



**HAL**  
open science

# Représentation du zooplancton dans les modèles de biogéochimie marine et implications pour le cycle du carbone dans l'océan

Corentin Clerc

► **To cite this version:**

Corentin Clerc. Représentation du zooplancton dans les modèles de biogéochimie marine et implications pour le cycle du carbone dans l'océan. Biochimie [q-bio.BM]. Université Paris sciences et lettres, 2022. Français. NNT : 2022UPSLE074 . tel-04752667

**HAL Id: tel-04752667**

**<https://theses.hal.science/tel-04752667v1>**

Submitted on 24 Oct 2024

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

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

**THÈSE DE DOCTORAT**  
**DE L'UNIVERSITÉ PSL**

Préparée au Département de géosciences  
de l'École Normale Supérieure

**Représentation du zooplancton dans les modèles de  
biogéochimie marine et implications pour le cycle du  
carbone dans l'océan**

Soutenue par

**Corentin CLERC**

Le 9 décembre 2022

École doctorale n°129

**École doctorale des  
Sciences de  
l'Environnement d'Ile de  
France**

Spécialité

**Biogéochimie marine**

Préparée au

Laboratoire de  
Météorologie Dynamique

Composition du jury :

Pr. Amaury LAMBERT Professeur à l'ENS	<i>Président du jury</i>
Pr. Mélika BAKLOUTI Professeure à Aix-Marseille Université	<i>Rapporteuse</i>
Dr. Grégory BEAUGRAND Directeur de recherche au CNRS	<i>Rapporteur</i>
Pr. Corinne LE QUÉRÉ Professeure à l'UEA (University of East Anglia)	<i>Examinatrice</i>
Dr. Sakina-Dorothée AYATA Maîtresse de conférences à Sorbonne Université	<i>Examinatrice</i>
Dr. Olivier MAURY Directeur de recherche à l'IRD	<i>Examineur</i>
Pr. Laurent BOPP Directeur de recherche au CNRS	<i>Directeur de thèse</i>
Dr. Olivier AUMONT Chargé de recherche à l'IRD	<i>Co-encadrant</i>



# Remerciements

Je voudrais remercier les membres du jury, Mélika Baklouti, Grégory Beaugrand, Corinne Le Queré, Olivier Maury, Sakina-Dorothee Ayata et Amaury Lambert pour le temps consacré à l'évaluation de ma thèse, leur reconnaissance de mon travail et leurs commentaires très positifs. Néanmoins, les travaux de ces trois dernières années n'auraient pas été possibles sans le soutien énorme que j'ai pu trouver auprès de mes collègues et de mes proches.

Tout d'abord, merci à mes encadrants de thèse, Laurent Bopp et Olivier Aumont. Ces trois années de collaborations avec vous ont été plus qu'enrichissantes. Je suis particulièrement reconnaissant pour votre investissement dans l'encadrement malgré vos emplois du temps parfois très chargés, en particulier pendant la période COVID, pendant laquelle nous avons continué à échanger régulièrement malgré des conditions particulièrement difficiles. Le milieu de la recherche est particulièrement exigeant et j'ai eu des périodes plus compliquées que d'autre, en lien avec des processus de publications infinis par exemple. Mais vous avez su me rassurer et me guider dans la découverte de ce monde. C'est aussi en partie grâce à vous que je souhaite m'engager dans une carrière académique.

Je suis aussi très reconnaissant de la qualité du milieu de travail dans lequel j'ai effectué ma thèse. Merci à mes co-bureau, Mounia M. et Alban P., pour tous ces moments partagés, ces discussions, ces délires, et surtout ces pomme-potes revigorantes. Merci à Laurent B., Alex S., et j'en passe pour ces pauses clopes où on peut parler de tout et de rien dans ce petit coin magique des escaliers de secours. Merci à ceux qui ont embelli mon chemin dans l'équipe de biogéochimie marine, Manon B., Priscilla L., Narimane D., Lester K., Cosme M., Léonard D.. Merci à mes collègues du département de Géosciences pour leurs sourires et ces échanges quotidiens qui mettent de bonne humeur, Rémi G., Micheline R., Ouissem T., Hélène R., Mickaël M., Romain J., Bryan R., Léo P., Arthur E. et beaucoup d'autres encore. Merci à mes collègues du LOCEAN pour m'avoir accueilli lors de mes expéditions hebdomadaires à l'autre bout du 5ème, Katherine H., Julie D., Sara S., Gaston I., Coraline L., Diego A., Claire L. et j'en oublie.

Merci aussi à mes collaborat-eur-ice-s, Fabio Benedetti, Meike Vogt, Olivier Maury, Lars Stemmann, Jean-Christophe Poggiale, Fabien Lombard, Christian Éthé, Olivier Torres, Pierre Vincens, et les autres, qui ont grandement contribué à l'effort de qualité dans ma recherche comme dans mes enseignements.

Je voudrais aussi remercier les personnes qui ont contribué à ma formation et m'ont permis de poursuivre mon parcours académique dans les meilleures conditions. Mes professeur-e-s de prépa, en particulier Marie-Anne Krajewski-Bertrand, Patrick Dutruge et Adrien Lalauze. Mes professeur.e.s à l'ENS, en particulier Amaury Lambert, Pierre Vincens, Andréa Dumoulin, Morgane Thomas-Chollier, Eric Michel et Romain Jolivet. Mes encadrant.e.s de stage de L3, Marianne Elias et Mélanie McClure, de M1 biologie, Sylvain Faugeron et de M1 géosciences, Beth Fulton.

Au-delà des heures passées au bureau, j'ai eu l'immense chance de pouvoir participer à la campagne océanographique SWINGS qui a été la source de nombreux changements. Cette expérience de vie et d'humanité est un souvenir qui restera à jamais gravé dans ma mémoire. Je tiens pour cela à remercier infiniment Catherine J., Hélène P., Guillaume B. et Coraline L. qui sauront j'en suis sûr attester de ma reconnaissance envers elleux. Merci aussi à Jonathan F., Claude M., Christophe C., Julie D. (sans qui je ne serai pas parti!), Francesco D. et toutes les autres personnes à bord.

Je voudrais enfin remercier mes proches qui m'ont soutenus moralement pendant ces 3 années avec qui j'ai passé d'innombrables beaux moments. Antonin A. et Thomas C., pour ces heures passées ensemble, certes à ne pas monter notre documentaire, mais toujours aussi agréables depuis notre rencontre en 2015. Léna G., pour tous ces moments partagés du bout du monde jusqu'à Belleville. Merci à Chloé C., Alice N., Louise O., Clara M., Yasmine S., Auriane M., Romain F., Etienne G., Cécile B., Catalina A., Ophélie B., Solenne H. et toutes celles que j'oublie pour ces amitiés qui durent. Merci à ma famille pour ces instants de vie et ces relations merveilleuses, en particulier mes parents, Babeth et Laurent, mes grands-parents, Marie-T, Jacky, Simone et Marcel, et toutes les autres. Mention spéciale à Manon C. et Maude S. pour votre soutien inconditionnel à \*\*\*\*-the-Queen (upgraded to LE-KB). Merci aussi à Sissou pour ta présence et ces discussions sans fin mais tellement passionnantes. Enfin, Maxime, tu m'as rencontré à mi-thèse, un moment particulièrement difficile dans la vie d'un thésard. Pourtant, tu m'as fait oublier les difficultés de la thèse. Tu m'as encouragé sans relâche, et tu as été présent dès que j'en avais besoin. Merci d'avoir supporté mes histoires de salpes répétées un million de fois ou mon humeur douteuse lors de mes phases de rédactions les plus intenses. Merci de m'avoir suivi même en terrain hostile, sous l'orage comme dans les pentes les plus abruptes. Merci pour qui tu es et tout le bonheur que tu m'apportes.

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

**Clerc, C.**, Aumont, O. and Bopp, L. (2021). Should we account for mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth in biogeochemical modeling? *Theoretical Ecology*, 14 (4), 589-609, DOI : <https://doi.org/10.1007/s12080-021-00519-5> (Voir chapitre 3)

**Clerc, C.**, Bopp, L., Benedetti, F., Vogt, M. and Aumont, O. : Including filter-feeding gelatinous macrozooplankton in a global marine biogeochemical model : model-data comparison and impact on the ocean carbon cycle, *Biogeosciences*, 20, <https://doi.org/10.5194/bg-20-1-2023>, 2023 (Voir chapitre 4)

**Clerc, C.**, Aumont, O. and Bopp, L., Gelatinous macrozooplankton response to climate change and implications for benthic food supply and global carbon cycle, Manuscript en préparation pour *Global Change Biology* (Voir chapitre 5)

Bopp, L., Aumont, O., Kwiatkowski, L., Clerc, C., Dupont, L., Ethé, C., Gorgues, T., Séférian, R., and Tagliabue, A. : Diazotrophy as a key driver of the response of marine net primary productivity to climate change, *Biogeosciences*, 19, 4267–4285, <https://doi.org/10.5194/bg-19-4267-2022>, 2022.

Dupont, L., Le Mézo, P., Aumont, O., Bopp, L., Clerc, C., Ethé, C., Maury, O. (2023). High trophic level feedbacks on global ocean carbon uptake and marine ecosystem dynamics under climate change. *Global Change Biology*, 29, 1545– 1556. <https://doi.org/10.1111/gcb.16558>

Barut, G., **Clerc, C.**, Leseurre, C., Pons, L., LoMonaco, C., Metzl, N., Mignon, C. and Fin, J. Recent changes in the accumulation of anthropogenic carbon in mode and intermediate waters of the Southern Indian Ocean, Manuscript en préparation

## Conférences internationales

**Clerc, C.**, Aumont, O. and Bopp, L. (2022) Current and future contribution of filter-feeding gelatinous zooplankton to global marine biogeochemistry, **EGU** (Vienne, Autriche)

**Clerc, C.**, Aumont, O. and Bopp, L. (2022) Current and future contribution of filter-feeding gelatinous zooplankton to global marine biogeochemistry estimated using a marine biogeochemistry

model, *OSM* (Conférence virtuelle)

Bopp, L., Aumont, O., Kwiatkowski, L., **Clerc, C.**, Dupont, L., Ethé, C., Séférian, R. and Tagliabue, A. (2022) Diazotrophy as a key driver of the response of marine net primary productivity to climate change, **EGU** (Vienne, Autriche)

Barut, G., **Clerc, C.**, Leseurre, L., LoMonaco and C., Metzl (2022) Recent changes in the accumulation of anthropogenic carbon in mode waters of the Southern Indian Ocean, **EGU** (Vienne, Autriche)

## Séminaires et ateliers

**Clerc, C.** (2020) Ecosystem and biogeochemical modelling *Webinaire Formal* (Conférence virtuelle organisée par Sakina-Dorothee Ayata), <https://iscd.sorbonne-universite.fr/research/sponsored-junior-teams/formal-2/formal-webinar-1/>

**Clerc, C.** (2022) Current and future contribution of filter-feeding gelatinous zooplankton to global marine biogeochemistry estimated using a marine biogeochemistry model, *Séminaire invité par Meike Vogt* (ETH, Zurich, Suisse)

**Clerc, C.** (2020) Mesozooplankton modelling, *Green Ocean Worskshop* (Organisé par Corinne Le Quéré au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-mer, France)

**Clerc, C.** (2022) Contribution of filter-feeding gelatinous macrozooplankton to global marine biogeochemistry : a model study, *Green Ocean Worskshop* (Organisé par Corinne Le Quéré à l'ENS de Paris, France)

## Supervision et enseignements

### *Enseignements*

**Mission d'enseignements disciplinaire** (2019-2022) 64 heures annuelles de travaux dirigés et de cours magistraux au niveau L3, M1 et M2, *Département de Biologie de l'ENS*. Mathématiques, informatique, statistiques, modélisation et applications biologiques. Tutorat.

### *Jury de stages*

**Rapporteur** (2021) Roman Dubreucque. Contamination des espèces halieutiques marines et DCSMM *Stage de M1, ENS*

---

**Rapporteur** (2021) Ulysse Chabroux. Caractérisation de la transition d'un écosystème de montagne le long de l'axe "lent-rapide" suite à un réchauffement climatique expérimental. *Stage de L3, ENS*

*Collaboration avec des stagiaires*

**Léonard Dupont** (Janvier - Juin 2020) La prise en compte des interactions trophiques dans l'écosystème océanique modifie-t-elle la réponse des flux de carbone océanique au changement climatique? *Stage de césure, École Normale Supérieure*

**Guillaume Barut** (Janvier - Juin 2021) Recent changes in the accumulation of anthropogenic carbon in mode waters of the Southern Indian Ocean. *Collaboration dans le cadre de la campagne océanographique SWINGS. Stage de M2, AMU*

## Outreach

**Sensibilisation à l'océanographie.** Intervention dans des classes de CM2 (avant et après la mission SWINGS) : École de Doussard (Doussard, Haute-Savoie), École Élémentaire Pontoise (Paris 5ème).

**Ateliers scientifiques pour écolier.e.s et collégien.ne.s.** Fête de la sciences LOCEAN (2019 et 2021) et ENS (2020)

**Concours de court métrage SYMBIOSE** (2022) Festival Parisciences.  
Vidéo (3'40") : <https://www.geosciences.ens.fr/cartographie-a-laveugle>

**Organisation des meetings BGC** (2020) Recherche d'intervenant.e.s et programmation des réunions du groupe de biogéochimie marine LOCEAN-ENS

## Missions scientifiques

**Campagne Océanographique SWINGS** (South West indian Geotraces Section, du 8 janvier au mars 2021) <https://swings.geotraces.org>. Campagne océanographique dirigée par Hélène Planquette et Catherine Jeandel. Quart CTD, développement de l'outil SOS (voir annexe D). Participation au workshop SWINGS à Auxerre en mai 2022.

**Mission de terrain** Effet de l'acidification de cuvettes intertidales. (Projet de Narimane Dorey, Roscoff, 2020)

**Collaborations** Olivier Maury, Sète (2019). Fabio Benedetti et Meike Vogt, Zurich (2022).



## Résumé

L'objectif de ce doctorat est d'améliorer la compréhension du zooplancton, à savoir les mécanismes contrôlant son développement et ses impacts présents et futurs sur la biogéochimie marine et les écosystèmes. La première partie se focalise sur les caractéristiques du cycle de vie du mésozooplancton et ses impacts sur l'écosystème marin. Elle se base sur un modèle sans dimension spatiale de la zone épipélagique de l'océan. La seconde partie s'attache à caractériser le rôle du macrozooplancton gélatineux filtreur dans le cycle du carbone global en utilisant la composante de biogéochimie marine d'un modèle « Système-Terre ».

Le mésozooplancton, principalement composé de métazoaires, subit d'importants changements de taille et donc de taux métaboliques au cours de son cycle de vie. Au contraire, le microzooplancton, principalement représenté par des protistes, voit son volume au maximum divisé par deux au cours de son cycle de vie, lorsqu'il se divise. En conséquence, ses taux métaboliques évoluent peu par rapport au mésozooplancton. Afin de comprendre l'impact des cycles de vie sur la dynamique du mésozooplancton et ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème planctonique, nous avons utilisé un modèle de chémostat sans dimension spatiale. Dans la version la plus simple, le mésozooplancton est décrit comme des protistes, comme dans la plupart des modèles de la biogéochimie marine. Dans la version la plus complexe, il est décrit par une formulation basée sur la taille incluant une reproduction explicite. Cette dernière formulation a eu un impact important sur le mésozooplancton, en générant une dynamique en cohortes associée à un retard de quelques mois dans la réponse du mésozooplancton à une augmentation soudaine de la disponibilité en proies. En conséquence, la dynamique des plus hauts niveaux trophiques pourrait être affectée par les caractéristiques du cycle de vie du mésozooplancton.

Le macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF), à savoir les salpes, les pyrosomes et les doliolides, est un composant essentiel de l'écosystème marin. Son alimentation par filtration lui donne accès à une gamme très large d'organismes, et en particulier à des proies de très petite taille. De plus, la plupart de ces organismes produisent des carcasses et/ou des pelotes fécales qui coulent à des vitesses extrêmement rapides (jusqu'à 1500 mètres par jour) contrairement aux autres organismes zooplanctoniques. Même si ces organismes ne représentent qu'une faible proportion de la biomasse globale (moins de 5 %), le flux vertical de matière organique induit pourrait être substantiel. Les travaux effectués permettent d'obtenir une estimation globale de l'influence du MGF sur la biogéochimie marine, basée sur la composante biogéochimie marine PISCES du modèle d'océan NEMO. Le MGF modélisé contribue fortement à l'export de carbone (0.4 PgC/an à 1000m), en particulier dans les régions peu productives (jusqu'à 40 % de l'export à 1000m), où il domine le macrozooplancton.

Enfin, des études suggèrent que le changement climatique favorisera les organismes phytoplanctoniques de petite taille (pico-et nanophytoplancton). On peut donc s'attendre à ce que le MGF soit favorisé par rapport au reste du macrozooplancton. Des simulations forcées par un scénario de changement climatique ont permis d'évaluer l'évolution future de l'abondance du MGF et de leur impact sur le cycle du carbone. En particulier, il en résulte que le macrozooplancton gélatineux filtreur joue un rôle tampon sur le flux de carbone organique particulière profond, le déclin de ce flux étant atténué par sa représentation dans le modèle (-15 % entre 2000 et 2100, soit 3 % de moins que le déclin de 18% simulé par un modèle sans MGF). En particulier, dans les zones peu productives, donc favorables au MGF mais fortement affectées par le changement climatique, le déclin de ce flux (de -17%) est atténué de 12% par rapport à un modèle sans MGF (estimé à -29%).

---

**Mots clés :** zooplancton, pompe biologique, cycle de vie, tuniciers pélagiques, changement climatique

---

# Abstract

The objective of this PhD is to improve the understanding of zooplankton, namely the mechanisms controlling its development and its present and future impacts on marine biogeochemistry and ecosystems. The first part focuses on the characteristics of the mesozooplankton life cycle and their impacts on the marine ecosystem. It is based on a model without spatial dimension of the epipelagic zone of the ocean. The second part focuses on characterizing the role of filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM) in the global carbon cycle using the marine biogeochemistry component of an "Earth-System" model.

Mesozooplankton, mainly composed of metazoans, undergo significant changes in size and thus metabolic rates during their life cycle. On the contrary, microzooplankton, mainly represented by protists, see their volume at most divided by two during their life cycle. Consequently, their metabolic rates change little compared to mesozooplankton. In order to understand the impact of life cycles on the dynamics of mesozooplankton and its consequences on the functioning of the planktonic ecosystem, we used a chemostat model without spatial dimension. In the simplest version, mesozooplankton are described as protists, as in most models of marine biogeochemistry. In the most complex version, they are described by a size-based formulation including explicit reproduction. The latter formulation has a significant impact on mesozooplankton, by generating cohort dynamics associated with a delay of a few months in mesozooplankton response to an increase in prey availability. As a result, the dynamics of the highest trophic levels could be affected by the life history characteristics of mesozooplankton.

Filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM), namely salps, pyrosomes and doliolids, are an essential component of the marine ecosystem. Their filter feeding gives them access to a very wide range of organisms, and in particular to very small preys. In addition, most FFGM produce carcasses and/or fecal pellets that sink at extremely fast speeds (up to 1500 m/d) unlike other zooplankton. Although these organisms represent only a small proportion of the overall biomass (less than 5%), the induced organic matter flux could be substantial. The work performed provides a global estimate of the influence of FFGM on marine biogeochemistry, based on the model PISCES, which is the marine biogeochemistry component of the NEMO ocean model. Modeled FFGM strongly contribute to carbon export (0.4 PgC/yr at 1000m), especially in low-productivity regions (up to 40% of export at 1000 m), where they dominate macrozooplankton.

Finally, studies suggest that climate change will favor small phytoplankton (pico- and nanophytoplankton). Therefore, we can expect that FFGM will be favored over other macrozooplankton. Simulations forced by a climate change scenario have allowed to evaluate the future evolution of FFGM distribution and its impact on the carbon cycle. In particular, it was found that filter-feeding gelatinous macrozooplankton plays a buffering role on the deep particulate organic carbon flux, the decline of this flux being mitigated by their representation in the model (-15% between 2000 and 2100, i.e. 3 % less than the -18% decline simulated by a model without FFGM). In particular, in low productive areas, where FFGM is favored but that are strongly affected by climate change, the 17% decline in this flux is attenuated by 12% compared to a model without FFGM (estimated at -29%).

---

**Keywords** : zooplankton, biological pump, life cycle, pelagic tunicates, climate change

# Table des matières

<b>Remerciements</b>	<b>i</b>
	<b>iii</b>
<b>Table des matières</b>	<b>vii</b>
<b>Liste des figures</b>	<b>xii</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>xiv</b>
<b>1 Introduction générale</b>	<b>1</b>
1 Le zooplancton . . . . .	3
1.1 Définition du zooplancton . . . . .	3
1.2 Diversité morphologique du zooplancton . . . . .	3
1.3 Caractéristiques clefs du zooplancton . . . . .	5
1.3.1 Les modes d'alimentation du zooplancton . . . . .	5
1.3.2 Cycle de vie et reproduction . . . . .	6
2 Observation du zooplancton . . . . .	7
2.1 Moyens d'observation . . . . .	7
2.1.1 Méthodes de capture du zooplancton . . . . .	7
2.1.2 Autres méthodes d'observations . . . . .	9
2.2 Bases de données . . . . .	10
3 Le zooplancton, un niveau intermédiaire dans le réseau trophique . . . . .	12
3.1 Zooplancton et production primaire . . . . .	12
3.1.1 La production primaire dans l'océan . . . . .	12
3.1.2 Le zooplancton, consommateur principal de la production primaire . . . . .	13
3.1.3 Zooplancton et saisonnalité de la production primaire . . . . .	13
3.2 Zooplancton, transfert trophique et transformation du carbone . . . . .	15
3.2.1 Zooplancton et transfert trophique . . . . .	15
3.2.2 Transfert trophique et transformation du carbone . . . . .	16
4 Zooplancton et pompe biologique de carbone . . . . .	17
4.1 La pompe biologique de carbone . . . . .	17
4.2 Rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone . . . . .	18
4.3 Incertitudes sur le rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone . . . . .	20
5 Le cas particulier des tuniciers pélagiques filtreurs . . . . .	21
5.1 Généralités sur le zooplancton gélatineux . . . . .	21
5.1.1 Les tuniciers pélagique au sein de l'écosystème . . . . .	22
5.1.2 Pullulation-extinction . . . . .	22
5.2 Caractéristiques biogéochimiques (en particulier des salpes) . . . . .	24
6 Le zooplancton dans le cadre du changement climatique . . . . .	26
6.1 Effets sur la biogéochimie marine . . . . .	26
6.2 Effets sur le zooplancton gélatineux . . . . .	27
7 Objectifs et organisation du manuscrit . . . . .	28

<b>2</b>	<b>Description des modèles</b>	<b>30</b>
1	Introduction . . . . .	32
1.1	Contexte . . . . .	32
1.2	Formalisme NPZD . . . . .	32
1.3	Évolution du formalisme NPZD . . . . .	35
1.3.1	Modèles basés sur des types fonctionnels de plancton . . . . .	36
1.3.2	Modèles basés sur des traits fonctionnels . . . . .	36
2	Modèle PHYRE-MLC . . . . .	37
2.1	Composante biogéochimique . . . . .	38
2.2	Composante physique . . . . .	38
2.3	Dynamique générale du système . . . . .	39
2.3.1	Équations générales du système dynamique . . . . .	39
2.3.2	Approche en spectre de taille discret . . . . .	40
2.4	Aspects techniques . . . . .	44
3	Modèle PISCES-FFGM . . . . .	44
3.1	Composante biogéochimique . . . . .	44
3.2	Composante physique . . . . .	45
3.3	Dynamique générale du système . . . . .	45
3.3.1	Présentation des variables . . . . .	45
3.3.2	Dynamique du macrozooplancton . . . . .	45
3.3.3	Dynamique des carcasses et des pelotes fécales . . . . .	49
3.4	Aspects techniques . . . . .	50
4	Applications . . . . .	50
<b>3</b>	<b>Should we account for mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth in biogeochemical modeling ?</b>	<b>52</b>
1	Introduction . . . . .	53
2	Materials and method . . . . .	55
2.1	Model description . . . . .	55
2.2	Alternative models . . . . .	58
2.3	Numerical experiments . . . . .	61
3	Results . . . . .	62
3.1	Standard model . . . . .	62
3.2	Comparison between the standard and alternative models . . . . .	65
3.3	Drivers of mesozooplankton dynamics . . . . .	66
3.4	Sensitivity to the parameters . . . . .	68
4	Discussion . . . . .	69
4.1	Limitations and prospects for improvement . . . . .	69
4.2	Implications . . . . .	71
5	Conclusion . . . . .	72
6	Synthèse et transition vers le chapitre 4 . . . . .	72
<b>4</b>	<b>Including filter-feeding gelatinous macrozooplankton in a global marine biogeochemical model : model-data comparison and impact on the ocean carbon cycle</b>	<b>74</b>
1	Introduction . . . . .	76
2	Materials and method . . . . .	78
2.1	Model description . . . . .	78
2.1.1	Model structure : . . . . .	78
2.1.2	Macrozooplankton (FFGM and GM) dynamics . . . . .	79
2.1.3	Carcasses and fecal pellet dynamics : . . . . .	81
2.2	Model experiments . . . . .	81
2.3	Model parameters . . . . .	82
2.4	Observations . . . . .	84
2.4.1	Observations data for validating the modeled FFGM biomass estimates . . . . .	84
2.4.2	Additional datasets . . . . .	85
2.4.3	Model evaluation . . . . .	86

3	Results . . . . .	86
3.1	Evaluation of simulated biomasses . . . . .	86
3.2	Simulated FFGM distribution . . . . .	88
3.3	Carbon cycle . . . . .	89
4	Discussion . . . . .	94
4.1	FFGM distribution and biomass . . . . .	94
4.2	FFGM contribution to the biological pump . . . . .	95
4.3	Model limitations in representing GM and FFGM . . . . .	97
5	Synthèse et transition vers le chapitre 5 . . . . .	99
<b>5</b>	<b>Gelatinous macrozooplankton response to climate change and implications for benthic food supply and global carbon cycle</b>	<b>101</b>
1	Introduction . . . . .	102
2	Material and methods . . . . .	103
2.1	Model . . . . .	103
2.2	Experimental design . . . . .	104
2.3	Analysis of model outputs . . . . .	104
3	Results . . . . .	105
3.1	Ecosystem structure . . . . .	105
3.1.1	Biomasses and trophic structure . . . . .	105
3.1.2	Macrozooplankton composition . . . . .	106
3.2	POC export fluxes . . . . .	107
3.2.1	Global changes in POC export fluxes at 100 m and 1000 m . . . . .	107
3.2.2	Global changes in seafloor POC fluxes (and impact on benthos) . . . . .	107
3.2.3	Spatial patterns . . . . .	109
3.3	Anthropogenic carbon uptake . . . . .	109
4	Discussion . . . . .	110
4.1	Toward a more gelatinous ocean ? . . . . .	110
4.2	Macrozooplankton impacts on deep carbon export and benthic food supply . . . . .	111
4.3	Macrozooplankton impacts on the anthropogenic carbon uptake . . . . .	112
4.4	Perspectives . . . . .	112
5	Synthèse et transition vers le chapitre 6 . . . . .	113
<b>6</b>	<b>Synthèse et perspectives</b>	<b>115</b>
1	Synthèse des résultats principaux . . . . .	116
1.1	Influence du cycle de vie du mésozooplancton sur l'écosystème et la biogéochimie marine. . . . .	116
1.2	Impacts du macrozooplancton gélatineux filtreur sur la structure de l'écosystème marin et sur la pompe biologique de carbone . . . . .	116
2	Limites et pistes d'améliorations . . . . .	118
2.1	PHYRE-MLC : un modèle idéalisé . . . . .	118
2.2	La représentation du macrozooplancton gélatineux filtreur dans PISCES-FFGM . . . . .	119
2.2.1	Limites liées à la représentation des caractéristiques du MGF dans PISCES-FFGM . . . . .	119
2.2.2	Limites liées aux caractéristiques du MGF absentes dans PISCES-FFGM . . . . .	119
2.2.3	Pistes d'améliorations de PISCES-FFGM . . . . .	120
3	Autres approches pour modéliser le macrozooplancton gélatineux filtreur à l'échelle globale . . . . .	123
3.1	Représentation dans APECOSM . . . . .	123
3.2	Approche basée sur les modèles de niche . . . . .	124
4	Macrozooplancton gélatineux filtreur et changement climatique : retour sur la gélification . . . . .	127
5	Approche régionale et fenêtre temporelle réduite pour mieux exploiter les observations disponibles . . . . .	129
5.1	Contexte : l'exemple de l'invasion de <i>Mnemiopsis Leydi</i> en mer Noire . . . . .	129
5.2	Le cas de l'interaction salpes-krill dans l'Océan Austral . . . . .	130
	<b>Bibliographie</b>	<b>132</b>

---

<b>A</b>	<b>Supplementary information for "<i>Should we account for mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth in biogeochemical modeling?</i>"</b>	<b>153</b>
A.1	Transition rate . . . . .	154
A.2	Maximal growth rate values . . . . .	155
A.3	Model equations . . . . .	156
A.4	Size spectrum derivation . . . . .	157
A.5	Equilibria . . . . .	159
A.6	Characterization of Phase III in the twenty-size-class models . . . . .	161
<b>B</b>	<b>Supporting Information for "<i>Including filter-feeding gelatinous macrozooplankton in a global marine biogeochemical model : model-data comparison and impact on the ocean carbon cycle</i>"</b>	<b>163</b>
Text B.1	. . . . .	163
Text B.2	. . . . .	164
<b>C</b>	<b>Supporting information for "<i>Gelatinous macrozooplankton response to climate change and implications for benthic food supply and global carbon cycle</i>"</b>	<b>172</b>
<b>D</b>	<b>Présentation de l'outil SOS développé dans le cadre de la campagne océanographique SWINGS</b>	<b>177</b>

# Liste des figures

1.1	Diversité morphologique du zooplancton. . . . .	3
1.2	Classification du zooplancton et des particules par taille. . . . .	4
1.3	Cycle de vie du micro et du méso-zooplancton. . . . .	6
1.4	Prélèvement de plancton depuis le N/O <i>Pourquoi pas ?</i> à l'aide d'un filet à plancton . . . . .	8
1.5	Spectre de taille des organismes marins. . . . .	9
1.6	Les méthodes d'observation du zooplancton . . . . .	10
1.7	Observations du zooplancton dans MAREDAT . . . . .	11
1.8	Observations du plancton dans dans une région restreinte . . . . .	12
1.9	Estimation des flux de carbone dirigés par le zooplancton en milieu épipélagique. . . . .	14
1.10	Représentation conceptuelle d'un "Bloom" saisonnier dans l'Atlantique Nord . . . . .	15
1.11	Le devenir du carbone au sein du zooplancton. . . . .	17
1.12	Les composantes de la pompe biologique à carbone . . . . .	18
1.13	Le zooplancton dans la pompe biologique. . . . .	19
1.14	Contribution à l'export de carbone à 100 m des différentes "pompes à injection de particules" (PIP) en comparaison avec la contribution de la pompe biologique gravitationnelle. . . . .	20
1.15	Carte des observations disponibles d'abondance de grands tuniciers pélagiques (salpes, pyrosomes, doliolides). . . . .	22
1.16	Taxonomie du zooplankton gélatineux. . . . .	23
1.17	Cycle de vie des salpes. . . . .	23
1.18	Taux de clairance du zooplancton gélatineux. . . . .	24
1.19	Vitesses de chute des pelotes fécales de zooplancton. . . . .	26
2.1	Structure d'un modèle NPZD et stratégies d'amélioration de la représentation du zooplancton. . . . .	32
2.2	Les trois types de réponses fonctionnelles selon Crawford Stanley Holling. . . . .	34
2.3	Structure simplifiée des modèles PISCES-FFGM et PHYRE-MLC. . . . .	37
2.4	La grille d'océan de PISCES-FFGM. . . . .	46
3.1	Model structure. . . . .	55
3.2	Standard and alternative model configurations used in this study. . . . .	61
3.3	Time evolution of the phosphorus content of all simulated compartments for all model versions. . . . .	63
3.4	Log-time evolution of the relative biomass distribution within size-classes for the standard model. . . . .	64
3.5	Temporal evolution of the mesozooplankton biomass for all model versions. . . . .	65
3.6	Time evolution of the mesozooplankton sources terms, sinks terms and mean size. . . . .	67
3.7	Sensitivity of the mesozooplankton dynamics to the four parameters that have been varied by $\pm 50\%$ . . . . .	68
4.1	Architecture of PISCES-FFGM. . . . .	78
4.2	Histogram of the preferences of secondary consumers for their respective prey. . . . .	82
4.3	Comparison between observed and modeled macrozooplankton biomasses. . . . .	87
4.4	FFGM and FFGM :GM ratio. . . . .	89
4.5	Chlorophyll-FFGM relationship. . . . .	90
4.6	Schematic representation of carbon fluxes induced by processes related to FFGM. . . . .	91
4.7	Macrozooplankton relative contribution to particulate organic carbon fluxes. . . . .	92

4.8	Relative contribution of macrozooplankton to particulate organic carbon flux at 1000m. . . . .	93
5.1	Mean global and regional changes in PISCES-FFGM phyto- and zooplankton biomasses. . . . .	106
5.2	Historical and RCP8.5 future FFGM :GM ratio and surface chlorophyll. . . . .	106
5.3	Evolution of particulate organic carbon export and anthropogenic carbon uptake. . . . .	108
5.4	RCP8.5 global and mean zonal FP (2081-2100) POC flux anomalies of PISCES-FFGM relative to HP (1995-2014). . . . .	110
6.1	Cycle de vie des grands tuniciers pélagiques. . . . .	121
6.2	Représenter le cycle de vie du MGF dans un modèle en spectre de taille. . . . .	122
6.3	Représentation schématique du modèle couplé PISCES-APECOSM. . . . .	123
6.4	Schéma illustrant l'utilisation des MDS (SDM en anglais) pour prédire la distribution de biomasse d'un groupe d'organismes . . . . .	126
6.5	Évaluation de la distribution de biomasse des grands tuniciers pélagiques par un ensemble de modèles de distribution d'espèce (MDS). . . . .	126
6.6	Représentation schématiques des deux chaînes trophiques archétypales dans l'océan . . . . .	127
6.7	Série temporelle des captures d'anchois dans la mer Noire et de la biomasse de <i>Mnemiopsis leydii</i> . . . . .	129
6.8	Abondances du krill et des salpes dans l'océan austral entre 1926 et 2004. . . . .	130
A.1	Theoretical size spectra (lines) vs numerical size spectra (points). . . . .	158
A.2	Temporal dynamics of mesozooplankton biomass and its first temporal derivative in the twenty-size-class models. . . . .	161
B.1	Map of the FFGM observations in the AtlanECO product. . . . .	166
B.2	Comparison between modeled and observed surface nitrates, surface chlorophyll and top 300m mesozooplankton. . . . .	167
B.3	Comparison between AtlanECO observed and PISCES-CLG modeled FFGM biomasses. . . . .	168
B.4	Schematic representation of carbon fluxes induced by processes related to GM. . . . .	169
B.5	Nutrient profiles drift . . . . .	170
B.6	Spatial distribution of the annual period of maximum macrozooplankton biomasses and maximum food availability . . . . .	171
C.1	PISCES-FFGM mean grid cell biomass anomalies of FFGM versus FFGM food. . . . .	174
C.2	Schematic representation of simulation experiments . . . . .	175
C.3	Architecture of PISCES-FFGM, PISCES-GM and PISCES-v2. . . . .	176
D.1	Ile Heard-et-MacDonald, Australie, durant un ouragan, lors de la campagne SWINGS . . . . .	177



# Liste des tableaux

2.1	Variables et paramètres du système d'EDP décrivant l'évolution temporelle des variables d'état d'un modèle NPZD. . . . .	33
2.2	Variables et paramètres du système d'EDP décrivant l'évolution temporelle des variables d'état du modèle PHYRE-MLC. . . . .	41
2.3	Paramètres et équations pour les paramétrisations basées sur la taille. . . . .	42
2.4	Variables et paramètres du système d'EDP décrivant l'évolution temporelle des variables d'état du modèle PISCES-FFGM. . . . .	47
2.5	Table comparative des caractéristiques de PISCES-FFGM et PHYRE-MLC. . . . .	51
3.1	Variables and parameters used in the set of equations governing the temporal evolution of the state variables. . . . .	59
3.2	Parameters and equations used in the size-based parameterizations. . . . .	60
3.3	Parameter values of the default configuration. . . . .	62
4.1	Variables and parameters used in the set of equations governing the temporal evolution of the state variables. . . . .	80
4.2	Parameter values used in PISCES-FFGM. . . . .	83
4.3	Macrozooplankton model vs. observation statistics. . . . .	88
4.4	Particulate carbon flux composition at 100 and 1000 m. . . . .	90
4.5	Comparison of parameters related to the impact of FFGM on the carbon cycle between different global scale studies based on data and/or models. . . . .	95
5.1	Mean global ecosystem biomasses and structure over the 1995-2100 period. . . . .	105
5.2	Mean global particulate organic carbon (POC) fluxes and particles composition over the 1995-2100 period. . . . .	108
B.1	Table of individual weights used for abundance to biomass conversions. . . . .	166
C.1	PISCES-GM mean global ecosystem biomass and structure over the 1995-2100 period. . . . .	172
C.2	PISCES-v2 mean global ecosystem biomass and structure over the 1995-2100 period. . . . .	173
C.3	PISCES-GM mean global particulate organic carbon (POC) fluxes and composition over the 1995-2100 period. . . . .	173
C.4	PISCES-v2 mean global particulate organic carbon (POC) fluxes and composition over the 1995-2100 period. . . . .	173
C.5	Biome mean global particulate organic carbon (POC) fluxes over the 1995-2100 period. . . . .	174

# Chapitre 1

## Introduction générale

### Objectifs

Les écosystèmes marins jouent un rôle central dans la régulation des échanges de CO<sub>2</sub> entre l'atmosphère et l'océan, ainsi que le transfert de carbone organique vers les eaux profondes. Au sein de ces écosystèmes, le zooplancton établit un lien trophique entre les producteurs primaires (phytoplancton, cynobactéries) et les hauts niveaux trophiques (poissons, mammifères marins). C'est aussi un transformateur de carbone qui recycle le carbone organique particulaire en carbone dissous ou l'excrète sous d'autres formes de particules. L'énorme diversité de taxons, de cycles de vie, de tailles, de rôles trophiques et de physiologies du zooplancton induit une multiplicité des impacts sur les cycles biogéochimiques. Ces rôles sont toutefois représentés de manière simpliste dans les modèles écosystémiques et biogéochimiques. Comme le changement climatique affecte la physiologie, l'abondance, la biogéographie, la structure de taille et les cycles de vie du zooplancton, il y a urgence à comprendre les différents rôles du zooplancton dans le cycle du carbone [Steinberg+, 2017].

### Sommaire

1	Le zooplancton . . . . .	<b>3</b>
1.1	Définition du zooplancton . . . . .	3
1.2	Diversité morphologique du zooplancton . . . . .	3
1.3	Caractéristiques clefs du zooplancton . . . . .	5
2	Observation du zooplancton . . . . .	<b>7</b>
2.1	Moyens d'observation . . . . .	7
2.2	Bases de données . . . . .	10
3	Le zooplancton, un niveau intermédiaire dans le réseau trophique . . . . .	<b>12</b>
3.1	Zooplancton et production primaire . . . . .	12
3.2	Zooplancton, transfert trophique et transformation du carbone . . . . .	15
4	Zooplancton et pompe biologique de carbone . . . . .	<b>17</b>
4.1	La pompe biologique de carbone . . . . .	17
4.2	Rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone . . . . .	18
4.3	Incertitudes sur le rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone . . . . .	20
5	Le cas particulier des tuniciers pélagiques filtreurs . . . . .	<b>21</b>
5.1	Généralités sur le zooplancton gélatineux . . . . .	21
5.2	Caractéristiques biogéochimiques (en particulier des salpes) . . . . .	24
6	Le zooplancton dans le cadre du changement climatique . . . . .	<b>26</b>
6.1	Effets sur la biogéochimie marine . . . . .	26

## Chapitre 1. Introduction générale

---

6.2	Effets sur le zooplancton gélatineux . . . . .	27
7	Objectifs et organisation du manuscrit . . . . .	<b>28</b>

---

# 1 Le zooplancton

## 1.1 Définition du zooplancton

Le terme zooplancton vient du grec « πλανκτός » qui signifie « errer » et « ζῶον » qui signifie « animal ».

Le préfixe « zoo » nous indique que ce dernier est constitué de consommateurs. Le zooplancton puise donc son énergie en se nourrissant d'autres organismes. Il s'oppose au phytoplancton (du grec « φυτόν » signifiant « plante ») qui représente l'ensemble des organismes marins (procaryotes comme eucaryotes) réalisant de la photosynthèse, et qui sont les principaux producteurs primaires dans l'océan (bien que certains écosystèmes localisés soient dominés par des organismes chemo-autotrophes ne nécessitant pas de lumière) [Miller+, 2012].

Le suffixe « plancton », introduit par le biologiste allemand Viktor Hensen en 1887, désigne des organismes en suspension dans les océans, se laissant entraîner par les courants. Il s'oppose au terme « necton » (du grec « νηκτόν » qui signifie « nager ») qui regroupe des organismes avec des capacités de mobilité importante. Cependant, la passivité du plancton est relative, et de nombreux organismes planctoniques ont des capacités de mobilité actives, pour échapper aux prédateurs ou pour se nourrir. Par exemple, en réaction à une diminution soudaine de l'intensité lumineuse pouvant être associée au passage d'un prédateur, le copépode *Acartia tonsa* peut "sauter" à une vitesse atteignant 550 fois sa taille corporelle par seconde [Buskey+, 2003]. Autre exemple, les battements continus de l'ombrelle contractile des cnidaires créent un courant de filtration associé à un déplacement par propulsion [Acuña+, 2011]. En revanche, la grande différence avec le necton réside dans le fait que ces formes de mobilité restreinte ne permettent pas au plancton de maintenir leur position géographique voire de se déplacer indépendamment des courants marins sur le long terme.

## 1.2 Diversité morphologique du zooplancton

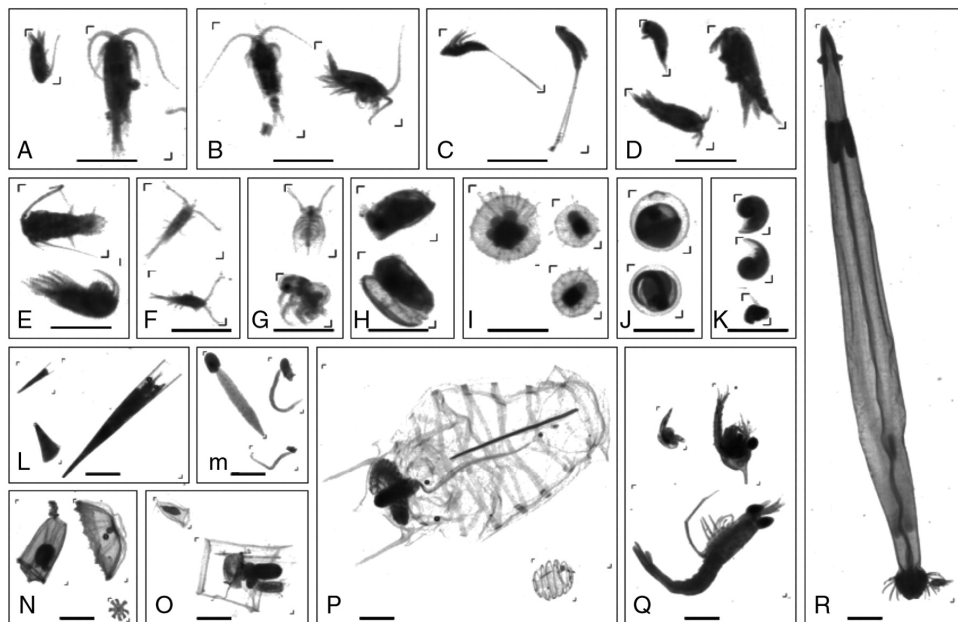


FIGURE 1.1 – **Diversité morphologique du zooplancton.** Exemples de photographies d'organismes par analyses au ZooScan au sein de la série-temporelle 2007–2008 dans la baie de Villefranche-sur-mer (échelle = 1 mm). (A) Copepods, (B) Centropages, (C) Harpacticoida, (D) Poecilostomatoida, (E) Temora, (F) Oithona, (G) Cladocera, (H) Ostracoda, (I) Radiolaria, (J) oeufs, (K) Limacina, (L) Pteropoda, (M) Appendicularia, (N) medusae, (O) Siphonophora, (P) Thaliacea, (Q) Decapoda, (R) Chaetognatha. D'après [Gorsky+, 2010].

D'un point de vue qualitatif, le zooplancton présente une importante variabilité morphologique, comme en témoigne la figure 1.1. En effet, le zooplancton inclut des organismes unicellulaires (protozoaires, protistes), en colonies (salpes, pyrosomes), et multicellulaires (métazoaires, invertébrés et vertébrés). Leur taille varie sur plusieurs ordres de grandeur, allant des flagellés mesurant quelques microns à des formes gélatineuses atteignant plusieurs mètres. Dans ce contexte, il est généralement divisé en trois catégories basées sur la taille : le microzooplancton ( $20 - 200\mu m$ ), le mésozooplancton ( $200 - 2000\mu m$ ) et le macrozooplancton ( $2000 - 20000\mu m$ ) ([Buitenhuis+, 2013], fig. 1.2).

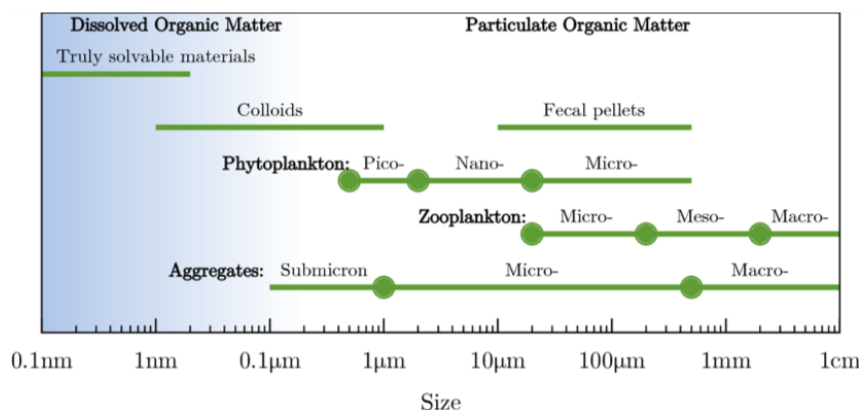


FIGURE 1.2 – **Classification du zooplancton et des particules par taille.** D'après [Monroy+, 2017]

Tout d'abord, le microzooplancton est dominé par les protistes (ou protozoaires), des organismes unicellulaires. Ils forment un groupe non mono-phylétique présentant de nombreuses caractéristiques communes avec les métazoaires (organismes pluricellulaires). En effet, grâce à leurs organites sensoriels, leurs cils ou leurs flagelles moteurs, ils répondent activement aux stimuli environnementaux. Ce sont des composants clés de la régulation de la pompe microbienne. Il est important de noter que la classification en tant que zooplancton n'est pas si évidente car de nombreux protistes sont des organismes mixotrophes (comme certaines espèces du sous-groupe *Choreotricha*, composé d'organismes ayant la capacité d'utiliser les chloroplastes du phytoplancton qu'ils ingèrent). Ils sont la principale source de nourriture de certains organismes mésozooplanctoniques, comme les copépodes [Gifford, 1993].

Ensuite, le mésozooplancton est principalement représenté par les crustacés (c'est le groupe le plus abondant, en terme de nombre d'espèces, de biomasse, et d'abondance [Miller+, 2012; Steinberg+, 2017]). Il est représenté par de nombreux taxons se nourrissant sur une grande variété de proies, allant de la prédation du phytoplancton et des protistes (par exemple c'est le cas de *Calanus*), à la prédation de plus grandes proies gélatineuses (c'est le cas des espèces du genre *Corycaeus*). D'autres sont détritivores (par exemple *Lophothrix*). Le zooplancton gélatineux représente aussi une part importante du mésozooplancton, avec notamment les appendiculaires, dont les espèces du genre *Oikeupleura* sont fréquemment rencontrées.

Finalement, le macrozooplancton est représenté en grande partie par du zooplancton gélatineux (il inclut aussi d'autres types de plancton, comme le krill). Les plus grands organismes zooplanctoniques observés font partie de ce groupe (des pyrosomes pouvant atteindre plusieurs mètres [Miller+, 2012]). Leur description et l'intérêt accordé à ces derniers sont venus plus tardivement en raison de la dégradation de leur corps par les filets, rendant leur identification difficile. Le zooplancton gélatineux fera l'objet d'une section indépendante, en particulier les tuniciers pélagiques (section 5).

Constitué d'une ou de millions de cellules, entouré d'une solide carapace ou composé d'un corps gélatineux qui se désagrègera au moindre contact, pouvant mesurer de quelques microns à quelques mètres, dangereux prédateur ou gentil herbivore, et plus encore, le zooplancton présente donc une grande diversité morphologique

et comportementale (fig. 1.1). Cependant, dans un contexte de biogéochimie, une description fonctionnelle est nécessaire pour mieux comprendre ses interférences avec l'environnement qui l'entoure.

### 1.3 Caractéristiques clefs du zooplancton

La compréhension du contrôle exercé par le zooplancton sur les niveaux trophiques inférieurs via la prédation, sur les niveaux trophiques supérieurs via le transfert de l'énergie issue de la production primaire, et sur le cycle du carbone via le transport et la transformation du carbone organique (dissous ou particulaire) nécessite une compréhension fine de ses caractéristiques fonctionnelles. Cela passe par l'étude de leurs mécanismes d'alimentation, leur taux d'ingestion, la sélection de leur nourriture, la quantification de leur taux de croissance, leur métabolisme basal (respiration, excrétion), leur reproduction, leur cycle de vie, leurs sources de mortalité et leurs migrations verticales [Steinberg+, 2017]. Les connaissances qualitatives (par exemple la description des différents stades de vie d'une espèce) comme quantitatives (par exemple la valeur du taux de croissance d'une espèce en fonction de la température) de ces caractéristiques fonctionnelles sont un socle pour l'étude et la compréhension des écosystèmes marins. En particulier, ces informations sont nécessaires aux études de modélisation permettant d'aborder de nombreuses questions sur l'écologie et la biogéochimie marine (voir chapitre 2). Dans le cadre de ce doctorat, deux caractéristiques fonctionnelles ont fait l'objet d'une attention particulière : le mode d'alimentation (par exemple la distinction entre filtration et prédation active) et la variation de taille au cours du cycle de vie (croissance ontogénique).

#### 1.3.1 Les modes d'alimentation du zooplancton

Le mode d'alimentation du zooplancton régit le contrôle qu'il exerce sur les niveaux trophiques inférieurs. Cependant, les stratégies d'alimentation mais aussi la sélection des proies induisent une grande variabilité spatio-temporelle dans ses interactions avec les communautés planctoniques.

D'un point de vue fonctionnel, l'alimentation d'un organisme zooplanctonique se caractérise par deux facteurs : le taux de rencontre avec la proie, et le taux de capture de cette proie lorsqu'elle est rencontrée. Le taux de rencontre dépend de la concentration en proie, de la mobilité des prédateurs, et de la capacité de repérage d'une proie : il caractérise la capacité de l'organisme à explorer le système. Le taux de capture dépend de la sélectivité du prédateur (l'organisme va-t-il sélectionner certaines proies plus que d'autres?) et des réponses défensives des proies (les proies peuvent-elles échapper à une attaque?). Le produit de ces deux taux forme le « clearance rate » (taux de clairance) : c'est le taux de capture effectif par unité de temps [Kiørboe, 2011]. Les deux facteurs sont parfois difficile à séparer : c'est le cas de la filtration où la rencontre et la capture ont lieu simultanément (voir cas des tuniciers pélagiques en section 5).

Le taux de clairance spécifique (c'est à dire le taux de clairance par unité de masse) est indépendant de la taille contrairement aux taux de croissance, de métabolisme et d'alimentation spécifiques qui en général décroissent avec la taille [Kiørboe, 2011]. Ainsi tous les organismes doivent balayer chaque jour un volume d'eau équivalent à  $10^5$  à  $10^7$  fois leur volume. Les stratégies d'alimentation sont un moyen de maintenir ce taux de clairance à un niveau suffisant. Plusieurs solutions existent pour arriver à maintenir ce taux de clairance, et donc pour « concentrer » des proies « diluées » :

- Alimentation par embuscade passive ou active (« ambush feeding ») : le prédateur attend que la proie motile vienne à lui pour attaquer
- « Feeding-current feeding » : via l'utilisation (chute gravitationnelle des particules) ou la création (pompage actif) d'un courant de nourriture, ces organismes interceptent ou filtrent leurs proies au sein de ce courant.
- « Cruise feeding » : le prédateur dispose de capacités de mobilité lui permettant d'explorer l'environnement pour accéder aux proies.

— Colonisation de grandes particules et d'aggrégats de neige marine.

L'efficacité de ces modes de prédatons décroît avec la taille, mais est compensée par plusieurs mécanismes : structures d'alimentation (filtres plus grands), développement de vision, cils remplacés par des muscles. Ces différents mécanismes permettent de maintenir un taux de clairance spécifique suffisant, ce qui explique son indépendance à la taille. La viabilité des organismes résulte ainsi d'un équilibre coût/bénéfice prenant en compte le risque de prédation, le coût métabolique, et l'efficacité de rencontre avec un partenaire [Kjørboe, 2011].

### 1.3.2 Cycle de vie et reproduction

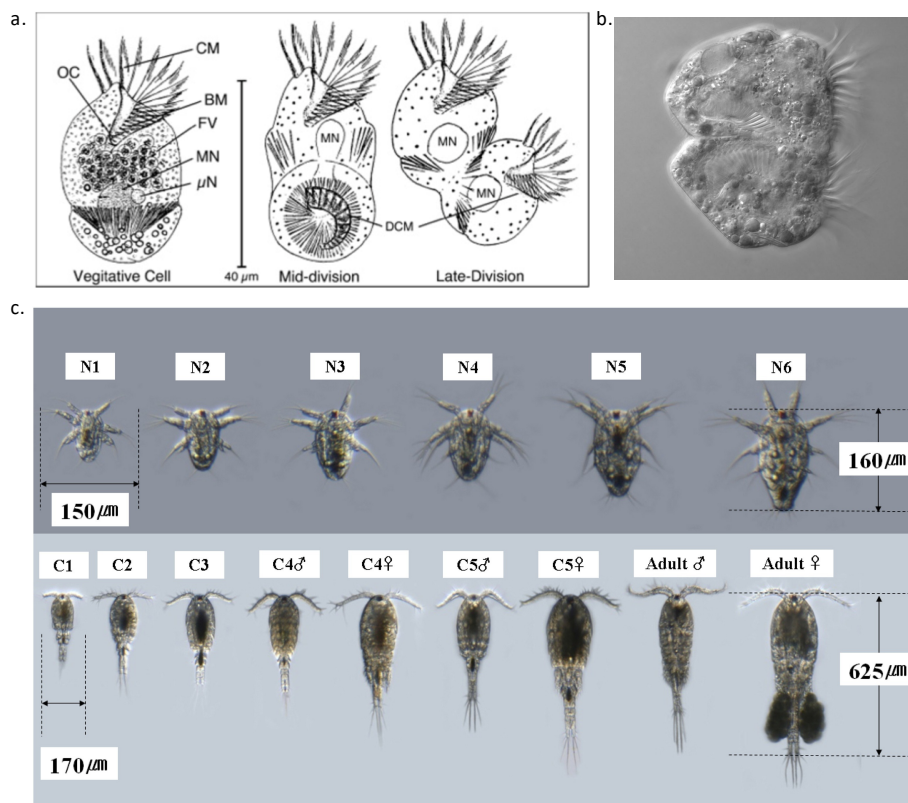


FIGURE 1.3 – Cycle de vie du micro et du méso-zooplancton. (a) Anatomie et stades de division cellulaire de *Strombidium sulcatum*. D'après [Fauré-Fremiet, 1912] (b) *Strombidium stylifer* en division cellulaire (The microzooplankton Lab. Crédits : University of Connecticut) (c) Différents stades du développement du copépode *Paracyclops nana* (d'après [Hwang+, 2010]). Stades N 1–6 nauplius, Stades C1–5 Copépodites, adultes mâle et femelle.

Les spécificités des cycles de vies et des modes de reproduction des espèces de zooplancton sont déterminantes dans l'écologie et la biogéochimie du zooplancton [Steinberg+, 2017 ; SerraPompei+, 2022].

Tout d'abord, la variation de taille au cours du cycle de vie est un facteur majeur dans l'écologie du zooplancton [Litchman+, 2013]. Dans ce contexte, une première distinction à faire au sein du zooplancton est celle entre les organismes unicellulaires protozoaires, que l'on peut appeler microzooplancton, et les organismes pluricellulaires métazoaires, qui sont en général des animaux de plus grande taille inclus dans le mésozooplancton et le macrozooplancton [Carlotti+, 2010 ; Mitra+, 2014]. Bien que le zooplancton protozoaire puisse avoir des cycles de vie assez complexes, il présente de nombreuses similitudes avec le phytoplancton, à l'exception de son hétérotrophie. Ses changements de taille se limitent à un doublement ou une division par deux de son volume

cellulaire (fig. 1.3 (a) (b)), ce qui implique de petits changements dans ses taux métaboliques. En revanche, le zooplancton métazoaire (fig. 1.3 (c)) subit de grands changements de taille, jusqu'à plusieurs ordres de grandeur, au cours de sa vie. Par conséquent, ses taux métaboliques changent fortement. En particulier, cette variation de taille régit la différence de phénologie entre le micro- et le mésozooplancton, susceptible d'affecter la saisonnalité des impacts du zooplancton sur la biogéochimie [SerraPompei+, 2022]. Cette particularité du mésozooplancton est souvent ignorée dans les modèles de biogéochimie et est une des pistes d'amélioration de la compréhension du rôle du zooplancton dans l'océan explorée dans ce doctorat (chapitre 2, chapitre 3).

Par ailleurs, le cycle saisonnier annuel est une source importante de variabilité temporelle des conditions environnementales terrestres comme marines. En conséquence, les plantes comme les animaux ont développé de nombreuses adaptations à cette périodicité, à savoir des périodes de reproduction définies, des migrations saisonnières, ou encore des périodes d'activité réduite précédées d'une période de constitution d'un stock d'énergie [McNamara+, 2008; Varpe, 2012]. Ces routines annuelles, c'est à dire la planification des activités au cours de l'année pour répondre à des conditions environnementales variant de façon périodiques, sont donc étroitement liées au cycle de vie. Dans le cas du mésozooplancton, certaines espèces ont développé des adaptations pour survivre à la période hivernale, durant laquelle la nourriture est rare. Par exemple certaines espèces de copépodes intègrent un ou plusieurs stade de diapause (type de dormance généralement précédé par des conditions défavorables au développement) au cours de leur cycle de vie [Hirche, 1996; Baumgartner+, 2017]. Cet arrêt du développement peut avoir lieu à différents stade de vie (oeufs, embryons, juvéniles, adultes).

Enfin, certaines espèces de zooplancton ont un cycle de vie avec plusieurs stades, dont les caractéristiques (morphologie, habitat) diffèrent. En particulier, les biologistes distinguent deux groupes au sein du zooplancton. L'holoplancton, qui désigne l'ensemble des organismes menant un cycle de vie exclusivement sous forme planctonique (comme les copépodes). Et le méroplancton qui regroupe les organismes pour lesquels à minima un stade de vie n'est pas sous forme planctonique. Il peut prendre deux formes : des organismes à l'état larvaire, qui, une fois passés à l'état adulte développeront une capacité de natation les classifiant comme necton (l'exemple le plus emblématique étant les larves de poisson), ou des organismes intégrant une phase benthique dans leur cycle de vie (c'est le cas des cnidaires, dont la phase méduse, ou « medusae », est planctonique et dont la phase polype, ou « scyphistomae », est benthique). Par ailleurs, certaines espèces de zooplancton alternent entre une ou plusieurs phases de reproduction sexuée et une ou plusieurs phases de reproduction asexuée. Par exemple, dans le cas des tuniciers pélagiques, l'alternance entre une phase sexuée et une phase asexuée pourrait jouer un rôle déterminant dans la dynamique en "pullulation-extinction" des populations de ces organismes (voir Section 5).

## 2 Observation du zooplancton

Cette section vise à illustrer l'histoire, la diversité et les limites de l'observation du zooplancton dans le but de comprendre son rôle sur l'écosystème et la biogéochimie marine. Elle se base sur une liste non exhaustive de méthodes et de bases de données d'observations.

### 2.1 Moyens d'observation

#### 2.1.1 Méthodes de capture du zooplancton

La définition théorique du zooplancton introduite dans la section 1.1 n'est pas opérationnelle puisqu'elle ne permet pas de catégoriser en « necton » ou « plancton » un animal sorti de la mer. Ainsi, les biologistes ont établi que tout organisme capturé par un filet à plancton sera catégorisé comme tel [Miller+, 2012]. Car, en effet, le plancton regroupe des organismes n'étant pas en mesure de "nager" à contre-courant. En revanche, cette forme de catégorisation induit nécessairement l'idée selon laquelle le filet laisse passer les



organismes nectoniques. C'est sur cet énoncé qu'ont été développées les méthodes historiques de capture du zooplancton : elles se basent sur la filtration, à savoir la génération d'un courant passant à travers un corps quelconque imperméable au zooplancton mais pas au liquide (en l'occurrence l'eau) [Sverdrup+, 1942]. Les deux méthodes historiques sont les filets (cônes de maille trainés dans l'eau, voir figure 1.4) et les pompes (transport de l'eau sur le pont du bateau pour une filtration à bord) [Miller+, 2012].

Les deux aspects clefs de ces méthodes résident dans la résolution du filtre et la quantité d'eau filtrée dont dépend la nature des organismes capturés [Miller+, 2012]. En effet, selon l'hypothèse de SHELDON et al. [Sheldon+, 1972], à l'échelle de l'ensemble des organismes marins, la densité de biomasse en fonction du logarithme de la masse corporelle est une fonction constante. Cela signifie que la biomasse globale d'organismes mesurant entre 1 microns et 10 microns est identique à la biomasse globale d'organismes mesurant entre 1 m et 10 m. Un calcul rapide permet de démontrer que la densité du logarithme de l'abondance (nombre d'individus par unité de volume) en fonction du logarithme de la masse corporelle correspond à une droite de pente  $-1$ . Si on note  $B$  la biomasse,  $N$  le nombre d'individus et  $M$  la masse corporelle, on obtient  $B = MN$ . L'hypothèse de Sheldon peut alors s'écrire  $\frac{d(\log B)}{d(\log M)} = 0$ . En substituant  $B$  par  $MN$ , on en déduit que  $\frac{d(\log N)}{d(\log M)} = -1$ . C'est pourquoi, si on trouve en moyenne 1 individu d'une taille donnée dans un volume  $V$ , il faudra explorer un volume 10 fois plus grand pour trouver en moyenne 1 individu 10 fois plus gros. Récemment, cette relation a été confirmée de manière empirique à l'échelle de l'ensemble des organismes marins (Figure 1.5) [Hatton+, 2021].

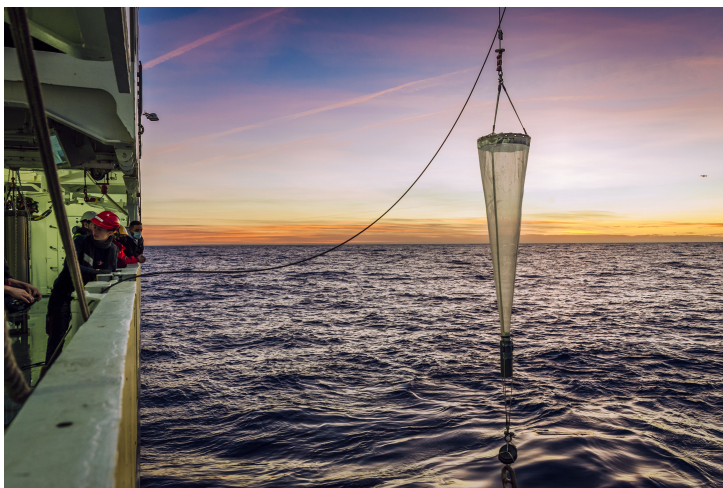


FIGURE 1.4 – Prélèvement de plancton depuis le N/O Pourquoi pas? à l'aide d'un filet à plancton. Crédits : Cyril FRESILLON / MIO / CNRS Photothèque.

