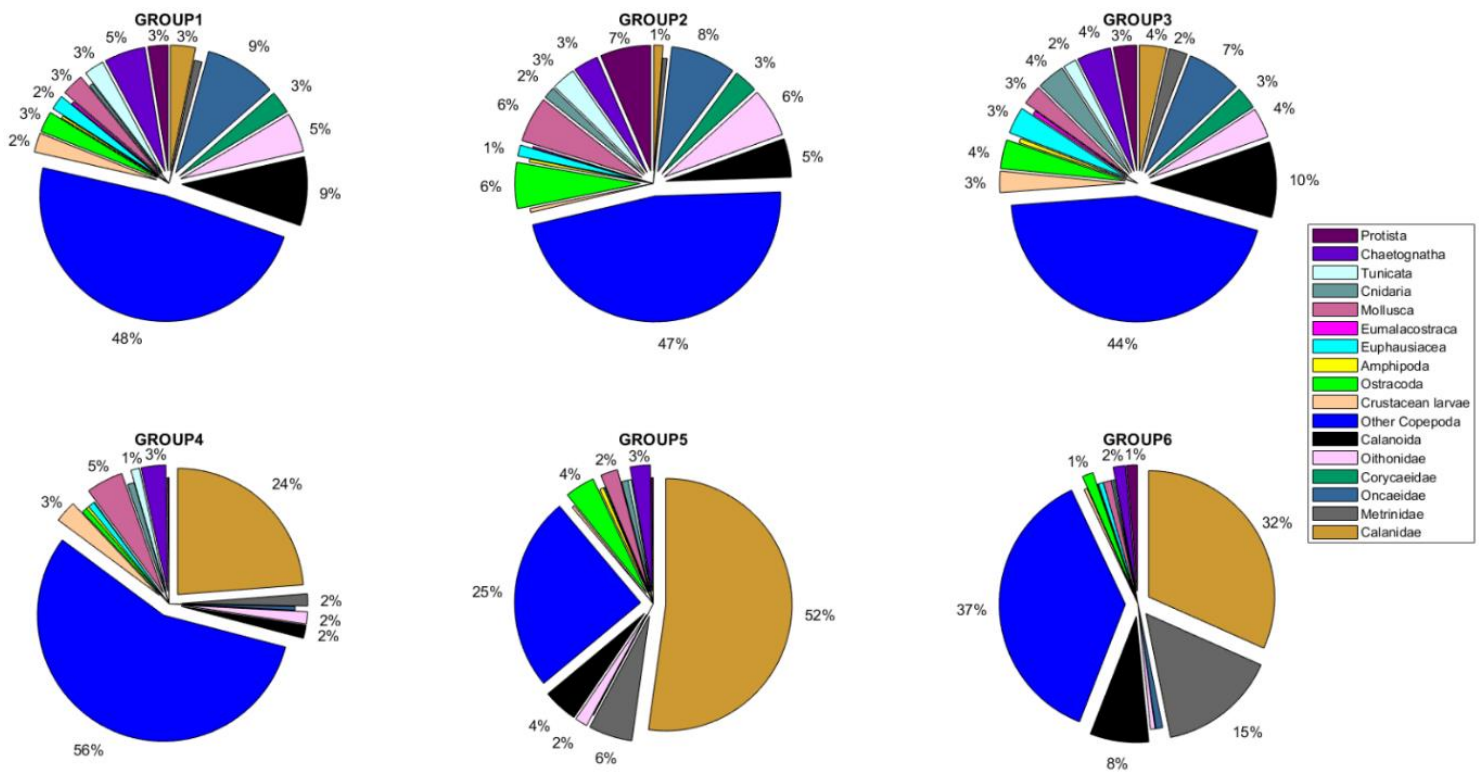


Fig. SM 7: Abundance (Indm3) in the six groups (all non explode proportion are less than 1%)



# Chapitre III.1: Spectre de la taille globale (3D) du mésozooplancton

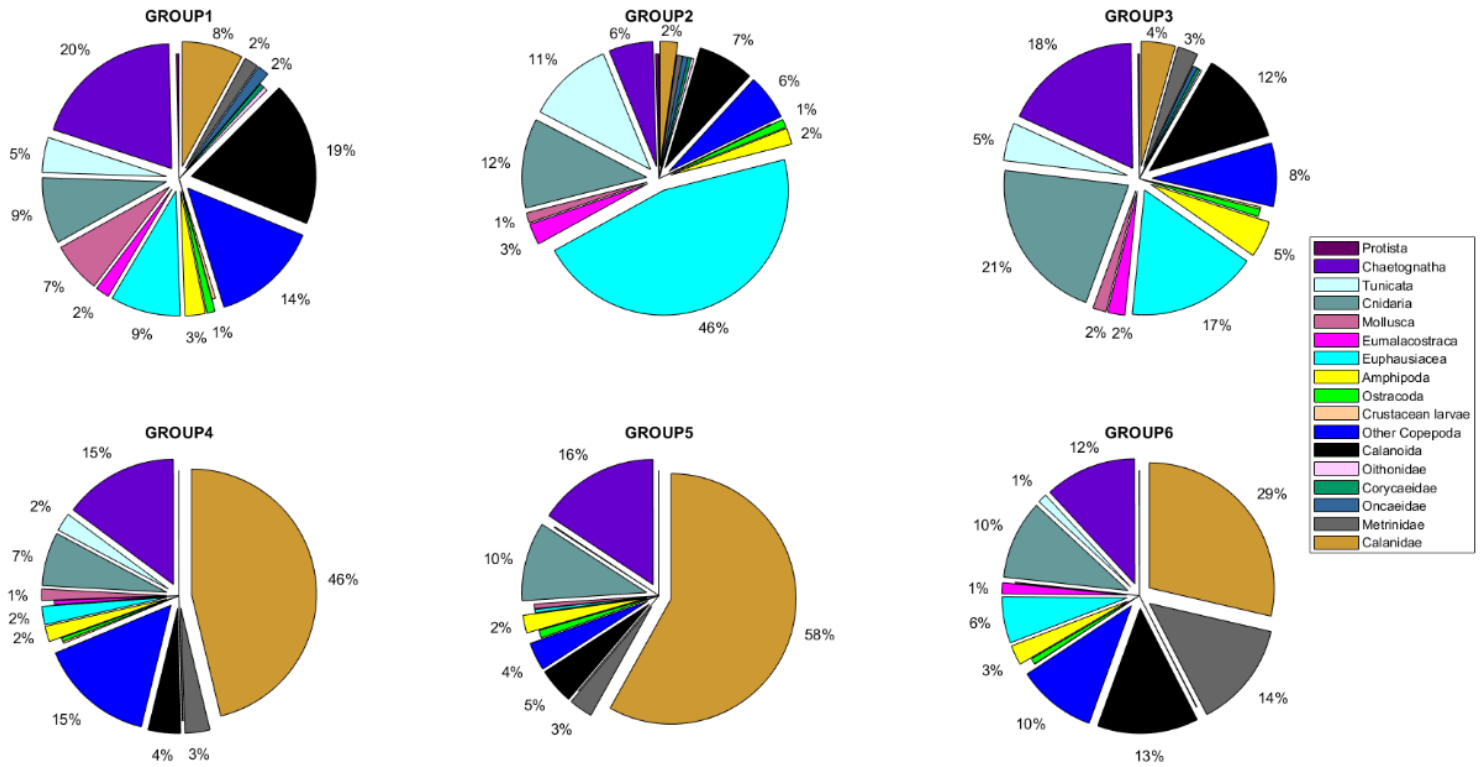


Fig. SM 8: Biovolume (mm<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>) in the six groups (all non explode proportion are less than 1%)

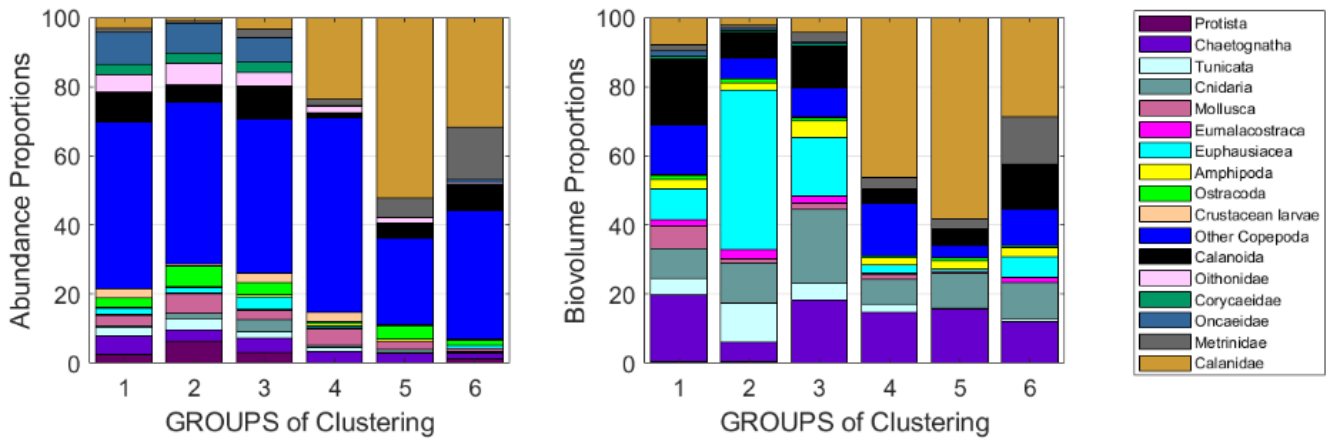


Fig. SM 9: Abundance (Ind/m<sup>3</sup>) and Biovolume (mm<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>) in the six groups.

## **Chapitre III.2: Contribution of plankton to the Normalized Biovolume Size Distribution in the upper 1000m of Open Ocean**

L'intégralité de ce chapitre a fait l'objet d'un travail qui est en préparation pour la soumission en vue de la publication dans une revue scientifique. Il est rédigé en anglais et un résumé en français est disponible ci-dessous.

### **III.2.1. Résumé**

Le spectre de taille du biovolume normalisé du zooplancton et des particules a été calculé à partir d'échantillons collectés avec un multinet et détectés in situ par un système de caméras déployé dans 57 stations du monde entier pendant la mission Tara (2009-2013). Cela a permis de comparer directement le NBSS du zooplancton et des particules obtenues à partir de l'imagerie numérique, des systèmes oligotrophes aux systèmes eutrophes. Les données nettes étaient numériquement et taxonomiquement similaires à celles d'études précédentes dans différentes régions océaniques. Relativement les uns aux autres et pour des objets de taille similaire ( $>500\mu\text{m}$ ), les résultats montrent que les filets sous-estiment significativement les organismes fragiles tels que les rhizaires et que la caméra in situ sous-estime les copépodes. L'inefficacité des filets à échantillonner les groupes de zooplancton fragiles et gélatineux a conduit à une estimation de la biomasse en poids sec inférieure à la moitié de celle du total de l'UVP5 avec une forte variabilité en fonction de la latitude et de la profondeur. Nous montrons que le NBSS calculé pour le zooplancton par les deux instruments ne concorde qu'aux endroits où les copépodes dominent, c'est-à-dire dans les océans tempérés et polaires. Par rapport au NBSS des particules, le zooplancton avait toujours un biovolume plus faible mais la proportion du biovolume du zooplancton augmentait avec leur taille. Les pentes des NBSS du zooplancton étaient toujours plus faibles que celles des particules et diminuaient toutes avec la profondeur. Cependant, elles n'étaient pas corrélées, ce qui suggère que le NBSS des particules (uniquement des détritiques) résulte d'une dynamique très complexe dans laquelle le phytoplancton est également un acteur majeur. Par conséquent, nous suggérons que des capteurs d'imagerie in situ soient inclus dans toute étude exhaustive du mésozooplancton et des particules car, ensemble, ils permettent d'étudier pleinement les acteurs clés de la pompe biologique.

### III.2.2. Article en préparation

Possible list of authors (not in order)

Yawouvi Dodji Soviadan<sup>1</sup>, Rainer Kiko<sup>1</sup>, Emilia Trudnowska<sup>3</sup>, Jean Baptiste Romagnan<sup>4</sup>, Tara Consortium, Kissao Gnandi<sup>2</sup>, Lars Stemmann<sup>1</sup>

possibly Guillaume Feuilloley, Fabien Lombard<sup>1</sup>, Lionel Guidi<sup>1</sup>, Jean-Olivier Irisson<sup>1</sup>

1 Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

2 Département de Géologie, Université de Lomé (TOGO)

3 Institute of Oceanology, Polish Academy of Sciences, Department of Ecology (Poland)

4 Ifremer, Centre Bretagne, Unité Dynamiques des Ecosystèmes Côtiers, 29280 Plouzané, France.

### Abstract

Zooplankton and particles Normalized Biovolume Size Spectrum were calculated from samples collected in a multinet and detected *in situ* by a camera system deployed at 57 stations around the world during the Tara cruise (2009-2013). This allowed for direct comparison of zooplankton and particles NBSS obtained from digital imagery from oligotrophic to eutrophic systems. The net data were numerically and taxonomically similar to that of previous studies in different ocean regions. Relative to each other and for similar size objects (>500 $\mu$ m), results show that nets significantly underestimated fragile organisms such as rhizarians and that the *in situ* camera underestimated copepods. The inefficiency of the nets in sampling the fragile and gelatinous zooplankton groups led to a dry-weight biomass estimate less than half that of the UVP5 total with a strong variability across latitude and depth. We show that the NBSS calculated for zooplankton by both instruments agree only at locations where copepods dominate, ie temperate and polar oceans. Relative to particle NBSS, the zooplankton had always lower biovolume but that the proportion of zooplankton biovolume increased with their size. The slopes of zooplankton NBSSs were always lower than the one of particles and all decreased with depth. However, they were not correlated suggesting that particle (only detritus) NBSS results from a highly complex dynamic in which phytoplankton is also a major player. Consequently, we suggest that *in situ* imaging sensors be included in any comprehensive study of mesozooplankton and particles because together they fully allow the study of key players in biological pump.

### Introduction

Marine particles and plankton are ubiquitous in the ocean and play important roles in biogeochemical cycles and trophic webs (Stemmann and Boss, 2012b; Turner, 2002). Their size range spans several orders of magnitude from colloids to large marine aggregates (also known as “marine snow”) and from bacteria to large jellyfish. Non-living particles have been reported to be numerically dominant over zooplankton by a factor of 10 to 100 (Checkley et al., 2008; Forest et al., 2012; Remsen et al., 2004; Stemmann and Boss, 2012b). Marine particles originate either from organic or inorganic source particles and their formation often leads to complex aggregates which combine several forms of detrimental matter within the same aggregate (Alldredge and Gotschalk, 1988; Jackson, 2005; Stemmann et al., 2004). Phytoplankton, realizing the surface primary production could either directly aggregate together by coagulation (Jackson, 1990), often as a result of nutrient deprivation (Alldredge et al., 1995; Alldredge and Gotschalk, 1989; Riebesell, 1991a, 1991b), and form phyto-detritus, or being grazed by zooplankton which could produce faecal pellets or other forms of marine snow (Alldredge and Silver, 1988). Incorporation of inorganic proportion in marine snow serves as a ballast (Francois et al., 2002; Iversen and Ploug, 2010) (Francois et al., 2002; Iversen and Ploug, 2010) while larger size and increased particle density such as marine snow including zooplankton pellets (Gehlen et al., 2006) affect the transfer of matter to greater depth.

Once produced marine snow serves as substrate or food for various organisms ranging from bacteria to mesopelagic fishes which respire or consume large proportions of this flux during its descent (Alldredge and Youngbluth, 1985; Burd et al., 2010; Guidi et al., 2009; Karl et al., 1988; Sarah L. C. Giering et al., 2014; Stemmann et al., 2004). Consequently, the flux of matter generally decreases exponentially with depth (Berelson, 2001; Martin et al., 1987) with a decreasing strength that considerably varies geographically in the open ocean (Guidi et al., 2009; Lionel Guidi et al., 2015) depending on the origin source of the marine snow and certainly the absolute and relative abundance of bacteria and zooplankton consuming marine snow.

Joint information on plankton and marine snow distribution in space and time is required to accurately understand their source and fate and their contribution to the different pelagic processes. Traditional methods such as plankton nets, pumps and bottles are limited in sampling zooplankton or particles over the entire distribution spectrum because of the time-consuming task of analyzing individual zooplankton samples or the impossibility to access to individual particles in the water column. A significant fraction of zooplankton may be under-sampled by plankton nets because of extrusion through the net mesh, hang-up within the net, and destruction of fragile forms such as gelatinous zooplankton when physically captured (Bathmann et al., 2001; Gallienne and Robins. D. B., 2001; Remsen et al., 2004; Warren et al., 2001) (Gallienne and Robins, 2001; Halliday et al., 2001; Hopcroft et al., 2001; Warren et al., 2001).

To address these limitations, alternative instruments (cameras) for observing zooplankton in situ have been developed over the last 20 years (Benfield et al., 2007; Lombard et al., 2019; Stemmann et al., 2012). These new devices provide the increased spatial and temporal resolution necessary to study the coupling between physical processes and

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

zooplankton distribution patterns and for modeling zooplankton population and trophodynamics. In addition, this new way of observation improved the efficiency of assessing fragile zooplankton abundance and size in the water (Remsen et al., 2004) and several groups have been revealed to be important such as *Trichodesmium* colonies (Guidi et al., 2012; Remsen et al., 2004) or rhizarians (Biard et al., 2016a; Dennett et al., 2002; Stemmann et al., 2008c) or annelids (Christiansen et al., 2018). Used in a traditional way of counting and sizing all objects, imaging systems have allowed to study particle flux at different scales from mesoscale to global patterns (Lionel Guidi et al., 2015; Stemmann et al., 2008b). An additional possibility by imaging systems is to assess concurrently to zooplankton the size distribution of particles giving the possibility to investigate the interactions between the detritus component of the ecosystems and the living zooplankton organisms (Forest et al., 2012; Stemmann and Boss, 2012b). However, combining results from these two observation modes at global scale had never been undertaken.

This study compares zooplankton NBSS sampled by multinet against zooplankton NBSS and particle NBSS concurrently collected by the UVP in 57\*5 stations in the global ocean. In two companion studies, we analyse the taxonomic community composition (Soviadan et al., submitted or chapter II) and the zooplankton NBSS (Soviadan et al., in prep, or chapter III.1) in the net collected samples. Here, we further investigate the difference in NBSS by different instruments and the relationships between zooplankton and particles NBSS. We hypothesized that the UVP should image all particles within the zooplankton size range that would be resolvable by the net and act as an independent “ground truth”.

## Materials and methods

### Sampling strategy

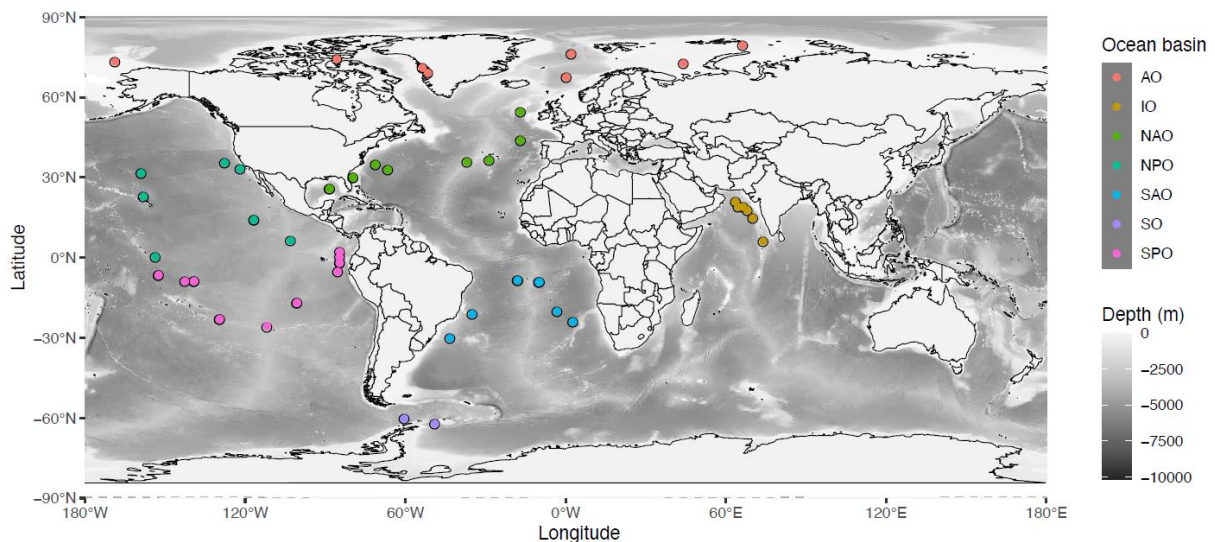


Fig 7: Location of the 57 stations sampled with the Multinet, grouped by ocean in different colors: AO=Arctic Ocean, IO=Indian Ocean, NAO=North Atlantic Ocean, NPO=North Pacific Ocean, SAO=South Atlantic Ocean, SO=Southern Ocean or Austral Ocean, SPO=South Pacific Ocean.

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

The cruise took place between 2009 and 2013. 200 stations have been visited but only 57 with the Multinet (Fig.1)

A CTD rosette equipped with optical sensors was deployed to measure the physico-chemical parameters that characterize the water column. Temperature and conductivity were measured from the surface to a maximum of 1300m depth using a Seabird 911 CTD mounted on a Sea-Bird Carousel sampler with 10 Niskin bottles. The following additional sensors were mounted for the measure of water optical properties used as biogeochemical proxies: fluorometer (Wetlab ECO-AFL/FL model), dissolved oxygen sensor (model SBE 43), nitrate sensor (ISUS with a maximum rating depth of 1000m Atlantic SA), a 25 cm transmissiometer for particles 0.5–20  $\mu\text{m}$  (WETLabs), a one-wavelength backscatter meter for particles 0.5–20  $\mu\text{m}$  (WETLabs), and an Underwater Vision Profiler 5 (UVP5) for particles  $>100 \mu\text{m}$  and zooplankton  $> 600 \mu\text{m}$  (Hydroptic). Particles detected by the backscatter will be referred to as suspended particles while the ones detected by the UVP5 will be referred as marine snow. Vertical fluxes were calculated from the particle size spectra detected by the UVP5 as in (Lionel Guidi et al., 2015). All hydrological, optical and imaging data were interpolated to the nearest 5m intervals to be used for future data processing. The phytoplankton community composition is based on the analysis of filtered sea water collected from the Niskin and analysed by High Pressure Liquid Chromatography (HPLC) technique. We used the method of (Julia Uitz et al., 2006) to estimate the contribution of three pigment size classes (microphytoplankton, nanophytoplankton, and picophytoplankton;  $f_{\text{micro}}$ ,  $f_{\text{nano}}$ , and  $f_{\text{pico}}$ , respectively) to the total phytoplankton biomass in the epipelagic layer.

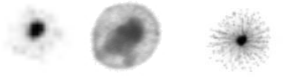



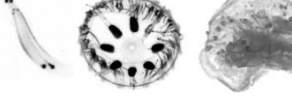


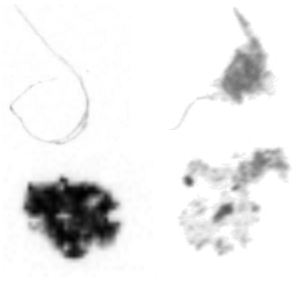
### *Zooplankton sampling and digitization*

Zooplankton and particle data were obtained by two different technics. First an Hydrobios Multinet was used to sample the zooplankton communities (Stéphane Pesant et al., 2015; Roullier et al., 2014b). It was composed of five sequential plankton nets equipped with a 300 $\mu\text{m}$  mesh and an aperture of 0.25m<sup>2</sup>. In addition, each net was equipped with a flow meter to calculate the volume of filtered water that ranged from 5 to 502 m<sup>3</sup> (median value of 113 m<sup>3</sup>) (Stéphane Pesant et al., 2015). Plankton sampling was carried out at 57 stations (Fig.1) and at five different depth levels between the surface and 1300 m. Once collected, the samples were preserved in a solution of buffered formaldehyde (4%). In the laboratory, the samples were rinsed and fractionated with a Motoda box. The final fraction was analyzed with the ZOOSCAN which allowed a rapid and time-efficient analysis of the plankton samples and stored the data in digital form (Gorsky et al., 2010). The resolution of the ZOOSCAN (2400 dpi) allowed for morphometric measurements and a taxonomic classification of the images that was adequate for the goal of our study. Second, in situ profiles of the UVP provided automatically information on all objects larger than 100 $\mu\text{m}$  detected by the sensor and after expert validation, information, on large zooplankton ( $>30$  pixels in size, approximately 400-500 $\mu\text{m}$  in ESD) that could be recognized on the images. Both the counts of all automatically detected particles (detritus + zooplankton) and only of zooplankton were integrated over the same depth that was sampled by the five nets at the same station. The observed volume by the UVP5 for each sample was much lower ranging from 0.033 to 21.23 m<sup>3</sup> (median value of 4.32 m<sup>3</sup>). Due to the lower volume

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

of detection by the UVP5, rare and large organisms are more difficult to detect. To remediate this issue, all profiles (ap. 12) of the UVP5 obtained at each station were merged and further analysis were designed to aggregate more profiles using a hierarchical clustering technique described in chapter II.1.

Table. 1 : List and examples of images of zooplankton taxa and also detritus identified in the UVP image data set

Name of the category  (number of images n=769297 )	Typical taxa in the category	Examples of vignettes (not a scale) (UVP and Zooscan)
Phaeodaria (n=6963)	Encompass all rhizarians that were recognized Pheodarians	
Collodaria (n=728)	Encompass all rhizarians that were recognized Collodarians	
Other_Rizharia (n=6934)	Encompass all rhizarians, acanthera, foraminifera all radiolarians not recognized as collodaria and phaedora	
Crustacean (n=19537)	Encompass all crustacean (Copepoda, Eumalacostraca, Amphipoda,). Copepods being 80% of total count	
Gelatinous Carnivorous (n=1509)	Cnidaria, Ctenaria, Chaetognatha	
Gelatinous Filter Feeders (n=130)	All Tunicata	
Other zooplankton (n=3578)	All other (Annelida, Gnathostomata, Hemichordata, Mollusca et autres organismes vivants non reconnus dans un groupe particulier)	
Particles (n=729918)	Include all objects (marine snow, fibers, feces) that were not sorted as zooplankton	

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

The multinet samples comprised nearly 400,000 images of organisms while the UVP5 images collection consisted in 769297 images among which 5% (n=37000) were of zooplankton. Both sets of images were imported into Ecotaxa (<http://ecotaxa.obs-vlfr.fr>), an online platform connected to the database which allowed to visually validate the taxonomic classification of each particle/organism previously semi-automatic predicted by the Ecotaxa web application.

The images were sorted into the different groups for each instrument. For the Zooscan, the high definition images allowed to identify down to the family (and sometimes down to genus) and results are presented in (Soviadan et al., in prep, Chapitre II). Here, zooplankton NBSS from the multinet were calculated by summing all taxa while specific results are displayed for copepods, chaetognaths and rhizarians for the sake of comparison with the UVP. For the UVP data, the lower definition on the images and the smaller volume of observation allowed us to build proper NBSS for only 8 categories (Table 1).

Once the zooplankton images were sorted, Ecotaxa enabled to extract the concentration and the biovolume of the living organism for every station and net. The biovolume was computed for each individual zooplankton using the minor and major length provided by the software and computed assuming an ellipsoidal shape (Gorsky et al., 2010). The equivalent spherical diameter of individual biovolume varies from 0.1 – 20mm for the UVP5 for all particles, from 0.25 to 20 mm for the Zooscan and from 0.4 mm to 20 mm for the plankton in the UVP5 images.

### *Building the plankton and particle size distribution*

Particle and Plankton distribution were estimated using the well-used normalized Biomass Size Spectra (NBSS) which was initially developed for zooplankton (Denman K. and Platt T., 1978). They were obtained by sorting the individual biovolume of each objects in series of size classes defined by  $[\log(X_n); \log(X_{n+1})[$ , with equal distance:  $\log(X_{n+1}) - \log(X_n) = \log(k)$ , the constant  $k$  is  $2^{1/4}$ . NBSS was calculated by dividing the total biovolume in each size class by the interval of each size class  $[\Delta\text{volume (mm}^3)]$ . From these Size Spectra was extracted the spectral slope which is obtained by simple linear regression on the linear part of the spectrum. Three different NBSS were calculated, the NBSS based on zooplankton collected by the multinet (NBSS\_Zmtn), the zooplankton NBSS detected by the UVP (NBSS\_Zuvp) and the particle NBSS detected by UVP (NBSS\_Puvp). Because NBSS\_Puvp is calculated from all particle detected by the UVP5 and so includes also zooplankton, we calculated in addition the NBSS of only particles as  $\text{NBSS\_Puvp} - \text{NBSS\_Zuvp}$ .

Finally, a maximum of 20 size classes were considered to build the NBSS because larger objects were rare and provided strong variability (Table 2). When determining the NBSS, smaller organisms may be under- estimated because of the mesh size. To avoid this issue, we determined the smallest size class using the approach described by García-Comas et al. (2014), and we chose as the smallest size class, the size class with the maximum biovolume among zooplankton in the net samples. We also chose the maximum size class at the size when less



## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

than 1 object was detected in the NBSS. Hence the size class considered to calculate the slopes varied such as: class 0.523mm to 4.7mm for NBSS\_mtn, class 1.46mm to 5.83 mm for NBSS\_Zuwp) and class 1.46mm to 5.83mm for NBSS\_Puwp).

The cumulated NBSS of each sample was calculated from the frequency distribution. The number of organisms in each size bin was divided by the total number of organisms and multiplied to obtain frequencies per bin. Then, the successive frequencies were cumulated as a running total from the first bin to the last.

*Table. 2: Lower and upper bound of each size class express in volume as calculated using the minor and major and corresponding ESD (mm). The first size class for each dataset and the size class corresponding to the mode are given in the second column. The corresponding log(biovolume) reported on all figures is given for reference in the last column*

Class	Important property	Biovolu	Biovolu	ESD		Log(Bio V.Low)
		me (mm <sup>3</sup> ) Low	me (mm <sup>3</sup> ) Sup	(mm) Low	(mm) Sup	
1	Start of data for NBSSPuwp	5.56E-04	1.10E-03	1.02E-01	1.28E-01	
2		1.10E-03	2.19E-03	1.28E-01	1.61E-01	
3		2.19E-03	4.38E-03	1.61E-01	2.03E-01	-6
4		4.38E-03	8.78E-03	2.03E-01	2.56E-01	
5	Start of MTN data	8.78E-03	1.76E-02	2.56E-01	3.23E-01	
6		1.76E-02	3.50E-02	3.23E-01	4.06E-01	-4
7	Start of data for UVP5. sorted objects	3.50E-02	7.03E-02	4.06E-01	5.12E-01	
8	Mode in the NBSS_MTN	7.03E-02	1.41E-01	5.12E-01	6.45E-01	
9		1.41E-01	2.81E-01	6.45E-01	8.13E-01	-2
10		2.81E-01	5.56E-01	8.13E-01	1.02E+00	
11		5.56E-01	1.12E+00	1.02E+00	1.29E+00	
12	Mode in NBSS_Zuwp	1.12E+00	2.27E+00	1.29E+00	1.63E+00	0
13		2.27E+00	4.51E+00	1.63E+00	2.05E+00	
14		4.51E+00	8.99E+00	2.05E+00	2.58E+00	2
15		8.99E+00	1.80E+01	2.58E+00	3.25E+00	
16		1.80E+01	3.61E+01	3.25E+00	4.10E+00	
17	Max size of MTN data slopes	3.61E+01	7.19E+01	4.10E+00	5.16E+00	4
18	Max size of UVP data slopes	7.19E+01	1.44E+02	5.16E+00	6.50E+00	
19		1.44E+02	2.88E+02	6.50E+00	8.19E+00	
20		2.88E+02	5.72E+02	8.19E+00	1.03E+01	6

*Statistical analysis.*

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

Biovolume of copepods in two size class ( $>500\mu\text{m}$  and  $>1000\mu\text{m}$  in ESD) inferred from the UVP5 and from the multinet were compared using linear relationships. The relationship between NBSS\_Zmtn, NBSS\_Zuvp, and NBSS\_Puvp was analysed in two manners. First NBSS slopes were compared and second three cluster analysis based on the different datasets were compared. For the latter comparison, the distance were based on the Kolmogorov distance between cumulative NBSS for the size distribution analysis (Stemmann et al., 2002). In all cases, an agglomerative approach with flexible link (Lance and Williams 1967) was used with the following parameters:  $\alpha_i = 0.625$ ,  $\alpha_j = 0.625$ ,  $\beta = -0.25$ ,  $\gamma = 0$ . The correlations between various ordinations were verified using the Mantel test (which test the distance matrix, by the Baker test (which test the dendrogram shape (Baker, 1974)) and the entanglement graphs (Galili, 2015).