La méthode de capture par des filets, probablement introduite par le physiologiste allemand Johannes Muller en 1846 [Sverdrup+, 1942], est la méthode de capture la plus largement utilisée historiquement. Les filets ont généralement une forme conique, et sont composés d'une maille en nylon et d'une ouverture maintenue par une structure métallique annulaire pouvant aller de quelques dizaines de centimètres carrés à quelques mètres carrés. Ils sont trainés à une vitesse suffisamment faible pour permettre au necton de s'échapper (typiquement les poissons) et au plancton de rester intact (fig. 1.4). Certains filets sont dotés d'un système d'ouverture et de fermeture permettant d'échantillonner une couche bien définie de la colonne d'eau. L'ensemble peut être associé à différents capteurs permettant de renseigner le contexte environnemental de l'échantillon (par exemple la profondeur, la température, la pression ou encore la concentration en chlorophylle). Ils permettent de filtrer des grandes quantités d'eau : par exemple, un filet avec une ouverture de  $0.4 \text{ m}^2$  trainé à une vitesse de 1 nœud peut filtrer  $12 \text{ m}^3$  d'eau par minute [Miller+, 2012]. Cela se traduit par une probabilité importante de capturer des espèces de zooplancton de grande taille. La taille de la maille est variable en fonction des

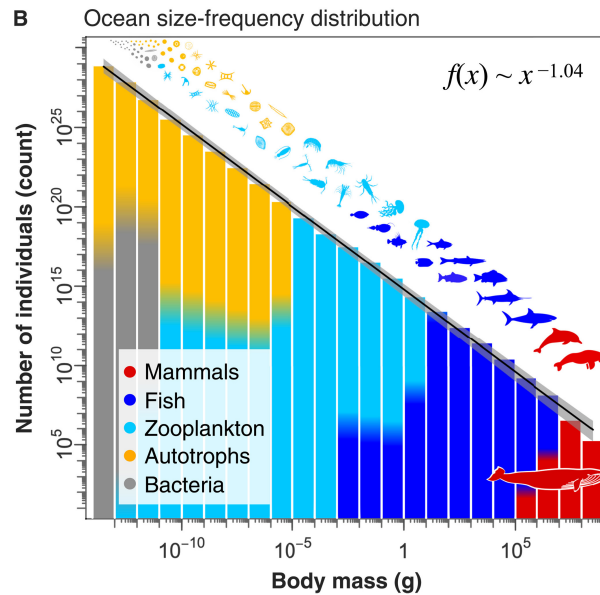


FIGURE 1.5 – Spectre de taille des organismes marins (adapté d'après [Hatton+, 2021]). La biomasse totale de l'océan a été divisée en classes de taille pertinentes pour chaque groupe afin d'estimer le spectre de taille global. Le nombre total d'individus dans chaque classe de taille est intégré sur les 200 premiers mètres de l'océan. La pente du spectre est estimée à  $-1,04$  (IC 95% :  $-1,05$  à  $-1,02$ ). L'intervalle de confiance en gris inclut l'incertitude sur la biomasse dans chaque classe de taille et l'incertitude sur la distribution de taille de chaque groupe.

organismes ciblés : une petite maille augmente la probabilité de saturation du filtre et d'obstruction par du phytoplancton, et limite donc la quantité d'eau filtrable (c.-à-d. la durée de trainée). Elle permet cependant de cibler de plus petits organismes et de les maintenir en état. À contrario, une plus grande maille permet de cibler de plus grands organismes et de filtrer de plus grandes quantités d'eau, mais augmente l'altération des organismes les plus fragiles (par exemple le zooplancton gélatineux). Pour le grand zooplancton tel que le krill (euphausiacés) ou les copépodes adultes, des mailles de 200 à 400  $\mu\text{m}$  sont utilisées, mais il existe des mailles allant jusqu'à 50  $\mu\text{m}$  pour capturer les copépodes juvéniles (nauplii). Les mailles les plus fines, difficiles à produire, font 10  $\mu\text{m}$ . Elles permettent de filtrer des organismes plus petits et peuvent être utilisées pour le phytoplancton. Les pompes, à l'inverse, filtrent de plus petites quantités d'eau, mais facilitent l'utilisation de filtres avec une maille très fine. Cela permet de capturer des espèces / stades de vie plus petits du zooplancton, adjoind à un contrôle précis de la profondeur d'échantillonnage [Miller+, 2012].

### 2.1.2 Autres méthodes d'observations

Les méthodes acoustiques (fig. 1.6 (b)) fournissent de nombreuses informations en particulier sur la distribution verticale et la dynamique temporelle du zooplancton. Elles permettent aujourd'hui l'identification d'un nombre important d'organismes en fonction de la fréquence choisie [Lombard+, 2019; BenoitBird+, 2016]). En particulier, ces méthodes sont intéressantes pour étudier les migrations diurnes [Bandara+, 2021]. La résolution taxonomique de ces méthodes reste cependant limitée en raison de la proximité des signaux acoustiques renvoyés par des espèces présentant des caractéristiques morphologiques et une densité proches. Les méthodes optiques et d'imagerie permettent en revanche d'apporter de nombreuses informations sur la composition précise des communautés de zooplancton. La diversité de ces méthodes permet aujourd'hui d'étudier l'ensemble du spectre de taille du zooplancton (fig. 1.6 (a)). Par exemple, une étude récente [Romagnan+, 2015] réalisée à partir d'échantillons collectés dans la station biologique de Villefranche au nord-ouest de la méditerranée

pendant 10 mois a permis de reconstituer la succession annuelle des assemblages phytoplanctoniques et zooplanctoniques en distinguant différents groupes dont la taille balaye 5 ordres de grandeurs. Cette étude se base sur les méthodes récente d'observation optique et d'imagerie (à savoir la cytométrie de flux, la microscopie inverse, la FlowCam et le ZooScan). Enfin, les méthodes génomiques sont en plein essor (fig. 1.6 (c)). Grâce à la dernière génération de séquenceurs, ces méthodes deviennent financièrement accessibles et présentent un potentiel important pour l'étude des communautés zooplanctoniques [Lombard+, 2019].

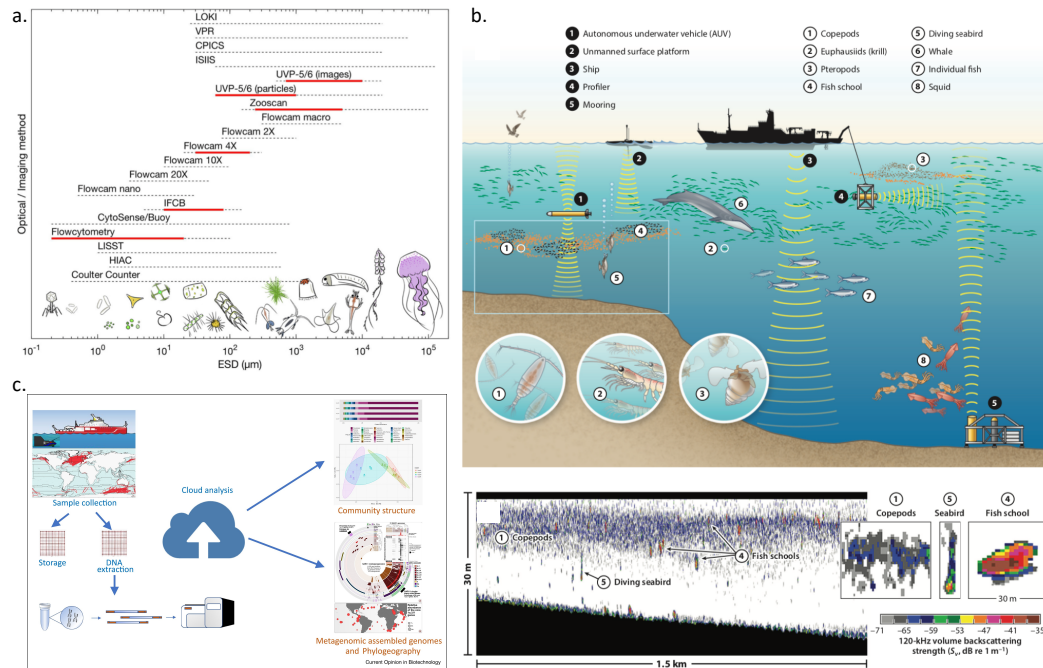


FIGURE 1.6 – Les méthodes d'observation du zooplancton. (a) Méthodes optiques et méthodes d'imagerie en fonction de la taille des organismes (d'après [Lombard+, 2019], dessins de Justine Courboules) (b) Schéma de [BenoitBird+, 2016] illustrant les instruments de mesure par acoustique disponibles et les différents types d'organismes ciblés. Un exemple d'échogramme illustre le type de signal obtenu pour 3 type de formations : une population de copépodes, un oiseau marin, et un banc de poisson. (c) Analyses des données CPR ("Continuous Plankton Recorder") par les méthodes génomiques de nouvelle génération (D'après [Vezzulli+, 2022]).

## 2.2 Bases de données

Les données issues des échantillons de zooplancton donnent accès aux scientifiques à des décennies d'observation compilées. En effet, grâce à des programmes visant à compiler, standardiser et partager les différentes observations, des bases de données avec une résolution spatio-temporelle importante sont aujourd'hui disponibles en ligne. Dans le cas du zooplancton capturé par des filets, ces observations sont compilées dans la base de données MAREDAT [Buitenhuis+, 2013]. Cette base contient plusieurs centaines de jeux de données et référence plus de 190 000 observations (fig. 1.7). Les données sont divisées selon trois classes de tailles de zooplancton : microzooplancton ( $\approx$  5000 observations [Buitenhuis+, 2010]), mésozooplancton (plus de 150 000 observations [Moriarty+, 2013b]) et macrozooplancton (plus de 35 000 observations [Moriarty+, 2013a]) (fig. 1.7). MAREDAT a ainsi joué un rôle clef dans la calibration des modèles BGC (par exemple Cobalt [Stock+, 2010], PISCES [Aumont+, 2015] et PlankTOM [Le Quéré+, 2005]). La couverture spatiale des

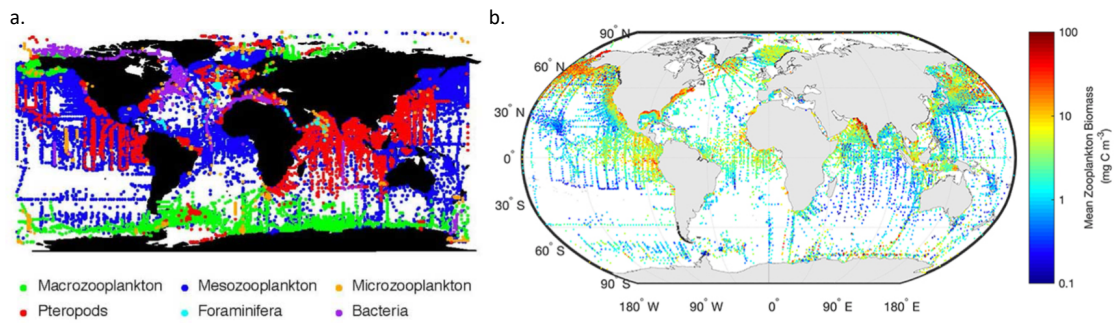


FIGURE 1.7 – Observations du zooplancton dans MAREDAT. (a) Atlas du plancton non-photosynthétique (MAREDAT) (b) Biomasse moyenne du zooplancton (en  $\text{mgC m}^{-3}$ ) basée sur les données d'observations de mésozooplancton sur les 200 premiers mètres de l'océan d'après la base de données COPEPOD du programme MAREDAT (<http://www.st.nmfs.noaa.gov/copepod/>). Adapté de [Everett+, 2017].

données est très hétérogène. Par exemple, les données sont très limitées dans l'océan Austral et les gyres subtropicales (fig. 1.7 a. et b.). Par ailleurs, la carte de la distribution de biomasse du zooplancton présentée en figure 1.7 b. est une climatologie à deux dimensions (latitude et longitude) avec des données intégrées sur les 200 premiers mètres et sur l'ensemble de la série temporelle. Les données sont donc encore plus parcellaires si l'on considère toutes les dimensions (date, latitude, longitude et profondeur).

Des bases de données issues d'observations restreintes à des régions spécifiques sont souvent associées à une meilleure résolution temporelle. C'est le cas des bases de données de stations marines. Par exemple, la station hauturière gérée par le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, station DYFAMED) mesure la biomasse du zooplancton avec une résolution taxonomique importante depuis 1991 (la figure 1.8 c. et d. illustre la série temporelle de la biomasse des métazoaires à DYFAMED, et le poids relatif de chaque Phylum échantillonné). En parallèle, le CPR Survey (Continuous Plankton Recorder Survey) [Hosie, 2021], est l'un des programmes de suivi les plus longs (>70 ans) qui lui a valu le titre de « Plus grande distance échantillonnée par une étude marine » dans le Guinness World Record 2021, avec une distance totale échantillonnée de 13 millions de kilomètres depuis 1948. Le programme se base sur un instrument d'échantillonnage du plancton en forme de torpille conçu pour être remorqué par des navires non scientifiques (comme les navires marchands) lors de trajet de routine. La régularité des trajets effectués par les navire où l'instrument est embarqué a permis de construire une base de données avec une couverture spatio-temporelle particulièrement importante dans plusieurs régions telles que l'Atlantique Nord, l'Océan Austral ou encore le Pacifique Nord (la figure 1.8 a. résume les données CPR depuis 1997, la figure 1.8 b. illustre la résolution temporelle de ces données dans le cas du CPR Nord Atlantique historique).

Cependant ces données de zooplancton sont souvent associées à une variabilité spatio-temporelle importante, caractérisée par la "patchiness" [Folt+, 1999; Wright+, 2021], rendant leur interprétation difficile. De plus, elles limitent l'étude de certains groupes d'organismes difficiles à capturer (comme le zooplancton gélatineux), et de certains processus (par exemple les migrations verticales ou les relations trophiques intra-zooplankton ou avec d'autres groupes d'organismes). Dans ce contexte les données d'observation du zooplancton se sont largement diversifiées au cours des dernières décennies (données optiques, acoustiques et métagénomiques, Fig. 1.6). Associée à des outils statistiques, la standardisation des bases de données permet une compréhension très fine des processus dans lesquels le zooplancton est impliqué. En particulier, le grand nombre de données acquises par les nouvelles méthodes permet d'établir une évaluation quantitative du rôle de zooplancton de l'échelle individuelle à l'échelle de l'écosystème [Lombard+, 2019]. Il n'existe pas à ce jour,

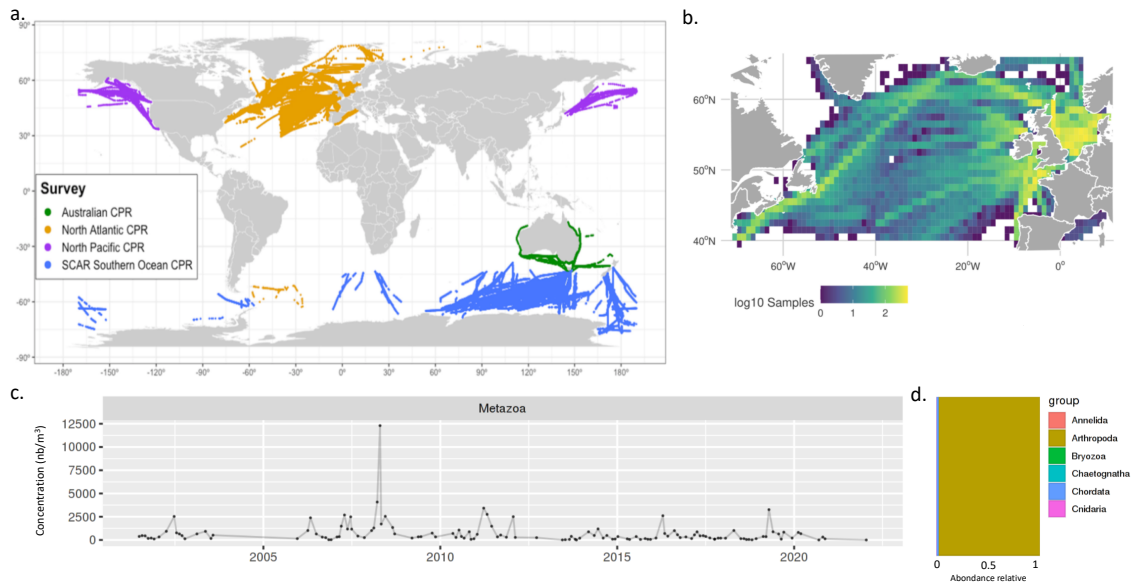


FIGURE 1.8 – **Observations du plancton dans dans une région restreinte** *En haut* : Données CPR a. Échantillonnage du plancton (phyto. et zoo.) par l'ensemble du GACS ("Global Alliance of Continuous Plankton Recorder Surveys") depuis 1997 (95 000 points d'observation). Figures issue de [Campbell+, 2021] b. Fréquence d'échantillonnage du plancton par le CPR dans l'Atlantique Nord sur une grille de 1 degré de résolution. Les données montrées représentent 59 taxons dont 27 de zooplancton. Figure issue de [Siddons+, 2022]. *En bas* : Données de la station hauturière DYFAMED (Mer de ligurie, à environ 30 miles au large de Nice). c. Série temporelle de l'abondance du zooplancton métazoaire à la station biologique DYFAMED. d. Abondance relative des différents embranchements. Figures c. et d. générées par l'outil de visualisation en ligne du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (<http://www.obs-vlfr.fr/data/view/zoo/dyfamed/wp2/>)

à ma connaissance, de base de données regroupant l'ensemble de ces observations (capture, optique, imagerie, acoustique, OMICS) pour le zooplancton. Dans les années à venir, pour les observateurs comme pour les modélisateurs, l'utilisation intégrée de ces bases de données représentera un enjeu crucial dans l'amélioration de la compréhension des rôles écologiques et biogéochimiques du zooplancton.

### 3 Le zooplancton, un niveau intermédiaire dans le réseau trophique

Au sein des écosystèmes marin, le zooplancton établit un lien trophique entre les producteurs primaires (phytoplancton, cyanobactéries) et les hauts niveaux trophiques (poissons, mammifères marins).

#### 3.1 Zooplancton et production primaire

##### 3.1.1 La production primaire dans l'océan

La production primaire nette dans l'océan est le produit de deux variables : le taux de croissance spécifique et la biomasse disponible du phytoplancton. La croissance du phytoplancton est contrôlée par plusieurs facteurs physiques : la température, dont dépendent les taux métaboliques, la lumière dont dépend la photosynthèse, et la disponibilité en nutriments. La biomasse permanente résulte d'un équilibre entre les gains liés à la croissance et les pertes dues à la lyse virale, à l'agrégation associée à une sédimentation des organismes

phytoplanctoniques, et enfin au broutage par le zooplancton. La production primaire dépend donc directement de la croissance et de la biomasse disponible du zooplancton.

Le contrôle des producteurs primaires par les animaux est particulièrement important en milieu marin. Cela conduit à une pyramide trophique dite inversée : en milieu terrestre, les producteurs primaires sont 20 fois plus abondants que les consommateurs, tandis qu'en milieu marin les consommateurs sont 5 fois plus abondants que les producteurs primaires (5GtC contre 1 GtC) [BarOn+, 2018]. Cette différence s'explique par un temps de renouvellement faible (quelques jours) et donc une accumulation faible de la biomasse phytoplanctonique par comparaison avec un taux de renouvellement élevé (supérieur à quelques mois) et donc une plus forte accumulation de la biomasse zooplanctonique [BarOn+, 2019]. De plus la biomasse totale des producteurs primaires est 450 fois plus importante en milieu terrestre [BarOn+, 2018]. Pourtant, la production de matière organique issue de la photosynthèse est similaire en milieu marin et terrestre. Cette différence s'explique par la quantité importante de biomasse non productive en milieu terrestre (tissus ligneux) : considérer uniquement les feuilles réduirait par 30 la biomasse terrestre [BarOn+, 2019]. Le zooplancton exerce une pression de prédation permanente sur le phytoplancton, recyclant la production primaire de façon quasi instantanée (la consommation de la production primaire atteint 100% dans certaines cas particuliers [Ishak+, 2020]) et limitant la biomasse de phytoplancton. Cette interaction du zooplancton avec les niveaux trophiques inférieurs et la production primaire est un mécanisme clef dans la régulation du cycle du carbone organique.

#### 3.1.2 Le zooplancton, consommateur principal de la production primaire

La production primaire nette dans l'océan est estimée à environ 50 GtC/an [Steinberg+, 2017] (fig. 1.9). Bien que cette valeur soit incertaine (entre 35 et 77 GtC d'après [Field+, 1998; Del Giorgio+, 2002; HernándezLeón+, 2005]), nous utilisons cette valeur comme référence par la suite. Le microzooplancton est le premier consommateur de cette production primaire. Les flagellés sont des consommateurs majeurs des populations procaryotes (bactéries, archées et cynaobactéries)[Steinberg+, 2017]. Les plus gros organismes microzooplanctoniques, comme les ciliés ou les dinoflagellés se nourrissent de protistes mais aussi de diatomées pour les plus grands. Au total, le microzooplancton consommerait près de 2/3 de la production primaire [Calbet+, 2004; Schmoker+, 2013; Steinberg+, 2017] (fig. 1.9). Le mésozooplancton est le second consommateur de la production primaire le plus important. Il consomme ainsi 8 à 35% de la production primaire (fig. 1.9) avec une forte variabilité régionale (10% dans les zones productives contre 40% dans les zones oligotrophiques [Steinberg+, 2017]). Au sein du mésozooplancton, les organismes filtreurs, dont l'étendue de proies recoupe celle du microzooplancton, contribuent particulièrement à cette consommation de la production primaire. Le reste de la production primaire, c'est à dire la partie non consommée par des organismes, est majoritairement transformé par lyse virale ou exporté plus profond dans la colonne d'eau (voir section 4.2). Au total, environ la moitié de la production du mésozooplancton proviendrait du phytoplancton, l'autre moitié provenant du microzooplancton, pour une production totale d'environ 10 GtC/an (production de biomasse et de pelotes fécales, valeur soumise à de nombreuses incertitudes comme discuté en section 4.3) [Schmoker+, 2013; Steinberg+, 2017].

#### 3.1.3 Zooplancton et saisonnalité de la production primaire

D'un point de vue temporel, cette rétroaction du zooplancton sur le phytoplancton via la prédation peut présenter une importante saisonnalité. L'exemple du bloom de phytoplancton de la région subarctique de l'océan Nord Atlantique permet d'illustrer ce propos. La succession d'événements peut être conceptualisée de la façon suivante [Miller+, 2012] (illustrée en figure 1.10) : Le réservoir de phytoplancton est faible pendant l'hiver en raison d'un mélange vertical important et d'une faible illumination. Au printemps l'illumination augmente et la diminution de l'intensité du vent réduit la stratification verticale, et donc la profondeur de la couche de mélange, ce qui déclenche un "bloom" de phytoplancton. En parallèle et en conséquence, l'augmentation de la

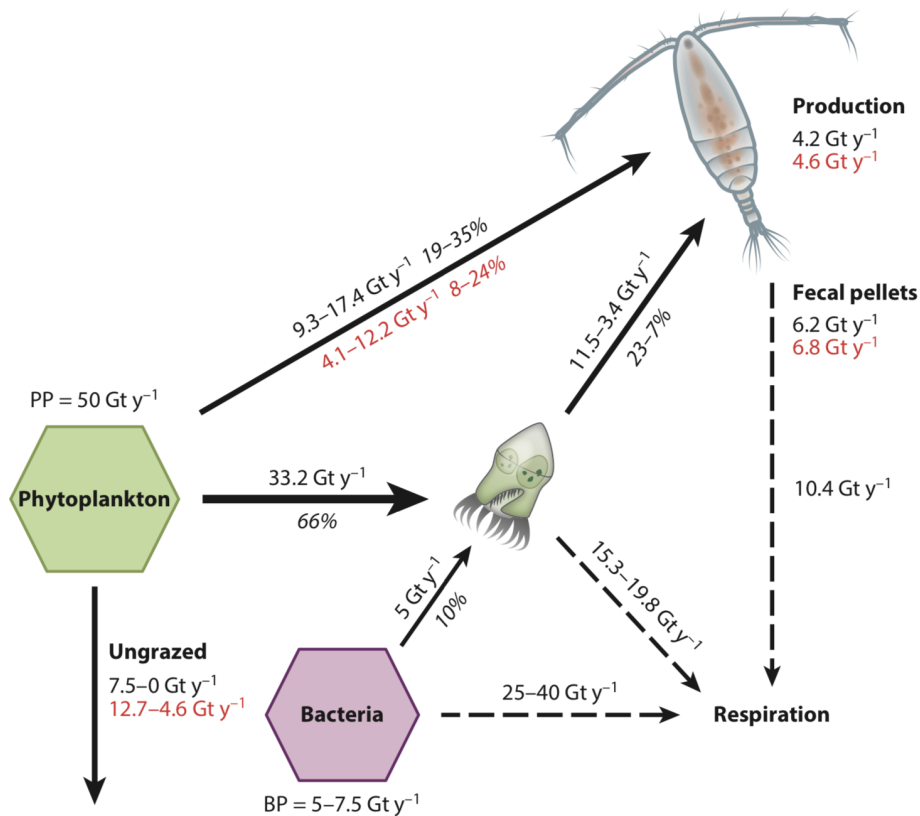


FIGURE 1.9 – Estimation des flux de carbone dirigés par le zooplancton en milieu épipélagique. Adapté de [Steinberg+, 2017]. Le bilan de flux global de carbone est basé sur deux scénarios alternatifs de structure trophique. Le microzooplancton est représenté par un cilié (au centre) et le mésozooplancton par un copépode (en haut à droite). Les estimations sont normalisées sur une production primaire de 50 Gt C an<sup>-1</sup>. Le premier nombre donné est la valeur pour un seul niveau trophique (cilié) entre le phytoplancton et le mésozooplancton, le second nombre correspond à deux niveaux intermédiaires de consommateurs (par exemple flagellés et ciliés). Enfin, la valeur en rouge correspond à un scénario où le mésozooplancton consomme en interne 50% de sa production de biomasse et 50% de sa production de pelotes fécales.

biomasse de phytoplancton permet la croissance du zooplancton (consommateurs secondaires puis prédateurs), conduisant à un écosystème dominé par le zooplancton à la fin de l'été. Limité par la quantité d'algue, le zooplancton décline à l'automne, voire passe en phase de repos comme c'est le cas de certains copépodes (voir section 1.3.2). Les premières tempêtes hivernales précoces induisent une déstratification associée à un apport nouveau de nutriments. Les conditions de lumière étant suffisantes pour la croissance du phytoplancton, ce phénomène peut conduire à une courte mais intense (peu de zooplancton) floraison automnale (« fall bloom »). Avec l'arrivée de l'hiver, les tempêtes permettent de reconstituer le stock de nutriments pour le printemps suivant.

Cependant, l'intensité et la temporalité du maximum d'abondance de phytoplancton peuvent varier selon les années [Henson+, 2009]. Par exemple, des "blooms" précoces peuvent survenir dans des eaux plus froides, car même si le taux de croissance du phytoplancton est réduit à faible température, le mésozooplancton est moins susceptible d'exercer une pression de prédation limitant la croissance du bloom puisqu'il émerge plus tardivement de sa diapause [Song+, 2011]. Plus généralement, le zooplancton est un des facteurs à l'origine de cette variabilité de l'intensité, de la durée et de la temporalité des "blooms" saisonniers. Le

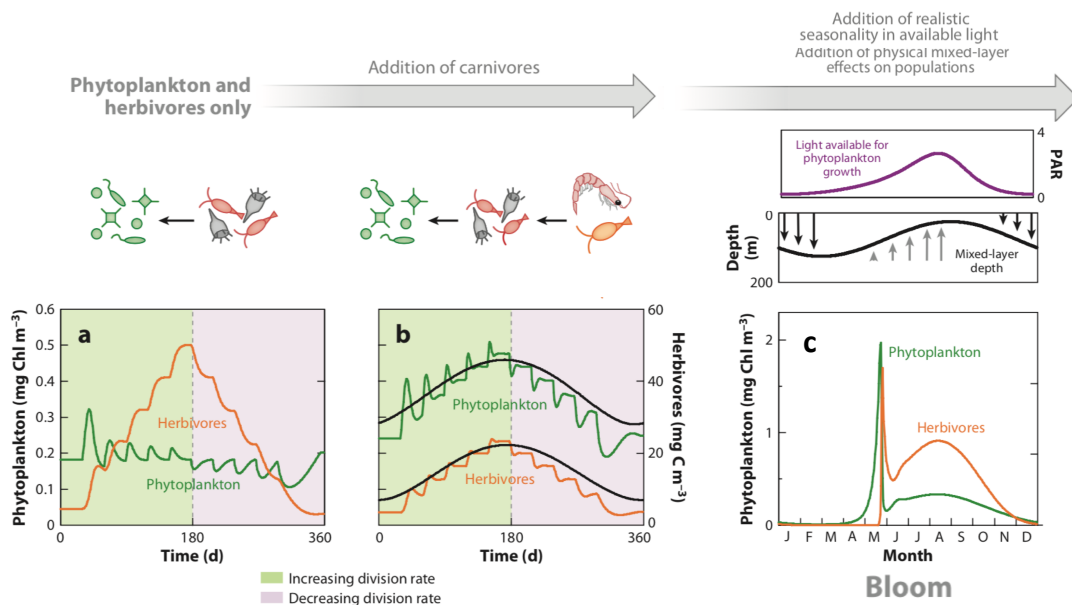


FIGURE 1.10 – **Modèle simplifié d'un "Bloom" saisonnier dans l'Atlantique Nord** Adapté d'après [Behrenfeld+, 2014] a. Modèle sans carnivores (mésozooplancton et plus hauts niveaux trophiques), avec variation par incréments du taux de division du phytoplancton. b. Modèle après ajout de carnivores (prédation sur les herbivores) (lignes colorées = variations par incréments du taux de division du phytoplancton, lignes noires = variation continue) c. Modèles avec un taux de division du phytoplancton dépendant des conditions physiques (intensité lumineuse et profondeur de la couche de mélange).

microzooplancton, qui a des taux de croissance plus rapides que le mésozooplancton, est responsable de la majorité de la mortalité du phytoplancton lors de l'émergence du bloom [Banse, 2013]. Cependant, le mésozooplancton, en se nourrissant à la fois du phytoplancton et du microzooplancton, perturbe l'équilibre entre croissance et mortalité du phytoplancton, ce qui modifie considérablement l'intensité et la temporalité du bloom [Behrenfeld+, 2014], comme illustré en figure 1.10 a. et b. Si ce schéma conceptuel permet d'illustrer l'importance du zooplancton dans la saisonnalité du phytoplancton et donc du cycle du carbone, la diversité importante au sein du zooplancton induit une réponse complexe rendant difficile la quantification de cette importance [Banse, 2013; Behrenfeld+, 2014; Friedland+, 2016].

## 3.2 Zooplancton, transfert trophique et transformation du carbone

### 3.2.1 Zooplancton et transfert trophique

Le zooplancton exerce aussi un contrôle important sur les niveaux trophiques supérieurs, en tant que source d'alimentation et transformateur de la matière organique : il régule le transfert d'énergie de la production primaire vers la fin de la chaîne trophique. Ces niveaux trophiques supérieurs peuvent être des organismes nectoniques (poissons, mammifères marins) ou encore des organismes benthiques. L'efficacité de transfert énergétique (paramètre clef utilisé notamment dans l'évaluation des ressources halieutiques [Eddy+, 2021]), définie comme la proportion de la production primaire transférée vers les plus hauts niveaux trophiques, est un moyen de quantifier ce transfert d'énergie. La valeur de 10 % est généralement utilisée pour caractériser l'efficacité de transfert trophique d'un bout à l'autre de la chaîne trophique en milieu marin, mais cette valeur est en réalité très variable [Eddy+, 2021]. Tout d'abord, l'efficacité de transfert est étroitement liée à la longueur



de la chaîne trophique : comparée à une chaîne longue, une chaîne courte implique de faibles pertes liées à la respiration et à la nourriture non assimilée et donc une plus grande proportion de l'énergie transférée du plus bas vers le plus haut niveau trophique. Pour illustrer ce concept, il suffit de supposer par exemple que chaque niveau trophique absorbe la même proportion de l'énergie issue du niveau trophique inférieur : plus le nombre de niveaux est important, plus l'énergie atteignant le dernier niveau est faible. Par exemple, dans les gyres oligotrophiques, la communauté phytoplanctonique est dominée par du petit phytoplancton, et il faut donc un ou plusieurs niveaux intermédiaires (protistes) pour connecter le phytoplancton au mésozooplancton. Cette longue chaîne trophique est donc associée à une efficacité de transfert faible. Au contraire dans les zones plus productives, comme les zones d'upwelling, le mésozooplancton se nourrit directement du grand phytoplancton qui domine la communauté phytoplanctonique, l'efficacité de transfert est donc élevée [Legendre+, 1995; Landry+, 2004; Armengol+, 2019; Hunt+, 2021; Décima, 2022]. Ce schéma conceptuel est cependant remis en question par certaines études (par exemple [San Martin+, 2006]). De plus, l'efficacité de transfert trophique par le zooplancton est susceptible de varier en fonction des caractéristiques fonctionnelles individuelles, de la structure du réseau trophique (qui ne se résume pas à une simple chaîne alimentaire) et du contexte environnemental [Eddy+, 2021]. Par exemple, des études basées sur des modèles montrent aussi que l'efficacité de transfert trophique du zooplancton peut varier de 1 à 20% en fonction de la température et de la production primaire [Stock+, 2010]. La taille du zooplancton est une autre source de variation [Hunt+, 2015; Mompean+, 2016].

### 3.2.2 Transfert trophique et transformation du carbone

La variabilité de l'efficacité du transfert d'énergie le long de la chaîne trophique par le zooplancton se traduit par une variabilité des flux de carbone. STEINBERG et al. [Steinberg+, 2017] illustrent cette variabilité en montrant les variations des flux de carbone organique épipelagique en fonction de la structure trophique du zooplancton (fig. 1.9). Par exemple, sur 50 GtC de production primaire, la quantité de production primaire non consommée par le zooplancton varie de 0 à 12.7 GtC / an dans leur estimation.

La complexité des voies de transformation du carbone au sein du zooplancton apparaît clairement lorsque l'on essaye d'établir un bilan quantitatif du cycle du carbone épipelagique. Les différentes caractéristiques fonctionnelles présentées en section 3.1.1 sont associées à des flux de carbone, dont la valeur comme la variabilité restent incertaines [Steinberg+, 2017]. La figure 1.11 illustre ces différentes voies de transformation et transport du carbone. Le microzooplancton (illustré par un protiste) et le phytoplancton sont ingérés par le mésozooplancton (illustré par un copépode) sous la forme de carbone organique particulaire. La proportion du carbone ingéré qui sera allouée aux différents processus biologiques ("sloppy feeding", excrétion, respiration, croissance, égestion) influence la forme du carbone (particulaire ou dissous, organique ou inorganique) ainsi que sa disponibilité pour les autres organismes (prédateurs, détritivores, suspensivores). En particulier, le devenir des particules issues du phytoplancton et du zooplancton dans la colonne d'eau est contrôlé par ces mécanismes, et fait du zooplancton un acteur clef de la pompe biologique de carbone.

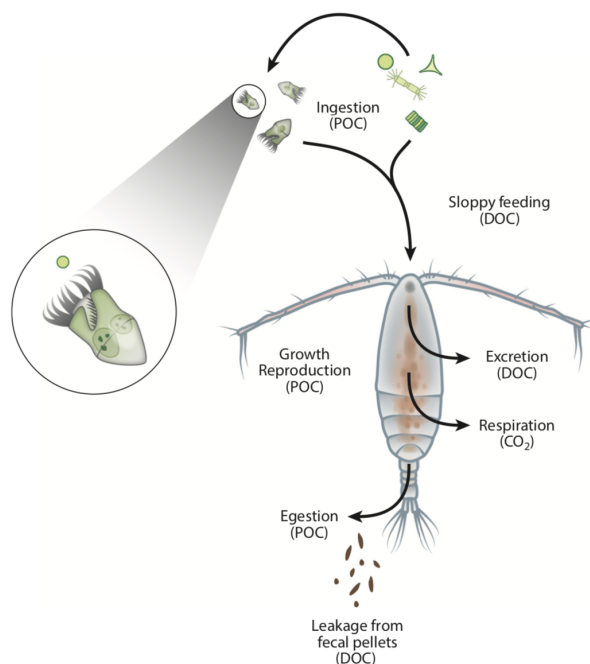


FIGURE 1.11 – **Le devenir du carbone au sein du zooplancton.** D'après [Steinberg+, 2017]). Le zooplancton consomme du carbone organique particulaire (POC) issu de ses proies (phytoplanc-toniques ou zooplanctoniques). Une partie du carbone organique dissous (DOC) dans les proies est relâché dans les eaux environnantes, le reste est ingéré. Le POC ingéré est partiellement absorbé par la vacuole digestive dans le cas des protistes, par le tube digestif dans le cas des métazoaires. La proportion ingérée correspond à l'efficacité d'assimilation. Le carbone non ingéré est expulsé sous forme de pelotes fécales (POC ou DOC selon la taille des particules produites). Pour le reste du carbone absorbé, une portion est respirée sous forme de CO<sub>2</sub>, et le reste est utilisé pour la croissance et la reproduction (c'est la production secondaire). Ce schéma de [Steinberg+, 2017] est lui même adapté de Møller et al. (2003) et de Saba et al. (2009).

## 4 Zooplancton et pompe biologique de carbone

### 4.1 La pompe biologique de carbone

Le stockage du carbone dans l'océan est régi par deux mécanismes qui maintiennent un gradient de carbone organique dissous entre la surface et la profondeur : la pompe biologique et la pompe de solubilité. La pompe de solubilité transporte des eaux froides, denses et riches en DIC vers les profondeurs, principalement aux hautes latitudes (voir figure 1.12). La pompe biologique de carbone est le processus par lequel la matière organique issue de la photosynthèse est exportée depuis la surface par une combinaison de la chute gravitationnelle de particules, d'advection et de mélange vertical de la matière dissoute et particulaire dus aux processus physiques, et de transport par les animaux [Sanders+, 2014]. La pompe biologique est responsable de 90% du gradient de DIC dans l'océan [Sarmiento+, 2006] et contribuerait à un transfert annuel de 10 GtC/an (de la zone épipelagique vers la zone mésopélagique) [Buesseler, 2009]. La quantité de carbone stockée à long terme (>100 ans) dépend d'un équilibre entre l'export de matière organique particulaire et la remontée de carbone reminéralisé, via des processus physiques. Les mouvements physiques (upwelling, convection verticale) sont susceptibles d'influencer le devenir du carbone particulaire et dissout issu de la biologie dans la colonne d'eau [Passow+, 2012] (fig. 1.13 E) mais il semblerait que l'export et la séquestration du carbone par la pompe biologique soit principalement dépendant de la chute gravitationnelle des particules et des processus biologiques

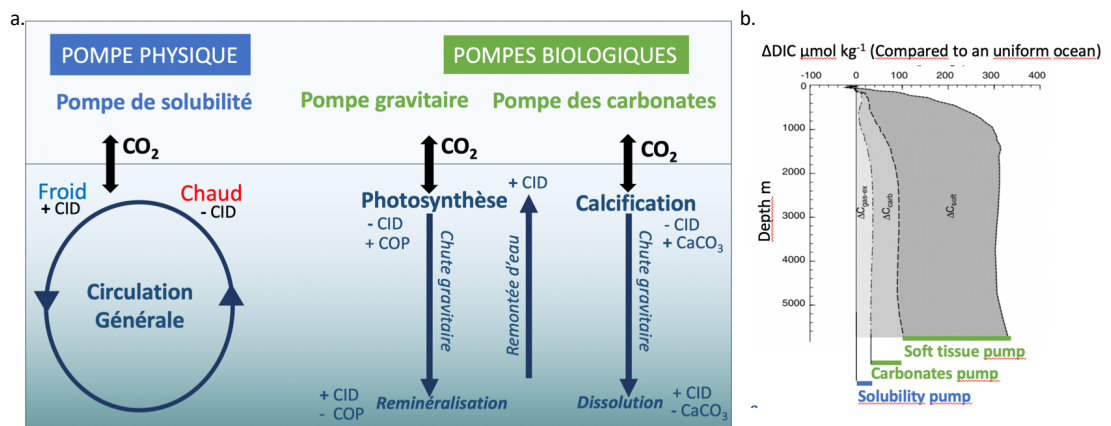


FIGURE 1.12 – (a) Les composantes de la pompe biologique à carbone. Note : CID = Carbone Organique Dissout, COP = Carbone Organique Particulaire. Inspiré par [Heinze+, 1991]. (b) Gradient de carbone inorganique dissout Figure issue de [Sarmiento+, 2006].

(atténuation du flux et reminéralisation).

La pompe biologique de carbone peut être résumée par deux caractéristiques : la production primaire (définie en section 3.1.1) et l'export de carbone organique, à savoir le flux de carbone organique particulaire qui passe au travers d'un horizon à une profondeur définie. Afin de quantifier l'efficacité de la pompe biologique de carbone, il faut distinguer le carbone qui est transporté de la zone épipélagique vers la zone mésopélagique, du carbone séquestré, c'est à dire qui atteint une profondeur suffisante pour ne plus être soumis à des flux verticaux ascendants et être isolé de tout contact atmosphérique sur une échelle de temps importante (> 100 ans). Pour cela, deux diagnostics sont principalement utilisés : le e-ratio (généralement le rapport entre la production primaire et l'export à 100 m) et l'efficacité de transfert (généralement le rapport entre l'export à 1000 m et l'export à 100 m).

La pompe biologique est peu efficace. Le e-ratio est estimé entre 5 et 25 % [De La Rocha+, 2007] avec une forte variabilité selon les régions (<10% dans les gyres centrales à plus de 30 % dans les eaux polaires [Buesseler, 1998 ; Laufkötter+, 2016]). L'efficacité de transfert, contrairement au e-ratio, est faible à haute latitude (1-10% d'après [Henson+, 2012]) et élevée à faible latitude (20-35% [Henson+, 2012]). Au final, moins 3% de la production primaire atteint la zone bathypélagique (<1000 m) où le carbone peut être considéré comme stocké [De La Rocha+, 2007]. Les 97% restants sont donc consommés par les organismes hétérotrophes (15% par les bactéries, 30-70% par le microzooplancton et 20-35% par le mesozooplancton selon HERNÁNDEZ-LEÓN et al. [HernándezLeón+, 2005]).

## 4.2 Rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone

Nous avons montré que la position intermédiaire du zooplancton au sein de ce réseau en faisait un élément central dans la voie biologique du cycle du carbone épipélagique. C'est aussi un composant majeur de la pompe biologique car il agit sur l'export de carbone organique à différentes profondeurs : il régule l'export de carbone en consommant le phytoplancton et les particules qui nourrissent les écosystème sous jacent (mésopélagique, bathypélagiques et benthiques) et contribuent à la sequestration du carbone dans l'océan. Il contribue aussi directement à l'export de carbone via la production de particules (résidus alimentaires, pelotes fécales, carcasses, mucus) et de matière organique dissoute (excrétion, respiration).

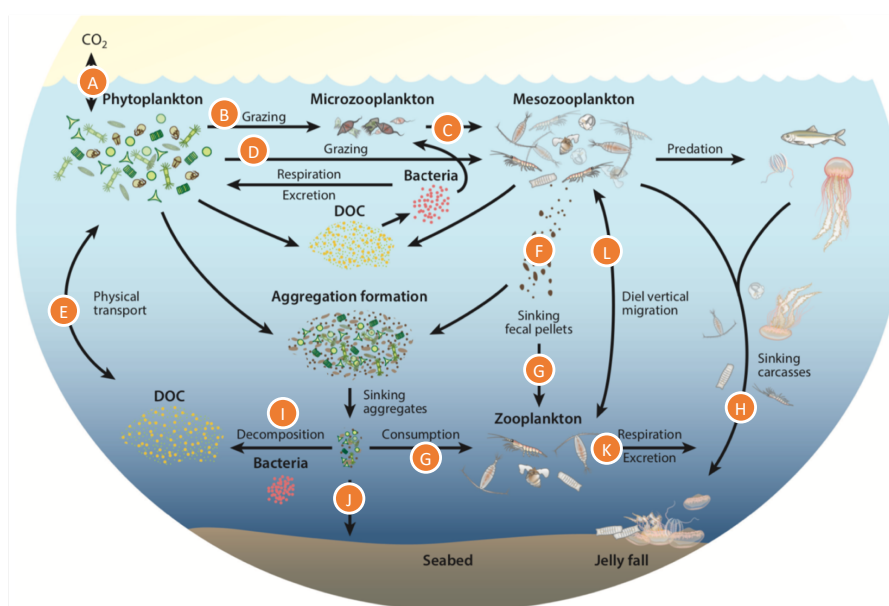


FIGURE 1.13 – **Le zooplancton dans la pompe biologique** D'après [Steinberg+, 2017]. A. Production primaire. B. Consommation du phytoplancton par le microzooplancton. C. Consommation du microzooplancton par le mésozooplancton. D. Consommation du phytozooplancton par le mésozooplancton. E. Transport physiques (advection, mélange, upwelling). F. Production de pelotes fécales par le mésozooplancton. G. Consommation de particules organiques par le zooplancton mésopélagique. H. Chutes des carcasses issues du mésozooplancton, du macrozooplancton et du macronecton. I. Dégradation des particules par activité bactérienne. J. Carbone résiduel issu des particules et séquestré. K. Production de particules par le zooplancton mésopélagique. L. Migrations verticales.

**Production primaire** Le zooplancton agit sur la production primaire via la régulation des population de phytoplancton et la transformation de la production primaire en redirigeant le carbone vers différentes voies (cf. section 3) (fig. 1.13 A à D) .

**Production de particules** La voie principale de la contribution à l'export de carbone organique par le zooplancton est la production de particules (carcasses et pelotes fécales [Lebrato+, 2012 ; Chelsky+, 2015]) suffisamment denses pour être soumises à la gravité et donc être transférées de la zone épipélagique vers la zone mésopélagique. Les pelotes fécales (fig. 1.13 F) sont la première source de carbone organique particulaire issu du zooplancton. L'ensemble de la communauté zooplanctonique produit des pelotes fécales, mais la diversité morphologique des organismes induit une grande variabilité de taille, de densité, et donc de vitesse de chute des particules (fig. 1.19). La proportion globale de l'export dirigée par les pelotes fécales est variable (1%-100% [Turner, 2015]). Cette variabilité importante est en partie liée aux incertitude de mesure [Turner, 2015 ; Steinberg+, 2017]. Mais il y a aussi de grandes incertitudes sur la transformation de ces pelotes avant leur transfert en zone mésopélagique : de nombreuses pelotes sont recyclées (ingérées par coprophagie, fragmentées par coprorhexie ou dégradées par coprochalie, [Lampitt+, 1990], fig. 1.13 G) par d'autres organismes zooplanctoniques au sein même de la zone épipélagique (cette rétention représenterait 30 à 98% de la production de pelotes selon SVENSEN et al. [Svensen+, 2012]). Les carcasses sont une autre source importante de carbone particulaire issue du zooplancton (fig. 1.13 H) . Des évènements massifs de dépôt de carcasses ont été observés pour une gamme de taxons très large (copépodes, appendiculaires, salpes, ptéropodes, méduses) [Turner, 2015] et peuvent dominer le flux de POC dans certains cas (voir section 5). Enfin,

certaines taxons produisent du mucus, en particulier les appendiculaires contribuant aussi à l'export (jusqu'à plus de 80% localement [Alldredge+, 2005; Lombard+, 2010]).

**Efficacité de transfert** L'efficacité de transfert du carbone produit par le zooplancton épipélagique, est définie comme le ratio de la quantité de ce carbone traversant un horizon défini (généralement 100 m), et celle traversant un second horizon plus profond (généralement 1000 m). Elle caractérise donc la proportion du carbone organique exporté qui atteint l'océan profond.

L'efficacité de transfert résulte d'un équilibre entre la vitesse de chute des particules et la vitesse de reminéralisation. La vitesse de chute dépend de la taille, de la densité et de la forme des particules et est susceptible de varier en fonction des dégradations potentielles subies au cours de la chute. La vitesse de reminéralisation est dirigée par l'activité microbienne. Ce taux de reminéralisation est aussi variable et dépendant de facteurs externes tels que la température. L'importance de la coprophagie (fig. 1.13 G) et de la décomposition microbienne (fig. 1.13 I) dans la reminéralisation des pelotes fécales est telle que dans de nombreux cas, le flux de carbone particulaire atteignant le fond (fig. 1.13 J) est issu de la neige marine et du phytoplancton et non des carcasses ou pelotes fécales [Turner, 2015]. Le zooplancton mésopélagique joue un rôle clef à deux niveaux : il contribue lui aussi à la production de particules sous forme de pelotes fécales et de carcasses (fig. 1.13 K), et il contribue à la transformation voire à la dégradation de ces particules via leur consommation (détritivores, alimentation par courant de flux, fig. 1.13 G). Ainsi, il forme avec les bactéries (fig. 1.13 I), le groupe d'organisme le plus important dans la régulation de l'efficacité de transfert des particules de la zone mésopélagique vers le fond de l'océan [Turner, 2015; Steinberg+, 2017].

### 4.3 Incertitudes sur le rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone

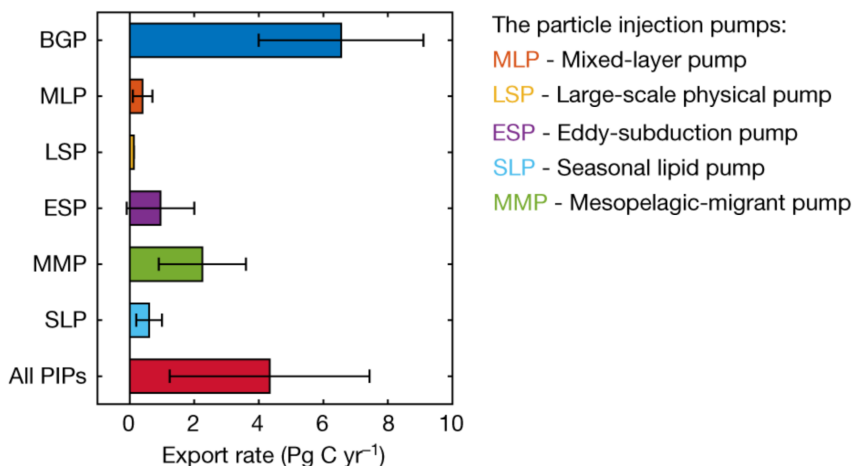


FIGURE 1.14 – Contribution à l'export de carbone à 100 m des différentes "pompes à injection de particules" (PIP) en comparaison avec la contribution de la pompe biologique gravitationnelle. D'après [Boyd+, 2019]. BGP = "biological gravitational pump"

Les incertitudes liées à la quantification du rôle du zooplancton dans la pompe biologique de carbone sont nombreuses.

La première source d'incertitude est liée à la mesure de la pompe. La pompe biologique de carbone peut être mesurée par différentes méthodes. Les particules peuvent être captées par des pièges à particule, et plus récemment par des méthode d'imagerie (UVP). Les analyses des éléments chimiques peuvent aussi donner des

informations. Les deux principales méthodes d'estimation des flux d'export, à savoir les pièges à sédiments et la méthode du Thorium 234 [BenitezNelson+, 2004 ; Haskell II+, 2013 ; Turner, 2015] sont plus ou moins efficaces en fonction de la nature des particules composant le flux : les pièges seront limités dans la capture des particules légères coulant à faible vitesse tandis que la méthode du Thorium 134 a une efficacité variable en fonction du niveau d'aggrégation des particules [Smith+, 2006 ; Turner, 2015].

La seconde source d'incertitude est liée à la diversité fonctionnelle du zooplancton : le zooplancton produit des particules avec une diversité morphologique (taille, densité, forme) très importante. La production de ces particules diverses est contrôlée par des réseaux trophiques complexes. La transformation de ces particules lors de la chute de ces particules est aussi soumise à une grande diversité de mécanismes impliquant le zooplancton et la communauté microbienne. La figure 1.13 [Steinberg+, 2017] représente les principaux processus connus comme ayant un impact significatif sur le fonctionnement de cette pompe biologique mais est loin de représenter la diversité des modes d'action du zooplancton sur la pompe biologique.

Enfin, la vision traditionnelle de la pompe biologique de carbone dirigée par la chute des particules (lui valant le nom de pompe gravitationnelle) est remise en question par l'ajout d'autres processus contribuant significativement à la pompe biologique de carbone. Dans une revue de littérature, [Boyd+, 2019] estiment la contribution de 5 autres mécanismes (nommé pompes à injection de particules) sur l'export et la séquestration du carbone organique. Ces mécanismes sont : la variation saisonnière de la profondeur de la couche de mélange ("Mixed-layer pump"), la subduction à grande échelle de la couche de mélange par le pompage d'Ekman et l'intrusion horizontale de masses d'eau ("Large-scale physical pump"), la subduction à petite échelle par des tourbillons ("Eddy-subduction pump"), la mortalité en profondeur de certains groupes de zooplancton réalisant une migration saisonnière afin d'hiberner en profondeur ("Seasonal lipid pump"), et enfin le transport actif par les organismes qui réalisent des migrations verticales diurnes, et se nourrissent donc en surface, tandis qu'ils respirent, exsudent et défèquent en profondeur ("Mesopelagic-migrant pump"). Ainsi, la pompe gravitationnelle seule serait responsable d'un export de 4 à 9 PgC/an tandis que le fait d'ajouter les "pompes à injections de particules" mènerait cette valeur à 5 à 16 PgC/an (fig. 1.14). En particulier, les migrations verticales diurnes (fig. 1.13 L), à elles seules, contribueraient à plusieurs PgC/an [Aumont+, 2018 ; Boyd+, 2019]. Bien que ce mécanisme soit reconnu comme d'importance croissante, nous ne le considérerons pas dans le contexte de ce doctorat.

Dans le contexte de ce doctorat, nous nous concentrons sur le second niveau d'incertitude, à savoir l'incertitude lié à la diversité fonctionnelle du zooplancton. Plus particulièrement, nous cherchons à préciser le rôle particulier du macrozooplancton gélatineux filtreur (représenté par les tuniciers pélagiques) dont les impacts sur la pompe biologique sont mal quantifiés à l'échelle globale bien que potentiellement significatifs [Henschke+, 2016 ; Luo+, 2020 ; Luo+, 2022] (Section 5, chapitres 4 et 5).

## 5 Le cas particulier des tuniciers pélagiques filtreurs

### 5.1 Généralités sur le zooplancton gélatineux

Le terme zooplancton gélatineux englobe un large éventail d'organismes et de taxon (non monophylétique) partageant certaines caractéristiques fonctionnelles [Wright, 2019] :

- un corps gélatineux avec un contenu élevé en eau (96% [Lucas+, 2011] contre 75% pour les autres animaux marins [Vinogradov+, 1953]) et un faible taux de carbone (0.5% contre 8-10% du poids mouillé) [Kiørboe, 2013].
- Une faible vitesse de déplacement
- Une tendance à s'agréger en grand nombre (pullulations)
- Pour la plupart, une partie du cycle de vie est pélagique et se nourrit de plancton (phyto et/ou zoo)

En anglais, ils sont familièrement regroupé sous le terme « jelly » [Borgstein, 2021]. On distingue 3 principaux groupes de zooplancton gélatineux (fig. 1.16) : les cnidaires (ou « vraies méduses »), incluant les classes Scyphozoaires, Cubozoaires et Hydrozoaires, les cténophores (du grec « κτενς », signifiant « peigne », en référence à la structure en peigne de leurs rangées de cils locomoteurs), à savoir les classes Tentaculata et Nuda et les tuniciers pélagiques, à savoir les Thaliacées (Pyrosomes, les Doliolides et Salpes) et les Appendiculaires.

Il y a un clair manque de données d'observations du zooplancton gélatineux qui s'explique par la difficulté d'échantillonnage et l'exclusion volontaire [Boero+, 2008 ; Wright, 2019]. La disparité géographique et temporelle (en particulier en raison du cycle de vie complexe), la faible durée de vie, la nature fragile de leur corps gélatineux (destruction par les filets), le rejet du filet (de nombreuses campagnes en mer sont associées à des projet sur le zooplancton ne prenant pas en compte la présence de zooplancton gélatineux, qui est donc rejeté volontairement des filets [Bastian+, 2010]), et enfin, lors de fortes abondances, l'obstruction du filet et donc la sous estimation de l'abondance sont de multiples facteurs qui peuvent expliquer ce manque de données [Bastian+, 2010]. Les tuniciers pélagiques ont particulièrement été sous-étudiés, bien que de nombreuses études récentes suggèrent un rôle important de ces organismes à la fois dans les écosystèmes et les cycles biogéochimiques [Lebrato+, 2019 ; Luo+, 2020 ; Luo+, 2022]. La compilation de plusieurs bases de données d'observations de ces derniers dans le cadre du doctorat présente malgré tout une couverture spatiale suffisante pour pouvoir être exploitée, par exemple comme outil de validation, dans le contexte d'une étude de modélisation globale (fig 1.15). La description ainsi que l'utilisation de cette base de données seront présentées dans le chapitre 5.

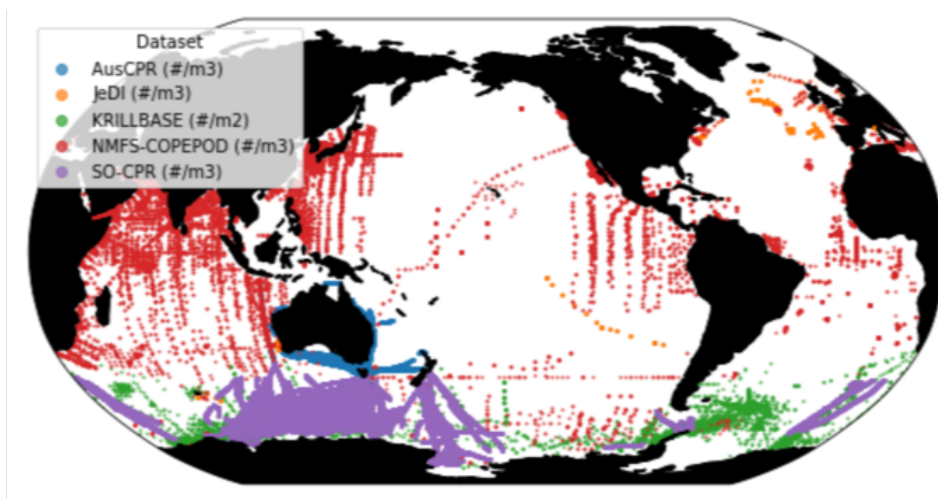


FIGURE 1.15 – Carte des observations disponibles de biomasses de grands tuniciers pélagiques. La couleur indique la base de données originale. Figure issue de [Clerc+, 2022]

### 5.1.1 Les tuniciers pélagique au sein de l'écosystème

### 5.1.2 Pullulation-extinction

Les tuniciers pélagiques présentent une dynamique de pullulation-extinction. Ainsi les populations de ces organismes peuvent atteindre une valeur élevée de biomasse sur une courte durée de temps, suivie d'événements de mortalité massive [Henschke+, 2016]. Plusieurs mécanismes physiologiques sont susceptibles de favoriser ces phases de prolifération-extinction.

**Cycle de vie :** Deux stratégies de cycles de vie coexistent au sein du zooplancton gélatineux. Les cnidaires sont méroplanctoniques, c'est à dire qu'ils ne sont pas sous une forme planctonique tout au long de leur vie. Les

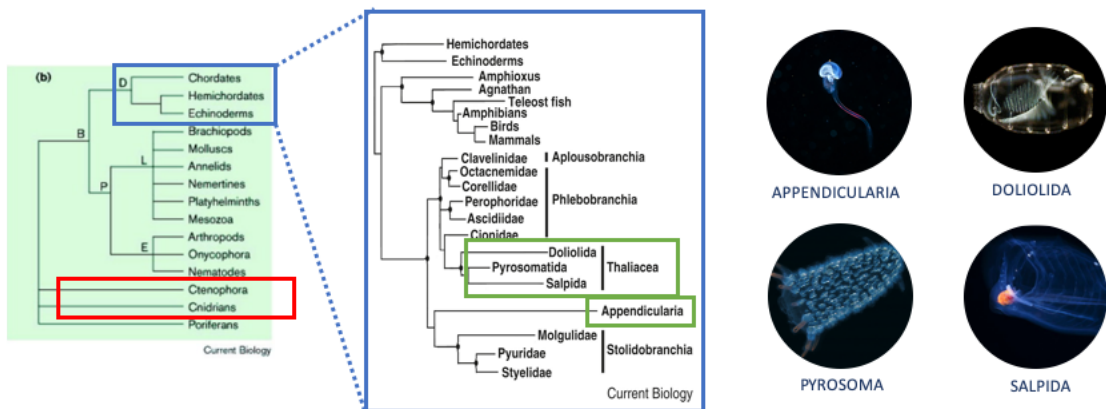


FIGURE 1.16 – Taxonomie du zooplankton gélatineux. Les encadrés verts indiquent les tuniciers pélagiques, illustrés sur la droite de la figure.

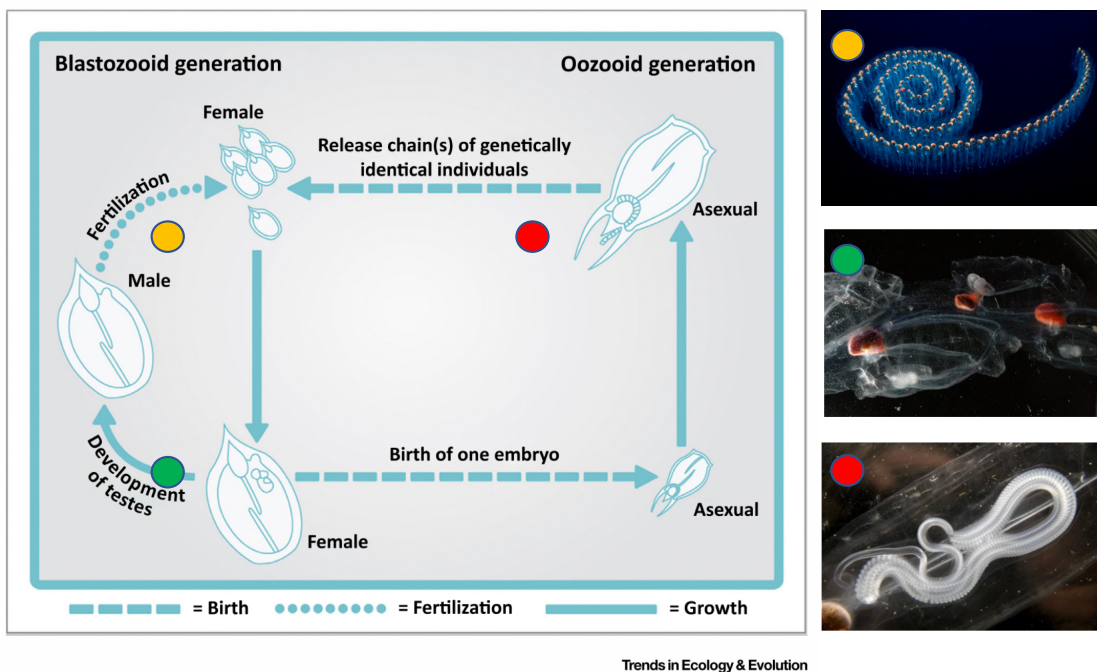
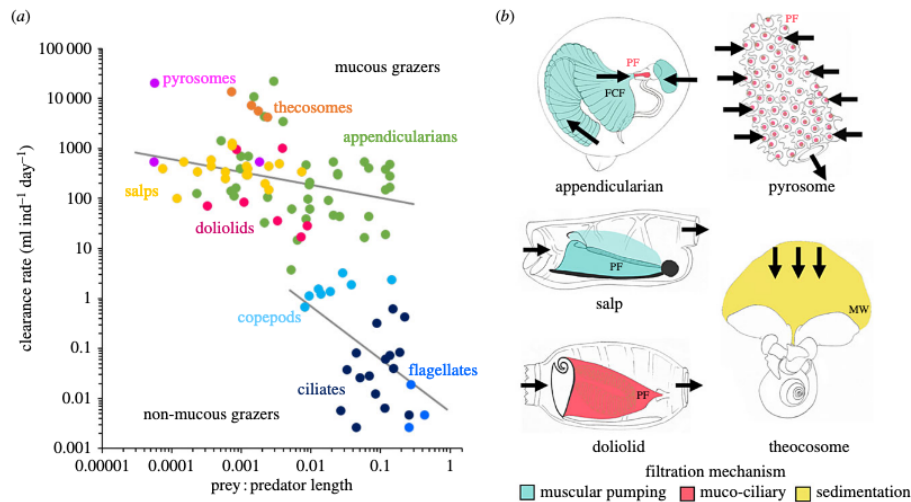


FIGURE 1.17 – Cycle de vie des salpes Le schéma du cycle de vie est issu de [Henschke+, 2016]. Le point jaune indique une chaîne de blastozoïdes (*Pegea sp.*, photo de Aaron N.K. Haiman), le point rouge présente un oozoïde au sein duquel un chaîne de blastozoïdes juvéniles est visible (*Salpa thompsoni*, photo de Larry Madin, Woods Hole Oceanographic Institution), le point vert présente un blastozoïde femelle à l'intérieur de laquelle un embryon d'oozoïde se développe (*Salpa thompsoni*, photo de Larry Madin, Woods Hole Oceanographic Institution).

larves de planula s'installent sur un substrat solide et forment un polype (scyphistomae). Ce n'est que lorsque les facteurs environnementaux sont favorables, potentiellement plusieurs mois après, que la phase planctonique apparaît : le polype produit des juvéniles (ephyrae) qui deviennent rapidement des adultes (medusa). Les tuniciers en revanche sont holoplanctoniques. Pour les salpes, représentantes principales des grands tuniciers pélagiques, le cycle de vie commence par un stade solitaire (oozoïde) qui forme des chaînes multiples de



blastozoïdes par reproduction asexuée. Une fois fertilisés, les blastozoïdes relâchent un embryon qui se développe en oozoïde. La phase asexuée est le plus souvent associée à une prolifération rapide de ces organismes, les longues chaînes de clones de blastozoïdes pouvant compter plusieurs centaines d'individus et donner lieu à des processus de pullulation [Loeb+, 2012 ; Kelly+, 2020 ; Groeneveld+, 2020] (fig. 1.18).



**Figure 1.** Mucus-mesh grazing: (a) clearance rates of mucous-mesh grazers and other common, non-mucus microphagous grazers versus prey-to-predator length (electronic supplementary material, table S1). (b) Schematic showing location of the mucus mesh for different grazers. The mucus mesh is highlighted according to the mechanism used to drive flow through or across the mesh. (b) IF, inlet filter; FCF, food-concentrating filter; PF, pharyngeal filter; MW, mucous web. (Online version in colour.)

FIGURE 1.18 – **Taux de clairance et modes de filtration du zooplancton gélatineux.** D'après [Conley+, 2018].

**Taux de clairance :** Les tuniciers pélagiques utilisent une structure de mucus pour filtrer la nourriture, ce qui leur donne accès à un large éventail de proies, allant des bactéries au mésozooplancton, soit des individus jusqu'à  $10^5$  fois plus petits [Acuña, 2001 ; Sutherland+, 2010 ; Bernard+, 2012 ; Ambler+, 2013 ; Sutherland+, 2022]. Cette stratégie alimentaire leur permet de proliférer en réponse à la floraison d'une grande variété d'organismes, contrairement au zooplancton typique dont le rapport de taille proie-prédateur va de 1 :10 à 1 :100 [Hansen+, 1994]. En raison de leur faible ratio C :Eau induisant des faibles besoins de maintenance, de leur large structure de filtration, et d'une alimentation continue (jour et nuit), les tuniciers pélagiques bénéficient aussi de taux de clairance [Conley+, 2018] et de croissance [Alldredge+, 1982 ; Henschke+, 2016] élevés qui promeuvent une prolifération rapide. Les populations de tuniciers pélagiques les plus denses peuvent filtrer plus de 200% du volume d'eau dans lequel elles vivent par jour [Ishak+, 2020].

**Phase d'extinction :** Si les caractéristiques physiologiques induisant une pullulation sont bien identifiées, les causes de la fin de ces événements restent incertaines. Plusieurs hypothèses ont néanmoins été suggérées [Mills, 1993 ; Pitt+, 2014 ; Wright, 2019] : la limitation de la nourriture, les parasites (exemple des hyperiid amphipodes pour les salpes), les maladies (infections bactériennes, fongiques ou virales), la prédation, la sénescence post-prolifération (difficile à distinguer des autres potentielles causes), les températures extrêmes ou encore l'échouage intertidal (limité aux littoraux).

## 5.2 Caractéristiques biogéochimiques (en particulier des salpes)

Les pullulations de zooplancton gélatineux induisent des apports rapides et conséquents de carbone et de nutriments à l'environnement, du moins à l'échelle régionale [Wright, 2019]. Ils ont donc un rôle majeur dans

le cycle du carbone et des nutriments. Les deux voies principales sont les déchets produits via les mucus (par exemple par les appendiculaires) et les pelotes fécales (par exemple par les salpes) ainsi que les carcasses intactes ou décomposées et consommées. En particulier les « pluies de méduses » sont des événements massifs de dépôt de carcasses régulièrement décrits chez le zooplancton gélatineux. Ils surviennent à la suite d'une pullulation, et sont souvent associés à une mortalité massive [Lebrato+, 2012]. En raison de leurs larges structures et de leur grandes tailles, le zooplancton gélatineux est susceptible d'être un vecteur de carbone plus important que les autres groupes de plancton via la chute rapide de leur biomasse (carcasses ou pelotes fécales) [Lebrato+, 2012; Lebrato+, 2013]. Certains événements locaux importants peuvent conduire à une multiplication par 4 du flux de carbone exporté au fond de l'océan suite à un seul événement de pluie de méduses [Lebrato+, 2009].

Les tuniciers pélagiques, en particulier, sont susceptibles de fortement impacter ces flux : les salpes produisent des carcasses et/ou des pelotes fécales parmi les plus rapides (plus de 1000 m/j, fig. 1.19) du monde planctonique. La vitesse de chute étant beaucoup plus élevée que celle des euphausiacés et des copépodes par exemple, la reminéralisation est plus faible dans la colonne d'eau ce qui augmente l'efficacité du transfert du carbone (voir section 4.2) et induit une séquestration plus importante de carbone dans les sédiments [Doyle+, 2014]. De plus la production de particules organiques (section 4.2) est particulièrement importante lors des événements de pullulation [Henschke+, 2016; Lebrato+, 2013]. Ainsi, en exerçant un contrôle sur la production de particules organiques et l'efficacité de transfert du carbone organique, dans les zones où les salpes prolifèrent, elles peuvent induire un transfert de carbone vers les fonds marins 10 fois plus rapide qu'en leur absence [Henschke+, 2016]. Pour les pyrosomes, les doliolides et les appendiculaires, les connaissances sur leurs impacts et la nature de leurs carcasses et pelotes fécales restent très limitées [Décima+, 2019] mais des impacts similaires aux salpes ont été décrits dans des études ponctuelles [Berline+, 2011; Stenvers+, 2021; Henschke+, 2019; Takahashi+, 2013; Takahashi+, 2015; Ishak+, 2020]. Dans l'ensemble, la plupart des études réalisées à ce jour se sont concentrées sur l'échelle régionale. Mais LUO et al. [Luo+, 2020] ont estimé la contribution au cycle global du carbone de trois catégories de zooplancton gélatineux : les cténophores, les cnidaires et les tuniciers pélagiques. En utilisant un modèle de cycle du carbone basé sur des données, ils ont trouvé que les tuniciers pélagiques (appendiculaires exclus) contribuent aux trois quarts du flux de carbone organique particulaire (POC) induit par le zooplancton gélatineux, c'est à dire au quart du POC total exporté à 100 m. Une étude plus récente, de la même équipe [Luo+, 2022], a révisé cette estimation à 0,57 Pg C yr<sup>-1</sup>, représentant 9% de l'export total à 100 m, en représentant explicitement les tuniciers pélagiques dans le modèle biogéochimique Cobalt-v2 (cette valeur correspond aux grands tuniciers pélagiques, salpes, pyrosomes et doliolides, les appendiculaires étant représentés par un compartiment distinct dans leur modèle).

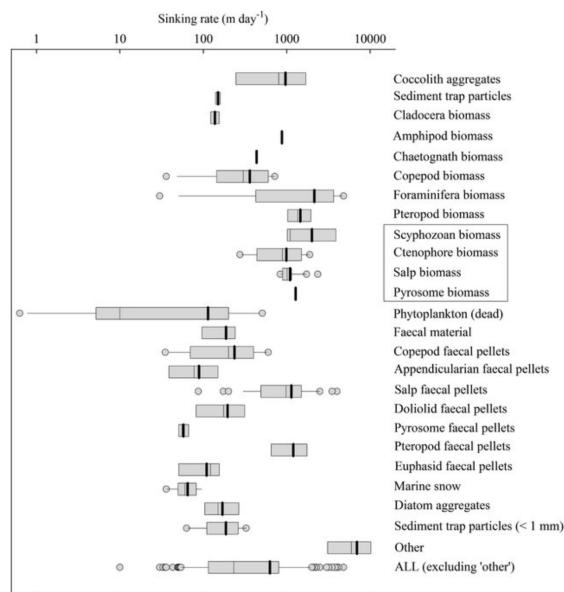


FIGURE 1.19 – **Vitesses de chute des pelotes fécales de zooplancton.** D’après [Lebrato+, 2013]. Les barres montrent les percentiles 5% et 95%. Les boîtes grises sont les rangs de médianes des différentes sources de données. La ligne grise verticale représente la médiane globale, la ligne noire verticale représente la moyenne globale. L’encadré montre les valeurs nouvellement introduites par l’étude de [Lebrato+, 2013]

## 6 Le zooplancton dans le cadre du changement climatique

L’océan se réchauffe progressivement, et la cause principale est l’émission de gaz à effet de serre d’origine anthropique dans l’atmosphère. Ce réchauffement est associé à une stratification accrue dans la structure verticale de l’océan, qui induit des apports réduits de nutriments en surface, ce qui a des impacts multiples sur les communautés et les écosystèmes, ainsi que sur les cycles biogéochimiques. S’ajoute à cela une acidification via la dissolution de dioxyde de carbone, favorisée par l’augmentation de sa solubilité liée à l’augmentation de la température et de la concentration atmosphérique [Rhein+, 2013]. Ces facteurs impactent à la fois la structure des écosystèmes et des communautés marines et altèrent le rôle de l’océan dans le cycle du carbone, en particulier via des modifications de la pompe biologique. Les effets se propagent sur tout l’écosystème via des cascades trophiques [Doney+, 2012].

### 6.1 Effets sur la biogéochimie marine

Les projections issues du rapport spécial du GIEC sur l’océan et la cryosphère [Abram+, 2019] prédisent une réduction de la production primaire nette (PNN) de 3.8 à 10.6% (intervalle de confiance à 90%) d’ici 2081-2100 par rapport à la période 2006-2015 selon le scénario RCP8.5, réévaluée -2.1 à -21.5% dans l’AR6 [Cooley+, 2022]. La réduction est particulièrement forte en milieu tropical (-5 à -16.2%), mais la PNN augmente à haute latitude (Océan austral et arctique) [Kwiatkowski+, 2017]. Ces différences s’expliquent par des effets variables du changement climatique sur la PNN selon les régions. Bien que les principaux facteurs explicatifs soient la température, la lumière et la limitation en nutriments, des rétroactions par les milieux trophiques supérieurs, notamment le zooplancton, sont susceptibles d’affecter la PNN : la qualité variable de la nourriture [Kwiatkowski+, 2018], le recyclage des nutriments [Boyd+, 2019 ; Tagliabue+, 2017], les interactions avec d’autres organismes [LimaMendez+, 2015] (voir section 3.1.1).

Or, le devenir de la PNN a des implications fortes sur la séquestration du carbone organique via la pompe biologique. La production d'export (PE) devrait baisser de 8.9 à 15.8% sous le scénario RCP8.5 en 2100 par rapport à 2000 [Bopp+, 2013; Laufkötter+, 2016], avec des baisses de flux de carbone organique particulaire au niveau du plancher océanique allant jusqu'à -40% dans l'océan Indien [Sweetman+, 2017]. Elle devrait en revanche augmenter dans les océans Austral et Arctique en raison de l'augmentation de la PNN. L'augmentation de la température conduisant à une stratification accrue et une plus forte limitation en nutriments est le facteur qui aura la plus grande influence sur la réduction de la productivité primaire et du flux de carbone organique particulaire au fond de l'océan [Bopp+, 2013; Boyd+, 2015; Fu+, 2016; Laufkötter+, 2016].

La réduction de la PE projetée est plus forte que celle de la PNN car elle est directement affectée par les changements de PNN mais aussi par les changements de structure du réseau trophique induisant des changements dans l'efficacité du transfert [Guidi+, 2016; Tréguer+, 2018] par le changement des vitesses de chute et de la labilité des particules [Bopp+, 2013; Fu+, 2016; Laufkötter+, 2016]. L'efficacité du transfert de carbone est régie par plusieurs processus (voir section 4.2) sensibles au changement climatique [Boyd+, 2015; Marsay+, 2015; DeVries+, 2017]. En zone mésopélagique, elle est partiellement contrôlée par la température et l'oxygène qui affectent le métabolisme microbien et la structure de la communauté zooplanctonique. En zone bathypélagique (<1000m), le transfert de carbone organique est contrôlé par la vitesse de chute des particules. Le devenir des particules produites par le zooplancton est particulièrement important dans l'océan profond car c'est un site clef de la séquestration à long terme du carbone organique [Aristegui+, 2009]. En effet les variations de la production de surface se traduisent par un apport de carbone au fond en quelques jours ou mois [Thomsen+, 2017]. De plus, les communautés benthiques sont susceptibles d'être fortement affectées par le devenir de ces flux de matière organique, leur principale source d'alimentation. Les projections CMIP5 suggèrent que plus de 95% de la zone abyssale des fonds marins connaîtra une diminution de la biomasse d'ici 2100 sous RCP8.5. Les diminutions prévues du flux global de POC vers le plancher océanique abyssal devraient entraîner une réduction de 5,2 à 17,6 % de la biomasse du plancher océanique en 2090-2100, par rapport à 2006-2015 sous RCP8.5 [Jones+, 2014].

### 6.2 Effets sur le zooplancton gélatineux

Dans le dernier rapport du GIEC, le terme « jellyfish » est mentionnée à seulement deux reprises... dans les références uniquement ! La question qui se pose est alors : est-ce un manque d'études, ou bien que l'étude du zooplancton gélatineux n'est-elle pas pertinente dans le cadre du changement climatique ?

Nombre d'étude estiment que le zooplancton gélatineux va augmenter à l'échelle globale en raison du changement climatique [Brotz+, 2012; Condon+, 2012; Condon+, 2013; Gibbons+, 2013]. Pourtant, il y a un manque notable de données d'observations de ces organismes, des mécanismes incertains (notamment sur le déclenchement des pullulations) et une difficulté à observer des tendances claires en raison de la grande variabilité des abondances, même à petite échelle et sur de courtes durées de temps. Ce paradoxe est documenté comme le « paradigme de la méduse » [Condon+, 2012].

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'influencer l'abondance du zooplancton gélatineux : la surpêche, l'eutrophisation ou encore la variabilité climatique [Pitt+, 2018]. Des observations de la variabilité climatique passée ont montré un lien entre des températures plus élevées et des abondances plus fortes du zooplancton gélatineux [Condon+, 2012; Condon+, 2014; Lucas+, 2014; Pitt+, 2014]. De plus, le seuil maximal de tolérance à la température est plus élevé pour la zooplancton gélatineux que pour de nombreuses autres espèces marines [Purcell, 2012]. Aussi, il semblerait que le zooplancton gélatineux soit plus tolérant aux conditions d'hypoxie [Richardson+, 2008; Richardson+, 2009] et pourrait donc être favorisé au détriment des autres organismes par le changement climatique. Ajouté à ces effets, la pêche, l'industrialisation côtière, ainsi que l'enrichissement en nutriments par le ruissellement des engrais, sont susceptibles d'agir en synergie

au profit du zooplancton gélatineux [Duarte+, 2013]. L'acidification est peu susceptible d'avoir un impact direct sur le zooplancton gélatineux en raison de l'absence de structure calcifiante chez ces organismes. Ils pourraient en revanche bénéficier d'un avantage compétitif sur les organismes négativement impactés par cette acidification, mais aussi, leur mode de prédation non sélectif par filtration accentuerait cet avantage compétitif sur d'autres prédateurs qui cibleraient des proies calcifiantes impactées par l'acidification [Francis+, 2012; Roux+, 2013; Acuña+, 2011]. Cependant, les effets du changement climatique sur le plancton, et donc les proies du zooplancton gélatineux, sont incertains, il est donc difficile d'affirmer le devenir du zooplancton gélatineux [Gibbons+, 2013; Lucas+, 2014].

Des données d'observation de salpes (*Salpa thompsoni*) et de krill (*Euphausia superba*) dans l'océan austral sur la période 1926-2003 montrent une augmentation de la densité de salpes au sud du courant de bord sud (SBC). Au nord, il y a des zones d'augmentation, de maintien et de décroissance des salpes. Les températures plus chaudes et les exigences faibles des salpes en terme de nourriture pourraient expliquer cette augmentation marquée au sud [Atkinson+, 2004]. Une autre étude montre que l'abondance des salpes est généralement plus élevée les années où la température de l'eau de mer est plus élevée, l'étendue de la glace de mer plus faible et les niveaux de nutriments plus bas, l'abondance du krill présentant le schéma inverse pour ces trois facteurs [Lee+, 2010], sans démontrer de tendance significative dans la relation entre les abondances du krill comme des salpes et des facteurs abiotiques.

Au-delà des impacts physiologiques, associés à la diminution de la PPN induite par le changement climatique, les modèles prévoient une diminution de la taille moyenne du phytoplancton [Peter+, 2013] et du zooplancton, les environnements peu productifs favorisant les organismes de petite taille [Armengol+, 2019]. Les tuniciers pélagiques pourraient déplacer la limite de distribution d'autres organismes macrozooplanctoniques (par ex. krill, gros crustacés) [Everett+, 2022] en raison de leur taux de clairance élevés [Acuña+, 2011], de leur accès à des proies jusqu'à 5 ordres de grandeur plus petites qu'eux [Sutherland+, 2010; Sutherland+, 2022], et de leur capacité à exploiter un environnement à faible teneur en chlorophylle [Clerc+, 2022; Luo+, 2022; Sutherland+, 2022]. Ainsi, le changement climatique modifierait la composition du zooplancton et son rôle dans les cycles biogéochimiques et le cycle du carbone [Chelsky+, 2015; Steinberg+, 2017; McKinley+, 2017].

## 7 Objectifs et organisation du manuscrit

Nous avons exposé dans cette introduction les différentes caractéristiques qui font du zooplancton un composant essentiel de l'écosystème marin et du cycle du carbone. Par sa position trophique intermédiaire, il régule la production primaire et le transfert du carbone vers les niveaux trophiques supérieurs. Il contribue à l'export et à la séquestration du carbone via la production et la transformation de particules (pelotes fécales, carcasses, mucus) riches en carbone organique. Les organismes qui composent le zooplancton présentent cependant une diversité morphologique et fonctionnelle particulièrement importante. Cette diversité est source de nombreuses incertitudes quant à la quantification de l'effet du zooplancton sur la structure trophique et le cycle du carbone organique. Dans ce doctorat, nous tentons de réduire cette incertitude en cherchant à caractériser et à quantifier les impacts des caractéristiques spécifiques à deux groupes de zooplancton sur la structure trophique de l'écosystème marin et la pompe biologique de carbone : les caractéristiques liées au cycle de vie du mésozooplancton et les caractéristiques spécifiques au macrozooplancton gélatineux filtreur. Afin de parvenir à cet objectif, nous avons choisi une approche basée sur la modélisation. Les aspects modélisation seront introduits en détail dans le chapitre 2, nous nous contentons ici d'énoncer les objectifs de ce doctorat.

Dans la première partie (chapitre 3), nous cherchons plus précisément à évaluer le niveau de complexité nécessaire dans la représentation du mésozooplancton afin de quantifier correctement les processus biogéochimiques dans un modèle de biogéochimie marine. La représentation classique du mésozooplancton dans les

modèles de biogéochimie marine est généralement basée sur un compartiment unique au sein duquel tous les individus sont identiques. En introduisant une représentation des organismes mésozooplanctoniques par une approche en spectre de taille discret, avec une dépendance en taille des traits physiologiques et une distinction entre des organismes adultes (pouvant se reproduire) et des organismes juvéniles, nous analysons les motifs de réponse de l'ensemble de la communauté planctonique (phyto., micro., méso.) à un "bloom" de phytoplancton. La comparaison avec une version du modèle où le mésozooplancton est représenté par un compartiment unique permet d'évaluer la nécessité de la prise en compte de la variation de la taille du mésozooplancton dans des études de modélisation futures.

Dans la seconde partie (chapitres 4 et 5), nous cherchons à évaluer les impacts présents et futurs du macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF) sur la structure de l'écosystème et l'export de carbone. Dans un premier temps, afin de quantifier le rôle du MGF dans la pompe biologique de carbone (chapitre 4), nous commencerons par introduire une représentation explicite du MGF dans le modèle d'écosystème marin PISCES (chapitres 2 et 4). Ensuite, nous évaluerons la distribution et l'abondance modélisées de ce groupe de zooplancton gélatineux clef en utilisant les bases de données disponibles (chapitre 4). Cette étape servira de test de validation de la capacité du modèle à représenter la distribution connue du MGF, ainsi que sa variabilité saisonnière. Une fois le modèle validé par les données, nous pourrions quantifier l'impact des MGF sur l'export et la séquestration de carbone organique particulaire. Dans l'analyse des résultats, une attention particulière sera accordée à la structure verticale des impacts des carcasses et des pelotes fécales issues du MGF sur les flux de carbone organique particulaire. Dans un second temps, afin de caractériser les effets potentiels du réchauffement climatique sur le MGF et vice versa (chapitre 5), nous utiliserons des simulations de changement climatique forcées par le modèle climatique de l'IPSL. Pour aborder la question des changements de régime potentiels dus au changement climatique, des simulations selon le scénario RCP 8.5 seront réalisées avec PISCES. Une comparaison entre deux simulations, avec et sans représentation explicite du zooplancton gélatineux, permettra d'extraire l'effet d'un changement de structure du réseau alimentaire sur le stockage du carbone océanique. Dans l'analyse des résultats, une attention particulière sera accordée à la structure du zooplancton dans l'écosystème, à l'export de carbone à grande profondeur et aux potentielles implications pour les communautés benthiques non représentées dans PISCES.

Ce manuscrit se terminera par une discussion générale sur les conclusions majeures et les perspectives issues de ce travail (chapitre 6)

La réponse à ces objectifs est donc basée sur le développement de deux modèles : PHYRE-MLC et PISCES-FFGM. L'objectif du chapitre suivant est d'introduire la description de ces deux modèles dans le contexte plus général de la modélisation en biogéochimie marine.

# Chapitre 2

Modélisation dynamique du zooplancton : PHYRE-MLC et PISCES-FFGM, deux nouveaux outils pour mieux comprendre la dynamique du zooplancton et ses impacts sur la biogéochimie marine

## Objectifs

L'objectif de ce chapitre est d'introduire les 2 modèles développés dans le cadre des études présentées dans les 3 chapitres suivants. Dans un premier temps, nous introduirons les concepts de la modélisation en biogéochimie marine, puis nous décrirons les deux modèles PHYRE-MLC et PISCES-FFGM. Enfin, nous présenterons rapidement les applications et performances de ces deux modèles.

## Sommaire

1	Introduction . . . . .	32
1.1	Contexte . . . . .	32
1.2	Formalisme NPZD . . . . .	32
1.3	Évolution du formalisme NPZD . . . . .	35
2	Modèle PHYRE-MLC . . . . .	37
2.1	Composante biogéochimique . . . . .	38
2.2	Composante physique . . . . .	38
2.3	Dynamique générale du système . . . . .	39
2.4	Aspects techniques . . . . .	44
3	Modèle PISCES-FFGM . . . . .	44
3.1	Composante biogéochimique . . . . .	44
3.2	Composante physique . . . . .	45
3.3	Dynamique générale du système . . . . .	45
3.4	Aspects techniques . . . . .	50

---

4	Applications . . . . .	50
---	------------------------	----

---



# 1 Introduction

## 1.1 Contexte

Face aux difficultés de collecte et d'interprétation des données zooplanctoniques (bien que les méthodes d'observation du zooplancton soient en plein essor, voir chapitre 1, section 2.1.2), les approches de modélisation sont intéressantes car elles permettent un large panel d'expériences, allant de l'analyse des jeux de données à l'analyse des concepts théoriques [Miller+, 2012].

Dans le contexte du changement climatique, les modèles mathématiques de la biogéochimie marine et de la dynamique du plancton ont suscité un intérêt considérable au cours des dernières décennies et constituent désormais un élément essentiel des études écologiques [Sailley+, 2013; Le Quéré+, 2016; Kearney+, 2021], biogéochimiques [Buitenhuis+, 2006; Kwiatkowski+, 2018; Aumont+, 2018; Boyd+, 2019] et sur le changement climatique [Pörtner+, 2019; Cooley+, 2022].

Aujourd'hui, un large panel de modèles biogéochimiques océaniques existe, avec une large gamme de complexité, allant du simple modèle historique 0D [Fasham+, 1990] à des modèles 3D très complexes [Le Quéré+, 2005; Ward+, 2012; Stock+, 2014; Aumont+, 2015].

## 1.2 Formalisme NPZD

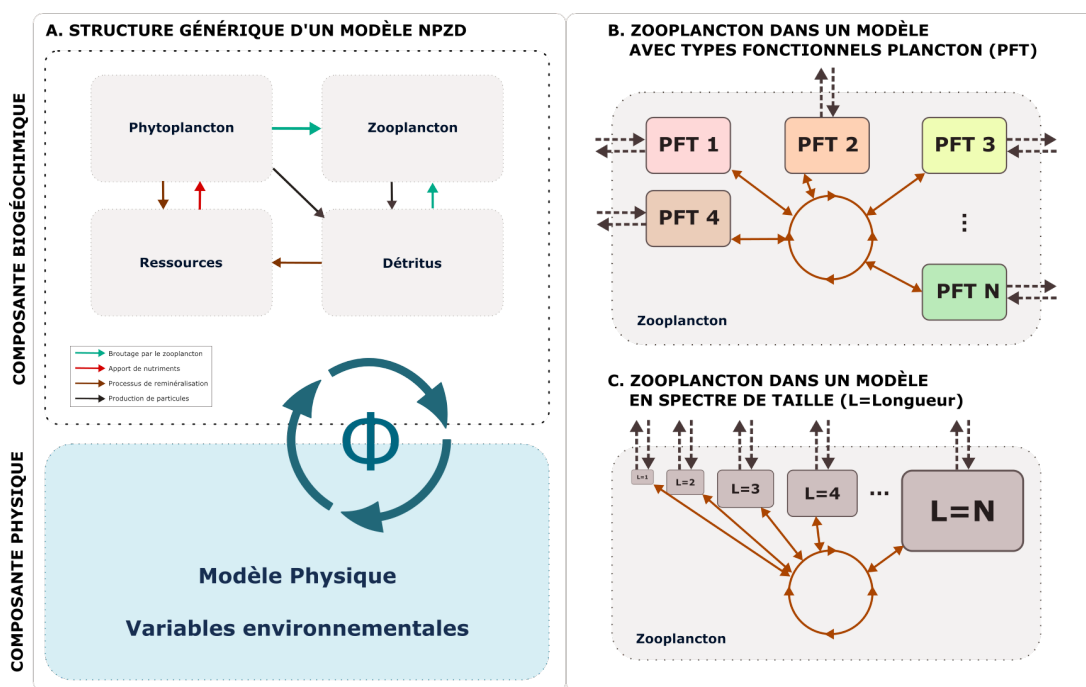


FIGURE 2.1 – **Structure d'un modèle NPZD et stratégies d'amélioration de la représentation du zooplancton** A. Représentation simplifiée d'un modèle NPZD. La composante biogéochimique est présentée en haut. La composante physique est présentée en bas. B. Représentation simplifiée du compartiment zooplancton d'un modèle NPZD avec types fonctionnels de plancton (PFT). C. Représentation simplifiée du compartiment zooplancton d'un modèle NPZD avec spectre de taille discret. Pour les panels B. et C., les flèches grisées pointillées représentent les interactions avec les autres compartiments tandis que les flèches marron indiquent que tous les sous-compartiments du zooplancton peuvent interagir entre eux.

Les premiers modèles d'écosystèmes marins ont été introduits bien avant les ordinateurs capables de ré-

Symbole	Expression (s'il y a lieu)	Description
<b>I. VARIABLES D'ÉTAT</b>		
$\mathcal{R}$		Ressource inorganique
$\mathcal{P}$		Phytoplancton
$\mathcal{Z}$		Zooplancton
$\mathcal{D}$		Détritus
<b>II. FORCAGES EXTERNES</b>		
$\Phi_{\mathcal{X}}$		Puits et sources du compartiment $\mathcal{X}$ liés au transport par la physique
PAR		Rayonnement photosynthétiquement actif
<b>III. PHOTOSYNTHÈSE</b>		
$G_{\mathcal{P}}$		Taux de croissance du phytoplancton $P_i$
$\delta$		Efficacité de la photosynthèse
$r_{\mathcal{P}}$		Taux de mortalité linéaire du phytoplancton
$x_{\mathcal{P}}$		Proportion de la mortalité linéaire convertie en détrit
<b>IV. PRÉDATION</b>		
$\rho_{\mathcal{P},\mathcal{Z}}$		Préférence du zooplancton pour le phytoplancton
$\rho_{\mathcal{D},\mathcal{Z}}$		Préférence du zooplancton pour les détrit
$F_{\mathcal{Z}}$	$= \rho_{\mathcal{P},\mathcal{Z}}\mathcal{P} + \rho_{\mathcal{D},\mathcal{Z}}\mathcal{D}$	Nourriture disponible pour le zooplancton
$S_{\mathcal{Z}}$	Voir figure 2.2	Réponse fonctionnelle du zooplancton à la nourriture
$g_{\mathcal{Z}}^{\max}$		Taux d'ingestion maximal du zooplancton
$G_{\mathcal{Z}}$	$= g_{\mathcal{Z}}^{\max} S_{\mathcal{Z}}$	Taux d'ingestion du zooplancton
$\epsilon$		Efficacité de la croissance du zooplancton
$\beta$		Taux d'assimilation du zooplancton
$m_{\mathcal{Z}}$		Taux de mortalité quadratique du zooplancton
$r_{\mathcal{Z}}$		Taux de mortalité linéaire du zooplancton
$x_{\mathcal{Z}}$		Proportion de la mortalité linéaire convertie en détrit

TABLE 2.1 – Variables et paramètres du système d'EDP décrivant l'évolution temporelle des variables d'état d'un modèle NPZD.

soudre des systèmes d'équations complexes. Par exemple, Riley a introduit en 1946 un modèle de la dynamique du zooplancton et du phytoplancton avec pour objectif d'analyser une série d'observations du plancton dans le banc de Georges (situé dans l'Atlantique entre le cap Cod et la Nouvelle-Écosse) [Riley+, 1946]. La plupart des modèles biogéochimiques utilisés aujourd'hui trouvent leurs racines dans le formalisme NPZD popularisé par Fasham et al. (1990). L'objectif ici est d'introduire une représentation mathématique générique du formalisme NPZD, qui servira de support commun pour les deux modèles présentés dans les section 2 et 3.

La dynamique d'un tel système peut être formalisée par les équations suivantes, avec 4 variables : Ressource, Phytoplancton, Zooplancton et Détrit. Ce formalisme servira de base aux deux modèles présentés par la suite. La structure du système est illustrée par la figure 2.1 A.

$$\frac{\partial \mathcal{Z}}{\partial t} = \underbrace{\Phi_{\mathcal{Z}}}_{\text{Physique}} + \underbrace{\epsilon G_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{croissance nette}} - \underbrace{r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{mortalité linéaire}} - \underbrace{m_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}^2}_{\text{mortalité quadratique}} \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial \mathcal{P}}{\partial t} = \underbrace{\Phi_{\mathcal{P}}}_{\text{Physique}} + \underbrace{\delta G_{\mathcal{P}}(\mathcal{R}, \text{PAR}) \mathcal{P}}_{\text{photosynthèse}} - \underbrace{\frac{\rho_{\mathcal{P},\mathcal{Z}} \mathcal{P}}{F_{\mathcal{Z}}} G_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{prédation}} - \underbrace{r_{\mathcal{P}} \mathcal{P}}_{\text{mortalité linéaire}} \quad (2.2)$$

$$\frac{\partial \mathcal{D}}{\partial t} = \underbrace{\Phi_{\mathcal{D}}}_{\text{Physique}} + \underbrace{(1 - \beta) G_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{résidus alimentaires et égestion}} - \underbrace{\frac{\rho_{\mathcal{D},\mathcal{Z}} \mathcal{D}}{F_{\mathcal{Z}}} G_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{prédation}} - \underbrace{\alpha \mathcal{D}}_{\text{reminéralisation}} + \underbrace{x_{\mathcal{P}} r_{\mathcal{P}} \mathcal{P} + x_{\mathcal{Z}} r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z} + m_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}^2}_{\text{organismes morts}} \quad (2.3)$$

$$\frac{\partial \mathcal{R}}{\partial t} = \underbrace{\Phi_{\mathcal{R}}}_{\text{Physique}} - \underbrace{\delta G_{\mathcal{P}}(\mathcal{R}, \text{PAR}) \mathcal{P}}_{\text{photosynthèse}} + \underbrace{(\beta - \epsilon) G_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{excrétion}} + \underbrace{\alpha \mathcal{D}}_{\text{reminéralisation}} + \underbrace{(1 - x_{\mathcal{P}}) r_{\mathcal{P}} \mathcal{P} + (1 - x_{\mathcal{Z}}) r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{respiration}} \quad (2.4)$$

**Composante Biogéochimique** Le modèle présenté ici suppose qu'une seule ressource est limitante pour le phytoplancton (généralement l'azote). De plus, nous considérons que les 4 compartiments sont exprimés dans la même unité. Par exemple, si la ressource considérée  $\mathcal{R}$  représente l'azote, les autres compartiments

seront exprimés en quantité d'azote.

La croissance du phytoplancton se fait via la photosynthèse. Le carbone étant généralement largement en excès en milieu marin, cette dernière est limitée par deux termes : la lumière atteignant l'organisme (PAR) et la disponibilité en nutriments (ressource  $\mathcal{R}$ ). Le taux de photosynthèse  $G_{\mathcal{P}}$  est donc une fonction de ces deux paramètres. Les molécules organiques issues de la photosynthèse n'étant pas assimilées intégralement dans l'organisme, ce taux est multiplié par  $\delta$ , l'efficacité de la photosynthèse, pour donner le taux de croissance effectif du phytoplancton. Les termes de perte pour le phytoplancton sont la prédation par le zooplancton et la mortalité linéaire, dont une portion  $x$  est reminéralisée (pour représenter la respiration), et une portion  $1 - x$  est convertie en débris (pour représenter la sénescence).

La croissance du zooplancton se fait via la consommation du phytoplancton et des débris. Les termes de perte sont la mortalité linéaire (respiration et sénescence) et quadratique (terme de fermeture représentant la prédation par les niveaux trophiques supérieurs). Le taux d'ingestion est une fonction croissante de la quantité de nourriture disponible, calculée en pondérant l'abondance des proies par la préférence du prédateur pour ces dernières (voir  $F_{\mathcal{Z}}$  dans le tableau 2.1). Il est le produit du taux de croissance maximal (tableau 2.1) et d'une réponse fonctionnelle qui caractérise l'évolution du taux d'ingestion en fonction de la densité de proies (ou nourriture disponible). Les formulations les plus répandues de cette réponse sont celles de Holling [Holling, 1965] (figure 2.2) :

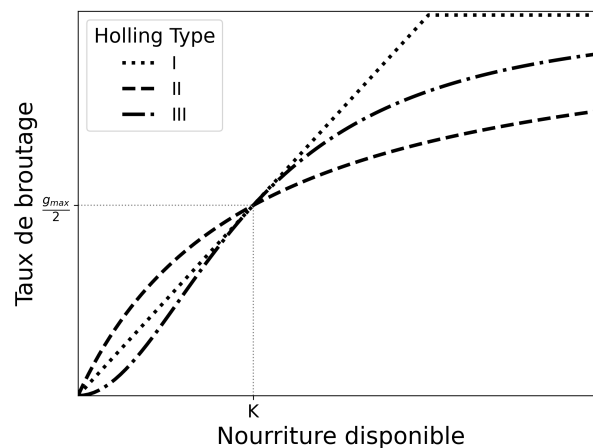


FIGURE 2.2 – Les trois types de réponses fonctionnelles selon Crawford Stanley Holling  $K$  est la constante de demi-saturation en nourriture,  $g_{max}$  le taux de broutage maximal

- Holling type I : dépendance linéaire du taux de croissance du prédateur à la quantité de proies disponibles (type Lotka-Volterra) (effet de la prédation sur la population de proies indépendant de leur densité)
- Holling type II : courbe de type Michaelis-Menten avec saturation progressive du taux d'ingestion avec l'augmentation de la nourriture disponible (effet de la prédation sur la population de proies faible à haute densité de proies)
- Holling type III : courbe sigmoïde avec point d'inflexion, prenant en compte le coût important pour un prédateur de chercher de la nourriture à faible densité (effet de la prédation sur la population de proies faible à haute et à faible densité de proies)

Dans le cadre du modèle présenté ici, et des modèles présentés par la suite, pour la gestion des proies multiples, nous considérons que la préférence d'un prédateur pour sa proie est indépendante des densités respectives des différentes proies : un prédateur se nourrira au même taux per capita sur toutes les proies, ce taux dépendant de la nourriture disponible totale (cette formulation correspond à un prédateur généraliste opportuniste et a été introduite par [Real, 1979]). D'autres formulations permettent de prendre en compte des

préférences variables, pour par exemple représenter une stratégie où le prédateur va favoriser la recherche des proies les plus abondantes (c'est la formulation KTW pour "Kill-The-Winner" [Vallina+, 2014]).

La ressource inorganique  $\mathcal{R}$  est absorbée par le phytoplancton grâce à l'énergie issue de la photosynthèse et est réapprovisionnée par une partie de la mortalité du zooplancton et du phytoplancton, ainsi que par la reminéralisation des détritiques.

Les détritiques  $\mathcal{R}$  sont issus d'une partie de l'alimentation du zooplancton (résidus alimentaires et égestion) et de la mortalité du zooplancton et du phytoplancton. Ils sont reminéralisés à un taux  $\alpha$ , qui peut dépendre d'autres variables environnementales comme la température par exemple.

**Composante Physique** Bien que des phénomènes tels que les migrations verticales soient susceptibles de transporter de la matière organique hors du système réel, les équations présentées ici caractérisent un système ouvert vis à vis des processus physiques mais fermé vis à vis des processus biologiques : les seules interactions avec l'extérieur se font via des mouvements physiques qui transportent de la matière vers l'intérieur ou l'extérieur du système. En revanche, le système peut être forcé par des variables environnementales, telles que la lumière ou la température. Ce système peut être interprété comme le contenu d'une cellule dans le cadre d'un modèle système terre (tel que celui présenté en section 3), ou bien comme le contenu de la couche biotique dans la cas du modèle de type chémostat qui sera présenté en section 2. Les mouvements physiques sont représentés par le terme générique  $\Phi$  (Fig. 2.1, équations 2.1 à 2.4). Ainsi, l'évolution temporelle de la quantité totale de matière dans le système est égale à la somme de ces termes.

### 1.3 Évolution du formalisme NPZD

La complexité des modèles biogéochimiques NPZD a fortement augmenté au cours des dernières décennies en ajoutant de multiples nutriments limitants et de multiples groupes fonctionnels ou classes de taille de phytoplancton et de zooplancton, par exemple, [Moore+, 2001 ; Le Quéré+, 2005 ; Follows+, 2007 ; Ward+, 2012 ; Aumont+, 2015]. Cependant, la plupart des efforts se sont concentrés sur la description du lien nutriments-phytoplancton. En comparaison, la représentation du zooplancton a reçu beaucoup moins d'attention et est très souvent limitée à l'utilisation de quelques classes de taille, généralement seulement deux correspondant au micro- et au mésozooplancton [Sailley+, 2013 ; Kearney+, 2021]. En effet, pour la grande majorité des modèles biogéochimiques passés et actuels, le zooplancton agit comme un terme de fermeture pour les flux de nutriments, les flux de carbone et le phytoplancton.

Par exemple, dans les modèles biogéochimiques CMIP5, qui sont les modules biogéochimiques des modèles du système terrestre utilisés pour les projections climatiques actuelles du GIEC (Groupe Intergouvernemental d'Experts pour le Climat, "IPCC" en anglais), la plupart n'ont qu'un seul compartiment zooplanctonique, et trois modèles en ont deux (micro- et mésozooplancton) [Bopp+, 2013]. Pourtant, les impacts d'un tel manque de détails dans la représentation du zooplancton dans les modèles biogéochimiques sont fondamentalement inconnus.

Parmi les stratégies d'amélioration de la représentation du zooplancton dans les modèles biogéochimiques actuels par rapport aux modèles classiques simples NPZD (Nutriment - Phytoplancton - Zooplancton - Détritiques) [Fasham+, 1990], deux stratégies sont particulièrement implémentées : les modèles PFT (Plankton Functional Type, voir figure 2.1 B) [Le Quéré+, 2005], où le zooplancton est divisé en plusieurs groupes fonctionnels, et les modèles en spectre de taille (voir figure 2.1 C) [Ward+, 2012], dans lesquels le zooplancton est divisé par classes de taille (continues ou discrètes). Certaines approches mixent les types fonctionnels et le spectre de taille [Blanchard+, 2014 ; Heneghan+, 2020].

### 1.3.1 Modèles basés sur des types fonctionnels de plancton

Les modèles de types fonctionnels de plancton (PFT, "*Plankton Functional Type*") ont été introduits comme une façon de regrouper les organismes qui maintient la complexité biologique globale à un niveau gérable [Moore+, 2001 ; Gregg+, 2003 ; Le Quéré+, 2005]. Les critères pour introduire un nouveau type fonctionnel en tant que PFT dans un modèle sont énoncés dans [Le Quéré+, 2005] : chaque PFT devrait (a) avoir un rôle biogéochimique explicite, (b) être défini par des exigences spécifiques au niveau physiologique, environnemental et nutritif contrôlant sa biomasse et sa productivité, (c) avoir des effets spécifiques sur d'autres PFT, par exemple par le biais du broutage ou de la compétition pour une ressource commune, et (d) avoir une importance quantitative dans au moins une région de l'océan [Wright, 2019]. Dans un modèle en PFT, chaque PFT a des interactions propres avec les autres compartiments du système (flèches grisées pointillées en figure 2.1 B), et les différents PFT interagissent entre eux (compétition, prédation, flèches marron en figure 2.1 B).

L'addition d'un nouveau PFT de zooplancton pour étudier ses impacts biogéochimiques a fait ses preuves à plusieurs reprises [Wright+, 2021 ; Luo+, 2022]. En particulier, WRIGHT et al. [Wright+, 2021] ont montré que l'introduction d'un PFT de méduses (cnidaires uniquement) dans le modèle PLANKTOM a une grande influence directe sur la distribution de la biomasse du PFT représentant les crustacés et influence indirectement les distributions de biomasse du microzooplancton et du mésozooplancton via une cascade trophique. Cette influence s'explique par le régime alimentaire spécifique des méduses qui diffère des autres PFT de zooplancton. L'ajout de PFT permet aussi d'augmenter la patchiness, c'est à dire la variabilité spatiale du zooplancton total, et donc de mieux représenter la variabilité observée [Wright, 2019 ; Wright+, 2021].

### 1.3.2 Modèles basés sur des traits fonctionnels

Certains traits, comme la taille ou la motilité peuvent être associés à de nombreux autres traits fonctionnels et sont ainsi des déterminants majeurs des stratégies écologiques du zooplancton [Litchman+, 2013], on parle alors de "master trait". La modélisation par les traits fonctionnels, c'est à dire une représentation où les organismes sont définis par un ensemble de traits dont la valeur varie dans un espace donné, est un moyen de condenser la complexité taxonomique et fonctionnelle du zooplancton. Cela permet par exemple de réduire la complexité d'un modèle tout en maintenant une représentation adéquate de la biodiversité.

Dans ce contexte, les PSPM (Physiologically Structured Population Models) sont une classe de modèles permettant d'étudier la dynamique d'une population d'organismes à partir d'une description des traits individuels tels que la reproduction, le développement ou encore la mortalité [Roos, 1997 ; Metz+, 1986]. La taille contrôlant la plupart, voire l'intégralité de ces processus, ces modèles sont souvent construits à partir d'une structuration en taille des individus formant la population étudiée [Kooten+, 2007 ; Persson+, 1998]. Cependant, ces modèles dépassent rarement le cadre théorique en raison de leur complexité à l'échelle des communautés. Ainsi, des modèles basés sur la taille qui réduisent la complexité des PSPM ont été proposés pour représenter les communautés en attribuant un seul trait pour différencier les espèces. Ce trait peut être la taille lors du passage à l'état adulte [Hartvig+, 2011] ou la taille maximale [Maury+, 2013]. Le rôle structurant de la taille au niveau communautaire est soutenu par les observations marines qui montrent souvent des spectres de taille continus et quasi-linéaires dans l'espace logarithmique [Sheldon+, 1972 ; Quinones+, 2003 ; Zhou+, 2009 ; Thompson+, 2013] (voir chapitre 1, Section 2.1.1, fig. 1.5). La dynamique de la distribution des abondances dans l'espace des tailles est généralement décrite par l'équation bien connue de McKendrick von Foerster [Von Foerster, 1959] qui combine un terme d'advection dans l'espace des tailles, correspondant à la croissance, et des termes de puits dus à la prédation et à d'autres processus de mortalité [Guiet+, 2016].

En utilisant ces différentes approches, de nombreux modèles au niveau des populations ou des communautés ont été développés pour étudier le zooplancton et sa réponse aux changements biotiques et abiotiques de son environnement (par exemple, [Carlotti+, 2000 ; Flynn+, 2009 ; Zhou+, 2010 ; Pinceel+, 2016]). Certains de ces modèles ont été intégrés dans des modèles biogéochimiques (par exemple, [Fennel, 2001 ; Baird+, 2007 ;

Zhou+, 2010 ; SerraPompei+, 2020]). Dans un modèle en classe ou spectre de taille, chaque zooplancton a des interactions avec les autres compartiments du système qui dépendent de sa taille (flèche grisées pointillées en figure 2.1 B), et les différentes classes de taille interagissent entre elles (Compétition, prédation, croissance, reproduction, flèches marrons en figure 2.1 B).

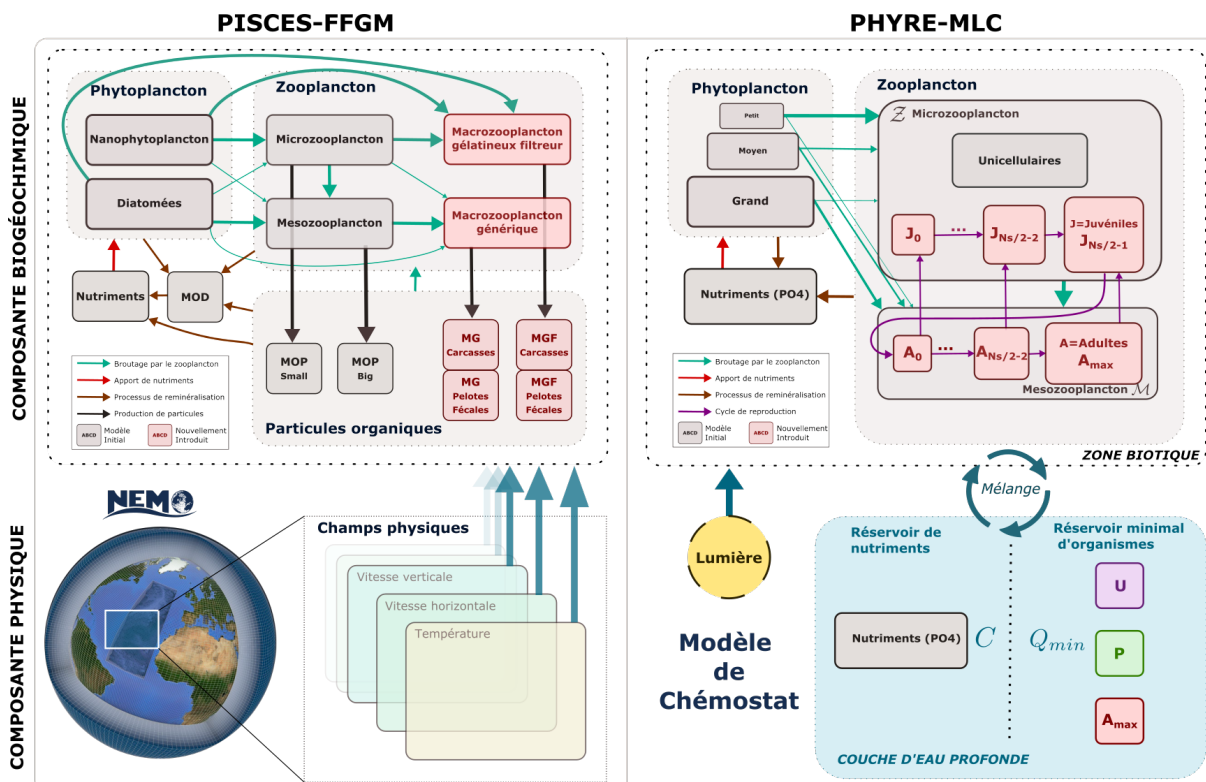


FIGURE 2.3 – Structure simplifiée des modèles PISCES-FFGM et PHYRE-MLC La composante biogéochimique de chaque modèle est présentée en haut, les cases grisées représentant la structure du modèle utilisé pour le développement (PISCES-v2 pour PISCES-FFGM, PHYRE pour PHYRE-MLC), les cases rouges présentent les développements réalisés. Les flèches indiquent les flux entre les différents compartiments. La composante physique de chaque modèle est présentée en bas : pour PISCES-FFGM, il s'agit du modèle d'océan NEMO, pour PHYRE-MLC, il s'agit d'un modèle de chemostat. Notations : MOP = Matière Organique Particulaire, MG = Macrozooplancton Générique, MGF = Macrozooplancton Gélatineux Filtreur, MOD = Matière Organique Dissoute,  $J_i$  = i-ème classe de zooplancton métazoaire juvénile,  $A_i$  = i-ème classe de zooplancton métazoaire adulte.

## 2 Modèle PHYRE-MLC

Le modèle PHYRE-MLC, développé dans le cadre de l'étude sur la reproduction et la croissance ontogénique du mésozooplancton présentée en chapitre 3, est un modèle qui peut être considéré comme une version discrète d'un modèle en spectre de taille (section 1.3.2). Il a pour objectif principal d'explorer les impacts de la représentation explicite de la reproduction et de la croissance ontogénique du zooplancton métazoaire sur la dynamique des composantes biogéochimiques épipélagiques, en contraste avec la représentation classique de la plupart des modèles BGC où ces organismes se comportent comme des protistes (Chapitre 1 section 1.3.2).

## 2.1 Composante biogéochimique

Le modèle PHYRE (PHYtoplankton REsource) a été développé par Ben Meyersohn [Meyersohn, 2018] afin d'étudier la variabilité intrinsèque et la dynamique hors équilibre d'un écosystème marin. Le modèle, basé sur le formalisme NPZD introduit par [Fasham+, 1990] et présenté en section 1.2, utilise des hypothèses réalistes communes à de nombreux modèles de biogéochimie marine, mais permet une variabilité stoichiométrique entre les espèces permettant de générer des comportements dynamiques intéressants tels que des oscillations. Les variables d'état de ce modèle représentent une ressource ou un groupe d'organismes dont l'évolution temporelle est régie par une équation différentielle ordinaire (*ODE*). La version originale [Meyersohn, 2018] est un modèle classique *NPZ* (Sans Détritux) avec trois grands types de compartiments : nutriments (nitrates  $\text{NO}_3$ , ions ammonium  $\text{NH}_4$ , phosphates  $\text{PO}_4$ , silicates  $\text{SiO}_2$  et fer  $Fe$ ), phytoplancton (nombre modulable de groupes différenciés par leur taille) et zooplancton (deux classes de taille : microzooplancton et mésozooplancton, sources de pression de prédation sur les différents groupes de phytoplancton).

Dans le contexte de l'étude présentée dans le chapitre 3, le modèle PHYRE a été utilisé comme point de départ pour développer un modèle de chemostat représentant la croissance en taille et la reproduction du mésozooplancton : PHYRE-MLC ("Mesozooplankton Life-Cycle"). PHYRE-MLC inclut une subdivision du compartiment zooplancton pour représenter explicitement les classes de taille du mésozooplancton, et donc sa reproduction et sa croissance en taille. Le phosphate a été arbitrairement choisi comme seule ressource considérée dans PHYRE-MLC, ce qui revient à faire l'hypothèse d'une stochiométrie des différents éléments chimiques constante et identique dans tous les compartiments du modèle. Le panel de droite sur la figure 2.3 résume les différents (sous-)compartiments du modèle et leurs interactions.

Le phytoplancton  $\mathcal{P}$  est divisé en trois classes de taille  $P_i$  où  $i \in [0, 2]$ . Le zooplancton est divisé en deux compartiments principaux selon sa taille : le microzooplancton  $\mathcal{Z}$  et le mésozooplancton  $\mathcal{M}$ . Le microzooplancton se subdivise en protistes strictement hétérotrophes  $U$  (appelé microzooplancton strict) et en  $\frac{N_S}{2}$  classes de taille représentant le zooplancton pluricellulaire juvénile, notées  $J_i$  avec  $i \in [0, \frac{N_S}{2} - 1]$ . Le compartiment mésozooplancton est divisé en  $\frac{N_S}{2}$  stades de vie matures, notés  $A_i$  avec  $i \in [0, \frac{N_S}{2} - 1]$ . Le compartiment mésozooplanctonique de taille maximale est également noté  $A_{max}$ .

Les symboles sont résumés dans le Tableau 2.2.

## 2.2 Composante physique

Le système considéré est un chémostat sans dimension spatiale (0-D) (illustré en fig. 2.3 en bas à droite). Ce système est comparable à un modèle océanique idéalisé à deux couches avec reminéralisation instantanée de la matière organique sous la couche mélangée [Evans+, 1985 ; Thingstad+, 1996 ; Ward+, 2012]. Le phosphore inorganique (phosphate), présent en concentration  $C(t)$  dans la couche externe au système, est apporté en permanence à un taux  $\tau(t)$  spécifié.  $C(t)$  et  $\tau(t)$  peuvent être constants ou varier dans le temps, pour imiter les événements de mélange vertical avec les eaux profondes riches en nutriments. Un flux d'eau sortant égal au flux entrant dilue le phosphore inorganique et les organismes dans la couche externe. Afin d'éviter l'extinction d'un des types d'organismes, la couche externe contient une concentration faible ( $Q_{min}$ ) d'organismes qui sont dilués en permanence dans le système. Le rayonnement photosynthétique actif disponible (PAR)  $I(t)$  est une variable environnementale externe et est supposé homogène dans le système.

## 2.3 Dynamique générale du système

### 2.3.1 Équations générales du système dynamique

Les équations suivantes régissent l'évolution temporelle de la ressource inorganique et des groupes de phytoplancton :

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= \underbrace{\tau(C(t) - R)}_{\text{mélange}} - \underbrace{\delta \sum_{i=0}^2 G_{P_i} P_i}_{\text{photosynthèse}} + \underbrace{m\mathcal{M}^2}_{\text{mortalité}} + \underbrace{(1 - \epsilon)(G_{\mathcal{M}\mathcal{M}} + G_{\mathcal{Z}\mathcal{Z}})}_{\text{résidus alimentaires}} + \underbrace{(1 - w)\epsilon G_{A_{max}} A_{max}}_{\text{limite de croissance}} \\ \frac{dP_i}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - P_i)}_{\text{mélange}} + \left[ \underbrace{\delta G_{P_i}}_{\text{photosynthèse}} - \underbrace{\rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{F_{\mathcal{Z}}} G_{\mathcal{Z}\mathcal{Z}} + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{F_{\mathcal{M}}} G_{\mathcal{M}\mathcal{M}}}_{\text{prédation}} \right] \cdot P_i \end{aligned}$$

Le taux de croissance du phytoplancton  $G_{P_i}$  dépend de la lumière et de la disponibilité des nutriments (Tableau 2.2). Le seul terme de perte pour le phytoplancton est la prédation par les différents groupes de zooplancton. La ressource inorganique  $R$  est absorbée par le phytoplancton et est réapprovisionnée par la mortalité et l'excrétion du zooplancton.

L'évolution temporelle des différents groupes de zooplancton est calculée selon l'ensemble d'équations suivant :

$$\begin{aligned} \frac{dU}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - U)}_{\text{mélange}} + \left[ \underbrace{\epsilon G_U}_{\text{croissance}} - \underbrace{\frac{1}{F_{\mathcal{M}}} G_{\mathcal{M}\mathcal{M}}}_{\text{prédation}} \right] \cdot U \\ \frac{dJ_0}{dt} &= \left[ - \underbrace{\tau}_{\text{mélange}} + \underbrace{(1 - v)\epsilon G_{J_0}}_{\text{croissance et transition}} - \underbrace{\frac{1}{F_{\mathcal{M}}} G_{\mathcal{M}\mathcal{M}}}_{\text{prédation}} \right] \cdot J_0 + \underbrace{w\epsilon G_{A_0} A_0}_{\text{reproduction}} \\ \forall s \in [1, \frac{N_S}{2} - 1], \frac{dJ_s}{dt} &= \left[ - \underbrace{\tau}_{\text{mélange}} + \underbrace{(1 - v)\epsilon G_{J_s}}_{\text{croissance et transition}} - \underbrace{\frac{1}{F_{\mathcal{M}}} G_{\mathcal{M}\mathcal{M}}}_{\text{prédation}} \right] \cdot J_s + \underbrace{v\epsilon G_{J_{s-1}} J_{s-1}}_{\text{transition}} + \underbrace{w\epsilon G_{A_s} A_s}_{\text{reproduction}} \\ \frac{dA_0}{dt} &= \left[ - \underbrace{\tau}_{\text{mélange}} + \underbrace{(1 - w)(1 - v)\epsilon G_{A_0}}_{\text{croissance, reproduction et transition}} - \underbrace{m\mathcal{M}}_{\text{mortalité}} \right] \cdot A_0 + \underbrace{v\epsilon G_{J_{N_S/2-1}} J_{N_S/2-1}}_{\text{transition}} \\ \forall s \in [1, \frac{N_S}{2} - 2], \frac{dA_s}{dt} &= \left[ - \underbrace{\tau}_{\text{mélange}} + \underbrace{(1 - w)(1 - v)\epsilon G_{A_s}}_{\text{croissance, reproduction et transition}} - \underbrace{m\mathcal{M}}_{\text{mortalité}} \right] \cdot A_s + \underbrace{(1 - w)v\epsilon G_{A_{s-1}} A_{s-1}}_{\text{transition}} \\ \frac{dA_{max}}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - A_{max})}_{\text{mélange}} - \underbrace{m\mathcal{M}A_{max}}_{\text{mortalité}} + \underbrace{(1 - w)v\epsilon G_{A_{N_S/2-2}} A_{N_S/2-2}}_{\text{transition}} \end{aligned}$$

La formulation des différents termes utilisés dans cet ensemble d'équations est détaillée dans le tableau 2.2 (Parties IV et V). Tous les groupes de zooplancton se nourrissent des trois classes de taille de phytoplancton. En outre, le mésozooplancton se nourrit de microzooplancton strict et de juvéniles. Le taux d'alimentation



s'exprime en fonction de la quantité de nourriture disponible ( $F_Z$  pour le microzooplancton strict et les juvéniles,  $F_M$  pour le mésozooplancton). Il est paramétré selon une fonction de Holling de type III qui améliore la stabilité du modèle [Gentleman+, 2008], voir fig. 2.2.

Pour chaque mésozooplancton mature  $A_s$ , une partie de la nourriture assimilée  $w$  est allouée à la reproduction et est transférée dans le sous-compartiment de juvéniles  $J_s$ . Le reste de la nourriture assimilée est utilisé pour la croissance, ce qui entraîne un transfert vers la classe de taille adjacente à un taux  $v$ . La valeur de ce paramètre dépend du nombre de classes de taille et de la distribution présumée des tailles au sein de chaque classe de taille (voir section 2.3.2). Pour la plus grande classe de taille de mésozooplancton mature  $A_{max}$ , aucune croissance de taille n'est possible. Ainsi, la quantité de nourriture assimilée qui entraînerait une augmentation de la taille est redirigée vers la ressource inorganique (nous appelons ce terme limite de croissance). De plus, nous supposons que la couche externe du modèle ne contient que des stades de vie matures pour le mésozooplancton.

Les dynamiques globales des compartiments du mésozooplancton  $\mathcal{M}$  (eq. 2.6) et du microzooplancton  $\mathcal{Z}$  (eq. 2.5) peuvent être obtenues en additionnant les termes des différents sous-compartiments :

$$\frac{dZ}{dt} = \underbrace{\tau(Q_{min} - Z)}_{\text{mélange}} + \underbrace{\epsilon G_Z Z}_{\text{croissance nette}} - \underbrace{\frac{Z}{F_M} G_M \mathcal{M}}_{\text{prédation}} \quad (2.5)$$

$$\begin{aligned} & + \underbrace{w \epsilon G_M \mathcal{M}}_{\text{reproduction}} - \underbrace{v \epsilon G_{J_{N_s/2-1}} J_{N_s/2-1}}_{\text{maturation}} \\ \frac{dM}{dt} & = \underbrace{\tau(Q_{min} - M)}_{\text{mélange}} + \underbrace{(1-w) \epsilon G_M \mathcal{M}}_{\text{croissance nette}} - \underbrace{m M^2}_{\text{mortalité}} \\ & + \underbrace{v \epsilon G_{J_{N_s/2-1}} J_{N_s/2-1}}_{\text{maturation}} - \underbrace{(1-w) \epsilon G_{A_{max}} A_{max}}_{\text{limite de croissance}} \end{aligned} \quad (2.6)$$

### 2.3.2 Approche en spectre de taille discret

**Description générale** Le phytoplancton est divisé en trois classes de taille croissante. La constante de demi-saturation des nutriments augmente avec la taille [Eppley+, 1969; Edwards+, 2012]. Le taux de croissance maximal est maintenu constant avec la taille. La préférence du zooplancton pour le phytoplancton varie également avec la taille : le microzooplancton se nourrit préférentiellement de petit phytoplancton, tandis que le mésozooplancton se nourrit de grand phytoplancton. Les préférences alimentaires sont identiques pour tous les groupes au sein de chaque grand compartiment zooplanctonique (microzooplancton et mésozooplancton).

Nous considérons une subdivision des deux compartiments zooplanctoniques métazoaires en classes de taille de largeur égale dans l'espace logarithmique. Le centre de chaque classe de taille est défini comme suit :  $l_s = l_{min} \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)^{\frac{2s+1}{2N_s}}$  où  $s \in [0, N_s - 1]$ . La largeur de chaque classe de taille est  $\Delta \ln(l_s) = \frac{1}{N_s} \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)$  dans l'espace logarithmique et est donc constante. Nous définissons le facteur de longueur de la classe de taille  $X_s$  par  $L(X_s) = \frac{2s+1}{2N_s}$ . Ce facteur varie entre 0 et 1.

Le taux d'ingestion maximal des différentes classes de zooplancton est fixé selon la relation allométrique proposée par [Hansen+, 1997] (eq. 2.9). La constante de demi-saturation utilisée dans la paramétrisation du taux d'alimentation est supposée indépendante de la taille car les observations ne suggèrent pas de variations significatives avec la taille [Hansen+, 1997]. Le taux de transition  $v$  entre les différentes classes de taille est calculé en supposant que la pente du spectre de taille de la biomasse au sein de chaque classe de taille est constante dans un espace log-log. Cette pente vaut -1 lorsque la taille est exprimée en volume (ou en poids, voir chapitre 1, Section 2.1.1, fig. 1.5) et -3 lorsqu'elle est exprimée en longueur, conformément à l'étude séminale de [Sheldon+, 1972], ce qui correspond à une biomasse identique pour deux intervalles de

Symbole	Expression (s'il y a lieu)	Description
$R$		<b>I. VARIABLES D'ÉTAT</b> Ressource inorganique ( $PO_4^{3-}$ )
$P_i$		$i$ -ème classe de taille de phytoplancton
$U$		Microzooplancton unicellulaire
$J_s$		$s$ -ième classe de taille des métazoaires juvéniles
$A_s$		$s$ -ième classe de taille des métazoaires matures
$A_{max}$	$= A_{N_S/2-1}$	Dernière classe de taille des métazoaires matures
$N_S$		Nombre de classes de taille des métazoaires
$\mathcal{P}$	$= \sum_{i=0}^2 P_i$	Phytoplancton total
$\mathcal{Z}$	$= U + \sum_{s=0}^{N_S-1} J_s$	Microzooplancton total
$\mathcal{M}$	$= \sum_{s=0}^{N_S-1} A_s$	Mésozooplancton total
$\tau$		<b>II. FORÇAGES EXTERNES</b> Taux de dilution
$T$		Période de la fonction créneau du chemostat
$C_0$		Concentration maximale en nutriment du flux entrant
$\theta$		Ratio Nutriment : Carbone de la matière organique
$C(t)$	$= C_0 \theta^{k \lfloor t \in [kT, kT + \frac{T}{2}] \rfloor} \mathbb{1}_{\{t > 1\}}$	Concentration en nutriment dans le flux entrant
$I$		Intensité lumineuse
$Q_{min}$		Seuil de réserve d'organismes
$K^L$		<b>III. PHOTOSYNTÈSE</b> Constante de saturation en lumière du phytoplancton
$\psi$	$= 1 - e^{-\frac{I}{K^L}}$	Facteur de limitation par la lumière du phytoplancton
$K_{P_i}^N$		Constante de demi-saturation en nutriments du phytoplancton $P_i$
$S_{P_i}$	$= \frac{R}{K_{P_i}^N + R}$	Facteur de limitation par les nutriments du phytoplancton $P_i$
$g_P$		Taux de croissance maximal du phytoplancton
$G_{P_i}$	$= g_P \psi S_{P_i}$	Taux de croissance du phytoplancton $P_i$
$\delta$		Efficacité de la photosynthèse
$\rho_{P_i, \mathcal{Z}}$		<b>IV. PRÉDATION</b> Préférence du microzooplancton pour le phytoplancton $P_i$
$\rho_{P_i, \mathcal{M}}$		Préférence du mésozooplancton pour le phytoplancton $P_i$
$F_{\mathcal{Z}}$	$= \sum_{i=0}^2 \rho_{P_i, \mathcal{Z}} P_i$	Nourriture disponible pour le microzooplancton
$F_{\mathcal{M}}$	$= \sum_{i=0}^2 \rho_{P_i, \mathcal{M}} P_i + \mathcal{Z}$	Nourriture disponible pour le mésozooplancton
$K^G$		Constante de demi-saturation en nourriture du zooplancton
$S_{\mathcal{Z}}$	$= \frac{F_{\mathcal{Z}}}{K^G + F_{\mathcal{Z}}}$	Réponse fonctionnelle du microzooplancton à la nourriture
$S_{\mathcal{M}}$	$= \frac{F_{\mathcal{M}}}{K^G + F_{\mathcal{M}}}$	Réponse fonctionnelle du mésozooplancton à la nourriture
$g_{\mathcal{Z}}$		Taux d'ingestion maximal du zooplancton $z \in \mathcal{Z} \cup \mathcal{M}$
$g_{\mathcal{Z}}^{\#}$	$= \frac{1}{\mathcal{Z}} \sum_{z \in \mathcal{Z}} z g_{\mathcal{Z}}$	Taux d'ingestion maximal moyen du microzooplancton
$g_{\mathcal{M}}^{\#}$	$= \frac{1}{\mathcal{M}} \sum_{m \in \mathcal{M}} m g_m$	Taux d'ingestion maximal moyen du mésozooplancton
$G_{\mathcal{Z}}$	$= g_{\mathcal{Z}} S_{\mathcal{Z}}$	Taux d'ingestion du groupe de microzooplancton $z \in \mathcal{Z}$
$G_m$	$= g_m S_{\mathcal{M}}$	Taux d'ingestion du groupe de mésozooplancton $m \in \mathcal{M}$
$G_{\mathcal{Z}}$	$= g_{\mathcal{Z}}^{\#} S_{\mathcal{Z}}$	Taux d'ingestion moyen du microzooplancton
$G_{\mathcal{M}}$	$= g_{\mathcal{M}}^{\#} S_{\mathcal{M}}$	Taux d'ingestion moyen du mésozooplancton
$\epsilon$		Efficacité de la croissance du zooplancton
$m$		Taux de mortalité quadratique des métazoaires matures
$w$		<b>V. REPRODUCTION ET CROISSANCE ONTEGÉNÉRIQUE</b> Fraction de la nourriture assimilée allouée à la reproduction
$v$		Taux de transition entre les classes de taille des métazoaires

TABLE 2.2 – Variables et paramètres du système d'EDP décrivant l'évolution temporelle des variables d'état du modèle PHYRE-MLC.