## Results

### *Comparison between UVP and net collected Zooplankton biovolume*

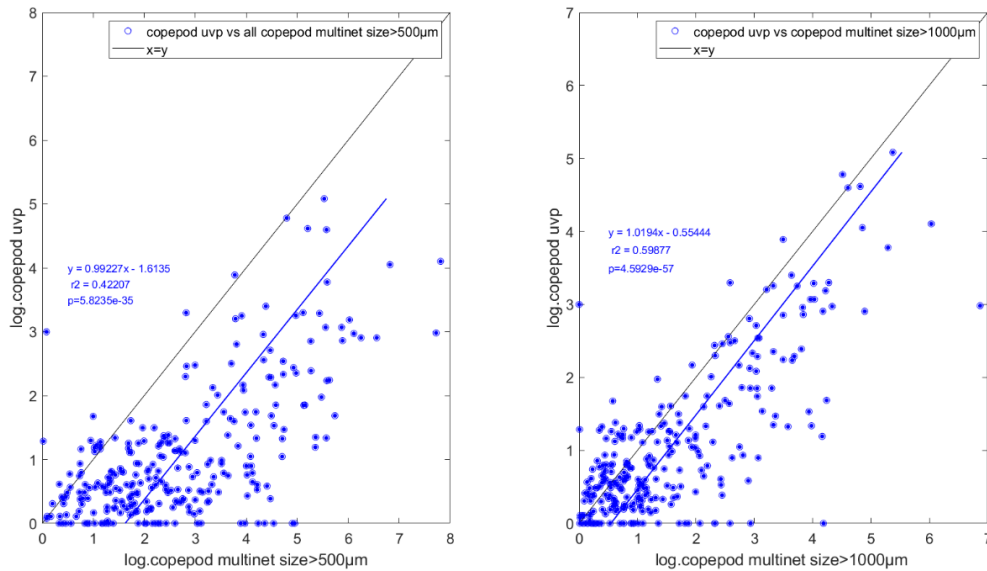


Fig 8: Comparison between net and UVP estimates of different zooplankton taxa detected by the UVP in two different size range ( $>500\mu\text{m}$  and  $>1\text{mm}$  in ESD).

In both cases, abundance estimates are significantly correlated with a slope of 1, indicating that both systems can be used to assess spatial and temporal patterns of copepods biovolume (Fig.2). However, the UVP systematically underestimates the biovolume concentration by  $4\text{ mm}^3/\text{m}^3$  when considering copepods  $<500\mu\text{m}$  but only by  $1.7\text{ mm}^3/\text{m}^3$  when considering copepods  $>1\text{mm}$ .

### *Global vertical distribution of particles and zooplankton*

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

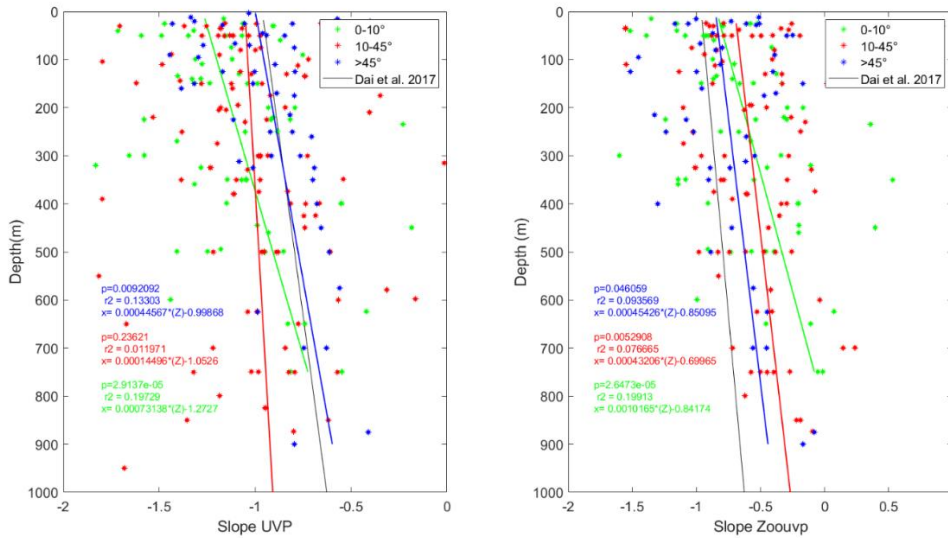


Fig 9: Vertical distribution of the slopes of NBSS\_Puwp and NBSS\_Zuwp (data points and linear models). The reference linear model for zooplankton is given as the black line.

The slopes of particles are decreasing (only significant for the polar and equatorial band) with depth (becoming flatter) with a steeper vertical gradient in the equatorial latitudinal band. However, the spread of the data points is large and the correlation significant are less than 10%. For zooplankton, the general pattern is alike also the vertical gradient is significative only for the equatorial latitudinal band (Fig.3).

### Comparison between the slopes of NBSS\_Puwp , NBSS\_Zuwp , NBSS\_Zmtn in three layers

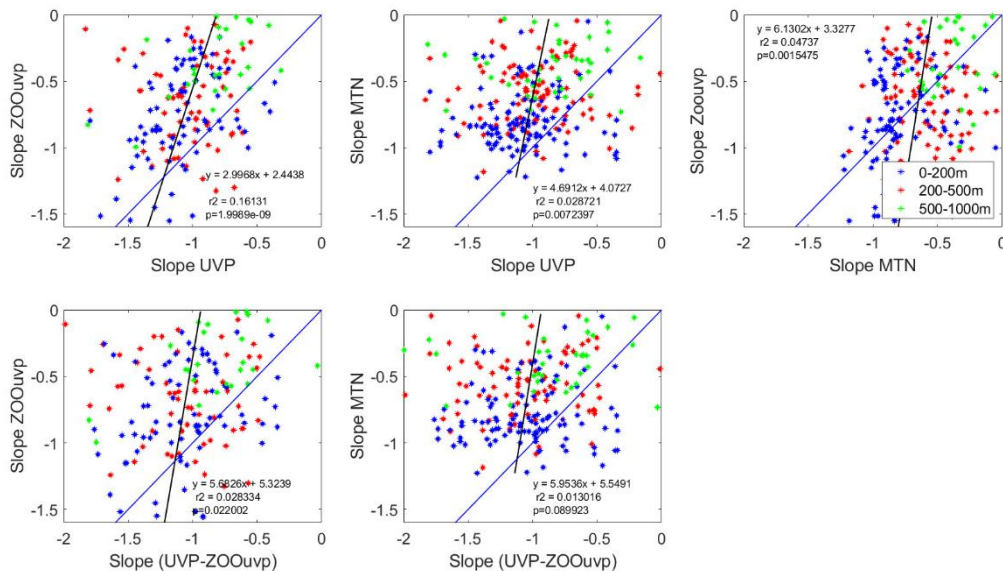


Fig 10: Correlation between NBSS slopes of marine particles, zooplankton detected by the UVP and zooplankton collected by nets. The blue line corresponds to the  $x=y$ . Data are from 0-1000m depths. The slope (UVP-Zoooup) is calculated on the  $NBSS = NBSS\_Puwp - NBSS\_Zuwp$

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

Generally, the slopes of zooplankton were above the median slope indicating that zooplankton slopes are flatter than the particle slopes (Fig. 4). In general, the slopes calculated in mesopelagic layers are flatter than in the 0-200m layer. Apart for one case, NBSS slopes calculated on the NBSS of total particles, of total particles minus zooplankton, of zooplankton by UVP and of zooplankton in net are not significantly correlated. Only the slopes calculated over total particle and the slope on only zooplankton from the UVP5 are correlated (Fig. 4, upper left). However, for the UVP5 dataset removing the zooplankton from the total count of particles reduced this correlation by a factor of 10 suggesting a strong dependency of the slope estimates over all particles to the amount of zooplankton.

The lack of correlation between NBSS\_Zmntn with NBSS\_Zuvp and NBSS\_Puvp is confirmed when comparing the matrix distance and the clustering between them (Table 3). For these two comparisons including or not the zooplankton in the total count of particles by the UVP5 had no effect on the correlation with the NBSS\_Zmntn. Contrary to the slope results, here, removing the zooplankton from total particle NBSS had no impact on the clustering.

Table 3: Comparison between NBSS\_Puvp , NBSS\_Zuvp , NBSS\_Zmntn. NBSS\_Puvp\* has been calculated by removing from the NBSS, the counts of plankton such as  $NBSS\_Puvp^* = NBSS\_Puvp - NBSS\_Zuvp$

	R mantel	P mantel	Becker coeff (indice)	Becker p (entanglement)
NBSS_Puvp/NBSS_Zuvp	0.457	8.80E-06	0.368	0.68
NBSS_Puvp/NBSS_Zmntn	0.0977	0.0013	0.082	0.53
NBSS_Zuvp/NBSS_Zmntn	-0.0011	0.5122	0.009	0.51
NBSS_Puvp*/NBSS_Zuvp	0.457	8.570E-07	0.368	0.68
NBSS_Puvp*/NBSS_Zmntn	0.098	0.002	0.082	0.53

### Global NBSS\_Puvp , NBSS\_Zuvp , NBSS\_Zmntn in three layers

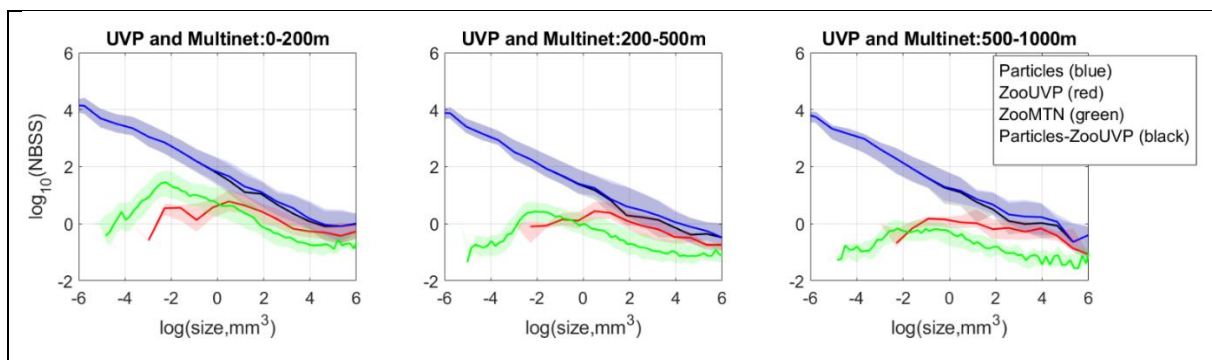


Fig 11: NBSS of all particles (blue), zooplankton detected by the UVP (red), zooplankton collected by nets (green) and all particles without zooplankton (black) in three layers (0-200, 200-500 and 500-1000m). The shaded area corresponds to the 25 and 75 quartiles around the median of all NBSS observed at the 55 stations around the world.

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

All particle NBSS showed a quasi linear decrease in biovolume with size (Fig. 5). In contrast, zooplankton NBSS imaged in situ (NBSS\_Zuvp) or collected (NBSS\_Zmtn) showed a mode in the raw distributions (position of the mode given in Table 2). Zooplankton NBSSs have always lower biovolume than particles but the proportion of zooplankton to total particle increases with size notably for size larger than  $4.51 \text{ mm}^3$  (2 mm in ESD). Zooplankton NBSS estimated by both methods show substantial differences notably at size larger than  $1.12 \text{ mm}^3$  (1.21mm in ESD). NBSS\_Zuvp have more biovolume than in the net. There are no substantial differences in the shape of the size distribution between the three depth layers although concentrations are lower in the mesopelagic.

### *Median particle and zooplankton NBSS in 6 groups defined by hierarchical clustering*

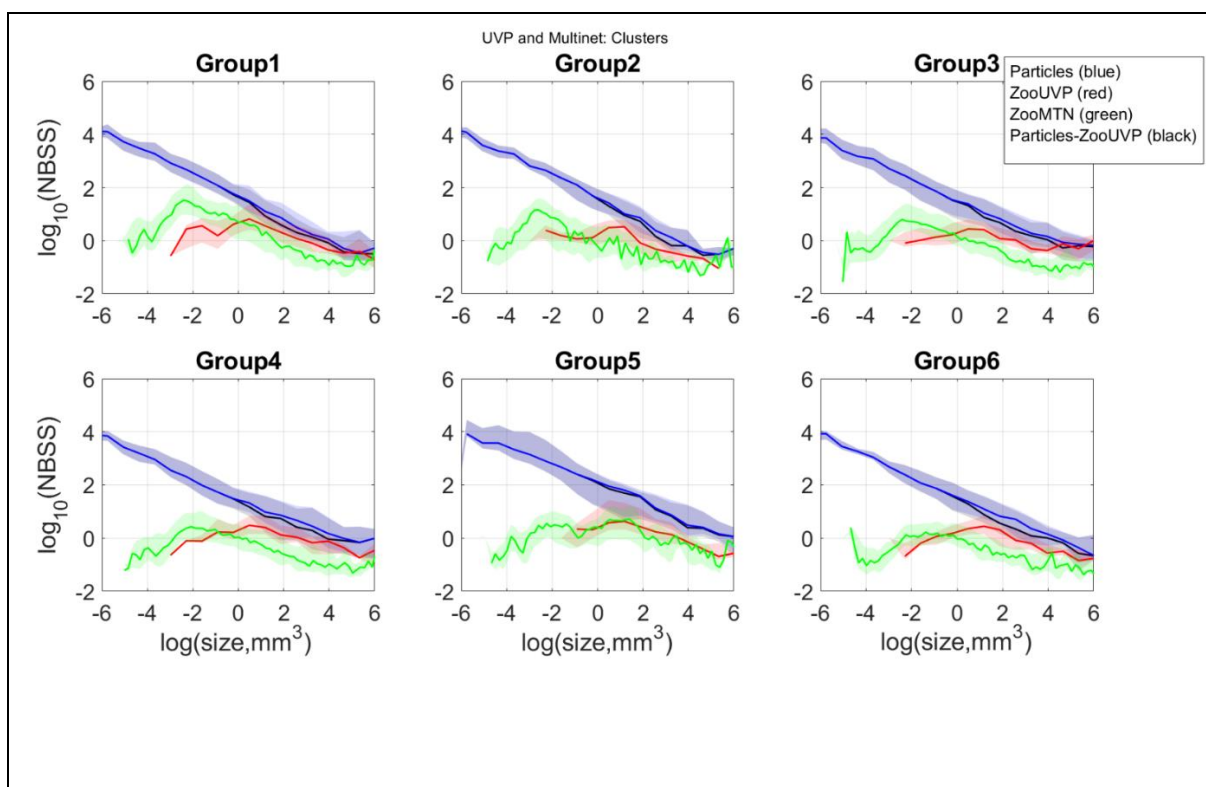


Fig 12: NBSS of marine particles (blue), zooplankton detected by the UVP (red), zooplankton collected by nets (green) and particles without zooplankton (black) in six clusters. The shaded area corresponds to the 25 and 75 quartiles around the median of all NBSS observed at the 55 stations around the world.

Median NBSS were calculated (Fig. 6) for the 6 groups of NBSS shape define by hierarchical clustering of zooplankton community composition inferred from the 284 net collected samples (see method section in Chapter III.1). In all cases, particle biovolume dominated the biovolume of zooplankton but the proportion of particles decreased with size. In two cases, group 1 and 3, zooplankton biovolume estimated by the UVP dominated particle biovolume in the largest size class ( $>288 \text{ mm}^3$  and 8mm in ESD). Zooplankton estimated with the UVP always dominated the zooplankton estimated by nets mostly in the size fraction larger than  $1.12 \text{ mm}^3$  (1.21 mm in ESD). For nets of group 5, the difference between the two zooplankton NBSS was not significant.

*Plankton contribution to total NBSS in the 6 groups*

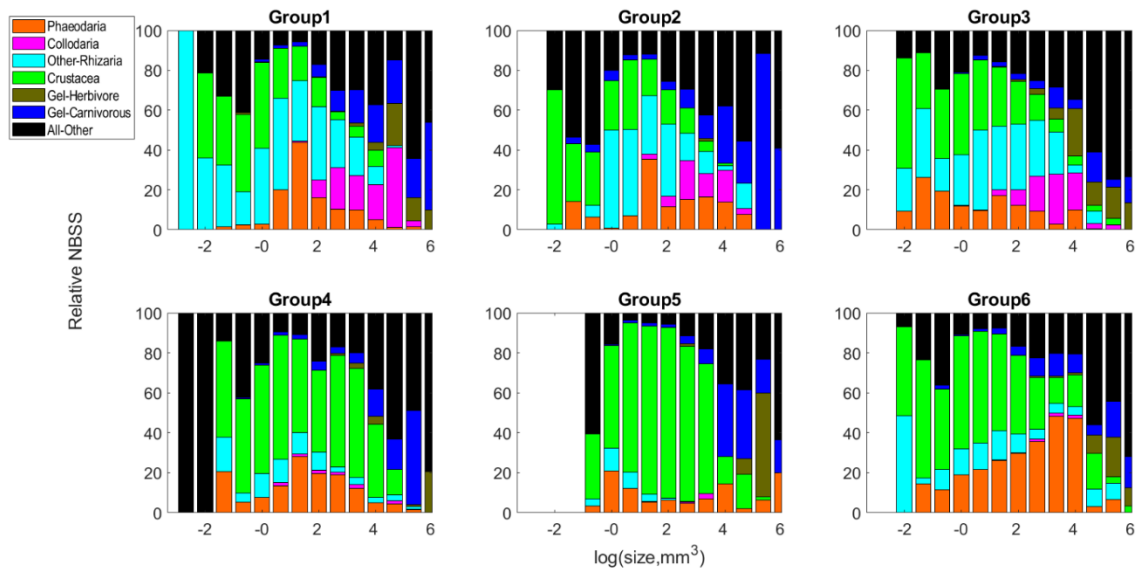


Fig 13: Contribution of total zooplankton to total (zooplankton + particle) NBSS for the 6 clusters

The 6 different groups of NBSS shape showed important differences in the composition of their NBSS (Fig. 7). Group 1, 2 and 3 had overall low contribution of crustacea compared to rhizarians (with a dominance of collodarians) and especially in the size class larger than 2mm in ESD. To the contrary, group 4, 5 showed increased contributions of crustacea compared to Rhizarians (with a dominance of phaeodarians). Group 5 was remarkable for the high contribution of phaeodarians in the large size class (>2mm in ESD) and large contribution of crustaceans in the small size class (<2mm in ESD).

### Discussion

#### *How representative to global conditions is our zooplankton and particles dataset*

To perform comparisons with other regions, the biovolume was converted into the dry mass by assuming taxa-specific relationship between size and mass (Soviadan et al., submitted, see chapter II). The 0-200m integrated zooplankton biomass estimated in the present study (50 -200 mg C m<sup>-2</sup>, see Chapter II) is within the range of or lower than those reported global database (Moriarty and O'Brien, 2013). The NBSS slopes calculated from the multinet collection (NBSS\_Zmtn) were compared to a global compilation in Chapter III.1 (see Table 7 of Soviadan et al., in prep). The comparison showed that the reported values are well with the range of observed values and that they show a consistent spatial distribution around the world ocean. They indicate that our study encompasses low productivity to high productivity systems.

The NBSS dataset for all particles were used to compare particle flux at 150m with plankton community composition (L. Guidi et al., 2016). The authors report also for particles a large range of variability in particle content spanning from the ultra-oligotrophe conditions in gyres to the mesotrophic conditions in temperate regions. Their dataset was lacking the polar stations that we include in our dataset. Therefore, one can conclude that our study spans even more extremes conditions representative of most oceanic systems. The NBSS\_Puvs slopes calculated here can be compared to an earlier global metanalysis of particle size distributions (Guidi et al., 2009). The authors used a linear fit based on the log(abundance) versus log(size) while we use a linear fit on the log(biovolume). This difference in the method yield a -3 difference in the estimates of the slope (Sprules and Barth, 2016; Vidondo et al., 1997). In their study, the median slope for all depths of the 410 profiles was about 4. This value corresponds to a NBSS slope of -1 which is similar to our study with a median value of -1 (25% quartile is -1,2 and 75% quartile is -0.8). The author did not reported a systematic decrease of the slope with depth although this situation was observed as one important pattern in several stations. The differences, in the vertical gradient between their study and our, lies also in the temperate latitudinal band investigated by both studies. They had no observation in the equatorial band where we see the largest changes.

#### *Dependency of zooplankton study to protocols*

Our results demonstrate that assessing zooplankton NBSS from the samples collected by the nets and detected in situ were different. Many studies have demonstrated that any plankton assessment is subjective to the protocol used for collection and analysis (Benfield et al., 1998; Forest et al., 2012; Harris, 2000; Remsen et al., 2004; Wiebe and Benfield, 2003). However, in the specific case of the Arctic, good agreement was found between net collected zooplankton and in situ detected organisms (Forest et al., 2012).

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

It is well known that nets have a size selective as a function of the mesh size and that they are destructives for fragile organisms (Remsen et al., 2004). In situ imaging may be better for such fragile plankton (Remsen et al., 2004; Biard et al., 2004) notably in the upper ocean of intertropical regions where large rhizarians (mostly collodarians) and trichodesmium colonies predominate (Davis and McGillicuddy, 2006; Guidi et al., 2012). However, *in situ* cameras have the disadvantage to sense in a much smaller volume preventing the analysis of community composition in single casts (Lombard et al., 2019; M. Picheral et al., 2010; Stemmann et al., 2008c) but consistent patterns can emerge when aggregating results from similar habitats. In addition, the taxonomic resolution achievable on in situ images is much less than taxonomic resolution in net samples specifically for small organisms. The consequence is that the efficiency of detection is less for the small sized organisms on images of the UVP as is shown in our study with modes of NBSS\_Zmtn being observed at size less than for the NBSS\_Zuyp. While many of these particle images were of identifiable marine snow such as larvacean houses, diatom rafts and fecal pellet strings, the majority of our unclassified images were of particles less than 1mm ESD that lacked any resolvable characteristics to aid in identification. Thus, it is possible that a large percentage of the small-unidentified particles in the UVP dataset were of small zooplankton such as copepod early life stages. To the contrary, higher image definition for the net collected zooplankton allowed to recognize organisms of smaller size than the zooplankton. Using copepods as benchmark because they are abundant and not damaged by the net collection, we show that for organisms >1mm in ESD both abundances estimates by UVP5 and by net collected are generally in agreement. Hence, the difference in the size obtained for the mode in the NBSS of zooplankton is mainly due to difference in the protocols.

Our analysis on a global scale, from oligotrophic waters to eutrophic ones, allow us to draw general conclusions on the relationship between NBSS detected in situ and those detected in net collected zooplankton. We show that in polar regions (group 6), where large copepods dominate, both NBSS converge, as also shown by Forest et al., 2012, while in regions dominated by collodarians making up to 80% of the biovolume (surface layers of inter-tropics, groups 1, 2 and 3) or by rhizarians making up to 40% of biovolume (mainly mesopelagic layers all across the latitudes, group 6) strong differences can be found between the two NBSSs.

In addition, the average size of these rhizarians is higher than crustacean. This suggest that much of plankton biovolume is missed in the net catches taken in inter-tropical regions because they do not collect efficiently the rare large rhizarians. However, because of their much lower tissue density, the impact on the zooplankton carbon content may be lower lower. To test this hypothesis, we converted the biovolume to biomass, assuming plankton specific density relationships,  $\text{gC}/\text{cm}^3$  (McConville et al., 2017) of 0.035 for Rhizarians and 0.1 for crustacea, 0.005 for gelatinous filter feeders and 0.005 for gelatinous carnivorous, and 0.05 for other plankton, we estimated for the groups of stations 1, 2 and 3 (epipelagic inter-tropical dominated by rhizarians) and group of stations 4, 5 (respectively mesopelagic across all latitudes and polar) that the biomass of Rhizarians was similar to the crustacean in the inter-tropical band and much lower in mesopelagic and polar waters (Table 4).



## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

Table. 4: Biomasses of zooplankton calculated using the NBSS\_Zuwp (full size range) at each group of stations in the epipelagic and mesopelagic layers of the oceans. Median value 0-200 (25-75%), Median value 200-1000m (25-75%)

Groups of stations	Total Plankton Biomass (mgC/m <sup>3</sup> ), 0-200 m and 200-1000m	Rhizarian's biomass (mgC/m <sup>3</sup> ), 0-200 m and 200-1000m	Crustacean biomass (mgC/ m <sup>3</sup> ), 0-200m and 200-1000m
Group 1	SRF: [2.35, 1.03, 8.65] MES: [0.39, 0.0087, 1.00]	SRF:[ 0.92, 0.20, 2.74] MES: [0.10, 0.0008 ,057]	SRF: [0.85, 0.24, 2.63] MES: [0.12, 0.0079, 0.34]
Group 2	SRF: [2.55, 1.02, 5.09] MES: [0.10, 0.071, 0.40]	SRF: [1.0, 0.13, 2.72] MES: [0.019, 0.0032, 0.089]	SRF: [0.73, 0.057, 1.03] MES: [0.0484, 0.0168, 0.3567]
Group 3	SRF: [2.9, 0.36, 6.06] MES:[0.96, 0.35, 2.64]	SRF: [0.41, 0.11, 1.101] MES: [0.38, 0.043, 1.09]	SRF: [0.45, 0.07, 1.61] MES: [0.35, 0.038, 0.83]
Group 4	SRF: [2.43, 0.55, 9.25] MES:[0.96, 0.23, 3.49]	SRF: [0.0305, 0, 0.45] MES: [0.41, 0.0408, 1.27]	SRF: [1.46, 0.16, 5.26] MES: [0.34, 0.056, 1.46]
Group 5	SRF: [2.71, 1.48, 39.62] MES:[6.78, 3.61, 20.19]	SRF: [0.0452, 0.0194, 0.1239] MES: [0.62, 0.17, 1.14]	SRF: [2.57, 1.39, 39.44] MES: [3.32, 2.21, 18.99]
Group 6	SRF: [0.86, 0.46, 1.27] MES: [2.42 ,0.50, 5.73]	SRF: [0.63, 0, 1.27] MES: [0.51, 0.032, 1.3358]	SRF: [0.22, 0, 0.45] MES: [0.47, 0.21, 3.80]

In the group 6 (only mesopelagic samples), the rhizarians (mostly phaeodarians) had 3 times higher biomass than crustacean. Biomass found in this study maybe underestimated because they were calculated over the full size range, including the organisms below the mode of the NBSS. However, the biomass calculated here and their spatial patterns are consistent with previous estimates (Biard et al., 2016).

However, there is a strong variability which depends on the type of the ecosystem and the balance between the fraction of crustacea (mainly copepods) and Rhizarians. Collodaria are inter-tropical and epipelagic, being up to 80% of the biovolume confirming previous studies (Biard et al., 2016), while phaeodarians are mostly mesopelagic (Biard and Ohman, 2020) where they can reach 40% of the biovolume of all living organisms of similar size. It is noticeable that the contribution of large phaeodarians is increased in the mesopelagic layer relative to the surface layer. In temperate to polar regions where copepods dominate the contributions of rhizarians falls. The difference in the accuracy of estimating size and abundance of these two groups (crustacea and rhizarians) may be at the origin of the lack of correlation between the slopes of NBSS\_Zmtn and NBSS\_Zuwp. To test this hypothesis, we recalculated the correlations between NBSS slopes of plankton collected in the nets and those sized on the images in situ, of only crustaceans which are believed to be well quantified by both systems (Fig. 8). The correlation was not significant suggesting that other reasons than only the type of plankton may explain the differences.

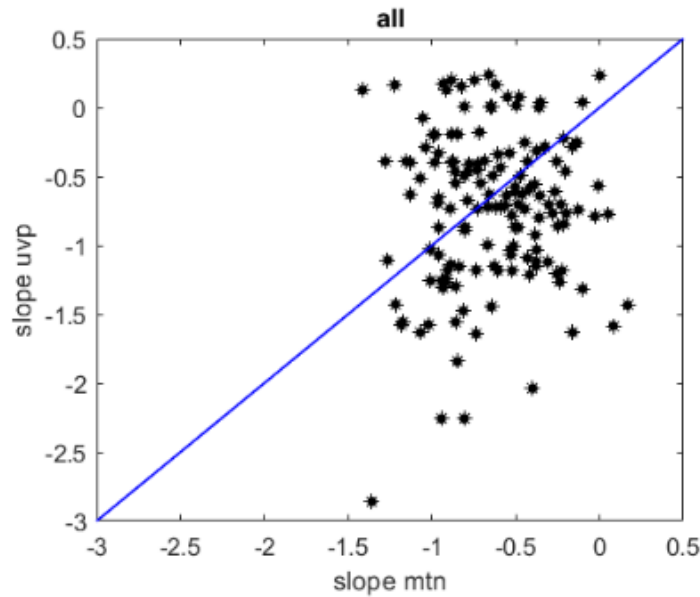


Fig 14: Slopes of NBSS\_Zuvp as a function of slopes NBSS\_Zmtn calculated only the using the crustacean.

Apart from the methodological biased for assessing plankton NBSS, the consequences of this un-expected importance of Rhizarians has consequences on the shape of all particle NBSS. In terms of biovolume, contribution of rhizarians to the total zooplankton biovolume increase with size (group 1, 2, 3, 4 and 6) or even equal the one of marine snow type particles (groups 1 and 3). Therefore at large size range >2mm, care must be taken when interpreting particle as detritus or as resulting from purely physical aggregating processes (eg coagulation, Jackson 1990). At size >8 mm in ESD, particles may simply be colonies of collodarians. Particle size spectra have often been used to calculate potential vertical flux using allometric relationship with size (Stemmann et al., 2004; Guidi et al., 2009). Those estimates may be affected if a significant proportion of particles is in fact non sinking organisms. However, this is unlikely to be the case because the size range taken by most studies is limited to 1.5 mm in ESD (Guidi et al., 2008a) to avoid the variability induced by rare large objects. In one attempt, Kiko et al., 2020 (Kiko et al., 2020b) have calculated the flux by subtracting the zooplankton NBSS. They showed that flux estimates were not greatly affected. However, this is certainly a bias to consider in future studies in which all objects (including aggregates) are recognized using the new development in image analysis and classification (Trudnowska and et al, in press).

*Is turbulence also a process to explain why zooplankton and particles NBSS converge at large size?*

In terms of biovolume, small particles (<650µm) are 10 time more abundant that hard bodies zooplankton collected by the net but this ratio decrease with size to 4-5 at a size of 2mm (Fig. 6). The role of large badly collected organisms (trichodesmium and rhizarians) by nets is

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

suggested as one possibility. This aspect is discussed above and is consistent with earlier studies performed in the epipelagic layer of the ocean (Stemmann and Boss, 2012; Forest et al., 2012; Biard et al.; 2016, 2020).

The novelty in this study is to confirm this relationship into the mesopelagic layer (mainly group 6) for which few data were available. There, we hypothesise that such crossing of NBSS occurs also because of the fragmentation of aggregates by shear or due to zooplankton swimming activity known to be important in the upper ocean is reduced in the mesopelagic layer. Indeed, disaggregation is usually believed to result from the fluid forces on aggregates caused by resistance of water to a falling object or by shear forces associated with turbulence, including that from animal swimming. In the surface layer, disaggregation of larger, faster sinking particles could occur through fragmentation by zooplankton (Dilling and Alldredge, 2000, Iversen and Poulsen, 2007, Giering et al. 2014, Cavan et al. 2017) or through break up by shear specially on large particles because the fluid forces are greater for larger particles, leading to faster disaggregation for them (Jackson et al., 1995; Ruiz 1997). But in the mesopelagic, shear is reduced and zooplankton concentration are low and therefore these fragmentation processes may be less intense explaining the higher contribution of marine snow at larger size in the mesopelagic.