Terme	Formulation	Description
<b>PHYTOPLANCTON</b>		
$L(P_i)$	$= \frac{i+1}{4}$	Facteur longueur du phytoplancton $P_i$
$K_{P_i}^N$	$= \left( K_{min}^N + \left( K_{max}^N - K_{min}^N \right) L(P_i)^2 \right)$	Constante de demi-saturation en nourriture du phytoplancton $P_i$
<b>ZOOPLANCTON</b>		
$l_{min}$		Longueur minimale des métazoaires
$l_{max}$		Longueur maximale des métazoaires
$v$	$= \frac{N_s}{3 \ln \frac{l_{max}}{l_{min}}}$	Taux de transition entre les classes de tailles des métazoaires
$\rho_{P_i, Z}$	$= (1 - L(P_i)^2)$	Préférence du microzooplancton pour le phytoplancton $P_i$
$\rho_{P_i, M}$	$= L(P_i)^2$	Préférence du mésozooplancton pour le phytoplancton $P_i$
$g_M$		Moyenne géométrique des taux d'ingestion maximaux du mésozooplancton
$g_Z$		Moyenne géométrique des taux d'ingestion maximaux du microzooplancton
$L(J_s)$	$= \frac{2s+1}{2N_s}$	Facteur longueur des métazoaires juvéniles de classe de taille $J_s$
$L(A_s)$	$= \frac{N_s+2s+1}{2N_s}$	Facteur longueur des métazoaires matures de classe de taille $A_s$
$L(U)$	$= \frac{1}{4}$	Facteur longueur du microzooplancton strict $U$
<b>TAUX DE CROISSANCE ALLOMÉTRIQUES</b>		
$\ln g_s$	$= \ln g_Z + \alpha(L(U) - L(X_s)) \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)$	Taux d'ingestion maximal du zooplancton $X_s$

TABLE 2.3 – Paramètres et équations pour les paramétrisations basées sur la taille

taille égaux dans l'espace logarithmique. Les expressions pour le taux de transition et pour le taux d'ingestion maximal sont présentées dans le tableau 2.3 et leur calcul est détaillé dans les deux paragraphes suivants. Les formulations dépendantes de la taille, utilisées dans la configuration de notre modèle standard, sont listées dans le tableau 2.3.

**Dérivation du taux de transition** Soit  $B(W, t)$  la distribution de la biomasse sur le spectre de taille en  $\mu\text{molP L}^{-1} \text{pg}^{-1}$  avec  $W$  le poids en pg des organismes et  $t$  le temps en s. Nous faisons l'hypothèse que la pente log-log du spectre de taille est de  $-1$  c.-à-d. que

$$B(W, t) = \frac{A(t)}{W},$$

avec  $A(t)$  une fonction constante à  $t$  fixé.

Considérons la biomasse  $X_s(t)$  de la  $s^{\text{ième}}$  classe de taille pour laquelle  $W \in [W_s, W_{s+1}]$ . La biomasse  $\Delta X_s(t)$  d'individus transférés de la classe  $s$  à la classe  $s+1$ , c.-à-d. dépassant le poids  $W_{s+1}$ , durant un temps infinitésimal  $\delta t$  est

$$\Delta X_s(t) = \int_{W_{s+1}-\delta W}^{W_{s+1}} B(t, W) dW = A(t) \ln \frac{1}{1 - \frac{\delta W}{W_{s+1}}} = A(t) \frac{\delta W}{W_{s+1}} + o\left(\frac{\delta W}{W_{s+1}}\right), \quad (2.7)$$

avec  $\delta W$  la variation de poids d'un individu de poids  $W_{s+1}$  pendant  $\delta t$ . Au premier ordre,

$$\delta W = g_s(t) W_{s+1} \delta t, \quad (2.8)$$

$g_s$  étant le taux de croissance net des individus de la classe de taille  $s$ .

En combinant les équations (2.7) et (2.8),  $\Delta X_s(t)$  s'exprime :

$$\Delta X_s(t) = A(t) g_s \delta t + o(\delta t).$$

Par définition,

$$X_s(t) = \int_{W_s}^{W_{s+1}} B(t, W) dW = A(t) \ln \left( \frac{W_{s+1}}{W_s} \right),$$

donc

$$A(t) = \frac{X_s(t)}{\ln\left(\frac{W_{s+1}}{W_s}\right)},$$

Finalement,

$$\Delta X_s(t) \sim \frac{1}{\ln\left(\frac{W_{s+1}}{W_s}\right)} X_s(t) g_s(t) \delta t$$

Ainsi, la proportion de la croissance nette correspondant aux individus qui changent de classe de taille s'exprime :

$$v_s = \frac{1}{\ln\left(\frac{W_{s+1}}{W_s}\right)}.$$

Le poids est exprimé en fonction de la longueur par la relation allométrique suivante :  $W = al^3$  où  $a$  est une constante. De plus, la largeur de chaque classe de taille est  $\Delta \ln(l_s) = \frac{1}{N_s} \ln\left(\frac{l_{max}}{l_{min}}\right)$  dans l'espace logarithmique et est constante. Nous obtenons ainsi l'expression du taux de transition :

$$v_s = v = \frac{N_s}{3 \ln\left(\frac{l_{max}}{l_{min}}\right)}.$$

**Dérivation des taux de croissance maximaux pour les métazoaires** La taille des métazoaires varie dans l'intervalle  $[l_{min}, l_{max}]$ . L'intervalle de taille logarithmique a été divisé en deux sous-intervalles égaux : les tailles inférieures correspondent au microzooplancton, les tailles supérieures au mésozooplancton. La formulation générique du facteur longueur  $L(l)$ , défini comme une fonction variant linéairement de 0 à 1 dans l'espace des tailles logarithmiques du zooplancton, est la suivante :

$$L(l) = \frac{\ln \frac{l}{l_{min}}}{\ln \frac{l_{max}}{l_{min}}}.$$

La relation allométrique introduite par Hansen en 1997 est définie par

$$g(l) = g_{min} \left( \frac{l}{l_{min}} \right)^{-\alpha}, \quad (2.9)$$

avec  $g_{min} = g(l_{min})$  le taux de croissance maximal et  $\alpha$  le paramètre allométrique, fixé à 0.48 [Hansen+, 1997]. L'équation (2.9) peut être exprimée en fonction du facteur longueur comme

$$\ln g(l) = \ln g_{min} - \alpha L(l) \ln \frac{l_{max}}{l_{min}}.$$

$L(X)$  est le facteur longueur du groupe d'organismes  $X$ , et  $g_X$  est son taux de croissance maximal.  $g_Z$  est le taux de croissance maximal d'un individu dont le logarithme de la taille se situe au centre de l'intervalle logarithmique, supposé représenter la moyenne de l'ensemble du microzooplancton. Ce taux est fixé à une valeur communément utilisée dans les modèles de biogéochimie marine pour le microzooplancton unicellulaire ( $g_Z = 2.0 \text{ d}^{-1}$ ). Par définition, le facteur longueur moyen du microzooplankton est  $\frac{1}{4}$ . On en déduit que

$$\ln(g_{min}) = \ln(g_Z) + \frac{\alpha}{4} \ln \frac{l_{max}}{l_{min}}.$$

Sachant que  $L(U) = \frac{1}{4}$  (voir tableau 2.3), on en déduit l'expression du taux de croissance allométrique

pour le groupe d'organismes  $X$  en fonction de  $g_Z$  :

$$\ln g_X = \ln g_Z + \alpha(L(U) - L(X)) \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right). \quad (2.10)$$

## 2.4 Aspects techniques

Le modèle PHYRE-MLC est téléchargeable sous la forme d'un package à l'adresse suivante : <https://zenodo.org/record/5040857#.Yukv8i0itQI>

Le modèle requiert une installation de python 3. Le schéma d'intégration numérique est un schéma d'Euler explicite avec un pas de temps de 1 heure. Une simulation requiert 1'09" CPU par année. Les analyses ont été conduites en python et R.

## 3 Modèle PISCES-FFGM

Le modèle PISCES-FFGM, développé dans le cadre des études sur le macrozooplancton gélatineux filtreur présentées en chapitres 4 et 5, est un modèle de type PFT (voir section 1.3.1). Comme présenté dans le chapitre 1 section 5, en raison de son mode d'alimentation spécifique par filtration, de son rôle probablement important dans le cycle du carbone via la chute rapide de ses carcasses et pelotes fécales, et de sa biomasse potentiellement importante via les processus de pullulation, l'inclusion du macrozooplancton gélatineux filtreur comme nouveau PFT dans un modèle est pertinente (et a été récemment réalisée par [Luo+, 2022]).

### 3.1 Composante biogéochimique

Le modèle de biogéochimie marine utilisé dans les études présentées dans les chapitres 4 et 5 est une version révisée de PISCES-v2 (cases grises dans le panel de gauche fig. 2.3). Il inclut la représentation de cinq nutriments ( $Fe$ ,  $NH_4^+$ ,  $Si$ ,  $PO_4^{3-}$  et  $NO_3^-$ ), deux groupes de phytoplancton (diatomées et nanophytoplancton, notés  $D$  et  $N$ ), deux classes de taille de zooplancton (micro- et mésozooplancton, notées  $Z$  et  $M$ ) et une représentation explicite de la matière organique particulaire et dissoute, pour un total de 24 variables pronostiques (traceurs). Une description complète du modèle est présentée dans l'article de référence du modèle PISCES-v2 [Aumont+, 2015].

Dans la version utilisée ici, deux groupes de macrozooplancton ont été ajoutés, l'un correspondant au macrozooplancton générique (ci-après dénommé MG, voir panel de gauche fig. 2.3) et l'autre au macrozooplancton gélatineux filtreur (ci-après dénommé MGF, voir panel de gauche fig. 2.3). Comme pour le micro- et le mésozooplancton dans la version standard de PISCES, la composition stœchiométrique C :N :P des deux groupes de macrozooplancton est supposée constante. En plus de leur biomasse de carbone, deux traceurs supplémentaires ont été introduits dans le modèle pour chaque groupe de macrozooplancton, correspondant aux biomasses de carbone de leurs pelotes fécales et de leurs carcasses (voir fig. 2.3). Comme les deux groupes de macrozooplancton ont une stœchiométrie Fe :C constante et se nourrissent de phytoplancton et de particules qui ont une stœchiométrie Fe :C flexible (Eq. 16 à 20 dans [Aumont+, 2015]), deux compartiments représentant la teneur en fer des pelotes fécales des deux groupes de macrozooplancton ont été ajoutés. Ces deux derniers ne seront pas considérés dans le cadre de ce manuscrit. Le panel de gauche de la figure 2.3 résume les traceurs et les interactions nouvellement introduits dans PISCES pour cette étude. Dans les équations présentées ci-après, les variables d'états sont exprimées en quantité de carbone. Le nouveau modèle est appelé PISCES-FFGM, FFGM étant l'acronyme de la traduction anglophone de macrozooplancton gélatineux filtreur, "*Filter-feeding Gelatinous Macrozooplankton*".

## 3.2 Composante physique

L'océan est un fluide qui peut être décrit par les équations de Navier-Stokes, ainsi qu'une équation d'état non linéaire qui couple les deux traceurs actifs (température et salinité) à la densité du fluide. L'ajout d'hypothèses physiques permet d'établir un système non linéaire d'équations aux dérivées partielles, appelé équations primitives. Ces hypothèses sont : la sphéricité de la Terre (le vecteur gravité est orthogonal à la surface en un point donné, et sa norme est indépendante de la latitude), l'hypothèse de la couche mince (la profondeur de l'océan est négligeable par rapport au rayon terrestre), l'hypothèse de fermeture turbulente (l'effet des processus de fine échelle s'exprime par des termes de grandes échelles), l'approximation de Boussinesq (les variations de densité n'affectent que la flottabilité du fluide), l'hypothèse hydrostatique (le moment vertical des équations se résume à un équilibre entre le gradient de pression vertical et la force de flottabilité), l'hypothèse d'incompressibilité (la divergence de la vitesse est nulle en tout point du champ) et la simplification du terme de Coriolis (termes en cosinus de la latitude négligés). Malgré ces hypothèses, la résolution analytique du système obtenu requiert des approximations supplémentaires [Gurvan+, 2022]. Cependant, la discrétisation de ces équations primitives, c'est-à-dire la transformation des équations continues en une suite d'opérations finies sur des variables discrètes pouvant être traduites en langage informatique, permet la résolution numérique du système d'équations.

Le modèle NEMO (« Nucleus for European Modelling of the Ocean ») résout ces équations primitives de la (thermo-) dynamique océanique. Le système d'équations primitives est adapté aux problèmes régionaux et globaux de circulation océanique. Les variables pronostiques sont le champ de vitesse tridimensionnel, la hauteur d'eau, la température et la salinité. NEMO permet ensuite le transport des traceurs biogéochimiques en ligne (modèle biogéochimique couplé au modèle d'océan) et hors ligne (modèle biogéochimique forcé par des champs issus du modèle d'océan).

Dans les études présentées en chapitres 4 et 5, le modèle biogéochimique PISCES-FFGM est exécuté en mode hors ligne avec des champs dynamiques identiques à ceux utilisés dans [Aumont+, 2015]. Ces champs dynamiques climatologiques (ainsi que les fichiers d'initialisation) peuvent être obtenus sur le site web de NEMO ([www.nemo-ocean.eu](http://www.nemo-ocean.eu)) et ont été produits en utilisant une configuration ORCA2-LIM [Madec, 2008]. La résolution spatiale est d'environ  $2^\circ$  avec une résolution méridienne renforcée à  $0,5^\circ$  dans la région de l'équateur. Le modèle comporte 30 couches verticales dont l'épaisseur augmente de 10 m à la surface à 500 m au fond. Les grilles horizontale et verticale utilisées sont illustrées dans la figure 2.4.

## 3.3 Dynamique générale du système

### 3.3.1 Présentation des variables

Les équations régissant la dynamique des 24 traceurs initialement présents dans PISCES-v2 sont décrites dans la publication associée : [Aumont+, 2015]. Cette section décrit les équations associées aux compartiments nouvellement introduits dans le modèle PISCES-FFGM.

Nous présentons d'abord l'équation générique décrivant la dynamique des deux groupes de macrozooplancton, puis nous exposons les choix de modélisation que nous avons faits pour différencier les deux groupes d'organismes. Tous les symboles et définitions sont résumés dans le Tableau 2.4.

### 3.3.2 Dynamique du macrozooplancton

L'évolution temporelle des deux compartiments du macrozooplancton est régie par l'équation suivante :

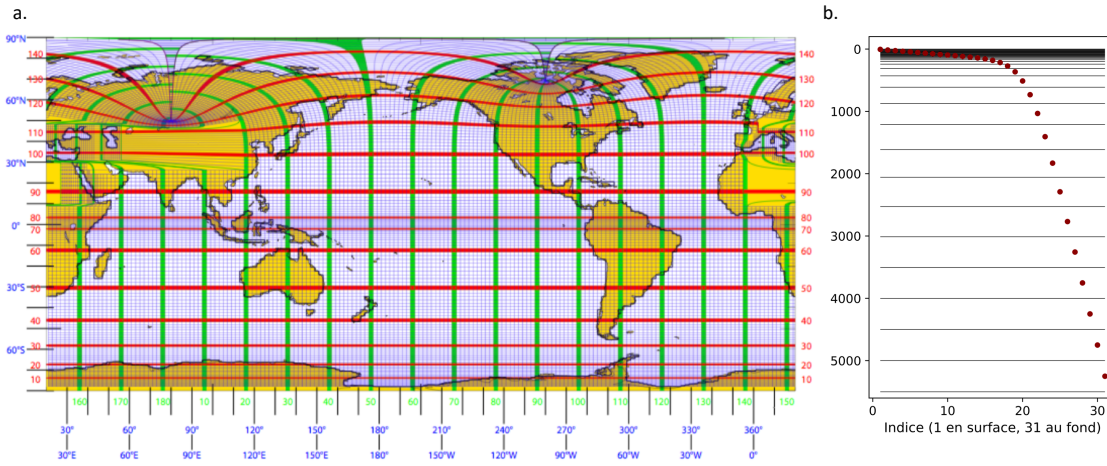


FIGURE 2.4 – **La grille d'océan de PISCES-FFGM.** a. Grille horizontale : ORCA avec 2 degrés de résolution, les lignes vertes et rouges indiquent l'indexation des points de grille et la taille de la grille est  $182 \times 149$ . Figure issue du site web de NEMO (<https://www.nemo-ocean.eu>) b. Grille verticale : l'océan est divisé en 31 niveaux verticaux, dont les limites sont indiquées par les lignes verticales et le centre par les points. L'abscisse des points représente l'indice des couches verticales, 1 étant la surface et 31 la dernière couche au fond.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial X}{\partial t} = & \epsilon^X G_X (1 - \Delta(O_2)) f_X(T) X \\
 & - (m^X + m_c^X) f_X(T) (1 - \Delta(O_2)) X^2 \\
 & - r^X f_X(T) \left( \frac{X}{K_m + X} + 3\Delta(O_2) \right) X
 \end{aligned} \tag{2.11}$$

Cette équation est similaire à celle utilisée pour le micro- et le mésozooplancton dans le modèle PISCES-v2. Dans cette équation,  $X$  est la biomasse du groupe de macrozooplancton considéré ( $MG$  ou  $MGF$ ), et les trois termes du côté droit représentent la croissance, la mortalité quadratique et la mortalité linéaire.  $\epsilon^X$  est l'efficacité de la croissance. Ce terme est dépendant de la qualité de la nourriture (voir eq. 27a et 27b dans [Aumont+, 2015]). La mortalité quadratique est divisée en deux termes : une mortalité liée à la prédation par des niveaux trophiques supérieurs non représentés ( $m^X$ ) et une mortalité liée aux maladies et à la sénescence ( $m_c^X$ ). Tous les termes de cette équation ont la même dépendance à la température, représentée par la fonction  $f_X(T)$ , correspondant à un Q10 de 2.14 (c'est-à-dire qu'une augmentation de la température de 10 Kelvin se traduit par une multiplication du taux considéré par 2.14, voir Eq. 25a et 25b dans [Aumont+, 2015]), identique au Q10 pour le mésozooplancton dans PISCES-v2 et selon [Buitenhuis+, 2006]. La mortalité linéaire est accrue et le taux de croissance est réduit pour des niveaux d'oxygène très bas, car nous supposons que le macrozooplancton n'est pas capable de survivre en milieu anoxique ( $\Delta(O_2)$  varie entre 0 dans des conditions totalement oxiques et 1 dans des conditions totalement anoxiques, voir Eq. 57 dans [Aumont+, 2015]).

La différence entre les deux groupes de macrozooplancton réside dans la description du terme  $G_X$ , c'est-à-dire du taux d'ingestion.  $G_X$  dépend de la disponibilité de nourriture pour  $X$ . Nous distinguons deux comportements de prédation : l'alimentation sur les particules en suspension (broutage) et l'alimentation sur le flux de particules (alimentation par flux, voir section 1.3.1).

Le broutage dépendant de la concentration est basé sur une paramétrisation de type Michaelis-Menten (Holling type II, voir fig. 2.2) avec un seuil [Gentleman+, 2003]. Le taux de broutage de  $X$  sur la proie  $I$ ,

Symbol	Description
<b>I. VARIABLES D'ÉTAT</b>	
$P$	Nanophytoplancton
$D$	Diatomées
$Z$	Microzooplancton
$M$	Mesozooplancton
$MG$	Macrozooplancton Générique
$MGF$	Macrozooplancton Gélatineux Filtreur
$Ca_{MGF}$	Carcasses du MGF
$Fp_{MGF}$	Pelotes fécales du MGF
$Ca_{MG}$	Carcasses du MG
$Fp_{MG}$	Pelotes fécales du MG
$POC$	Carbone organique particulaire (Petites particules)
$GOC$	Carbone organique particulaire (Grandes particules)
<b>II. VARIABLES PHYSIQUES</b>	
$T$	Temperature
$\Delta O_2$	Pauvreté en oxygène (varie entre 0 et 1)
<b>III. CROISSANCE</b>	
$\epsilon^X$	Éfficacité de la croissance de $X$
$\beta^X$	Taux d'assimilation de $X$
$g_{\max}^X$	Taux de broutage maximal de $X$
$K_G^X$	Constante de demi-saturation du broutage de $X$
$\rho_Y^X$	Préférence de $X$ pour $Y$
$Y_{\text{thresh}}^X$	seuil de disponibilité de $Y$ par $X$
$F_{\text{thresh}}^X$	seuil de nourriture pour $X$
$w_X$	vitesse de chute des particules $X$
$ff_m^X$	$X$ taux d'alimentation par flux
$m^X$	$X$ mortalité quadratique
$m_c^X$	$X$ mortalité quadratique non prédatrice
$r^X$	$X$ mortalité linéaire
$K_m$	constante de demi-saturation pour la mortalité
$\alpha$	taux de reminéralisation
<b>IV. COLMATAGE</b>	
$C_{th}$	seuil de colmatage
$C_{sh}$	sensibilité du colmatage au seuil

TABLE 2.4 – Variables et paramètres du système d'EDP décrivant l'évolution temporelle des variables d'état du modèle PISCES-FFGM.

$g^X(I)$  est décrit par les équations 2.12 2.13 et 2.14.

$$F^X = \sum_J \rho_J^X \max(0, J - J_{\text{thresh}}^X) \quad (2.12)$$

$$F_{\text{lim}}^X = \max(0, F^X - \min(0.5F^X, F_{\text{thresh}}^X)) \quad (2.13)$$

$$g^X(I) = g_{\max}^X \frac{F_{\text{lim}}^X}{F^X} \frac{\rho_I^X \max(0, I - I_{\text{thresh}}^X)}{K_G^X + \sum_J \rho_J^X J} \quad (2.14)$$

où  $F^X$  est la nourriture disponible pour  $X$ ,  $g_{\max}^X$  est le taux maximal de broutage par  $X$ ,  $F_{\text{thresh}}^X$  est le seuil d'alimentation pour  $X$ ,  $I_{\text{thresh}}^X$  est le seuil du groupe  $I$  pour  $X$ ,  $K_G^X$  est la constante de demi-saturation pour le broutage par  $X$ ,  $\rho_I^X$  est la préférence de  $X$  pour le groupe  $I$ .

L'alimentation par flux est une stratégie qui consiste à capter les particules qui chutent verticalement dans la colonne d'eau. C'est la stratégie adoptée par certaines espèces de zooplancton qui déploient des pièges à particules [Jackson, 1993]. Le taux d'alimentation par flux dépend donc du flux de particules, c'est-à-dire du



produit de la concentration des particules par leur vitesse de chute (eq. 2.15).

$$ff^X(I) = ff_{\max}^X w_I I \quad (2.15)$$

où  $ff^H(I)$  est le taux d'alimentation par flux de la proie  $X$  sur la particule  $I$ ,  $ff_{\max}^X(I)$  est le taux maximal d'alimentation par flux de la proie  $X$  sur la particule  $I$ ,  $w_I$  est la vitesse verticale de descente des particules  $I$ .

**Pour le macrozooplancton générique :** MG, à savoir le macrozooplancton générique, représente principalement les grands crustacés, tels que les euphausiacées (krill) ou les grands copépodes. Sa paramétrisation est similaire à celle du mésozooplancton (Eq. 28 à 31 dans [Aumont+, 2015]). Le MG se nourrit sur le flux de petites et grandes particules (POC et GOC) ainsi que sur le flux de carcasses et de pelotes fécales produites à la fois par les MG et les MGF (Eq. 2.17). Nous supposons que la proportion de MG s'alimentant sur le flux de particules est proportionnelle au rapport entre la nourriture potentielle disponible dans le flux de particules et la nourriture potentielle disponible totale (c'est à dire les particules en chute et en suspension, Eq. 2.18 et 2.19). Le MG se nourrit aussi sur les particules en suspension. Nous supposons que ce broutage est contrôlé uniquement par la taille des proies, supposées environ 1 à 2 ordres de grandeur plus petites que leurs prédateurs ; [Fenchel, 1988 ; Hansen+, 1994]. Ainsi, les MG se nourrissent préférentiellement de mésozooplancton, mais aussi, dans une moindre mesure, de microzooplancton, de gros phytoplancton et de petites particules (Eq. 2.16 et 2.21, fig. 2.3 panel de gauche).

$$G_{MG}^g = g^{MG}(P) + g^{MG}(D) + g^{MG}(POC) + g^{MG}(GOC) + g^{MG}(Z) + g^{MG}(M) \quad (2.16)$$

$$G_{MG}^{\max ff} = ff^{MG}(GOC) + ff^{MG}() + ff^{MG}(Ca_{MG}) + ff^{MG}(Fp_{MG}) + ff^{MG}(Ca_{MGF}) + ff^{MG}(Fp_{MGF}) \quad (2.17)$$

$$E_{MG}^{ff} = \frac{G_{MG}^{\max ff}}{G_{MG}^g + G_{MG}^{\max ff}} \quad (2.18)$$

$$G_{MG}^{ff} = G_{MG}^{\max ff} E_{MG}^{ff} \quad (2.19)$$

$$G^{MG} = G_{MG}^{ff} + G_{MG}^g \quad (2.20)$$

$$\rho_M^{MG} \gg \rho_D^{MG} = \rho_Z^{MG} \quad (2.21)$$

avec  $E_{MG}^{ff}$  la proportion d'organismes s'alimentant sur le flux de particules,  $G_{MG}^{\max ff}$  le flux de nourriture potentielle disponible,  $G_{MG}^{ff}$  l'ingestion effective de particules issues du flux de particules,  $G_{MG}^g$  l'ingestion par broutage et  $\rho_Y^X$  la préférence du prédateur  $X$  pour la proie (organisme ou particule)  $Y$ .

**Pour le macrozooplancton gélatineux filtreur :** Les MGF représentent les grands tuniciers pélagiques (c'est-à-dire les salpes, les pyrosomes et les doliolides mais pas les appendiculaires). Les tuniciers pélagiques sont tous des filtreurs très efficaces et ont donc accès à une large gamme de tailles de proies, des bactéries au mésozooplancton [Acuña, 2001 ; Sutherland+, 2010 ; Bernard+, 2012 ; Ambler+, 2013] (voir chapitre 1 section 5). Il n'y a en revanche pas de preuves solides que le MGF se nourrisse de mésozooplancton. Par conséquent, nous supposons dans notre modèle que le MGF est suspensivore (*i.e.* avec un broutage dépendant de la concentration, voir eq. 2.12, 2.13 et 2.14), et qu'il se nourrit avec des préférences identiques sur les deux groupes de phytoplancton ( $D$  et  $P$ ) ainsi que sur le microzooplancton ( $Z$ ) (Eq. 2.22 et 2.23, Fig. 2.3 panel

de gauche). Il peut également se nourrir de petites particules (*POC*, [Sutherland+, 2010]) (Eq. 2.22, Fig. 2.3 panel de gauche).

$$G_{MGF} = g^{MGF}(P) + g^{MGF}(D) + g^{MGF}(POC) + g^{MGF}(GOC) + g^{MGF}(Z) + g^{MGF}(M) \quad (2.22)$$

$$\rho_D^{MGF} = \rho_N^{MGF} = \rho_Z^{MGF} \quad (2.23)$$

Le colmatage ("*clogging*" en anglais), défini comme la saturation de l'appareil de filtration d'un organisme par des niveaux élevés de matières particulaires, est un mécanisme peu documenté pour le MGF, mais il a été observé [Harbison+, 1986; Perissinotto+, 1997] ou suggéré [Perissinotto+, 1998; Pakhomov, 2004; Kawaguchi+, 2004] pour certaines espèces de salpes. Contrairement à d'autres groupes de macrozooplancton, il a été démontré que la biomasse des salpes reste relativement faible à des concentrations élevées de chlorophylle [Heneghan+, 2020]. Nous avons donc introduit dans PISCES-FFGM la possibilité d'ajouter un terme de colmatage pour le MGF. Lorsque cette option est activée, le taux d'ingestion effectif du MGF ( $G_{MGF}$ , voir Eq. 2.24) est modulé par une fonction de colmatage  $F_C(Chl)$  inspirée de la paramétrisation proposée par [Zeldis+, 1995] (eq. 2.25).

$$G_{MGF}^{CLG} = G_{MGF} \times F_C(Chl) \quad (2.24)$$

$$F_C(Chl) = 1 - \frac{1}{2} (1 + \text{ERF}(C_{sh}(Chl - C_{th}))) \quad (2.25)$$

Dans cette équation,  $C_{th}$  est le seuil de colmatage, c'est-à-dire la concentration en chlorophylle pour laquelle le taux de croissance est divisé par deux par rapport au taux en absence de représentation du colmatage,  $C_{sh}$  est la sensibilité du colmatage, il caractérise la vitesse du passage d'état non colmaté à un état complètement colmaté lorsque la concentration en chlorophylle varie autour du seuil de colmatage. ERF est la fonction d'erreur de Gauss.

### 3.3.3 Dynamique des carcasses et des pelotes fécales

L'équation 2.26 décrit la dynamique des carcasses dans PISCES-FFGM ( $X=MGF$  ou  $X=MG$ ). Les carcasses,  $Ca_{MGF}$  et  $Ca_{MG}$ , sont issues de la mortalité quadratique due aux maladies (terme en  $m_c$  dans l'équation 2.11) et de la mortalité linéaire (terme en  $r$  dans l'équation 2.11) du MGF et du MG. Les termes de perte comprennent un terme dépendant de la température représentant la reminéralisation par les organismes saprophages et l'alimentation par flux par le MG. La reminéralisation des carcasses est modélisée en utilisant un taux de dégradation spécifique dépendant de la température avec un  $Q_{10}$  de 1.9, identique à celui utilisé pour les petites et grandes particules (POC et GOC). En plus de la reminéralisation, les carcasses alimentent le MG se nourrissant sur le flux de particules (voir section précédente). Les pertes liées à l'alimentation par flux sont formalisées par deux termes : la nourriture ingérée par le MG qui dépend de la température et la matière non ingérée fractionnée par le processus d'alimentation par flux [Dilling+, 2000], que l'on suppose (en raison de l'absence de données suffisantes) égale à la partie ingérée à l'exception de la dépendance à la température.

$$\begin{aligned} \frac{\partial Ca_X}{\partial t} + w_{Ca_X} \frac{\partial Ca_X}{\partial z} &= m_c^X f_X(T) (1 - \Delta(O_2)) X^2 \\ &+ r^X f_X(T) \left( \frac{X}{K_m + X} + 3\Delta(O_2) \right) X \\ &- E_{MG}^{ff} ff^{MG}(Ca_X) (1 - \Delta(O_2)) f_{MG}(T) MG \\ &- E_{MG}^{ff} ff^{MG}(Ca_X) MG \\ &- \alpha f_\alpha(T) Ca_X \end{aligned} \quad (2.26)$$

Avec  $\alpha$  le taux de reminéralisation.

L'équation 2.27 décrit la dynamique des pelotes fécales dans PISCES-FFGM ( $X=MGF$  ou  $X=MG$ ). Les pelotes fécales,  $Fp_{MGF}$  et  $Fp_{MG}$ , sont issues d'une fraction fixe de la nourriture totale ingérée par les deux groupes de macrozooplancton (MG et MGF). Les termes de perte, comme pour les carcasses, comprennent un terme de reminéralisation dépendant de la température et un terme lié à l'alimentation par flux d'une partie du MG.

$$\begin{aligned} \frac{\partial Fp_X}{\partial t} + w_{Fp_X} \frac{\partial Fp_X}{\partial z} &= (1 - \beta^X) I_X^g (1 - \Delta(O_2)) f_X(T) X \\ &- E_{MG}^{ff} ff^{MG}(Fp_X) (1 - \Delta(O_2)) f_{MG}(T) MG \\ &- E_{MG}^{ff} ff^{MG}(Fp_X) MG \\ &- \alpha f_\alpha(T) Fp_X \end{aligned} \quad (2.27)$$

Avec  $\beta^X$  le taux d'assimilation de  $X$ .

### 3.4 Aspects techniques

La documentation complète ainsi que l'installation de la dernière version de NEMO (qui inclut PISCES-v2) est disponible en ligne sur le lien <https://www.nemo-ocean.eu>

La version modifiée PISCES-FFGM n'a pas été rendue publique, mais les climatologies obtenues seront disponibles en ligne.

Les ressources requises par PISCES-FFGM étant importantes, les simulations ont été réalisées sur un supercalculateur : le TGCC (Très Grand Centre de Calcul, <http://www-hpc.cea.fr/fr/complexe/tgcc.htm>) dans le cadre du projet gen0400. Le modèle est écrit dans le langage Fortran90. Les analyses ont été réalisées dans le langage Python 3. La consommation en ressources du modèle PISCES-FFGM sur la grille ORCA-2 avec un pas de temps de 3 heures est de 20 h CPU / an. Les simulations longues (500 ans) ont été réalisées sur 128 processeurs en parallèle.

## 4 Applications

Le tableau 2.5 résume les différentes caractéristiques des deux modèles. Les applications issues de ces deux modèles, ainsi que leur paramétrisation feront l'objet des chapitres 3 (PHYRE-MLC), 4 et 5 (PISCES-FFGM). Les autres applications potentielles seront discutées dans le chapitre conclusif (chapitre 6).

Caractéristique	PHYRE-MLC	PISCES-FFGM
Coût	69 s CPU par année simulée	76 800 s CPU par année simulée
Matériel informatique	Tourne sur un ordinateur portable moyen	Nécessite à minima un superordinateur
Structure	Système d'équations aux dérivées partielles Les variables d'états représentent les différents compartiments biogéochimiques	
Langage	Python	Fortran
Études analytiques	Possible avec peu d'hypothèses	Requiert de fortes simplifications
Paramétrisation	Possibilité de tester de nombreuses valeurs , mais pas d'observations	Nécessite la calibration in silico de certains paramètres , mais basé sur des données d'observations
Tests de sensibilités	Étude d'un large range de paramètres	Limité à quelques valeurs de paramètres Transports verticaux, horizontaux des traceurs, variabilité régionale. Mais limité en milieu côtier.
Représentation spatiale	Absent	Limité par la résolution du modèle Représentation précise de la physique de l'océan, représentation limitée de la biologie
Comparaison aux données	Limité à un point d'espace	Représentation réaliste mais peu de contrôle car basée sur d'autres simulations (modèle non couplé)
Complexité des processus	Élevée pour la biologie, faible pour la physique (non spatial)	Possible avec les scénarios RCP et SSP
Contrôle des facteurs environnementaux	Contrôle absolu mais représentation très idéalisée	Présent, mais fortes incertitudes
Changement climatique	Difficile à appliquer en raison de la physique simpliste	
Cycle du carbone	Absent	

TABLE 2.5 – Table comparative des caractéristiques de PISCES-FFGM et PHYRE-MLC.

# Chapitre 3

## Should we account for mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth in biogeochemical modeling ?

### Objectifs

Cette étude a pour but de comprendre l'impact des cycles de vie sur la dynamique du mésozooplancton et ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème planctonique. En particulier, elle cherche à caractériser les limites de la représentation largement dominante du mésozooplancton dans les modèles de biogéochimie marine, à savoir un compartiment unique au sein duquel tous les individus sont identiques, afin de fournir des conseils éclairés sur la nécessité ou non de complexifier leur représentation dans des études de modélisations futures.

### Sommaire

1	Introduction . . . . .	53
2	Materials and method . . . . .	55
	2.1 Model description . . . . .	55
	2.2 Alternative models . . . . .	58
	2.3 Numerical experiments . . . . .	61
3	Results . . . . .	62
	3.1 Standard model . . . . .	62
	3.2 Comparison between the standard and alternative models . . . . .	65
	3.3 Drivers of mesozooplankton dynamics . . . . .	66
	3.4 Sensitivity to the parameters . . . . .	68
4	Discussion . . . . .	69
	4.1 Limitations and prospects for improvement . . . . .	69
	4.2 Implications . . . . .	71
5	Conclusion . . . . .	72
6	Synthèse et transition vers le chapitre 4 . . . . .	72

**Abstract :** Mesozooplankton play a key role in marine ecosystems as they modulate the transfer of energy from phytoplankton to large marine organisms. In addition, they directly influence the oceanic cycles of carbon and nutrients through vertical migrations, fecal pellet production, respiration and excretion. Mesozooplankton are mainly made up of metazoans, which undergo important size changes during their life cycle, resulting in significant variations in metabolic rates. However, most marine biogeochemical models represent mesozooplankton as protists-like organisms. Here, we study the potential caveats of this simplistic representation by using a chemostat-like zero-dimensional model with four different Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton configurations in which the description of mesozooplankton ranges from protist-type organisms to using a size-based formulation including explicit reproduction and ontogenetic growth. We show that the size-based formulation strongly impacts mesozooplankton. First, it generates a delay of a few months in the response to an increase in food availability. Second, the increase in mesozooplankton biomass displays much larger temporal variations, in the form of successive cohorts, because of the dependency of the ingestion rate to body size. However, the size-based formulation does not affect smaller plankton or nutrient concentrations. A proper assessment of these top-down effects would require implementing our size-resolved approach in a 3-dimensional biogeochemical model. Furthermore, the bottom-up effects on higher trophic levels resulting from the significant changes in the temporal dynamics of mesozooplankton could be estimated in an end-to-end model coupling low and high trophic levels.

## 1 Introduction

Zooplankton play a pivotal role in the marine ecosystems because they are at the interface between primary producers and higher trophic levels. They are as such responsible for a large fraction of the energy transfer to fish [Beaugrand+, 2010 ; Carlotti+, 2010 ; Mitra+, 2014]. They are also key players in marine biogeochemical cycles as they convert a large fraction of the organic matter they consume to dissolved inorganic carbon and nutrient pools. Furthermore, they modulate the amount of organic matter that is exported to the interior of the ocean either through the sinking of fecal pellets and dead organisms [Henschke+, 2016 ; Steinberg+, 2017] and through diel and seasonal vertical migration [Emerson+, 1997 ; Packard+, 2013 ; Aumont+, 2018].

Assessment of trophic flows through zooplankton is difficult to perform due to insufficient data and methodological difficulties [Buitenhuis+, 2006 ; Everett+, 2017]. Nevertheless, several estimates on the global scale have been proposed for the magnitude of feeding by different zooplankton size classes on primary autotrophic producers, i.e. phytoplankton. Microzooplankton feeding is found to consume from 50% up to almost 80% of primary production (PP) and exerts thus a major top-down control on phytoplankton [Calbet+, 2004 ; Schmoker+, 2013]. Mesozooplankton respiration has been estimated as 10% to about 30% of global PP, both phytoplankton and microzooplankton contributing importantly to the diet of mesozooplankton [Calbet, 2001 ; HernándezLeón+, 2005].

A first separation that should be made within zooplankton is the distinction between protozoan unicellular organisms which can be referred to as microzooplankton and metazoan pluricellular organisms which are in general larger animals included in mesozooplankton and macrozooplankton [Carlotti+, 2010 ; Mitra+, 2014]. Despite the fact that protozoan zooplankton can have quite complex life-cycles, they share many similarities with phytoplankton except for their heterotrophy. Their size changes are limited to about doubling or halving of their cell volume, which involves small changes in their metabolic rates during their life history. On the other hand, metazoan zooplankton undergo large changes in their size, up to several orders of magnitude, over their life cycle. As a consequence, their metabolic rates change strongly over their life cycle history. Furthermore intraguild predation (cannibalism) is common in mesozooplankton, for instance among copepods and chaetognaths [Brodeur+, 1999 ; Basedow+, 2006 ; Ohman+, 2008].

Mathematical models of marine biogeochemistry and plankton dynamics have gained a considerable interest

over the last decades and are now a central plank in ecological, biogeochemical and climate-change studies. Most of the biogeochemical models used today find their roots in the NPZ formalism popularized by FASHAM et al. [Fasham+, 1990]. Their complexity has strongly increased by adding multiple limiting nutrients and multiple phytoplankton and zooplankton functional groups or size-classes [e.g., Moore+, 2001; Le Quééré+, 2005; Follows+, 2007; Ward+, 2012; Aumont+, 2015]. However, most of the effort has focused on the description of the nutrient-phytoplankton link. In comparison, the representation of zooplankton has received much less attention and is very often restricted to employing a few size-classes, generally only 2 corresponding to micro- and mesozooplankton, both considered as protist-like organisms [Sailley+, 2013]. Indeed, for the vast majority of past and current biogeochemical models, zooplankton act as a closure term for nutrient and carbon fluxes.

Physiologically Structured Population Models (PSPMs) [Metz+, 1986; Roos, 1997] is a class of models that are designed to investigate the dynamics of population controlled by size-dependent processes. PSPMs are based on a description of relevant processes at the individual level such as feeding, development, reproduction and mortality which depend on the environment (for instance, the amount of food) and on the state of the organism itself. As size controls most, if not all, of these processes, including feeding interactions, PSMPs are often constructed as size-resolved models [e.g., Persson+, 1998; Kooten+, 2007]. Indeed, this sub-class of PSPMs has been used to improve our understanding of the effects of ontogenetic growth at the population level [Roos, 2018] as well as at the community level [Roos, 2020]. In systems where size-structured predators feed on unstructured preys, cyclic cohort cycles may appear with periods depending on the competitive advantage between juveniles and adults [De Roos+, 2003b; De Roos+, 2003a; De Roos+, 2008]. This type of models may also exhibit alternative stable states, at least when adult and juvenile stages feed on different resources [Guill, 2009].

The complexity of size-structured PSPMs makes their application at the community level challenging, because they require a large set of species-specific parameters. As a more tractable alternative, aggregated stage-based approaches have been derived from PSPMs [De Roos+, 2008; Guill, 2009; Soudijn+, 2017]. However, even if they proved to be able to capture some of the properties of the PSPMs, this is not always the case and their predictions depend on the number of stages they represent [Guill, 2009]. Purely size-based models have been proposed to represent communities which reduce the complexity of PSPMs by assigning a single trait to differentiate between species. This trait can be size at maturation [Hartvig+, 2011] or maximum size [Maury+, 2013]. The structuring role of size at the community level is supported by marine observations that often show continuous and quasi-linear size spectra in logarithmic space [Sheldon+, 1972; Quinones+, 2003; Zhou+, 2009; Thompson+, 2013]. The dynamics of the abundance distribution is generally described by the well-known McKendrick von Foerster equation that combines an advection term along the size dimension corresponding to growth and some sink terms due to predation and other mortality processes [Guiet+, 2016]. Using these different approaches, numerous models at the population or community levels have been developed to study zooplankton and their response to both biotic and abiotic changes in their environment [e.g., Carlotti+, 2000; Flynn+, 2009; Zhou+, 2010; Pinceel+, 2016]. Some of these models have been integrated in biogeochemical models [e.g., Fennel, 2001; Baird+, 2007; Zhou+, 2010; SerraPompei+, 2020]. However, to our knowledge, the consequences of explicitly describing ontogenetic growth and reproduction of mesozooplankton have not been extensively explored, especially concerning biogeochemistry and plankton dynamics. Furthermore, no spatially-resolved biogeochemical modeling study includes such a detailed description of mesozooplankton community.

In this paper, we propose to investigate the consequences of an explicit description of individual growth and reproduction of a mesozooplankton community on the temporal dynamics of a simple NPZ-type plankton model. To achieve this goal, we have developed a suite of four different model configurations in which the description of mesozooplankton goes from the dominant representation in biogeochemical models, as protist-like organisms, to a consistent size-based formulation with reproduction and ontogenetic growth. These different

model configurations are used in a zero-dimensional chemostat setting in which the incoming nutrient levels are varied with time in order to assess the impact on the temporal dynamics of nutrient and plankton biomass.

## 2 Materials and method

### 2.1 Model description

**Model structure** This study is based on the simple biogeochemical model developed by [Mayersohn, 2018]. The state variables of this model represent a resource or a group of organisms whose temporal evolution is governed by an ordinary differential equation (ODE). These state variables are expressed in terms of their phosphorus content ( $\mu\text{molP L}^{-1}$ ). The original version is a classical NPZ model with three major types of compartments : nutrient, phytoplankton and zooplankton. The version developed for this study includes a subdivision of the zooplankton compartment to explicitly represent mesozooplankton size classes, and thus sexual reproduction and growth. Figure 3.1 summarizes the different (sub)compartments of the model and their interactions.

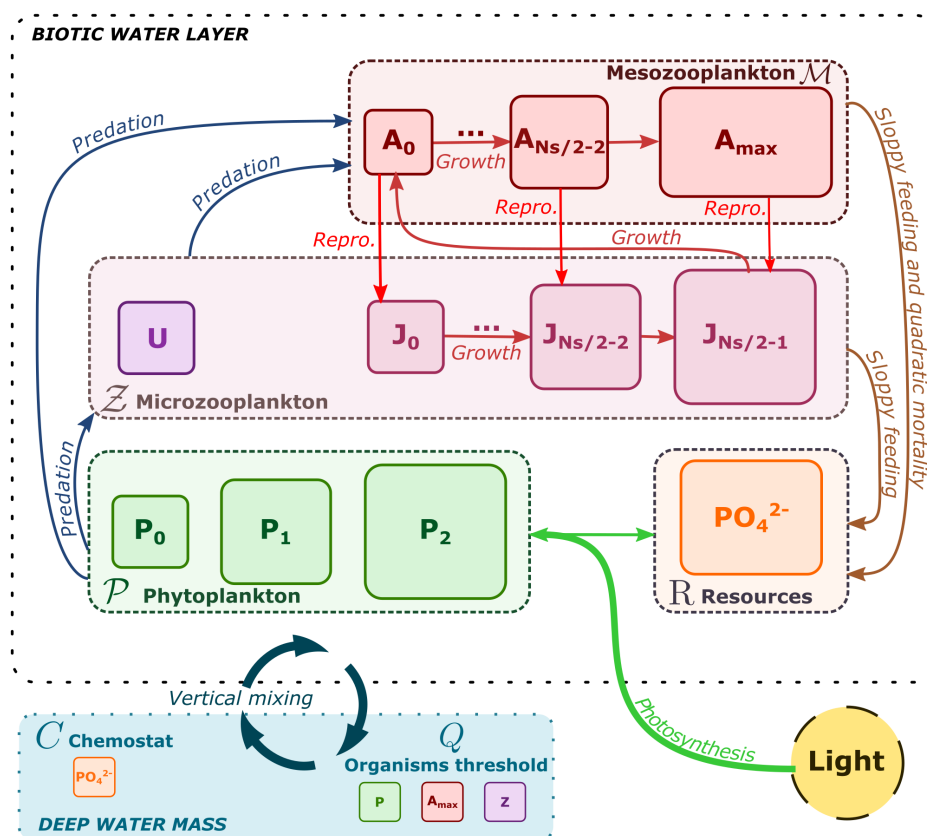


FIGURE 3.1 – **Model structure.** The dotted round squares are the major functional compartments. Plain round squares are the sub-compartments (i.e., Resources, Phytoplankton and Zooplankton). The thin arrows represent the flows between compartments or sub-compartments. Bold arrows represent the external forcings. The large round white dotted square is the modeled system, which is similar to a chemostat. The small round blue dotted square is the external medium with which our system is mixed. "Repro." claims for "Reproduction".

The model contains 4 main compartments (dotted round squares in figure 3.1), expressed in terms of



biomass or concentration, and each comprising one or more subcompartments (simple round squares in figure 3.1). Phosphate is the only resource considered here. Phytoplankton  $\mathcal{P}$  is divided into three size classes  $P_i$  where  $i \in 02$ . Zooplankton is divided into two main compartments according to size : microzooplankton  $\mathcal{Z}$  and mesozooplankton  $\mathcal{M}$ . Microzooplankton is further divided into strictly heterotrophic protists  $U$  (i.e., strict microzooplankton) and  $\frac{N_S}{2}$  size classes representing juvenile multi-cellular zooplankton  $J_i$  with  $i \in 0 \frac{N_S}{2} - 1$ . The mesozooplankton compartment is divided into  $\frac{N_S}{2}$  mature life stages  $A_i$  with  $i \in 0 \frac{N_S}{2} - 1$ . The maximum size mesozooplankton compartment is also referred to as  $A_{max}$ . The symbols are summarized in Table 3.1.

Our system represents a chemostat experiment in a zero-dimensional (0-D) setting. This system can be considered similar to an idealized two-layer ocean model with instantaneous remineralization of organic matter under the mixed layer [Evans+, 1985 ; Thingstad+, 1996 ; Ward+, 2012]. Inorganic phosphorus (phosphate) is supplied to the system at a specified dilution rate  $\tau(t)$  and concentration  $C(t)$ , which can be either constant or vary with time, to mimic vertical mixing events with nutrient-rich deep waters. An equal outflow dilutes inorganic phosphorus and the organic living compartments in the system. Available Photosynthetically Active Radiation (PAR)  $I(t)$  is specified as an external environmental variable and is supposed homogeneous within the system. The external environmental conditions are represented by bold arrows in Figure 3.1.

**General system dynamics** The following set of equations governs the temporal evolution of the inorganic resource and phytoplankton groups :

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= \underbrace{\tau(C(t) - R)}_{\text{mixing}} - \underbrace{\delta \sum_{i=0}^2 r_{P_i} P_i}_{\text{photosynthesis}} + \underbrace{m\mathcal{M}^2}_{\text{mortality}} + \underbrace{(1 - \beta)(r_{\mathcal{M}}\mathcal{M} + r_{\mathcal{Z}}\mathcal{Z})}_{\text{sloppy feeding}} + \underbrace{(1 - w)\beta r_{A_{max}} A_{max}}_{\text{growth closure}} \\ \frac{dP_i}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - P_i)}_{\text{mixing}} + \left[ \underbrace{\delta r_{P_i}}_{\text{photosynthesis}} - \underbrace{\rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{T_{\mathcal{Z}}} r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z} + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{T_{\mathcal{M}}} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} \right] \cdot P_i \end{aligned}$$

Growth rate of phytoplankton  $r_{P_i}$  depends on light and on nutrient availability (Table 4.1). The only loss term for phytoplankton is predation by the different zooplankton groups. The inorganic resource  $R$  is taken up by phytoplankton and is resupplied by mortality and excretion from zooplankton.

The temporal evolution of the different zooplankton groups is computed according to the following set of

equations :

$$\begin{aligned}
\frac{dU}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - U)}_{\text{mixing}} + \left[ \underbrace{\beta r_U}_{\text{growth}} - \underbrace{\frac{1}{T_M} r_M \mathcal{M}}_{\text{predation}} \right] \cdot U \\
\frac{dJ_0}{dt} &= \left[ -\underbrace{\tau}_{\text{mixing}} + \underbrace{(1-v)\beta r_{J_0}}_{\text{growth and transition}} - \underbrace{\frac{1}{T_M} r_M \mathcal{M}}_{\text{predation}} \right] \cdot J_0 + \underbrace{w\beta r_{A_0} A_0}_{\text{reproduction}} \\
\frac{dJ_s}{dt} &= \left[ -\underbrace{\tau}_{\text{mixing}} + \underbrace{(1-v)\beta r_{J_s}}_{\text{growth and transition}} - \underbrace{\frac{1}{T_M} r_M \mathcal{M}}_{\text{predation}} \right] \cdot J_s + \underbrace{v\beta r_{J_{s-1}} J_{s-1}}_{\text{transition}} + \underbrace{w\beta r_{A_s} A_s}_{\text{reproduction}} \\
\frac{dA_0}{dt} &= \left[ -\underbrace{\tau}_{\text{mixing}} + \underbrace{(1-w)(1-v)\beta r_{A_0}}_{\text{growth, reproduction and transition}} - \underbrace{m\mathcal{M}}_{\text{mortality}} \right] \cdot A_0 + \underbrace{v\beta r_{J_{N_s/2-1}} J_{N_s/2-1}}_{\text{transition}} \\
\frac{dA_s}{dt} &= \left[ -\underbrace{\tau}_{\text{mixing}} + \underbrace{(1-w)(1-v)\beta r_{A_s}}_{\text{growth, reproduction and transition}} - \underbrace{m\mathcal{M}}_{\text{mortality}} \right] \cdot A_s + \underbrace{(1-w)v\beta r_{A_{s-1}} A_{s-1}}_{\text{transition}} \\
\frac{dA_{max}}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - A_{max})}_{\text{mixing}} - \underbrace{m\mathcal{M}A_{max}}_{\text{mortality}} + \underbrace{(1-w)v\beta r_{A_{N_s/2-2}} A_{N_s/2-2}}_{\text{transition}}
\end{aligned}$$

The formulation for the different terms used in this set of equations is detailed in Table 4.1 (Parts IV and V). All zooplankton groups feed on all three phytoplankton size classes. In addition, mesozooplankton feed on strict microzooplankton and on juveniles. Grazing is a function of the amount of food available ( $T_Z$  for strict microzooplankton and juveniles,  $T_M$  for mesozooplankton). It is parameterized according to a Holling type III function that improves the stability of the model [Gentleman+, 2008]. Feeding on the different available preys is described by a proportional formulation which implies no-switching [Gentleman+, 2003].

For each mature mesozooplankton  $A_s$ , part of the assimilated food  $w$  is allocated to reproduction and is transferred to the juvenile sub-compartment  $J_s$ . The remainder of the assimilated food is used for growth, resulting in a transfer between adjacent size classes at a rate  $v$ . The value of this parameter depends on the number of size classes and the assumed size distribution within each size class (see Supplementary Material section A.1). For the largest size class of mature mesozooplankton  $A_{max}$ , no size growth is possible. Thus, the amount of assimilated food that would lead to an increase in size is channeled to the inorganic resource (we refer to this term as growth closure). Furthermore, we assume that the deep water mass contains only mature life stages for mesozooplankton.

The overall dynamics of mesozooplankton  $\mathcal{M}$  (eq. 3.2) and microzooplankton  $\mathcal{Z}$  (eq. 3.1) compartments,

on which we focus in this study, is obtained by summing the terms of the different sub-compartments :

$$\frac{dZ}{dt} = \underbrace{\tau(Q_{min} - Z)}_{\text{mixing}} + \underbrace{\beta r_Z Z}_{\text{net growth}} - \underbrace{\frac{Z}{T_M} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} \quad (3.1)$$

$$\begin{aligned} & + \underbrace{w \beta r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{reproduction}} - \underbrace{v \beta r_{J_{N_s/2-1}} J_{N_s/2-1}}_{\text{maturation}} \\ \frac{d\mathcal{M}}{dt} = & \underbrace{\tau(Q_{min} - \mathcal{M})}_{\text{mixing}} + \underbrace{(1-w) \beta r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{net growth}} - \underbrace{m \mathcal{M}^2}_{\text{mortality}} \quad (3.2) \\ & + \underbrace{v \beta r_{J_{N_s/2-1}} J_{N_s/2-1}}_{\text{maturation}} - \underbrace{(1-w) \beta r_{A_{max}} A_{max}}_{\text{growth closure}} \end{aligned}$$

**Size-based parameterization** Phytoplankton is divided into three classes of increasing size. The nutrient half-saturation constant increases with size [Eppley+, 1969; Edwards+, 2012, e.g., ]. Maximum growth rate is kept constant with size, despite observational studies that suggest a unimodal size scaling of maximum phytoplankton growth rate [Wirtz, 2011; Marañón+, 2013, e.g., ]. Zooplankton preference for phytoplankton is also set to vary with size : microzooplankton groups are assumed to preferentially feed on small phytoplankton, while mesozooplankton compartments are more likely to feed on large phytoplankton. Food preference is constant in each major zooplankton compartment (microzooplankton and mesozooplankton).

We consider a subdivision of the two metazoan zooplankton compartments into size classes of equal width in logarithmic space. The center of each size class is defined as follows :  $l_s = l_{min} \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)^{\frac{2s+1}{2N_s}}$  where  $s \in 0N_s - 1$ . The width of each size class is  $\Delta \ln(l_s) = \frac{1}{N_s} \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)$  in logarithmic space and is therefore constant. We define the length factor of the size class  $X_s$  as  $\frac{2s+1}{2N_s}$  which goes from 0 to 1.

The maximum ingestion rate of the different zooplankton classes is set according to an allometric relationship proposed by HANSEN et al. [Hansen+, 1997]. The half-saturation constant used in the grazing parameterization is supposed constant as observations suggest no significant variations with size [Hansen+, 1997]. The transition rate  $v$  between the different size-classes was computed by assuming that the slope of the biomass size-spectrum within each size-class is constant in a log-log space. It is set to -3 following the seminal study of SHELDON et al. [Sheldon+, 1972], which corresponds to an approximate constant biomass in logarithmically equal size intervals. The expressions for the transition rate and for the maximum ingestion rate are shown in Table 3.2 and their computation is detailed in the supplementary material (Sections A.1 and A.2). The size-dependent formulations used in our standard model configuration are listed in Table 3.2.

## 2.2 Alternative models

The model described above is hereafter referred to as the "standard model". It relies on an explicit description of the size distribution of metazoan zooplankton, including ontogenetic growth and reproduction. Furthermore, maximum ingestion rates vary with size following the allometric relationship proposed by HANSEN et al. [Hansen+, 1997]. To investigate the effects of this representation of mesozooplankton ontogenetic growth and reproduction on the model behaviour, three alternative model formulations were developed for comparison. The specificities of these models are presented in Figure 3.2. Detailed equations are available in the supplementary materials (Section A.3).

The first alternative model is a "constant-rate" model, in which maximum ingestion rates are constant across all size classes of each major zooplankton compartment. The geometric mean of the maximum ingestion rates of microzooplankton and mesozooplankton, respectively, is assigned to the juvenile and mature size

Symbol	Expression (if applicable)	Description
<b>I. STATE VARIABLES</b>		
$R$		Inorganic resource (here $PO_4^{2-}$ )
$P_i$		Phytoplankton size-class $i$
$U$		Unicellular microzooplankton
$J_s$		Juvenile size-class $s$ of mesozooplankton
$A_s$		Mature size-class $s$ of mesozooplankton
$A_{max} = A_{N_S/2-1}$		Largest mesozooplankton size-class
$N_S$		Number of mesozooplankton size-classes
$\mathcal{P}$	$= \sum_{i=0}^2 P_i$	Total biomass of phytoplankton
$\mathcal{Z}$	$= U + \sum_{s=0}^{\frac{N_S-1}{2}} J_s$	Total biomass of microzooplankton
$\mathcal{M}$	$= \sum_{s=0}^{\frac{N_S-1}{2}} A_s$	Total biomass of mesozooplankton
<b>II. EXTERNAL FORCINGS</b>		
$\tau$		Dilution rate
$T$		Period of the chemostat step function
$C_0$		Maximum resource concentration in the inflow
$\theta$		Nutrient to carbon ratio in organic matter
$C(t)$	$= C_0 \mathbb{1}_{\{t \in kT, kT + \frac{T}{2}, k \in \mathbb{N}\}} \mathbb{1}_{\{t > 1yr\}}$	Resource concentration in the inflow
$I$		Light intensity
$Q_{min}$		Organisms threshold
<b>III. PHOTOSYNTHESIS</b>		
$K^L$		Light saturation constant of phytoplankton
$\psi$	$= 1 - e^{-\frac{I}{K^L}}$	Light limitation factor of phytoplankton
$K_{P_i}^N$		Nutrient half-saturation constant of phytoplankton $P_i$
$S_{P_i}$	$= \frac{R}{K_{P_i}^N + R}$	Nutrient limitation factor of phytoplankton $P_i$
$g_{\mathcal{P}}$		Maximum growth rate of phytoplankton
$r_{P_i}$	$= g_{\mathcal{P}} \psi S_{P_i}$	Growth rate of phytoplankton $P_i$
$\delta$		Growth efficiency
<b>IV. PREDATION</b>		
$\rho_{P_i, \mathcal{Z}}$		Microzooplankton preference for phytoplankton $P_i$
$\rho_{P_i, \mathcal{M}}$		Mesozooplankton preference for phytoplankton $P_i$
$T_{\mathcal{Z}}$	$= \sum_{i=0}^2 \rho_{P_i, \mathcal{Z}} P_i$	Amount of food available for microzooplankton
$T_{\mathcal{M}}$	$= \sum_{i=0}^2 \rho_{P_i, \mathcal{M}} P_i + \mathcal{Z}$	Amount of food available for mesozooplankton
$K^G$		Food half-saturation constant of zooplankton
$S_{\mathcal{Z}}$	$= \frac{T_{\mathcal{Z}}^2}{K^{G^2} + T_{\mathcal{Z}}^2}$	Food functional response of microzooplankton
$S_{\mathcal{M}}$	$= \frac{T_{\mathcal{M}}^2}{K^{G^2} + T_{\mathcal{M}}^2}$	Food functional response of mesozooplankton
$g_x$		Maximum ingestion rate of zooplankton $x \in \mathcal{Z} \cup \mathcal{M}$
$g_{\mathcal{Z}}^e$	$= \frac{1}{\mathcal{Z}} \sum_{z \in \mathcal{Z}} z g_z$	Mean maximum ingestion rate of microzooplankton
$g_{\mathcal{M}}^e$	$= \frac{1}{\mathcal{M}} \sum_{m \in \mathcal{M}} m g_m$	Mean maximum ingestion rate of mesozooplankton
$r_z$	$= g_z S_{\mathcal{Z}}$	Ingestion rate of microzooplankton compartment $z \in \mathcal{Z}$
$r_m$	$= g_m S_{\mathcal{M}}$	Ingestion rate of mesozooplankton compartment $m \in \mathcal{M}$
$r_{\mathcal{Z}}$	$= g_{\mathcal{Z}}^e S_{\mathcal{Z}}$	Mean ingestion rate of microzooplankton
$r_{\mathcal{M}}$	$= g_{\mathcal{M}}^e S_{\mathcal{M}}$	Mean ingestion rate of mesozooplankton
$\beta$		Growth efficiency of zooplankton
$m$		Quadratic mortality rate of mature mesozooplankton size-classes
<b>V. REPRODUCTION AND GROWTH</b>		
$w$		Fraction of the assimilated food allocated to reproduction
$v$		Transition rate across metazoan size-classes

TABLE 3.1 – Variables and parameters used in the set of equations governing the temporal evolution of the state variables.

Term	Value	Description
<b>PHYTOPLANKTON</b>		
$L(P_i)$	$= \frac{i+1}{4}$	Length factor for phytoplankton $P_i$
$K_{P_i}^N$	$= \left( K_{min}^N + (K_{max}^N - K_{min}^N) L(P_i)^2 \right)$	Nutrient half-saturation constant for phytoplankton $P_i$
<b>ZOOPLANKTON</b>		
$l_{min}$		Minimal metazoan zooplankton body length
$l_{max}$		Maximal metazoan zooplankton body length
$v$	$= \frac{N_s}{3 \ln \frac{l_{max}}{l_{min}}}$	Transition rate between the mesozooplankton size-classes
$\rho_{P_i, Z}$	$= (1 - L(P_i))^2$	Microzooplankton preference for phytoplankton $P_i$
$\rho_{P_i, M}$	$= L(P_i)^2$	Mesozooplankton preference for phytoplankton $P_i$
$g_M$		Geometric mean of the maximum mesozooplankton ingestion rate
$g_Z$		Geometric mean of the maximum microzooplankton ingestion rate
$L(J_s)$	$= \frac{2s+1}{2N_s}$	Length factor of juvenile size-classes $J_s$
$L(A_s)$	$= \frac{N_s + 2s + 1}{2N_s}$	Length factor of mature size-classes $A_s$
$L(U)$	$= \frac{1}{4}$	Length factor for generic microzooplankton $U$
<b>ALLOMETRIC SCALING OF RATES</b>		
$\ln g_s$	$= \ln g_Z + \alpha(L(U) - L(X_s)) \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)$	Maximum ingestion rate of the zooplankton size-class $X_s$
<b>CONSTANT RATES</b>		
$g_s$	$= \mathbb{1}_{\{X_s \in Z\}} g_Z + \mathbb{1}_{\{X_s \in M\}} g_M$	Maximum grazing rate of the zooplankton size-class $X_s$

TABLE 3.2 – Parameters and equations used in the size-based parameterizations.

classes, i.e.  $g_Z$  and  $g_M$  (Table 3.2). By comparison with the standard model, this model configuration is designed to evaluate the effects of allometric scaling of maximum ingestion rates on the temporal dynamics of the system.

The second alternative model is a “two-life-stage” model (Figure 3.2 c.) in which there is no size discretization of juveniles and mature organisms. Consequently, the representation of metazoan zooplankton is limited to two life stages : juveniles and mature organisms. In this model, adult mesozooplankton allocates part of their assimilated food to reproduction, which is represented as a flux of organic matter from mature mesozooplankton to the juvenile life-stage. As a result of ontogenetic growth, juveniles are transferred to adult mesozooplankton at a rate  $v$  computed according to the formulation presented in Table 3.1. The value of  $v$  is here less than 1 in contrast to the first two model configurations that have a better resolved size distribution. Thus, food assimilation leads to an increase in the biomass of each metazoan compartments. As mature mesozooplankton is represented by a single compartment, the specific treatment of the largest size-class as applied in the standard and constant-rate models is not used here. Comparing the standard model with the two-life-stage model helps to investigate the effect of an increased size resolution on the temporal dynamics of the system.

The last alternative model is a “no-life-stage” model (Figure 3.2 c.), in which metazoans are represented by a single compartment corresponding to mesozooplankton. Thus juvenile and mature organisms are supposed to have the same metabolic rates and the same predation behavior. There is no internal predation within the mesozooplankton compartment. This model is very similar to the classical approach adopted by most of the *PFT*-type biogeochemical models. In this case, the representation of both microzooplankton and mesozooplankton is similar and corresponds to a formalism used for protists whose typical mode of reproduction is based on cell division.

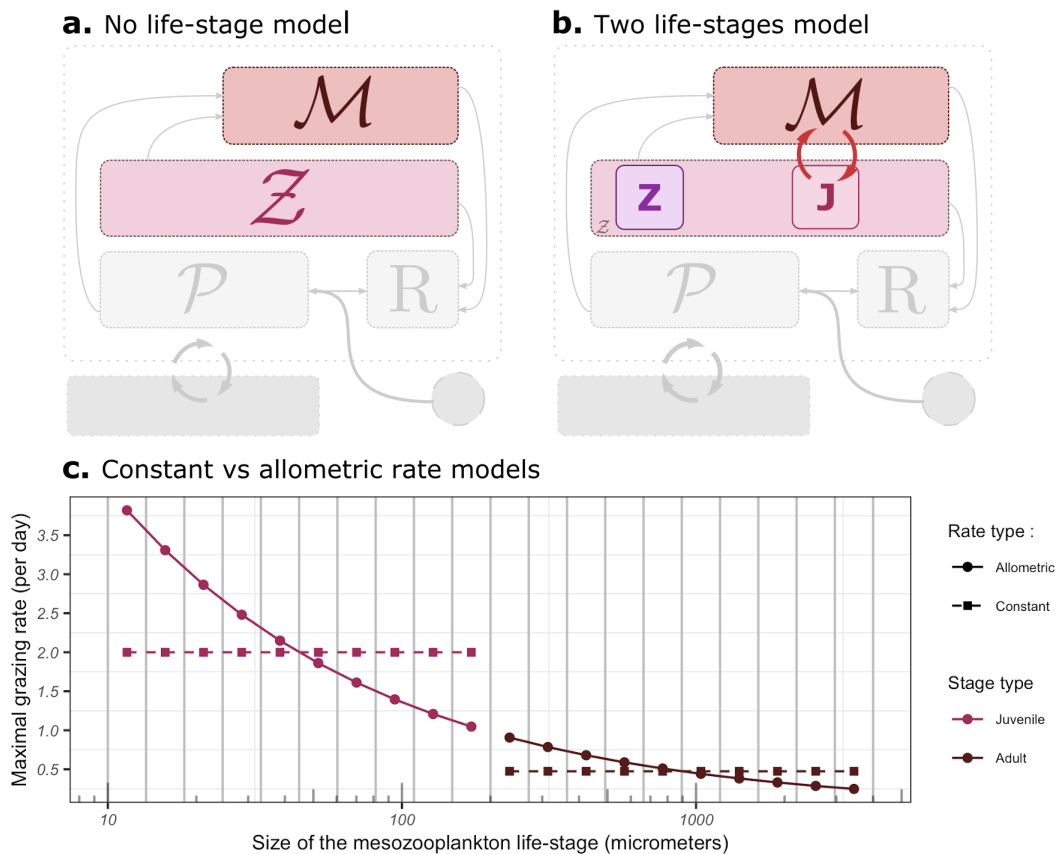


FIGURE 3.2 – **Standard and alternative model configurations used in this study.** **a.** “no-life-stage” model configuration. **b.** “two-life-stage” model configuration. Left red arrow represents maturation, right red arrow represents reproduction. In **a.** and **b.**, light grey items denote the unchanged parts of the model presented in figure 3.1. **c.** Parameterizations of the maximum ingestion rate of mesozooplankton. Plain lines with dots represent the standard model parameterization (allometric), and dashed lines with squares represent a configuration in which the maximum ingestion rate is constant within each main compartment. Vertical grey lines are delimiting the 20 size-classes.