### *Are zooplankton size distributions and particle size distribution correlated?*

Earlier works have shown that plankton and particle NBSS changes with different factors related to latitude, depth, time of the day which have impact on the community composition of the primary producers. Then biological bottom up (growth) and top down (predation, detritus production) processes as well as physical processes (coagulation) control the NBSS. It is observed that high latitude systems with larger primary producers have larger zooplankton (see chapter III.1 and also the review in Brandao et al., in prep) and also larger aggregates (Kiko et al., in prep). So the possibility that larger zooplankton would favour the formation of larger particles exist.

To answer this question, here, we only discuss the NBSS of particles from which the zooplankton has been removed. Our results do not show any correlation between zooplankton observed in situ or in net with the particle NBSS. This result suggests that the proportion of particles originating from the zooplankton (feces, molts) in the total particle population is low or that zooplankton trophic activity do not substantially affects particle size distributions. In the rare case where plankton were sorted together with particles into categories during an Arctic bloom (Trudnowska and et al, in press), the abundance of zooplankton and their possible detritus were low and the exact role of zooplankton in producing or transforming particles could not be assessed but may have been low. Such results are little contradicting other studies suggesting that zooplankton trophic activity may be important to break large sinking particles (Stemmann et al., 2004; Giering et al., 2014).

In the future, systematic classification of all objects detected by cameras observing the ocean realm (Lombard et al., 2019) may help to solve this question

## References

- Allredge, A. L., and C. Gotschalk. 1988. "In Situ Settling Behavior of Marine Snow." *Limnology and Oceanography* 33 (3): 339–51.
- Allredge, A. L., and C. C. Gotschalk. 1989. "Direct Observations of the Mass Flocculation of Diatom Blooms: Characteristics, Settling Velocities and Formation of Diatom Aggregates." *Deep-Sea Research* 36 (2A): 159–71.
- Allredge, A. L., C. Gotschalk, U. Passow, and U. Riebesell. 1995. "Mass Aggregation of Diatom Blooms: Insights from a Mesocosm Study." *Deep-Sea Research Part I* 42 (1): 9–27.
- Allredge, A. L., and M. W. Silver. 1988. "Characteristics, Dynamics and Significance of Marine Snow." *Progress in Oceanography* 20 (1): 41–82.
- Allredge, A. L., and M. J. Youngbluth. 1985. "The Significance of Macroscopic Aggregates (Marine Snow) as Sites For Heterotrophic Bacterial Production in the Mesopelagic Zone of the Subtropical Atlantic." *Deep-Sea Research* 32: 1445–56.
- Bathmann, U., M. H. Bundy, M. E. Clarke, T. J. Cowles, K. Daly, H. G. Dam, M. M. Dekshenieks, et al. 2001. "Future Marine Zooplankton Research - a Perspective." *Marine Ecology-Progress Series* 222: 297–308.
- Benfield, M. C., P. Grosjean, P. F. Culverhouse, X. Irigoien, M. E. Sieracki, A. Lopez-Urrutia, H. G. Dam, et al. 2007. "RAPID: Research on Automated Plankton Identification." *Oceanography* 20 (2).
- Benfield, M. C., P. H. Wiebe, T. K. Stanton, C. S. Davis, S. M. Gallager, and C. H. Greene. 1998. "Estimating the Spatial Distribution of Zooplankton Biomass by Combining Video Plankton Recorder and Single-Frequency Acoustic Data." *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 45 (7): 1175-+.
- Berelson, W. M. 2001. "The Flux of Particulate Organic Carbon Into the Ocean Interior: A Comparison of Four U.S. JGOFS Regional Studies." *Oceanography* 14: 59–67.
- Biard, Tristan, and Mark D Ohman. 2020. "Vertical Niche Definition of Test-bearing Protists (Rhizaria) into the Twilight Zone Revealed by in Situ Imaging." *Limnology and Oceanography* 65 (11): 2583–2602.
- Biard, Tristan, Lars Stemmann, Marc Picheral, Nicolas Mayot, Pieter Vandromme, Helena Hauss, Gabriel Gorsky, Lionel Guidi, Rainer Kiko, and Fabrice Not. 2016. "In Situ Imaging Reveals the Biomass of Giant Protists in the Global Ocean." *Nature* 532 (7600): 504-+. <https://doi.org/10.1038/nature17652>.
- Burd, A. B., D. A. Hansell, D. K. Steinberg, T. R. Anderson, J. Aristegui, F. Baltar, S.

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

R. Beupre, et al. 2010. “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): 1557–71. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.022>.

Checkley, D. M., R. E. Davis, A. W. Herman, G. A. Jackson, B. Beanlands, and L. A. Regier. 2008. “Assessing Plankton and Other Particles in Situ with the SOLOPC.” *Limnology and Oceanography* 53 (5): 2123–36.

Christiansen, Svenja, Henk-Jan Hoving, Florian Schuette, Helena Hauss, Johannes Karstensen, Arne Koertzinger, Simon-Martin Schroeder, et al. 2018. “Particulate Matter Flux Interception in Oceanic Mesoscale Eddies by the Polychaete *Poecobius* Sp.” *Limnology and Oceanography* 63 (5): 2093–2109. <https://doi.org/10.1002/lno.10926>.

Davis, Cabell S, and Dennis J McGillicuddy. 2006. “Transatlantic Abundance of the N<sub>2</sub>-Fixing Colonial Cyanobacterium *Trichodesmium*.” *Science* 312 (5779): 1517–20.

Dennett, M. R., D. A. Caron, A. F. Michaels, S. M. Gallager, and C. S. Davis. 2002. “Video Plankton Recorder Reveals High Abundances of Colonial Radiolaria in Surface Waters of the Central North Pacific.” *Journal of Plankton Research* 24 (8): 797–805.

Forest, A., L. Stemmann, M. Picheral, L. Burdorf, D. Robert, L. Fortier, and M. Babin. 2012. “Size Distribution of Particles and Zooplankton across the Shelf-Basin System in Southeast Beaufort Sea: Combined Results from an Underwater Vision Profiler and Vertical Net Tows.” *Biogeosciences* 9 (4): 1301–20. <https://doi.org/10.5194/bg-9-1301-2012>.

Francois, R., S. Honjo, R. Krishfield, and S. Manganini. 2002. “Factors Controlling the Flux of Organic Carbon to the Bathypelagic Zone of the Ocean.” *Global Biogeochemical Cycles* 16 (4): [doi:10.1029/2001GB001722].

Gallienne, C. P., and Robins. D. B. 2001. “Is *Oithona* the Most Important Copepod in the World’s Oceans?” *Journal of Plankton Research* 23 (12): 1421–32.

Gehlen, M., L. Bopp, N. Ernprin, O. Aumont, C. Heinze, and O. Raguencau. 2006. “Reconciling Surface Ocean Productivity, Export Fluxes and Sediment Composition in a Global Biogeochemical Ocean Model.” *Biogeosciences* 3 (4): 521–37.

Gorsky, G., M. D. Ohman, M. Picheral, S. Gasparini, L. Stemmann, J.-B. Romagnan, A. Cawood, S. Pesant, C. Garcia-Comas, and F. Prejger. 2010. “Digital Zooplankton Image Analysis Using the ZooScan Integrated System.” *Journal of Plankton Research* 32 (3): 285–303. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp124>.

Guidi, L., P. H. R. Calil, S. Duhamel, K. M. Bjorkman, S. C. Doney, G. A. Jackson, B. L. Li, et al. 2012. “Does Eddy-Eddy Interaction Control Surface Phytoplankton Distribution and Carbon Export in the North Pacific Subtropical Gyre?” *Journal of Geophysical Research-*

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

*Biogeosciences* 117 (June).

Guidi, L., S. Chaffron, L. Bittner, D. Eveillard, A. Larhlimi, S. Roux, Y. Darzi, et al. 2016. “Plankton Networks Driving Carbon Export in the Oligotrophic Ocean.” *Nature* 532 (7600): 465–+.

Guidi, L., G. Gorsky, H. Claustre, J. C. Miquel, M. Picheral, and L. Stemann. 2008. “Distribution and Fluxes of Aggregates > 100  $\mu$  m in the Upper Kilometer of the South-Eastern Pacific.” *Biogeosciences* 5 (5): 1361–72.

Guidi, Lionel, Louis Legendre, Gabriel Reygondeau, Julia Uitz, Lars Stemann, and Stephanie A. Henson. 2015. “A New Look at Ocean Carbon Remineralization for Estimating Deepwater Sequestration.” *Global Biogeochemical Cycles* 29 (7): 1044–59. <https://doi.org/10.1002/2014GB005063>.

Guidi, Lionel, Lars Stemann, George A. Jackson, Frederic Ibanez, Herve Claustre, Louis Legendre, Marc Picheral, and Gabriel Gorsky. 2009. “Effects of Phytoplankton Community on Production, Size and Export of Large Aggregates: A World-Ocean Analysis.” *Limnology and Oceanography* 54 (6): 1951–63. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6.1951>.

Harris, R. et al. 2000. *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press.

Iversen, M. H., and H. Ploug. 2010. “Ballast Minerals and the Sinking Carbon Flux in the Ocean: Carbon-Specific Respiration Rates and Sinking Velocity of Marine Snow Aggregates.” *Biogeosciences* 7 (9): 2613–24. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2613-2010>.

Jackson, G. A. 1990. “A Model of the Formation of Marine Algal Flocs by Physical Coagulation Processes.” *Deep-Sea Research* 37 (8A): 1197–1211.

———. 2005. “Coagulation Theory and Models of Oceanic Plankton Aggregation.” In *Flocculation in Natural and Engineered Environmental Systems*, edited by I. Droppo, G. Leppard, S. Liss, and T. Milligan, 271–92. Boca Raton, Fla: CRC Press.

Karl, D. M., G. A. Knauer, and J. H. Martin. 1988. “Downward Flux of Particulate Organic-Matter in the Ocean - a Particle Decomposition Paradox.” *Nature* 332 (6163): 438–41.

Kiko, Rainer, Peter Brandt, Svenja Christiansen, Jannik Faustmann, Iris Kriest, Elizandro Rodrigues, Florian Schütte, and Helena Hauss. 2020. “Zooplankton-Mediated Fluxes in the Eastern Tropical North Atlantic.” *Frontiers in Marine Science* 1.

Lombard, Fabien, Emmanuel Boss, Anya M. Waite, Meike Vogt, Julia Uitz, Lars Stemann, Heidi M. Sosik, et al. 2019. “Globally Consistent Quantitative Observations of Planktonic Ecosystems.” *Frontiers in Marine Science* 6 (April). <https://doi.org/10.3119/fmars.2019.00196>.

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

Martin, J. H., G. A. Knauer, D. M. Karl, and W. W. Broenkow. 1987. "VERTEX: Carbon Cycling in the Northeast Pacific." *Deep-Sea Research* 34 (2A): 267–85.

McConville, Kristian, Angus Atkinson, Elaine S Fileman, John I Spicer, and Andrew G Hirst. 2017. "Disentangling the Counteracting Effects of Water Content and Carbon Mass on Zooplankton Growth." *Journal of Plankton Research* 39 (2): 246–56.

Moriarty, Roisin, and TD O'Brien. 2013. "Distribution of Mesozooplankton Biomass in the Global Ocean." *Earth System Science Data* 5 (1): 45–55.

Pesant, Stéphane, Fabrice Not, Marc Picheral, Stefanie Kandels-Lewis, Noan Le Bescot, Gabriel Gorsky, Daniele Iudicone, et al. 2015. "Open Science Resources for the Discovery and Analysis of Tara Oceans Data." *Scientific Data* 2 (May): 150023. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.23>.

Picheral, M., L. Guidi, L. Stemmann, D. M. Karl, G. Iddaoud, and G. Gorsky. 2010. "The Underwater Vision Profiler 5: An Advanced Instrument for High Spatial Resolution Studies of Particle Size Spectra and Zooplankton." *Limnology and Oceanography-Methods* 8 (September): 462–73. <https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.462>.

Remsen, A., T. L. Hopkins, and S. Samson. 2004. "What You See Is Not What You Catch: A Comparison of Concurrently Collected Net, Optical Plankton Counter, and Shadowed Image Particle Profiling Evaluation Recorder Data from the Northeast Gulf of Mexico." *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 51 (1): 129–51.

Riebesell, U. 1991a. "Particle Aggregation during a Diatom Bloom. 2. Biological Aspects." *Marine Ecology-Progress Series* 69 (3): 281–91.

———. 1991b. "Particle Aggregation during a Diatom Bloom. I. Physical Aspects." *Marine Ecology-Progress Series* 69: 273–80.

Roullier, F., L. Berline, L. Guidi, X. Durrieu De Madron, M. Picheral, A. Sciandra, S. Pesant, and L. Stemmann. 2014. "Particle Size Distribution and Estimated Carbon Flux across the Arabian Sea Oxygen Minimum Zone." *Biogeosciences* 11 (16): 4541–57. <https://doi.org/10.5194/bg-11-4541-2014>.

Sarah L. C. Giering, Richard Sanders, Richard S. Lampitt, Thomas R. Anderson, Christian Tamburini, Mehdi Boutrif, Mikhail V. Zubkov, et al. 2014. "Reconciliation of the Carbon Budget in the Ocean's Twilight Zone." *Nature* 507: 17. <https://doi.org/10.1038/nature13123>.

Sprules, William Gary, and Lauren Emily Barth. 2016. "Surfing the Biomass Size Spectrum: Some Remarks on History, Theory, and Application." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73 (4): 477–95.

## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

Stemmann, L., and E. Boss. 2012. “Plankton and Particle Size and Packaging: From Determining Optical Properties to Driving the Biological Pump.” *Annual Review of Marine Science*, Vol 4 4: 263–90. [https://doi.org/Doi 10.1146/Annurev-Marine-120710-100853](https://doi.org/Doi%2010.1146/Annurev-Marine-120710-100853).

Stemmann, L., G. A. Jackson, and G. Gorsky. 2004. “A Vertical Model of Particle Size Distributions and Fluxes in the Midwater Column That Includes Biological and Physical Processes - Part II: Application to a Three Year Survey in the NW Mediterranean Sea.” *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 51 (7): 885–908. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.002>.

Stemmann, L., L. Prieur, L. Legendre, I. Taupier-Letage, M. Picheral, L. Guidi, and G. Gorsky. 2008. “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): 1–20.

Stemmann, L., Marsh Youngbluth, Kevin Robert, Aino Hosia, Marc Picheral, Harriet Paterson, Frederic Ibanez, Lionel Guidi, Fabien Lombard, and Gabriel Gorsky. 2008. “Global Zoogeography of Fragile Macrozooplankton in the Upper 100-1000 m Inferred from the Underwater Video Profiler.” *Ices Journal of Marine Science* 65 (3): 433–42. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn010>.

Stemmann, Lars, Marc Picheral, Lionel Guidi, Fabien Lombard, Franck Prejger, Hervé Claustre, and Gabriel Gorsky. 2012. “Assessing the Spatial and Temporal Distributions of Zooplankton and Marine Particles Using the Underwater Vision Profiler.” *Sensors for Ecology*, 119.

Trudnowska, E., and et al. in press. “Marine Snow Morphology Illuminates the Evolution of Phytoplankton Blooms and Determines Their Subsequent Vertical Export.” *Nature Communications*, in press.

Turner, J. T. 2002. “Zooplankton Fecal Pellets, Marine Snow and Sinking Phytoplankton Blooms.” *Aquatic Microbial Ecology* 27 (1): 57–102.

Uitz, Julia, Hervé Claustre, André Morel, and Stanford B. Hooker. 2006. “Vertical Distribution of Phytoplankton Communities in Open Ocean: An Assessment Based on Surface Chlorophyll.” *Journal of Geophysical Research* 111 (C8). <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>.

Vidondo, B., Y. T. Prairie, J. M. Blanco, and C. M. Duarte. 1997. “Some Aspects of the Analysis of Size Spectra in Aquatic Ecology.” *Limnology and Oceanography* 42 (1): 184–92.

Warren, J. D., T. K. Stanton, M. C. Benfield, P. H. Wiebe, D. Chu, and M. Sutor. 2001. “In Situ Measurements of Acoustic Target Strengths of Gas-Bearing Siphonophores.” *Ices Journal of Marine Science* 58 (4): 740–49.



## Chapitre III.2: Contribution du mésozooplancton au spectre de taille

Wiebe, P. H., and M. C. Benfield. 2003. “From the Hensen Net toward Four-Dimensional Biological Oceanography.” *Progress in Oceanography* 56 (1): 7–136.

### Acknowledgement

Tara Oceans (which includes both the Tara Oceans and Tara Oceans Polar Circle expeditions) would not exist without the leadership of the Tara Ocean Foundation and the continuous support of 23 institutes (<https://oceans.taraexpeditions.org/>). We further thank the commitment of the following sponsors: CNRS (in particular Groupement de Recherche GDR3280 and the Research Federation for the Study of Global Ocean Systems Ecology and Evolution FR2022/Tara Oceans-GOSEE), the European Molecular Biology Laboratory (EMBL), the French Ministry of Research, and the French Government “Investissements d’Avenir” programs OCEANOMICS (ANR-11-BTBR-0008), the EMBRC-France (ANR-10-INBS-02). Funding for the collection and processing of the Tara Oceans data set was provided by NASA Ocean Biology and Biogeochemistry Program under grants NNX11AQ14G, NNX09AU43G, NNX13AE58G, and NNX15AC08G (to the University of Maine); the Canada Excellence research chair on remote sensing of Canada’s new Arctic frontier; and the Canada Foundation for Innovation. We also thank Agnès b. and Etienne Bourgois, the Prince Albert II de Monaco Foundation, the Veolia Foundation, Region Bretagne, Lorient Agglomeration, Serge Ferrari, Worldcourier, and KAUST for support and commitment. The global sampling effort was enabled by countless scientists and crew who sampled aboard the Tara from 2009–2013, and we thank MERCATOR-CORIOLIS and ACRI-ST for providing daily satellite data during the expeditions. We are also grateful to the countries who graciously granted sampling permission.

### Supplementary

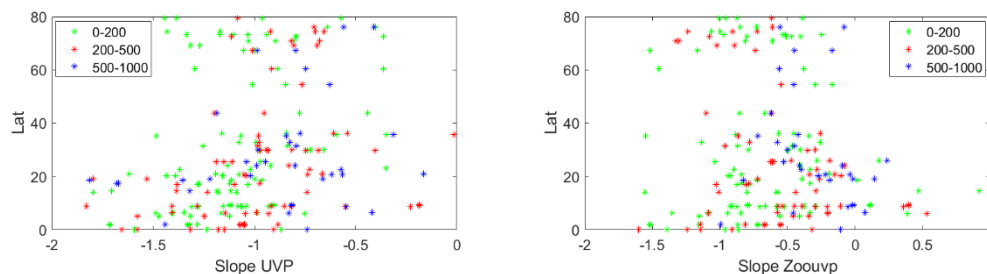


Fig SM 1 : Latitudinal distribution of NBSS\_Puwp and NBSS\_Zuwp slopes in three depth layers

## **Chapitre IV : Distribution en taille, budget de la respiration et de l'excrétion des crustacés dans la zone inter-tropicale de l'océan mondial : TARA Océans-GEOMAR-MALASPINA**

### **IV.1. Introduction**

Dans les écosystèmes marins, le zooplancton joue un rôle important en transférant l'énergie de la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs. Il assure le lien entre les niveaux trophiques primaires et tertiaires (Kruse et al., 2010). En tant que contributeur à la pompe biologique, le zooplancton contribue au transport des matières organiques particulaires de la surface vers les couches plus profondes des régions océaniques (> 200 m de profondeur) soit par la production de pelotes fécales et déchets qui sédimentent dans la colonne d'eau soit à travers le transport actif lors des migrations verticales (Buesseler et al., 2007; Steinberg and Landry, 2017; Turner, 2015). Le zooplancton se nourrit de toutes sortes de petites particules, du phytoplancton, des détritiques, du microzooplancton et produit des pelotes fécales contribuant au flux passif hors de la surface car elles s'enfoncent beaucoup plus rapidement que les particules individuelles ingérées (Liszka et al., 2019). La taille des proies et des prédateurs dans ces mécanismes de production et de transformation des flux particulaires est importante pour estimer les activités métaboliques telles que le broutage et la respiration (Ikeda, 2014) et la sédimentation des pelotes fécales (Stamieszkin et al., 2015; Turner, 2015). Les changements dans la distribution en taille et dans la composition du zooplancton peuvent aller de pair avec des changements dans les flux biogéochimiques entraînés par le zooplancton malgré une biomasse inchangée. Si nous voulons parvenir à une compréhension plus complète du cycle biogéochimique, il est donc essentiel d'observer la distribution en taille du zooplancton estimée aujourd'hui grâce aux méthodes optiques (Gorsky et al., 2010). L'analyse de la distribution de la biomasse par taille est une approche non taxonomique pour étudier la structure et la fonction de l'écosystème pélagique. Dans cette approche, chaque individu du système est affecté dans une classe de taille. L'avantage de l'agrégation d'une telle approche est qu'elle réduit la complexité du système à un niveau gérable (Quinones et al., 2003).

La pente et l'interception à l'origine du spectre en taille de la biomasse normalisée (NBSS) indiquent respectivement l'efficacité du transfert et la production primaire de l'écosystème marin (Marcolin et al., 2013; Zhou, 2006). Ces dernières années, les spectres de taille évalués par le NBSS grâce au système ZooScan ont été largement utilisés pour analyser les propriétés biologiques des écosystèmes marins (Dai et al., 2016; García-Comas et al., 2014; Marcolin et al., 2013; Ohman, 2012; Schultes et al., 2013) mais peu d'informations sont actuellement disponibles concernant la distribution verticale du NBSS du zooplancton jusque dans les grandes profondeurs dans les océans du monde et en particulier dans les zones anoxiques des grandes OMZ. Cependant les informations sur la distribution verticale de la communauté de zooplancton sont importantes pour améliorer notre compréhension de l'écosystème (Chisholm, 2000; Guidi et al., 2016; Yamaguchi et al., 2002). Les zones à

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

minimum d'oxygène définissent la répartition du zooplancton y compris sa taille dans l'écosystème pélagique des océans subtropicaux et tropicaux (Auel and Verheye, 2007; Saltzman and Wishner, 1997; Wishner et al., 1998). L'expansion de ces zones peut avoir des effets sur la respiration du zooplancton et vice versa. L'excrétion du mésozooplancton par contre fournit une fraction substantielle des besoins de nutriments estimés en N (azote) et P (phosphore) du phytoplancton (>50% dans l'Atlantique oligotrophique tropical et subtropical (Isla and Anadón, 2004)), ce qui favorise en retour la croissance du zooplancton. L'ingestion et la respiration du carbone du mésozooplancton en profondeur sont estimées respectivement à 34-63% et 17-32% de la production primaire en haute mer (Hernández-León and Ikeda, 2005).

La taxonomie du zooplancton et les NBSS ont été analysés dans les chapitres II et III pour le zooplancton et les particules observées lors de la campagne TARA (57 stations dans l'océan mondial). Les résultats ont montré dans les zones inter-tropicales que les OMZ structuraient la forme des NBSS mais qu'une grande variabilité était présente. L'activité du zooplancton (respiration et excrétion) n'avait pas été abordée de manière détaillée. Cette étude porte sur un nouveau jeu de données plus complet et homogène d'images du zooplancton précisément des crustacés lors des expéditions TARA Océans, GEOMAR et MALASPINA, ainsi que sur les mesures associées de leurs conditions environnementales. Les activités de respiration et d'excrétion du zooplancton, calculées à partir de règles allométriques, ont été restreintes aux crustacés pour lesquelles la mesure de taille est moins biaisée. Néanmoins, ce groupe est dominant et constitue plus de 90% de l'abondance du mésozooplancton dans l'océan et très essentielle pour l'écosystème marin et les processus biogéochimiques à travers les couches profondes à l'échelle mondiale.

L'objectif de ce chapitre est triple :

- présenter le travail d'homogénéisation des jeux de données de spectre de taille (NBSS) du mésozooplancton comprenant 177 stations obtenu à partir des trois expéditions (TARA Océans, GEOMAR et MALASPINA) et 5x177 échantillons. Nous évaluerons la qualité des données ainsi que les facteurs de variance (campagnes, profondeur, jour/nuit) sur des indicateurs de la taille (ESD, pente du NBSS, biovolume). Cette présentation comprend des éléments dans la section méthode, résultat et discussion.
- effectuer une typologie des formes des NBSS dans les zones inter-tropicales et la corrélérer avec les variables environnementales disponibles. Les résultats sont d'abord présentés puis discutés. Nous chercherons à répondre aux questions suivantes : Existe-t-il des communautés de crustacés présentant des spectres de tailles différents à l'échelle globale ? Quelles sont leurs caractéristiques ?
- estimer les taux de respiration et d'excrétion du mésozooplancton en distinguant les bassins océaniques. Nous comparerons ces estimations à la production primaire donnée par les satellites et aux flux verticaux de carbone calculés à partir des données de l'UVP5.

## IV.2. Matériels et Méthodes

### IV.2.1. Les données d'hydrologie, d'optique, d'imagerie et de satellites

**TARA:** Une rosette CTD (conductivité, température, profondeur) équipée de capteurs optiques a été déployée pour mesurer les paramètres physico-chimiques qui caractérisent la colonne d'eau. La température et la conductivité ont été mesurées depuis la surface jusqu'à une profondeur maximale de 1300 m à l'aide d'un CTD Seabird 911 monté sur un échantillonneur Sea-Bird Carousel avec 10 bouteilles Niskin. Les capteurs supplémentaires suivants ont été montés pour la mesure des propriétés optiques de l'eau utilisées comme indicateurs biogéochimiques : fluorimètre (modèle Wetlab ECO-AFL/FL), capteur d'oxygène dissous (modèle SBE 43), capteur de nitrate (ISUS avec une profondeur nominale maximale de 1000m Satlantic SA), un transmissiomètre de 25 cm pour les particules 0.5-20  $\mu\text{m}$  (WETLabs), un rétrodiffuseur à longueur d'onde pour les particules 0,5-20  $\mu\text{m}$  (WETLabs), et un profileur de vision sous-marine 5 (UVP5) (Picheral et al., 2010) pour les particules  $>100 \mu\text{m}$  et le zooplancton  $>600 \mu\text{m}$  (Hydroptique). Les flux verticaux de particules ont été calculés avec une méthode standard (Guidi et al., 2015). La production primaire nouvelle NPP en  $\text{mgCm}^{-2}\text{j}^{-1}$  (<https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.875577>) à chaque station de TARA a été calculée comme une moyenne sur une période de 1 mois autour de la station d'échantillonnage (produit VGPM, calculé à partir de données Chl $a$ , (Behrenfeld and Falkowski, 1997)).

**GOMAR :** La température, la salinité, la chlorophylle et la concentration en oxygène ont été mesurées à l'aide d'un CTD SBE 11 plus Seabird (conductivité, température, profondeur) équipé de deux capteurs d'oxygène (calibrés pendant les croisières avec des échantillons discrets) et d'une sonde de fluorescence. En outre, l'UVP5 a été monté sur le CTD pour mesurer l'abondance et la distribution en taille des particules ainsi que l'abondance de *Trichodesmium* sp (Kiko et al., 2020). Le nitrate a été analysé à bord ou après stockage à  $-20^{\circ}\text{C}$  d'après (Grasshoff et al., 2009).

**MALASPINA :** La température, la salinité, la fluorescence et la concentration en oxygène ont été mesurées à l'aide des profils verticaux d'un système CTD 911 (conductivité, température, profondeur) monté sur un échantillonneur à rosette. La CTD ne disposait pas d'UVP5.

### IV.2.2. Echantillons du Zooplancton et digitalisation

**TARA:** La campagne TARA a eu lieu entre 2009 et 2013 et les détails de la campagne sont donnés au chapitre II et aussi III. En résumé, 57 stations ont été visitées avec le multinet dans 7 océans différents à travers l'océan mondial. Le jeu de données TARA a été échantillonné à l'aide d'un filet de maille  $300\mu\text{m}$  avec une ouverture de  $0.25\text{m}^2$ , au total cinq (5) filets par station. Certaines stations (10 au total) ont été échantillonnées à la fois de jour comme de nuit, les autres sont soit opérées le jour ou la nuit. Les profondeurs d'échantillonnage sont variables durant la campagne en fonction des caractéristiques de la colonne d'eau identifiées à partir des

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

profils verticaux de température, de salinité, de fluorescence, des nutriments, de l'oxygène et des particules. Une fois prélevés, les échantillons ont été conservés dans une solution de formaldéhyde tamponnée (4%). En laboratoire, les échantillons ont été rincés et fractionnés à l'aide d'une boîte de Motoda (Motoda, 1959). La fraction finale a été analysée avec le système d'imagerie Zooscan (Gorsky et al., 2010) qui a permis une analyse rapide et efficace des échantillons de zooplancton. Au total, les échantillons comprenaient près de 400 000 images de zooplancton vivant et de détritus.

**GEOMAR :** Au cours des campagnes GEOMAR de 2012 à 2017 des échantillons de mésozooplancton ont été collectés de la surface en profondeur à partir des traits verticaux avec un «Hydrobios Multinet Midi» (ouverture de 0.25m<sup>2</sup>, maille de filet de 200 µm, au total cinq filets). A chaque station, un trait de jour et un trait de nuit ont été obtenus à très courte distance (distance moyenne de 2,4 km, portée de 0 à 7,0 km) l'un de l'autre. Les profondeurs d'échantillonnage étaient de 1 000 à 600, 600 à 300, 300 à 200, 200 à 100 et 100 à 0 m pendant toutes les missions.

Les échantillons ont été fixés dans du formaldéhyde tamponné au borax dans une solution d'eau de mer et apportés au laboratoire d'origine. Ici, chaque échantillon a été fractionné en fonction de sa taille (petit : 200-500 µm, moyen : 500-1000 µm et grand : > 1000 µm). La petite fraction n'a pas été utilisée dans cette analyse. Pour la fraction moyenne, des sous-échantillons d'environ 1 000 éléments de zooplancton ont été générés à l'aide d'un séparateur à motoda (Motoda, 1959), tandis que la totalité de la grande fraction a été utilisée pour une analyse plus approfondie. Les éléments de plancton contenus dans chaque fraction ont été répartis et séparés sur un plateau en verre de 20x30 cm et le plateau en verre a été scanné à l'aide d'un scanner plat Epson perfection V750 pro. Au total, les échantillons comprenaient près de 1 466 668 images de zooplancton vivant et de détritus.

Pour reconstituer les spectres de GEOMAR, la somme des spectres des trois classes de tailles d'un même échantillon de la petite à la grande taille a été calculée (Fig IV.1).

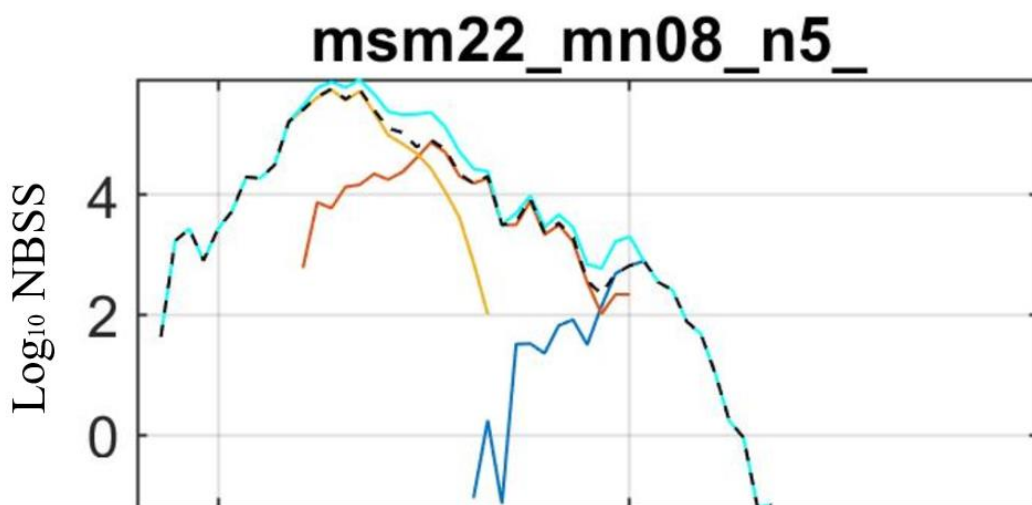


Fig. IV. 1: Spectre de biomasse normalisée de GEOMAR reconstitué (en orange la petite fraction, en rouge la fraction médium et en bleue la fraction large) à la station msm22 mn08 filet N°5 située à la latitude : 4.997 et la longitude : - 22.992 le 31/10/2012. . En noir le maximum des fractions et en cyan la somme des trois fractions. Le spectre en couleur cyan est celui retenu dans le cadre de cette thèse.

**MALASPINA:** Durant la campagne MALASPINA de décembre 2010 à juillet 2011, à bord du R/V "Hespérides", un total de 216 échantillons issus de 55 stations ont été collectés à travers les océans Atlantique, Indien et Pacifique (~40°N-40°S) sur quatre couches de profondeurs différentes (0-200, 200-500, 500-1000 et 1000-2000m) en utilisant un filet Multinet Hydrobios (0.7mx0.7m d'ouverture, maille de filet 300 µm). Les chaluts obliques ont été effectués à une vitesse de remorquage d'environ 3 nœuds, en mesurant le volume d'eau entrant à l'aide d'un débitmètre calibré. Les échantillons de zooplancton ont été divisés en quatre fractions à bord: l'une d'elles a été conservée dans du formaldéhyde à 4 %. En laboratoire, des échantillons de zooplancton ont été numérisés à l'aide d'un scanner PHOTO EPSON Perfection 4990 (avec le logiciel VueScan Professional Edition 8.4.77) à une résolution de 1200 dpi. Différentes aliquotes des échantillons ont été prélevées à l'aide d'une pipette Hensen et versées sur des plaques de polystyrène (90x130 mm). Les images ont ensuite été traitées avec le logiciel ZooImage 1 version 1.2-1 (<http://www.sciviews.org/zooimage>), en suivant la même procédure que celle spécifiée par (Garijo and Hernández-León, 2015). Au total, les échantillons comprenaient près de 137 994 images de zooplancton vivant et de détritus

### IV.2.3. Identification des images

L'analyse des images des trois jeux de données (TARA, GEOMAR, MALASPINA) a été réalisée à l'aide de Zooprocess (Gorsky et al., 2010). Les trois séries d'images ont été importées dans Ecotaxa (<http://ecotaxa.obs-vlfr.fr>), une plateforme en ligne qui permet une prédiction automatique de la classification taxonomique de chaque image, suivie d'une validation/correction manuelle. Toutes les images ont été d'abord triées automatiquement puis manuellement dans les différents groupes pour chaque campagne. Les images haute définition ont permis d'identifier jusqu'à la famille (et parfois jusqu'au genre) mais pour ce travail nous nous sommes uniquement intéressés aux crustacés même si d'autres groupes sont présents dans le jeu de donnée. Ce travail de tri avait été fait précédemment par différents experts et j'y ai contribué en m'assurant de l'homogénéité du tri entre les campagnes. Une fois les images du zooplancton triées, Ecotaxa a permis d'extraire la concentration de l'organisme vivant pour chaque station et chaque filet grâce aux métadonnées associées à chaque jeu de données. Le biovolume individuel a été calculé pour chaque zooplancton individuel en utilisant les longueurs du petit axe et du grand axe fournies par le logiciel et calculées en prenant une forme ellipsoïdale (Gorsky et al., 2010).

### IV.2.4. Construction du spectre et distribution en taille du plancton

La distribution du plancton a été estimée à l'aide du spectre en taille de la biomasse normalisée (NBSS), qui a été initialement développé pour le zooplancton (Platt and Denman, 1977). Il a été obtenu en triant le biovolume individuel de chaque objet dans des séries de classes de taille définies par  $[\log(X_n); \log(X_{n+1})]$ , avec des distances égales:

$$\log(X_{n+1}) - \log(X_n) = \log(k), \quad (1)$$

la constante  $k$  est  $2^{1/4}$ . Les classes de taille sont données dans le tableau SM2 du chapitre III. Le NBSS a été calculé en divisant le biovolume total dans chaque classe de taille par l'intervalle de la classe de taille  $[\Delta\text{volume (mm}^3)]$ . De ces spectres de taille a été extraite la pente spectrale qui est obtenue par simple régression linéaire sur la partie linéaire du spectre.

Le NBSS cumulé de chaque échantillon a été calculé à partir de la distribution de la biomasse normalisée en spectre de taille. En effet le nombre d'organismes dans chaque classe de taille a été divisé par le nombre total d'organismes pour obtenir les fréquences par classe. Ensuite, les fréquences successives ont été cumulées comme un total de la première à la dernière case.

### IV.2.5. Analyse statistique

L'analyse a été effectuée sur la base du NBSS cumulé en utilisant une approche agglomérative avec lien flexible (Lance and Williams, 1967). Les paramètres de la classification ont été fixés comme suit :  $\alpha_i = 0,625$ ,  $\alpha_j = 0,625$ ,  $\beta = -0,25$ ,  $\gamma = 0$ ). La distance de Kolmogorov a été utilisée pour mesurer la similarité entre les NBSS transformés, cette distance étant définie comme la différence absolue entre deux distributions de fréquence cumulées observées (Legendre and Legendre, 1998). Après le regroupement, nous avons effectué le test du Chi carré pour vérifier si la distribution des groupes identifiés dans l'espace et le temps (jour/nuit) était similaire.

Pour tester la significativité des variations à différentes échelles d'espace et de temps telles que : (i) la variabilité dans les campagnes, (ii) la variabilité suivant la profondeur et (iii) la variabilité de temps (jour/nuit) nous avons effectué une ANOVA à trois facteurs (campagne, profondeur et effet jour/nuit) sur la pente spectrale, le diamètre équivalent sphérique (ESD) et le biovolume total des crustacés dans la couche 0-1000 m, puis une ANOVA à deux facteurs (campagne et effet jour/nuit) dans les trois couches de profondeurs : 0-200m, 200-500m, 500-1000m (tableau 2 ; 3). La normalité et l'homoscédasticité ont été testés sur des données brutes en utilisant respectivement le test de Kolmogorov-Smirnov pour la qualité du fit et le test de Brown-Forsythe pour l'homogénéité des variances.

## IV.2.6. Estimation des Biomasses et des taux de respiration et d'excrétion

La biomasse a été calculée pour les crustacés en utilisant des équations empiriques (Lehette and Hernández-León, 2009) pour les différents crustacés :

$$\text{Masse sèche d'un organisme } (\mu\text{g}) = aS^b \quad (2)$$

où les paramètres a et b sont donnés dans le tableau IV.1 et S l'aire du zooplancton ( $\text{mm}^2$ ).

Des facteurs de conversion de la surface en masse sèche spécifique par taxon pour le zooplancton subtropical (Lehette and Hernández-León, 2009) et des facteurs de conversion de la masse sèche en carbone (C) (Kiørboe, 2013) ont été utilisés pour calculer la biomasse de chaque organisme zooplanctonique analysé. Les unités taxonomiques et les facteurs de conversion de la biomasse utilisés sont énumérés dans le tableau IV.1. Les estimations de l'abondance et de la biomasse sont des limites inférieures, car certains organismes se sont comptés multiples, certains sont des morceaux de crustacés ou se sont empêtrés dans une masse indiscernable avec des détritits. Nous considérons que les crustacés sont bien conservés et mesurés car moins fragiles et nous limitons nos analyses à l'ensemble des crustacés. Les estimations de la biomasse totale ainsi que des taux physiologiques dans ce travail doivent donc être considérées comme des estimations de la limite inférieure de l'activité totale du zooplancton.

Tableau IV. 1 : facteurs (a) et exposent (b) pour estimer la biomasse avec le facteur de Conversion pour obtenir la masse en carbone (adapté de Lehette and Hernández-León, 2009)

Categories de zooplancton (crust)	Biomass Exposit (b)	Biomass Multiplicateur (a)	DW to C
Copepodes	1.59 ± 0.03	45.25	0.48
Decapodes	1.48 ± 0.05	49.58	0.419
Euphausiacés	1.48 ± 0.05	49.58	0.419
Amphipods	1.48 ± 0.05	49.58	0.419
Mysidae	1.48 ± 0.05	49.58	0.419
Ostracodes	1.52 ± 0.38	43.97	0.435
Cladocères	1.52 ± 0.38	43.97	0.435
Autres Crustacés	1.52 ± 0.38	43.97	0.34

La température moyenne de chaque couche profonde habitée par les organismes a été utilisée pour évaluer les taux métaboliques de respiration et d'excrétion à partir des équations de (Ikeda, 2014).

$$\ln Y = a_0 + a_1 \times \ln BM + a_2 \times 1000/\text{Temp} + a_3 \times \ln \text{Depth} + a_4 \times \text{EUPH} + a_5 \times \text{AMPH} + a_6 \times \text{DECA} + a_7 \times \text{MYSI} + a_8 \times \text{OSTR} \quad (3)$$

où  $\ln Y$  est le logarithme (base e) du taux de respiration ( $R$ :  $\mu\text{O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), du taux d'excrétion de l'ammoniac-N ( $E$ :  $\mu\text{gNH}_4 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ),  $\ln BM$  est le logarithme de la masse sèche corporelle ( $DM$ ),  $\text{Temp}$  est la température de l'habitat ( $K$ ),  $\ln \text{Depth}$  est le logarithme de la



profondeur de l'habitat (mètres), et EUPH, AMPH, DECA, MYSI, OSTR sont des variables fictives (binaires) pour Euphausiacea, Amphipoda, Decapoda, Mysidacea, Ostracoda respectivement.

### IV.3. Résultats

#### IV.3.1. Variabilité des NBSS

L'analyse des NBSS (Figure IV.2) montre une forte variabilité pour les organismes plus grands que 4.70 mm, résultant d'un trop faible volume filtré relativement à leurs concentrations in situ. Cette valeur a donc été choisie comme limite numérique dans notre analyse, ce qui signifie que tous les objets de taille supérieure à cette taille n'ont pas été pris en compte dans le calcul de la biomasse ou des taux métaboliques. De même, la présence d'un mode systématique pour les 3 campagnes à 523 $\mu$ m d'ESD suggère que le petit zooplancton n'est pas correctement collecté. Ainsi seule la fraction 500 $\mu$ m<ESD<4.7 mm sera analysée et la petite fraction (200 - 500  $\mu$ m) de GEOMAR est exclue de toute analyse ultérieure et les classes de taille pour la réalisation du NBSS sont données dans le tableau III.S.2 du chapitre 3. De plus, les NBSS de la campagne MALASPINA sont systématiquement de deux ordres de grandeurs inférieurs à ceux des deux autres campagnes même pour des stations localisées dans le même bassin océanique à des périodes équivalentes. Malgré une analyse fouillée des métadonnées qui permettent de calculer les concentrations et en l'absence de preuves d'une mauvaise calibration de la taille dans les mesures de MALASPINA, nous avons décidé de garder les NBSS pour l'analyse de forme mais pas pour les analyses quantitatives.

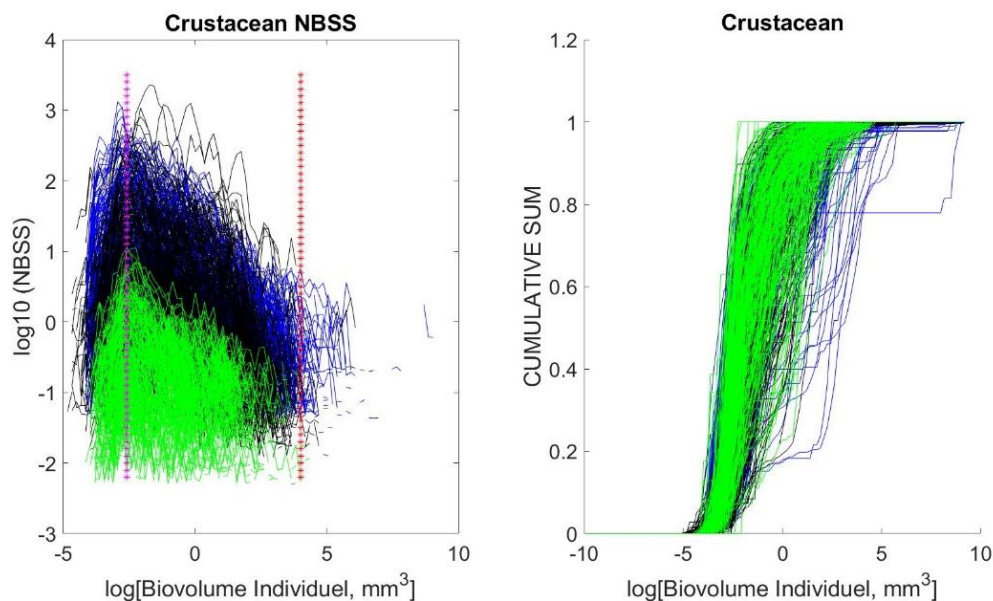


Fig. IV. 2: Spectres de biomasse normalisée (à gauche) et spectres cumulés (à droite). En noir TARA, en bleu GEOMAR et en vert MALASPINA. Ligne rouge correspond à la limite supérieure des spectres. La ligne violette correspond au niveau de coupure selon les 3 modes des 3 séries de données pour l'étude de la classification.

### IV.3.2. Sources de variance

#### IV.3.2.1. ANOVA dans le premier kilomètre de l'océan

Parmi les 752 échantillons de multinet récoltés entre 0-1000m et dans la bande tropicale (40°S-40°N de latitude), 388 échantillons sont constitués de paires d'échantillons jour/nuit dont 100 de l'expédition TARA océans et 288 de la campagne de GEOMAR. Au total 194 paires d'échantillons jour/nuit provenant de 10 paires de profils verticaux jour/nuit de TARA et de 31 paires de profils verticaux de GEOMAR. L'ANOVA est effectuée sur 41 paires de profils jour/nuit de la surface à 1000 mètres de profondeur. L'ANOVA basée sur la pente spectrale indique une différence significative de la profondeur mais pas de différence des campagnes et de la variation jour/nuit (tableau IV.2). L'ANOVA basée sur la taille n'indique aucune différence significative. Celle basée sur le biovolume indique une différence significative de la profondeur et de la campagne mais pas de la variation jour/nuit (tableau IV.2). La variabilité de la profondeur est plus élevée que la variabilité de la campagne ou du jour/nuit et elle est très faible pour la taille des crustacés comparée à la pente et au biovolume.

Les échantillons dans la suite vont être répartis dans les trois couches de profondeur (0-200m ; 200-500m ; 500-1000m) pour analyser en détails le spectre des crustacés de la surface en profondeur.

Tableau IV. 2 : Résultats de l'Anova à trois facteurs des échantillons résumés dans le tableau 4. La somme des carrés et leurs moyennes, les degrés de liberté (df), les valeurs F et les probabilités d'accepter l'hypothèse nulle (P) sont données pour les trois facteurs (campagne, variation jour/nuit et profondeur) entre 0-1000m. En rouge les test non significatifs.

	Source de variation	Sum Sq.	d.f.	Mean Sq.	F	Prob>F
Pente : 0-1000m	JourNuit	0.07	1	0.07003	1.08	0.2999
	Campagne	0.0339	1	0.03393	0.52	0.4704
	Profondeur	4.4142	2	2.2071	33.97	0
ESD : 0-1000m	JourNuit	0.0502	1	0.0502	0.49	0.4820
	Campagne	0.0553	1	0.0553	0.54	0.4605
	Profondeur	0.4865	2	0.2433	2.40	0.0920
Biovolume : 0-1000m	JourNuit	0.1601	1	0.1601	0.87	0.3492
	Campagne	7.9162	1	7.9162	43.43	0
	Profondeur	28.3398	2	14.1699	77.75	0

#### IV.3.2.2. ANOVA dans trois couches de profondeur

L'ANOVA basée sur les pentes spectrales des 41 paires de profils jour/nuit indique potentiellement un effet campagne lorsqu'on étudie en détails les 3 couches de profondeur. En surface (0-200m), les variations entre campagne étaient significatives, celles du jour/nuit sont aussi significatives pour l'ensemble (TARA et GEOMAR, tableau IV.3) mais en analysant

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

séparément le jeu de données on note que la différence vient des données Géomar. Dans cette couche de surface on note un fort effet de campagne plus que celui de jour/nuit. En mésopélagique (200-500m et 500-1000m) la variation de campagne est significative mais la différence jour/nuit n'est pas significative. L'analyse des probabilités de l'hypothèse nulle de l'effet non-significatif des variations de la campagne et de la variation jour/nuit (tableau IV.3) indique que (1) les niveaux de significativité étaient plus élevés (probabilité plus faible) dans la couche de surface (0-200m) que dans la couche profonde (200-500m), (2) la variabilité de la campagne était plus élevée que la variabilité jour/nuit dans les trois couches de profondeur et elle est beaucoup plus élevée dans la couche 500-1000m environ 2.6 fois qu'en surface et 6 fois qu'entre 200-500m.

Tableau IV. 3 : Résultats de l'Anova à deux facteurs des échantillons résumés dans le tableau 4. La somme des carrés et leurs moyennes, les degrés de liberté (df), les valeurs F et les probabilités d'accepter l'hypothèse nulle (P) sont données pour les deux facteurs (campagne et migration vertical). En rouge les test non significatifs.

Profondeur		Source de variation	Sum Sq.	d.f.	Mean Sq.	F	Prob>F
0-200m	Pente	JourNuit	0.6224	1	0.62244	8.41	0.0042 (p_tara=0.29) p_geomar=0.007)
		Campagne	1.2616	1	3.1727	17.04	0.0001
	ESD	JourNuit	0.2085	1	0.2085	3.07	0.0814
		Campagne	0.1883	1	0.1883	2.77	0.0976
	Biovolume	JourNuit	0.7294	1	0.7294	2.53	0.1133
		Campagne	1.9846	1	1.9846	6.89	0.0094
200-500m	Pente	JourNuit	0.0521	1	0.0521	0.71	0.4018
		Campagne	0.557	1	0.55702	7.56	0.0067
	ESD	JourNuit	0.6413	1	0.6413	3.85	0.0514
		Campagne	0.5718	1	0.5718	3.43	0.0657
	Biovolume	JourNuit	1.1962	1	1.1962	9.75	0.0021 (p_tara=0.067) p_geomar=0.007)
		Campagne	8.0309	1	8.0309	65.49	0
500-1000m	Pente	JourNuit	0.00891	1	0.00891	0.63	0.4298
		Campagne	0.63391	1	0.63391	45.02	0
	ESD	JourNuit	0.00005	1	0.00005	0.0023	0.9620
		Campagne	0.1231	1	0.1231	5.64	0.0210
	Biovolume	JourNuit	0.0513	1	0.0513	1.54	0.2189
		Campagne	1.5676	1	1.5676	47.20	0

L'ANOVA basée sur la taille (ESD) des crustacés n'indique aucunes différences significatives en surface (0-200m) et entre 200-500m. En mésopélagique (500-1000m) seule la différence de campagne est significative. L'analyse des probabilités de l'hypothèse nulle de l'effet non-significatif des variations de la campagne et de l'effet jour/nuit (tableau IV.3) indique que la variabilité de la campagne dans les trois couches de profondeur est forte dans la

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

couche 500-1000m. L'ANOVA basée sur le biovolume des crustacés indique qu'en surface (0-200m) seule la variation entre campagne était significative (tableau IV.3). En mésopélagique la variation entre campagne est aussi significative entre 200-500m et 500-1000m mais la différence jour/nuit n'est significative que entre 200-500m et cette différence est notée dans le jeu de données de GEOMAR lorsqu'on analyse séparément l'ensemble (TARA et GEOMAR, tableau IV.3). L'analyse des probabilités de l'hypothèse nulle de l'effet non-significatif des variations de la campagne et de la migration verticale (tableau IV.3) indique que (1) les niveaux de significativité étaient plus élevés (probabilité plus faible) dans la couche de surface (0-200m) que dans les couches mésopélagique, (2) la variabilité jour/nuit était moins élevée que la variabilité de la campagne dans les trois couches de profondeur. La variabilité de la campagne entre 200-500m vaut environ 9 fois que celle en surface et 1.4 fois que celle entre 500-1000m.

### IV.3.3. Pentés spectrales, tailles et biovolumes des crustacés

Les indicateurs de la communauté des crustacés (tailles, biovolumes, pentés spectrales) sont calculés séparément pour les campagnes et en distinguant pour GEOMAR le jour de la nuit. Ceci nous permettra de tenir compte de l'effet campagne presque omniprésent et l'effet jour/nuit observé dans la pente spectrale et le biovolume dû à la campagne GEOMAR.

#### IV.3.3.1. Pentés spectrales, tailles et biovolumes dans les trois couches de profondeur

Les pentés spectrales indicateurs de l'état trophique du réseau est plus forte en surface qu'en profondeur avec des valeurs intermédiaires dans la couche 200-500m. Les valeurs médianes varient de -0.971 en surface à -0.3131 en profondeur pour l'ensemble des échantillons pairs jour/nuit. Elles varient de -0.908 à -0.3058 et de -0.863 à -0.582 de la surface en profondeur respectivement pour les campagnes TARA et GEOMAR. En surface les pentés plus fortes sont observées le jour pour GEOMAR (tableau IV.4). Dans la couche mésopélagique supérieure 200-500m, les pentés les moins fortes sont observées le jour contrairement à la surface et entre 500-1000m, on retrouve la même situation qu'en surface avec les pentés les plus fortes la journée pour la campagne GEOMAR.

En surface les médianes des tailles des crustacés varient de 1.017 à 1.086mm. Dans la couche 200-500m, elles varient de 1.076 à 1.2068 mm et dans la couche 500-1000m, elles varient de 1.055 à 1.212mm mais les variations jour/nuit sont plus faibles.

Pour la campagne GEOMAR, en surface les tailles plus grandes sont observées la nuit à la surface (tableau IV.4) et dans la couche mésopélagique supérieure 200-500m, les tailles les plus grandes sont observées le jour contrairement à la surface.

En surface les biovolumes médians en  $\log_{10}(\text{biovolume} + 1)$  des crustacés varient de 1.316 à 1.6901. Dans la couche 200-500m, elles varient de 0.672 à 1.266 et les variations dans la couche 500-1000m vont de 0.3055 à 0.8394.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

Pour la campagne GEOMAR, en surface, les biovolumes plus grands sont observés la nuit à la surface (tableau IV.4) et dans la couche mésopélagique supérieure 200-500m, les biovolumes les plus grands sont observés le jour contrairement à la surface. Entre 500-1000m, les biovolumes restent toujours élevés dans la journée comme dans la couche 200-500m.

Tableau IV. 4 : Valeurs des pentes, de la taille et du biovolume ( $\log_{10}$ ) des paires d'échantillons Jour/Nuit (TARA & GEOMAR), pour le zooplankton  $500\mu\text{m} < \text{ESD} < 4.70\text{mm}$ . \* différence significative

Profondeur	Campagne	Variation Jour/Nuit	Pente spectrale		ESD		Biovolume	
			Médian	percentiles	Médian	percentiles	Médian	percentiles
0-200m	GEOMAR	Jour	-0.8631*	-0.9575~-0.6807	1.0171	0.880~1.255	1.4748	1.091~2.0
		Nuit	-0.6894*	-0.814~-0.5279	1.086	1.010~1.364	1.6901	1.212~2.160
	TARA	Jour/Nuit	-0.9086	-1.0827~-0.8142	1.0702	0.966~1.177	1.316	1.008~1.662
200-500m	GEOMAR	Jour	-0.6205	-0.7342~-0.4778	1.2068	0.957~1.550	1.266*	0.985~1.570
		Nuit	-0.6549	-0.7287~-0.4593	1.076	0.938~1.267	1.038*	0.846~1.320
	TARA	Jour/Nuit	-0.6698	-0.8134~-0.5029	1.0945	0.962~1.249	0.672	0.448~0.879
500-1000m	GEOMAR	Jour	-0.6065	-0.6791~-0.5382	1.0556	0.954~1.214	0.8394	0.711~0.952
		Nuit	-0.5827	-0.6424~-0.5354	1.0820	1.013~1.158	0.8080	0.698~0.916
	TARA	Jour/Nuit	-0.3583	-0.4853~-0.2129	1.212	1.112~1.297	0.3055	0.217~0.639

### IV.3.3.2. Analyse du spectre global de TARA, GEOMAR et MALASPINA.

#### IV.3.3.2.1. Groupement des spectres de taille cumulés des NBSS

Afin de comparer tous les spectres des différentes campagnes de la surface en profondeur et d'évaluer l'effet jour/nuit sur l'ensemble des spectres des trois campagnes, elles ont été mélangées et analysées à l'aide de la méthode de regroupement afin de répartir les spectres des couples jour/nuit testés précédemment dans divers groupes et de les tester ensuite pour mettre en évidence ou non cette variabilité jour/nuit. L'analyse de regroupement a permis d'obtenir 5 groupes de spectre de taille.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

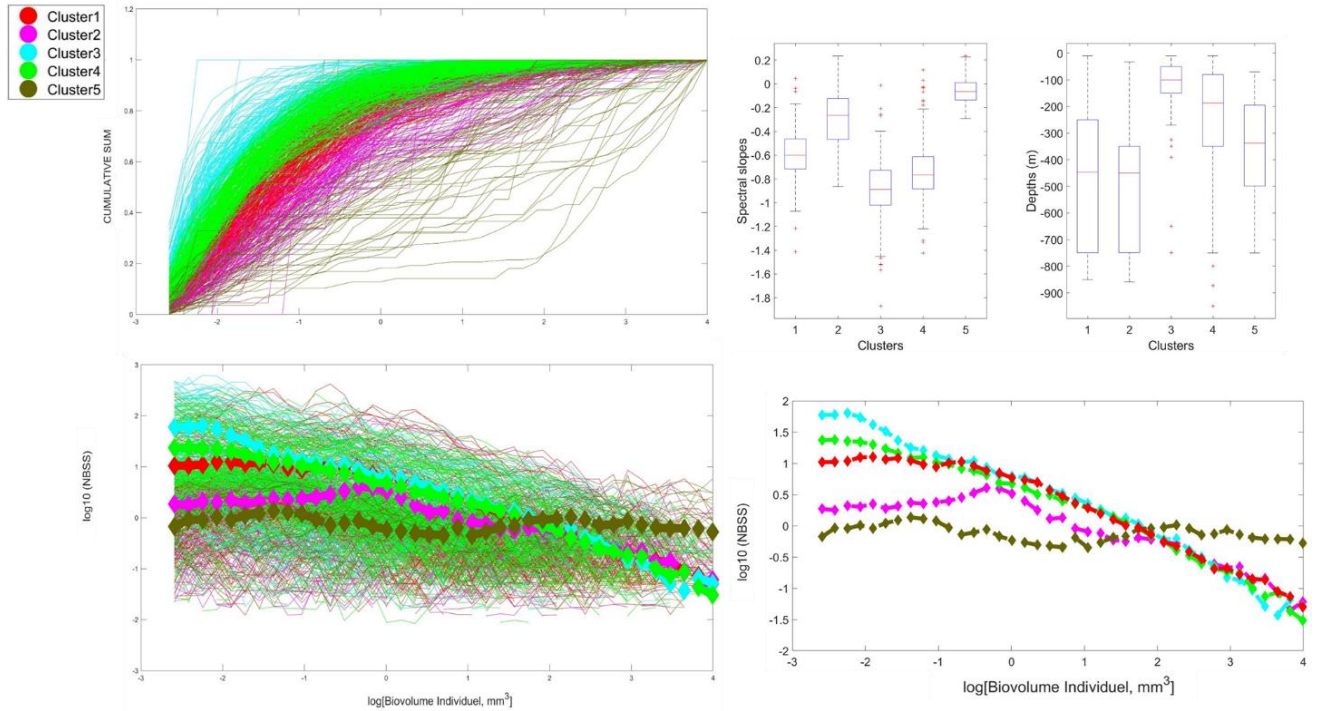


Fig. IV. 3:(à gauche) spectres NBSS moyens des cinq groupes de stations (groupes cumulés en haut et les spectres en bas) identifiés par l'analyse de groupement. Rouge, groupe 1; Violet, groupe 2 ; Bleu, groupe 3 ; Vert, groupe 4 ; Gris, groupe 5. (à droite) pentes des spectres NBSS des cinq groupes suivies des profondeurs en haut et en bas le tracé de la moyenne des spectres de chaque groupe.

Le groupe 5 présente des spectres bimodaux marqués par deux modes (0.18 mm et 5 mm). Tous les autres spectres sont unimodaux (sauf le groupe 1 qui est faiblement bimodal, Figure IV.3.1) avec un épaulement du spectre dans les classes de taille intermédiaires pour le groupe 2 et dans les petites classes dans les autres groupes (Fig IV.3, en bas à droite et Figure IV.3.1). Le spectre du groupe 4 est presque linéaire (Fig IV.3, en bas à droite). Les spectres moyens se distinguent également par leurs ordonnées à l'origine (équivalent à la hauteur au début des spectres). L'ordonnée à l'origine est un estimateur du biovolume total de la communauté. Le groupe 3 représente une communauté ayant un biovolume plus important, suivi ensuite des groupes 4 ; 1 ; 2 ; 5. La pente des spectres moyens est également un facteur indiquant le transfert de matière dans le réseau trophique (Fig IV.3). Toutes les pentes des différents groupes sont significativement différentes exceptées les pentes des groupes 2 et 5 (violet et gris) qui ne sont pas significativement différentes d'après le test de Kruskal-Wallis (Fig IV.3, tableau IV.5). Dans ces deux groupes, les communautés pourront être discriminées par la forme des spectres.

Il n'existe pas de groupes exclusivement composés d'échantillons d'une campagne même si le groupe 5 est en proportion dominante dans la campagne GEOMAR (Fig IV.4 a).

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

Tableau IV. 5 : Statistiques de la comparaison des groupes de pentes

Groups (NBSS Slopes)		Kruskal-Wallis test
Group1	Group2	P=0.000
Group1	Group3	P=0.000
Group1	Group4	P=0.000
Group1	Group5	P=0.000
Group2	Group3	P=0.000
Group2	Group4	P=0.000
Group2	Group5	P=0.1376
Group3	Group4	P=0.0005
Group3	Group5	P=0.000
Group4	Group5	P=0.000

Une comparaison des différents groupes montre que seuls les groupes 2 et 5 ne sont significativement différents (tableau IV.5)

### IV.3.3.2.2. Influence Jour/Nuit sur les spectres

En combinant les spectres TARA et GEOMAR, en surface les groupes 1 et 2 ont moins de spectres le jour que la nuit. Par contre dans les groupes 3 ; 4 ; 5 il y a plus de spectres le jour que la nuit en surface (tableau IV.6).

Dans la couche mésopélagique les groupes 1 et 4 ont moins de spectres de jour alors que les groupes 2 ; 3 et 5 en ont plus le jour que la nuit (tableau IV.6).

En considérant séparément les spectres GEOMAR et TARA, pour TARA les plus grandes différences apparaissent en surface dans le groupe 1 ; 3 et 5 puis en mésopélagique dans les groupes 2 ; 3 et 5. Pour GEOMAR les différences se retrouvent dans la couche mésopélagique des groupes 3 ; 4 et 5.

Tableau IV. 6 : Occurrences jour/nuit dans les groupes définis à partir du spectre de taille cumulé (TARA & GEOMAR).

Species	SURFACE%		UPPER MESOPELAGIC%		LOWER MESOPELAGIC%	
	DAY	NIGHT	DAY	NIGHT	DAY	NIGHT
Group1	14	24	31	28	18	21
Group2	2	2	13	15	5	3
Group3	36	13	5	5	0	0
Group4	29	41	19	27	7	6
Group5	4	5	11	4	0	0
X2test	p=0.0036		N.S.		(pas de données)	

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

Le test Chi2 de la fréquence d'occurrence de chaque groupe dans la couche de 0-200 m montre que les différences entre les distributions diurnes et nocturnes des groupes étaient significatives ( $p < 0.05$ , tableau IV.6). En considérant l'ensemble des spectres, les spectres jour et nuit sont moins bien mélangés en surface qu'en profondeur.