### 2.3 Numerical experiments

Each model configuration was run for 4 years using a simple Euler forward integration scheme with a time step of 1 hour. Light intensity, organism concentrations in the incoming waters and the dilution rate are kept constant throughout the simulations. Light intensity is set to a non-limiting value of  $60 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ . Dilution rate is maintained at  $0.1 \text{ d}^{-1}$ . Organisms concentrations in the inflow waters are set to a very small value to avoid any extinction of communities. The temporal dynamics of the different model configurations is investigated by periodically varying the incoming resource concentration according to a step function with a period  $T$  of 2 years. Incoming nutrients are varied between a null value and a non-limiting concentration of  $1 \mu\text{molP L}^{-1}$ .

The model parameters and their values are listed in Table 3.3. In the standard and constant-rate models, metazoans are split into 20 size-classes, equally distributed between juveniles and mature organisms. The reproduction parameter is set to 0.3 [Kooijman, 2013]. The size parameterization defines metazoans in the model as a community of individuals ranging from 10 to 4000  $\mu\text{m}$  with an mean egg to adult ratio of 1/20. All the other parameter values have been assigned to typical values found in the literature. Reference for each parameter is provided in Table 3.3. Some parameters of the standard model (denoted by a  $\star$  in Table 3.3) have been varied by  $\pm 50\%$  around their standard value to produce a series of sensitivity simulations discussed

in Section 3.4.

Parameter	Default	Unit	Description	Range	Source
$N_S$	20	-	Number of mesozooplankton size-classes		
$\tau$	0.1	$d^{-1}$	Dilution rate		
$T$	720	d	Period of the chemostat step function		
$C_0$	1	$\mu\text{molP L}^{-1}$	Maximum resource concentration in the inflow		
$I$	60	$W \cdot m^{-2}$	Light intensity		
$Q_{min}$	$10^{-6}$	$\mu\text{molP L}^{-1}$	Organisms threshold		
$K^L$	20	$W \cdot m^{-2}$	Light saturation constant of phytoplankton	2.5-75	[Edwards+, 2016]
$K_{min}^N$	0.01	$\mu\text{molP L}^{-1}$	Minimum nutrient half-saturation constant for phytoplankton	0.002-0.02	[Eppley+, 1969; Chisholm, 1992]
$K_{max}^N$	0.08	$\mu\text{molP L}^{-1}$	Maximum nutrient half-saturation constant for phytoplankton	0.02-0.2	[Eppley+, 1969; Chisholm, 1992]
$g_P$	2.4	$d^{-1}$	Maximum growth rate of phytoplankton	0.75-3.0	[Eppley, 1972; Bissinger+, 2008]
$\delta$	0.95	-	Growth efficiency of phytoplankton		[Aumont+, 2015]
$K^G$	0.04	$\mu\text{molP L}^{-1}$	Food half-saturation constant of zooplankton	0.03-0.15	[Hansen+, 1997; Stock+, 2010]
$\beta$	0.4	-	* Growth efficiency of zooplankton	0.1-0.5	[Buitenhuis+, 2006; Straile, 1997]
$g_M$	0.47	$d^{-1}$	* Geometric mean of the maximum mesozooplankton ingestion rate	0.13-0.97	[Buitenhuis+, 2006]
$g_Z$	2.0	$d^{-1}$	* Geometric mean of the maximum microzooplankton ingestion rate	0.55-4.1	See table 3.2
$m$	3.0	$\mu\text{molP L}^{-1} \cdot d^{-1}$	* Quadratic mortality rate of mature mesozooplankton		[Aumont+, 2015]
$w$	0.3	-	* Fraction of the assimilated food allocated to reproduction	0.2-0.8	[Kooijman, 2013]
$v$	1.1	-	Transition rate across metazoan size-classes		See table 3.2
$l_{min}$	10	$\mu\text{m}$	Minimal metazoan zooplankton body length		
$l_{max}$	4000	$\mu\text{m}$	Maximal metazoan zooplankton body length		
$\alpha$	0.48	-	Allometric parameter	0.42-0.54	[Hansen+, 1997]

TABLE 3.3 – **Parameter values of the default configuration.** The stars indicate the parameters on which sensitivity analyses have been performed

An analytical study of the size spectra at equilibrium allows a comparison of the theoretical continuous spectra with the simulated discrete spectra. This comparison presented in the supplementary materials (Section A.4) confirms that 1) the discretization into 20 size classes is sufficient enough to derive a good representation of the size growth dynamics according to the McKendrick Von Foerster equation and, 2) the formulation of the transition rate  $v$  is robust to a deviation from the assumption that size spectrum has a slope of -3 in log-log space.

## 3 Results

For all model simulations, we only analyze the last two years of the 4-yr simulations. Hereafter, we refer to the period following the switch from No-Nutrient Mode to High-Nutrient Mode as *HNM* and the period following the switch from High-Nutrient Mode to No-Nutrient Mode as *ONM*.

In the No-Nutrient mode (*ONM*), the temporal dynamics across all model versions is similar (Figure 3.3), with a sharp decrease for all compartments (resource and biomass) towards low values after  $\sim 50$  days. This response is dictated by the mixing term with inflow waters that contain no nutrients and virtually no phytoplankton and zooplankton. The delay in the response varies depending on the compartment, i.e. more rapid for nutrient concentrations and less so for phytoplankton and zooplankton biomasses.

Hereafter, we focus our analysis on the response to the High-Nutrient mode (*HNM*) and present the results of the standard model first, and then a comparison to the alternative models.

### 3.1 Standard model

The standard model output is represented in orange on Figure 3.3. In *HNM*, about 70%, i.e.  $0.7 \mu\text{molP L}^{-1}$ ) of the total phosphorus content of the system is not converted into biomass at equilibrium, so that phytoplankton growth is not limited by nutrient. Contrary to *ONM*, the temporal dynamics varies a lot across compartments, with equilibrium values reached much earlier for nutrients, phytoplankton and microzooplankton biomasses than for mesozooplankton.

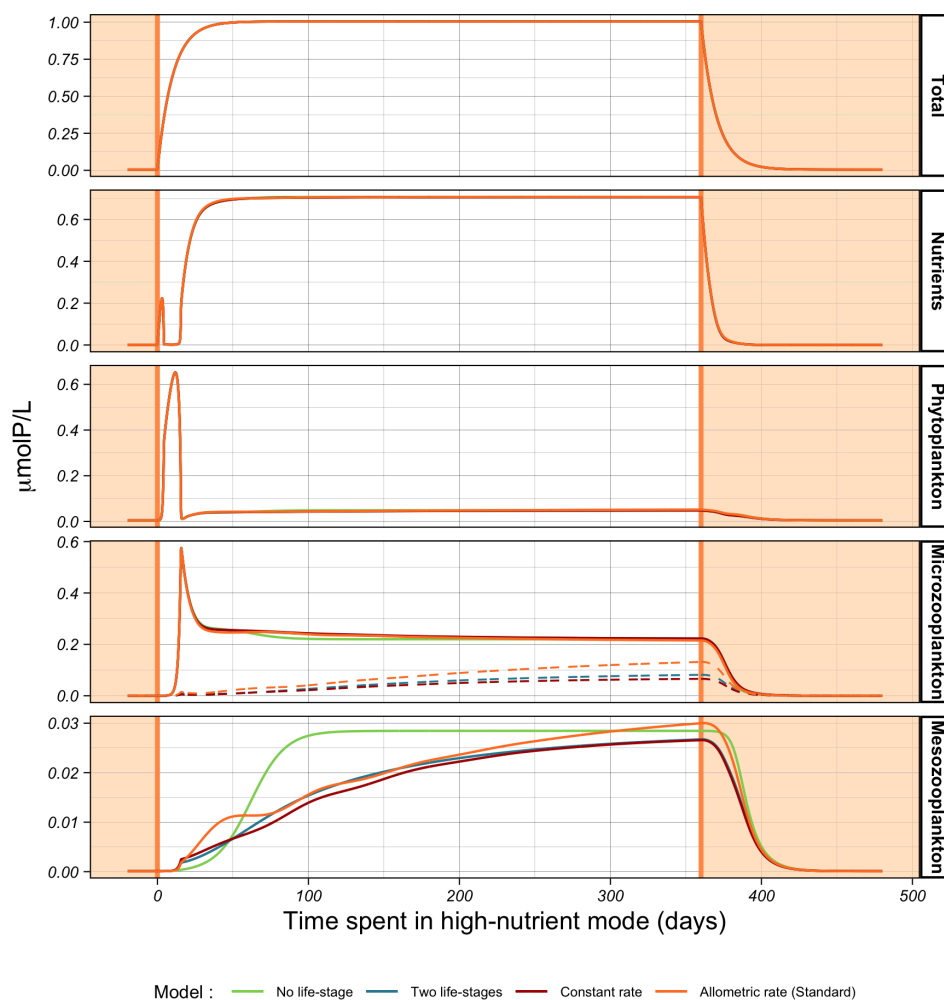


FIGURE 3.3 – **Time evolution of the phosphorus content of all simulated compartments for all model versions.** White area represents the high-nutrient mode, orange areas the no-nutrient mode. Dashed lines in the microzooplankton panel represent the juvenile metazoans.

A short phytoplankton bloom is observed during the first 10 days. During this phase, up to 65% of the total phosphorus ( $P$ ) content of the system is converted into phytoplankton biomass. Following the phytoplankton bloom, microzooplankton biomass also increases sharply reaching 55% of the total  $P$  content by the end of the phytoplankton bloom. The high grazing pressure exerted by microzooplankton leads to a rapid collapse of phytoplankton at  $t = 10$  days. Microzooplankton biomass then decreases, being limited by prey abundance, and reaches an equilibrium  $\sim 1$  month after the switch to the high-nutrient mode. To summarize, both microzooplankton and phytoplankton experience a rapid and intense early bloom phase that is then followed by a rapid decline. Apart from the mesozooplankton compartment, a quasi-equilibrium is reached by the end of the first month in *HNM*.

For mesozooplankton, the temporal dynamics is markedly different from that of phyto- or microzooplankton. No outburst is observed and the temporal evolution is indeed much slower (Figure 3.3). Consequently, equilibrium takes several months ( $> 1$  year) to be reached.

To get some insights into the mesozooplankton response to *HNM*, we explore the temporal dynamics of the 20 different size-classes of metazoans, for both juveniles (in the microzooplankton compartment) and mature individuals (in the mesozooplankton compartment). Figure 3.4 shows the evolution of the relative abundance



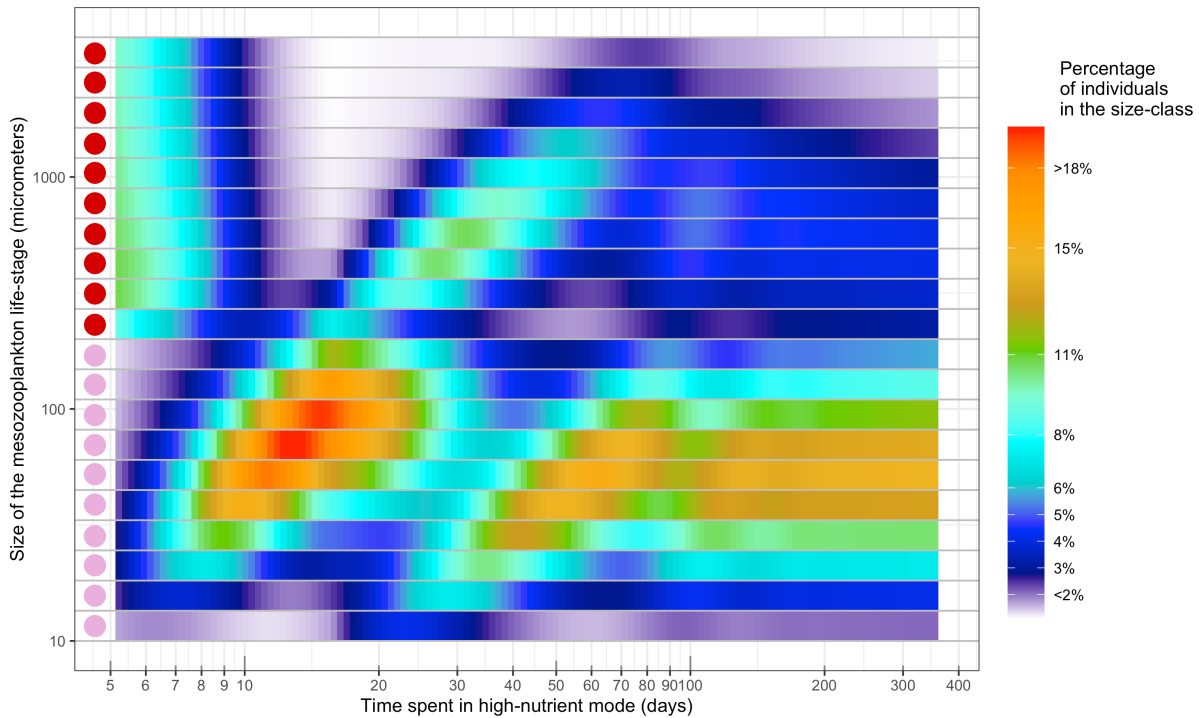


FIGURE 3.4 – **Log-time evolution of the relative biomass distribution within size-classes for the standard model.** Red dots indicate mature metazoan size-classes (in the mesozooplankton compartment), pink dots indicate juvenile metazoan size-classes (in the microzooplankton compartment).

of biomass in the different size-classes over time (i.e., the size-spectrum time evolution). During the first 9 days of *HNM*, biomass is concentrated in the mesozooplankton size classes, as the inflow waters contain only mature organisms. Reproduction of these mature organisms produces juveniles and induces the propagation of a cohort across the size spectrum as individuals keep progressing in their size-classes. This first cohort reaches the maximum size-class after about two months in *HNM*. When this cohort enters the mature size-classes domain (red points on figure 3.4), it triggers reproduction that leads to the production of new juveniles and thus, generates a second cohort. During that second cohort, the relative biomass of the mature size-classes reaches lower values than the first cohort because of the progressive build-up of juveniles (Figure 3.3). The start of a third and a fourth cohort is observed before the system reaches equilibrium.

The temporal evolution of mesozooplankton in *HNM* can be split into 5 phases (Figure 3.5). Phase I is defined as the early response (fast growth) and is followed by a moderate growth phase (Phase II), when the first cohort reaches mesozooplankton compartment. Between  $t \sim 30$  and  $t \sim 90$ , the first cohort gradually fades away before a second cohort starts, resulting in a mean mesozooplankton growth close to zero between  $t \sim 50$  and  $t \sim 80$  days. The time lapse between the two first cohorts defines Phase III. We characterize this phase by three indices : its duration  $DP3$ , the day of its onset  $TP3$  and its amplitude  $AP3$  (ie the change in growth during the phase). Further details about the calculation of those parameters are provided in supplementary materials (Section A.6). For the standard model,  $DP3$  equals 62 days,  $TP3$  equals 61 days and  $AP3$  equals  $0.03 \mu\text{molP L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ . Phase III is then followed by a second moderate growth phase (Phase IV) during which the growth speed gradually decreases until the mesozooplankton biomass reaches an equilibrium at  $t_{eq} > 1$  year (Phase V) (not shown on Figure 3.5, discussed in Section 3.4).

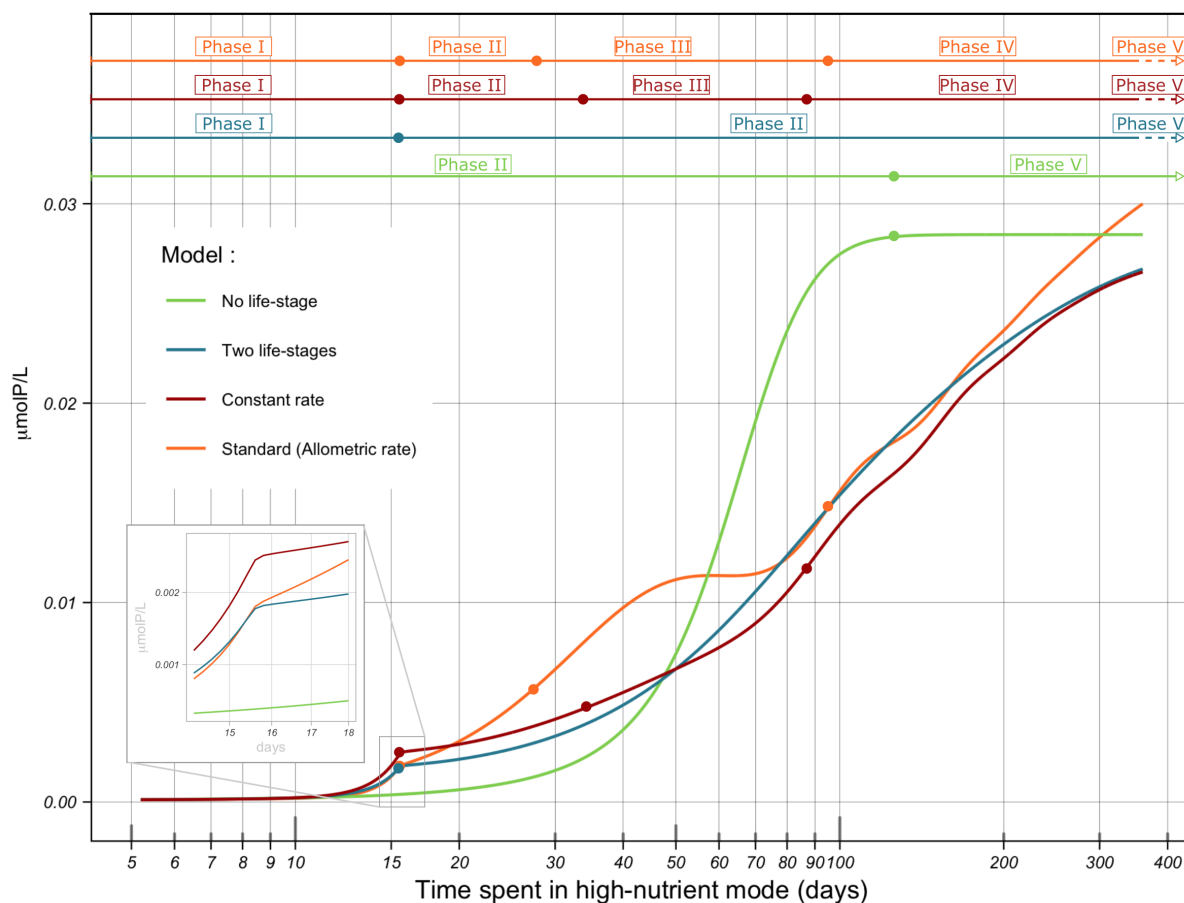


FIGURE 3.5 – **Temporal evolution of the mesozooplankton biomass for all model versions.** The time axis is showed on a logarithmic scale. The horizontal lines at the top represent the chronology of the growth phases identified for the 4 models. The dots represent the transition between two phases, on the chronologies and on the curves. The dotted lines at the end of the chronologies mean that phase V (equilibrium) is not reached before the end of the *HNM* period. The bottom left panel magnifies the model dynamics between days 14 and 18.

### 3.2 Comparison between the standard and alternative models

Figure 3.3 shows that all the model versions (standard and alternative model structures) seem to tend towards the same equilibrium state in *HNM*. Furthermore, the temporal evolution of nutrient concentrations, phytoplankton and microzooplankton biomasses is similar across all model versions. With the exception of mesozooplankton, on which we focus hereafter, differences between models are weak suggesting that the introduction of mesozooplankton reproduction and size variations in a simple 0-D biogeochemical model such as ours has no significant influence on either lower trophic levels or nutrient availability.

The temporal evolution of the mesozooplankton biomass is displayed on Figure 3.5 for all model versions. Overall, the response is slower in the twenty-size-class models (standard and constant-rate models) and in the two-life-stage model than in the no-life-stage model. Consequently, the implementation of reproduction seems to delay the response of mesozooplankton to a sudden increase in food abundance resulting from a phytoplankton bloom and microzooplankton outburst.

Using the phases defined for the standard model in Section 3.1, we summarize the differences in the

temporal evolution of mesozooplankton between the different model versions (Figure 3.5). First, growth is faster in Phase I (initial response) for the constant-rate than for the two-life-stage and standard models. In the no-life stage model, there is no Phase I. Second, Phase III is not simulated in the no-life-stage and two-life-stage models, so that Phases II and IV are combined into a single pre-equilibrium phase (moderate growth phase). In the constant-rate model, Phase III cannot be visually identified. Using the indices defined above, we identify however that its temporality is close to the standard model (TP3=55 days, DP3=55 days) but its amplitude is much lower ( $AP3 < 0.001 \mu\text{molP L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ). Third, Phase V (equilibrium) is not reached before the end of *HNM* for the standard, constant-rate and two-life-stage models ( $t_{eq} > 1$  year). In the no-life-stage model, Phase V is reached much faster ( $t_{eq} \sim 100$  days).

### 3.3 Drivers of mesozooplankton dynamics

To explain the differences between the model configurations, we investigate the different terms of the mesozooplankton equation (Figure 3.6, Equation (3.2)) and demonstrate the role of explicit reproduction and of explicit variations in the mean size of mesozooplankton.

First, we detail the processes involved in the first 15 days (Phase I) in *HNM*. For all models including reproduction (two-life-stage, constant rate, standard), the input from maturation increases sharply to reach  $0.5 \text{ d}^{-1}$  during the second week, and then rapidly decreases to zero at  $t = 15$  days. This rapid decrease marks the shift from Phase I to Phase II and happens just after the drop of microzooplankton biomass, which is explained by the sharp decline in food availability after all phytoplankton have been grazed by zooplankton. In the size-resolved models (standard and constant-rate), during the first week of *HNM*, net growth dominates mesozooplankton dynamics. Then Phase I actually starts at  $t = 7$  days, and is mostly explained by the maturation input from the first wave of juveniles. There is no Phase I in the no-life stage model because it does not include reproduction.

Second, we detail the processes involved after  $t = 15$  days in *HNM* and before the equilibrium is reached. The main difference between the different models is the occurrence of a Phase III in the size-resolved models which is completely absent in the two-life-stage model, and of very low amplitude in the constant-rate model. Phase III is explained by a cohort dynamics characterized by the successive propagation of waves of individuals along the size spectrum. Phase III is actually the period between the first two of these cohorts.

In the standard model, Phase III occurs between  $t \sim 30$  days and  $t \sim 90$  days and its onset (TP3) corresponds to a net growth rate minimum. Large size variations in the mean size of mature organisms during Phase III are shown on the bottom panel of Figure 3.6 but also in Figure 3.4. A higher mean size induces a lower mean maximum growth rate in the standard model as a consequence of the allometric scaling of growth rate. Thus, the cohorts materialize in the standard model dynamics by a strong variation of the net growth rate related to their ontogenetic growth. In the constant-rate-model, a slight reduction of the maturation term coincides with Phase III which occurs slightly earlier than in the standard model (TP3= 55 days vs 61 days in the standard model), and has a slightly lower duration (DP3= 55 days vs 62 days in the standard model). A low departure from zero of the growth closure term coincides with the end of phase III. As growth rate does not vary in the constant-rate model, net growth rate variations are lower than in the standard model. Hence, maturation and growth closure terms dominate the constant-rate model dynamics during phase III, but the values of the dominant rates are much lower than in the standard model, which explains its lower amplitude. Thus, in the constant-rate model, the cohorts materialize through subtle variations in maturation and closure terms.

Finally, we analyze the timing of equilibrium (Phase V) for each model version. Mesozooplankton equilibrium is reached once all terms of equation 3.2 are at equilibrium. Differences in this timing are related to the fact that the term reaching equilibrium last differs across models. In the no-life-stage model, Phase V is reached once mortality does not evolve anymore (at  $t \sim 100$  days). However the key process that controls

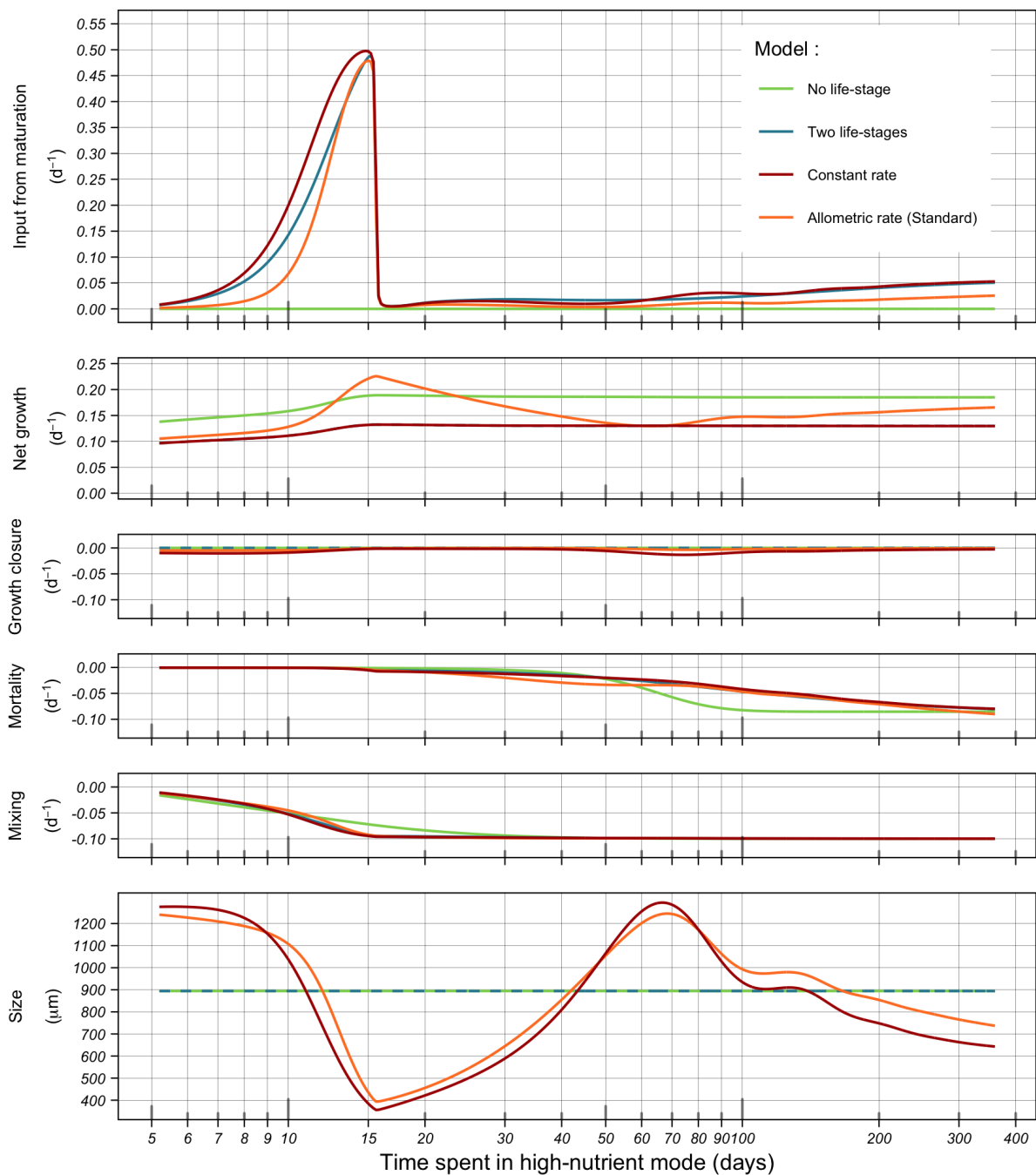


FIGURE 3.6 – **Time evolution of the mesozooplankton sources terms, sinks terms and mean size.** All sink and source terms are normalized by the current mesozooplankton biomass  $\mathcal{M}$ . Refer to Equation (3.2) for the definition of each term.

the temporal dynamics of this model is net growth rate, which reaches equilibrium very quickly. Mortality is just following the temporal evolution of the mesozooplankton biomass as it is a density-dependent closure term. In the two-life-stage and constant-rate models, net growth is reaching equilibrium as quickly as in the no-life-stage model. However, maturation continues to evolve until the very end of *HNM* which explains their very long equilibrium time.

As a conclusion on the global behavior of the 4 model configurations, slower temporal dynamics for all

life-stage models (two-life-stage, constant-rate and standard) than for the no-life-stage model is induced by the introduction of reproduction, which converts part of the energy assimilated by mesozooplankton into juveniles. This results in lower net growth offset by input from maturation, which introduces a delay. The appearance of cohort dynamics in models with explicit size representation is more marked in the case of the standard model as a consequence of the allometric scaling of growth rate and explains the faster dynamics in this model during the first two months.

### 3.4 Sensitivity to the parameters

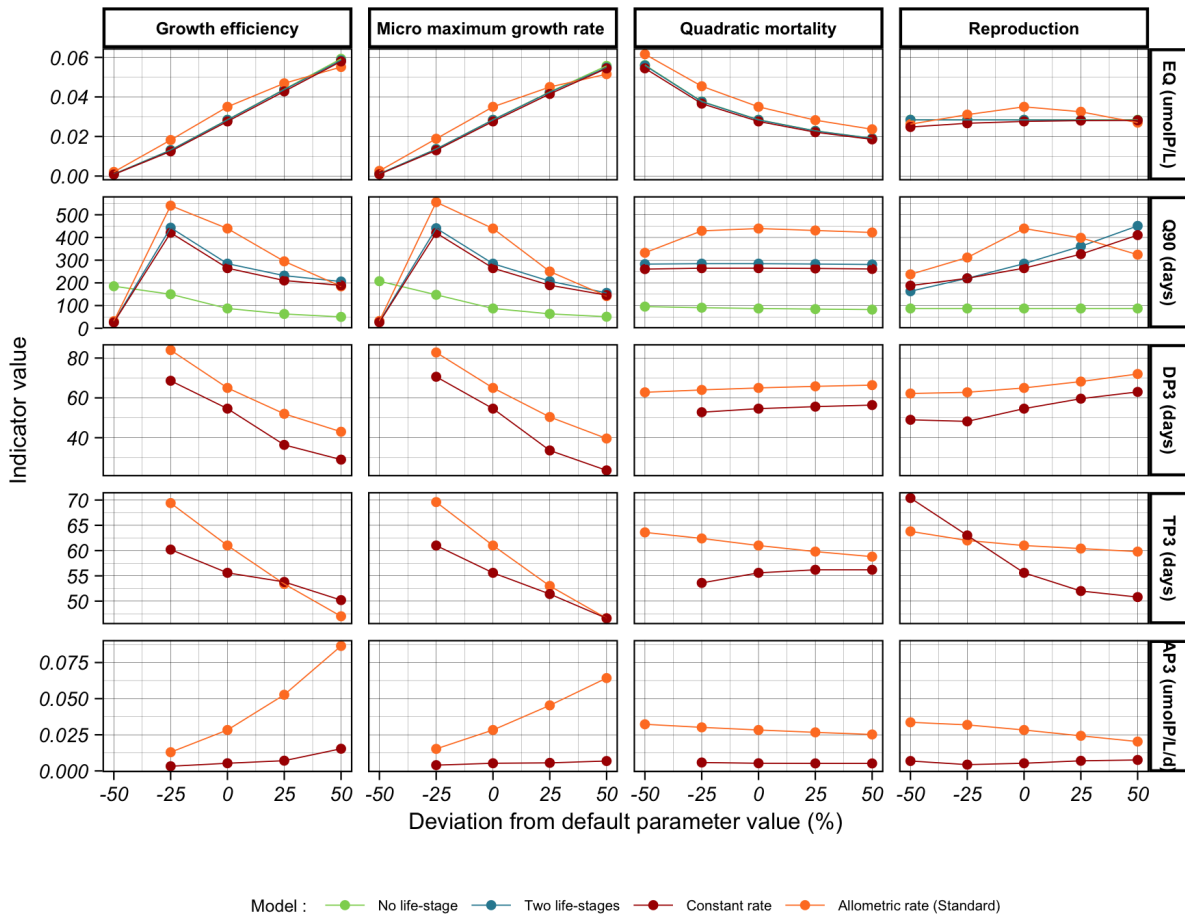


FIGURE 3.7 – **Sensitivity of the mesozooplankton dynamics to the four parameters that have been varied by  $\pm 50\%$ .** Four indicators of mesozooplankton dynamics are represented : EQ the biomass at equilibrium, Q90 the number of days to attain 90% of the mesozooplankton biomass at equilibrium, DP3 the duration of the plateau (in phase III) and TP3 the day of its onset.

The biological parameters of our model configurations have been set to constants and chosen from previous studies (Table 3.3). Note that these parameter values are not well constrained by measurements and observations, either in situ or in the lab, and that they show large variations within and between species and groups. The modelling results presented above may depend on the choice of these parameter values. To explore the sensitivity of our results to the choice of parameter values, we performed a sensitivity analysis by systematically varying selected parameters by  $\pm 50\%$ . The dynamics of juveniles and mature metazoan organisms show the greatest differences between our four model configuration simulations. Therefore, we focus here on

key zooplankton parameters : gross growth efficiency ( $\beta$ ), maximum ingestion rates ( $g_Z$  and  $g_M$ ), quadratic mortality rate of mature organisms ( $m$ ) and the fraction of food allocated to reproduction ( $w$ ). Figure 3.7 shows the changes induced by varying parameter values on five key metrics (mesozooplankton biomass at equilibrium and time to reach equilibrium, and the three metrics used to define Phase III, DP3, TP3, AP3).

The mesozooplankton biomass at equilibrium (EQ) in the 4 model configurations is sensitive to all parameters except that of reproduction. For all parameter values, EQ is similar across the three alternative model versions (constantly-rate, two-life-stage and no-life-stage). In the standard model, EQ is slightly larger than in the other model versions for almost all parameter values. In the supplementary materials (Section A.5), we demonstrate this result analytically by manipulating the set of equations of the different model setups.

The time to reach equilibrium (Q10, defined as the number of days to reach 90% of EQ) is also sensitive to all parameters except quadratic mortality. An increase in the maximum ingestion rate or in the growth efficiency leads to a decrease in Q90 for all model configurations because both result in an increase in the mesozooplankton growth rate. When the lowest value of these two parameters is prescribed, mesozooplankton go extinct in the standard, the constant-rate and in the two-life-stage model configurations as the achieved net growth rate remains lower than the dilution rate. But despite the sensitivity to parameter values, the sensitivity analysis confirms one of our main results : the no-life-stage model always simulates the fastest adjustment to equilibrium, while the standard model shows longer Q90 than any other model version, except when using the highest reproduction parameter value.

The cohort dynamics, i.e. the occurrence of Phase III, is simulated in the constant-rate and the standard model configurations for all parameter values, except for the lowest values of the maximum ingestion rate, growth efficiency, and quadratic mortality (for the constant-rate model). In these three cases, a Phase III can not be properly defined, either because mesozooplankton go extinct (the constant-rate model) or because its biomass remains too small (the standard model) to properly identify cohorts. The amplitude AP3 of the Phase III is at least 5 times lower in the constant-rate model than in the standard model for all parameter values. In the standard model, AP3 significantly increases as growth efficiency and microzooplankton maximum growth rate increase. This can be related to the fact that we are considering absolute amplitude, thus directly related to the speed of population growth, which increases as those two parameters increase. The difference in the time of onset TP3 and in the duration DP3 between the constant-rate and the standard model does not exceed 25% , which suggests that the first two cohorts present a similar temporality in both models. DP3 and TP3 systematically decreases when growth efficiency and microzooplankton maximum growth rate increases. Indeed, higher net growth accelerates the dynamics of the cohorts, which are therefore closer together (DP3 decreases) and shorter (TP3 decreases). TP3 and DP3 in the standard model are relatively insensitive to reproduction and quadratic mortality.

## 4 Discussion

### 4.1 Limitations and prospects for improvement

Our study is based on a series of different model configurations that are used to explore the role of reproduction and ontogenetic growth on the mean state and the temporal dynamics of a plankton system. We employ a very simple 0-D physical framework similar to a chemostat in which the nutrient content of the inflow water is periodically switched between high and low concentrations. This framework has been used in many previous studies either to study the equilibrium states of a modeled system [e.g., Thingstad+, 1996; Ward+, 2011; Prowe+, 2012; Grigoratou+, 2019] or its temporal dynamics [e.g., Eisenhauer+, 2009; Banas, 2011; Kloosterman+, 2016]. Obviously, chemostat analogues are highly idealized configurations that cannot reproduce the complex and very diverse environmental conditions of the ocean. Furthermore, results are sensitive to the prescribed dilution rate and to the concentrations of the different organisms in the inflow waters

that, in particular, controls the viability of the different modeled species and their response to imposed changes [Sommer, 1986; Chatterjee+, 2013]. However, owing to its simplicity, this physical framework represents a useful tool to analyze and understand the complex behaviour of non-linear systems developed to represent plankton ecosystems.

Our size-resolved description of metazoan organisms does not take into account interspecific and intraspecific differences. The actual body size is the sole structuring trait. Consequently, organisms of the same size are assumed to have the same metabolic and physiological characteristics as well as the same feeding behaviors. Different approaches have been proposed in the literature to introduce diversity into size-spectrum models. Some studies have adopted a mixed formalism between group- or species-based models and size-spectrum models [Blanchard+, 2009; Maury, 2010; Scott+, 2014]. The community is divided into several groups, each being modeled using a size-spectrum approach. A weakness of this mixed formalism is that within each community, body size remains the sole trait and therefore, inter- and intraspecific differences between organisms belonging to the same group remain disregarded. As an alternative to that approach, recent developments have focused on the introduction of a trait-based description of diversity. The most common additional traits are maximum size [Maury+, 2013] and size at maturity [Hartvig+, 2011; Castellani+, 2013]. Intraspecific variability is generally represented by the addition of a diffusion term in the McKendrick von Foerster equation [Benoit+, 2004; Datta+, 2010].

The introduction of a size-resolved representation of mesozooplankton population produces fluctuations of the total biomass of metazoans which correspond to the propagation of successive cohorts through the whole size spectrum (Figure 3.4). These fluctuations have been evidenced and extensively studied previously, often using PSPMs [e.g., McCauley+, 1987; Persson+, 1998]. These studies showed that these cycles occur when juveniles have a competitive advantage over adults, for instance as a consequence of a higher mass specific ingestion rate [Persson+, 1998; De Roos+, 2003a; De Roos+, 2008; Persson+, 2013]. Our size-resolved configurations do assume such an advantage for juveniles as the size scaling factor of ingestion rate is negative. Furthermore, when an allometric relationship is applied to each size class, cyclic cohort dynamics is stronger than when a uniform value is prescribed for juveniles and mature organisms. At equilibrium, cycles disappear despite the competitive advantage of juveniles which seems in contradiction with the previously quoted studies. Our results are difficult to compare to these previous studies which explore the properties of size-structured population models as there are significant differences. For instance, the resource on which adults and juveniles are able to feed is very often assumed to be the same in many theoretical studies which is not the case in our model experiment : mature organisms feed both on microzooplankton and phytoplankton whereas juveniles only feed on phytoplankton. Furthermore, since our model represents a community, organisms can reproduce over a large size range defined by our mesozooplankton compartment. Finally, a quadratic mortality rate is applied which differs between the juvenile and the mature classes. Previous studies have shown that the way mortality is represented may significantly impact the behavior of the model, in particular its stability [Murdoch+, 2003; Kooten+, 2007].

The temporal response of the community size-spectrum to short time-scales or seasonal perturbations has been investigated with single size-spectrum approaches that are similar to ours. They show qualitatively similar results, i.e. the propagation of successive waves of biomass from small to large organisms [Pope+, 1994; Maury+, 2007; Zhou+, 2010]. The inclusion of some representation of both intra- and interspecific diversity has been shown to increase the intrinsic stability of size-spectrum models [Datta+, 2010; Zhang+, 2013]. The only study to our knowledge that has investigated the impact of seasonality with a size-spectrum model that includes a description of interspecific biodiversity is the one of DATTA et al. [Datta+, 2016]. They showed that the simulated annual mean community size spectra are identical in seasonal and non seasonal setups. In addition, each modeled species exhibits propagating waves from smaller to larger individuals, similarly to what is simulated for the community by single size-spectrum approaches. Unfortunately, they did not explore the impacts of biodiversity on the community's response to seasonal fluctuations. Thus, the impact of both

intra- and interspecific diversity on the response of an ecosystem to changes in the environmental conditions remains to be studied, at least at intra-seasonal to seasonal time scales. Therefore, we do not know how the representation of diversity would alter our results. This could be investigated in a future study.

The seasonal variability of the environment has resulted in adaptations in marine organisms, including zooplankton, in particular at high latitudes, such that their feeding activity, reproduction and maintenance may display strong seasonal rhythms [McNamara+, 2008]. Concerning reproduction, our model formulation assumes that zooplankton are income breeders and thus, allocate part of the available resources directly to reproduction. This choice was dictated by simplicity. However, organisms may adopt an alternative reproduction strategy which is termed capital breeding. During the feeding season, an individual may allocate energy to reserves that are used later in the year to reproduce [Jönsson+, 1997 ; Varpe+, 2009]. Capital breeding has been suggested to be a better strategy in highly seasonal environments with a short feeding season, such as the polar oceans [Sainmont+, 2014]. Obviously, changing the breeding mode in our model configuration would significantly change the simulated temporal dynamics of juveniles and mature organisms as reproduction would become temporally decoupled from feeding.

## 4.2 Implications

Mesozooplankton occupy a key position in most ocean food chains. As predators of smaller plankton, they can influence the dynamics of microzooplankton and phytoplankton. As producers of fecal pellets [Steinberg+, 2017], and since they are able to migrate vertically in the water column [Emerson+, 1997], they also control the transfer of matter from the ocean surface to depth, and as such may influence the marine carbon and nutrient cycles. As preys for larger organisms, mesozooplankton also control the transfer of energy to the higher trophic levels [Beaugrand+, 2010]. By eating and being eaten, mesozooplankton both exert a top-down control (on marine biogeochemistry and lower-trophic levels) and a bottom-up control (on higher trophic levels) [Kjørboe, 1997]. Bottom-up effects induced by the size structuration of a population with size-dependent life-history traits have been summarized by ROOS [Roos, 2020]. In particular, a predator feeding on a size structured prey may suffer from an Allee effect (i.e., reduced reproductive success at low population densities) with the emergence of a stable state where the predator population collapses, a behavior that is not observed in the absence of size structuring [De Roos+, 2002].

Here, we show that the explicit representation of metazoans reproduction and size-growth in a idealized 0-D biogeochemical model strongly affect the temporal dynamics of mesozooplankton. However, we do not highlight any effects on the temporal dynamics of phytoplankton and nutrients when including reproduction and growth in size (Section 3.2). Previous studies have on the contrary demonstrated potential top-down effects. It has been shown that early life stages of copepods, such as *nauplii*, can represent a significant part of microzooplankton (up to 30%) [Quevedo+, 2000 ; Safi+, 2007] and hence induce a top down control of mesozooplankton abundance (in this case with the species *M. leidy*) on microzooplankton [McNamara+, 2013]. Also, mesozooplankton have been shown to be responsible for a significant part of the vertical export of carbon due to fecal pellets [Stamieszkin+, 2015]. Exploring those latter processes implies a vertically-resolved representation of biogeochemical processes, which is absent in our model. This could explain why we do not observe any effect of our different representations of mesozooplankton on nutrients and lower-trophic levels.

As an explicit representation of individual size growth and reproduction of mesozooplankton in our model induces a delay in the mesozooplankton response to a phytoplankton bloom, we could expect that in a model coupled with upper trophic levels, the response of mesozooplankton predators would also be delayed. Indeed, numerous examples of bottom-up effect of mesozooplankton on upper trophic levels have been described which calls to the developments of robust zooplankton submodels in end-to-end marine ecosystem models [Rose+, 2010 ; Mitra+, 2014]. As copepods dominate mesozooplankton in many systems [Gallienne, 2001], studies on those species may give a representative overview on the bottom-up control of mesozooplankton on



upper trophic levels. Bi et al. [Bi+, 2011] focused on the correlation between water-type affinities of copepod communities and salmon type predominancy along the Washington and Oregon coast and have showed that the predominant salmon species shifts followed switches between cold- and warm-water copepod species, which suggest that salmon population dynamics is controlled by prey availability. In the Mediterranean Sea, SARAUX et al. [Saraux+, 2019] have shown that variations in plankton community around 2008, especially marked by a decrease in copepod abundance, have had a direct impact on fish biomass and on the mean size and weight of sardine and anchovy, highlighting again an important bottom-up effect.

## 5 Conclusion

The explicit representation of metazoan life-cycle in our simple biogeochemical model does not affect the temporal dynamics of non-mesozooplankton compartments. However, mesozooplankton temporal dynamics is changed, mostly through a few months delay in the response to an increase in food availability when reproduction is taken into account. In model versions with reproduction, we also identify an early acceleration phase, in which rates are particularly high, but which happens before mesozooplankton biomass reaches a significant value. Lastly, accounting for ontogenetic growth induces cohort dynamics in metazoans. The comparison of our 4 model versions enables to get some insights into the main factors inducing these changes.

First, as a consequence of size structuration, the temporal dynamics is affected by the size-based parameterization of the maximal growth rates. At the start of *HNM*, when zooplankton biomass is limited, metazoan individuals are mostly juveniles, i.e. they are part of the microzooplankton and therefore benefit from high growth rates. Those fast growing individuals are then matured into adult animals, inducing a faster initial increase of mesozooplankton to nutrient input as compared to a model without reproduction. In addition, temporal changes in the size distribution of mesozooplankton lead to the appearance of cohort dynamics, totally absent in model configurations without discretization of metazoan size.

The second factor influencing the temporal dynamics is the introduction of non-predation terms between microzooplankton and mesozooplankton size-classes, i.e. reproduction and maturation. Differences in the temporal dynamics of those two opposite terms induce a delay in the mesozooplankton response to equilibrium : reproduction, a loss term for mature mesozooplankton, reaches its equilibrium faster than the gain term, maturation. This results in a net loss term and reduces mesozooplankton growth before equilibrium is reached, and hence retards this equilibrium when compared to a model without any explicit representation of reproduction.

Mesozooplankton play a key role in marine ecosystems because of their intermediate position in trophic food webs. Explicit representation of mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth should be considered when modeling the upper trophic levels as the dynamics of upper trophic levels feeding on mesozooplankton could be affected, particularly in regions where the seasonality is marked. Numerous top down effect on lower trophic levels (particularly microzooplankton) and biogeochemistry (particularly on the vertical carbon export), not testable in the context of our 0-D study, would be expected in a vertically resolved model. Size spectrum approaches are interesting avenues that could provide all the tools necessary to improve mesozooplankton community representation in biogeochemical models.

## 6 Synthèse et transition vers le chapitre 4

Le but de cette étude était de caractériser les limites de la représentation largement dominante du mésozooplancton dans les modèles de biogéochimie marine, à savoir un compartiment unique au sein duquel tous les individus sont identiques, afin de fournir des informations sur la nécessité ou non de complexifier sa représentation dans des études de modélisation futures.

Le mésozooplancton joue un rôle clé dans les écosystèmes marins car il module le transfert d'énergie

du phytoplancton vers les hauts niveaux trophiques. En outre, il influence directement les cycles océaniques du carbone et des nutriments, notamment via sa production de pelotes fécales, sa respiration, son excrétion et ses migrations verticales. Dans les modèles de biogéochimie marine, il se comporte généralement comme des protistes. En réalité, le mésozooplancton est principalement composé de métazoaires, qui évoluent avec d'importants changements de taille au cours de leur cycle de vie, ce qui entraîne des variations significatives des taux métaboliques. Afin d'étudier les limites potentielles de cette représentation simpliste, nous avons utilisé un modèle NPZ sans dimension spatiale de type chémostat (PHYRE-MLC, voir chapitre 2) avec quatre configurations différentes dans lesquelles la description du mésozooplancton va d'organismes de type protiste à une formulation basée sur la taille incluant une reproduction explicite et une croissance ontogénique. Nous avons montré que la formulation basée sur la taille a un impact important sur le mésozooplancton. Premièrement, elle génère un retard de quelques mois dans la réponse du mésozooplancton à une augmentation de la disponibilité de nourriture. Deuxièmement, l'augmentation de la biomasse du mésozooplancton présente des variations temporelles beaucoup plus importantes, sous forme de cohortes successives, en raison de la dépendance du taux d'ingestion à la taille corporelle.

Cependant, la formulation basée sur la taille n'affecte pas le plancton plus petit ni les concentrations de nutriments. Cela ne signifie pas pour autant qu'il serait inintéressant de prendre en compte ces effets dans un modèle 3D. En particulier, des processus tels que la pompe biologique de carbone (non représentée dans notre modèle PHYRE-MLC) sont susceptibles d'être influencés par le cycle de vie du mésozooplancton. Il faudrait mettre en œuvre notre approche fondée sur la taille dans un modèle biogéochimique tridimensionnel pour pouvoir conclure sur sa nécessité ou non d'être incluse dans les études biogéochimiques futures. Une étude préliminaire pour inclure cette approche dans le modèle PISCES-v2 est en cours. En revanche, les effets sur les niveaux trophiques supérieurs résultant des changements significatifs dans la dynamique temporelle du mésozooplancton pourraient être estimés dans un modèle couplant les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs tel que PISCES-APECOSM.

De manière générale, le zooplancton est source de nombreuses incertitudes quant aux processus qui affectent la pompe biologique de carbone. Si la représentation simplifiée du mésozooplancton apparaît comme une des limites potentielles dans la compréhension de ces processus, l'absence quasi-totale de représentation du macrozooplancton dans les modèles en est une autre (à l'exception de PLANKTOM et Cobalt). En particulier, comme cela a été présenté en introduction, le macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF) est susceptible de jouer un rôle important dans la pompe biologique de carbone, en raison de sa production de carcasses et pelotes fécales denses qui chutent rapidement. Dans la seconde partie de cette thèse, nous explorons ce rôle en ajoutant à PISCES deux compartiments explicites de macrozooplancton, représentant le MGF et les autres organismes macrozooplanctoniques (krill, grands copépodes).

# Chapitre 4

Including filter-feeding gelatinous macrozooplankton in a global marine biogeochemical model : model-data comparison and impact on the ocean carbon cycle

## Objectifs

L'objectif de cette étude est d'évaluer les impacts du macrozooplancton gélatineux filtreur (aussi appelés grands tuniciers pélagiques), à savoir les salpes, les pyrosomes et les doliolides, sur le cycle du carbone et la structure de l'écosystème à l'échelle globale. En particulier, en raison de son mode de prédation par filtration lui donnant accès à une large gamme de tailles, et par la production de pelotes fécales et de carcasses denses et chutant rapidement, il est susceptible d'impacter le fonctionnement de la pompe biologique de carbone.

## Sommaire

1	Introduction . . . . .	76
2	Materials and method . . . . .	78
2.1	Model description . . . . .	78
2.2	Model experiments . . . . .	81
2.3	Model parameters . . . . .	82
2.4	Observations . . . . .	84
3	Results . . . . .	86
3.1	Evaluation of simulated biomasses . . . . .	86
3.2	Simulated FFGM distribution . . . . .	88
3.3	Carbon cycle . . . . .	89
4	Discussion . . . . .	94
4.1	FFGM distribution and biomass . . . . .	94
4.2	FFGM contribution to the biological pump . . . . .	95

---

4.3	Model limitations in representing GM and FFGM . . . . .	97
5	Synthèse et transition vers le chapitre 5 . . . . .	<b>99</b>

---

**Abstract :** Filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM), namely salps, pyrosomes and doliolids are increasingly recognized as an essential component of the marine ecosystem. Unlike crustacean zooplankton (eg., copepods) which feed on prey that is an order of magnitude smaller, filter-feeding allows FFGM access to a wider range of organisms, with predator over prey ratios as high as  $10^5$  :1. In addition, most FFGM produce carcasses and/or fecal pellets that sink 10 times faster than those of copepods. This implies a rapid and efficient export of organic matter to depth. Even if these organisms represent <5% of the overall planktonic biomass, the induced organic matter flux could be substantial. Here we present a first estimate of the influence of FFGM organisms on the export of particulate organic matter to the deep ocean based on a marine biogeochemical earth system model : NEMO-PISCES. In this new version of PISCES, two processes characterize FFGM : the preference for small organisms due to filter feeding, and the rapid sinking of carcasses and fecal pellets. To evaluate our modeled FFGM distribution, we compiled FFGM abundances observations into a monthly biomass climatology using a taxon-specific conversion. FFGM contribute strongly to carbon export at depth (0.4 Pg C yr<sup>-1</sup> at 1000m), particularly in low-productivity region (up to 40% of POC export at 1000m) where they dominate macrozooplankton by a factor of 2. This export increases in importance with depth, with a simulated transfer efficiency close to one.

## 1 Introduction

Pelagic tunicates, i.e., salps, doliolids, pyrosomes and appendicularians, are free-swimming open ocean gelatinous zooplankton that are increasingly recognized as key-components of marine ecosystems and biogeochemical cycles [Henschke+, 2016 ; Luo+, 2020]. All pelagic tunicates, with the exception of appendicularians, are part of the macrozooplankton (2-20 mm), and are filter-feeding organisms. They will be referred to hereafter as filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM). Although they are not part of the same phyla, FFGM which are urochordates share functional and morphological similarities with ctenophores and cnidarians (jellyfish). They have therefore been placed in the functional group of gelatinous zooplankton (GZ) : FFGM are indeed water-rich free-swimming transparent animals.

The fragility of all GZ bodies partly explains the rarity of observations [Henschke+, 2016]. Nevertheless, it has been hypothesized that increasing anthropogenic pressures on the global ocean favor gelatinous zooplankton in most regions due to eutrophication, overfishing, or climate change [Richardson+, 2009 ; Purcell, 2012]. Research effort focusing on GZ have increased dramatically during the last two decades, particularly on cnidarians ("true-jellyfish") that contribute significantly to biological carbon cycling through "jelly-falls" events (the accumulation of gelatinous zooplankton carcasses in the water column following a swarming event ; [Lebrato+, 2012 ; Sweetman+, 2014 ; Sweetman+, 2015 ; Luo+, 2020]). Similarly, many recent studies have focused on pelagic tunicates (namely salps [Phillips+, 2009 ; Henschke+, 2020 ; Henschke+, 2021b ; Henschke+, 2021a ; Luskow+, 2020 ; Ishak+, 2020 ; Stone+, 2016] , appendicularians [Berline+, 2011] and doliolids [Stenvers+, 2021]), revealing their importance in carbon cycling and for ecosystem structure, at least on a regional scale. Yet, despite this growing interest, Their importance on global scale remains uncertain.

Pelagic tunicates are capable of swarming, which means that their population can reach a high abundance in a very short time and can therefore represent a significant part, or even dominate, the zooplankton community during massive proliferation events [Everett+, 2011 ; Henschke+, 2016]. Three mechanisms have been hypothesized to trigger these swarms : i) FFGM use a mucus structure to filter feed, which gives them access to a wide range of preys, from bacteria to mesozooplankton [Acuña, 2001 ; Sutherland+, 2010 ; Bernard+, 2012 ; Ambler+, 2013 ; Sutherland+, 2022] This feeding strategy might allow them to proliferate in response to the bloom of a wide variety of organisms, in contrast to typical zooplankton with prey-to-predator size ratios ranging from 1 :10 to 1 :100 [Hansen+, 1994]. ii) FFGM generally have high clearance and growth rates [Alldredge+, 1982 ; Henschke+, 2016] that promote rapid proliferation. The densest FFGM swarms can

sweep over 200% of their resident water volume per day [Ishak+, 2020]. iii) Some FFGM, such as salps, have life cycles characterized by the alternation between a sexual phase (the blastozoid) and an asexual phase (the oozoid). During the asexual phase, oozoids produce long chains of blastozoids clones that can number several hundreds individuals and give rise to swarming processes [Loeb+, 2012; Kelly+, 2020; Groeneveld+, 2020]. Based on their potential to form large swarms, FFGM can significantly affect ecological processes, at least locally.

FFGM could also have an impact on the ocean carbon cycle. Indeed, many FFGM produce fast sinking carcasses and/or fecal pellets that induce a very efficient carbon export during swarming events [Henschke+, 2016]. Large fecal pellets and carcasses of salps are carbon-rich (more than 30% of dry weight (DW)) and sink at speeds up to 2700m d<sup>-1</sup> for fecal pellets and 1700m d<sup>-1</sup> for carcasses [Henschke+, 2016; Lebrato+, 2013]. In areas where salps proliferate, they can induce a carbon transfer to the seafloor 10 times faster than in their absence [Henschke+, 2016]. For pyrosomes, knowledge on their impact and the nature of their carcasses and fecal pellets remains very limited [Décima+, 2019]. Intense carcass fall events have been described as responsible for large carbon exports due to their high carbon content (35% DW, one of the highest among GZ) [Lebrato+, 2009]. Although their fecal pellets sink 30 times slower than those of large salps (70m d<sup>-1</sup> vs 1700m d<sup>-1</sup> [Henschke+, 2016]), they are able to export a significant amount of carbon in combination with active transport through diurnal vertical migrations [Stenvers+, 2021; Henschke+, 2019]. Because of their rapidly sinking fecal pellets (over 400m/d) and high clearance rates, doliolids also affect carbon fluxes [Takahashi+, 2013; Takahashi+, 2015; Ishak+, 2020] but their impact remains poorly documented.

Overall, most studies to date have focused on the regional scale. But Luo2020 have estimated the contribution to the global carbon cycle of three categories of gelatinous zooplankton : ctenophores, cnidarians and pelagic tunicates. Using a data-driven carbon cycle model, they found that pelagic tunicates contribute three quarters of the particulate organic carbon (POC) flux induced by gelatinous zooplankton or one quarter of the total POC exported at 100m. A more recent study by the same team [Luo+, 2022] revised this estimate to 0.57 Pg C yr<sup>-1</sup>, representing 9% of total export past 100 m, by explicitly representing FFGM in the Cobalt-v2 biogeochemical model (FFGM refer to Large pelagic tunicates in their study).

Marine biogeochemical models have repeatedly shown their usefulness in understanding marine processes on a global scale : in particular on the role of plankton in ecosystem processes [Sailley+, 2013; Le Quéré+, 2016; Kearney+, 2021] and biogeochemical fluxes [Buitenhuis+, 2006; Kwiatkowski+, 2018; Aumont+, 2018]. Their complexity has been greatly increased by the addition of multiple limiting nutrients and multiple functional groups or size classes of phytoplankton and zooplankton [Le Quéré+, 2005; Follows+, 2007; Ward+, 2012; Aumont+, 2015]. In particular, Plankton Functional Type (PFT) models have been introduced as a way of grouping organisms that keeps overall biological complexity at a manageable level [Moore+, 2001; Gregg+, 2003; Le Quéré+, 2005]. Wright2021 showed that the introduction of a jellyfish PFT (cnidarians only) into the PLANKTOM model has a large direct influence on the biomass distribution of the crustacean macrozooplankton PFT and indirectly influences the biomass distributions of protozooplankton and mesozooplankton through a trophic cascade. This influence could be explained by the specific diet of jellyfish that differs from other zooplankton PFTs. Similarly, due to their specific filter feeding mode, their likely significant role in carbon cycling via carcasses and fecal pellet falls, and their potentially large biomass via swarming processes, the inclusion of FFGM as a new PFT in a PFT-based model is relevant and has been recently achieved by LUO et al. [Luo+, 2022].

Here, we use the PISCES-v2 model [Aumont+, 2015] which is the standard marine biogeochemistry component of NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean).

In this study, a new version of PISCES was developed (PISCES-FFGM) in which two new PFTs were added : a generic macrozooplankton (GM) based on an allometric scaling of the existing mesozooplankton and a filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM). Two processes characterize the FFGM in this version of the model : access to a wide range of prey through filter feeding and rapid sinking of carcasses and fecal

pellets. We first examine how the model succeeds in reproducing the surface distribution of FFGM by providing a new compilation of abundance observations converted to carbon biomass via taxonomy-specific conversion functions to make this assessment. Second, because the modeling study by LUO et al. [Luo+, 2022] focused on the impact of FFGM on surface processes, we investigated these same impacts to investigate whether our modeling framework and formulations produce results consistent with theirs. Our study provides also some new insights : 1) we explore the FFGM-specific spatial patterns of organic matter production, export and particles composition in the top 100 m ; 2) we investigate the impacts of FFGM on the export of particulate organic carbon to the deep ocean via an explicit representation of fast-sinking fecal pellets and carcasses.

## 2 Materials and method

### 2.1 Model description

#### 2.1.1 Model structure :

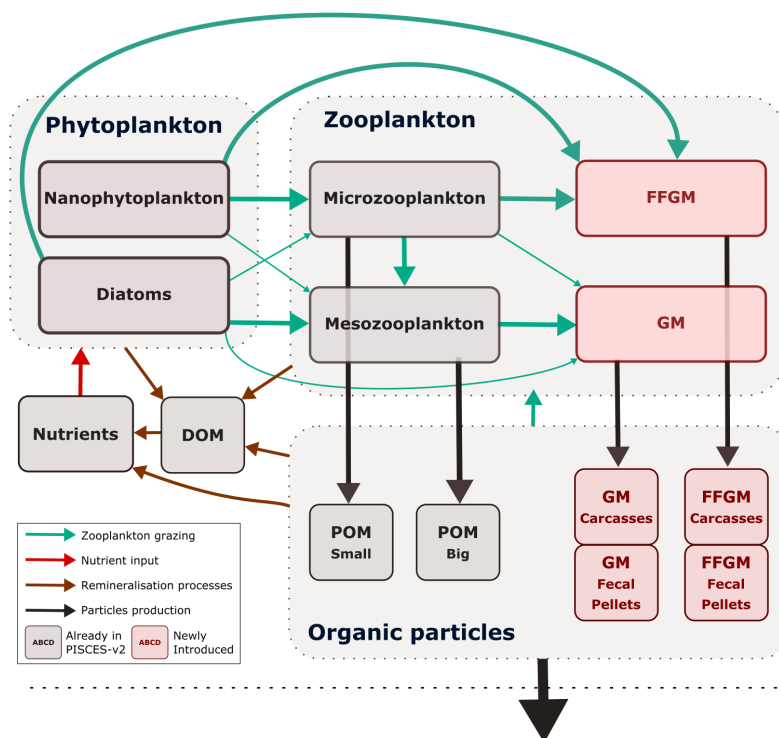


FIGURE 4.1 – **Architecture of PISCES-FFGM.** This figure only shows the organic components of the model omitting thus oxygen and the carbonate system. This diagram emphasizes trophic interactions (turquoise arrows) as well as particulate organic matter production (black arrows), two processes strongly impacted by the introduction of two new zooplankton groups in PISCES-FFGM (pink boxes). FFGM is for Filter-Feeding Gelatinous Macrozooplankton, GM is for Generic Macrozooplankton, POM is for Particulate Organic Matter, DOM is for Dissolved Organic Matter.

The marine biogeochemical model used in the present study is a revised version of PISCES-v2 (gray boxes in fig. 4.1). It includes five nutrient pools ( $Fe$ ,  $NH_4^+$ ,  $Si$ ,  $PO_4^{3-}$  and  $NO_3^-$ ), two phytoplankton groups (Diatoms and Nanophytoplankton, denoted  $D$  and  $N$ ), two zooplankton size classes (Micro- and Mesozooplankton, denoted  $Z$  and  $M$ ) and an explicit representation of particulate and dissolved organic

matter, reaching a total of 24 prognostic variables (tracers). A full description of the model is provided in [Aumont+, 2015].

In the version used here, two groups of macrozooplankton were added, one corresponding to generic macrozooplankton organisms (hereafter referred to as GM, see fig. 4.1) and the other to salp-like filter-feeding gelatinous macrozooplankton organisms (hereafter referred to as FFGM, see fig. 4.1). As with micro- and mesozooplankton in the standard version of PISCES, the C :N :P stoichiometric composition of the two macrozooplankton groups is assumed to be constant. In addition to their carbon biomass, two additional tracers were introduced into the model for each macrozooplankton group corresponding to fecal pellets and carcasses in carbon units, respectively (GM Carcasses, GM Fecal Pellets, FFGM Carcasses and FFGM Fecal Pellets, see fig. 4.1). Because both macrozooplankton groups have a constant Fe :C stoichiometry and feed on phytoplankton that have a flexible Fe :C stoichiometry (Eq. 16 to 20 in [Aumont+, 2015]), two compartments representing the iron content of the fecal pellets of the two macrozooplankton groups were added. Figure 4.1 summarizes the tracers and interactions newly introduced into PISCES for this study (referred to as PISCES-FFGM hereafter).

The tracers considered for particulate and dissolved organic matter are (organic particles in fig. 4.1) : *sPOC* which refers to small organic carbon particles, *bPOC* which refers to large organic carbon particles, *DOC* which refers to dissolved organic carbon, *DIC* which refers to dissolved inorganic carbon,  $C_{aFFGM}$  which refers to the carbon content of FFGM carcasses,  $F_{pFFGM}$  which refers to the carbon content of FFGM fecal pellets,  $C_{aGM}$  which refers to the carbon content of GM carcasses and  $F_{pGM}$  which refers to the carbon content of GM fecal pellets.

### 2.1.2 Macrozooplankton (FFGM and GM) dynamics

We first present the generic equation describing the dynamics of the two groups of macrozooplankton, and then focus on the modeling choices we made to differentiate the two groups of organisms. All symbols and definitions are summarized in Table 4.1.