### IV.3.3.2.3. Distribution spatiale des groupes

Le groupe 1 est situé à la fois en surface et surtout dans la couche mésopelagique de la bande tropicale. Cette communauté se retrouve en surface dans l'Océan Indien, Pacifique Est, dans la région d'upwelling de Pérou, de l'Atlantique Nord et Sud et est caractérisée par une pente de valeur moyenne. Au-delà de 30° N ou S, cette communauté est essentiellement mésopelagique (Fig IV.4). Le groupe 2 est situé dans la couche mésopelagique. Il est caractérisé par une pente faible (plate). Le groupe 3 est un groupe de surface, situé dans la couche épipelagique de la bande tropicale. Il est caractérisé par une pente pentue. Le groupe 4 est situé majoritairement en surface et un peu moins dans les eaux profondes, il est caractérisé par une pente pentue. Le groupe 5 est surtout situé dans les eaux côtières de la couche de surface mais également dans la couche mésopelagique. Il est caractérisé par une pente plate.



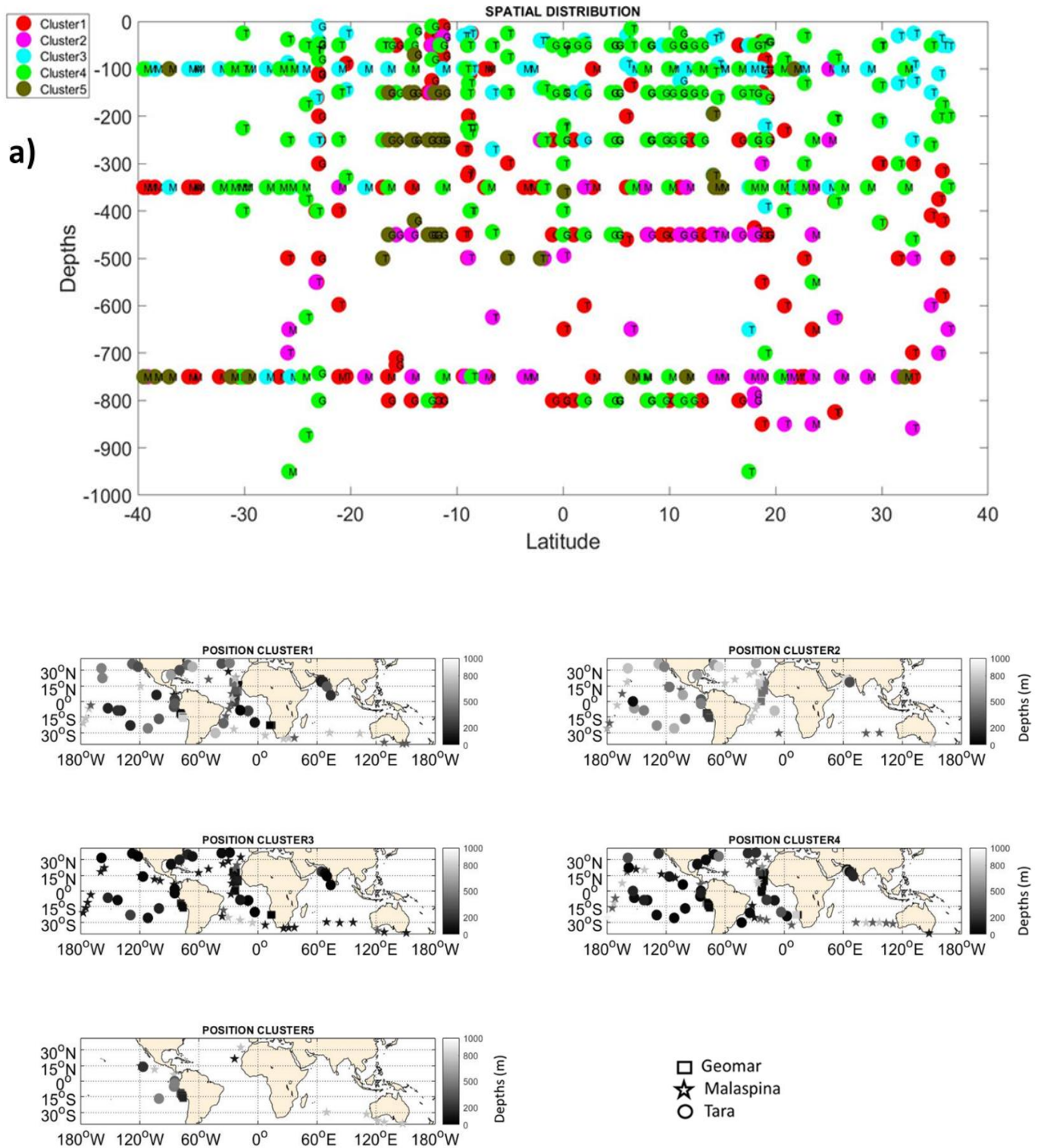


Fig. IV. 4: Distribution spatiale des groupes obtenus par le regroupement des spectres cumulés de tailles cumulés. a) Latitude et b) positions

IV.3.3.2.4. Variables environnementales dans chaque groupe

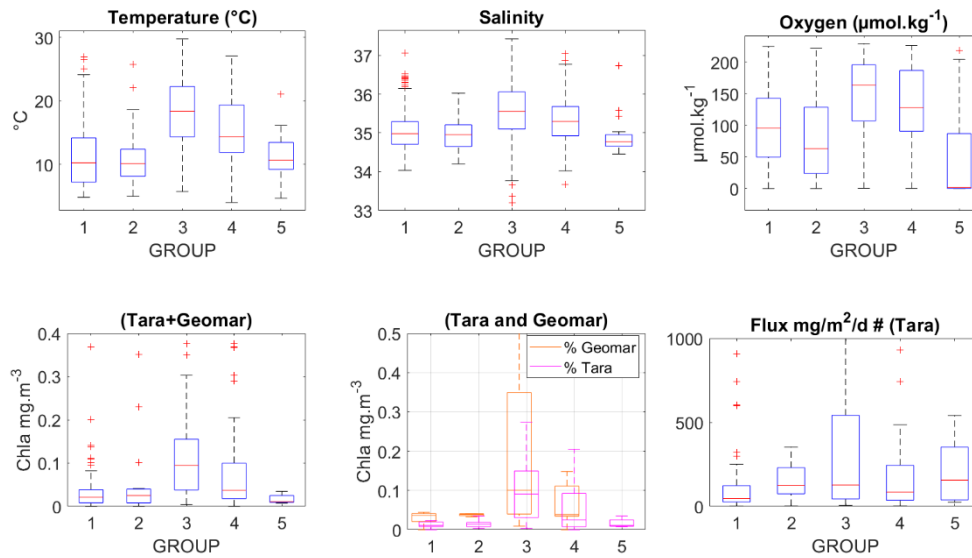


Fig. IV. 5: Diagrammes en boîtes des distributions des variables du milieu, pour les 5 groupes. En haut à gauche la température, au centre la salinité et à droite l'oxygène. En bas à gauche la chlorophylle de surface pour TARA et GEOMAR suivi du flux pour TARA uniquement.

Les distributions de la chlorophylle, de la température, de la salinité voire de l'oxygène (Fig IV.5) suivent presque la même tendance décroissante du groupe 3 au groupe 5. Elle rappelle les tendances d'une réduction de la pente spectrale (diminution du biovolume) du groupe 3 au groupe 5 au fur et à mesure que la profondeur augmente (Fig. IV.3, en haut à droite).

Trois cas particuliers émergent de cette analyse : 1) le groupe 1 et le groupe 2 qui représentent essentiellement les couches profondes, froides et moyennement oxygénées ; 2) le groupe 3 et le groupe 4 qui représentent les couches de surface, chaudes et richement oxygénées et riches en chlorophylle ; 3) le groupe 5 qui est situé en grande partie dans les zones côtières non loin de la surface et aussi dans la couche mésopelagique, une couche froide, plus ou moins pauvre en oxygène et pauvre en chlorophylle. Elle contient un grand nombre de stations dans les OMZ du Pacifique.

### IV.3.4. Respiration et excrétion des crustacés

#### IV.3.4.1. Distribution de l'excrétion et de la respiration des crustacés de la surface en profondeur par océan et par latitude.

Seules les stations où les échantillons oxygénés ( $[O_2] > 60 \mu\text{mol/l}$ ) ont été considérées pour les calculs de la respiration et de l'excrétion. Les valeurs moyennes globales intégrées entre 0 et 100m de la respiration des crustacés valent :  $1451.1 \pm 1867.5 \mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  soit  $17.41 \pm 22.41 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  et de l'excrétion :  $130.22 \pm 162.17 \mu\text{mol NH}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ .

En considérant les bandes latitudinales, les fortes valeurs de respiration et d'excrétion sont obtenues dans la bande équatoriale entre 10S-10N et elles se réduisent quand on s'éloigne de l'équateur (tableau IV.7).

Tableau IV. 7 : Valeurs intégrées par latitude entre 0-100m de la Biomasse, de la respiration et de l'excrétion

Latitude	Number of data	Respiration ( $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ )	Excretion ( $\mu\text{molNH}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ )
30 -40N	7	$885.9 \pm 724.3$	$80.49 \pm 64.54$
10N -30N	37	$1296.3 \pm 1380.1$	$122.90 \pm 128.69$
10S -10N	45	$1802.2 \pm 2458.4$	$160.155 \pm 212.72$
10S -30S	27	$1250.4 \pm 1476.5$	$105.55 \pm 117.43$
30S -40S	1	$752.1 \pm 0$	$67.98 \pm 0$

#### - Variation de la respiration et de l'excrétion par bassin océanique

Nous combinerons les données des deux campagnes (GEOMAR et TARA) pour des estimations des taux physiologiques pour une bonne couverture spatiale mais les estimations sont calculées séparément pour le facteur jour/nuit à cause de la campagne GEOMAR pour laquelle, bien que faible, la variabilité diurne est significative.

L'océan Pacifique Sud (OPS) présente des biomasses de crustacés les plus fortes avec des valeurs largement au-dessus de la moyenne globale à la fois pour TARA et GEOMAR. Les taux d'excrétion et de respiration suivent la même tendance que celle de la biomasse (Fig IVS.2)

Les taux moyens de respiration, les plus faibles dans le filet de surface (situé entre 0-100 m) sont observés dans l'Océan Atlantique Nord (OAN) et valent  $6.43 \mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  dans la journée et  $10.03 \mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  dans la nuit. Dans l'Océan Atlantique Sud (OAS), cette valeur est environ deux fois plus élevée  $14.107 \mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3}$  dans le jour (tableau IV.8). Il en est de même des taux d'excrétion, les plus faibles valeurs de surface sont de  $0.65 \mu\text{mol NH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  dans l'OAN pendant la journée et  $0.899 \mu\text{mol NH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  dans l'OAN pendant la nuit. La valeur minimale double dans l'OAS (tableau IV.9). Les fortes valeurs de la respiration sont observées dans l'Océan Pacifique et dans l'Océan Indien dans la nuit et plutôt dans l'Océan Pacifique Nord (OPN) et Atlantique Sud durant la journée.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

*Tableaux IV. 8 : Taux de respiration (R:  $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ), surface, mésopelagique supérieure: (200-500m), mésopelagique inférieure (500-1000m) de jour et de nuit.*

Respiration Jour	Océans	Net de SURFACE			200-500m			500-1000m		
		Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR
	OA-Nord	6.4393	5.1023	5.0098	0.5353	0.3718	0.5163	0.2827	0.2498	0.2451
	OA-Sud	14.107	10.737	22.798	0.688	0.7246	0.5036	0.0855	0.0390	0.1122
	OP-Nord	21.501	20.401	34.641	1.5499	1.13	1.5619	OMZ	OMZ	OMZ
	OP-Sud	13.4878	7.0085	14.0632	10.122	0.7973	3.7723	0.2022	0.2277	0.1100
	O Indian	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data

Respiration Nuit	Océans	Net de SURFACE			200-500m			500-1000m		
		Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR
	OA-Nord	10.030	9.5185	5.3511	0.531	0.372	0.555	0.2798	0.2203	0.2253
	OA-Sud	12.539	9.5217	12.562	0.413	0.3766	0.1903	0.1693	0.0738	0.1914
	OP-Nord	25.218	21.747	14.635	0.506	0.265	0.874	OMZ	OMZ	OMZ
	OP-Sud	41.736	28.748	30.892	0.592	0.326	0.729	0.0375	0.0375	0.078
	O Indian	30.415	28.08	31.33	OMZ	OMZ	OMZ	OMZ	OMZ	OMZ

*Tableaux IV. 9 : Taux d'excrétion (E:  $\mu\text{molNH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ), surface, mésopelagique supérieure: (200-500m), mésopelagique inférieure (500-1000m) de jour et de nuit.*

Excretion Jour	Océans	Net de SURFACE			200-500m			500-1000m		
		Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR
	OA-Nord	0.6524	0.4846	0.4646	0.0495	0.0326	0.0459	0.0287	0.0257	0.0163
	OA-Sud	1.4059	1.1178	2.3731	0.063	0.0638	0.0385	0.0095	0.0044	0.0124
	OP-Nord	2.0819	1.8209	3.5892	0.1327	0.0963	0.112	OMZ	OMZ	OMZ
	OP-Sud	1.2730	0.7205	1.3681	0.6736	0.0628	0.3309	0.0225	0.0257	0.0132
	O Indian	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data

Excretion Nuit	Océans	Net de SURFACE			200-500m			500-1000m		
		Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR
	OA-Nord	0.8990	0.8511	0.4756	0.046	0.0368	0.0479	0.0287	0.0236	0.0201
	OA-Sud	1.1318	0.8916	1.2136	0.038	0.0363	0.0167	0.0186	0.0086	0.0219
	OP-Nord	2.3663	1.8876	1.5587	0.048	0.0267	0.0812	OMZ	OMZ	OMZ
	OP-Sud	3.4250	2.326	2.157	0.056	0.0245	0.0599	0.0043	0.0043	9.68E-4
	O Indian	2.7604	2.3686	3.0583	OMZ	OMZ	OMZ	OMZ	OMZ	OMZ

Les Taux d'excrétion et de respiration des profondeurs de 200 à 1000m sont considérablement réduits. Les valeurs les plus élevées sont observées dans l'OPS durant le jour ( $10.12 \mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  et  $0.67 \mu\text{molNH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ).

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

### IV.3.4.2. Excrétion et la respiration des crustacés à la surface des OMZ:

En prenant un seuil de  $60\mu\text{mol/l}$  pour l'hypoxie et en considérant uniquement la couche oxygénée de surface (Fig.II.4, Chapitre II), les valeurs moyennes des taux à la surface des OMZ calculées dans l'OAN, l'OPS et l'OPN sont environ 1.4 fois à 2 fois plus élevées que celles à la surface des zones oxygénées (tableau IV.10). Les valeurs en surface sont élevées la nuit plus que le jour. Il n'y a pas eu de comparaison dans l'océan Indien (OI) car essentiellement composé des OMZ.

Tableau IV. 10 : Valeurs moyennes des taux (0-100m) dans les OZ (zone oxygénée) et hypoxiques (OMZ) ; Respiration (R:  $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ ) et Excretion (E:  $\mu\text{molNH}_4 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ )

	Oceans	Excretion OMZ	Excretion OZ	Respiration OMZ	Respiration OZ
JOUR	OAN	0.84	0.53	7.66	5.63
	OAS	(pas de données)	1.22	(pas de données)	12.18
	OPN	2.29	1.05	23.54	11.30
	OPS	1.48	0.86	15.56	9.41
	OI	(pas de données)	(pas de données)	(pas de données)	(pas de données)
NUIT	OAN	1.07	0.78	11.30	9.13
	OAS	(pas de données)	1.15	(pas de données)	12.66
	OPN	2.37	(pas de données)	25.34	(pas de données)
	OPS	3.76	2.26	45.83	27.95
	OI	2.94	(pas de données)	32.26	(pas de données)

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

### IV.3.4.3. Export de carbone et métabolisme des crustacés dans l’océan tropical lors de la campagne TARA Océans:

Les relations entre la respiration et la production primaire et le flux de particules de la colonne d’eau.

Le flux total moyen à 200 m vaut environ 1% de la production primaire net (NPP) (entre 0-40°) et chute à 1.5% à 500m de profondeur (tableau IV.11).

Tableau IV. 11. Production Primaire Nouvelle et flux vertical à la limite de la zone épipelagique (200m) et de la couche mésopelagique supérieure (500m). Ordre des valeurs dans le tableau : moyenne (médiane; min à max)

Latitude	NPP ( $mgC .m^{-2} d^{-1}$ )	Flux à 200m ( $mgC .m^{-2} d^{-1}$ )	Flux à 500m, ( $mgC .m^{-2} d^{-1}$ )
0-40°	330.78 (353.20 ; 77.74 à 562.53)	3.21 (2.24 ; 0.26 à 9.06)	5.05 (3.28; 0.2 à 18.62)
0-10°	380.39 (380.39; 326.81 à 433.98)	3.04 (2.30; 0.52 à 7.03)	5.74 (4.7 ; 1.17 à 12.39)
10-40°	320.86 (353.20; 77.74 à 562.53)	3.28 (2.24; 0.26 à 9.06)	4.77 (3.28; 0.2 à 18.62)

Les variations de la respiration en fonction de la profondeur montrent que la respiration s’atténue avec la profondeur depuis la surface vers la zone mésopélagique de l’océan (Fig. IVS.4). Les variations sont de la forme (Log est le logarithme de base 10) :

- entre 0-10° l’excrétion en fonction de la profondeur donne :  $\text{Log EXC} (\mu\text{molNH}_4 .m^{-2} .d^{-1}) = -0.0025 Z + 2.03$  et la respiration donne :  $\text{LogRES} (\mu\text{molO}_2 .m^{-2} .d^{-1}) = -0.0026 Z + 3.1$
- entre 10-40° elles sont de la forme:  $\text{Log EXC} = -0.0013Z + 1.47$  et  $\text{LogRES} = -0.0014 Z + 2.54$ .

Les variations de la respiration en fonction de la NPP sont de la forme (Fig.IV.6, 2<sup>ème</sup> ligne à droite) :

- la respiration dans l’épi- ( $\text{LogRES} = 2.67 \text{Log(NPP)} - 5.51$ , ( $r^2 = 0,43$  ;  $p < 0,05$ ,  $n = 17$ ), mésopelagique entre 200-1000m ( $\text{LogRES} = 1.53\text{Log(NPP)} - 3.37$ ,  $r^2=0,49$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 17$ )

Les données recueillies ont montré des relations linéaires significatives et positives entre les flux et la NPP dans la couche mésopélagique de la colonne d’eau. La respiration en fonction de la NPP est par contre significative entre 0-200m et 200-500m. On peut toutefois noter que la relation entre 0-200m a une pente plus forte que celle entre (200-500m) suggérant une respiration plus forte par unité de NPP dans la couche épipelagique par rapport au mésopélagique (200-500m) mais elle n’est pas très différente de celle de la couche 500-1000m. La respiration paraît ainsi moins efficace entre 200-500m. Pris séparément dans les 3 couches, le flux et la respiration ne sont pas corrélés mais l’intensité de la relation semble être proche

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

(les pentes sont similaires surtout en mésopélagique). Pris entre 0-1000m on a relation significative. Il existe une différence importante de l'ordonnée à l'origine suggérant que la respiration devient plus faible à flux équivalent lorsque la profondeur augmente. En moyenne, le flux vertical de matière est 2 fois plus fort que la respiration par le zooplancton.

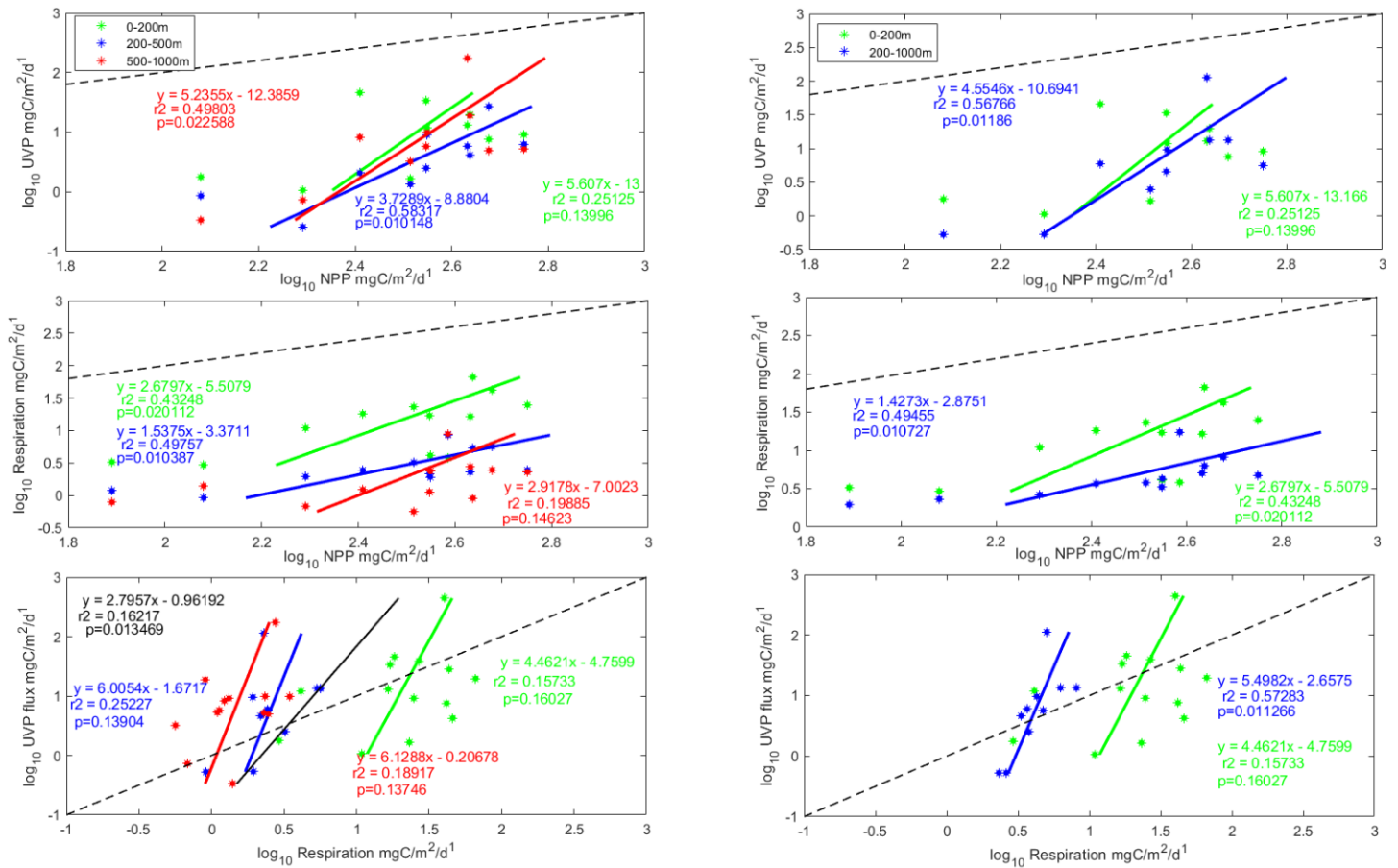


Fig. IV. 6 : Variations du flux en fonction de la production primaire NPP dans les 3 couches de profondeur (1ère ligne) et celles de la respiration en fonction du NPP (2ème ligne). Variations du flux en fonction de la respiration (3ème ligne). Les lignes colorées représentent les droites de corrélations dans chaque couche. La ligne noire pleine, celle de l'ensemble des points et en pointillée la droite  $x=y$ . Toutes les données proviennent de la campagne TARA Océans 2009-2013.

### IV.4. Discussion

Notre travail vise à déterminer la typologie de la distribution spatiale des NBSS des crustacés en lien avec les conditions environnementales et à évaluer la contribution des crustacés au budget de carbone dans les zones mésopélagiques de l'océan global intertropical. Plusieurs bases de données ont dû être analysées, nécessitant un contrôle qualité. Ce dernier a montré que les sets de données analysés ont varié entre les différentes parties de ce chapitre. Pour l'analyse de la forme des NBSS, les 3 campagnes ont été étudiées, pour l'analyse des facteurs de variabilité et l'analyse spatiale des taux métaboliques, nous avons utilisé GEOMAR et TARA, alors que pour le budget de carbone nous avons étudié que TARA.

#### IV.4.1. Qualité des données et les limites de notre travail

Une grande partie de ce travail à consister à homogénéiser les données de zooplancton de GEOMAR dans le logiciel web ECOTAXA car l'utilisation d'un scanner spécifique par ce laboratoire à générer des erreurs à répétition dans la constitution des tableaux des mesures morphologiques du zooplancton. De plus, la maille du filet n'étant pas la même et le fractionnement initial n'étant pas homogène avec TARA j'ai reconstitué le spectre du zooplancton de tous les échantillons (plus de 368x5 échantillons) de la campagne GEOMAR.

Il en est de même des données Malsapina dont les spectres de tailles cumulés uniquement sont conservés dans ce travail. En effet bien que cette campagne soit effectuée avec du multinet de maille de filet de 300 $\mu$ m, on observe systématiquement moins de biovolume dans le NBSS alors que la gamme de taille étudiée est bien la même (Fig IV.2). Considérant la possibilité que les metadata des volumes ou du fractionnement ne soient pas corrects et malgré nos efforts pour les chercher, nous n'avons pas utilisé les données MALASPINA pour les approches quantitatives. Enfin, le référentiel taxonomique de tri du zooplancton ayant été différent entre les campagnes, nous avons décidé de restreindre cette analyse aux crustacés, d'autant plus que ce sont eux qui sont le mieux conservés dans le formaldéhyde.

L'ensemble de ces difficultés a ralenti considérablement notre travail et a généré plus d'effort de travail. Beaucoup de temps ont donc été investi pour l'harmonisation de l'ensemble des trois campagnes (TARA, GEOMAR, MALASPINA) pour la première partie de ce chapitre sur les spectres et ensuite les campagnes TARA et GEOMAR ont servi aux calculs du taux physiologiques.

Les organismes ayant un diamètre sphérique équivalent supérieur à 4.70 mm (Fig IV.2) n'ont pas été échantillonnés quantitativement et sont exclu de nos calculs de même que les organismes de tailles inférieures à 523  $\mu$ m car c'est la taille à partir de laquelle les 3 modes des trois campagnes coïncident. Nos calculs de biomasses et de taux physiologiques seront donc quantitatifs pour cette gamme de taille de zooplancton. Il est donc fortement possible que nos résultats soient sous-estimés par rapport aux études prenant en compte toute la gamme de taille de zooplancton (Kiko et al., 2020). En outre, les problèmes de sous-échantillonnage à l'aide de filets, tels que des organismes qui s'échappent des filets sous-estiment nos valeurs des taux physiologiques. Nos estimations de la biomasse reposent sur les relations empiriques entre la



## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

taille et le carbone (Lehette and Hernández-León, 2009), nous utilisons uniquement que le zooplancton qui n'est pas détruit lors de la capture et conservé dans le formol et qui peuvent être scanné à l'aide du zooscan. De même, nous avons utilisé des relations allométriques permettant de calculer la respiration, les taux d'excrétion en fonction de la taille, de la température et du groupe taxonomique (Ikeda, 2014).

Nous discuterons l'ensemble de nos résultats en tenant compte des contraintes ci-dessus mentionnées.

### IV.4.2. Les sources de variance dans la distribution spatiale des crustacés

#### ANOVA dans le premier kilomètre : 0-1000 m:

L'ANOVA a trois facteurs campagne\*profondeur\*jour/nuit montre que la source de variabilité la plus importante (parfois d'un ordre de grandeur) est la profondeur. Elle affecte significativement les pentes spectrales et le biovolume sur toute la couche 0-1000m (tableau IV.2). Cette analyse conforte donc les résultats des chapitres II et III qui indiquent que les gradients verticaux sont importants. Ici nous les quantifions en montrant que le facteur profondeur est de 2 à 10 fois plus fort que les autres facteurs (campagne, jour/nuit et latitude). La différence entre les campagnes n'est pas significative pour l'ESD et la pente mais elle est significative pour le biovolume tout en restant inférieure à la variance liée à la profondeur. Cette différence proviendrait donc des différences de niveaux moyens de biovolume entre les campagnes. Un biovolume inférieur a été mesuré dans les données de MALASPINA comparativement aux autres campagnes (Fig IV.2). Ce résultat nous a conduit à faire le choix de ne pas utiliser les données de MALASPINA pour les approches quantitatives afin de lever les incertitudes sur les données MALASPINA plus tard dans le cadre des discussions entre les scientifiques. Il existe aussi de grandes différences entre les sites visités par TARA (surtout en océan ouvert) et ceux visités par GEOMAR (zooplancton plus important) qui se sont focalisés sur la zone de l'upwelling du Chili et de l'Atlantique intertropical Est.

Nous montrons qu'il n'existe donc pas de différence jour/nuit à l'échelle de toute la colonne d'eau ce qui n'est pas surprenant car en général la migration nycthémerale se fait à l'intérieur du premier kilomètre qui est totalement pris en compte dans cette partie. Une analyse détaillée par couche nous révélera dans la suite de ce chapitre si cette différence existe ou pas.

La profondeur est donc bien le facteur principal de la variance de la taille, et du biovolume total du zooplancton. Cela peut s'expliquer par le gradient trophique vertical de la surface vers le fond. En effet la grande différence vient de la surface suffisamment éclairée où se produit l'activité photosynthétique et la zone mésopelagique sombre et moins productive. Les conditions du milieu sélectionnent donc le zooplancton.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

### Anova dans les 3 couches de profondeur prises séparément :

L'ANOVA sur les trois couches mises en ensemble a montré que l'effet profondeur est le plus important. Pour analyser plus finement les autres sources de variabilité nous effectuons une analyse par strates de profondeur.

Dans le chapitre II et III, nous avons mis en évidence pour la campagne TARA qu'il n'existait pas, pour les 100 cas (soit 10 paires de stations) où la comparaison jour/nuit est possible, de différences significatives sur la composition de la communauté (Chapitre II) et le spectre de taille (Chapitre III) du zooplancton. Nous avons toutefois remarqué que certaines espèces, en général de grands individus (Cnidaria, Eumalacostraca, Euphausiacea, Metrinidae) pouvaient montrer des différences significatives entre le jour et la nuit. Dans ce chapitre, nous avons pu compléter cette analyse en ajoutant 288 cas (soit 31 paires de stations) obtenus lors des campagnes de GEOMAR. Sur l'ensemble du jeu de données dans les 3 couches, la variabilité jour/nuit n'est pas significative pour la pente, la taille médiane et le biovolume mais uniquement sur les pentes spectrales dans la couche de surface (0-200 m) et sur le biovolume dans la couche mésopélagique supérieure (200-500 m). Cette différence est essentiellement due à campagne GEOMAR car testée séparément on obtient des probabilités différentes (les probabilités de l'hypothèse H0 (pas de différence) sont pour la pente spectrale :  $p_{tara}=0.29$  et  $p_{geomar}=0.007$  ; pour le biovolume :  $p_{tara}=0.067$  et  $p_{geomar}=0.007$ ) montrant des différences significatives pour GEOMAR et non pour TARA. L'absence d'effet de la migration sur la distribution de taille dans le cas de TARA relativement à GEOMAR peut s'expliquer par le petit nombre de comparaison dans TARA. Il est notable que pour GEOMAR les pentes sont différentes entre jour et nuit mais l'effet est assez faible (tableau IV.4). Ainsi, la faible variabilité peut aussi s'expliquer par la gamme de taille ciblée par l'échantillonnage (maillage de  $300\mu\text{m}$  et ouverture du filet de  $0.25\text{m}^2$ ) qui collecte principalement du petit zooplancton ( $234,3\ \mu\text{m}$  à  $637\ \mu\text{m}$  en ESD) qui n'est pas le spectre des grands migrants (Ohman et Romagnan 2016). La réduction de la DVM (migration verticale journalière) ou l'absence totale de DVM pour le zooplancton collecté par des multineurs similaires a été précédemment rapportée (Dai et al., 2016; Kiko et al., 2020) par contre nous avons noté que les individus de grandes tailles (Euphausiacea, Metrinidae) sont capables d'effectuer la migration verticale. Ces individus fuient les prédateurs en plongeant dans la journée et remontent la nuit pour se nourrir.

La variabilité de la campagne ressort très significatif sur les pentes spectrales et sur le biovolume (tableau IV.3) dans les 3 couches de profondeur (0-200m, 200-500m, 500-1000m). Cela peut s'expliquer que les 2 campagnes (TARA, GEOMAR) n'ont pas été échantillonnées dans les mêmes espaces géographiques, TARA étant surtout dans les zones oligotrophes au centre des bassins océaniques (avec des concentrations en Chla plus faibles, Figure IV.5) et GEOMAR dans les systèmes d'upwelling côtiers. Il existe une différence de mailles dans les filets avec  $200\ \mu\text{m}$  pour GEOMAR et  $300\mu\text{m}$  pour TARA et MALASPINA. De plus les 5 profondeurs échantillonnées sont régulières pour les stations de la campagne GEOMAR alors qu'elles sont très variables pour TARA. Bien que nous ayons pu harmoniser les biais méthodologiques liés à la maille ou aux profondeurs échantillonnées, il est difficile de connaître le facteur exact et c'est aussi la raison d'étudier la forme relative des NBSS.

### IV.4.3. Les grands types de NBSS des crustacés

Tous les groupes sont différents entre eux sauf le 2 et 5 qui correspondent aux spectres les plus plats (tableau IV.5) avec pour le groupe 5 des spectres bimodaux. Tous les spectres sauf ceux du groupe 5 convergent au-delà de 2mm en ESD. Dans les spectres du groupe 5, l'abondance du zooplancton > 2mm est largement supérieure à celle des autres groupes. Les spectres des groupes (3 ; 4 ; 1) se distinguent surtout au début du spectre avec des abondances des plus petits organismes plus importantes que les spectres des groupes 2 et 5. Nous discuterons ici des communautés des groupes de stations ayant de fortes abondances dans les petites tailles et montrant ainsi des spectres plus pentus (1, 3 et 4) dont les abondances moyennes sont équivalentes pour des biovolumes > 0,36 mm<sup>3</sup> (Figure IV.3), du groupe ayant les NBSS bimodaux (groupe 5), et du groupe ayant des NBSS avec de faibles effectifs pour les petites tailles mais de grands effectifs pour les grandes tailles. Les groupes 3 et 4 présentent des pentes spectrales pas très différentes, leurs distributions géographiques ainsi que l'environnement associé sont presque semblables. Le groupe 4 ne sera pas discuté ici.

#### IV.4.3.1 NBSS des environnements riches de surface (3), riche en mésopélagique supérieur (4) et pauvre en mésopélagique inférieur (1)

La plus grande différence entre les NBSS de ces groupes se situe dans des classes de biovolume < 0,36mm<sup>3</sup> (Figure IV.3), avec une décroissance des biovolumes de la couche épipélagique (groupe 3) vers le mésopélagique supérieur (groupe 4) et inférieur (groupe 5).

Pour le groupe 3, on retrouve des communautés se situant dans la couche de surface au-dessus des OMZ, des upwellings et en pleine mer. C'est un groupe qui est surtout observé le jour. La communauté mésozooplanctonique de ce groupe se caractérise par un biovolume important et une forte pente spectrale (pente spectrale moyenne et médiane = -0.88 > -1, Fig IV.3 en haut à droite) suggérant la présence d'une grande proportion des organismes de petites tailles (500-600µm) dans la communauté. Les biovolumes peuvent être expliqués par le transfert de la biomasse de la production primaire de surface dans le réseau trophique via les herbivores. Dans les systèmes productifs ou zones d'upwellings, on a plus de mésozooplancton herbivore qui occupe les petites classes de tailles (Zhou and Huntley, 1997) favorisées par rapport au gros mésozooplancton omnivore et carnivore et la pente spectrale de la communauté est pentue (Zhou, 2006). Pour les communautés localisées au-dessus des OMZ, un tel spectre peut être dû à l'apport des eaux riches en nutriments issues d'upwellings (Grantham et al., 2004; Paulmier et al., 2008) ou à une forte concentration de crustacés causée par la désoxygénation des couches intermédiaires (Wishner et al., 2008; Grados et al., 2012) qui les confine dans la couche oxygénée de surface en raison des effets délétères de l'hypoxie (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2008). Aussi les taux de croissance du mésozooplancton sont fortement dépendants de la température du milieu (Huntley, 1992) avec de petits organismes plus abondants en surface dans des eaux plus chaudes et riches en nourriture qu'en profondeur sans qu'ils ne dépendent d'énergie pour la migration (Loose and Dawidowicz, 1994). Une taille réduite peut aussi

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

constituer en elle-même un refuge face à la prédation visuelle (De Robertis et al., 2000). Tout ceci pourrait en partie expliquer la surreprésentation des organismes de petites tailles en surface et en particulier dans ce groupe.

Le groupe 4, localisé dans les couches intermédiaires ressemble fortement au groupe 3 dans sa localisation (Figure IV.4) mais est plus profond en moyenne et montre des indicateurs de richesses trophiques plus faibles (Chla et flux). Il est donc possible que les communautés de ce groupe soient alimentées par des biomasses de phytoplancton ou par le flux vertical de matière plus faible expliquant les plus faibles concentrations mais une forme similaire des NBSS.

Le groupe 1 est uniquement mésopélagique, les crustacés sont assez bien représentés dans les classes de petites tailles (500 $\mu$ m). Il est néanmoins faiblement bimodal ce qui suggère la cohabitation d'au moins deux populations de crustacés. Une plutôt des couches intermédiaires plus petites et une autre des couches plus profondes. Ce rebond du spectre suggère que la deuxième population de crustacés est composée d'espèces de niveau trophique supérieur à la première (premier mode), omnivores et/ou carnivores. Cette hypothèse pourrait être vérifiée par l'analyse taxonomique détaillée des images dont sont issues les données présentées. La communauté du groupe 1 transférerait et séquestrerait efficacement la matière produite par les producteurs primaires dans le mésozooplancton (pente spectrale moyenne et médiane =  $-0.6 > -1$ , Fig IV.3).

Ainsi, ces trois formes de NBSS assez similaires montreraient donc une succession verticale typique des océans avec une diminution progressive de l'abondance des petits individus et l'émergence des communautés de fond peuplées d'individus plus grands.

### IV.4.3.3 NBSS zones mésopélagiques oligotrophes (2) et des OMZs (5)

Les deux groupes contiennent des communautés de zooplancton presque exclusivement mésopélagique. Nous discuterons de façon comparative les groupes 2 et 5 car ils présentent des pentes similaires et faibles mais des NBSS assez différentes. Ils sont par ailleurs localisés dans des zones distinctes de l'océan.

Le groupe 2 représente les environnements typiques oligotrophes situés en plein océan et relativement oxygénés. Ce sont des communautés de crustacés caractérisés à la fois par des valeurs de biovolumes et de pentes spectrales faibles. Le spectre montre qu'il est constitué essentiellement de beaucoup d'individus se situant entre les petits et les gros crustacés et la pente spectrale suggère un niveau trophique de types omnivores et carnivores.

Le groupe 5 représente les environnements typiques oligotrophes situés en profondeurs non loin des upwellings côtiers des bords Est des océans (surtout Pacifique) et en moyenne moins oxygénés que le groupe 2. Ces communautés de crustacés sont caractérisés à la fois par des valeurs de biovolumes faibles et de pentes spectrales faibles. Le spectre du groupe 5 indique qu'il est constitué essentiellement de petits et de très gros crustacés de niveau trophique qui

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

serait de types omnivores et carnivores respectivement. La population entre les petites et les grandes tailles est très faible contrairement au groupe 2 (Fig IV.3). Le nombre d'individus dans les grandes classes de tailles du groupe 5 restent très élevé comparé à tous les autres groupes.

Le faible biovolume de la communauté observé dans les échantillons du groupe 2 et 5 peut donc s'expliquer par la raréfaction de leurs ressources (pas de Chla et faibles flux) et pour certains du groupe 5 l'hypoxie voir l'anoxie

### IV.4.4. Biomasse, Respiration, excrétion

Notre travail nous a permis d'obtenir une estimation quantitative des taux d'excrétion et de respiration du zooplancton dans l'océan global inter-tropical et de fournir une base de données intéressante pour l'amélioration des modèles biogéochimiques. Nous combinons ici des données provenant de deux campagnes (TARA : 2009 à 2013 et GEOMAR : 2012 à 2017). La respiration et l'excrétion renseignent sur l'activité du zooplancton. La respiration en particulier dans le milieu mésopélagique contribue à réduire les flux de matière et l'excrétion dans la couche épipélagique fournit une source importante de nutriments pour le phytoplancton.

La valeur moyenne intertropicale de la biomasse intégrée des crustacés entre 0 et 100 m vaut  $250 \pm 275.50 \text{ mgC.m}^{-2}$ . Ces valeurs sont comparables à celles trouvées par Kiko et al, 2020 dans l'Atlantique tropical Nord entre 0-100m, dont les valeurs non intégrées varient de 2.2 à 2.9  $\text{mgC.m}^{-3}$  (soit 220 à 290  $\text{mgC.m}^{-2}$ ). Nos valeurs sont aussi dans les ordres de grandeurs attendues (Moriarty et al., 2013). Notre estimation médiane globale de la biomasse intégrée entre 0-1000m ( $554.36 \text{ mgC.m}^{-2}$ ) est inférieure à celle observée dans l'Atlantique Nord (Kiko et al. 2020) qui varie de 685 à 1589.73  $\text{mgC.m}^{-2}$ . Nos valeurs seraient réduites par les faibles valeurs des zones oligotrophiques et des zones à minimum d'oxygène plus nombreuses dans le cadre de notre étude que celle de Kiko et al., 2020.

Les valeurs des taux physiologiques sont plus faibles entre 30-40°. Notre estimation de la respiration entre 10°S-10°N est très faible comparée à celle de Hernández-León & Ikeda, 2005 dans la même bande de latitude. En effet notre travail concerne essentiellement les crustacés alors que celui de Hernández-León & Ikeda, 2005 prend en compte un large spectre de mésozooplancton dépassant les crustacés. Nos données ne couvrent pas aussi la totalité de la bande tropicale, une bonne partie de l'océan Indien et de l'océan pacifique n'ont pas été échantillonnée, ce qui pourrait faire des différences dans les jeux de données.

Les comparaisons des valeurs de la respiration de surface en fonction de la concentration de l'oxygène dans l'OMZ ou dans l'OZ (tableau IV.10) montrent des valeurs de respirations élevées dans la couche de surface des OMZ du Pacifique. Il est possible que cela puisse contribuer à renforcer la désoxygénation et à s'amplifier avec le réchauffement climatique puisque les OMZ océaniques résultent principalement d'une ventilation lente associée à une faible circulation de la thermocline et à une consommation accrue à proximité des systèmes d'upwelling de bord Est (Kiko et al., 2020).

### IV.4.5. Contribution de la respiration des crustacés au Budget de carbone.

La majeure partie du carbone organique exporté est utilisée par la communauté du plancton de la colonne d'eau, qui le transforme finalement en CO<sub>2</sub> par la respiration (reminéralisation). Les variations de la diminution du flux organique qui en résulte en fonction de la profondeur (Martin et al., 1987; Giering et al., 2014) peuvent, selon les modèles, entraîner des variations du taux de CO<sub>2</sub> atmosphérique allant jusqu'à 200 ppm (Sarmiento and Toggweiler, 1984), ce qui indique un couplage fort entre l'activité biologique dans l'intérieur de l'océan et le stockage océanique du CO<sub>2</sub>. Une contrainte clé dans l'analyse des flux de carbone dans la zone mésopélagique est que, en régime permanent, l'atténuation du flux de carbone organique particulaire (POC) avec la profondeur devrait être équilibrée par le métabolisme de la communauté. Les estimations publiées de l'atténuation du flux de carbone organique particulaire avec la profondeur sont, cependant, jusqu'à deux ordres de grandeur plus bas que les estimations correspondantes du métabolisme hétérotrophe (microbes et zooplancton) et les mécanismes conduisant à l'atténuation du flux sont incertains (Burd et al., 2010).

Cette divergence indique soit que les estimations du flux de POC, du métabolisme de la communauté, ou les deux, ne sont pas fiables, soit qu'il existe des sources supplémentaires, non prises en compte, de carbone organique dans la zone mésopélagique. Il est important de noter que dans un système à l'équilibre, le carbone organique est perdu du système uniquement par export ou par reminéralisation (et dissolution). Dans notre analyse, nous tiendrons uniquement compte de la respiration de la communauté du zooplancton comme mesure de la reminéralisation. Nous avons fourni une estimation des besoins en respiration des crustacés tout en faisant l'hypothèse que le reste de la matière organique est utilisé par les autres zooplanctons et les procaryotes (bactéries) présents dans la colonne d'eau. Le carbone POC entrant (NPP ou mesuré par l'UVP5) constitue la source principale d'apport de carbone dans le cadre de notre budget.

Dans nos calculs, nous avons extraits de la base de données, toutes les situations d'hypoxie et d'anoxie car dans ces conditions, le zooplancton limite sa respiration. Or l'algorithme utilisé ne considère pas la pression partielle de l'O<sub>2</sub> dans l'eau, uniquement la température, la taille et le taxon. Ce choix peut sembler drastique, car même si une station peut être en hypoxie, la pression critique ( $P_{crit}$ , Kiko et al., 2020) impactant les organismes n'est pas toujours rencontrée. Nous avons néanmoins testé la sensibilité de notre budget en testant aussi avec les zones hypoxiques. Les principaux résultats présentés au-dessus ne sont pas changés sauf le budget de la couche mésopélagique (200-500m, ci dessous). Nous avons négligé le transport actif car dans le cadre des données nos comparaisons jour/nuit ne présentent que peu (GEOMAR) ou pas (TARA) de différences significatives. L'apport de matière organique par advection latérale n'a pas été considéré dans nos calculs. La source finale de DOC, à savoir l'excrétion en profondeur par le flux actif, a été négligeable à cause l'absence de différence jour/nuit. Bien qu'ayant négligé les sources de carbone dues à la migration verticale, d'autres études ne prennent même pas en compte leur respiration dans les calculs du budget en supposant que le carbone organique que ces espèces respirent dans la zone mésopélagique est donc importé par elles-mêmes durant leur migration verticale quotidienne (Giering et al., 2014). La

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

défécation et la mortalité en profondeur constituent d'autres sources supplémentaires de carbone organique dans la zone crépusculaire, mais elles ont été exclues du budget en raison des grandes incertitudes qui pèsent sur les résultats. L'activité procaryote un élément important n'a pas pu être évalué et constituera un inconnu du bilan.

Dans un premier temps nous avons estimé le bilan dans la couche de surface (0-200m) en calculant le flux de particules qui sort à 200m et les estimations en carbone de la respiration. En considérant les valeurs moyennes (tableau IV.12) il ressort qu'une partie importante (plus de 90%) de la matière organique de surface est utilisée par les bactéries et les autres catégories de zooplancton autre que les crustacés. Giering et al. 2014, ont obtenu des valeurs similaires mais uniquement pour les procaryotes entre 50 et 1000m.

*Tableau IV. 12: Production primaire Net, Estimation du flux de carbone organique particulaire (POC) à 200m et demande de respiration entre (0-200m). Les Valeurs sont des moyenne (médiane; min à max), unité : mgC m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. Le Carbone disponible est élevé dans la zone subtropicale (10-40°) mais la demande en respiration est plutôt élevée dans la zone équatoriale (0-10°). Les valeurs des procaryotes et des autres zooplanctons ne sont pas fournies.*

	Carbone entrant	Carbone sortant				
Latitude (0-200m)	NPP	Flux200m	Prokaryotes Respiration	Other Zooplankton Respiration	Crustacean : Respiration 0_200m	Total
0-40°	330.78 (353.20 ; 77.74 à 562.53)	3.21 (2.24 ; 0.26 à 9.06)	Not estimated	Not estimated	23.62 (18.23 ; 2.93 à 66.37)	26.84 (20.47 ; 3.19 à 75.44) + ?
0-10°	380.39 (380.39; 326.81 à 433.98)	3.04 (2.30; 0.52 à 7.03)	Not estimated	Not estimated	44.83 (44.91 ; 23.13 à 66.37)	47.87 (47.22 ; 23.65 à 73.41) + ?
10-40°	320.86 (353.20; 77.74 à 562.53)	3.28 (2.24; 0.26 à 9.06)	Not estimated	Not estimated	17.09 (16.49 ; 2.93 à 41.88)	20.34 (18.73 ; 3.19 à 50.94) + ?

La différence de respiration entre le système équatorial et tropical observée entre 0-200m serait due à une forte productivité dans la bande équatoriale que la bande subtropicale. Ceci est consistant avec les travaux de Hernández-León & Ikeda, 2005 qui ont observé un taux de respiration spécifique très élevé et une biomasse plus importante autour de l'équateur comparativement à la zone subtropicale. Ces taux de respiration spécifique élevés pour le zooplancton équatorial sont dus aux effets combinés de la température des eaux chaudes et des individus de plus petites tailles qui augmentent tous deux ces taux.

Dans un deuxième temps nous avons évalué ce bilan entre 50-200m afin d'exclure la production primaire et de tenir uniquement compte que du flux de matière organique à la surface de l'océan. La différence des flux comparée à la respiration montre que les besoins en respiration des crustacés sont couverts à 50% entre 0-40° (Tableau IV.13), ce qui signifie que les réserves en POC sont insuffisantes par rapport au besoin en respiration des crustacés.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

Tableau IV. 13: Export de Carbone et demande en respiration entre (50-200m). Estimation du flux de carbone organique particulaire (POC). Les Valeurs sont des moyenne (médiane; min à max), unité :  $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Le Carbone disponible est élevé dans la zone subtropicale (10-40°) mais la demande en respiration est plutôt élevée dans la zone équatoriale (0-10°). Les valeurs des procaryotes et des autres zooplanctons ne sont pas fournies.

Latitude	Carbone disparu = (Flux50 – Flux200)			Carbone consommé		
	Flux50m	Flux200m	Difference	Prokaryotes Respiration	Other Zooplankton Respiration	Crustacean : Respiration 50_200m
0-40°	10.32 (6.27 ; 0.79 à 32.34)	3.21 (2.24 ; 0.26 à 9.06)	7.10 (4.03 ; 0.53 à 23.27)	Not estimated	Not estimated	12.85 (9.73 ; 1.94 à 36.32)
0-10°	14.94 (12.71 ; 2.01 à 32.34)	3.04 (2.30; 0.52 à 7.03)	11.90 (10.40 ; 1.49 à 25.31)	Not estimated	Not estimated	23.43 (22.05 ; 13.30 à 36.32)
10-40°	8.47 (6.27 ; 0.79 à 20.05)	3.28 (2.24; 0.26 à 9.06)	5.18 (4.03 ; 0.53 à 10.98)	Not estimated	Not estimated	9.59 (9.04 ; 1.94 à 22.42)

Enfin entre 200-500m on a globalement entre 0-40° des différences négatives de flux (Tableau IV.14) car la variation du flux avec la profondeur est très stable voir légèrement croissante. Cette ré-augmentation du flux calculé avec les profils de NBSS de l'UVP5 est un phénomène non systématique mais déjà observé en particulier dans les zones inter-tropicales. (Kiko et al., 2017, 2020) attribuent la présence d'une couche intermédiaire de particules, appelées couches néphéloïdes, à la présence d'une couche d'organismes résidents et migrants de plancton et necton, bien identifiée sur les sonars (Irigoien et al., 2004). Les flux entrant à 200m et sortant à 500m ne sont pas trop différents de la respiration des crustacés suggérant une ressource non limitante. Ce résultat converge avec les conclusions du chapitre II qui montrait un découplage entre atténuation verticale du zooplancton et des particules.

Tableau IV. 14: Export de Carbone et demande de respiration entre (200-500m). Estimation du flux de carbone organique particulate (POC). Les Valeurs sont des moyenne (médiane; min à max), unité :  $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Le Carbone disponible est élevé dans la zone subtropicale (10-40°) mais la demande en respiration est plutôt élevée dans la zone équatoriale (0-10°). Les valeurs des procaryotes et des autres zooplanctons ne sont pas fournies.

Latitude (200-500m)	Carbone disparu (Flux200 – Flux500)			Carbone consommé		
	Flux200m	Flux500m	Difference	Prokaryotes Respiration	Other Zooplankton Respiration	Crustacean Respiration 200_500m
0-40°	3.21 (2.24 ; 0.26 à 9.06)	5.05 (3.28; 0.2 à 18.62)	-1.83 (-1.04 ; 0.06 à -9.55)	?	?	3.17 (2.36 ; 0.91 à 8.49)
0-10°	3.04 (2.30; 0.52 à 7.03)	5.74 (4.7 ; 1.17 à 12.39)	-2.70 (-2.4 ; -0.65 à -5.36)	?	?	4.28 (4.28 ; 3.21 à 5.34)
10-40°	3.28 (2.24; 0.26 à 9.06)	4.77 (3.28; 0.2 à 18.62)	-1.48 (-1.04 ; -0.06 à -9.55)	?	?	3.10 (2.29 ; 0.91 à 8.49)



### IV.5. Conclusion

De notre étude des spectres de taille des crustacés dans la bande tropicale, on rencontre cinq grands groupes de formes pour les NBSS des crustacés. Un premier groupe situé en surface est localisé dans des environnements productifs (des zones d'upwellings ou à la surface des OMZ) et serait en majorité composé d'individus herbivores, un deuxième groupe de spectre montre une communauté des classes de tailles intermédiaires situé à la fois à la surface et dans la zone mésopélagique avec un réseau trophique qui serait constitué potentiellement des omnivores et des carnivores. Un troisième localisé dans les eaux profondes constituerait des omnivores (en proportion faible comparé au deuxième groupe) et des carnivores. Enfin un quatrième et cinquième groupe présente des spectres plats dans les zones mésopélagiques ouvertes ou près des systèmes d'upwelling des bordures Ouest des continents dans les OMZ.

Nos estimations des taux physiologiques montrent dans les OMZ des valeurs élevées comparées aux zones oxygénées ce qui montre une grande capacité d'adaptation des crustacés de tailles supérieures à 500 $\mu$ m dans ces régions de l'océan. Le flux total moyen à 200m vaut environ 1% de la production primaire net (NPP) (entre 0-40°) et augmente à 1.5% à 500m de profondeur (tableau IV.11). En surface plus de 90% du POC serait utilisé par les procaryotes et le zooplancton non crustacé. Dans la couche mésopélagique, bien que les apports en carbone ne couvrent pas la totalité des besoins en respiration des crustacés entre 50-200m, on observe une augmentation du flux sortant à 500m suggérant une ressource non limitante entre 200-500m. Ce résultat est à approfondir en tenant compte de la communauté entière du zooplancton et de l'activité des procaryotes et des mécanismes d'advection.

#### IV.6. Références

- Auel, H., Verheye, H.M., 2007. Hypoxia tolerance in the copepod *Calanoides carinatus* and the effect of an intermediate oxygen minimum layer on copepod vertical distribution in the northern Benguela Current upwelling system and the Angola–Benguela Front. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352, 234–243. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.07.020>
- Behrenfeld, M.J., Falkowski, P.G., 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography* 42, 1–20. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>
- Buesseler, K.O., Lamborg, C.H., Boyd, P.W., Lam, P.J., Trull, T.W., Bidigare, R.R., Bishop, J.K.B., Casciotti, K.L., Dehairs, F., Elskens, M., Honda, M., Karl, D.M., Siegel, D.A., Silver, M.W., Steinberg, D.K., Valdes, J., Van Mooy, B., Wilson, S., 2007. Revisiting Carbon Flux Through the Ocean's Twilight Zone. *Science* 316, 567–570. <https://doi.org/10.1126/science.1137959>
- Burd, A.B., Hansell, D.A., Steinberg, D.K., Anderson, T.R., Aristegui, J., Baltar, F., Beupre, S.R., Buesseler, K.O., DeHairs, F., Jackson, G.A., Kadko, D.C., Koppelman, R., Lampitt, R.S., Nagata, T., Reinthaler, T., Robinson, C., Robison, B.H., Tamburini, C., Tanaka, T., 2010. 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, 1557–1571. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.022>
- Chisholm, S.W., 2000. Stirring times in the Southern Ocean. *Nature* 407, 685–686. <https://doi.org/10.1038/35037696>
- Dai, L., Li, C., Yang, G., Sun, X., 2016. Zooplankton abundance, biovolume and size spectra at western boundary currents in the subtropical North Pacific during winter 2012. *Journal of Marine Systems* 155, 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.11.004>
- De Robertis, A., Jaffe, J.S., Ohman, M.D., 2000. Size-dependent visual predation risk and the timing of vertical migration in zooplankton. *Limnology and Oceanography* 45, 1838–1844. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.8.1838>
- García-Comas, C., Chang, C.-Y., Ye, L., Sastri, A.R., Lee, Y.-C., Gong, G.-C., Hsieh, C., 2014. Mesozooplankton size structure in response to environmental conditions in the East China Sea: How much does size spectra theory fit empirical data of a dynamic coastal area? *Progress in Oceanography, Recent Developments In Oceanography of the Asian Marginal Seas* 121, 141–157. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.10.010>
- Garijo, J.C., Hernández-León, S., 2015. The use of an image-based approach for the assessment of zooplankton physiological rates: a comparison with enzymatic methods. *Journal of Plankton Research* 37, 923–938. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv056>
- Giering, S.L.C., Sanders, R., Lampitt, R.S., Anderson, T.R., Tamburini, C., Boutrif, M., Zubkov, M.V., Marsay, C.M., Henson, S.A., Saw, K., Cook, K., Mayor, D.J., 2014.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

- Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone. *Nature* 507, 480–483. <https://doi.org/10.1038/nature13123>
- Gorsky, G., Ohman, M.D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J.-B., Cawood, A., Pesant, S., Garcia-Comas, C., Prejger, F., 2010. Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research* 32, 285–303. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp124>
- Grados, D., Fablet, R., Ballon, M., Bez, N., Castillo, R., Lezama, A., Bertrand, A., 2012. Multiscale analysis of the spatial interactions between ecosystem components from acoustic survey data: application of the Northern SCH off Peru. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 740. <https://doi.org/10.1139/f2012-017>
- Grantham, B.A., Chan, F., Nielsen, K.J., Fox, D.S., Barth, J.A., Huyer, A., Lubchenco, J., Menge, B.A., 2004. Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature* 429, 749–754. <https://doi.org/10.1038/nature02605>
- Grasshoff, K., Kremling, K., Ehrhardt, M., 2009. *Methods of Seawater Analysis*. John Wiley & Sons.
- 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., 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532, 465–470. <https://doi.org/10.1038/nature16942>
- Guidi, L., Legendre, L., Reygondeau, G., Uitz, J., Stemmann, L., Henson, S.A., 2015. A new look at ocean carbon remineralization for estimating deepwater sequestration. *Global Biogeochemical Cycles* 29, 1044–1059. <https://doi.org/10.1002/2014GB005063>
- Hernández-León, S., Ikeda, T., 2005. A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. *J Plankton Res* 27, 153–158. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh166>
- Huntley, M.E., 1992. Temperature-Dependent Production of Marine Copepods: A Global Synthesis. *The American Naturalist* 140, 201–242. <https://doi.org/10.1086/285410>
- Ikeda, T., 2014. Respiration and ammonia excretion by marine metazooplankton taxa: synthesis toward a global-bathymetric model. *Mar Biol* 161, 2753–2766. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2540-5>
- Irigoién, X., Huisman, J., Harris, R.P., 2004. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature* 429, 863–867. <https://doi.org/10.1038/nature02593>

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

- Isla, J.A., Anadón, R., 2004. Mesozooplankton size-fractionated metabolism and feeding off NW Spain during autumn: effects of a poleward current. *ICES J Mar Sci* 61, 526–534. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.014>
- Kiko, R., Biastoch, A., Brandt, P., Cravatte, S., Hauss, H., Hummels, R., Kriest, I., Marin, F., McDonnell, A.M.P., Oschlies, A., Picheral, M., Schwarzkopf, F.U., Thurnherr, A.M., Stemmann, L., 2017. Biological and physical influences on marine snowfall at the equator. *Nature Geoscience* 10, 852–858. <https://doi.org/10.1038/ngeo3042>
- Kiko, R., Brandt, P., Christiansen, S., Faustmann, J., Kriest, I., Rodrigues, E., Schütte, F., Hauss, H., 2020. Zooplankton-Mediated Fluxes in the Eastern Tropical North Atlantic. *Front. Mar. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00358>
- Kjørboe, T., 2013. Zooplankton body composition. *Limnology and Oceanography* 58, 1843–1850. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.5.1843>
- Kruse, S., Brey, T., Bathmann, U., 2010. Role of midwater chaetognaths in Southern Ocean pelagic energy flow. *Marine Ecology Progress Series* 416, 105–113. <https://doi.org/10.3354/meps08773>
- Lance, G.N., Williams, W.T., 1967. A General Theory of Classificatory Sorting Strategies1. Hierarchical Systems. *Comput J* 9, 373–380. <https://doi.org/10.1093/comjnl/9.4.373>
- Legendre, L., Legendre, P., 1998.
- Lehette, P., Hernández-León, S., 2009. Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms: Zooplankton biomass by digital images. *Limnol. Oceanogr. Methods* 7, 304–308. <https://doi.org/10.4319/lom.2009.7.304>
- Liszka, C.M., Manno, C., Stowasser, G., Robinson, C., Tarling, G.A., 2019. Mesozooplankton Community Composition Controls Fecal Pellet Flux and Remineralization Depth in the Southern Ocean. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00230>
- Loose, C.J., Dawidowicz, P., 1994. Trade-Offs in Diel Vertical Migration by Zooplankton: The Costs of Predator Avoidance. *Ecology* 75, 2255–2263. <https://doi.org/10.2307/1940881>
- Marcolin, C. da R., Schultes, S., Jackson, G.A., Lopes, R.M., 2013. Plankton and seston size spectra estimated by the LOPC and ZooScan in the Abrolhos Bank ecosystem (SE Atlantic). *Continental Shelf Research, Oceanography, ecology and management of Abrolhos Bank* 70, 74–87. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.09.022>
- Martin, J.H., Knauer, G.A., Karl, D.M., Broenkow, W.W., 1987. VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 34, 267–285. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90086-0](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90086-0)
- Motoda, S., 1959. *Devices of Simple Plankton Apparatus*.
- Ohman, M.D., 2012. Estimation of mortality for stage-structured zooplankton populations: What is to be done? *Journal of Marine Systems, Understanding and Quantifying*

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

- Mortality in Pelagic, Early Life Stages of Marine Organisms: Experiments, Observations and Models (WKMOR) special issue 93, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.05.008>
- Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., Garçon, V., 2008. The oxygen minimum zone (OMZ) off Chile as intense source of CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub>O. *Continental Shelf Research* 28, 2746–2756. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.09.012>
- Picheral, M., Guidi, L., Stemann, L., Karl, D.M., Iddaoud, G., Gorsky, G., 2010. The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnology and Oceanography: Methods* 8, 462–473. <https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.462>
- Platt, T., Denman, K., 1977. Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgolander Wiss. Meeresunters* 30, 575–581. <https://doi.org/10.1007/BF02207862>
- Quinones et al., 2003. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography* 57, 405–427. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00108-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00108-3)
- Saltzman, J., Wishner, K.F., 1997. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 1. General trends. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 44, 907–930. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(97\)00007-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(97)00007-1)
- Sarmiento, J.L., Toggweiler, J.R., 1984. A new model for the role of the oceans in determining atmospheric P CO<sub>2</sub>. *Nature* 308, 621–624. <https://doi.org/10.1038/308621a0>
- Schultes, S., Sourisseau, M., Le Masson, E., Lunven, M., Marié, L., 2013. Influence of physical forcing on mesozooplankton communities at the Ushant tidal front. *Journal of Marine Systems*, XII International Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay 109–110, S191–S202. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.11.025>
- Stamieszkin, K., Pershing, A.J., Record, N.R., Pilskaln, C.H., Dam, H.G., Feinberg, L.R., 2015. Size as the master trait in modeled copepod fecal pellet carbon flux: Copepod size structure and carbon flux. *Limnology and Oceanography* 60, 2090–2107. <https://doi.org/10.1002/lno.10156>
- Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science* 9, 413–444. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>
- Turner, J.T., 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography* 130, 205–248. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.08.005>
- Vaquer-Sunyer, R., Duarte, C.M., 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *PNAS* 105, 15452–15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

- Wishner, K.F., Gelfman, C., Gowing, M.M., Outram, D.M., Rapien, M., Williams, R.L., 2008. Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Progress in Oceanography* 78, 163–191. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.001>
- Wishner, K.F., Gowing, M.M., Gelfman, C., 1998. Mesozooplankton biomass in the upper 1000m in the Arabian Sea: overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 45, 2405–2432. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(98\)00078-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00078-2)
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Mac Takahashi, M., 2002. Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, North Pacific Biogeochemical Processes* 49, 5513–5529. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00205-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00205-9)
- Zhou, M., 2006. What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *Journal of Plankton Research* 28, 437–448. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi119>
- Zhou, M., Huntley, M., 1997. Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 159, 61–73. <https://doi.org/10.3354/meps159061>

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

### ANNEXE:

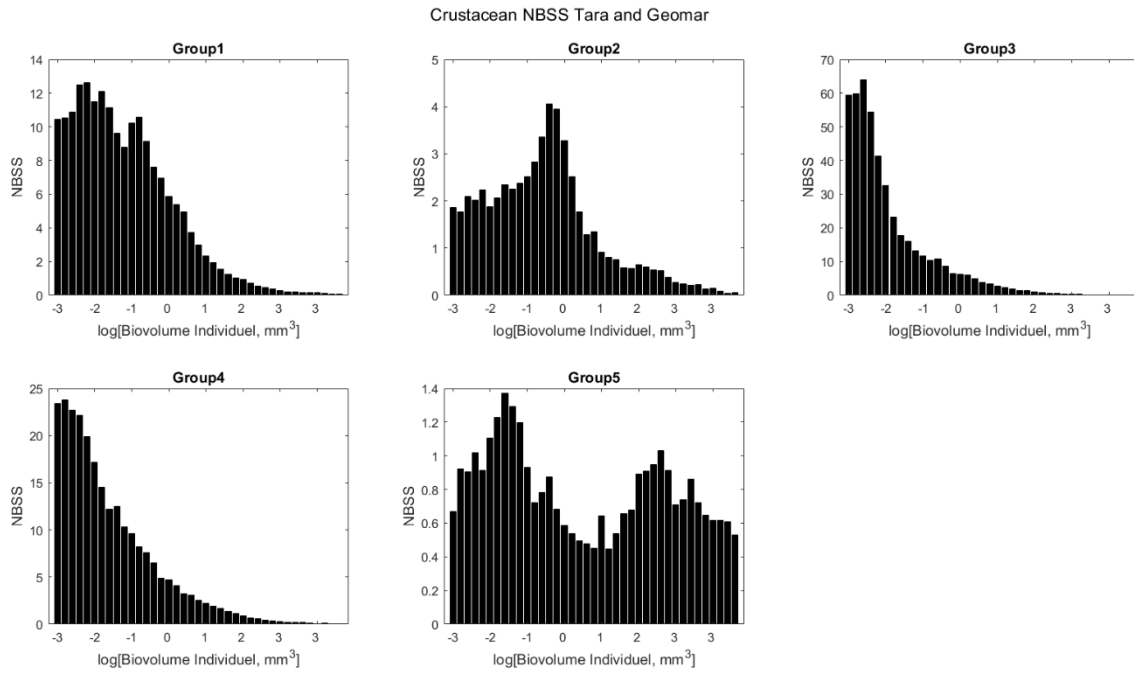


Fig. IVS. 1 : NBSS moyen des 5 groupes de forme identifié par la méthode de groupement hiérarchique.