The temporal evolution of the two compartments of macrozooplankton is governed by the following equation :

$$\begin{aligned} \frac{\partial X}{\partial t} = & e^X G_X (1 - \Delta(O_2)) f_X(T) X \\ & - (m^X + m_c^X) f_X(T) (1 - \Delta(O_2)) X^2 \\ & - r^X f_X(T) \left( \frac{X}{K_m + X} + 3\Delta(O_2) \right) X \end{aligned} \quad (4.1)$$

This equation is similar to the one used for micro- and mesozooplankton in PISCES-v2 [Aumont+, 2015]. In this equation,  $X$  is the considered macrozooplankton biomass (*GM* or *FFGM*), and the three terms on the right-hand side represent growth, quadratic and linear mortalities.  $e^X$  is the growth efficiency. It includes a dependence on food quality as presented in PISCES-v2 (Eq. 27a and 27b in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]). Quadratic mortality is divided between mortality due to predation by unresolved higher trophic levels (with a rate  $m^X$ ) and mortality due to disease (with a rate  $m_c^X$ ). All terms in this equation were given the same temperature sensitivity  $f_X(T)$  using a Q10 of 2.14 (Eq. 25a and 25b in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]), as for mesozooplankton in PISCES-v2 and according to BUITENHUIS et al. [Buitenhuis+, 2006]. Linear mortality is enhanced and growth rate is reduced at very low oxygen levels, as we assume that macrozooplankton are not able to cope with anoxic waters ( $\Delta(O_2)$  varies between 0 in fully oxic conditions and 1 in fully anoxic conditions, see Eq. 57 in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]).

The difference between the two macrozooplankton groups lies in the description of the term  $G_X$ , i.e. the ingested matter. A full description of the equations describing  $G_X$  is provided in the supporting information



Symbol	Description
<b>I. STATE VARIABLES</b>	
$P$	Nanophytoplankton
$D$	Diatoms
$Z$	Microzooplankton
$M$	Mesozooplankton
$GM$	GM
$FFGM$	FFGM
$Ca_{FFGM}$	FFGM Carcasses
$Fp_{FFGM}$	FFGM Fecal Pellets
$Ca_{GM}$	GM Carcasses
$Fp_{GM}$	GM Fecal Pellets
<b>II. PHYSICAL VARIABLES</b>	
$T$	Temperature
<b>III. GROWTH</b>	
$e^X$	growth efficiency of $X$
$a^X$	unassimilation rate of $X$
$g_m^X$	maximal $X$ grazing rate
$K_G^X$	half saturation constant for $X$ grazing
$p_Y^X$	$X$ preference for group $Y$
$Y_{thresh}^X$	group $Y$ threshold for $X$
$F_{thresh}^X$	feeding threshold for $X$
$w_X$	sinking velocity of $X$ particles
$ff_m^X$	$X$ flux feeding rate
$m^X$	$X$ quadratic mortality
$m_c^X$	$X$ non predatory quadratic mortality
$r^X$	$X$ linear mortality
$K_m$	half saturation constant for mortality
$\alpha$	remineralsation rate
<b>CLOGGING</b>	
$C_{th}$	clogging threshold
$C_{sh}$	clogging sharpness

TABLE 4.1 – Variables and parameters used in the set of equations governing the temporal evolution of the state variables.

section [Text B.2](#) (Eq. [B.1](#) to Eq. [B.12](#)). Below we present the two different choices of feeding representation that differentiate the dynamics of the two macrozooplankton groups, GM and FFGM, in the model.

GM, namely generic macrozooplankton, is intended to represent crustacean macrozooplankton, such as euphausiids or large copepods. Their parameterization is similar to that of mesozooplankton (Eq. 28 to 31 in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]). Therefore, in addition to conventional suspension feeding based on a Michaelis-Menten parameterization with no switching and a threshold (Eq. [B.1](#), [B.2](#) and [B.3](#)), flux-feeding is also represented (Eq. [B.4](#)) as has been frequently observed for both meso- and macrozooplankton [Jackson, 1993; Stukel+, 2019]. GM can flux-feed on small and large particles as well as on carcasses and fecal pellets produced by both GM and FFGM (Eq. [B.6](#)). We assume that the proportion of flux-feeders is proportional to the ratio of the potential food available for flux feeding to the total available potential food (Eq. [B.7](#) and [B.8](#)). Suspension feeding is supposed to be controlled solely by prey size, which is assumed to be about 1 to 2 orders

of magnitude smaller than that of their predators [Fenchel, 1988; Hansen+, 1994]. Thus, GM preferentially feed on mesozooplankton, but also, to a lesser extent on microzooplankton, large phytoplankton and small particles (Eq. B.5 and B.10, Fig. 4.1).

FFGM represent the large pelagic tunicates (i.e. salps, pyrosomes and doliolids but not appendicularians). Pelagic tunicates are all highly efficient filter feeders and thus have access to a wide range of prey sizes, from bacteria to mesozooplankton [Acuña, 2001; Sutherland+, 2010; Bernard+, 2012; Ambler+, 2013]. There is no strong evidence that FFGM feed on mesozooplankton in the literature. Therefore, we assume in our model that FFGM are solely suspension feeders (i.e. with concentration-dependent grazing based on a Michaelis-Menten parameterization with no switching and a threshold, see Eq. B.1, B.2 and B.3) feeding with identical preferences on both phytoplankton groups ( $D$  and  $N$ ) as well as on microzooplankton ( $Z$ ) (Eq. B.11 and B.12, Fig. 4.1). They can also feed on small particles ( $sPOC$ , SUTHERLAND et al. [Sutherland+, 2010]) (Eq. B.11, Fig. 4.1).

### 2.1.3 Carcasses and fecal pellet dynamics :

Carcasses  $C_{aFFGM}$  and  $C_{aGM}$  are produced as a result of non predatory quadratic and linear mortalities of GM and FFGM, respectively. The  $Fp_{FFGM}$  and  $Fp_{GM}$  are produced as a fixed fraction of the total food ingested by the two macrozooplankton groups. Remineralization of fecal pellets and carcasses by bacteria is modeled using the same temperature-dependent specific degradation rate with a  $Q_{10}$  of 1.9, identical to that used for small and large particles. In addition to remineralization, carcasses and fecal pellets undergo flux feeding by GM as explained in the previous subsection. The sinking speeds of these particle pools are assumed to be constant. A complete description of the equations governing the temporal evolution of fecal pellets and carcasses is provided in the supporting information section Text B.2 (Eq. B.14 and B.15).

## 2.2 Model experiments

The biogeochemical model is run in an offline mode with dynamical fields identical to those used in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]. These climatological dynamic fields (as well as the input files) can be obtained from the NEMO website (www.nemo-ocean.eu) and were produced using an ORCA2-LIM configuration [Madedec, 2008]. The spatial resolution is about  $2^\circ$  by  $2^\circ \cos(\phi)$  (where  $\phi$  is the latitude) with a meridional resolution enhanced at  $0.5^\circ$  in the equator region. The model has 30 vertical layers with increased vertical thickness from 10 m at the surface to 500 m at 5000 m. PISCES-FFGM was initialized from the quasi-steady-state simulation presented in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]. The two macrozooplankton groups, their fecal pellets and carcasses were set to a small uniform value of  $10^{-9}$  mol CL $^{-1}$ . The model was then integrated for the equivalent of 600 years, forced with 5-day averaged ocean dynamic fields and with a three-hour integration time step.

To investigate the spatial pattern and depth gradient of particulate organic carbon fluxes and the modeled distribution of GM and FFGM, three additional simulations were performed : PISCES-GM ("Generic Macrozooplankton"), PISCES-LOWV ("LOW Velocity") and PISCES-CLG ("Clogging").

The first experiment (PISCES-GM) was designed to investigate the impact of an explicit FFGM representation (with a different grazing parameterization than GM) on the spatial and vertical distribution of POC fluxes : In PISCES-GM, the FFGM ingestion rate ( $g_m^{FFGM}$  defined in table 4.1 and used in Eq. B.3) was set to 0 which is equivalent to running the model with a single generic macrozooplankton group.

The second experiment (PISCES-LOWV) was designed to evaluate the impact of the high sinking speeds of particles from GM and FFGM. In PISCES-LOWV, the sinking speeds of all fecal pellets and carcasses produced by GM and FFGM ( $w_{FpX}$  and  $w_{CaX}$ , defined in table 4.1 and used in Eq. B.14 and B.15) were assigned the same values as for large particles in PISCES-v2, i.e. 30 m d $^{-1}$ .

The third experiment (PISCES-CLG) was designed to explore the impacts of clogging. Clogging, defined as the saturation of an organism’s filtering apparatus with high levels of particulate matter, is a poorly documented mechanism for FFGM but has been observed [Harbison+, 1986; Perissinotto+, 1997] or suggested [Perissinotto+, 1998; Pakhomov, 2004; Kawaguchi+, 2004] for some salps species. Unlike other macrozooplankton groups, it has been shown that salps biomass remain relatively low at high chlorophyll concentrations [Heneghan+, 2020]. In PISCES-CLG, the achieved ingestion rate of FFGM ( $G_{FFGM}$ , see Eq. B.13) is modulated by a clogging function  $F_C(Chl)$  inspired by the parameterization proposed by ZELDIS et al. [Zeldis+, 1995] :

$$F_C(Chl) = 1 - \frac{1}{2} (1 + \text{ERF}(C_{sh}(NCHL + DCHL - C_{th}))) \quad (4.2)$$

In this equation,  $C_{th}$  is the clogging threshold,  $C_{sh}$  is the clogging sharpness and ERF is the Gauss error function.

All three sensitivity experiments were initialized with the year 500 output fields from the baseline PISCES-FFGM experiment. They were then run for 100 years. All results presented in this study are average values over the last 20 years of each simulation.

### 2.3 Model parameters

Each zooplankton group is characterized by a size range, assuming that sizes within the group are distributed along a spectrum of constant slope -3 in log-log space, according to the hypothesis of SHELDON et al. [Sheldon+, 1972]. The ranges are : 10-200  $\mu\text{m}$  for microzooplankton, 200-2000  $\mu\text{m}$  for mesozooplankton and 2000-20000  $\mu\text{m}$  for macrozooplankton (GM and FFGM).

All parameters in PISCES-FFGM have identical values to those in AUMONT et al. [Aumont+, 2015]. The only exception is the mesozooplankton quadratic mortality rate, whose value has been greatly reduced from its standard value of  $0.03 (\mu\text{mol CL}^{-1})^{-1} \text{day}^{-1}$  to  $0.004 (\mu\text{mol CL}^{-1})^{-1} \text{day}^{-1}$  since predation by higher trophic levels is now explicitly represented.

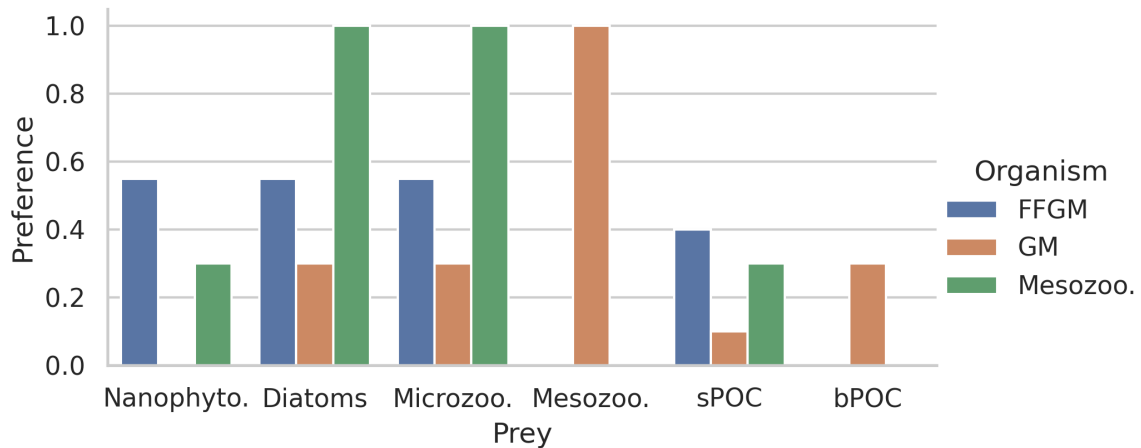


FIGURE 4.2 – **Histogram of the preferences of secondary consumers for their respective prey.** Secondary consumers are mesozooplankton, FFGM and GM, and preys are nanophytoplankton, diatoms, microzooplankton, mesozooplankton, small organic particles and large organisms particles. A preference of 1 indicates that any prey reached is consumed, a preference of 0 indicates that the prey is never consumed.

The values of the parameters that were introduced in PISCES-FFGM to represent the evolution of GM

Symbol	Source	GM ( $X = GM$ )	FFGM ( $X = FFGM$ )	Unit
$e_{max}^X$	★	0.35	0.35	-
$a^X$	★	0.3	0.3	-
$g_m^X$	●	0.28	0.28	$d^{-1}$
$K_G^X$	★	2e-5	2e-5	$mol\ L^{-1}$
$p_X^P$	‡	0	0.55	-
$p_X^D$	‡	0.3	0.55	-
$p_X^Z$	‡	0.3	0.55	-
$p_X^M$	‡	1	0	-
$p_X^{POC}$	‡	0.1	0.4	-
$p_X^{GOC}$	‡	0.3	0	-
$P_{thresh}^X$	★	1e-8	1e-8	$mol\ L^{-1}$
$D_{thresh}^X$	★	1e-8	1e-8	$mol\ L^{-1}$
$Z_{thresh}^X$	★	1e-8	1e-8	$mol\ L^{-1}$
$M_{thresh}^X$	★	1e-8	1e-8	$mol\ L^{-1}$
$POC_{thresh}^X$	★	1e-8	1e-8	$mol\ L^{-1}$
$F_{thresh}^X$	★	3e-7	3e-7	$mol\ L^{-1}$
$w_{CaX}$	‡	300	800	$m\ d^{-1}$
$w_{FPX}$	‡	100	1000	$m\ d^{-1}$
$ff_m^H$	●	5e5	-	$m^2\ mol^{-1}$
$m^X$	†	1.2e4	1.2e4	$L\ mol^{-1}\ d^{-1}$
$m_c^X$	†	4e3	4e3	$L\ mol^{-1}\ d^{-1}$
$r^X$	●	0.003	0.005	$d^{-1}$
$K_m$	★	2e-7	2e-7	$mol\ L^{-1}$
$\alpha$	★	0.025	0.025	$d^{-1}$

TABLE 4.2 – **Parameter values used in PISCES-FFGM.** The symbols in the "Source" column indicate how the parameter value was determined : (★) parameters for which we assumed that both GM and FFGM share the same characteristics as mesozooplankton, (●) metabolic rates assumed to vary with size, thus scaled using an allometric scaling conversion of mesozooplankton value based on [Hansen+, 1997], (†) parameters tuned to fit PISCES-v2 general biology dynamics, and (‡) indicates parameters whose values have been arbitrarily set based on information available in the literature and/or of the authors expertise.

and FFGM are shown in Table 4.2. Metabolic rates are assumed to vary with size according to the allometric relationship proposed by HANSEN et al. [Hansen+, 1997]. Therefore, maximum grazing, respiration and flux-feeding rates were calculated from their values for mesozooplankton using a size ratio of 10. The preferences of GM and FFGM for their different prey are detailed in section 2.1.2. Their values are shown in Figure 4.2. The sinking speed of FFGM carcasses (resp. fecal pellets) is set to  $800\ m\ day^{-1}$  (resp.  $1000\ m\ day^{-1}$ ) [Henschke+, 2016]. The sinking speeds of GM fecal pellets and carcasses are set rather arbitrarily to  $100\ m\ day^{-1}$  and  $300\ m\ day^{-1}$  respectively, within the wide range of values found in the literature [Small+, 1979; Fowler+, 1986; Lebrato+, 2013; Turner, 2015]. A low clogging threshold  $C_{th}$  of  $0.5\ \mu g\ Chl\ L^{-1}$  is chosen to limit FFGM growth in all moderate and high productivity regions. Clogging sharpness  $C_{sh}$  is set to  $5\ \mu g\ Chl\ L^{-1}$ , the value proposed by ZELDIs et al. [Zeldis+, 1995]. The quadratic mortality rates have been adjusted by successive simulations evaluated against the observations presented in the next section.

## 2.4 Observations

### 2.4.1 Observations data for validating the modeled FFGM biomass estimates

We compiled an exhaustive dataset of in situ pelagic tunicates (i.e., Thaliaceans) concentrations from large scale plankton monitoring programs and previous plankton data compilations to derive monthly field of pelagic tunicates biomass (in  $\text{mg C m}^{-3}$ ) that can be used as a standard data set to evaluate the FFGM biomass estimated by PISCES-FFGM. First, five main data sources were retrieved : NOAA's Coastal and Oceanic Plankton Ecology, Production, and Observation Database (COPEPOD; O'BRIEN [OBrien, 2014]), the Jellyfish Database Initiative (JeDI; LUCAS et al. [Lucas+, 2014]), KRILLBASE ATKINSON et al. [Atkinson+, 2017], the Australian Continuous Plankton Recorder (CPR) survey (AusCPR; IMOS [IMOS, 2021]) and the Southern Ocean CPR survey (SO-CPR; HOSIE [Hosie, 2021]). This compilation gathered planetary scale plankton concentration measurements collected through a broad variety of sampling devices over the last 150 years, with taxonomic identification of varying precision and scientific names, some of which changed through time. Therefore, we curated the scientific names and the taxonomic classification of each observation to harmonize names across all data sets and to correct deprecated names and synonyms based on the backbone classification of the World Register of Marine Species (WoRMS; T. et al. [T+, 2022]) using the 'worms' R package version 0.2.2 [Holstein, 2018]. Then, only those observations corresponding to an organism belonging to the Class Thaliacea were kept. Observations without a precise sampling date and at least one sampling depth indicator (usually maximum sampling depth, in meters) were discarded. All data sets provided concentrations in  $\text{ind m}^{-3}$  except KRILLBASE which provided salp (mostly *Salpa thompsoni*) densities in  $\text{ind m}^{-2}$  which we converted to  $\text{ind m}^{-3}$  based on the maximum sampling depth of the corresponding net tows. In KRILLBASE, 5'186 observations of Thaliaceans with missing density values were discarded (35.6% of the original 14'543 observations). In COPEPOD, concentrations are standardized as if they were all taken from a plankton net equipped with a  $330 \mu\text{m}$  mesh [Moriarty+, 2013b]. 862 point observations with missing concentration values were discarded (3.5% of the original 24'316 observations). We examined the composition of the original data sources compiled within JeDI and COPEPOD by assessing the recorded institution codes as well as their corresponding spatio-temporal distributions to evaluate the observations overlapping between these two previous data syntheses. We logically observed a very high overlap between COPEPOD and JeDI as the former data set was the main data contributor to the latter. Therefore, overlapping records were identified based on their sampling metadata, scientific names, concentration values, the recorded institution codes and recorded data sources, and they were removed from JeDI. This removed 14'198 (74.1%) of the JeDI's original Thaliaceans observations.

This synthesis of Thaliaceans concentrations gathered globally distributed 491,529 point observations (Figure B.1), collected at a mean ( $\pm$  std) maximum sampling depth of 23.1 ( $\pm$  70.5) m over the 1926-2021 time period (mean  $\pm$  std of the sampling year = 2006.6  $\pm$  11.5). The shallow average sampling depth was driven by the dominant contribution of the two CPR surveys, which represented 93% of all point observations. Removing the CPR surveys deepened the mean maximum sampling depth of the observations to 189.3 ( $\pm$  196.1) m. The range of observed Thaliacean concentration ranged from 0.0  $\text{ind m}^{-3}$  to 10,900  $\text{ind m}^{-3}$  with an average of 1.3 ( $\pm$  45.4)  $\text{ind m}^{-3}$ .

Most of the records showed a fairly precise taxonomic resolution as 39% of the data was species- resolved (mostly *S. thompsoni*, *Soestia zonaria*, *S. fusiformis* and *Thalia democratica*), 0.19% genus-resolved (mostly *Thalia*, *Doliolum* and *Salpa*) and 38% family-resolved (mostly Salpidae and Doliolidae). Therefore, we were able to perform taxon-specific conversions from individual concentrations to biomass concentrations (in  $\text{mg C m}^{-3}$ ) for each point observation (see Table S1). We used the taxon-specific carbon weights ( $\text{mg C ind}^{-1}$ ) summarized by LUCAS et al. [Lucas+, 2014] which were based on the group-specific length-mass or mass-mass linear and logistic regression equations of LUCAS et al. [Lucas+, 2011]. Not all the observations had a precise counter part in the carbon weights compilation of LUCAS et al. [Lucas+, 2014] because they were not identified

at the species or the genus level (e.g., Class-level, Order-level or Family-level observations). In these cases, we computed the median carbon weight of those taxa reported in LUCAS et al. [Lucas+, 2014] and which composed the higher level taxonomic group (i.e., the carbon weight of Salpidae corresponded to the average carbon weight of all Salpidae species), and used this average carbon weight to convert the individual concentrations to carbon concentrations. The resulting point biomass measurements ranged between 0.0 mg C m<sup>-3</sup> and 19'451 mg C m<sup>-3</sup>, with an average of  $0.63 \pm 48$  mg C m<sup>-3</sup>. However, this range is largely zero-inflated (94.6% of the observations corresponded to a biomass of 0.0 mg C m<sup>-3</sup>) due to the high relative contribution of both CPR surveys whose data only comprised 1.1% of non null values. Such strong zero inflation can be attributed to sampling artifacts due to the specificities of the CPR and thus very likely do not reflect real absences [Richardson+, 2006]. Indeed, the CPR continuously collects plankton at standard depth of 7 m and at a speed of nearly 0.2 m s<sup>-1</sup>, as seawater flows in through a square aperture of 1.61 cm<sup>2</sup>, which is too narrow to adequately sample large gelatinous macrozooplankton such as salps and doliolids, especially in the Southern Ocean [Pinkerton+, 2020]. Consequently, we decided to remove the observations from the AusCPR and the SO-CPR from our final validation data set. Biomass observations larger than two times the standard deviation were considered as outliers and were excluded as well. Then, we only retained these observations taking on the upper 300 m depth to exclude really deep water samples and focus on zooplankton communities that inhabit the euphotic layer. The biomass levels of this subset ranged between 0.0 and 488 mg C m<sup>-3</sup> ( $4.9 \pm 25.7$  mg C m<sup>-3</sup>). Thaliacean concentrations issued from single net sample were summed when necessary (e.g., when species and/or genera counts were sorted within one plankton sample) to be representative of a Thaliacea-level point measurement. At this point, the dataset contains 18'875 single observations of Thaliacean biomass. Hereafter, we will refer to this dataset as "AtlantECO dataset".

Ultimately, monthly Thaliacean biomass fields were computed for validating the monthly FFGM biomass fields of PISCES-FFGM. Thaliacea biomass concentrations were averaged per month on a 36x72 grid to obtain the 12 monthly climatological fields of Thaliacea biomass needed for evaluating our model. A low resolution grid (5x5) has been used to counterbalance patchiness of data, as suggested by [Lilley+, 2011]. After this final step, the monthly climatological values of Thaliacea biomass concentrations ranged between 0.0 and 454 mg C m<sup>-3</sup> ( $6.53 \pm 26.21$  mg C m<sup>-3</sup>). Hereafter, we will refer to this climatology as "AtlantECO climatology".

#### 2.4.2 Additional datasets

We also used the monthly fields derived from the observations as a standard data set to evaluate some of the other PISCES-FFGM compartments : total macrozooplankton, mesozooplankton, total chlorophyll, nutrients and oxygen.

**Total macrozooplankton** As with FFGM, for total macrozooplankton observations, a low resolution grid has been used. We use a monthly macrozooplankton abundances binned on a 72x36 grid (ind m<sup>-3</sup>, vertically integrated between 0 and 100m) from MARine Ecosystem DATa (MAREDAT) [Moriarty+, 2013a], and then convert abundances to carbon-based concentration to evaluate our modeled distribution of total macrozooplankton biomass (i.e. FFGM and GM). Conversion of abundance to carbon concentration requires an average individual weight. An average individual weight of 588  $\mu$ g was chosen by considering an individual with a mean size of 6.3 mm (the geometric mean of the macrozooplankton size class) and applying the relationship proposed for copepods by WATKINS et al. [Watkins+, 2011].

**Mesozooplankton** We use the monthly mesozooplankton database binned on a 360x180 grid (mmol m<sup>-3</sup>, vertically integrated between 0 and 300m) from MARine Ecosystem DATa (MAREDAT) [Moriarty+, 2013b] to evaluate our modeled total mesozooplankton biomass distribution.

**Nutrients and Oxygen** We use the World Ocean Atlas [Garcia+, 2019b; Garcia+, 2019a] 360x180 monthly climatological distribution for  $PO_4^{2-}$  (Surface),  $NO_3^-$  (Surface) and  $O_2$  (vertically integrated between 100 and 600m and between 2000 and 4000m) to evaluate our modeled nutrient and oxygen distributions .

**Chlorophyll** We use a 360x180 gridded monthly average of the long-term multi-sensor time-series OC-CCI (Ocean Colour project of the ESA Climate Change Initiative, SATHYENDRANATH et al. [Sathyendranath+, 2019]) of satellite phytoplankton chlorophyll-*a* sea surface concentration converted into  $mmol\ m^{-3}$  to evaluate our modeled total chlorophyll distribution. The same product regridded on a 36x72 grid is used to compare observed and modeled relationships between chlorophyll and FFGM abundance (Fig. 4.5).

### 2.4.3 Model evaluation

The model evaluation is based on monthly fields averaged over the last 20 years of the PISCES-FFGM reference.

FFGM : For each unique observation in the AtlantECO dataset, we sampled the modeled FFGM biomass from the PISCES-FFGM climatology at the corresponding coordinates (latitude,longitude), month, and depth range (minimal depth and maximal depth), so that each observed biomass can be compared to a "model-sampled" biomass. When compared to AtlantECO climatology, the annual mean FFGM biomass fields and the statistics (Table 4.3) are calculated from these "model-sampled" biomasses to avoid bias due to different sampling.

Other variables : The other model outputs used in this evaluation ( $NO_3^-$ ,  $PO_4^{2-}$ , Chl, Mesozooplankton, GM+FFGM) were regridded horizontally and vertically on the same grid as the corresponding observations (see previous section). The macrozooplankton and mesozooplankton fields were integrated vertically on the appropriate vertical range. When compared to observations, model outputs are sampled at exactly the same location and month as the observations. Annually averaged fields as well as statistics (Table 4.3) are computed from these sampled fields to avoid bias due to different sampling.

## 3 Results

### 3.1 Evaluation of simulated biomasses

We focus here on the evaluation of the new components added in this version of PISCES, i.e. GM and FFGM. In the supporting information, we present an evaluation of nitrate, chlorophyll and mesozooplankton (See Text B.1 and Fig. B.2). For these tracers, note that the performance of PISCES-FFGM is similar to that of PISCES-v2 [Aumont+, 2015]. The total integrated biomass of all living compartments simulated by PISCES-FFGM is 1.4 Pg C for the upper 300 meters of the global ocean. Primary producers account for 51% of this biomass. Total macrozooplankton accounts for 12% of the total biomass. Our model predicts that FFGM and GM contribute roughly equally to macrozooplankton biomass, each having a biomass of about 0.08 Pg C.

The annual mean distributions of total macrozooplankton (FFGM and GM) and FFGM only, averaged over the top 300 m of the ocean, are compared to available observations (Figure 4.3). A quantitative statistical evaluation of the model performance for these two fields is presented in Table 4.3. The Spearman correlation coefficient between observed and modeled total macrozooplankton biomasses is 0.26 ( $p$ -value  $< 0.001$ ). Areas of high macrozooplankton biomass are correctly simulated in the northern hemisphere by our model : 94% of the area in which observed concentrations are greater than  $0.5\ mg\ C\ m^{-3}$  correspond to areas in which the concentration is greater than  $0.5\ mg\ C\ m^{-3}$  in the model. On the other hand, observations suggest moderate biomass in the Indian Ocean (between  $0.05$  and  $0.5\ mg\ C\ m^{-3}$ ) and low biomass in the Southern Ocean (lower than  $0.05\ mg\ C\ m^{-3}$ ). These low and moderate biomasses are not captured by our model which simulates

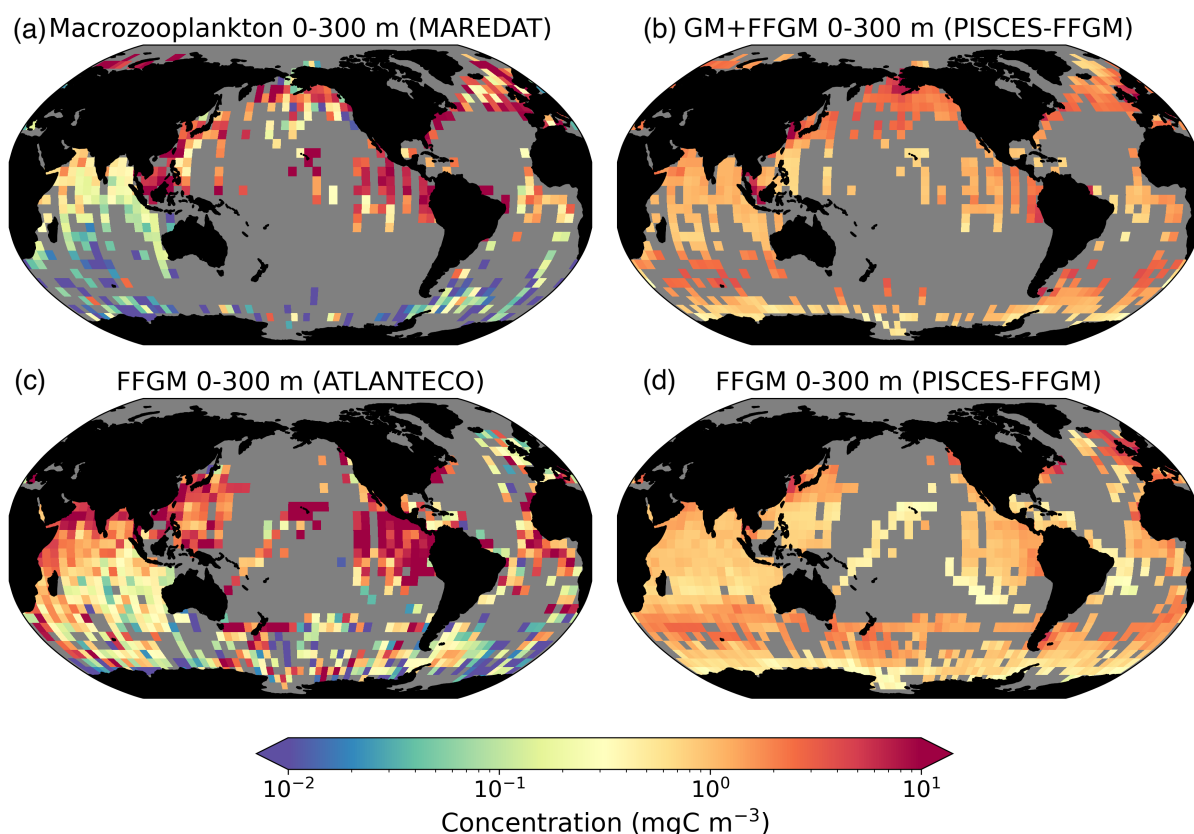


FIGURE 4.3 – **Comparison between observed and modeled macrozooplankton biomasses.** Annual means of carbon concentrations ( $\text{mg C m}^{-3}$ , log-scale), averaged over the top 300 meters on a  $5^\circ$  resolution grid. (a) macrozooplankton from MAREDAT (b) "model-sampled" total macrozooplankton (GM+FFGM) (c) FFGM from AtlantECO climatology (d) "model-sampled" FFGM. As described in section 2.4.3, modeled biomasses were sampled where observations were available.

values greater than  $0.5 \text{ mg C m}^{-3}$  in both areas : 98% of the area in which observed concentrations are lower than  $0.5 \text{ mg C m}^{-3}$  correspond to areas in which modeled concentrations are greater than  $0.5 \text{ mg C m}^{-3}$ . Overall, the simulated distribution of macrozooplankton is too homogeneous with respect to what the observations suggest. This is confirmed by the much smaller standard deviation in our model simulation than in the observations, 1.3 and  $128 \text{ mg C m}^{-3}$  respectively.

Our model simulates a distribution of FFGM in the upper ocean that correlates with observation with a Spearman correlation coefficient of 0.17 ( $p\text{-value} < 0.001$ ). The simulated FFGM biomass is high ( $>0.5 \text{ mg C m}^{-3}$ ) in the equatorial domain of the Pacific and Atlantic oceans and in the mid latitudes of both hemispheres. Conversely, FFGM biomass is moderate (between  $0.05$  and  $0.5 \text{ mg C m}^{-3}$ ) in the oligotrophic subtropical gyres and in the high latitudes ( $>60^\circ$ ). Compared to observations, the spatial patterns of high biomasses are better reproduced than for total macrozooplankton : 91% of the area in which observed concentrations are greater than  $0.5 \text{ mg C m}^{-3}$  correspond to areas in which modeled concentrations are greater than  $0.5 \text{ mg C m}^{-3}$ . However, the maximum observed values are strongly underestimated : the 95th percentile of the modeled values is  $2.6 \text{ mg C m}^{-3}$  while it is  $32 \text{ mg C m}^{-3}$  in the observations. In the Southern Ocean, the simulated distribution is much more zonally homogeneous than suggested by observations (Fig. 4.3). Overall, the predicted median biomass of FFGM is similar to that of observations,  $0.80$  vs.  $1.11 \text{ mg C m}^{-3}$ . As with macrozooplankton, but to a lesser extent, the simulated standard deviation is significantly lower than in the observations,  $0.96$  and  $26.9 \text{ mg C m}^{-3}$  respectively. The standard and log10 biases are closer to 0 than those calculated for



	Experiment	Total Macrozooplankton PISCES-FFGM	FFGM PISCES-FFGM	FFGM PISCES-CLG
Model	Mean (mg C m <sup>-3</sup> )	1.65	1.18	0.69
	Median (mg C m <sup>-3</sup> )	1.56	0.80	0.30
	Std (mg C m <sup>-3</sup> )	1.29	0.96	0.69
Observation	Mean (mg C m <sup>-3</sup> )	11.01	8.22	8.22
	Median (mg C m <sup>-3</sup> )	0.52	1.11	1.11
	Std (mg C m <sup>-3</sup> )	128	26.9	26.9
comparison	Bias (mg C m <sup>-3</sup> )	-9.36	-7.04	-7.53
	Bias (log10)	0.57	0.04	-0.18
	R Spearman	0.26 ( $p < 10^{-5}$ )	0.17 ( $p < 10^{-5}$ )	0.34 ( $p < 10^{-5}$ )
	High biomasses match	94 %	91 %	84 %
	Low biomasses match	2 %	14 %	41 %

TABLE 4.3 – **Macrozooplankton model vs. observation statistics.** "Mean", "median" and "standard" deviation are computed on all the non-zero biomass values of the annual climatologies (as defined in section 2.4.3 of the methods) weighted by their respective cell areas. "Bias" is computed as the difference between modeled and observed means. "Bias (log10)" is computed on log10 converted observed and modeled climatologies. "R Spearman" is the Spearman correlation coefficient computed on non zero values of the climatologies. "High biomasses match" is the percentage of observed area where biomasses are greater than 0.5 mg C m<sup>-3</sup> that correspond to area where model biomasses are greater than 0.5 mg C m<sup>-3</sup>. "Low biomasses match" is the percentage of observed area where biomasses are lower than 0.5 mg C m<sup>-3</sup> that correspond to area where model biomasses are lower than 0.5 mg C m<sup>-3</sup>.

macrozooplankton (Table 4.3).

The addition of clogging in PISCES-CLG doubled the model-data spatial correlation (Spearman's correlation coefficient is 0.34 compared to 0.17 previously, see Table 4.3). This improvement is explained by a better representation of areas with moderate and low biomass in PISCES-CLG (concentrations <0.5 mg m<sup>-3</sup>), especially in the southern part of the Southern Ocean (see fig. B.3). Indeed, 41% of the areas where observations give values below 0.5 mg C m<sup>-3</sup> correspond to areas where the model predicts values below 0.5 mg C m<sup>-3</sup> (vs only 14% in PISCES-FFGM). However, the simulated spatial variability remains strongly underestimated (std = 0.69 mg C m<sup>-3</sup> in PISCES-CLG and 26.9 mg C m<sup>-3</sup> in the AtlantECO climatology). Furthermore, biases are increased when clogging is added (see Table 4.3).

### 3.2 Simulated FFGM distribution

In this section, we first compare the simulated spatial distributions of FFGM and GM. Figure 4.4 displays the annual mean FFGM to GM ratio averaged over the top 300 m of the ocean. It also shows the zonally averaged distribution of this ratio. The most striking feature is the reverse distribution of the ratio as compared to the simulated absolute biomass of both GM and FFGM. The ratio exceeds 2 in oligotrophic subtropical gyres while it is minimal in the most productive regions. In the eastern boundary upwelling systems, FFGM biomass can be more than two times lower than GM biomass. In terms of the vertical distribution, the ratio is on average larger than 1 in the euphotic zone. Below the euphotic zone, it sharply decreases as GM becomes dominant. In the mesopelagic domain, flux-feeding has been shown to be a very efficient mode of predation [Jackson, 1993; Stukel+, 2019]. Since FFGM are not able to practice this feeding mode, they are outcompeted by GM. FFGM :GM ratio is maximum in the lower part of the euphotic zone in the subtropical domain where deep chlorophyll maxima are located.

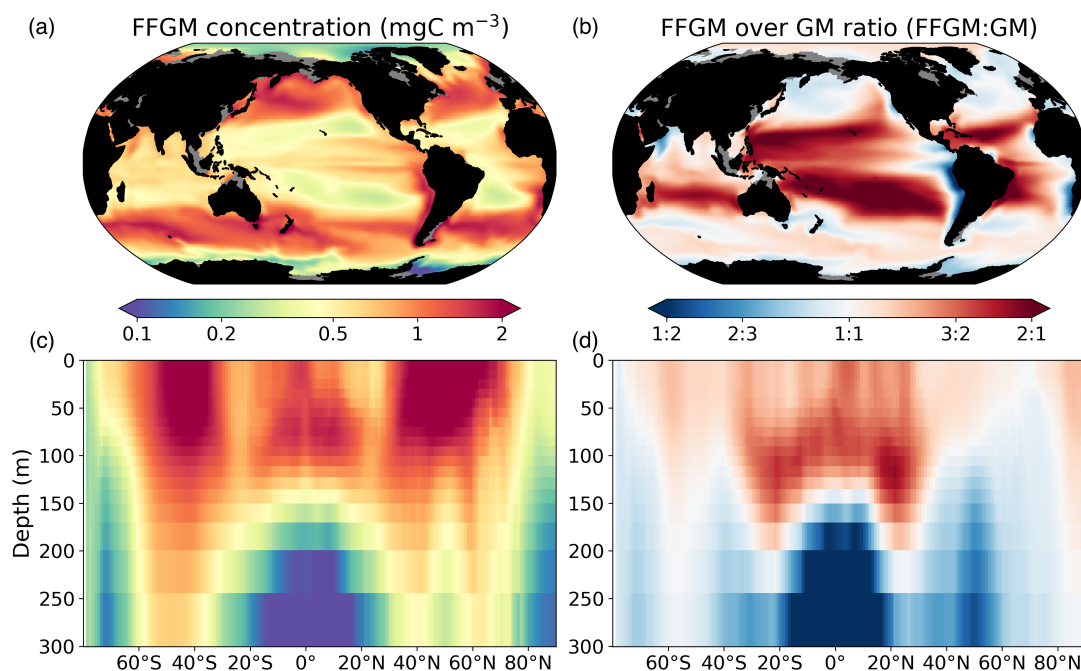


FIGURE 4.4 – **FFGM and FFGM :GM ratio.** Annual mean of FFGM carbon concentrations ( $\text{mg C m}^{-3}$ , log-scale), averaged over the top 300 meters (a), and zonally averaged (c). Annual of mean FFGM :GM ratio, averaged over the top 300 meters (b), and zonally averaged (d). Red tones indicate FFGM dominance, blue tones indicate GM dominance.

We then analyse the distribution of FFGM biomasses as a function of chlorophyll levels. Black dotted line and points on figure 4.5 show the FFGM biomass from the AtlanTECO database plotted against the corresponding chlorophyll concentrations from OC-CCI (see section 2.4.2). Despite considerable scatter, this data-based analysis suggests a modest decrease of FFGM biomass for chlorophyll concentrations above about  $0.3 \text{ mg Chl m}^{-3}$ . Yet, this decrease is far from systematic, since even at high chlorophyll concentrations, FFGM biomass can be very high ( $>10 \text{ mg Chl m}^{-3}$ ). In our reference PISCES-FFGM simulation (red dotted-line and points on figure 4.5), the median values of FFGM biomass appear to be consistent with observations at intermediate chlorophyll concentrations between  $0.08$  and  $0.3 \text{ mg Chl m}^{-3}$ . However, as already mentioned in the previous section, our model predicts a much weaker variability of FFGM biomass. For higher chlorophyll concentrations, median FFGM levels become significantly larger than in the observations (up to one order of magnitude larger, see fig. 4.5). Here again, the addition of clogging in PISCES-CLG (green dotted line and points in fig. 4.5) reduces the bias and thus better reproduces the observed relationship between FFGM biomass and chlorophyll *a* concentration.

### 3.3 Carbon cycle

#### Carbon export from the surface ocean :

We first discuss the role of macrozooplankton in shaping the carbon cycle in the upper ocean, focusing on differences between GM and FFGM-related surface processes. Table 4.4 shows the globally integrated sinking flux of organic carbon particles at 100 m and 1000 m, while Figure 4.6 focuses on the FFGM-driven carbon fluxes. The total export flux from the upper ocean (at 100 m) is  $7.55 \text{ Pg C yr}^{-1}$  (Table 4.4). This value is relatively similar to previous estimates using different versions of PISCES [Aumont+, 2015; Aumont+, 2017; Aumont+, 2018]. It is also within the range of published estimates, *i.e.*  $4\text{-}12 \text{ Pg C yr}^{-1}$  [Devries2017; Laws+,

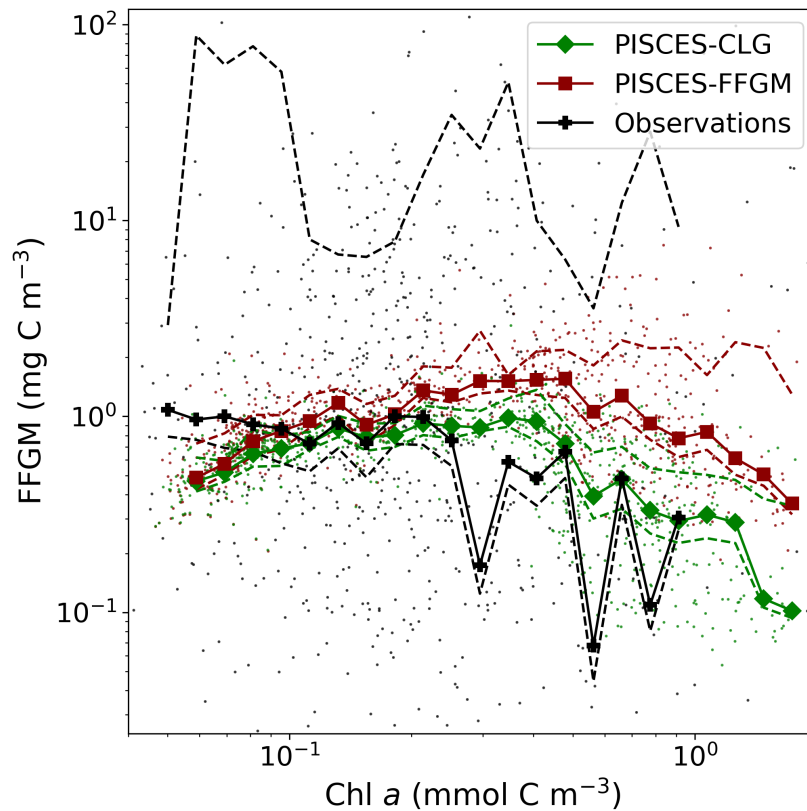


FIGURE 4.5 – **Chlorophyll-FFGM relationship.** Log-log scatter plot showing FFGM concentration versus total chlorophyll concentration for PISCES-FFGM, PISCES-CLG clogging run, and for the AtlantECO vs OC-CCI chlorophyll datasets. The datasets were gridded into an annual climatology with a spatial resolution of  $5^\circ$ . Each small dot corresponds to one grid cell of these climatologies. Large dots connected by a line represent the median per 0.07-wide log-bins of chlorophyll, dashed lines represent standard deviations below and above the median for each bin.

Experiment	Depth (m)	bPOC ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	sPOC ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	$F_{PGM}$ ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	$Ca_{GM}$ ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	$F_{PFFGM}$ ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	$Ca_{FFGM}$ ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	Total ( $\text{Pg C yr}^{-1}$ )	GM+FFGM contribution	FFGM contribution
PISCES-FFGM	100	4.49	2.37	0.09	0.17	0.29	0.14	<b>7.55</b>	9%	6%
PISCES-CLG	100	4.70	2.42	0.10	0.19	0.14	0.07	<b>7.62</b>	7%	3%
PISCES-GM	100	4.92	2.49	0.11	0.20	0.00	0.00	<b>7.73</b>	4%	0%
PISCES-LOWV	100	4.72	2.41	0.08	0.15	0.24	0.12	<b>7.71</b>	8%	5%
PISCES-FFGM	1000	1.18	0.12	0.11	0.14	0.27	0.15	<b>1.97</b>	34%	21%
PISCES-CLG	1000	1.22	0.12	0.12	0.15	0.14	0.08	<b>1.83</b>	27%	12%
PISCES-GM	1000	1.27	0.13	0.12	0.16	0.00	0.00	<b>1.68</b>	17%	0%
PISCES-LOWV	1000	1.23	0.13	0.04	0.06	0.07	0.04	<b>1.56</b>	13%	7%

TABLE 4.4 – **Particulate carbon flux composition at 100 and 1000 m.** Units are in  $\text{Pg C yr}^{-1}$ . sPOC (resp. bPOC) is for small (resp. large) particulate organic carbon.  $Ca_{GM}$  (resp.  $Ca_{FFGM}$ ) is for GM (resp. FFGM) carcasses.  $F_{PGM}$  (resp.  $F_{PFFGM}$ ) is for GM (resp. FFGM) fecal pellets.

2000; Dunne+, 2007; Henson+, 2011]. Small and large particles produced by phytoplankton, microzooplankton and mesozooplankton account for 91% of this carbon flux. The remaining 9% ( $0.69\text{Pg C yr}^{-1}$ , Table 4.4) is due to macrozooplankton, with one third of this amount coming from carcasses and the remaining from fecal pellets. FFGM are responsible for an export of  $0.46\text{Pg C yr}^{-1}$  (Table 4.4), which represents 62% of the total macrozooplankton contribution.

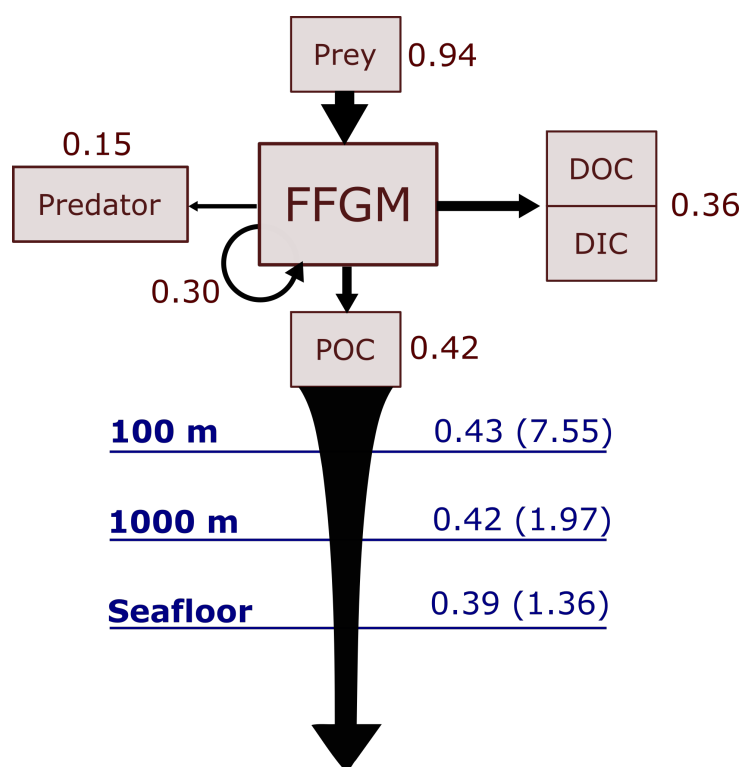


FIGURE 4.6 – **Schematic representation of carbon fluxes induced by processes related to FFGM.** Values are in  $\text{Pg C yr}^{-1}$ . The upper part of the diagram represents the sources and sinks of FFGM integrated globally over the first 100 meters. The source is the grazing on the different prey. The arrow going from FFGM to FFGM corresponds to the flux related to growth due to assimilated food. The sinks are : i) the remineralization, non-assimilation and linear mortality that go into the dissolved organic carbon (DOC) and dissolved inorganic carbon (DIC) ii) the quadratic predatory mortality term (directly remineralized in PISCES-FFGM because of the lack of explicit representation of upper level predators) and iii) the production of particular organic carbon (POC) via carcasses and fecal pellets. The lower part of the diagram corresponds to the export of POC linked to the fall of carcasses and fecal pellets of FFGM. The values in blue correspond to the global annual FFGM-driven POC flux through the corresponding depth, the values in parenthesis representing the total POC flux (i.e. related to FFGM, GM, bPOC and sPOC).

The particularly large contribution from FFGM compared to GM comes from higher production (grazing of  $0.94 \text{ Pg C yr}^{-1}$  compared to  $0.63 \text{ Pg C yr}^{-1}$  for GM, figures 4.6 and S4) while both groups shows similar export efficiency : 45% of the grazed matter is exported at 100m, with the remaining 55% being split between implicit predation by upper trophic levels and loss to dissolved inorganic and organic carbon.

**Carbon transfer efficiency in the deep ocean :** We then analyze how the representation of the two new macrozooplankton groups influences the fate of particulate organic carbon in the deep ocean. At 1000 m, the total simulated POC flux is  $1.97 \text{ Pg C yr}^{-1}$  (Table 4.4). This flux is about 26% of the flux at 100 m. Most of this strong decrease is due to the loss of small and large organic particles. Macrozooplankton-driven export is very effective because it remains almost unchanged from 100 m to 1000 m,  $0.69$  and  $0.67 \text{ Pg C yr}^{-1}$ , respectively (Table 4.4). Therefore, the contribution of macrozooplankton increases strongly with depth to 34% of the total carbon export at 1000 m (Fig. 4.7). The respective contribution of particles produced by GM and FFGM (carcasses and fecal pellets) to this flux is almost identical at both depth horizons. At 5000 m, more than 90% of the carbon flux is due to macrozooplankton (Fig. 4.7).

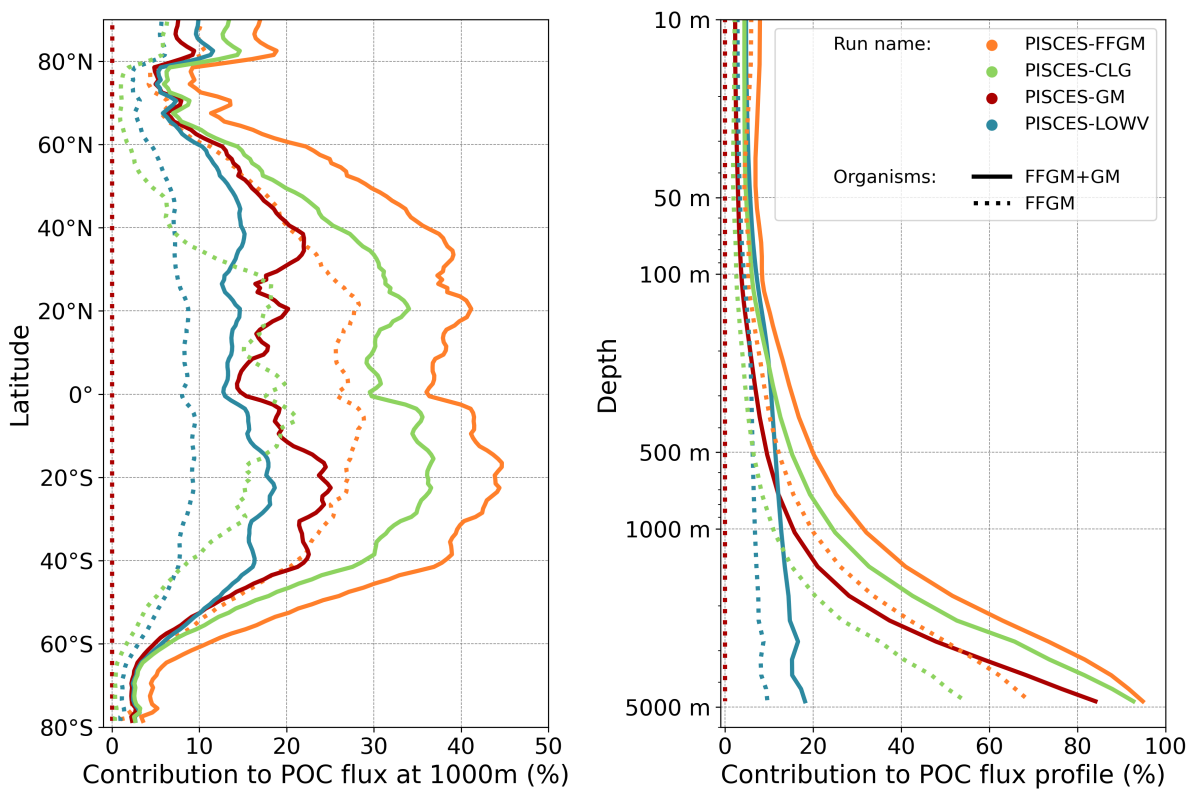


FIGURE 4.7 – **Macrozooplankton relative contribution to particulate organic carbon fluxes.** The color indicates the PISCES configuration considered (see sensitivity section). The figure on the left shows the relative contribution of FFGM (dash) and macrozooplankton (FFGM+GM, solid) to the POC export at 1000m averaged zonally. The figure on the right shows the globally averaged vertical profile of these relative contributions.

The PISCES-LOWV experiment, in which carcasses and fecal pellets sinking speeds of both macrozooplankton groups are reduced to  $30 \text{ m d}^{-1}$ , shows a much greater attenuation of POC fluxes with depth : while the total export of organic carbon at 100 m increases slightly to  $7.71 \text{ Pg C yr}^{-1}$ , it is reduced by 20% at 1000m compared to the standard PISCES-FFGM run ( $1.56 \text{ Pg C yr}^{-1}$ , see table 4.4). The macrozooplankton contribution is similar to that found in the standard model at 100m (8%) but the contribution is reduced to 13% at 1000m and to 20% at 5000m (Fig. 4.7). This confirms that the strong contribution of macrozooplankton to POC fluxes at depth in the standard run is explained by the very high sinking speeds of carcasses and fecal pellets. These high sinking speeds prevent any significant remineralization of these particles as they sink to the seafloor.

The PISCES-GM experiment, in which FFGM are not allowed to grow, shows a similar depth gradient of the macrozooplankton contribution (Fig. 4.7, red curve) compared to the standard run, but a lower contribution at each depth (by 10%). Indeed, the transfer efficiency from 100 to 1000 m differs by only 2% between the two groups in the standard model (97% for FFGM, 95% for GM) so that particles produced at the surface by both groups have a similar fate towards the deep ocean. However, the estimated transfer efficiency is biased as both groups of organisms produce particles below 100m. Because they can adopt a flux feeding strategy of predation, GM occupy the whole water column whereas FFGM remain confined to the upper ocean (see section 3.2 and Figure 4.4). As a result, GM also produce particles below 100 m which contribute to the flux at 1000 m and explains the computed higher transfer efficiency. This is confirmed by the PISCES-LOWV experiment : the efficiency of FFGM is reduced to 30% in this simulation while that of GM is only reduced to 40%, even

though the carcasses and fecal pellets sinking velocities of both groups are identical. As the remineralization processes are identical in the two runs, we can reasonably assume that the difference comes from the relatively higher productivity below 100m of GM compared to FFGM.

**POC flux spatial patterns :** Although the processes underlying the efficient sequestration of the particulate carbon issued from the two groups of macrozooplankton are similar, we investigate how the spatial and temporal patterns of the induced deep POC export differ between GM and FFGM.

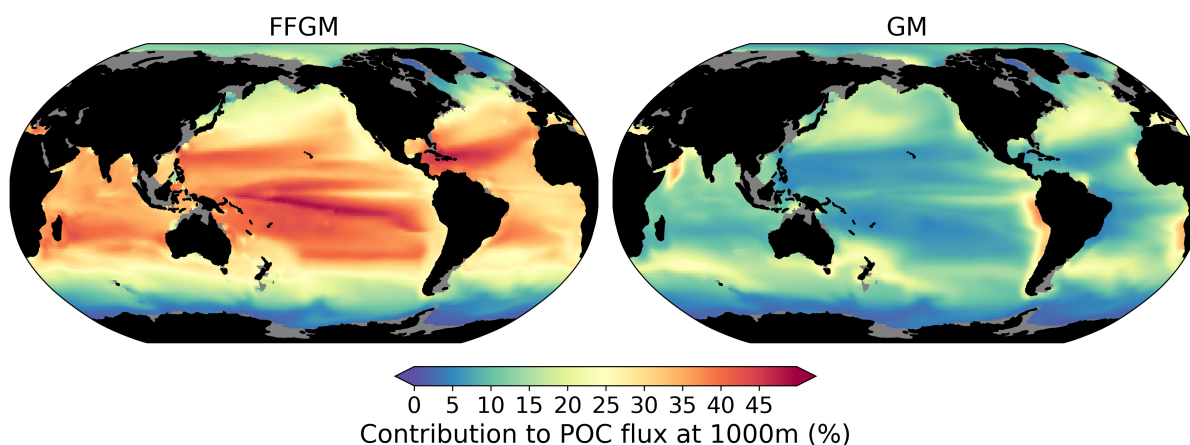


FIGURE 4.8 – **Relative contribution of macrozooplankton to particulate organic carbon flux at 1000m.** On the left (resp. right) : relative importance at 1000m of FFGM (resp. GM) carcasses and fecal pellets driven POC flux to total POC flux (incl. GM and FFGM carcasses and fecal pellets as well as small and large particles).

The relative contribution of FFGM and GM to the POC flux at 1000 m presented in Figure 4.8 is very contrasted between the two macrozooplankton groups. The POC flux due to FFGM is maximal at about 40% of the total flux in the oligotrophic subtropical gyres. In the productive areas of the low and mid-latitudes, it has intermediate values close to 25%. It is minimal (<15%) at high latitudes, especially along the Antarctic. In contrast, POC fluxes due to GM are maximal in the productive regions of the low and mid-latitudes, especially in boundary upwelling systems where they can exceed 35% of the total flux. These patterns are consistent with the respective spatial distribution of FFGM and GM (ratio shown in figure 4.4).

We further investigate the importance of GM and FFGM for the spatial patterns of the export of carbon to the deep ocean by contrasting PISCES-FFGM and PISCES-GM experiments (see Section 2.2). Figure 4.7 shows the relative contribution of macrozooplankton to POC flux as a function of latitude. By comparing the standard model (orange curve) with the experiment without FFGM (PISCES-GM, red curve), we deduce that the explicit representation of FFGM alters strongly the latitudinal distribution of this relative contribution. It is significantly increased at all latitudes. This increase is particularly important in the low latitudes where the contribution goes from less than 20% when FFGM are not allowed to grow (PISCES-GM) to more than 45% in the reference simulation PISCES-FFGM. Furthermore, export due to GM is maximal at about 40°N and S. When FFGM are included, the contribution of total macrozooplankton is relatively constant between these latitudes. This result highlights the strong efficiency of FFGM at exporting organic matter to the deep ocean, in particular in oligotrophic regions with low productivity. The addition of FFGM reduces the contribution of GM at all latitudes, especially at mid and low latitudes in which the contribution losses 15 to 20% (4.7). This reduction results from the competition between FFGM and GM.

Clogging reduces the contribution of FFGM to total export of carbon (from 21 to 12% at 1000m, table 4.4, fig. 4.7). It was also shown to improve the agreement of the simulated FFGM distribution with observations (Figure 4.5). In contrast, the latitudinal and vertical distributions of total macrozooplankton contribution

to particulate carbon export are not strongly affected by this process (green curves Figure 4.5, spatially homogeneous reduction of the contribution by  $\approx 5\%$ ).

## 4 Discussion

We added explicit representation of two macrozooplankton groups in PISCES-FFGM : a generic macrozooplankton group, for which the parameterization is based on an allometric scaling of the mesozooplankton group already existing in PISCES-v2 ([Aumont+, 2015], see section 2.3) and which feed mainly on the latter, and an FFGM group that can feed on phytoplankton and on microzooplankton. The introduction of FFGM into PISCES, based solely on the representation of their specific diet due to the filter-feeding mode, provided some insights into the potential impacts of FFGM on planktonic communities and carbon cycling at the global scale through trophic effects (e.g. competition with generic macrozooplankton) and efficient carbon export.

### 4.1 FFGM distribution and biomass

To evaluate the modeled FFGM biomasses, we compiled data from different sources (section 2.4) to produce a gridded climatology of large pelagic tunicates. Our AtlantECO dataset is based on similar observations as the previously compiled dataset [Luo+, 2020; Luo+, 2022], but we used a different approach to convert abundances to biomasses by taking into account the taxonomic information available on the samples, even when the species is not given.

Our model predicts a median biomass of FFGM similar to our dataset (0.80 vs. 1.11 mg C m<sup>-3</sup>), and reproduces 91% of the areas where biomass is high ( $>0.5$ ) (Table 4.3). The introduction of a clogging mechanism, which would represent a saturation of the salp filtering apparatus for high prey concentrations, improves the representation of low biomass areas (section 4.2). In PISCES-CLG, a sensitivity experiment in which the clearance rate is decreased for chlorophyll concentrations above 0.5  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , the Spearman correlation coefficient is doubled when comparing simulated and observed FFGM concentrations. Note however that this clogging mechanism and its impact on pelagic tunicates growth is largely under-documented, and rely on 30-yr old publications [Harbison+, 1986; Fortier+, 1994].

However, our modeled variability of the spatial distribution of FFGM was 25 times lower than the observed variability (Table 4.3). This large variability in observations has already been described in previous compilations of pelagic tunicates observations [Luo+, 2020; Luo+, 2022]. Numerous aspects may contribute to the high variability of observations compared to models : scarcity of the observations, design of the sampling strategy [Hjøllo+, 2021], biases in the sampling and enumeration methods [Frank, 1988; Mack+, 2012], use of species- and location-dependent conversion factors [Arhonditsis+, 2004], differing definitions of the compared groups or communities and the scale of investigation (local measurements are compared to average 5x5° estimates). Indeed, zooplankton patchiness increases with organism size [Buitenhuis+, 2013]. Physical (mesoscale and sub-mesoscale processes) and biological (diel vertical migrations, predator avoidance, food patches, mate search) drivers combine to drive zooplankton patchiness [Folt+, 1999]. Although the introduction of a macrozooplankton compartment (namely cnidarian jellyfish) has been shown to increase patchiness in a recent modeling study [Wright+, 2021], the spatial resolution ( $\approx 2$  degrees) of our model setup, and the lack of key biological processes (e.g., complex life cycle and high clearance rates) in our model likely preclude representation of such patchiness.

After the addition of FFGM in PISCES, our simulation results consistently show that FFGM dominate macrozooplankton in low-productivity regions, but that absolute abundances of FFGM are nonetheless higher in productive areas of the world ocean (Fig. 4.4). In a recent study using the COBALTv2 biogeochemical model, LUO et al. [Luo+, 2022] explored the role of pelagic tunicates in the marine ecosystem, with the addition of two new plankton functional groups, *i.e.* a large salp/doliolid group similar to our FFGM, and a

Source		PISCES-FFGM	[Luo+, 2022]	[Luo+, 2020]	[Luo+, 2020]	PISCES-LOV	[Lebrato+, 2019]	[Henschke+, 2016]
Type of study		model	model	data-driven	data-driven	model	data-driven	data-driven
Ca_FFGM sinking speed	m d <sup>-1</sup>	800	100	1000	800	30	800-1200	0-1700
Fp_FFGM sinking speed	m d <sup>-1</sup>	1000	100	650	100	30	800-1200	490-4000
Biomasses								
Vertically integrated biomass	TgC	133	102 *	-	-	-	-	-
Upper 100m biomass	TgC	48.5	81.5	-	-	-	-	-
Surface Ocean POC export								
Total grazing by FFGM	Pg C yr <sup>-1</sup>	0.94	-	6.6	-	-	-	-
Predation on FFGM by UTL	Pg C yr <sup>-1</sup>	0.15	0.1	0.94	-	-	-	-
FFGM POC Prod. top 100 m	Pg C yr <sup>-1</sup>	0.42	0.79	3.91	3.91	0.44	<0.04*	-
Ca_FFGM contrib. to POC	%	35%	20%	20%	-	-	-	-
Fp_FFGM contrib. to POC	%	65%	80%	80%	-	-	-	-
FFGM driven POC exp. 100m	Pg C yr <sup>-1</sup>	0.43	0.57	2.7	1.3	0.36	-	-
FFGM export efficiency	%	100%	72%	69%	33%	82%	-	-
FFGM contrib. to POC100	%	6%	9%	20%	10%	5%	-	-
Dif. in POC100	%	-2%	+2%	-	-	-	-	-
(with vs without FFGM †)								
Dif. in tot MAC contrib. to POC100	%	+55%	+41%	-	-	-	-	-
(with vs without FFGM †)								
Dif. in GM contrib. to POC100	%	-19%	-11%	-	-	-	-	-
(with vs without FFGM †)								
Deep Ocean POC export								
FFGM driven POC exp. 1000m	Pg C yr <sup>-1</sup>	0.42	-	1.4	0.33	0.11	<0.02-0.03*	-
FFGM driven POC exp. Seafloor	Pg C yr <sup>-1</sup>	0.39	-	0.86	0.17	0.002	<0.01*	-
FFGM POC Teff 100m to 1000m	%	97%	-	52%	25%	30%	46-54%	-
Yearly max. FFGM POC exp. ‡	mg C m <sup>-2</sup>	141	(min : 0.34 , max : 1580)	-	-	38 (min : 0.30 , max : 323)	-	128 - 6725 (min : 0.6 - 1171 , max : 656 - 77 143)

**TABLE 4.5 – Comparison of parameters related to the impact of FFGM on the carbon cycle between different global scale studies based on data and/or models.** Ca\_FFGM is for FFGM carcasses. Fp\_FFGM is for FFGM fecal pellets. UTL is for Upper Trophic Levels. POC is for Particulate Organic carbon. Prod. is for Production. Contrib. is for contribution. Dif. is for Difference. Export efficiency is the ratio between the POC export below 100 m and the POC production in the upper 100 m. POC100 is for total POC export below 100m. exp. is for export to. Teff is for transfer efficiency. Tot MAC is for total macrozooplankton (GM + FFGM). \* LEBRATO et al. [Lebrato+, 2019] consider also cnidarians and ctenophores. \* LUO et al. [Luo+, 2022] integrate FFGM biomass includes appendicularians. † We assume that our comparison between PISCES-FFGM and PISCES-GM is consistent with LUO et al. [Luo+, 2022]’s comparison between GZ-COBALT and COBALTv2. ‡ [Henschke+, 2016] provides an estimate of POC export at 1000 m during a localized 1-month duration swarm event, the range is based on the spread of the results considering different species. We compare those values to the yearly maximum FFGM-driven POC export at 1000 m in our model, the range is based on the spread of the results considering all different grid cells.

small appendicularian group [Luo+, 2022]. They showed that the FFGM :GM ratio in their model follows a decreasing relationship with chlorophyll, consistently with our modeled FFGM :GM ratio patterns. To better reproduce the relationship between AtlantECO FFGM biomass and chlorophyll from the OC-CCI product, the addition of clogging was needed in our model (Fig. 4.5 and section 3.2). Given the paucity of data, it is currently difficult to evaluate these model insights from macrozooplankton databases alone. HENEGHAN et al. [Heneghan+, 2020] showed that salps dominate other macrozooplankton groups in low-productivity regions, but, contrary to our model results, these authors also showed that these organisms are more abundant in absolute terms in these low-productivity regions than elsewhere in the ocean. Yet, they don’t explore the processes that could drive this distribution. As evidenced by our PISCES-CLG experiment, clogging may be a potential explanatory mechanism but the evidence for this process is weak. Future studies are needed to determine the processes involved in limiting FFGM biomass at high chlorophyll concentrations.