Tableau IVS. 1 : Biomasse, excretion, respiration intégrée 0\_100m

Echantillons		stations	Lat.	Long.	Biomasse 0_100	Excretion0_100	Respiration0_100	D/N
1	GEOMAR	m097_mn03	12.00	-21.00	291.24	111.71	1003.86	day
2	GEOMAR	m097_mn04	12.00	-23.00	516.27	175.71	1772.12	night
3	GEOMAR	m097_mn05	11.00	-20.25	444.12	137.86	1363.04	night
4	GEOMAR	m097_mn06	11.00	-20.25	341.68	121.21	1101.74	day
5	GEOMAR	m097_mn14	9.34	-20.00	791.86	288.75	2734.47	night
6	GEOMAR	m097_mn15	9.33	-20.00	506.68	206.19	1828.36	day
7	GEOMAR	m097_mn17	7.92	-22.79	192.75	90.85	1018.56	night
8	GEOMAR	m097_mn18	7.97	-23.00	160.55	79.52	784.55	day
9	GEOMAR	m100_mn14	-23.00	13.75	574.41	(pas de données) de	(pas de données)	night
10	GEOMAR	m100_mn16	-23.00	13.30	168.23	0.00	0.00	day
11	GEOMAR	m100_mn17	-23.00	12.80	18.69	(pas de données) de	(pas de données)	day
12	GEOMAR	m100_mn18	-23.00	11.80	92.98	(pas de données) de	(pas de données)	day
13	GEOMAR	m105_mn02	19.22	-24.72	91.83	37.89	443.04	day
14	GEOMAR	m105_mn03	19.03	-24.77	41.98	13.35	126.56	night

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

15	GEOMAR	m105_mn04	18.67	-24.87	54.61	26.04	255.10	day
16	GEOMAR	m105_mn07	16.58	-20.08	189.81	70.30	688.49	night
17	GEOMAR	m105_mn08	16.55	-20.05	152.34	50.20	474.26	day
18	GEOMAR	m105_mn09	10.00	-21	224.36	71.37	763.77	night
19	GEOMAR	m105_mn10	9.99	-21	128.17	47.84	433.11	day
20	GEOMAR	m106_mn04	13	-23	356.78	115.24	1382.43	night
21	GEOMAR	m106_mn05	11	-23	139.25	63.75	622.98	day
22	GEOMAR	m106_mn06	11	-23	585.97	137.88	1460.27	night
23	GEOMAR	m106_mn07	11.04	-21.22	351.83	125.86	1270.29	night
24	GEOMAR	m106_mn08	11.01	-21.21	237.36	80.74	736.46	day
25	GEOMAR	m106_mn11	5.02	-23	114.19	47.07	444.32	day
26	GEOMAR	m106_mn12	5.03	-22.98	450.49	122.1	1625.89	night
27	GEOMAR	m106_mn14	1	-23	204.25	96.22	946.27	day
28	GEOMAR	m106_mn15	0	-23.02	125.66	72.7	708.83	day
29	GEOMAR	m106_mn18	0	-23.02	210.47	100.04	1608.53	night
30	GEOMAR	m119_mn06	11.04	-21.25	157.62	52.21	477.11	day
31	GEOMAR	m119_mn07	11.03	-21.21	523.52	146.28	1931.32	night
32	GEOMAR	m119_mn09	4.97	-22.97	85.22	34.51	459.98	day
33	GEOMAR	m119_mn10	4.98	-23	149.83	70.93	765.41	night
34	GEOMAR	m119_mn13	0.01	-23.09	385.49	133.63	1925.05	night
35	GEOMAR	m119_mn14	0.01	-23.11	150.56	74.76	860.28	day
36	GEOMAR	m130_mn06	11.02	-21.16	237.63	96.6	909.26	day
37	GEOMAR	m130_mn07	10.98	-21.18	304.13	108.69	1181.15	night
38	GEOMAR	m130_mn09	5	-23	57.82	30.02	274.09	day
39	GEOMAR	m130_mn10	5	-23	230.94	84.24	1147.02	night
40	GEOMAR	m130_mn14	0.01	-23.03	193.13	100.9	1228.05	night
41	GEOMAR	m130_mn15	0	-23.03	173.8	84.39	857.71	day
42	GEOMAR	M138-1_mn01	-11.59	-78.94	505.55	152.17	1981.43	day
43	GEOMAR	M138-1_mn02	-11.51	-78.98	808.35	231.65	3293.8	night
44	GEOMAR	m138-1_mn03	-11.3	-78.45	209.95	87.84	848.25	day
45	GEOMAR	m138-1_mn04	-11.3	-78.45	2229.77	513.29	7714.83	night
46	GEOMAR	M138-1_mn05	-12.42	-77.81	436.72	134.63	1754.89	night
47	GEOMAR	m138-1_mn05	-12.7	-78.35	(pas de données)	(pas de données) de	(pas de données)	night
48	GEOMAR	m138-1_mn06	-12.7	-78.35	88.54	20.09	211.32	day
49	GEOMAR	M138-1_mn06	-12.42	-77.81	356.96	150.76	1401.71	day
50	GEOMAR	m138-1_mn07	-12.35	-77.73	813.54	295.86	3571.18	night
51	GEOMAR	m138-1_mn08	-12.35	-77.73	671.21	242.38	2676.49	day



## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

52	GEOMAR	m138-1_mn09	-12.1	-78.46	2472.15	500.56	7464.91	night
53	GEOMAR	m138-1_mn10	-12.1	-78.46	448.73	127.59	1505.74	day
54	GEOMAR	m138-1_mn11	-14	-77.1	650.44	144.16	2214.69	night
55	GEOMAR	M138-1_mn12	-14	-76.66	66.82	16.13	185.23	day
56	GEOMAR	m138-1_mn12	-14	-77.1	4.8	1.89	16.48	day
57	GEOMAR	M138-1_mn13	-14.29	-77.17	114.91	31.64	348.22	day
58	GEOMAR	m138-1_mn13	-14.48	-77.28	97.43	19.01	215.2	day
59	GEOMAR	M138-1_mn14	-14.28	-77.17	2425.24	456.62	7003.63	night
60	GEOMAR	m138-1_mn14	-14.47	-77.29	39.96	7.33	91.63	night
61	GEOMAR	M138-1_mn15	-15.71	-75.73	489.4	214.75	1977.1	day
62	GEOMAR	m138-1_mn16	-15.72	-75.72	1922.84	496.29	6381.12	night
63	GEOMAR	m138-1_mn17	-16.43	-76.18	257.34	77.58	822.76	day
64	GEOMAR	m138-1_mn18	-16.43	-76.18	515.8	180.69	2158.4	night
65	GEOMAR	msm22_mn03	8	-23	90.3	46.49	466.12	day
66	GEOMAR	msm22_mn04	8.02	-22.98	128.06	63.04	745.09	night
67	GEOMAR	msm22_mn07	5.01	-23	42.77	28.87	302.82	day
68	GEOMAR	msm22_mn08	5	-22.99	94.04	62.46	648.77	night
69	GEOMAR	msm22_mn10	4.53	-22.42	208.47	88.39	980.22	night
70	GEOMAR	msm22_mn11	4.55	-22.42	70.22	40.19	411.16	day
71	GEOMAR	msm22_mn13	2	-23	210.81	105.1	1126.31	night
72	GEOMAR	msm22_mn15	0	-23.11	76.67	47.21	459.91	day
73	GEOMAR	msm22_mn16	0	-23.11	131.69	75.15	917.95	night
74	GEOMAR	msm22_mn17	-1	-23	361.04	191.23	2116.71	night
75	GEOMAR	msm22_mn25	11	-23	143.41	63.44	574.97	day
76	GEOMAR	msm22_mn26	11	-23	194.09	114.84	1054.86	day

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

77	GEOMAR	mism22_mn31	18.01	-20.99	481.81	164.04	1667.13	night
78	GEOMAR	mism22_mn32	18.01	-21.99	53.56	21.51	223.99	day
79	GEOMAR	mism22_mn36	18.01	-23.99	239.87	82.69	986.2	night
80	GEOMAR	mism22_mn37	18	-25	47.49	22.52	223.34	day
81	TARA	36	20.83	63.53	1285	937.65	9738.35	night
82	TARA	38	19.02	64.53	193.95	142.75	1507.34	night
83	TARA	39	18.73	66.39	711.31	579.55	6502.93	night
84	TARA	40	17.49	68.03	366.39	324.17	358..12	night
85	TARA	41	14.57	70.06	272.58	242.84	2715.99	night
86	TARA	42	5.97	73.91	230.50	227.12	2642.89	night
87	TARA	69	-24.18	2.68	310.06	149.47	1544.12	night
88	TARA	70	-20.40	-3.22	413.46	277.41	2689.94	day
89	TARA	71	-9.39	-10.18	428.03	334.75	3536.51	day
90	TARA	71	-9.17	-9.84	416.02	281.12	3277.43	night
91	TARA	72	-8.75	-17.94	275.80	206.56	2032.29	day
92	TARA	72	-8.63	-18.06	359.95	261.85	2785.55	night
93	TARA	76	-21.10	-35.03	93.25	57.91	709.67	night
94	TARA	78	-30.13	-43.33	188.87	116.82	1310.42	night
95	TARA	98	-25.91	-111.84	32.64	25.69	311.99	day
96	TARA	102	-5.22	-85.36	1200.75	804.43	9697.64	night
97	TARA	106	0.08	-84.65	526.28	333.84	3731.18	night
98	TARA	109	2	-84.59	552.11	479.7	4861.6	day
99	TARA	110	-2.13	-84.58	872.49	710.26	7738.13	day
100	TARA	110	-1.78	-84.64	1550.96	1185.8	13016.58	night
101	TARA	111	-16.98	-100.6	117.47	79.49	1013.25	day
102	TARA	111	-16.96	-100.67	217.21	139.05	1550.62	night
103	TARA	112	-23.25	-129.53	24.98	20.64	237.65	day
104	TARA	112	-23.16	-129.68	44.87	32.84	386.32	night
105	TARA	122	-8.99	-139.16	99.45	81.56	998.57	day
106	TARA	122	-8.96	-139.27	211.39	154.68	1928.04	night
107	TARA	125	-8.9	-142.61	308.25	273.66	3243.08	night
108	TARA	127	-6.63	-152.48	273.94	256.46	2820.6	day
109	TARA	127	-6.64	-152.46	394.58	344.99	4449.03	night
110	TARA	128	0.04	-153.72	30.08	16.14	173.83	day
111	TARA	131	22.71	-158.07	272.02	220.93	2532.25	night
112	TARA	132	31.55	-158.92	145.42	115.98	1245.85	day
113	TARA	133	35.35	-127.72	157.59	58.18	585.29	day
114	TARA	135	32.99	-121.85	587.97	290.08	3263.82	day
115	TARA	137	14.15	-116.69	366.64	279.5	2755.26	day
116	TARA	137	14.12	-116.76	337.48	245.3	2490.66	night
117	TARA	138	6.39	-103.07	411.37	326.17	3433.56	night
118	TARA	142	25.56	-88.41	30.92	27.98	300.98	day
119	TARA	142	25.63	-88.44	182.88	137.84	1652.26	night

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

120	TARA	143	29.77	-79.63	302.13	242.36	2853.65	day
121	TARA	143	29.88	-79.61	96.83	88.53	995.5	night
122	TARA	146	34.65	-71.26	42.39	25.65	294.73	day
123	TARA	147	32.89	-66.56	179.77	91.37	1090.36	night
124	TARA	150	35.70	-36.98	246.71	139.36	1490.01	night
125	TARA	151	36.23	-28.66	181.76	94.10	979.96	night

*Tableau IVS. 2 Biomasse des crustacés (mgC.m<sup>-3</sup>) dans les 3 couches de profondeur pendant le jour*

Biomass Jour	Océans	SURFACE NET			UPPER MESOPELAGIC			LOWER MESOPELAGIC		
		Mean	Media n	IQR	Mean	Media n	IQR	Mean	Media n	IQR
	OA-Nord	1.3610	1.1728	1.1502	0.371	0.195	0.4987	0.2816	0.2537	0.2226
	OA-Sud	1.4194	1.2436	2.0211	0.681	0.3997	0.5017	0.1944	0.1391	0.3490
	OP-Nord	2.7007	2.8854	4.3248	0.808	0.5615	0.8394	0.1709	0.1336	0.1560
	OP-Sud	1.9777	1.1998	2.2509	3.074	0.8607	2.1540	0.2635	0.1631	0.2263
	O Indian	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data

*Tableau IVS. 3 Biomasse des crustacés (mgC. m<sup>-3</sup>) dans les 3 couches de profondeur pendant la nuit*

Biomass Nuit	Océans	SURFACE NET			UPPER MESOPELAGIC			LOWER MESOPELAGIC		
		Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR	Mean	Median	IQR
	OA-Nord	2.0437	1.6408	1.7882	0.320	0.2080	0.2609	0.2804	0.2244	0.2478
	OA-Sud	2.0643	2.1591	1.5876	0.166	0.1592	0.0918	0.1503	0.0734	0.1461
	OP-Nord	2.9892	2.6369	0.7702	0.371	0.1375	0.3191	0.0416	0.0402	0.0621
	OP-Sud	6.2301	5.1342	4.7319	0.396	0.2389	0.4872	0.2807	0.2111	0.3016
	O Indian	3.0104	1.9869	3.4674	0.076	0.0335	0.1071	0.0979	0.1063	0.1692

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

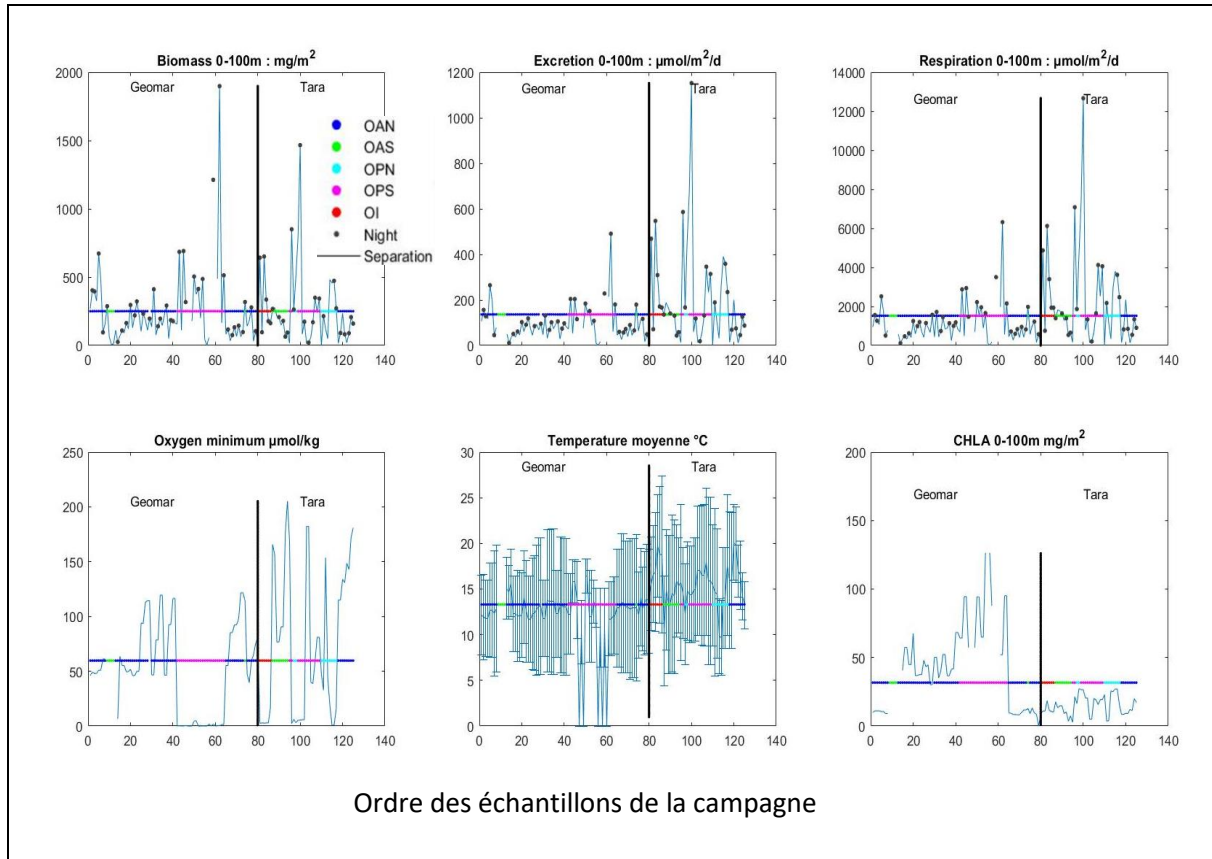


Fig. IVS. 2: Biomasse des crustacés, excrétion et respiration intégrées dans la couche 0-100m et les valeurs du minimum d'oxygène, de la température et du Chla des stations correspondantes. Le trait multicolore indique la moyenne globale de chaque variable tracée. Les couleurs sur le trait indiquent les océans. (AON=atlantique nord, OAS=atlantique sud, OPN=pacifique nord, OPS=pacifique sud, OI=indien). Les points noirs aux sommets des trois premières courbes indiquent les données de nuits.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

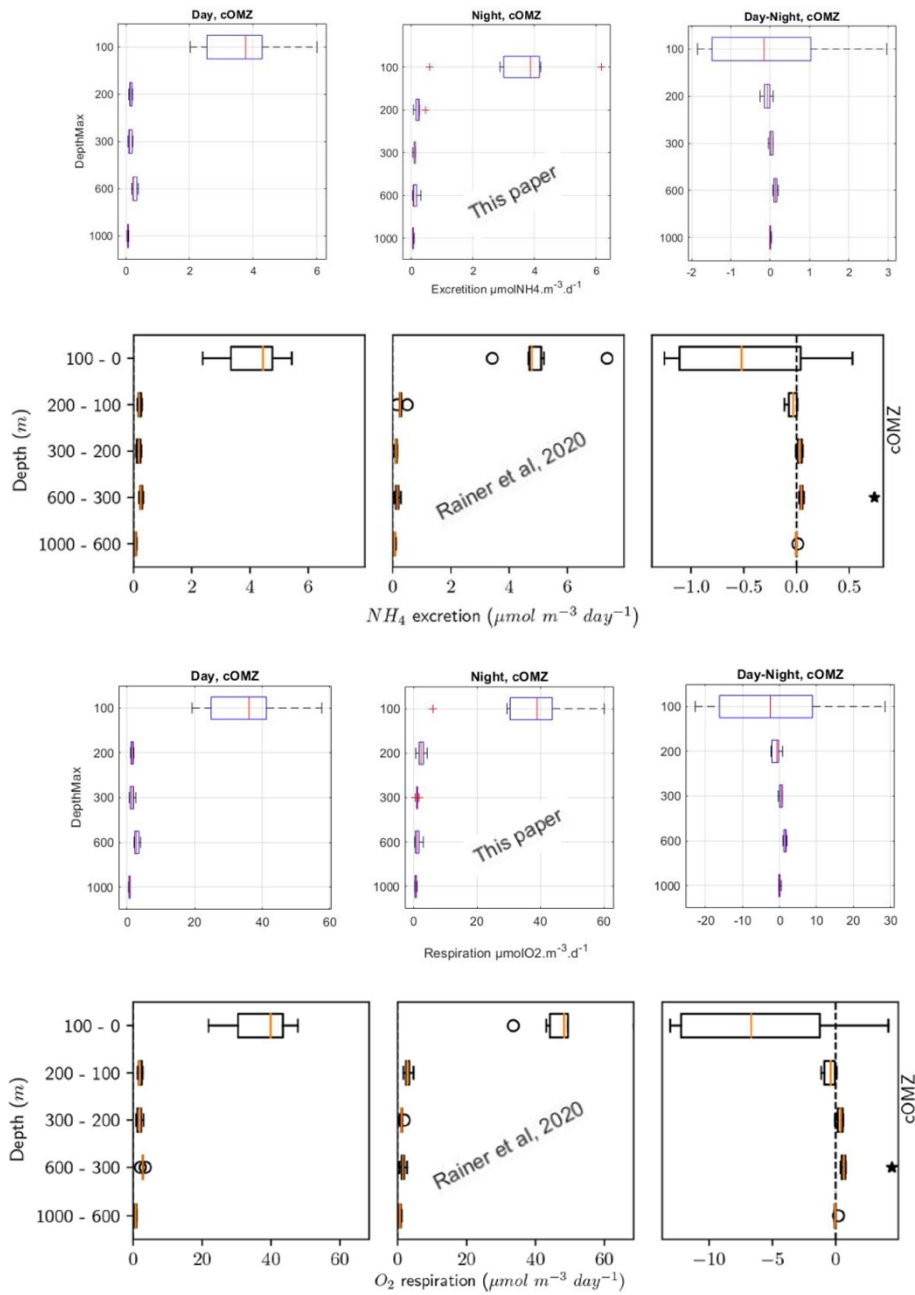


Fig. IV.3: Comparaison de notre calcul des données GEOMAR sur les crustacés (plus de 90% du zooplancton) et celui de Rainer et al, 2020 comprenant les crustacés et autres catégories: les deux premières lignes cas de l'excrétion et les deux dernières lignes cas de l'excrétion et les deux dernières lignes cas de la respiration

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

Tableau IVS. 4 : Valeurs des pentes, de la taille et du biovolume des paires d'échantillons Jour/Nuit (TARA & GEOMAR), pour zooplankton  $500\mu\text{m} < \text{ESD} < 4.70\text{mm}$

Profondeur	Campagne	Variation Jour/Nuit	Pente spectrale		ESD		Biovolume	
			Médian	percentiles	Médian	percentiles	Médian	percentiles
0-200m	GEOMAR	Jour	-0.8631	-0.9575~-0.6807	1.0171	0.880~1.255	1.4748	1.091~2.0
		Nuit	-0.6894	-0.814~-0.5279	1.086	1.010~1.364	1.6901	1.212~2.160
	TARA	Jour	-0.9710	-1.1516~-0.8528	1.0146	0.965~1.159	1.2502	0.995~1.630
		Nuit	-0.8661	-0.9947~-0.7347	1.008	0.953~1.180	1.3871	1.012~1.661
200-500m	GEOMAR	Jour	-0.6205	-0.7342~-0.4778	1.2068	0.957~1.550	1.266	0.985~1.570
		Nuit	-0.6549	-0.7287~-0.4593	1.076	0.938~1.267	1.038	0.846~1.320
	TARA	Jour	-0.6545	-0.8525~-0.4473	1.147	0.951~1.285	0.7423	0.499~0.953
		Nuit	-0.6969	-0.7906~-0.5671	1.072	0.989~1.188	0.6574	0.405~0.741
500-1000m	GEOMAR	Jour	-0.6065	-0.6791~-0.5382	1.0556	0.954~1.214	0.8394	0.711~0.952
		Nuit	-0.5827	-0.6424~-0.5354	1.0820	1.013~1.158	0.8080	0.698~0.916
	TARA	Jour	-0.3583	-0.491~-0.2698	1.1821	1.135~1.253	0.4707	0.219~0.650
		Nuit	-0.3131	-0.4795~-0.1006	1.26	0.998~1.358	0.2848	0.201~0.497

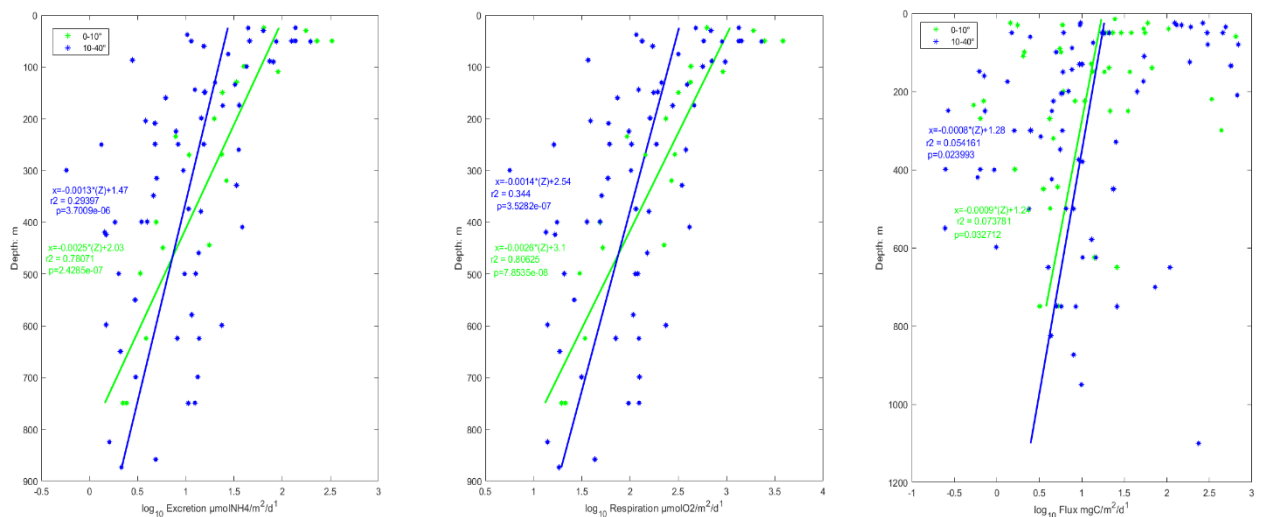


Fig. IVS. 4 : Distribution verticale de la respiration, de l'excrétion des crustacés et des flux verticaux (en vert, 0-10° et en bleu, 10-40°). Les lignes colorées représentent les droites de corrélations.

## Chapitre IV: Spectre de taille, respiration et excrétion des crustacés

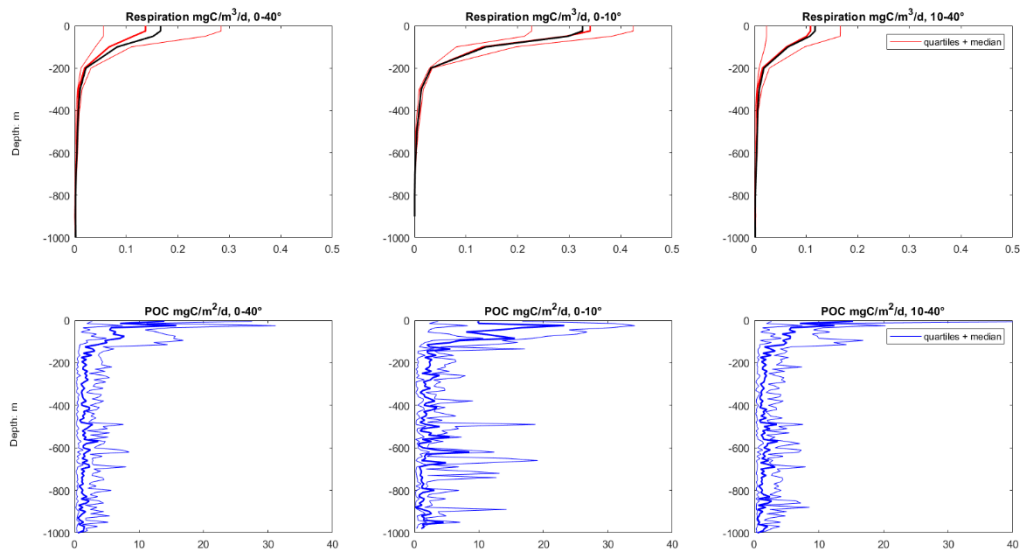


Fig. IV.5: a) Profils verticaux de la respiration du zooplancton non migrant (ZR) médiane (en gras rouge), quartiles (rouge) et moyenne (en gras noir); b) profils verticaux du flux POC médiane (en gras) et quartiles lors de la campagne TARA Océans tropical 2009-2013.

## **Chapitre V: Conclusion générale et perspectives**

### **V.1. Résumé des résultats principaux**

Dans l'introduction de cette thèse, j'ai présenté les objectifs principaux de mon projet en 3 points. Dans ce paragraphe de conclusion, je vais résumer les principaux résultats de chacun des axes du travail proposé en introduction et énoncer des perspectives relatives à chacun d'eux.