## 4.2 FFGM contribution to the biological pump

Our modeled FFGM have a weak impact on phytoplankton and microzooplankton biomasses, due to the low predation pressure they exert on these low-trophic levels (grazing flux of 1 Pg C yr<sup>-1</sup>, which represents less than 3% of primary productivity). Nevertheless, due to the high sinking speed of FFGM-derived fecal pellets and carcasses, FFGM substantially increase the carbon export ratio and transfer efficiency. We compiled results from distinct studies on global biogeochemical impacts of FFGM in table 4.5 to support our results.



**Surface ocean particulate organic carbon production and export :** The overall PISCES-FFGM modeled production of POC by FFGM in the upper 100 m is  $0.42 \text{ Pg C yr}^{-1}$  (Table 4.5). This value falls within the range of data-driven estimates (Table 4.5). It is an order of magnitude above the value of  $0.03 \text{ Pg C yr}^{-1}$  from LEBRATO et al. [Lebrato+, 2019]'s study, presented as a lower bound estimate due to their conservative assumption of equivalence between gelatinous zooplankton (GZ) annual production and total GZ biomass. On the other hand, our simulated FFGM POC production within the top 100 m is 10 times lower than the estimate of  $3.9 \text{ Pg C}$  by LUO et al. [Luo+, 2020]. In this study, FFGM production was forced offline by modeled phytoplankton and zooplankton climatologies, so that FFGM predation had no feedback on their prey biomass. LUO et al. [Luo+, 2020]'s production estimate can be seen as an upper estimate as GZ-induced predation pressure would affect the biomass of other trophic levels in a fully-coupled model, thus affecting the gelatinous biomass itself and the induced carbon fluxes. Indeed the higher FFGM POC production is mostly due to a higher FFGM grazing in their study ( $6.6 \text{ Pg C yr}^{-1}$  compared to our modeled value of  $1 \text{ Pg C yr}^{-1}$ , Table 4.5). Finally, our modeled FFGM impacts on upper ocean POC are similar to those by [Luo+, 2022] based on COBALT-GZ : the simulated production of detritus by FFGM in the first 100 m in our model is twice lower than in LUO et al. [Luo+, 2022]'s model and the effective export of this detritus at 100 m is 30% lower (Table 4.5). The smaller difference in export than in production lies in the use of a 10 times lower particle sinking speed and a 20 times higher remineralization rate in COBALT-GZ [Stock+, 2014] compared to PISCES-FFGM, resulting in a lower production export efficiency in COBALT-GZ than in PISCES-FFGM (Table 4.5). Note that appendicularians in GZ-COBALT produced 4 times less detritus in the upper 100m than large tunicates, which supports our choice to represent only FFGM (i.e. macrozooplankton) and not filter-feeding mesozooplankton in our biogeochemical model.

The impact of an explicit representation of FFGM on POC export is negligible in both models when compared to a version without FFGM (+/- 2%, Table 4.5). But the contribution of macrozooplankton to POC fluxes increases significantly in both models (GZ-COBALT : +41%, PISCES-FFGM : +55%, Table 4.5) and this despite the simulated decrease in export by GM (-11% in GZ-COBALT, -19% in PISCES-FFGM, Table 4.5), so that the contribution of FFGM only to POC export at 100 m in both models is more than 5% (Table 4.5). Thus, we can reasonably state that the representation of FFGM in a biogeochemical model redistributes the carbon particles between the different compartments over the top 100 m (more of very large particles from macrozooplankton, less of small particles from smaller organisms) without significantly altering the total amount. This change in particles composition is key to the major role that FFGM play in the export of carbon to the deep ocean.

**Deep ocean particulate organic carbon export :** FFGM have a modest impact on subsurface export (less than 10 % of the global POC export at 100 m depth), but this impact is highly increasing with depth, reaching much higher values at the seafloor (>40%) and suggesting that FFGM play a key role in carbon storage in the deep ocean. We also demonstrated that surface FFGM productivity and the transfer efficiency of FFGM-driven POC are key processes that strongly affect the magnitude and distribution of deep POC export.

The FFGM-driven export of POC at 1000 m (resp. seafloor) of  $0.42$  (resp.  $0.39$ )  $\text{Pg C yr}^{-1}$  falls between the low value of  $0.02$  (resp.  $0.01$ )  $\text{Pg C yr}^{-1}$  proposed by [Lebrato+, 2019] and the much larger estimate of  $1.4$  (resp.  $0.86$ )  $\text{Pg C yr}^{-1}$  given by [Luo+, 2020] (Table 4.5). The quite large differences between these estimates are mainly explained by the evaluation of surface FFGM productivity : FFGM productivity is 10 times higher in [Luo+, 2020]'s study than in ours. In contrast, LEBRATO et al. [Lebrato+, 2019] used for gelatinous zooplankton a biomass estimate of  $38 \text{ TgC}$  provided by LUCAS et al. [Lucas+, 2014], which resulted in low export values ( $<0.04 \text{ Pg C yr}^{-1}$ ) at all levels of the water column.

In addition to surface productivity, the efficiency of POC transfer is critical to the absolute value of POC export at depth. The sinking velocity of particles is a key factor that strongly controls this efficiency. In the

studies of [Lebrato+, 2019] and [Luo+, 2020], where the sinking velocities are greater than  $650 \text{ m d}^{-1}$ , the transfer efficiency is about 50% (Table 4.5). It is reduced to 25% when the FFGM fecal pellets (which account for 80% of FFGM detritus in their study) velocity is reduced to  $100 \text{ m d}^{-1}$ . The same finding was observed in reducing the velocity from  $800\text{-}1000 \text{ m d}^{-1}$  to  $30 \text{ m d}^{-1}$  in our experiment PISCES-LOWV, where the transfer efficiency from 100 to 1000 m decreases from 97% to 30%. However, due to the use of a low remineralization rate, our simulated transfer efficiency from 100 to 1000 m is very high compared to [Luo+, 2020] for similar carcasses and fecal pellets sinking speeds (Table 4.5). Still, our transfer efficiency in PISCES-FFGM fits the vertical profiles of depth attenuation of jelly-driven organic matter export proposed by LEBRATO et al. [Lebrato+, 2011] for high sinking velocities and low remineralization rates.

Last but not least, PISCES-FFGM seems to capture the intensity and part of the variability of the intense carbon export events described by HENSCHKE et al. [Henschke+, 2016] linked to short time proliferation events of FFGM : they estimated the export potential at 1000 m of different salps species during a 1 month swarm. Mean values ranged from 128 to  $6725 \text{ mg C m}^{-2}$  depending on the species, the minimum from 0.6 to  $1171 \text{ mg C m}^{-2}$  and the maximum from 656 to  $77\,143 \text{ mg C m}^{-2}$ . We compare these results to the annual maxima of the FFGM carbon export simulated at each grid point by our model (Table 4.5). The values obtained range from 0.34 to  $1580 \text{ mg C m}^{-2}$  with a spatial mean of  $141 \text{ mg C m}^{-2}$ , which is consistent with the species-range of mean, min and max in their study (Table 4.5). This also supports our choice of a very low remineralization rate and high fall rates. The latter is confirmed with the PISCES-LOV experiments in which modeled export maxima fall below the min, mean and max ranges of HENSCHKE et al. [Henschke+, 2016]'s study.

### 4.3 Model limitations in representing GM and FFGM

**Representation of patchiness.** Patchiness is particularly strong for gelatinous zooplankton. Indeed, they present very high growth and clearance rates and can therefore efficiently and rapidly exploit their environment under favorable conditions, with localized swarming and thus patchiness [Graham+, 2001 ; Purcell, 2009 ; Lilley+, 2011 ; Lucas+, 2014]. However, in the current model, increasing clearance rates or growth rates of FFGM without adequate modifications of FFGM mortality rates would inevitably cause the generic macrozooplankton population to collapse because it would be outcompeted by FFGM everywhere except in the mesopelagic and deep ocean. To further investigate the effect of high growth rates and clearance rates of FFGM, a better understanding of the physiological and environmental drivers of the FFGM mortality processes triggering the end of their swarms seems essential, as their causes are multiple and too poorly documented to be currently modeled [Pitt+, 2014].

**Representation of seasonal variability** Our standard PISCES-FFGM simulation shows an approximate one-month lead in the seasonal biomass peak of FFGM compared to GM, this lag being consistent at the global scale to that of the food of the two groups (Figure B.6). This suggests that the filter-feeding mode of FFGM may have an impact on the temporal dynamics of the FFGM-driven POC flux. However, it is difficult to give a high confidence level to this statement because the spatial distributions between the lags of the organisms and their food are very patchy and the temporal variability of the prey does not correspond to that of the corresponding groups when focusing on specific regions (Figure B.6).

Furthermore, the data temporal resolution is insufficient to validate these seasonal patterns : only 7% of the grid points in the AtlantECO climatology are derived from data covering at least 6 distinct months.

Also, life-cycle are currently not represented in the model despite that it can significantly affect the temporal dynamics of a BGC-model [Clerc+, 2021] : most FFGM have a complex life-cycle, with an alternation between a sexual and asexual phase that could be a major driver of their population dynamics [Henschke+, 2016]. A single-species observation based study on *Thalia democratica* in South-East Australia suggested that life

history characteristics such as asexual reproduction and growth are associated with inter-annual variations in abundance and thus may be major factors determining population dynamics, in particular swarm magnitude [Henschke+, 2014]. Inclusion of such life cycle traits in a single-species model of *Salpa thompsoni* in the Southern Ocean helped understand the seasonal and interannual variability of salp abundance [Henschke+, 2018]. These studies are focused on one species and one region, and the inclusion of their life cycle in a global model where FFGM constitute a single compartment would require a multispecies large scale evaluation of the FFGM life cycle role in the temporal dynamics of the swarming process.

**Representation of deep carbon export** One of the greatest sources of uncertainty about the export of carbon from FFGM to the deep ocean is the transfer efficiency (see Table 4.5), which depends primarily on remineralization rates and sinking speeds. This raises questions about the processes that could affect the fate of carcasses and fecal pellets (CAFP) as they sink. At a given temperature, our simple FFGM representation includes constant remineralization of CAFPs and consumption through filter feeding by GM (Eq. B.14 and B.15). The induced losses are very low compared to FFGM's CAFPs production rates (<5%). However, predation by scavengers could significantly affect CAFPs during their fall [Dunlop+, 2018; Scheer+, 2022]. Benthic consumption by scavengers is well documented for jellyfish carcasses [Sweetman+, 2014; Henschke+, 2013], but their fate in the vertical column is largely unknown. Also, most measured sinking speed values are based on small (a few meters) sinking column experimental setup and thus do not account for any degradation process [Lebrato+, 2013]. A clear understanding of FFGM carcasses and fecal pellets fate is needed to properly estimate their deep ocean impacts.

**Deep nutrient fields** Our model results suggest that export values of the order of what we found here and of those reported in [Luo+, 2020; Luo+, 2022] could considerably affect nutrient fields in the deep ocean. This effect would be apparent only in long spinup simulations of a global biogeochemical model. Indeed, in our PISCES-FFGM's 500-year-long simulation, deep nutrient fields keep drifting away from the initial state after hundreds of years, ending up in degraded bottom nutrients fields as compared to observations (Figure B.5).

**Conclusion** We explicitly represented large pelagic tunicates in the global marine biogeochemistry model PISCES and evaluated the simulated distribution of FFGM by compiling available observations of FFGM abundance into a FFGM biomass climatology using a taxonomy-resolving biomass-abundance conversion. Representation of FFGM in a marine biogeochemical model has a small impact on total detritus production in the first 100 m. Yet, 6% of this production is due to FFGM, a small yet significant number. Due to their high sinking speeds, almost all of the organic matter produced by FFGM is transported to the deep ocean. Therefore, FFGM carcasses and fecal pellets dominates the export of organic matter in the deep ocean (e.g. 70% at 5000m). The spatial distribution of FFGM-driven export differs from that of the other macrozooplankton group, GM, which also contributes significantly to export at depth (25% at 5000m). Indeed, due to their filter-feeding mode of predation, access to preys of variable size allows FFGM to better exploit low productivity environments than GM, especially in subtropical oligotrophic gyres, where FFGM are twice as abundant as GM and thus contribute 5 times more to POC export at 1000m.

A more detailed inclusion of the processes involved in the bloom-and-burst dynamics of FFGM (e.g. life cycle, clogging, high clearance rates) will be necessary to better understand the spatial and temporal variability of their impacts on carbon export and ecosystem structure. Still, a promising perspective would be to run our PISCES-FFGM model forced by climate projections. As climate change could favor small phytoplankton [Peter+, 2013], we could expect an amplification of the spatial pattern we currently described : FFGM could be even more favored in low productive regions.

## 5 Synthèse et transition vers le chapitre 5

L'objectif de cette étude était d'évaluer les impacts du macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF, aussi appelé grands tuniciers pélagiques), à savoir les salpes, les pyrosomes et les doliolides, sur le cycle du carbone et la structure de l'écosystème à l'échelle globale.

Pour cela, nous avons ajouté la représentation explicite de deux groupes de macrozooplancton dans PISCES-FFGM : un groupe de macrozooplancton générique (MG), pour lequel la paramétrisation est basée sur une mise à l'échelle allométrique du groupe de mésozooplancton existant déjà dans PISCES-v2 ([Aumont+, 2015]) et qui se nourrit principalement de ce dernier, et un groupe de MGF. D'un point de vue biogéochimique, le MGF présente cinq caractéristiques importantes, 1) il se nourrit avec un ratio prédateur/proie très élevé, 2) il produit de grandes carcasses et de grandes pelotes fécales qui coulent rapidement, 3) il a des taux de clairance élevés 4) il présente une dynamique de pullulation-extinction et 5) il est gélatineux, avec des impacts concomitants sur les prédateurs supérieurs. Pour le MGF, le modèle PISCES-FFGM inclut les traits 1 et 2. Nous avons choisi d'exclure le point 3 en raison du manque d'information liée à la mortalité des tuniciers pélagiques. Le trait 4, la dynamique de pullulation-extinction, est un point manquant de notre modèle puisqu'il n'apparaît pas comme propriété émergente du modèle. Le trait 5 n'est pas pertinent dans le cadre de PISCES qui ne représente pas les hauts niveaux trophiques, mais une piste de couplage avec un modèle de prédateurs supérieurs (APECOSM, [Maury, 2010]) sera discutée dans le chapitre 6.

L'ajout d'un nouveau groupe d'organismes dans un modèle de biogéochimie marine est un objectif ambitieux, et se confronte à des limites liées à la nature des modèles et aux connaissances quantitatives limitées des mécanismes propres au groupe d'organismes considéré. Dans le cadre de cette étude, ces deux limites sont apparues : les hypothèses conservatives du modèle (même taux de croissance pour le MGF et le MG, pas de modification structurelle, mais uniquement paramétrique dans la stratégie de modélisation d'un groupe d'organismes) ont conduit à des distributions de biomasse avec une faible variabilité spatio-temporelle. Au contraire, les données d'observations montrent une variabilité spatio-temporelle élevée des organismes considérés. Des biais d'échantillonnages potentiels, ainsi que des biais liés à l'utilisation d'un facteur de conversion taxon-spécifique des abondances en biomasses, là où les individus peuvent varier de taille de plusieurs ordres de grandeur au sein du même taxon, sont susceptibles d'affecter la qualité des données. De plus, les biais liés aux modèles sont encore plus nombreux et des améliorations sont envisageables (cela sera discuté dans le chapitre 6). Mais avant de pouvoir représenter de façon satisfaisante les salpes dans un modèle système-terre, il semble urgent de répondre à la question suivante : quels sont les facteurs biotiques et abiotiques qui déclenchent le début et la fin d'une phase de prolifération des tuniciers pélagiques ? Une première étape serait d'explorer la relation entre la distribution observée des salpes et les variables environnementales dans le cadre de la théorie de la niche écologique, afin d'identifier les facteurs les plus importants dans la détermination de l'abondance du MGF. Cette proposition sera explorée dans le chapitre 6 de la thèse.

Si l'on ne peut pas affirmer modéliser correctement la distribution du MGF avec le modèle PISCES-FFGM, on peut extraire des informations sur certains aspects de ces organismes et le rôle potentiel de ces aspects sur la biogéochimie marine. En l'occurrence, nous explorons deux processus : le mode de prédation par filtration qui donne accès à une large gamme de tailles de proies, ainsi que la production de grandes pelotes fécales et de grandes carcasses denses qui chutent rapidement. Ce dernier processus n'a pas, à ma connaissance, déjà été implémenté dans un modèle global de la biogéochimie marine.

La représentation du MGF dans PISCES-FFGM a eu un faible impact sur la production totale de détritus dans les 100 premiers mètres. Cependant, 6 % du flux de particules issues de cette production est dû au MGF, un nombre faible mais significatif. En raison de sa grande vitesse de chute, la quasi-totalité de la matière organique produite par le MGF est transportée vers les profondeurs de l'océan. Par conséquent, les carcasses et les pelotes fécales du MGF dominent le flux de matière organique dans l'océan profond (par exemple, elles représentent 70 % du flux à 5000 m). La distribution spatiale de l'export de particules par le MGF diffère de

celle de l'autre groupe de macrozooplancton, le GM, qui contribue également de manière significative au flux de matière organique en profondeur (25% du flux à 5000m). Grâce à son mode de prédation par filtration, l'accès à des proies de taille variable permet au MGF de mieux exploiter les environnements à faible productivité que le GM, notamment dans les gyres oligotrophes subtropicales, où le MGF est deux fois plus abondant que le GM et contribue donc 5 fois plus au flux d'export de particules à 1000m.

Comme le changement climatique pourrait favoriser le petit phytoplancton [Peter+, 2013], nous pourrions nous attendre à une amplification du schéma spatial que nous décrivons actuellement : le MGF pourrait être encore plus favorisé dans les régions peu productives. Une perspective prometteuse pour explorer cette hypothèse serait de réaliser des simulations avec PISCES-FFGM forcées par des projections climatiques. C'est l'objet du chapitre suivant, dans lequel nous explorons l'impact du MGF tel que représenté dans PISCES-FFGM sur la biogéochimie marine dans un contexte de fort changement climatique (scénario RCP8.5).

# Chapitre 5

## Gelatinous macrozooplankton response to climate change and implications for benthic food supply and global carbon cycle

### Objectifs

L'objectif de cette étude est de comprendre comment le macrozooplancton gélatineux filtreur serait affecté par le changement climatique dans le cas d'un scénario de fortes émissions de gaz à effet de serre (RCP8.5), et par conséquent les impacts que cela aurait sur la biogéochimie marine. En effet, le MGF est susceptible de bénéficier de la pression anthropique croissante dans le cadre du changement climatique en particulier en raison de son mode d'alimentation par filtration. De plus, en produisant des carcasses et des pelotes fécales grandes et denses, ces organismes sont susceptibles de jouer un rôle important dans l'export de carbone, en particulier à grande profondeur (cf Chapitre précédent). Il semble donc crucial de considérer l'évolution de ce rôle dans un contexte de changement climatique.

### Sommaire

1	Introduction . . . . .	102
2	Material and methods . . . . .	103
	2.1 Model . . . . .	103
	2.2 Experimental design . . . . .	104
	2.3 Analysis of model outputs . . . . .	104
3	Results . . . . .	105
	3.1 Ecosystem structure . . . . .	105
	3.2 POC export fluxes . . . . .	107
	3.3 Anthropogenic carbon uptake . . . . .	109
4	Discussion . . . . .	110
	4.1 Toward a more gelatinous ocean ? . . . . .	110
	4.2 Macrozooplankton impacts on deep carbon export and benthic food supply . . . . .	111
	4.3 Macrozooplankton impacts on the anthropogenic carbon uptake . . . . .	112
	4.4 Perspectives . . . . .	112
5	Synthèse et transition vers le chapitre 6 . . . . .	113

**Abstract :** Gelatinous zooplankton (GZ) is likely to benefit from increasing anthropogenic pressure under climate change (CC). In particular, large pelagic tunicates are likely to be favored over other macrozooplankton due to their filter feeding mode giving them access to small sized preys thought to be less affected by CC than larger preys. In these study, we provide a first model based estimate of potential community shifts in macrozooplankton composition and effect on the benthic food supply and the carbon cycle under RCP8.5 scenario. The model, that explicitly represent one salps-like gelatinous and crustacean-like non-gelatinous macrozooplankton, shows that macrozooplankton is strongly affected by climate change but that GZ is less affected than non-gelatinous zooplankton, with biomass declines estimates of -12% and -15.1% respectively by the end of the 21th century. Addition those organisms had a limited effect on the surface carbon cycle changes, but it consequently affected the projected changes in deep particulate organic carbon (POC) fluxes and composition. At global scale, seafloor POC fluxes decline is attenuated by the representation of GZ (-14.9%, 3% less than a model without GZ). This effect is particularly important in low-latitude oligotrophic areas in which GZ dominates macrozooplankton, so that GZ have a buffering role on the deep POC flux in these areas strongly affected by climate change. As seafloor POC flux is a source of food for benthos and of deep carbon storage, our study suggest that gelatinous zooplankton should be considered when evaluating future change of the deep carbon cycle.

## 1 Introduction

Due to increased stratification associated with reduced surface nutrient supply, primary production is projected to decrease by  $8.54 \pm 5.88\%$  by the end of the century under RCP8.5 high emission scenario [Kwiatkowski+, 2020 ; Canadell+, 2021]. As a consequence, phytoplankton biomasses are projected to decrease by  $6.1\% \pm 2.5\%$  by the end of the century and zooplankton by  $13.6 \pm 3.0\%$  due to trophic amplification and reduced transfer efficiency [Kwiatkowski+, 2019 ; Stock+, 2014].

Yet, the frequency and intensity of gelatinous zooplankton blooms show clear signs of increasing worldwide [Richardson+, 2009 ; Purcell, 2012 ; Brotz+, 2012] and many studies assert that gelatinous zooplankton will increase globally as a result of climate change [Brotz+, 2012 ; Condon+, 2012 ; Condon+, 2013 ; Gibbons+, 2013]. Several factors are likely to influence gelatinous zooplankton abundance under climate change : temperature [Condon+, 2012 ; Purcell, 2012 ; Condon+, 2014 ; Lucas+, 2014 ; Pitt+, 2014], hypoxic and eutrophic conditions [Purcell+, 2007] and acidification [Richardson+, 2008 ; Richardson+, 2009 ; Pitt+, 2018]. Impacts are direct or indirect via a competitive advantage over directly impacted organisms [Francis+, 2012 ; Roux+, 2013 ; Acuña+, 2011]. Nevertheless, there is a clear lack of observational data on these organisms and uncertainty about the mechanisms. This paradox is documented as the "jellyfish paradigm" [Condon+, 2012]. Beyond physiological impacts, coupled with the climate change-induced decrease in NPP, models predict a decrease in the average body size of phytoplankton [Peter+, 2013] and zooplankton as low productive environments favor smaller body sized organisms [Armengol+, 2019]. Gelatinous zooplankton could displace other macrozooplankton organisms (e.g. krill, large crustaceans) [Everett+, 2022] due to their high clearance rates [Acuña+, 2011], their access to prey up to 5 orders of magnitude smaller than themselves [Sutherland+, 2010 ; Sutherland+, 2022], and their ability to exploit a low chlorophyll environment [Clerc+, 2022 ; Luo+, 2022 ; Sutherland+, 2022]. Thus, climate change would alter the composition of zooplankton and its role in biogeochemical cycles and carbon cycling [Steinberg+, 2017 ; McKinley+, 2017 ; Chelsky+, 2015].

Because of their rapidly sinking carcasses and fecal pellets, large zooplankton [Stamieszkin+, 2015], and in particular gelatinous zooplankton [Lebrato+, 2013 ; Henschke+, 2016], are more likely to efficiently transport particulate organic carbon (POC) to the seafloor. "Jelly-falls", defined as the accumulation of gelatinous zooplankton carcasses in the water column following a swarming event, can lead to the export of tremendous amounts of organic matter to the seafloor [Lebrato+, 2012 ; Sweetman+, 2014 ; Sweetman+, 2015 ;

Lebrato+, 2019; Luo+, 2020]. Compared to carnivorous gelatinous macrozooplankton (CGM) (e.g., hydrozoans, scyphozoans, cubo-zoans, and ctenophores), filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM), i.e., salps, pyrosomes, and doliolids, have been particularly overlooked [Henschke+, 2016]. Recent studies, however, suggest that they may play a central role in deep ocean carbon fluxes [Henschke+, 2016; Clerc+, 2022; Luo+, 2022], the most important within the gelatinous zooplankton [Luo+, 2020]. Their role on the carbon cycle in a changing climate remains unknown.

Fluxes of POC to the deep ocean are likely to be the main food source for benthic organisms [McClain+, 2012]. As most benthic communities are limited by food supply [Young+, 1994] and as there is a positive relationship between primary production and this supply [Smith+, 2008], they are likely to suffer greatly from climate change : model-based studies agree in projecting a global decrease in particulate carbon fluxes to the seafloor [DeVries+, 2017; Sweetman+, 2017] resulting in a reduction in benthic biomass [Jones+, 2014; Yool+, 2017]. Nevertheless, current estimates of POC fluxes to the deep ocean are based on earth system models (ESM) excluding macrozooplankton and thus very large particles [Sweetman+, 2017]. As important potential contributors to POC flux at the seafloor [Clerc+, 2022], and potential source of food for the benthos [Sweetman+, 2014; Smith+, 2016; Ates, 2017; Reis+, 2020], assessing the impacts of macrozooplankton, and in particular of FFGM, on these fluxes in a changing climate could provide insights on future changes in benthic ecosystems.

In this study, we provide a first climate change analysis of a spatially resolved biogeochemical model that explicitly includes gelatinous macrozooplankton. The model used here is PISCES-FFGM [Clerc+, 2022], a revised version of PISCES-v2 [Aumont+, 2015] that includes one FFGM group and one crustacean-like generic macrozooplankton group. We run the model across the historical period (1850-2014) and the RCP8.5 scenario (2015-2100) using output from the IPSL-CM5A-LR ESM [Dufresne+, 2013], and analyze the biogeochemical projections. We investigate how the trophic structure will be affected by climate change when considering two macrozooplankton groups in a model with a particular focus on the potential future shift from crustaceans to gelatinous zooplankton organisms. We then evaluate how the impacts of climate change on macrozooplankton biomass and composition affect the benthic food supply as macrozooplankton are key-players for deep particulate carbon export. Lastly, we explore the potential effect of gelatinous and non-gelatinous macrozooplankton representation on how the carbon cycle will be affected by climate change.

## 2 Material and methods

### 2.1 Model

The marine biogeochemical model used in the present study is PISCES-FFGM [Clerc+, 2022], a revised version of PISCES-v2 [Aumont+, 2015] that explicitly accounts for macrozooplankton. PISCES-v2 includes five nutrient pools ( $Fe$ ,  $NH_4^+$ ,  $Si$ ,  $PO_4^{3-}$  and  $NO_3^-$ ), two phytoplankton groups (Diatoms and Nanophytoplankton), two zooplankton groups (one Micro- and one Mesozooplankton group) and an explicit representation of particulate and dissolved organic matter, reaching a total of 24 prognostic variables (tracers).

In PISCES-FFGM, two groups of macrozooplankton were added, one corresponding to generic macrozooplankton organisms (hereafter referred to as GM) and the other to salp-like filter-feeding gelatinous macrozooplankton organisms (hereafter referred to as FFGM). In addition to their carbon biomass, three additional tracers were introduced into the model for each macrozooplankton group corresponding to fecal pellets in carbon and iron units and carcasses in carbon units (GM Carcasses, GM Fecal Pellets, FFGM Carcasses and FFGM Fecal Pellets, see Fig. C.3).

Because PISCES-FFGM explicitly represents the macrozooplankton carcasses and fecal pellets, it accounts for the high sinking velocities of these detritus that result in an efficient POC export to the deep sea. It also explicitly represents the filtration behavior of FFGM, which implies a different diet composition than that of



general macrozooplankton (Fig. C.3), resulting in a different trophic response to ecosystem composition in the two compartments (GM and FFGM).

A full description of the model and its parameterizations is provided in [Clerc+, 2022].

## 2.2 Experimental design

We run three different versions of PISCES-FFGM : 1) the standard version with the same parameter values as in [Clerc+, 2022], hereafter called PISCES-FFGM, 2) a version in which FFGM growth rate is set to 0 so that GM only can grow, hereafter called PISCES-FFGM, and 3) a version in which both FFGM and GM growth rates are set to 0 so that tracers dynamics are similar to that of PISCES-v2 [Aumont+, 2015], hereafter called PISCES-v2. PISCES-GM allows to quantify the effect of including FFGM while PISCES-v2 allows to quantify the effect of including macrozooplankton.

PISCES is part of the Nucleus for European Modeling of the Ocean (NEMO). We used the global ORCA2 configuration with a horizontal resolution of  $2^\circ \times 2^\circ \cos(\text{latitude})$  extended to  $0.5^\circ$  at the equator and 31 vertical levels with vertical resolution decreasing with depth [Madec, 2008]. For computational reasons, PISCES is forced offline with monthly fields (IPSL-CM5A-LR) for both historical and future periods. Future projections followed the highest emission pathway, namely Radiative Concentration Pathway 8.5 (RCP8.5), a scenario in which the radiative forcing steadily increases to  $8.5 \text{ W m}^{-2}$  in 2100 due to high greenhouse gas emissions [Moss+, 2010]. We also ran a 250-year control simulation with pre-industrial climate and atmospheric  $\text{CO}_2$  for the three cases PISCES-v2, PISCES-GM, and PISCES-FFGM (pi-control runs) to calculate anthropogenic carbon uptake and storage and to correct any inherent drift in the simulation periods. PISCES-FFGM was run for 500 years with a monthly climatological forcing as described in [Clerc+, 2022]. Starting from this last run, PISCES-FFGM, PISCES-GM and PISCES-v2 were run for 100 years with pre-industrial climate and atmospheric  $\text{CO}_2$  forcing before starting the control period to stabilize the output fields. Historical and projection simulations are bifurcated after 100 years of control simulation. A schematic representation of the simulation framework is presented in figure C.2.

## 2.3 Analysis of model outputs

Consistently with the AR5 IPCC reports, two time periods have been defined to calculate the anomalies. The "present day" (PD) period (1995-2014) is used as reference. The "long term" period (2081-2100) characterizes the state of the system at the end of the century. With the exception of the time series, the results presented are averaged over the 20 years of each period.

In order to compensate for any internal drift in the system, the fields presented in this study are corrected with the pi-control runs. For spatially averaged analyses (e.g. global and by-biome means), a linear regression is calculated on the evolution of the considered variable over time in the pi-control run. The obtained trend is removed from the variable in the climate change run. For the other analyses (e.g. maps and latitudinal profiles), the LT-PD anomaly calculated for the considered variable in the pi-control is removed from the LT-PD anomaly of the climate change run.

As the contribution of macrozooplankton to particle flux increases with depth [Lebrato+, 2011; Clerc+, 2022], and as POC flux to the seafloor is much more important in shallow areas [Dunne+, 2007] where macrozooplankton is unlikely to have an influence with our current representation, flux analyses at the ocean floor are limited to areas where depth is greater than 1000 m.

Similarly to [Luo+, 2022], 5 biomes were defined for regional analysis (Fig. 5.1 (b)), based on regional variability of primary productivity in the PISCES-FFGM present-day climatology. High latitude biomes are : Southern Ocean (SO) defined as waters south of  $50^\circ\text{S}$  and Arctic Ocean (AO) defined as waters north of  $60^\circ\text{N}$ . The definition of low and mid-latitude biomes is based on annual mean chlorophyll concentrations : areas with

values below 0.07 mg Chl m<sup>-3</sup> constitute the low Chlorophyll biome (LC), areas with values between 0.07 and 0.25 mg Chl m<sup>-3</sup> constitute the intermediate chlorophyll biome (IC) and areas with values higher than 0.25 mg Chl m<sup>-3</sup> constitute the high Chlorophyll biome (HC).

### 3 Results

#### 3.1 Ecosystem structure

##### 3.1.1 Biomasses and trophic structure

Group of organisms	Nanophytoplankton	Diatoms	Microzooplankton	Mesozooplankton	GM	FFGM	Total
Biomass PD (TgC)	626	85	162	386	84	93	1435
Change in biomass LT-PD (%)	-4.1%	-7.9%	-9.3%	-14.0%	-15.1%	-12.0%	-8.7%
Relative abundance PD (-)	0.4363	0.0592	0.1128	0.2686	0.0585	0.0646	1
Change in relative abundance LT-PD (-)	+0.0222	+0.0005	-0.0007	-0.0155	-0.0041	-0.0023	

TABLE 5.1 – Mean global ecosystem biomasses and structure over the 1995-2100 period. Biomasses and relative abundances are computed for the present-day (PD;1995-2014). Changes are computed as the difference between long-term (LT; 2081-2100) and present-day values. They are expressed in % for biomasses while absolute values are given for relative abundance changes. GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton.

PISCES-FFGM predicts a strong biomass decline for all organisms associated with an important trophic amplification under RCP8.5 scenario (Table 5.1, Fig. 5.1 (a)). The integrated biomass in the upper 300 m of the ocean is predicted to decline by 8.7% at long term (LT, 2081-2100) relative to present day (PD, 1995-2014). Phytoplankton decreases by 4.5% while zooplankton decreases by 12.8%, consistently with a trophic amplification process [Chust+, 2014; Kwiatkowski+, 2019]. Within zooplankton, the decline increases with trophic level : -9.3% for microzooplankton, -14.0% for mesozooplankton and -15.1% for GM (Table 5.1, Fig. 5.1 (a)). An exception is FFGM whose decrease is only 12.0%, lower than that of GM but also mesozooplankton. Indeed, feeding by filtration gives them access to preys of lower trophic levels that are less affected by climate change. Thus although the potential food anomaly (preference-weighted sum of prey) of -5.4% reveals a trophic amplification (Fig. C.1), FFGM are less sensitive to climate change than meso- and macrozooplankton at the global scale.

Those organism-dependent climate change impacts induce changes in the ecosystem structure : the "jelly pathway" (e.g. nanophytoplankton-microzooplankton-FFGM) is favored over the "crustacean pathway" (e.g. diatoms-mesozooplankton-GM). But the effect is small in terms of relative composition : the contribution of the groups to the total biomass varies by +5%,-1% and -4% for nanophytoplankton, microzooplankton and FFGM respectively, while it varies by +1%,-6% and -7% for diatoms, mesozooplankton and GM respectively (Table 5.1).

Analyses by biomes reveal a strong regional variability of climate change effects on the communities (Fig. 5.1 (b) and (c)). In high latitude biomes (AO and SO), biomasses increase (AO +19.6%, SO +1.8%). The trophic structure of the anomalies is however different between the two biomes : in the Southern Ocean, very productive (mean 0.43 mg Chl m<sup>-3</sup>), diatoms-mesozooplankton-GM pathway is favored over nanophytoplankton-microzooplankton-FFGM pathway (Fig. 5.1 (c)). In the Arctic, which is less productive (mean 0.28 mg Chl m<sup>-3</sup>), it is the opposite effect (Fig. 5.1 (c)). In tropical and temperate biomes (LC, IC and HC), biomass declines (LC -7.7%, IC -15.4% and HC -10.5%, Fig. 5.1 (c)). In LC and IC, anomalies follow the global pattern with a strong trophic amplification. The effect is greatest in IC where biomasses decrease by on average 7% more than in LC (Fig. 5.1 (c)). This greatest sensitivity is due to a partial switch from historical IC to future LC (Fig. 5.2 (b)). The effect of climate change is more moderate in the HC zones with the exception of diatoms

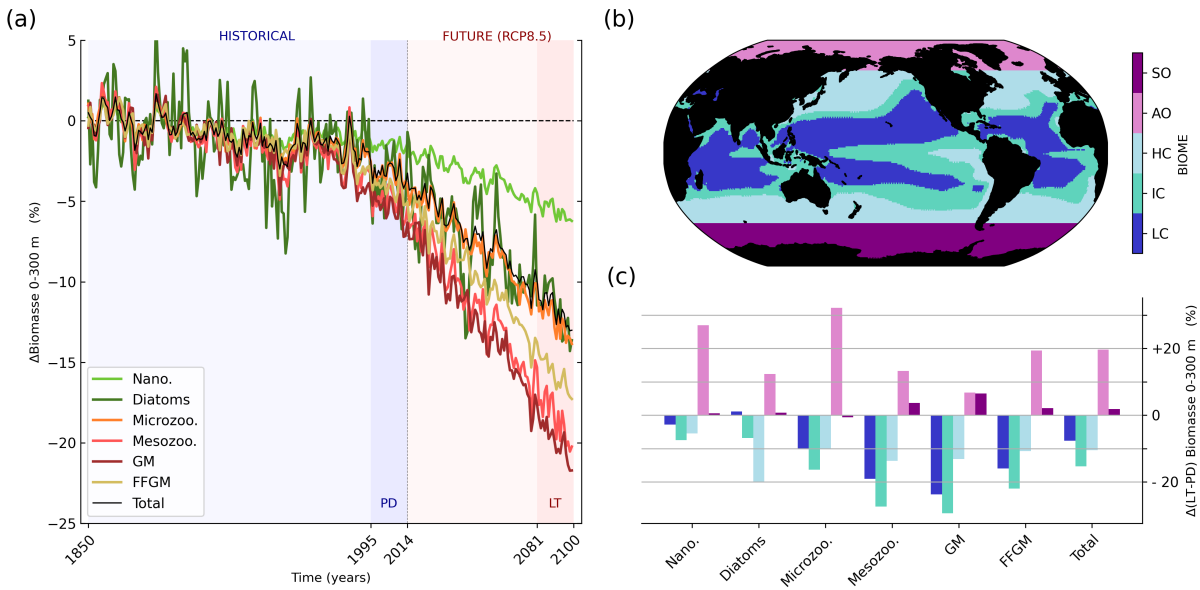


FIGURE 5.1 – Mean global and regional changes in PISCES-FFGM phyto- and zooplankton biomasses. (a) Time series of upper 300 m mean global biomasse anomalies relative to 1850-1900 pre-industrial values. PD and LT indicates present day (1995-2014) and long-term (2081-2100) reference periods. (b) Biomes definition : Southern Ocean biome (SO) is defined as the region south of 50°S, Low Chlorophyll biome (LC) corresponds to the regions where the average modeled PD surface chlorophyll is less than 0.07 mg Chl m<sup>-3</sup>, Intermediate Chlorophyll biome (IC) corresponds to the regions where the average modeled PD surface chlorophyll is between 0.07 mg Chl m<sup>-3</sup> and 0.25 mg Chl m<sup>-3</sup>, High Chlorophyll biome (HC) corresponds to the regions where the average modeled PD surface chlorophyll greater than 0.25 mg Chl m<sup>-3</sup>, Arctic Ocean (AO) is defined as the region north of 60°N. (c) Upper 300 m mean regional LT biomasse anomalies by biome relative to PD.

(Fig. 5.1 (c)).

### 3.1.2 Macrozooplankton composition

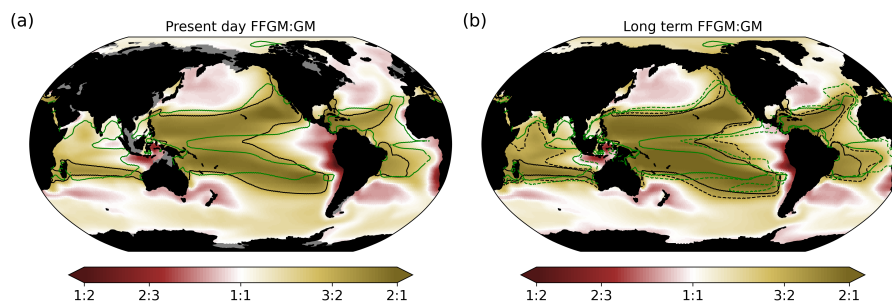


FIGURE 5.2 – Historical and RCP8.5 future FFGM :GM ratio and surface chlorophyll. (a) Present day (1995-2014). (b) Long term (2081-2100). Yellow tones indicate FFGM dominance, Red tones indicate GM dominance. Darkgreen lines indicate 0.07 mg Chl m<sup>-3</sup> iso-chlorophyll concentration (plain lines for present day, dotted lines for long term). Black lines indicate 1.35 iso-FFGM :GM-ratio (plain lines for present day, dotted lines for long term)

Due to their filter-feeding mode of predation that shortcuts the food chain, FFGM decline less than GM. Indeed, the trophic amplification is significantly reduced for this group. Considering the relationship between macrozooplankton composition and chlorophyll gradient, we can associate changes in ecosystem composition with environmental changes.

At present day (PD), FFGM dominate macrozooplankton in low productive areas of tropical and temperate latitudes : as shown in Figure 5.2 (a), the chlorophyll iso-contour corresponding to  $0.07 \text{ mg Chl m}^{-3}$  approximately delineates the regions where the FFGM :GM ratio is significantly greater than 1. In the long-term, the same correspondence is modeled (Figure 5.2 (b)).

This pattern partially explains the difference in the overall variations in GM and FFGM : in Figure 5.2 (b), in black, the contour indicates a FFGM :GM ratio of 1.35, arbitrarily chosen to provide the best fit with the chlorophyll contour. The predicted future extension of the area within this contour (solid vs. dotted line) indicates an extension of the area where the ratio exceeds this value. Similarly, the chlorophyll contours indicate an extension of low productive areas (solid vs. dotted green lines). Even in HC areas where GM dominates, the FFGM :GM ratio is increasing due to declining productivity (Fig. 5.1 (c)). In AO, productivity is increasing but is still low enough so that FFGM are favored and FFGM :GM ratio increases. The only exception is the Southern Ocean where productivity is already high and is predicted to further increase in the future. This favors GM, so that the FFGM :GM ratio decreases in this region. Thus, globally there is an extension of the areas of FFGM dominance due to the extension of the low productivity areas.

## 3.2 POC export fluxes

### 3.2.1 Global changes in POC export fluxes at 100 m and 1000 m

Changes in POC export fluxes are largely driven by changes in sea surface biology. At 100 m, PISCES-FFGM and PISCES-GM changes in POC fluxes are similar, -16.9% and -17.2% respectively (Tab. 5.2, Tab C.3 and Fig. 5.3 (a,b)). PISCES-v2 shows a lower sensitivity to climate change with an anomaly of 14.3% (Tab. C.4). This is due to the different ecosystem structure predicted by PISCES-v2 compared to the two other model configurations. The phytoplankton biomass is larger so that the POC sources in organisms less affected by climate change (Tab. C.2). At 1000 m : the export flux anomalies are -15.9%, 17.3% and -18.0% for PISCES-FFGM, PISCES-GM and PISCES-v2, respectively ((Tab. 5.2, Tab C.3, Tab C.4 and fig 5.3 (a,b)). It can be related to the particle composition differing between models, given that anomalies differ between the particle groups (Tab. 5.2). The difference are particularly important in low productive oligotrophic areas (LC in Tab. C.5) in which the anomaly is reduced by 6% in PISCES-GM and by 12% in PISCES-FFGM compared to PISCES-v2 (change of -32%, see Tab. C.5).

### 3.2.2 Global changes in seafloor POC fluxes (and impact on benthos)

Particulate organic carbon (POC) is an important food source for the benthos. Since macrozooplankton, and in particular FFGM, are potentially very important contributors to deep export fluxes [Clerc+, 2022; Luo+, 2020], their representation in a model could affect the amount of organic carbon reaching the sea floor and thus, available to the benthic communities.

As shown in figure 5.3 (a), organic carbon export declines twice as the total biomass : at 100 m it decreases by 16.9% during LT compared to PD (Table 5.2). This translates into a 14.9% decrease in the total POC flux to the seafloor. While at 100 m, small and large particles together represent 90% of the total exported organic matter (Table 5.2), and thus dominate the flux changes (Fig. 5.4 (b)), at the seafloor, macrozooplankton (GM+FFGM) carcasses and fecal pellets become dominant at 75% (Table 5.2) and drive flux changes (fig. 5.4 (d)) so that macrozooplankton drive climate change impacts on benthic particulate food supply.

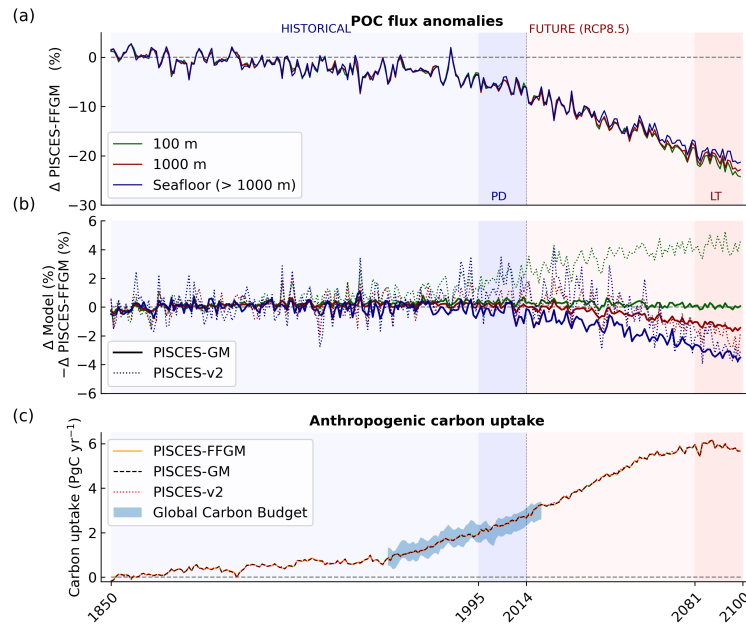


FIGURE 5.3 – Evolution of particulate organic carbon export and anthropogenic carbon uptake. (a) Time series of the mean global anomalies (%) of PISCES-FFGM POC export at 100, 1000 m and to the seafloor relative to 1850-1900 pre-industrial values. (b) Time series of the difference between PISCES-GM (dashed lines) or PISCES-v2 (dotted line) and PISCES-FFGM mean global POC export anomalies (%) at the same horizons. (c) Time series of the mean anthropogenic carbon uptake (PgC yr<sup>-1</sup>). Shaded area is the Global Carbon Budget 2021 ocean sink product (uncertainty of ±0.4 GtC/yr on average) and is estimated from the average of 8 global ocean biogeochemistry models (including NEMO-PISCES) and the average of 7 ocean fCO<sub>2</sub> data products [Friedlingstein+, 2022].

Depth	Value	All organisms		GM		FFGM		Total POC
		Small	Large	Ca.	FP	Ca.	FP	
100 m	Flux PD (TgC yr <sup>-1</sup> )	2416	4254	94	169	133	282	7348
	Change in flux LT-PD (%)	-14.5%	-18.4%	-19.5%	-20.7%	-13.7%	-14.6%	-16.9%
	Contribution to total POC flux (-)	0.3288	0.5790	0.0127	0.0230	0.0180	0.0384	1
	Change in contribution LT-PD(-)	+0.0095	-0.0099	-0.0004	-0.0010	0.0007	0.0011	
1000 m	Flux PD (TgC yr <sup>-1</sup> )	116	1184	117	151	153	278	2000
	Change in flux LT-PD (%)	-19.1%	-16.3%	-16.4%	-18.9%	-11.0%	-13.3%	-15.9%
	Contribution to total POC flux (-)	0.0582	0.5919	0.0587	0.0756	0.0766	0.1391	1
	Change in contribution LT-PD (-)	-0.0023	-0.0033	-0.0004	-0.0027	+0.0045	+0.0042	
Seafloor (>1000 m)	Flux PD (TgC yr <sup>-1</sup> )	14	134	87	71	121	217	643
	Change in flux LT-PD (%)	-23.3%	-16.5%	-16.9%	-19.6%	-11.1%	-13.2%	-14.9%
	Contribution to total POC flux (-)	0.0213	0.2075	0.1350	0.1109	0.1879	0.3373	1
	Change in contribution LT-PD (-)	-0.0021	-0.0038	-0.0032	-0.0062	+0.0085	+0.0067	

TABLE 5.2 – Mean global particulate organic carbon (POC) fluxes and particles composition over the 1995-2100 period. Fluxes and contributions are computed for the present-day (PD ;1995-2014). Changes are computed as the difference between long-term (LT ; 2081-2100) and present-day values. They are expressed in % for fluxes while absolute values are given for relative contribution changes. GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton.

The attenuation of the flux anomaly at the seafloor relative to the surface (anomaly reduced by 2%, see table 5.2) is explained by two phenomena : 1) Organisms living below 100 m are less affected by climate change than those living at the surface (9% biomass decrease between 0 and 150 m vs. 6% biomass between 150 and 300m). It induces lower seafloor anomalies of large particles, carcasses and fecal pellets fluxes than

at 100 m (1 to 2%, table 5.2). Note that small particles flux anomaly is larger at the seafloor than at 100 m but the effect is negligible on the total anomalies, as they only accounts for a few % of this anomaly at the seafloor (table 5.2). 2) FFGM particles are less affected by climate change than other particles and their contribution to POC flux increases with depth. Indeed, FFGM carcasses and fecal pellets, accounting for 43% of the total POC export anomalies at the seafloor (compared to 5% at 100 m), decreases by 11 and 13% respectively while other particles decrease by more than 16% at the seafloor (fig. 5.4 (b) and (e), table 5.2).

Of these two processes, the second is the more important in explaining the dampened anomaly at the sea floor compared to 100 m : when FFGM are removed, as in PISCES-GM, the export anomaly at 100 m is similar, but the export anomaly at the seafloor is 3.0% higher in PISCES-GM than in PISCES-FFGM, and thus reaches values similar to those modeled at 100 m (Figure 5.3 (b) and table C.3).

### 3.2.3 Spatial patterns

Seafloor POC anomalies present a different spatial structure to that at 100 m. Figure 5.4 (a,b,c) shows the POC flux anomalies at 100 m. The pattern driving the sign of this anomaly (change of sign at the black contour) is the same as that described for the biomass anomalies : export increases at high latitudes (AO and SO, Table C.5) and decreases in central latitudes (LC, IC and HC, Table C.5). The decrease amplitude in low and mid-latitudes is much greater than the increase amplitude in high latitudes (Figures 5.4(b) and (e)), resulting in a significant decrease at the global scale (fig. 5.3 (a), table 5.2).

At the seafloor, the sign of the anomaly is similar (Figure 5.4 (d,e,f)). We do not focus on the areas where the sign of the anomaly is opposite because they represent a negligible area at the global scale (interval between the solid and dashed lines in Figure 5.4 (d)). Areas where the seafloor anomaly is attenuated relative to 100 m anomaly are located in the oligotrophic gyres as well as in the arctic. FFGM dominate in these regions. Areas where the seafloor anomaly is amplified relative to the surface (positive amplification in the Southern Ocean, negative amplification in the North Pacific and the North Atlantic) correspond to regions where GM dominate (Figure 5.4 (a)(d)(c)(f)). When removing FFGM in PISCES-GM (dashed line), the same zonal pattern of amplification/attenuation of POC flux anomalies from 100 m to the seafloor is observed (Figure 5.4 (c) and (f)), yet with a reduced intensity (dotted line below the plain line).

Thus, due to the strong trophic amplification of macrozooplankton and the major contribution of their carcasses and fecal pellets to the deep POC flux, the supply of organic matter to the benthos is predicted to be strongly reduced by climate change. However, this reduction is mitigated at the global scale by the representation of FFGM, which, due to a lower trophic amplification, induce a slightly lower decrease of POC flux at the bottom than at in the upper ocean. This effect is particularly important in low-latitude oligotrophic areas (Fig 5.4, Table C.5) in which FFGM dominate macrozooplankton by a factor two (Fig 5.2), so that FFGM have a buffering role on the deep POC flux in these areas strongly affected by climate change.

## 3.3 Anthropogenic carbon uptake

The PISCES-FFGM integrated anthropogenic carbon uptake over the historical period (1850-2014) of 142.28 PgC is consistent with model-observation ensemble estimates from the Global Carbon Budget 2021 of  $150 \pm 30$  PgC (Fig. 5.3 (c), [Friedlingstein+, 2022]). Over the whole simulation period (1850-2100), the ocean anthropogenic carbon uptake remains almost unchanged when FFGM are removed (Fig. 5.3 (c)), and even compared to the PISCES-v2 version : the integrated uptake is 554.27 PgC, i.e. +0.22 PgC (+0.03%) compared to PISCES-GM and -2.24 PgC (-0.4%) compared to PISCES-v2.

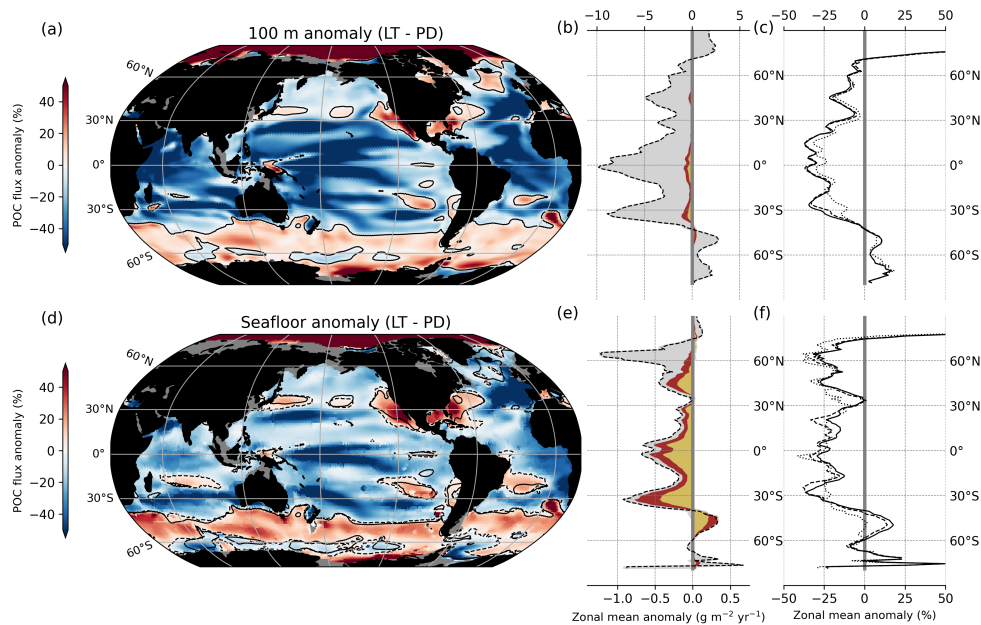


FIGURE 5.4 – RCP8.5 global and mean zonal FP (2081-2100) POC flux anomalies of PISCES-FFGM relative to HP (1995-2014). Global anomaly (%) (a) at 100 m and (d) at the seafloor (>1000 m). Black lines indicates the limits between positive and negative anomalies at 100 m (plain) and at the seafloor (> 1000 m, dotted). (b) and (e) Zonal mean absolute anomalies at 100 m (b) and at the seafloor (e) ( $\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ ). The dashed line shows the anomaly for total POC. The fill colors show the contribution of the different components of the POC : small and medium particles in gray, GM carcasses and fecal pellets in red and FFGM carcasses and fecal pellets in yellow. (c) and (f) Zonal mean anomalies (%) at 100 m (b) and at the seafloor for the standard PISCES-FFGM run (plain line) and the two sensitivity experiments : PISCES-GM (dashed line), and PISCES-v2 (dotted line).

## 4 Discussion

In this study, we provide a first model based estimate of potential community shifts in macrozooplankton composition and effects on benthic food supply and carbon cycling under RCP8.5 scenario. The model, that explicitly represents one gelatinous (FFGM) and one non-gelatinous (GM) macrozooplankton, shows that macrozooplankton is strongly affected by climate change but that gelatinous zooplankton is less affected than non-gelatinous zooplankton, consistently with a jellification hypothesis [Parsons+, 2002 ; Roux+, 2013]. Inclusion of those organisms has a limited effect on the surface carbon cycle changes, but it consequently affects the projected changes in deep particulate carbon fluxes and composition, with potential implications for benthic communities and deep carbon sequestration.

### 4.1 Toward a more gelatinous ocean ?

Under RCP8.5 scenario, macrozooplankton would be strongly affected by climate change (-12% biomass for GM and -15.1% for FFGM). Increased stratification will limit nutrient supply and thus phytoplankton biomass will be reduced 9%. Due to trophic amplification, macrozooplankton biomass declines is amplified compared to phytoplankton. An opposite trend is observed at high latitudes, but low latitude oceans drive at the global scale the projected decline in biomass and the trophic amplification, consistently with previous studies [Kwiatkowski+, 2019 ; Chust+, 2014]. The addition of a trophic level (macrozooplankton) allows the

trophic amplification phenomenon to go one step further but the predicted decrease in total zooplankton biomasses remains within the range of the CMIP5 models ( $-13.6 \pm 3\%$  in [Kwiatkowski+, 2019]).

Macrozooplankton composition is also affected by climate change : FFGM are less affected than GM due to their feeding mode that gives them access to very small preys and the expansion of low productive areas in which they are favored over GM. It implies that the nanophytoplankton-microzooplankton-GM pathway is slightly favored over the diatoms-mesozooplankton-FFGM pathway. The direction of the effect is consistent with what has been hypothesized, but not quantified, in previous publications [Sutherland+, 2022; Clerc+, 2022; Luo+, 2022]. However, according to our model results, we are far from the predicted "ecosystem shift" or "ocean jellification" [Parsons+, 2002; Condon+, 2012; Roux+, 2013; Everett+, 2022]. In particular, in the Southern Ocean, where our model predicts an increase in GM over FFGM, the prediction is opposite to that described for the ratio of krill (included in GM) to salps (included in FFGM) [Atkinson+, 2004].

The conservative and highly simplistic assumptions in our model (growth rate and temperature dependency identical for GM and FFGM, no life cycle representation) can however explain these low variations. An improved understanding of the ecological and environmental factors driving bloom-and-burst dynamics of FFGM populations is key before accurately model their complexity in an ESM [Henschke+, 2018; Clerc+, 2022]. Also, contrary to cnidarians, large pelagic tunicates are open ocean species [Henschke+, 2016]. Coastal and shallow ecosystems are confronted to multiple antropogenic stressors (eg. eutrophication, fisheries etc.) [Harley+, 2006] are more likely to provide environmental conditions that would favor gelatinous zooplankton over other organisms [Purcell, 2012; Lucas+, 2014]. Still, large pelagic tunicates could also proliferate in coastal environments (not represented in the model) as many unprecedented swarms in coastal areas have been reported during the last decades [Boero+, 2013; Li+, 2016; Abdelsalam+, 2022]. Lastly, explicit representation of upper trophic levels (UTL) is likely to introduce top-down climate change impacts [Le Mézo+, 2022], and differential predation by UTL on both macrozooplankton group is likely to affect their response to climate change as suggested by PARSONS et al. [Parsons+, 2002].

## 4.2 Macrozooplankton impacts on deep carbon export and benthic food supply

Because of their large and dense carcasses and fecal pellets, GM efficiently transfer particulate organic carbon to the ocean floor. This has two effects : they dominate the POC flux to the seafloor, but they also drive the effects of climate change on these fluxes. At the global scale, these fluxes are thus greatly impacted by climate change due to trophic amplification, i.e. a 14.9% reduction in their magnitude. Spatial pattern of the anomalies are similar to those predicted by JONES et al. [Jones+, 2014] and SWEETMAN et al. [Sweetman+, 2017] and are largely driven by changes in surface productivity, with positive anomalies at high latitudes and negative anomalies at low latitudes. However, our global predicted seafloor ( $> 1000$  m) POC flux anomaly is much lower than what was predicted by YOOL et al. [Yool+, 2017] ( $-29.3\%$  under RCP8.5) which is similar to the predicted anomaly for small POC in PISCES-v2 ( $-25.5\%$ , Tab. C.4). Also, PISCES-FFGM modeled seafloor ( $> 1000$  m) historical POC flux value of 643 TgC/yr is similar to their value of 710 TgC/yr. Deep climate change impacts on POC fluxes are mitigated by the representation of FFGM at global scales, which, due to a lower trophic amplification than GM, induces a slightly lower decrease of POC flux at the bottom than at the surface. An opposite vertical trend is predicted in [Yool+, 2017] and in PISCES-v2. This effect is particularly important in low-latitude oligotrophic areas in which FFGM dominates macrozooplankton by a factor two, so that FFGM have a buffering role on the deep POC flux in these areas strongly affected by climate change.

Beyond the attenuation of the predicted anomalies on the seafloor POC fluxes due to the addition of macrozooplankton, and in particular GM, our study gives an idea of the potential drivers of POC fluxes to the seafloor and associated benthic food supply [Henschke+, 2013]. Thus, it provides interesting fields that could be used in benthos models [e.g., KellyGerreyn+, 2014; Jones+, 2014; Yool+, 2017]) to better predict benthic biomass evolution under climate change by distinguishing anomalies for 6 types of particles (small,



large, GM and FFGM carcasses and fecal pellets). Direct evidence of gelatinous zooplankton carcasses and fecal pellets representing significant portion of benthic food supply support this claim [Smith KL+, 2014; Pfannkuche+, 1993; Sweetman+, 2014]. In particular, a large salp swarm in the northeastern Pacific during the spring of 2012 resulted in a major deposition of carcasses and fecal pellets on the seafloor, so that a dominant megafauna species increased 7-fold in density within a 2-months delay [Smith KL+, 2014].

### 4.3 Macrozooplankton impacts on the anthropogenic carbon uptake

The effects of climate change on export production are impacted by the introduction of both GM and FFGM : at 100 m, addition of macrozooplankton amplifies the POC flux declines and reduces present and future absolute flux values due to a reduction in phytoplankton biomass (Section 3.3). At 1000 m and at the seafloor, the addition of FFGMs is most important and attenuates the POC flux anomaly while increasing absolute values (Section 3.3).

This suggests a faster deepening of the remineralisation depth (depth at which the sinking carbon is converted back to carbon dioxide) in PISCES-FFGM compared to PISCES-v2, explained by higher mean particle sinking speeds in PISCES-FFGM. [Kwon+, 2009] showed that a modest change in remineralization depth in a 3D-BGC model can have a substantial impact on atmospheric carbon dioxide concentrations as a result of the redistribution of remineralized carbon from intermediate waters to bottom waters. Yet, effects of GM and FFGM representation on the surface carbon cycle are small : the uptake of anthropogenic carbon is almost identical in all model versions (Section 3.3). This uptake results from a trade-off between the biological pump that transports organic carbon into the water column and affects the dissolved organic carbon gradient, and the transport of that carbon via the physical pump [Sarmiento+, 2006]. The first process quickly reaches an equilibrium in a few years, but the second takes several hundred to a thousand years to reach an equilibrium. However, by modifying the biology when adding GM and then FFGM, we quickly modify the deep inorganic carbon fields, but the surface feedback linked to the overturning circulation takes much more time. Thus, by performing a 500-year spin-up for PISCES-FFGM starting from a PISCES-v2 equilibrium simulation, we progressively modify the balance between biological and physical pumps present in the initial PISCES-v2 run, and thus modify the air-sea flux, yet without reaching a new equilibrium. Starting from the 500th year of this PISCES-FFGM run, we performed a 100-year spin-up for each of the models (PISCES-v2, -GM and -FFGM, see method 2.2 and fig. C.2), which is long enough to see the effects on the biological pump, but not on the air-sea flux, since 100 years are not enough for the physics to transport the deep exported material. To spot differences in air-sea fluxes, we would need spin-ups of several thousand years.

Yet, the 1000 m export flux has been recently suggested as a good proxy of long-term anthropogenic carbon sequestration [Wilson+, 2022] : an idealized simulation shows a quasi-linear positive relationship between POC fluxes at 1000 m and the ocean sink. Thus, in long spin-up simulations, we would expect a lower ocean carbon sink in PISCES-GM compared to PISCES-FFGM, and an even lower sink in PISCES-v2.

### 4.4 Perspectives

Future changes of biological pump remain highly uncertain, and the increasing complexity of biogeochemical models results in increasing uncertainties on the impacts of climate change on export : the POC flux at 100 m is predicted to decline by -8.9 to -15.8% in AR5 under RCP8.5 scenario, and -2.1 to -21.5% in AR6 under SSP5-8.5 scenario. In AR5, change in stratification and reduced nutrient supply dominate [Fu+, 2016; Bindoff+, 2019] while in AR6, more complex biological processes [Le Quéré+, 2016; Séférian+, 2020; Wright+, 2021] introduced uncertainties. But they are still numerous overlooked processes [Boyd+, 2019], such as diurnal vertical migrations. Gelatinous zooplankton are largely overlooked in climate models. This study provides insights on gelatinous versus non gelatinous impacts on the biological carbon pump under climate

change, and reveals their potential importance for deep carbon sequestration.