#### **V.1.1. Structure verticale de la communauté du mésozooplancton dans l'océan mondial**

Le mésozooplancton est distribué dans l'océan en fonction de la qualité et la quantité de sa ressource (le phytoplancton), du contrôle par ses prédateurs (macroplancton, nekton), des fluctuations de l'habitat et du transport par les masses d'eau. Par son activité et sa place dans le réseau trophique, comme pivot entre production primaire et grands prédateurs, et comme pivot entre petites et grosses particules, il est important comme ressource biologique et pour la séquestration du carbone (Banse 1995). Notre étude s'est adressée à cette deuxième composante qu'est la pompe biologique, soit la production de biomasse en surface par production primaire et son export en profondeur. Nous nous sommes intéressés aux relations entre communautés de planctons entre elles et avec leurs habitats à différentes profondeurs (0-200, 200-500 et 500-1000m). La méthode utilisée ici est celle appelée Analyse en redondance (RDA ou Canonical Redundancy Analysis) dont le but est de faire une multcorrélation entre les variables et les taxons puis d'ordonner les sites d'observations et ensuite ressortir les patrons taxonomiques et les variables environnementales qui dominent dans les sites. De cette analyse il ressort un gradient vertical et latitudinal du zooplancton dans l'océan global. Beaucoup d'études ayant relevées les patrons latitudinaux à la surface de l'océan, je me suis focalisé sur le gradient vertical tout en explorant également l'effet latitude dans les trois couches étudiées (0-200m, 200-500m et 500-1000m). Pour la première fois j'ai pu associer le flux de matière estimé par une méthode d'imagerie in situ, l'UVP5, avec la distribution verticale du mésozooplancton dans l'océan global.

Les analyses m'amènent à conclure que :

- dans l'épipélagique, les facteurs clés de la structure des communautés mésozooplanctoniques à l'échelle mondiale sont la température, la composition du phytoplancton, la quantité et la qualité de la matière organique particulaire produite.
- dans la couche mésopélagique, les principaux moteurs de la structure de la communauté mésozooplanctonique sont la composition du phytoplancton de surface, la concentration des particules, la température et la disponibilité de l'oxygène. Cela suggère un fort couplage vertical entre zooplancton mésopélagique et le type de production de surface.
- le taux d'atténuation de l'abondance du zooplancton avec la profondeur était généralement plus fort que le taux d'atténuation du flux vertical de particule suggérant



## Chapitre V: Conclusion et perspectives

que le flux vertical de particule n'est pas le seul élément limitant la répartition verticale du zooplancton.

- L'atténuation de l'abondance verticale du zooplancton est plus prononcée dans les stations OMZ que dans les stations non OMZ et des changements de communautés de zooplancton sont observés avec par exemple une proportion de gélatnieux carnivores plus importante dans les OMZ. Nous suggérons que ces changements résultent du manque d'O<sub>2</sub> qui est limitant en particulier pour les crustacés.
- En général, les taux d'atténuation du zooplancton diminuent avec la latitude alors que les taux d'atténuation des flux de particules augmentent avec la latitude. Ce résultat est très sensible à la variabilité dans les données et le travail d'observation devra être poursuivi pour disposer d'une base de données plus grande.
- finalement, nous montrons que les patrons de la biogéographie observés sont significatifs avec des modèles de distribution par océans, par biomes et par provinces biogéographiques. Mais tous les modèles spatiaux ne captent qu'une faible part de la variabilité lorsqu'ils sont comparés au modèle nul et ils montrent une diminution de leur capacité à décrire la composition de la communauté planctonique au fur et à mesure que la profondeur augmente. Cela suggère une homogénéisation des communautés avec la profondeur.

Ici, nous comparons également nos données (Fig.V.1.b) avec une compilation récente qui montre, par biome, à l'instar de (Hernández-León et al.; 2020, Fig.V.1.a) une décroissance de la biomasse en fonction de la profondeur. Les estimations de la biomasse en fonction de la production primaire montrent une tendance similaire à la fois dans la couche épipélagique et mésopélagique (Fig.V.2).

Nos données (57 profils tropicaux et polaires) s'ajoutent aux 274 profils reportés dans cette étude constituant ainsi un apport important pour la couche mésopélagique.

La pente moyenne des 57 profils Tara vaut  $2.47 \pm 1.067 \text{ Km}^{-1}$  alors celle de (Hernández-León et al.; 2020) est de  $1.21 \pm 0.04 \text{ Km}^{-1}$ . La pente la moins forte dans nos deux études se situe bien au pôle nord. Il est bien entendu que leur étude rapportée ici explore les gradients verticaux jusqu'à 8km de profondeur ce qui entrainerait des écarts dans l'atténuation de la biomasse avec la profondeur.

## Chapitre V: Conclusion et perspectives

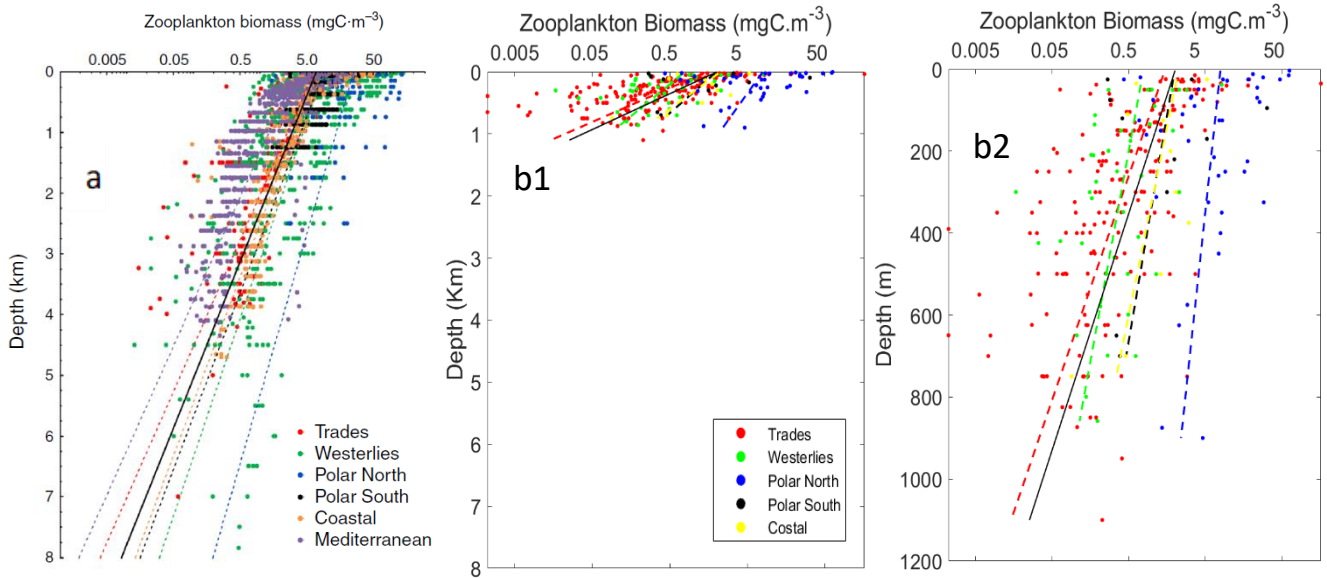


Fig.V. 1 . a) Hernández-León et al. 2020 and b) Tara multinet data of this study. Vertical distribution of zooplankton biomass. Vertical profiles of zooplankton biomass in different oceanic biomes as defined by Longhurst et al. Dotted lines represent the fitted  $r$  regression equations shown in the Supplementary Table 1. Black line is the general equation for all the data, also given in the Supplementary Table 1. Note that the X-axis is in logarithmic scale (base  $e$ ).

En considérant les variations de la biomasse comme fonction de la production primaire (NPP), nos valeurs de pentes sont de 5.25 pour la zone épipélagique contre 1.09 pour nos collègues espagnols et de 3.72 en mésopélagique contre 0.6 (Fig.V.2). Il est aussi notable que nos données contiennent des sites avec une NPP en moyenne supérieure à celle de leur étude (près de 50% de nos sites ont une  $NPP > 400 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  alors que dans leur article moins de 15% ont une NPP supérieure à cette valeur).

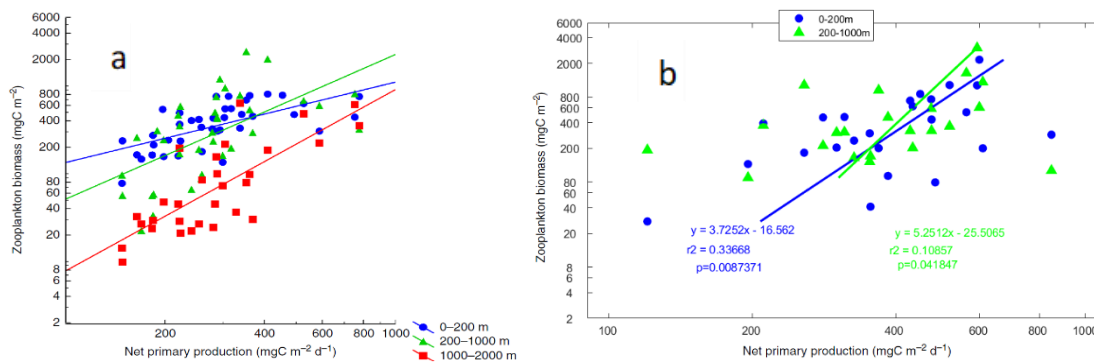


Fig.V. 2. a) Hernández-León et al. 2020 and b) Tara multinet data. Zooplankton biomass and primary production from our study. Relationships between net primary production and zooplankton biomass in the epi- (0–200 m), meso- (200–1000 m). Solid lines represented the fitted regressions. Note that both axis are in logarithmic scale (base  $e$ ).

### V.1.2. Distribution 3D des NBSS du zooplancton

Ainsi le chapitre précédent a permis de mettre en évidence une structuration des communautés de zooplancton. Ici nous nous posons la question de savoir si cette structuration s'accompagne d'une structuration du spectre de taille (NBSS) du zooplancton, estimé par deux techniques (digitalisation après collecte avec le Zooscan et in situ avec l'UVP5) et du spectre de taille des particules non vivantes. Le but est d'évaluer l'efficacité de transfert de la production dans la chaîne alimentaire et de comprendre la complexité du lien entre communautés et NBSS.

Ce chapitre a permis d'identifier 6 différents types de formes du NBSS (par une analyse en regroupement appelé clustering) dans l'océan. Ensuite le lien entre ces groupes ou réseaux avec les variables de l'environnement et le flux de matières permet de comprendre la pression exercée par ces derniers sur chaque groupe et vice versa. Les NBSS ont été analysés à la fois par leur pente et aussi en utilisant la technique de regroupement des NBSS. Cette technique a l'avantage de prendre en compte les distributions multimodales qui ne sont pas détectées par la pente.

La distribution des tailles a montré une répartition spatiale cohérente décrivant le plancton avec la composition de sa communauté et son NBSS. Malgré des différences distinctes entre les sites d'échantillonnage, les variations de l'abondance des taxons et de la distribution des tailles étaient plus affectées par la profondeur que par les différences latitudinales. Dans la couche épipélagique, la composition de la communauté phytoplanctonique a un fort impact sur le NBSS du zooplancton, ce qui suggère l'importance des processus ascendants. En profondeur, la taille moyenne des individus augmente en raison de la diminution prépondérante de la biomasse des petits individus. Nos résultats suggèrent que la propriété de taille du zooplancton n'est pas toujours traduite dans la distribution de taille des détritiques suggérant que les détritiques produits par l'activité du zooplancton sont moins abondants que ceux provenant d'autres mécanismes, par exemple l'agrégation du phytoplancton ou des agrégats entre eux. Dans les OMZ des régions tropicales, les NBSS ont clairement démontré une diminution drastique du biovolume et un changement dans la composition de la communauté mais les formes des NBSS ont été moins affectées. Notre analyse suggère que la distribution de taille du zooplancton et la composition de la communauté sont corrélées mais qu'elles ne peuvent pas être considérées comme des analogues l'une de l'autre.

### V.1.3. Etudes comparatives des NBSS collectés et in situ

Les NBSS du zooplancton et des particules ont été triés à partir de toutes les images afin d'étudier la distribution du plancton vu par l'UVP5 et la comparer à celle du plancton collecté. Pour des objets de taille similaire ( $>500\mu\text{m}$ ), les résultats montrent que les filets sous-estiment significativement les organismes fragiles tels que les rhizaires et que la caméra in situ sous-estime les copépodes surtout dans les petites tailles. L'inefficacité des filets à échantillonner les groupes de zooplancton fragile et gélatineux a conduit à une estimation de la biomasse en poids

## Chapitre V: Conclusion et perspectives

sec inférieure à la moitié de celle du total de l'UVP5 avec une forte variabilité en fonction de la latitude et de la profondeur. Nous montrons que les NBSS calculés pour le zooplancton par les deux instruments ne concordent qu'aux endroits où les copépodes dominent, c'est-à-dire dans les océans tempérés et polaires. Comparé au NBSS des particules, le zooplancton avait toujours un biovolume plus faible mais la proportion du biovolume du zooplancton augmentait avec leur taille. Les pentes des NBSS du zooplancton étaient toujours plus faibles que celles des particules et diminuaient toutes avec la profondeur. Cependant, elles n'étaient pas corrélées, ce qui suggère que le NBSS des particules (uniquement des détritiques) résulte d'une dynamique très complexe dans laquelle le phytoplancton est également un acteur majeur. Par conséquent, nous suggérons que des capteurs d'imagerie in situ soient inclus dans toute étude exhaustive du mésozooplancton et des particules car, ensemble, ils sont complémentaires avec les filets pour étudier pleinement les acteurs clés de la pompe biologique.

### V.1.4. Budget carbone des crustacés dans les zones inter-tropicales

Cette analyse se base sur un jeu de données plus complet dans la bande tropicale car nous associons aux données TARA (45 sites), celles des campagnes GEOMARS (75 sites) et MALSPINA (55 sites). Ces nouvelles données sont surtout de l'océan intertropical et nous avons focalisé notre analyse sur cette zone afin de calculer un budget de carbone lié à la respiration du zooplancton.

La première partie de ce chapitre s'inspire de la méthode de clustering du chapitre 3 en analysant le jeu de données global dans la bande tropicale uniquement pour les crustacés afin de ressortir les patrons dans la distribution du spectre de taille des crustacés dans les tropiques. Nous avons identifié cinq grands groupes de formes pour les NBSS des crustacés. Un premier groupe situé en surface est localisé dans des environnements productifs (des zones d'upwellings ou à la surface des OMZ) qui serait en majorité composé d'individus herbivores, un deuxième groupe de spectre montre une communauté des classes de tailles intermédiaires situé à la fois à la surface et dans la zone mésopélagique avec un réseau trophique qui serait constitué potentiellement des omnivores et des carnivores. Un troisième localisé dans les eaux profondes constituerait les omnivores (en proportion faible comparé au deuxième groupe) et les carnivores. Enfin les quatrième et cinquième groupes présentent des spectres plats dans les zones mésopélagiques ouvertes ou près des systèmes d'upwelling des bordures Ouest des continents dans les OMZ. Cette analyse uniquement sur les NBSS tropicaux est comparable avec les résultats du chapitre III confirmant la structuration verticale du zooplancton. Elle éclaire un peu plus l'impact des OMZ sur les NBSS.

Nos estimations des taux physiologiques montrent à la surface des OMZ des valeurs élevées comparées aux zones oxygénées ce qui montre une forte activité biologique au-dessus des régions l'océan. Le flux total moyen à 200m vaut environ 1% de la production primaire net (NPP) entre 0-40° et augmente à 1.5% à 500m de profondeur (tableau IV.11). En surface (0-200m) plus de 90% du POC serait utilisé par les procaryotes et zooplancton non crustacé. Dans la couche 50-200m, les apports en carbone organique semble couvrir 50% les besoins en respiration des crustacés. Le flux sortant à 500m augmente comparativement au flux entrant à

## Chapitre V: Conclusion et perspectives

200m, ce suggère une ressource non limitante dans cette couche. Ce résultat est à approfondir en tenant compte de la communauté entière du zooplancton et l'activité des procaryotes et des mécanismes d'advection. Bien que la respiration et l'excrétion du plancton en tant que

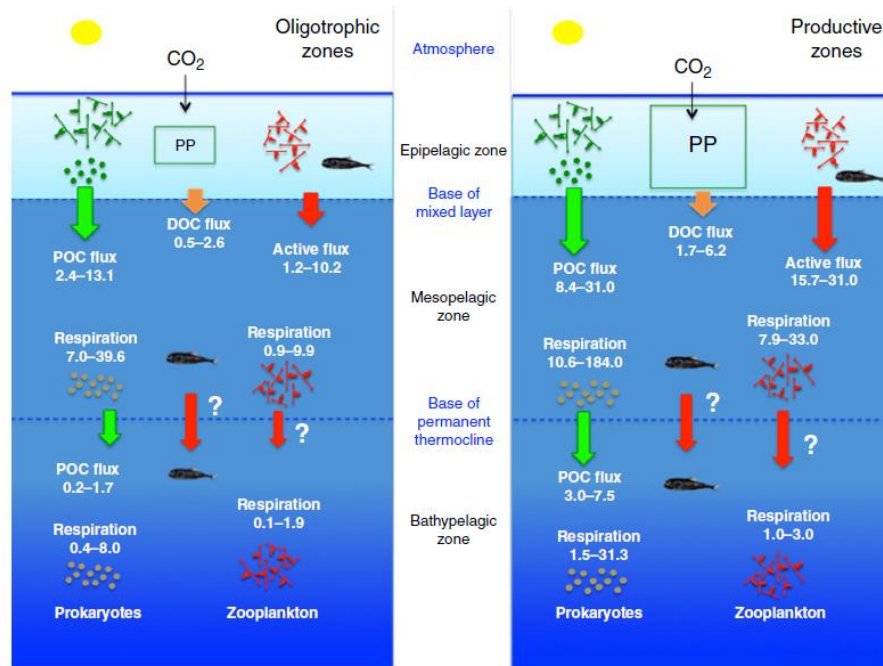


Fig.V. 3. Carbon export and sequestration. Synthesis of carbon export values (from the epipelagic towards the mesopelagic zone) and sequestration (from the mesopelagic towards the bathypelagic zone) of particulate organic carbon (POC, green arrows) flux, active flux due to migrant zooplankton, and micronekton (red arrows), and estimated dissolved organic carbon (DOC, orange arrows) flux (as 20% of POC flux, see text). Values are given in  $gC.m^{-2}.d^{-1}$ , to compare values in oligotrophic (left panel) and productive systems (right panel). Active sequestration flux is, at present, unknown (reflected by a question mark in both panels) and it should also explain, at least in part, the higher respiration rates in the bathypelagic zones. Finally, active sequestration flux and respiration by macrozooplankton and micronekton should tend to balance the budget, and they are also represented as question marks in the Figure (Hernández-León et al.; 2020).

mécanismes dans les modèles d'écosystèmes ne soit pas aussi décrits que ceux de la productivité primaire, ils doivent néanmoins être prise en compte si ces modèles doivent atteindre une meilleure capacité de prédiction.

Nous avons également comparé nos résultats avec une synthèse parue récemment (Hernández-León., 2020). Celle-ci montre que les valeurs du flux de POC total à l'entrée de la base de la couche de mélange (oligotrophiques et productives zones, Fig.V.3.) varient de 6.48 à 83.7  $mgC.m^{-2}.d^{-1}$ , alors que les valeurs de notre étude varient de 6.27 à 32.34  $mgC.m^{-2}.d^{-1}$  à 50m. En considérant les valeurs de respiration entre 0-500m nos valeurs varient de 3.84 à 74.86  $mgC.m^{-2}.d^{-1}$  alors que celle dans leur étude pour tout le zooplancton varie de 2.43 à 89.1  $mgC.m^{-2}.d^{-1}$ . Nos valeurs ne sont pas éloignées de ces récentes publications et nous estimons que la part due au reste du zooplancton et procaryotes pourrait améliorer notre bilan dans le futur. L'activité des procaryotes est estimée entre 18 et 496.8  $mgC.m^{-2}.d^{-1}$  (Fig.V.3) et représente une très grande partie des taux de respiration et de la consommation en carbone du

## Chapitre V: Conclusion et perspectives

système océanique. Ceci confirme bien les travaux de (Giering et al., 2014) estimant à plus de 84% (70 à 92%) la respiration des procaryotes par rapport à la valeur de la respiration totale.

Notre analyse est une première étape essentielle dans l'établissement d'une observation vraiment appropriée et uniformément cohérente des spectres de taille du zooplancton et de la distribution de la communauté obtenus avec le système d'imagerie. Le travail permet d'établir une ligne de base sur la diversité du NBSS. Ces informations sont nécessaires pour le paramétrage des modèles biogéochimiques nouvellement développés qui décrivent le zooplancton sur la base de leur taille et d'une description approximative de la composition de la communauté. Ces informations sont nécessaires pour le suivi ou la gestion de l'écosystème.

### VI.2. Perspectives générales

Cette thèse a apporté une contribution essentielle à l'étude des écosystèmes pélagiques dans leur globalité. L'approche intégrée d'analyse des communautés planctoniques par imagerie est novatrice car elle permet d'aborder les dynamiques structurelles (la communauté des grands groupes) et fonctionnelles (les activités) des écosystèmes marins, d'une manière homogène sur la gamme de taille du mésozooplancton. Ce cadre pourrait néanmoins être étendu aux autres gammes de taille. Cela donne la possibilité d'étudier à la fois les aspects de la dynamique écologique du plancton, mais aussi les aspects de flux de matière et d'énergie au sein du plancton. Le développement de méthodes en imagerie plus évoluées permettra d'augmenter ces capacités observationnelles.

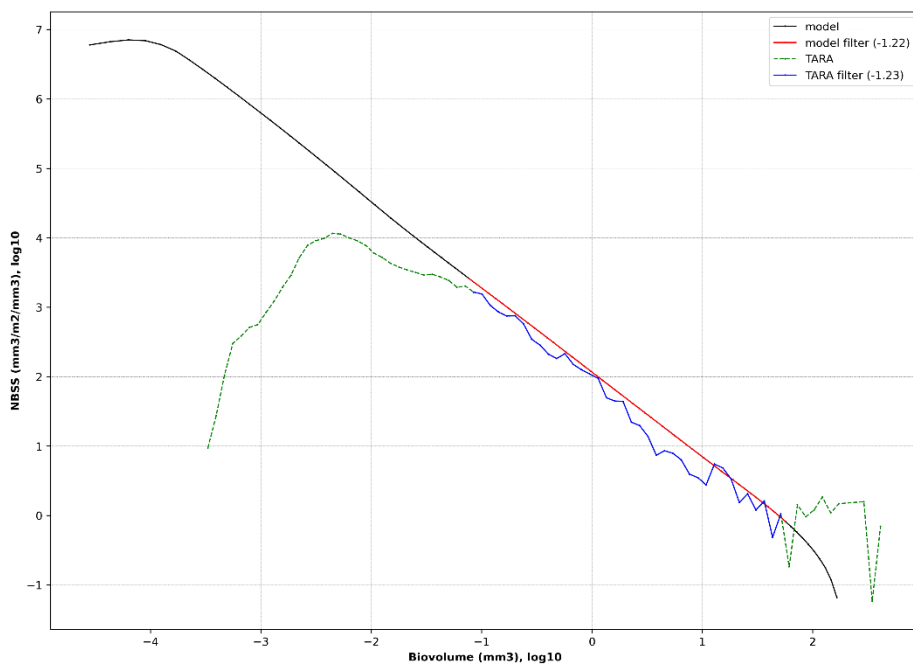
Les résultats de l'analyse de la structure verticale de la communauté mésoplanctonique et de la forme de leurs spectres de tailles ainsi que du flux correspondant constituent un progrès important auquel il faudra ajouter dans les futures campagnes des capteurs acoustiques et autres capteurs bio-optiques qui permettront de mesurer la distribution horizontale et verticale des organismes avec une grande précision afin de mettre en place un programme de surveillance globale 3D de l'effet du changement climatique sur l'écosystème marin. Nous sommes allés plus loin dans cette observation en comparant les spectres de tailles des différents instruments (Zooscan et UVP) dans le but d'une bonne calibration et aussi pour comprendre le rôle du zooplancton sur les particules le long du spectre en taille du zooplancton de même que le phénomène inverse.

Une vision globale et intégrée à l'échelle globale 3D pour la première fois, sur l'ensemble du biota planctonique, en relation avec les flux de matière et la biodiversité est rendue possible dans ce travail. L'intégration des données présentées dans cette thèse dans une analyse plus vaste pourrait représenter une contribution essentielle dans notre compréhension et l'intégration de l'écologie et la biogéochimie marine à l'échelle globale.

Nos résultats constitueront également des inputs pour la modélisation biophysique qui sera élargie à une gamme de spectre de taille plus large incluant les prédateurs supérieurs comme les poissons. Les résultats de notre spectre de taille du biovolume normalisé du

## Chapitre V: Conclusion et perspectives

zooplancton ont déjà été utilisés pour la validation d'un modèle d'écosystème end-to-end basé sur la taille (APECOSM). APECOSM est un modèle d'énergie (théorie DEB), basé sur les traits (taille, Maury et al. 2010; Maury and Poggialle, 2013) qui simule les communautés pélagiques et mésopélagiques de zooplancton et de poissons à l'échelle globale. Ce travail de modélisation qui est en cours (Baye et al., in preparation), a permis de montrer que les spectres de taille du zooplancton défini dans cette étude, se comparent bien à ceux du modèle, surtout au niveau des classes de tailles intermédiaires du zooplancton (1.5mm-14mm, Fig.V.4). Le zooplancton dans les modèles d'écosystème basé sur la taille est rarement évalué avec des données d'observations. Cette situation est due au fait que généralement les données ne ressemblent pas à la résolution des variables modélisées du zooplancton (temporellement ou spatialement), sont dans un format très différent (abondance des espèces plutôt que masse d'azote), ou sont inaccessibles (par exemple, cachées dans la littérature grise). Les résultats de cette étude ont permis de contraindre les paramètres du modèle pour le zooplancton pour représenter des spectres de biomasses plus comparable aux observations. L'amélioration de la représentation du zooplancton dans les modèles d'écosystème basé sur les traits est un pas important vers la compréhension du transfert d'énergie des niveaux trophiques inférieurs vers les communautés de poissons et des impacts de la variabilité et du changement du climat sur celles-ci.



*Fig.V. 4 . Comparaison des spectres de taille du biovolume normalisé de zooplancton pour les communautés épipelagiques de TARA (vert) et du modèle APECOSM (noir). Les spectres de biovolume des classes de tailles intermédiaires (1.5mm-14 mm) sont représentés en bleu et rouge pour TARA et APECOSM respectivement. Les pentes associées à ces spectres sont montrées entre parenthèses.*

Ces modèles qui voient déjà le jour sont en plein développement et nous espérons que les données d'imagerie actuelles qui sont entrain d'être étendues grâce au développement de nouveaux appareils UVP6 autonomes mis en place au laboratoire d'océanographie de Villefranche sur mer apporteront en continue des données et entraineraient une base de données de plus en plus grande pour le couplage bio-physique de l'océan mondiale

## Chapitre V: Conclusion et perspectives

### Références:

- Banase, K., 1995. Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science* 52, 265–277. [https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80043-3](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80043-3)
- Giering, S.L.C., Sanders, R., Lampitt, R.S., Anderson, T.R., Tamburini, C., Boutrif, M., Zubkov, M.V., Marsay, C.M., Henson, S.A., Saw, K., Cook, K., Mayor, D.J., 2014. Reconciliation of the carbon budget in the ocean’s twilight zone. *Nature* 507, 480–483. <https://doi.org/10.1038/nature13123>
- Heneghan, R. F., Everett, J. D., Blanchard, J. L., and Richardson, A. J. (2016). Zooplankton are not fish: improving zooplankton realism in size-spectrum models mediates energy transfer in food webs. *Front. Mar. Sci.* 3:201. doi: 10.3389/fmars.2016.00201
- Hernández-León, S., Koppelman, R., Fraile-Nuez, E., Bode, A., Mompeán, C., Irigoien, X., Olivar, M.P., Echevarría, F., Fernández de Puelles, M.L., González-Gordillo, J.I., Cózar, A., Acuña, J.L., Agustí, S., Duarte, C.M., 2020. Large deep-sea zooplankton biomass mirrors primary production in the global ocean. *Nat Commun* 11, 6048. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19875-7>
- Maury, O. (2010). An overview of APECOSM, a spatialized mass balanced “Apex Predators ECOSystem Model” to study physiologically structured tuna population dynamics in their ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 84, 113–117. doi: 10.1016/j.pocean.2009.09.013
- Maury, O., and Poggiale, J.-C. (2013). From individuals to populations to communities: a dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity. *J. Theor. Biol.* 324, 52–71. doi: 10.1016/j.jtbi.2013.01.018





## Abstract

Mesozooplankton refers to all aquatic animals between 200  $\mu\text{m}$  and 2000  $\mu\text{m}$  that drift with the currents. The variability of mesozooplankton plays a major role in the carbon cycle and global changes through direct and indirect effects. It is distributed throughout the water column from the surface to the abyss. The mesopelagic zone (between 200 and 1000 m depth) is a critical water layer because of the physical and biological processes affecting carbon fluxes that take place there. However, mesopelagic mesozooplankton is rarely studied, due to sampling constraints and the lack of taxonomic knowledge of a community that is still poorly studied.

The collection of samples from the Tara Oceans expedition analyzed by imaging at the Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer has allowed the generation of a global mesozooplankton database, from the surface to the lower limit of the mesopelagic zone (1000 m). The combination of taxonomic and morphometric data generated by the imaging technique allows: i) to describe the faunal structure of the mesozooplankton; ii) to study its size structure; and iii) to calculate the physiological rates of crustaceans to estimate their contribution to the carbon budget in the global ocean, from the surface to 1000 m. These data have been augmented with data from the Malaspina cruise, recent Geomar cruises and in-situ imaging data of vertical particles profiles (underwater vision profiler, UVP) from Tara Oceans. This thesis is a first step towards the analysis of descriptor variables and the distribution of mesozooplankton communities in the mesopelagic zone at the global scale, in relation with vertical particles fluxes and hydrological and biogeochemical variables.

Our results show that the structure of epipelagic mesozooplankton communities at the global scale depends mainly on temperature, phytoplankton composition, and surface-produced particulate organic matter. In the mesopelagic layer, the main factors structuring the mesozooplankton are surface phytoplankton composition, particulate concentration, temperature and dissolved oxygen concentration. The size structure of the mesozooplankton was studied through the analysis of slopes and shapes of the normalized biomass size spectrum or the normalized biovolume size spectrum (NBSS). Our results show that position in the water column (depth) is a more important factor than the effect of latitude in explaining differences between mesozooplankton communities (relative abundances of taxa, biomass, NBSS). NBSS observed in tropical regions reflect a drastic decrease in mesozooplankton abundance, accompanied by a decrease in their spectral slopes (steeper), while their shapes were less affected. NBSS of large mesozooplankton and particles  $> 500 \mu\text{m}$  ESD obtained from two different methods (net collection and imaging by ZooScan, and in situ imaging, UVP, respectively) allowed to directly compare and intercalibrate their NBSS from oligotrophic to eutrophic systems. Results show that nets significantly underestimate fragile organisms such as rhizarians and UVP underestimates copepods, with high variability with latitude and depth. Mesozooplankton NBSS estimated by both instruments are in agreement at locations where copepods dominate, in the temperate and polar oceans. Analysis of tropical crustacean NBSS reveals the existence of five types communities, associated with distinct habitats: surface rich environment, upper mesopelagic rich environment, lower mesopelagic poor environment, oligotrophic mesopelagic and oxygen minimum zones (OMZ). Analysis of the physiological processes of these communities, suggests that at the surface more than 90% of particulate organic carbon (POC) is used by prokaryotes and non-crustaceans zooplankton. In the mesopelagic layer, although carbon inputs do not cover the total respiration needs of crustaceans, an increase in the outflow of particles is observed at 500 m, suggesting a non-limiting trophic resource between 200 and 500 m. This result needs to be further investigated by taking into account the whole zooplankton community, the activity of prokaryotes and advection mechanisms.