## 5 Synthèse et transition vers le chapitre 6

L'objectif de cette étude était de comprendre comment le macrozooplancton gélatineux filtreur pourrait être affecté par le changement climatique dans le cas d'un scénario pessimiste en termes d'émissions de gaz à effet de serre (RCP8.5), et par conséquent les impacts que cela aurait sur la biogéochimie marine. En effet, le MGF est susceptible de bénéficier de la pression anthropique croissante dans le cadre du changement climatique en particulier en raison de son mode d'alimentation par filtration. De plus, en produisant des carcasses et des pelotes fécales grandes et denses, ces organismes sont susceptibles de jouer un rôle important dans l'export de carbone organique particulaire, en particulier à grande profondeur (voir chapitre 4). Il semble donc crucial de considérer l'évolution de ce rôle dans un contexte de changement climatique.

Dans cette étude, nous fournissons une première estimation du rôle du MGF sur les changements de composition du macrozooplancton, d'apport en nourriture benthique et d'efficacité de la pompe biologique de carbone dans le cadre du scénario RCP8.5. Cette estimation est basée sur le modèle PISCES-FFGM (voir chapitres 2 et 4) qui représente explicitement le macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF) et le macrozooplancton non gélatineux (MG).

Il en résulte que le macrozooplancton est fortement affecté par le changement climatique mais que le MGF est moins affecté que le zooplancton non gélatineux, avec des baisses de biomasse estimées respectivement à -12% et -15,1 % d'ici la fin du 21ème siècle. L'ajout de ces deux groupes d'organismes (MGF et MG) a eu un effet limité sur les changements du cycle du carbone en surface, mais il a fortement affecté les changements estimés dans le flux et dans la composition du carbone organique particulaire en profondeur. À l'échelle mondiale, le déclin du flux de particules au fond de l'océan est atténué par la représentation de la GZ (-14,9 %, soit 3 % de moins qu'un modèle sans MGF). Cet effet est particulièrement important dans les zones oligotrophes de basses latitudes où le MGF domine le macrozooplancton. Par conséquent, le MGF joue un rôle tampon sur le flux de particules profond dans ces zones fortement affectées par le changement climatique. Le flux de particules profond formant une source de nourriture pour les communautés benthiques, et étant un processus important dans la séquestration du carbone à long terme, notre étude suggère que le zooplancton gélatineux devrait être pris en compte lors de l'évaluation des changements futurs du cycle du carbone profond.

Les changements futurs de la pompe biologique de carbone restent très incertains, et la complexité croissante des modèles biogéochimiques entraîne des incertitudes grandissantes quant aux impacts du changement climatique sur les flux d'export de particules : dans un scénario extrême d'émissions de gaz à effet de serre, le flux de carbone organique particulaire à 100 m devrait diminuer de -8,9 à -15,8 % selon le 5ème rapport du GIEC, et de -2,1 à -21,5 % selon le 6ème rapport du GIEC. Cette augmentation de l'incertitude s'explique par la complexité croissante des modèles : dans l'AR5, la stratification et la réduction de l'apport en nutriments dominant les changements de flux d'export prédits, [Fu+, 2016 ; Bindoff+, 2019] tandis que dans l'AR6, des processus biologiques plus complexes ont introduit de nouvelles incertitudes [Le Quéré+, 2016 ; Séférian+, 2020 ; Wright+, 2021]. Mais il existe encore de nombreux processus négligés [Boyd+, 2019]. En particulier, le zooplancton gélatineux est largement négligé dans les modèles climatiques. Cette étude donne un aperçu des impacts gélatineux et non gélatineux sur la pompe à carbone biologique dans le cadre du changement climatique, et révèle leur importance potentielle pour la séquestration du carbone en profondeur.

Cependant, comme discuté dans le chapitre 4, le modèle PISCES-FFGM échoue à représenter un processus crucial dans la représentation du MGF : la dynamique de pullulation-extinction. Or, cette dynamique est susceptible de modifier considérablement la réponse de ces organismes au changement climatique. Si l'étude présente un intérêt pour discuter de l'effet tampon du mode de filtration sur la réduction des flux de carbone

organique particulière en profondeur, elle ne permet pas de conclure quant à l'avenir du MGF. En revanche, ce chapitre n'explore pas la source d'information potentielle que constituent les données d'observation issues du chapitre 4 dans un contexte de changement climatique. Pour cela, les modèles de niches pourraient être un outil adéquat : en déterminant les facteurs environnementaux favorables au MGF, nous pourrions discuter de leur évolution dans un cadre de changement climatique sous un autre regard, et confronter les résultats obtenus aux conclusions sur l'export de carbone qui nous ont été apportées par la simulation PISCES-FFGM. Cette perspective sera discutée dans le chapitre suivant.

# Chapitre 6

## Synthèse et perspectives

### Objectifs

Cette section résume les principaux résultats de cette thèse et les perspectives de recherche qu'ils impliquent.

### Sommaire

1	Synthèse des résultats principaux . . . . .	<b>116</b>
1.1	Influence du cycle de vie du mésozooplancton sur l'écosystème et la biogéochimie marine. . . . .	116
1.2	Impacts du macrozooplancton gélatineux filtreur sur la structure de l'écosystème marin et sur la pompe biologique de carbone . . . . .	116
2	Limites et pistes d'améliorations . . . . .	<b>118</b>
2.1	PHYRE-MLC : un modèle idéalisé . . . . .	118
2.2	La représentation du macrozooplancton gélatineux filtreur dans PISCES-FFGM . . . . .	119
3	Autres approches pour modéliser le macrozooplancton gélatineux filtreur à l'échelle globale . . . . .	<b>123</b>
3.1	Représentation dans APECOSM . . . . .	123
3.2	Approche basée sur les modèles de niche . . . . .	124
4	Macrozooplancton gélatineux filtreur et changement climatique : retour sur la gélification . . . . .	<b>127</b>
5	Approche régionale et fenêtre temporelle réduite pour mieux exploiter les observations disponibles . . . . .	<b>129</b>
5.1	Contexte : l'exemple de l'invasion de <i>Mnemniopsis Leydi</i> en mer Noire . . . . .	129
5.2	Le cas de l'interaction salpes-krill dans l'Océan Austral . . . . .	130

## 1 Synthèse des résultats principaux

Le zooplancton est un composant essentiel de l'écosystème marin et du cycle du carbone. Par sa position trophique intermédiaire, il régule la production primaire et le transfert du carbone vers les niveaux trophiques supérieurs. Il contribue à l'export et à la séquestration du carbone via la production et la transformation de particules (pelotes fécales, carcasses, mucus) riches en carbone organique (voir chapitre 1). Dans ce contexte, la représentation simplifiée du zooplancton dans les modèles de biogéochimie marine est source de nombreuses incertitudes sur les processus écologiques et biogéochimiques [DeYoung+, 2004 ; Turner, 2015 ; Steinberg+, 2017 ; Boyd+, 2019]. Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse se concentrent sur deux aspects de la modélisation du zooplancton, susceptibles d'améliorer la compréhension et la quantification de ces processus : la représentation du cycle de vie du mésozooplancton (chapitre 3) et la représentation du macrozooplancton gélatineux filtreur (salpes, pyrosomes et doliolides, chapitres 4 et 5).

### 1.1 Influence du cycle de vie du mésozooplancton sur l'écosystème et la biogéochimie marine.

Dans cette étude, nous avons exploré les impacts de la reproduction et croissance ontogénique du mésozooplancton sur la dynamique de l'écosystème planctonique et sur la biogéochimie marine.

Pour ce faire, nous avons utilisé un modèle de chémostat, sans dimensions spatiales, basé sur le formalisme Nutriment-Phytoplancton-Zooplancton (voir chapitre 2 section 1.2). Différentes configurations ont été testées afin d'étudier la sensibilité du système à la représentation du mésozooplancton. La configuration la plus simple correspond à la représentation du mésozooplancton prédominante dans les modèles de la biogéochimie marine, à savoir un groupe d'organismes où tous les individus sont identiques (représentation en "compartiment unique"). La représentation la plus complète divise la population de mésozooplancton en 20 classes de taille, 10 pour les organismes juvéniles et 10 pour les organismes adultes (représentation "en spectre de taille discret"). Les taux de croissance décroissent avec la taille. La croissance en taille (ou croissance ontogénique) est représentée par un transfert à un taux défini des organismes d'une classe de taille vers la classe de taille supérieure. La reproduction est elle représentée par le transfert d'une partie de la croissance des adultes vers les classes de taille d'organismes juvéniles.

La représentation en spectre de taille discret a considérablement modifié la dynamique du mésozooplancton par rapport à la représentation en compartiment unique. Elle induit un délai de plusieurs mois dans l'augmentation de la biomasse du mésozooplancton en réponse à une augmentation soudaine de la disponibilité en nourriture, et induit une plus forte variabilité temporelle de la biomasse avec une croissance de la population sous la forme de vagues successives. Cette dynamique dite en "cohorte" s'explique par la dépendance du taux de croissance des organismes à la taille. En revanche, la dynamique des niveaux trophiques inférieurs (microzooplancton, phytoplancton) et de la concentration en nutriments n'a pas été affectée par ce changement de représentation du mésozooplancton.

### 1.2 Impacts du macrozooplancton gélatineux filtreur sur la structure de l'écosystème marin et sur la pompe biologique de carbone

L'objectif de cette étude était d'évaluer les impacts présents et futurs sur la biogéochimie marine du macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF) dans un modèle de biogéochimie marine. Les deux études (en mode climatologique dans le chapitre 4 et changement climatique dans le chapitre 5) ont mis en lumière des impacts importants du MGF sur les processus biogéochimiques et la structure de l'écosystème.

Pour aborder la problématique, nous avons utilisé le modèle de biogéochimie marine PISCES [Aumont+, 2015]. La stratégie employée se résume en quatre étapes :

- Introduire une représentation explicite du MGF dans le modèle d'écosystème marin et quantifier les processus biogéochimiques à partir de simulations forcées par une climatologie annuelle.
- Évaluer la distribution et l'abondance modélisées du zooplancton gélatineux en utilisant les bases de données disponibles.
- Analyser les impacts modélisés du MGF sur la structure de l'écosystème marin et sur la pompe biologique de carbone à partir de simulations forcées par des climatologies annuelles.
- Projeter ces impacts dans le futur en réalisant des simulations de changement climatique forcées par le modèle climatique de l'IPSL.

**Introduction du MGF dans PISCES** Nous avons introduit un groupe de macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF, représentant les salpes, les doliolides et les pyrosomes) au sein de PISCES, en basant sa représentation sur deux traits fonctionnels : l'accès à une large gamme de proies en raison de son mode de prédation par filtration et la production de carcasses et de pelotes fécales denses chutant rapidement. À titre de comparaison, nous avons aussi introduit un compartiment de macrozooplancton générique (MG, représentant le macrozooplancton de type crustacé tels que le krill ou les grands copépodes).

**Évaluation du modèle** Afin d'évaluer la distribution de MGF modélisée par PISCES-FFGM, nous avons compilé les données d'observation de MGF disponibles dans le cadre du projet AtlantECO, afin d'établir une climatologie annuelle de la distribution de la biomasse du MGF. L'approche est novatrice dans le sens où nous avons établi un facteur de conversion de biomasse taxon-spécifique afin d'obtenir des biomasses à partir de données d'observation essentiellement sous la forme d'abondances. Cette approche a cependant des biais du fait de la forte variabilité du poids des individus MGF au sein d'un même taxon. Nous avons simulé avec PISCES-FFGM une biomasse médiane de zooplancton gélatineux filtreur du même ordre de grandeur que celle observée. En revanche, la variabilité spatiale des observations est environ 20 fois supérieure à celle de la distribution de biomasse modélisée. Nous aborderons en section 2 de ce chapitre les limites potentielles de l'étude conduisant à une telle disparité.

**Impacts : MGF et structure de l'écosystème** La concentration globale moyenne simulée du MGF est estimée à  $0.8 \text{ mg } C \text{ m}^{-3}$  en moyenne, ce qui représente environ 5% de la biomasse totale d'organismes planctoniques marins (phytoplancton et zooplancton), une contribution similaire à celle du macrozooplancton générique (MG). La contribution du MGF en terme de production est encore plus faible puisqu'il ingère  $1 \text{ Gt } C$  de nourriture par an, soit moins de 3% de la production primaire annuelle modélisée ( $44 \text{ Gt } C$ ).

La distribution de biomasse du MGF est globalement corrélée à la distribution de la concentration en chlorophylle *a* à grande échelle : le MGF est abondant dans les zones très productives (par exemple  $> 2 \text{ mg } C \text{ m}^{-3}$  dans les zones d'upwelling), et peu abondant dans les zones peu productives (par exemple  $< 0.2 \text{ mg } C \text{ m}^{-3}$  dans les gyres oligotrophes). En revanche, la distribution de biomasse modélisée du MGF diffère fortement de celle du macrozooplancton générique. En effet, grâce à son mode de prédation par filtration, l'accès à des proies de très petite taille permet au MGF de mieux exploiter les environnements à faible productivité que le MG, notamment dans les gyres oligotrophes subtropicales, où le MGF est deux fois plus abondant que le MG.

Les caractéristiques physiologiques des particules issues du MGF en font un composant clef de la pompe biologique de carbone, malgré sa faible contribution à la composition de l'écosystème épipélagique. La forte structuration spatiale de sa distribution induit une régionalisation des effets sur l'export de carbone.

**Impacts : MGF et pompe biologique de carbone** En raison de sa faible biomasse et sa faible contribution au recyclage de la production primaire, le MGF modélisé dans PISCES-FFGM a un faible impact sur le flux d'export de particules à 100 m ( $-2\%$  par rapport au modèle sans MGF). De plus, 6 % de ce flux est

dû au MGF, un nombre faible mais significatif. En revanche, la représentation explicite de ses carcasses et de ses pelotes fécales, avec des vitesses de chute 10 à 500 fois plus élevées que pour les autres particules, s'est traduite par une importante efficacité de transfert du carbone, la quasi-totalité de la matière organique produite par le MGF atteignant l'océan profond (>1000 m). Par conséquent, les carcasses et les pelotes fécales du MGF dominent le flux d'export de carbone organique particulaire dans l'océan profond (par exemple, 0.42 GtC par an, soit 70 % de l'export organique particulaire à 5000 m). Cette contribution à l'export profond présente une structure spatiale importante : le MGF contribue à hauteur de 40% du flux d'export de particules à 1000 m dans les gyres oligotrophiques contre 20% dans les régions d'upwelling. À l'inverse le macrozooplancton générique contribue respectivement à 5% et 30%. Cette disparité illustre la nécessité de prendre en compte la diversité du macrozooplancton pour correctement évaluer ses effets le stockage de carbone dans l'océan profond.

**Projections : le MGF dans un contexte de changement climatique** Dans un contexte de changement climatique, le rôle des MGF est susceptible d'évoluer. Dans les simulations réalisées selon le scénario RCP8.5, le macrozooplancton est fortement affecté par le changement climatique mais le MGF est moins affecté que le MG, avec des baisses de biomasse estimées respectivement à -12% et -15 % d'ici la fin du 21ème siècle. Or, le MGF est un contributeur important de l'export des particules en profondeur. Ainsi, à l'échelle mondiale, le déclin du flux de carbone organique particulaire est atténué par la représentation du MGF (-15 % entre 2000 et 2100, soit 3 % de moins que le déclin de 18% simulé par un modèle sans MGF). Par conséquent, dans les simulations avec changement climatique, le MGF joue un rôle tampon sur le flux de carbone organique particulaire profond. En particulier, dans les zones peu productives, donc favorables au MGF mais fortement affectées par le changement climatique, le déclin de ce flux (estimé à 17%) est atténué de 12% par rapport à un modèle sans MGF (estimé à -29%). Or, le flux de particules atteignant le fond de l'océan est une source de nourriture pour les communautés benthiques et contribue significativement à la séquestration du carbone atmosphérique. Ainsi, il semble important de considérer le rôle du MGF, et plus généralement du zooplancton gélatineux, pour les études futures sur le cycle du carbone profond dans un contexte de changement climatique.

## 2 Limites et pistes d'améliorations

### 2.1 PHYRE-MLC : un modèle idéalisé

Comme expliqué dans la section discussion du chapitre 3, la représentation de la physique comme de la biologie dans le modèle PHYRE-MLC est très idéalisée, et est loin de permettre d'explorer en profondeur la complexité réelle de l'écosystème marin et le rôle spécifique du mésozooplancton. Par exemple, nous considérons un cycle de vie continu alors que des mécanismes de dormance sont décrits chez de nombreuses espèces de copépodes (voir chapitre 1 section 1.3.2). Aussi, ce modèle ne considère pas la variabilité intra et inter-spécifique du mésozooplancton. Les impacts qu'aurait la représentation de cette diversité sont fondamentalement inconnus et pourraient faire l'objet d'une étude future. Malgré ce manque de réalisme, notre étude met en avant les limites de la représentation classique du mésozooplancton dans les modèles biogéochimiques. En introduisant une représentation très simple du cycle de vie du mésozooplancton, des comportements complexes (tels que la dynamique de cohortes) ont émergé, modifiant considérablement la dynamique temporelle du mésozooplancton. Afin d'évaluer les incertitudes sur les processus biogéochimiques liées à cette représentation, nous pourrions implémenter au sein d'un modèle d'océan global les 4 configurations présentées dans cette étude. De plus, le mésozooplancton ayant une position intermédiaire dans l'écosystème marin, le cycle de vie et la croissance ontogénique du mésozooplancton devraient avoir une influence sur la dynamique des niveaux trophiques supérieurs. Il serait donc pertinent d'étudier les effets de ces caractéristiques dans un modèle représentant explicitement le haut de la chaîne trophique.

## 2.2 La représentation du macrozooplancton gélatineux filtreur dans PISCES-FFGM

D'un point de vue biogéochimique, le MGF présente six caractéristiques importantes :

1. Il peut se nourrir à un ratio prédateur/proie très élevé. [Sutherland+, 2010 ; Sutherland+, 2022].
2. Il produit des carcasses et des pelotes fécales denses, riches en carbone et avec une vitesse de chute rapide [Henschke+, 2016].
3. Il a des taux de clairance très élevés [Acuña+, 2011]
4. Il présente une dynamique de pullulation-extinction impliquant une grande variabilité spatio-temporelle de sa distribution de biomasse, et donc de sa contribution au recyclage de la production primaire et à l'export de carbone organique particulaire. [Henschke+, 2016]
5. Il est gélatineux, avec des impacts concomitants sur les prédateurs supérieurs. [Henschke+, 2016]
6. Il peut exporter activement du carbone via des migrations verticales diurnes [Madin+, 2006 ; Stone+, 2016 ; Henschke+, 2021b]

La représentation du MGF dans PISCES-FFGM est basée uniquement sur les deux premières caractéristiques. Les 4 suivantes sont aujourd'hui absentes du modèle.

### 2.2.1 Limites liées à la représentation des caractéristiques du MGF dans PISCES-FFGM

**Limites de la représentation de la filtration** Pour représenter la filtration, nous avons fait l'hypothèse d'une prédation non sélective, c'est à dire que l'organisme ingère l'ensemble des proies filtrées. Cette absence de sélectivité est encore aujourd'hui associée à une particularité fonctionnelle des organismes filtreurs [Pauli+, 2021b]. Pourtant, plusieurs études récentes suggèrent que l'efficacité de la capture des proies par les organismes gélatineux filtreurs n'est pas uniquement dépendante de la taille des proies mais aussi de leur taxonomie [DadonPilosof+, 2017 ; DadonPilosof+, 2019 ; Sutherland+, 2022]. Les données restent insuffisantes pour évaluer correctement ce phénomène, et il est difficile de prédire les impacts de cette sélectivité sur la biogéochimie marine. La représentation la plus simple, à savoir une prédation non-sélective, reste selon moi le meilleur choix dans l'état actuel des connaissances.

**Limites de la représentation des carcasses et des pelotes fécales** Nous avons fait le choix d'une vitesse de chute des carcasses et des pelotes fécales qui correspond aux valeurs hautes des vitesses mesurées. Cette vitesse est en réalité très variable selon les espèces [Lebrato+, 2013 ; Henschke+, 2016]. De plus, dans le modèle, la reminéralisation des pelotes fécales et des carcasses dans la colonne d'eau est extrêmement faible et la contribution du macrozooplancton se nourrissant sur le flux de particules à la dégradation de ces dernières est minime. En réalité, le mésozooplancton est aussi probablement un consommateur important de ces particules (par exemple les amphipodes hypériïdes pourraient être des parasites substantiels des salpes [Lavaniegos+, 1998 ; Phleger+, 2000 ; Hereu+, 2020]). Ainsi, en combinant des vitesses particulièrement élevées avec une représentation partielle des processus de dégradation, nous obtenons mécaniquement une efficacité de transfert de ces particules particulièrement élevée. Notre estimation de l'impact du MGF sur le cycle du carbone profond devrait donc être interprétée comme une borne supérieure dans la quantification de l'importance de ce processus.

### 2.2.2 Limites liées aux caractéristiques du MGF absentes dans PISCES-FFGM

**Paramétrisation des taux de clairance** Le taux de clairance relève de la paramétrisation de la prédation du zooplancton, qui est déterminante dans le comportement d'un modèle. Une étude récente suggère même que le cycle du carbone marin y est extrêmement sensible [Rohr+, 2022]. Dans la paramétrisation de



PISCES-FFGM, nous avons opté pour une approche conservatrice, c'est à dire que nous avons choisi une paramétrisation allométrique des taux métaboliques, basée sur la taille, à partir de la relation allométrique définie par [Hansen+, 1997] (voir chapitre 2 section 2.3). Ainsi le MGF et le MG ont les mêmes taux de clairance. En effet, l'augmentation des taux de clairance du MGF (via la modification du taux de croissance maximal ou de la constante de demi-saturation en nourriture) nécessiterait une calibration de la mortalité quadratique afin d'éviter l'extinction de la population de MG. Cette stratégie est régulièrement utilisée pour la calibration d'un modèle lors de l'introduction d'un nouveau PFT [Wright, 2019; Wright+, 2021; Luo+, 2022]. Or, les données de taux de mortalité sont rares, et, dans le cas du zooplancton gélatineux, les sources de mortalité mal connues [Pitt+, 2014; Wright+, 2021]. Ce choix nous a permis de nous focaliser sur les deux premières caractéristiques du MGF, dont les impacts sont mieux maîtrisés. Cependant, l'absence de taux plus élevés pour le MGF que pour le MG induit une sous-représentation de leur impact réel, en particulier en milieu pélagique, sur la production primaire.

**Dynamique de prolifération-extinction** De part leur taux de clairance élevé, leur capacité à consommer des proies balayant une large gamme de tailles et de leur cycle de vie avec une phase de reproduction asexuée (clonage), les tuniciers pélagiques présentent une dynamique de population en pullulation-extinction, à savoir l'alternance entre des phases de croissance rapide et des événements de mortalité massifs. Ce processus manque dans la dynamique de la distribution de biomasse de MGF simulée. C'est pourtant probablement un facteur déterminant dans la quantification de l'impact du MGF à l'échelle globale dans un contexte de changement climatique. De façon générale, les modèles biogéochimiques peinent à reproduire la variabilité spatiale observée de l'abondance des différents groupes d'organismes méso- et macro-zooplanctoniques [Wright, 2019]. Dans le cas du MGF, la dynamique de prolifération-extinction induit une variabilité particulièrement élevée dans les observations. D'un point de vue biogéochimique, les impacts du MGF sur la structure de l'écosystème et l'export de carbone sont donc "lissés" en temps et en espace. Nous discutons dans la section suivante des stratégies envisageables pour prendre en compte cette dynamique et mieux représenter la variabilité spatio-temporelle de la distribution du MGF et ses impacts associés.

**Interactions avec les hauts niveaux trophiques et migrations diurnes** L'effet du MGF sur les hauts niveaux trophiques n'est pas mesurable avec PISCES puisque ce modèle ne les représente pas. Ce point sera discuté dans le cadre du modèle APECOSM en section 3.1. Le phénomène de migration diurne est commun à de nombreux groupes de zooplancton et de micronecton, et pourrait avoir des impacts importants sur les flux de carbone. Par exemple, dans l'étude de AUMONT et al. [Aumont+, 2018] basée sur le modèle PISCES couplé au modèle APECOSM, le tiers de la biomasse épipélagique simulée réalise des migrations verticales. Le transport actif de carbone induit (ingestion en surface, égestion, excrétion et respiration en profondeur par les communautés migrantes) équivaut à 18% du flux passif lié à la chute des particules. Cependant, l'effet de ce phénomène sur la pompe biologique de carbone est encore mal quantifié à l'échelle de l'ensemble des communautés migrantes [Boyd+, 2019]. En l'état, ajouter une représentation des migrations verticales spécifique au MGF dans PISCES serait à mon avis prématuré.

### 2.2.3 Pistes d'améliorations de PISCES-FFGM

**Représentation de la dynamique de pullulation-extinction** La dynamique de prolifération-extinction n'a pas été une propriété émergente du modèle. Ainsi, le mode d'alimentation non-sélectif n'est pas un facteur suffisant pour simuler ce comportement. La modification du taux de clairance ne suffirait probablement pas non plus à simuler une telle dynamique : dans l'étude de [Luo+, 2022], très similaire à celle présentée dans le chapitre 4, le taux de croissance maximal du MGF a été paramétrisé différemment de celui du MG (0.55 par jour pour le MGF contre 0.27 par jour pour le MG), et cela n'a pas pour autant induit de dynamique de

prolifération-extinction. Une piste potentielle qui n'a pas été explorée dans le cadre de cette thèse serait l'ajout de stochasticité sur ce taux de clairance pour artificiellement ajouter de la variabilité et tenter d'introduire une dynamique de prolifération-extinction. Cette approche pourrait permettre une meilleure quantification de la variabilité spatio-temporelle de l'impact des événements de prolifération massive du MGF, en particulier sur l'export de carbone. Un des points de départ pour un tel développement pourrait être la méthode employée dans les modèles terrestres pour modéliser la propagation des feux de forêt [Boychuk+, 2009]. Un travail important de développement serait nécessaire, et il est difficile de conclure en l'état quant à la faisabilité de cette implémentation.

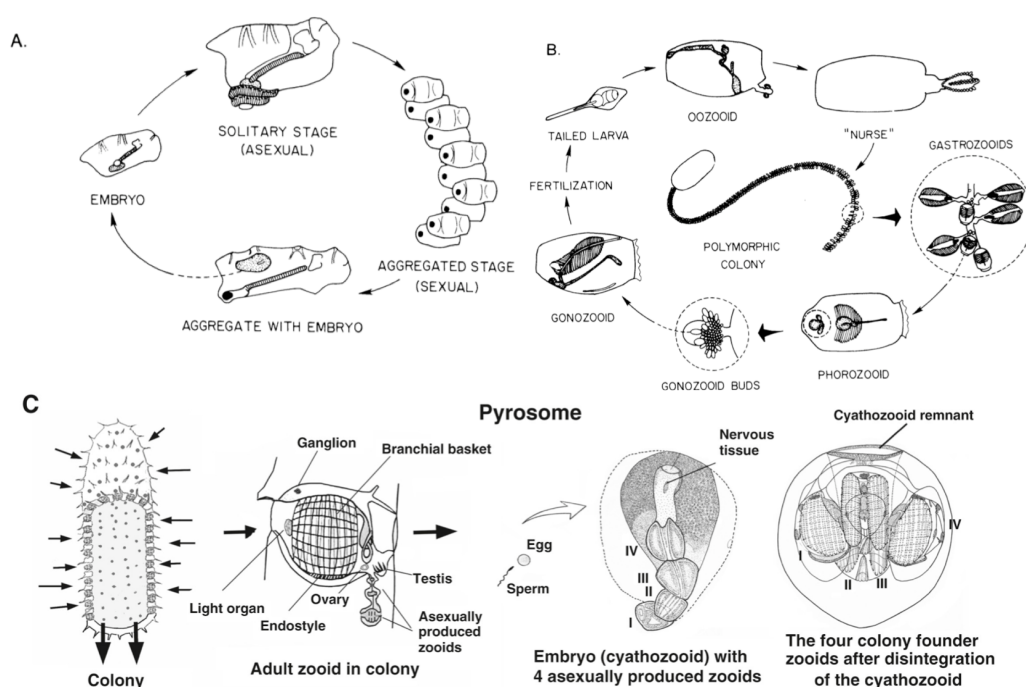


FIGURE 6.1 – **Cycle de vie des grands tuniciers pélagiques (MGF)**. A. Cycle de vie d'une salpe. Le zooïde solitaire (oozoïde) produit des chaînes de clones blastozoïdes par reproduction asexuée. Les blastozoïdes sont fécondés et donnent naissance à un oozide par reproduction sexuée. Dessin issu de [Aldredge+, 1982] B. Cycle de vie des doliolides. La larve se développe en un oozoïde qui produit un stolon portant deux types de zooïdes (donc issus d'une reproduction asexuée) : les trophozoïdes, qui se nourrissent en restant attachés au stolon et les phorozoïdes qui se détachent du stolon. Les phorozoïdes donnent ensuite naissance à des gonozoïdes par reproduction asexuée. Les gonozoïdes donnent chacun naissance à une larve par reproduction sexuée. Dessin issu de [Aldredge+, 1982] C. Cycle de vie des pyrosomes. Les pyrosomes forment des colonies pouvant atteindre plusieurs mètres de long. Chaque zooïde de la colonie se reproduit de manière asexuée, en agrandissant la colonie, et de manière sexuée, en produisant un embryon appelé cyathozoïde. Chaque cyathozoïde est résorbé après le bourgeonnement de 4 zooïdes par reproduction asexuée. Ces 4 zooïdes sont expulsés de la colonie mère pour former une nouvelle colonie. [Holland, 2016]

**Représentation du cycle de vie** La variation de la taille du MGF au cours du cycle de vie n'est pas représentée dans la version actuelle de PISCES-FFGM. Pourtant, nous avons montré dans l'étude présentée

dans le chapitre 3 que la représentation du cycle de vie d'un groupe d'organismes (en l'occurrence le méso-zooplancton) impacte significativement sa dynamique temporelle. En particulier, la dépendance des taux de croissance à la taille des organismes génère une variabilité dans la croissance de la population en fonction de sa composition en taille.

De plus, la complexité du cycle de vie des MGF est déterminante dans leur dynamique de population [Henschke+, 2016]. Si les cycles de vie des salpes, des doliolides et des pyrosomes présentent des différences, ils ont tous une alternance entre une phase sexuée et une phase asexuée (voir fig. 6.1). La phase sexuée se présente généralement comme un ensemble de clones : chaînes de blastozoïdes pour les salpes, colonie polymorphique de gastrozoïdes et de phorozoïdes pour les doliolides, colonie de zooïdes en forme de tube (pouvant atteindre 20 m de long) pour les pyrosomes (pas uniquement des clones). Ces chaînes de plusieurs dizaines voire centaines de clones sexués générées par les zooïdes asexués seraient un facteur clef du déclenchement des événements de prolifération massive.

Ainsi, il semble que les deux points clefs du cycle de vie du MGF à prendre en compte pour correctement modéliser son impact sur la biogéochimie marine sont : la croissance en taille et la distinction phase sexuée / phase asexuée. Similairement à ce qui a été implémenté dans PHYRE-MLC, nous pourrions imaginer une division du MGF de PISCES-FFGM en classes de taille, avec une distinction zooïde sexué / zooïde asexué pour chaque classe de taille (voir fig. 6.2). La paramétrisation taille-dépendante des taux de croissance pourrait notamment permettre de générer des événements de prolifération, en permettant une croissance très rapide des petits (donc jeunes) zooïdes sexués. Cependant, cette approche serait coûteuse dans PISCES-FFGM. Le modèle inclut en l'état 32 traceurs biogéochimiques. En prenant une discrétisation similaire à celle du mésozooplancton dans PHYRE-MLC, cela induirait l'ajout de 40 traceurs (20 classes sexuées, 20 classes asexuées). Un modèle construit pour représenter les groupes d'organisme par leur spectre de taille serait peut être plus adapté que PISCES pour cette démarche. Le potentiel de cette approche en utilisant le modèle APECOSM [Maury, 2010] est discuté dans la section suivante.

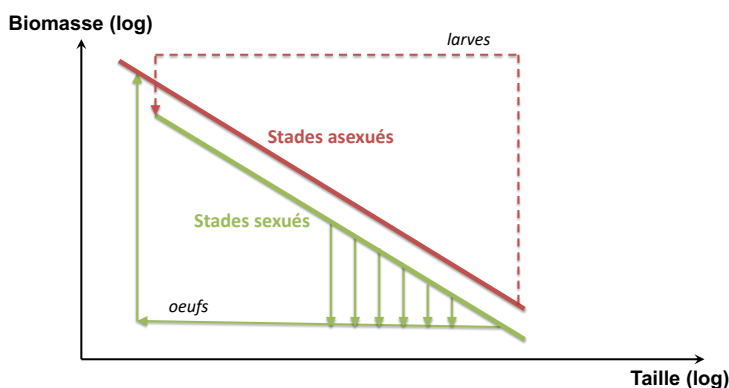


FIGURE 6.2 – Représenter le cycle de vie du MGF dans un modèle en spectre de taille. Figure réalisée par Olivier Maury dans le cadre du projet ANR CIGOE.

### 3 Autres approches pour modéliser le macrozooplancton gélatineux filtreur à l'échelle globale

#### 3.1 Représentation dans APECOSM

Une des composantes manquantes à PISCES est la représentation explicite des niveaux trophiques supérieurs. Ainsi, les conclusions biogéochimiques que nous avons pu faire sur les impacts des MGF (présents et futurs) ne prennent pas en compte les potentielles rétroactions des niveaux trophiques supérieurs sur les populations de MGF. Pourtant, bien qu'historiquement considérés comme des fins de chaînes trophiques (donc sans prédateur), les études récentes suggèrent que les tuniciers pélagiques seraient la source d'alimentation de nombreux prédateurs (141 pour les salpes selon [Henschke+, 2016]), dont certaines cibles économiques de certaines pêcheries (Blue grenadier), voire d'intérêt commun (comme la tortue verte).

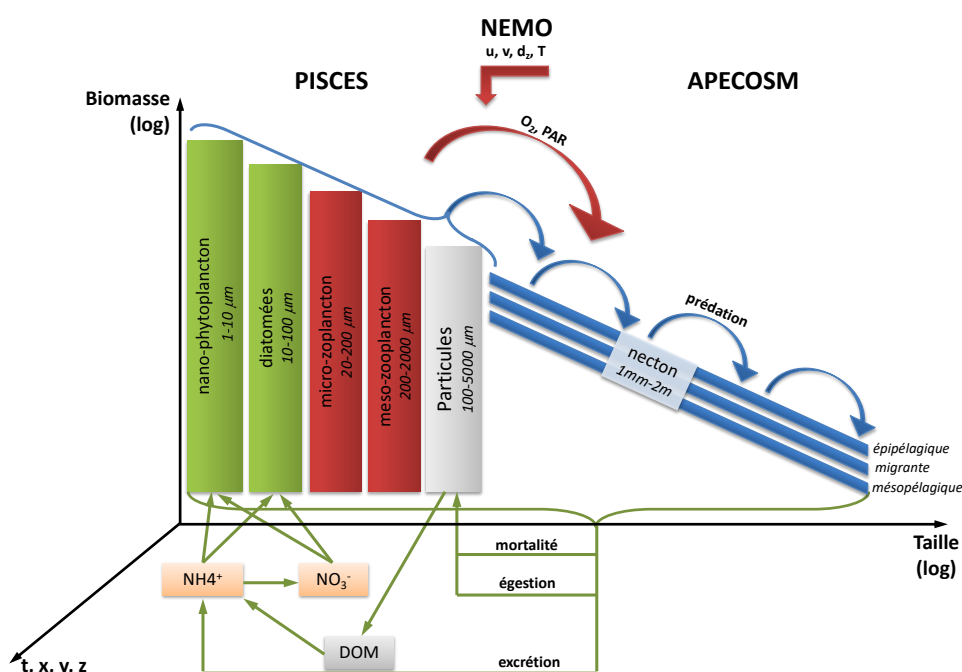


FIGURE 6.3 – Représentation schématique du modèle couplé PISCES-APECOSM. Les colonnes verticales représentent les compartiments biologiques de PISCES. POM = "Particulate Organic Matter", DOM = "Dissolved Organic Matter". Les trois lignes bleues représentent les trois communautés (épipélagique, mésopélagique et migrante), caractérisées par leur spectre de taille. Figure réalisée par Olivier Maury.

Le modèle APECOSM (Apex Predators ECOSystem, figure 6.3) [Maury, 2010 ; Lefort+, 2015] représente la dynamique structurée en taille des communautés de haut niveau trophique (HTL) de l'écosystème. Il se base sur les principes de la théorie du Dynamic Energy Budget (DEB) [Kooijman+, 2010] pour représenter les flux d'énergie des individus (consommation de nourriture, croissance, métabolisme basal, développement, reproduction). Le modèle est tridimensionnel et distingue trois communautés pélagiques distinctes : épipélagique, mésopélagique et migrante (fig. 6.3). Un couplage des deux modèles PISCES et APECOSM présenterait un potentiel intéressant pour étudier l'interactions entre MGF et niveaux trophiques supérieurs (figure 6.3). Un premier couplage a été fait pour l'étude de [Le Mézo+, 2022], et un couplage de versions plus récentes des deux modèles est en train d'être réalisé dans le cadre du projet SUMMER (<https://summerh2020.eu/preliminary->

simulations-form-the-coupled-nemo-pisces-apecosm-mpa-model-from-1958-to-2018/).

L'introduction d'un compartiment de MGF au sein de APECOSM selon la représentation décrite dans la section précédente, à savoir deux communautés (zooïdes sexués et asexués) représentées par leur spectre de taille, pourrait permettre une réévaluation de l'estimation par PISCES-FFGM de l'impact du MGF sur la pompe biologique de carbone et en particulier l'export en profondeur. En effet, l'implémentation au sein d'APECOSM permettrait de prendre en compte les caractéristiques biogéochimiques non représentées dans PISCES-FFGM : représentation explicite des niveaux trophiques supérieurs, prise en compte des migrations verticales. Rien n'assure en revanche que la méthode proposée permettra effectivement d'obtenir une dynamique de pullulation-extinction comme propriété émergente du modèle. Le couplage avec PISCES (sans MGF) permettrait quant à lui l'évaluation des impacts du MGF sur la biogéochimie (impossible en utilisant APECOSM seul, où les traceurs biogéochimiques sont des variables dont la valeur est fixée par des climatologies externes au modèle).

### 3.2 Approche basée sur les modèles de niche

**Le concept de niche écologique : de la carte à l'hypervolume** La principale limite à l'utilisation des données de MGF est liée au faible nombre d'observations associé à une couverture spatiale limitée. La combinaison de ces données de biomasse avec des données sur les facteurs environnementaux permettrait d'extraire de nouvelles informations du jeu de données. En effet, si deux régions partagent des conditions environnementales communes, les effets de ces conditions sur les organismes peuvent être similaires dans les deux régions. Ainsi, les données de biomasse des organismes dans les deux régions peuvent être combinées afin d'augmenter la puissance statistique et de réduire l'incertitude des analyses effectuées sur le jeu de données.

Dans ce contexte, la niche écologique est un concept utilisé couramment dans les études écologiques pour comprendre et analyser la distribution spatiale d'une espèce [Pocheville, 2015]. En effet, la définition de niche écologique formulée par [HUTCHINSON, 1957] permet de relier la distribution de biomasse d'une espèce avec les variables environnementales. Selon Hutchinson, la niche fondamentale d'une espèce est une plage de tolérance dans un hypervolume à  $n$  dimensions de conditions environnementales biotiques (par exemple la concentration en proies ou présence de prédateurs) et abiotiques (par exemple la température, l'oxygène ou la salinité) qui permet la survie de l'espèce. La niche réalisée, en tant que sous-ensemble de la niche fondamentale, décrit les conditions dans lesquelles une espèce se trouve effectivement dans l'environnement [Hutchinson+, 1978]. Ainsi, en supposant que la niche réalisée est identique à la niche fondamentale, il est possible de confronter les données d'observation de biomasse d'une espèce aux données d'observation environnementale pour caractériser la plage de tolérance d'une espèce dans l'hypervolume, et ainsi en déduire la distribution de l'espèce [Colwell+, 2009].

Le concept est largement utilisé pour modéliser la biomasse du zooplancton marin au niveau mondial [Beaugrand+, 2013]. Pour cela, on suppose que la distribution observée reflète la niche d'une espèce et que la population est en équilibre avec le climat actuel [Beaugrand+, 2013]. Cette hypothèse est généralement respectée pour les groupes de zooplancton, car ils ont généralement un cycle de vie rapide (de l'ordre de quelques mois au maximum). De plus, contrairement aux habitats terrestres, la dispersion est favorisée par les transports physiques [Ekman, 1953 ; Van der Spoel, 1994]. De ce fait, contrairement au milieu terrestre, la niche réalisée est souvent très proche de la niche fondamentale [Helaouët+, 2009]. Cette approche ne permet pas de caractériser les fortes disparités spatio-temporelles inhérentes à la distribution du zooplancton [Siccha+, 2012], car les données environnementales disponibles ne sont pas d'une résolution suffisante en l'état. En revanche, elle permet de réduire les limites liées au faible nombre d'observations dans certaines zones, en groupant les données en fonction de leurs caractéristiques environnementales et non leur position géographique.

**Modèles de distribution d'espèces (MDSs)** Les MDS sont des méthodes statistiques d'apprentissage automatique ("machine learning"). Elles se basent sur le concept de niche pour relier une variable "cible", en l'occurrence, la biomasse du plancton dans l'espace et dans le temps, à une série de variables environnementales "prédictives" [Guisan+, 2000; Elith+, 2009; Merow+, 2014; Knecht, 2022]). La plupart des MDS se sont jusqu'à présent concentrés sur la modélisation des données d'occurrence (présence/absence) en raison de la disponibilité beaucoup plus grande de ces données par rapport aux données d'abondance ou de biomasse [Righetti+, 2019; Benedetti+, 2021; Brun+, 2016; Barton+, 2016; Brun+, 2015]. Cependant, récemment, de nouvelles normes ont été établies pour les MDS basées sur l'abondance [Drago, 2020; Waldock+, 2022; Knecht, 2022]. Par conséquent, cette approche pourrait être utilisée pour analyser la base de données de grands tuniciers pélagiques compilée dans le cadre de cette thèse. Depuis l'émergence de ces modèles, une large gamme d'algorithmes a été développée ("Random Forest", Modèle linéaire généralisé ou "GLM", Modèle additif généralisé ou *GAM*, "Gradient Boosting Machine", réseaux de neurones) [Beery+, 2021; OBrien+, 2013], avec une complexité croissante, permettant souvent de mieux représenter des processus non linéaires ou avec une haute résolution, mais en contre-partie souvent associés à un nombre plus important de paramètres à choisir [Bell+, 2016; Buisson+, 2010; Merow+, 2014]. L'utilisation d'un ensemble de modèles plutôt qu'un modèle unique permet de réduire les biais liés à la nature de l'algorithme. En particulier, cette approche augmente la fiabilité des résultats dans les zones où les différents modèles sont en accord.

**Outil appliqué au MGF** Dans le cadre de son stage de master, Nielja Knecht [Knecht, 2022], sous la supervision de Fabio Benedetti et Meike Vogt, a développé une suite d'analyses R permettant d'appliquer un ensemble de modèles MDS sur des données d'observation de biomasse (filets et CPR) d'un groupe planctonique et des données de prédicteurs environnementaux (fig. 6.4). Cet ensemble de MDS basé sur le concept de la niche environnementale a été utilisé pour estimer la distribution de biomasse globale des ptéropodes et des foraminifères. En parallèle, Leatitia Drago, a réalisé une étude similaire sur les différents groupes de macrozooplancton (incluant les tuniciers pélagiques) à partir des données d'UVP [Drago, 2020]. Ces travaux constituent à ma connaissance les deux premières tentatives d'application d'un ensemble de MDS à des données de biomasses de zooplancton. Dans le cadre d'un échange avec l'ETH (École Polytechnique Fédérale de Zurich, Suisse), j'ai eu l'occasion de collaborer avec Nielja Knecht, Meike Vogt et Fabio Benedetti, afin d'explorer le potentiel de cette approche appliquée au jeu d'observations de tuniciers pélagiques présenté dans le chapitre 4.

**Résultats préliminaires** Des tests ont été réalisés sur trois variables environnementales arbitrairement choisies (fig. 6.5) : la température de surface, la chlorophylle *a* et la profondeur de la couche de mélange. Les données ont été entraînées sur les variables environnementales issues du World Ocean Atlas (WOA) [Locarnini+, 2018; Garcia+, 2019b; Garcia+, 2019a]. Elles ont ensuite été projetées sur ces mêmes données du WOA (prédiction basée sur les observations). Contrairement à d'autres espèces (foraminifères, ptéropodes), la température est un facteur particulièrement important tandis que la chlorophylle semble peu expliquer la variabilité. Cela est cohérent avec la faible dépendance de la biomasse des tuniciers pélagiques à la chlorophylle modélisée par PISCES-FFGM (chapitre 4). La faible dépendance à la MLD pourrait être expliquée par la capacité de ces organismes à migrer verticalement, compensant ainsi les potentiels transports verticaux. L'approche semble a priori prometteuse. Cependant avant de pouvoir interpréter les résultats, il faudra établir un protocole clair pour 1) Définir les prédicteurs environnementaux 2) Définir les paramètres des différents MDS 3) Définir les zones qui sortent de la zone d'entraînement des algorithmes 4) Définir des critères précis d'évaluation des modèles statistiques.

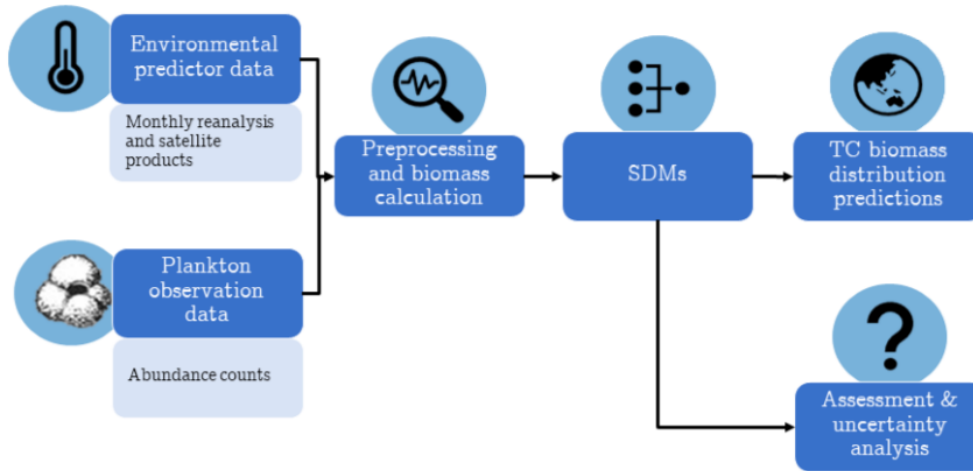


FIGURE 6.4 – Schéma illustrant l'utilisation des MDS (SDM en anglais) pour prédire la distribution de biomasse d'un groupe d'organismes Adapté de [Knecht, 2022].

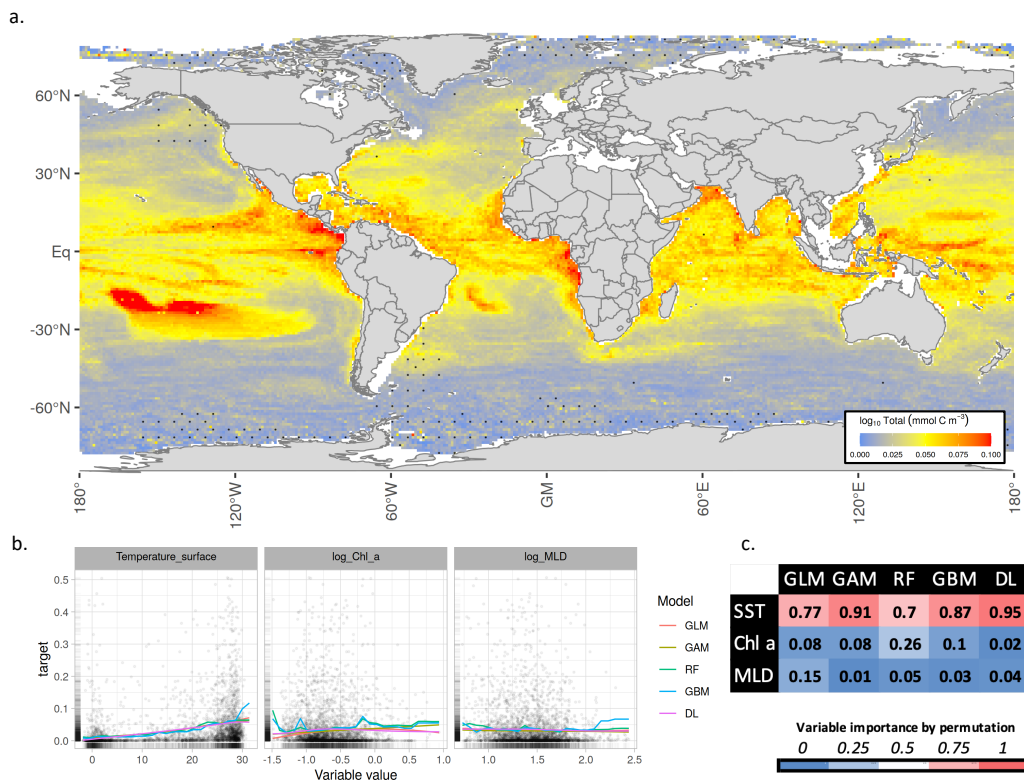


FIGURE 6.5 – Évaluation de la distribution de biomasse des grands tuniciers pélagiques par un ensemble de modèles de distribution d'espèce (MDS). b. Moyenne des 5 MDS projetés sur les données du World Ocean Atlas. b. Dépendance partielle de la variable cible aux variables prédictives. c. Importance relative des variables prédictives. Figures a. et b. générées par l'outil d'analyse R développé par Nielja Knecht [Knecht, 2022]

## 4 Macrozooplancton gélatineux filtreur et changement climatique : retour sur la gélification

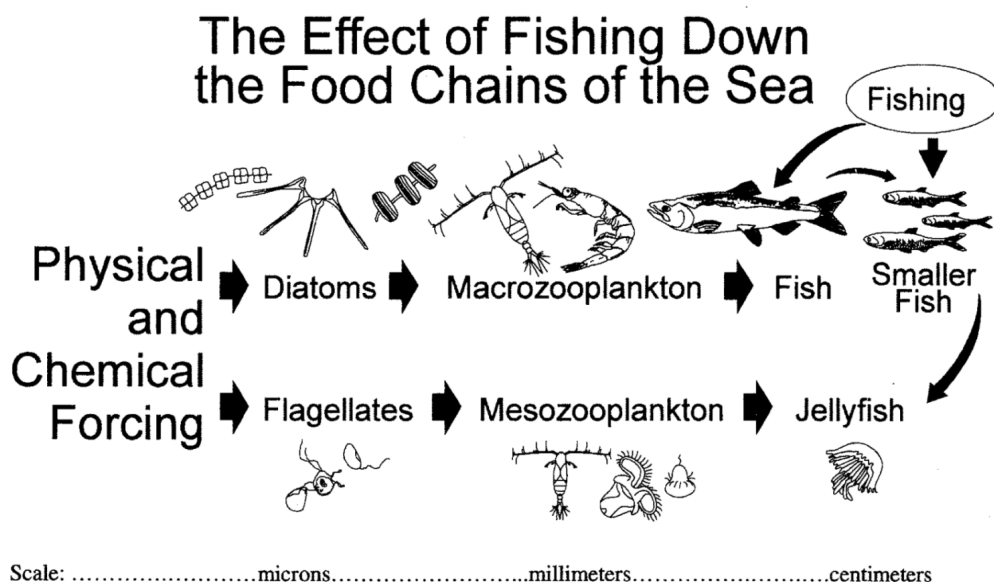


FIGURE 6.6 – Représentation schématique des deux chaînes trophiques archétypales dans l'océan [Parsons+, 2002]

Plusieurs études [Parsons+, 2002 ; Richardson+, 2009] suggèrent que les facteurs de stress anthropogéniques pourraient pousser de manière synergique les écosystèmes marins modernes dominés par les diatomées, les grands copépodes et les poissons, vers des états où les flagellés, le microzooplancton et le zooplancton gélatineux dominant, comme dans les océans primitifs (ces deux voies alternatives sont représentées dans la figure 6.6). Une telle prolifération globale du zooplancton gélatineux aurait des conséquences dramatiques, notamment sur la pêche et il y a un besoin évident d'informations scientifiques sur les processus impliqués et les évolutions futures possibles [Gibbons+, 2013]. Les futurs écosystèmes océaniques mondiaux connaîtront-ils des transitions à grande échelle des chaînes alimentaires typiques de poissons vers des chaînes alimentaires dominées par le zooplancton gélatineux dans le cadre du changement climatique prévu ?

Les simulations de changements climatiques réalisées avec PISCES-FFGM n'ont pas permis d'aboutir à une telle conclusion pour le macrozooplancton gélatineux filtreur. Le phénomène d'amplification trophique s'est révélé plus important pour le macrozooplancton générique que pour le macrozooplancton gélatineux filtreur, induisant une baisse plus forte de la biomasse du MG (-15% d'ici fin 2100 comparé au début du siècle) que celle du MGF (-12%). La structure trophique de l'écosystème est ainsi légèrement modifiée en faveur de la chaîne nanophytoplancton-microzooplancton-MGF par rapport à la chaîne diatomées-mésozooplancton-MG (voir chapitre 5 table 5.1). Nous sommes en revanche très loin de prédire une "gélification" de l'océan et un changement majeur de structure trophique comme suggéré par [Parsons+, 2002 ; Condon+, 2012 ; Roux+, 2013 ; Everett+, 2022]. Cependant, comme discuté dans la section 2, les hypothèses simplificatrices adoptées pour introduire le MGF dans PISCES ne permettent pas de modéliser la dynamique en prolifération-extinction, processus clef dans l'avantage compétitif que pourrait avoir le MGF par rapport au zooplancton non gélatineux dans un contexte de changement climatique. De plus, PISCES-FFGM ne représente pas les niveaux trophiques supérieurs, et ne permet donc pas de conclure quant aux effets potentiels d'un changement de structure trophique sur ces derniers.

Dans l'étude à laquelle j'ai pu participer [Le Mézo+, 2022], nous avons comparé deux simulations is-



sues du modèle global biogéochimique-écosystème PISCES-APECOSM avec et sans rétroaction des grands animaux marins. Nous montrons que ces grands animaux marins affectent l'évolution des biomasses des niveaux trophiques inférieurs, donc la production primaire nette et très certainement l'équilibre de l'écosystème, mais semblent avoir peu d'influence sur l'absorption anthropique de carbone au 21ème siècle dans le cadre du scénario RCP8.5. Ces résultats fournissent de nouvelles perspectives concernant les attentes en matière d'amplification trophique du changement climatique à travers la chaîne trophique marine et concernant la nécessité de représenter explicitement les animaux marins dans les modèles du système terrestre. L'utilisation du modèle APECOSM couplée à PISCES pourrait permettre d'améliorer la représentation du MGF (voir section 3.1), tout en conservant la représentation de la pompe biologique de carbone. En particulier, pour aborder la question des changements de régime potentiels dus au changement climatique dans un écosystème avec MGF, des simulations selon le scénario RCP 8.5 pourraient être réalisées avec PISCES-FFGM couplé à APECOSM. Dans l'analyse des résultats, la communication entre les chaînes alimentaires archétypales : diatomées - méso-zooplancton - poisson / nanophytoplancton - microzooplancton - MGF serait particulièrement considérée. Par ailleurs, le modèle APECOSM inclut désormais un modèle fonctionnel de pêche. Dans le cas où les simulations produiraient des résultats significatifs sur les potentiels "shifts" entre les deux chaînes archétypales, il pourrait être intéressant de quantifier les effets d'un tel changement sur la pêche.

En parallèle, le modèle de niche présenté en section 3.2 pourrait être utilisé pour étudier le phénomène de gélification basé sur les observations. En utilisant les champs NEMO-PISCES présents et futurs comme champs environnementaux à la place des données WOA, nous pourrions comparer les résultats de PISCES-FFGM sur la distribution de biomasse présente et future du MGF en s'extrayant des biais de PISCES indépendants de la biologie des tuniciers pélagiques. Les cartes obtenues permettraient de caractériser la niche environnementale présente et future du MGF dans le monde PISCES. En établissant la même carte pour le macrozooplancton total, cela permettrait de mieux comprendre la structure future de l'écosystème, en mettant en lien avec l'évolution prédite des ratios dans les simulations de changement climatique de PISCES-FFGM. Bien que le modèle de Leatitia Drago [Drago, 2020] n'ait pas permis de construire une carte satisfaisante pour les tuniciers pélagiques en raison du manque de données, la compilation des deux bases de données (UVP et AtlantECO) présente un potentiel important pour mieux caractériser les distributions présentes et futures des grands tuniciers pélagiques. Enfin, un couplage (dont la nature reste à déterminer) entre le modèle PISCES et les cartes de distribution de biomasse issues de l'approche statistique pourrait permettre une meilleure estimation des flux de carbone induits par les MGF. Une approche similaire pourrait être imaginée avec le couplage PISCES-APECOSM incluant une représentation du MGF (présentée en section 3.1).

Les projections de biomasses par des modèles de biogéochimie marine sont soumises à des grandes incertitudes en raison de la représentation imparfaite des processus physiques et biologiques et de la variabilité intrinsèque du système (oscillations, chaos). Le présent étant le produit du passé, connaître l'histoire d'un système permet de détecter les causes des événements actuels et, peut-être, d'en déduire l'avenir [Boero, 2021]. Le passé écologique peut parfois être reconstitué en rassemblant des rapports sur les conditions passées. Or, il y a 500 millions d'années, l'océan aurait été dominé par du petit phytoplancton (cynaobactéries, flagellées), du petit zooplancton et du zooplancton gélatineux. L'apparition de poissons téléostéens 200 millions d'années plus tard pourrait être associée à l'émergence de phytoplancton plus grand (diatomées, - 190 millions d'années) [Parsons+, 2002]. L'utilisation de données paléoenvironnementales combinées avec des données de composition de paléo-écosystèmes pourrait être une piste d'exploration dans la compréhension des conditions physico-chimiques favorisant l'une ou l'autre des deux chaînes archétypales.

## 5 Approche régionale et fenêtre temporelle réduite pour mieux exploiter les observations disponibles

### 5.1 Contexte : l'exemple de l'invasion de *Mnemiopsis Leydi* en mer Noire

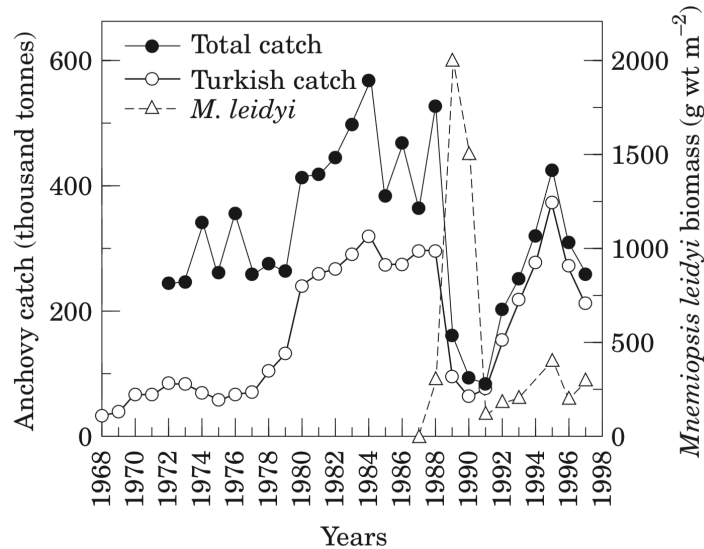


FIGURE 6.7 – Série temporelle des captures d'anchois dans la mer Noire et de la biomasse de *Mnemiopsis leydi*. Figure adaptée depuis [Kideys+, 2000]. Points blancs : captures turques (1968-1997, données du DIE). Points noirs : captures totales (1968-1997, données de la FAO). Triangles blancs : biomasse de *M. leydi*. Données de [Mutlu+, 1994] et [Kideys+, 2000].

En restreignant une étude à une région limitée et une fenêtre temporelle réduite, il est plus aisé d'identifier des questions biologiques précises, de caractériser les conditions environnementales du milieu, et d'évaluer la disponibilité de données d'observation. Le développement d'un modèle pour répondre à la problématique posée est facilité par la réduction de la variabilité spatiale des processus et l'homogénéité des données, avec par exemple la disponibilité de séries temporelles.

J'illustre ce propos avec l'exemple historique de l'effondrement de l'écosystème marin en mer Noire suite à l'introduction par l'homme d'une espèce de Cténophore invasive : *Mnemiopsis leydi*. Au début des années 80, ce cténophore présent habituellement à l'Est des États-Unis a accidentellement été introduit en mer Noire via les eaux de rejet d'un cargo. Ce zooplancton gélatineux, prédateur vorace, a rapidement proliféré, atteignant des biomasses supérieures à  $1 \text{ kg m}^{-2}$  sur l'ensemble du bassin, dévastant l'écosystème. Le zooplancton non gélatineux est resté en très faible concentration pendant plusieurs années après cet événement. En se nourrissant sur la source de nourriture des anchois, et en consommant les larves et oeufs de ces poissons, la population de cténophores a induit un effondrement des populations d'anchois, affectant considérablement l'industrie de la pêche Turque [Kideys, 2002] (fig. 6.7). En consommant le zooplancton herbivore, *Mnemiopsis* a induit une augmentation conséquente de la production primaire, induisant une eutrophisation du bassin, favorisée par les nombreux rejets agricoles transportés par les rivières. Dans les années qui suivent, l'introduction de programmes internationaux de déseutrophisation de la mer Noire, et la faible activité des pays bordant la mer Noire dans un contexte de guerre froide, ont réduit l'apport de nutriments par les rivières conduisant à l'amélioration de la santé de l'écosystème. En 1997, l'introduction accidentelle, probablement aussi liée aux eaux de rejet d'un cargo, des espèces de Cténophore *Beroe ovata* et *Beroe cucumis*, prédatrices de *Mnemiopsis leydi*, conduit à un effondrement de la population de *Mnemiopsis leydi*, associé au retour des populations de zooplancton

non gélatineux, des anchois et des espèces de zooplancton gélatineux natives. La disponibilité importantes de mesures et d'observations liées à cette histoire a permis le développement de modèles déterministes pour étudier et tenter de reproduire le déroulement du scénario en mer noire [Oguz+, 1999].

Par exemple, [Alekseenko+, 2018] ont développé un modèle représentant l'interaction entre les deux Cténophores *Mnemiopsis leydii* et *Beroe ovata*, avec une représentation complète du cycle de vie des deux espèces (reproduction, croissance stade de vie par stade de vie, mortalité). En étant comparé à une série temporelle d'abondances des deux espèces sur 27 ans, ce modèle a permis de mieux comprendre la saisonnalité de l'abondance des deux populations et leur dépendance à la température et à la disponibilité en proies. D'autres études de modélisation focalisées uniquement sur *Mnemiopsis leydii* ont participé à la compréhension des facteurs biotiques et abiotiques ayant conduit à l'invasion de cette espèce en mer noire à la fin du 20ème siècle [Berdnikov+, 1999 ; Salihoglu+, 2011] et au lien avec les populations d'anchois [Oguz+, 2008 ; Oguz+, 2012].

Ainsi, alors que la modélisation du zooplancton gélatineux à l'échelle globale est soumise à de nombreuses limites liées à la complexité et à la connaissance de la biologie de ces organismes [Lamb+, 2019 ; Wright+, 2021], l'étude de cas centrée sur la mer Noire a permis le développement de modèles précis qui ont fortement contribué à la reconstitution de l'enchaînement des événements. Si les limites de PISCES-FFGM sont nombreuses à l'échelle globale, nous discutons ici du potentiel que ce modèle pourrait présenter dans le cas d'une région où les MGF sont bien documentés. Dans le cas des tuniciers pélagiques, une région particulièrement documentée est l'océan austral. Nous discutons par la suite de la possibilité d'utilisation d'une version régionale de PISCES-FFGM pour répondre à des questions biogéochimiques spécifiques à cette région.

## 5.2 Le cas de l'interaction salpes-krill dans l'Océan Austral

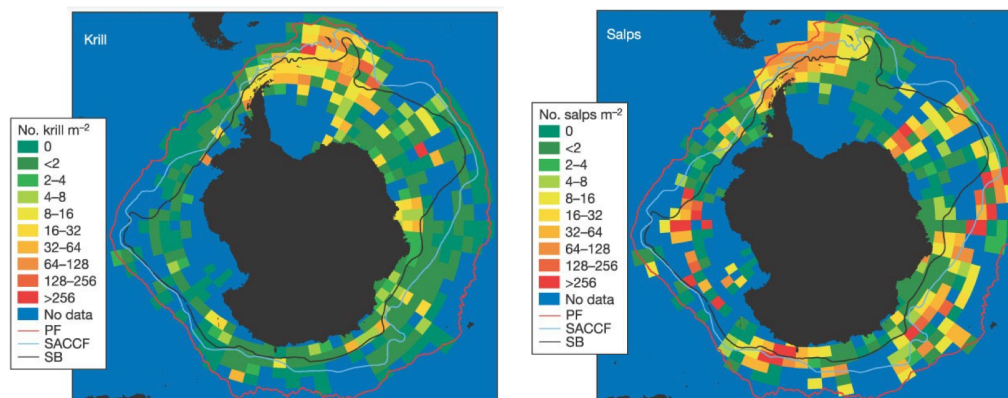


FIGURE 6.8 – **Abondances moyenne du krill et des salpes dans l'océan austral entre 1926 et 2004.** Figure adaptée depuis [Atkinson+, 2004]. Les données correspondent à celles de KRILLBASE jusqu'en 2003, soit 6 675 observations de krill et 5 030 observations de salpes.

Le krill (principalement le krill antarctique, *Euphausia superba*) et les salpes (principalement *Salpa thompsoni*) sont deux groupes clés dans la structure trophique de l'océan austral en raison de leur rôle essentiel comme principaux consommateurs de la production primaire [Pakhomov+, 2002 ; Steinberg+, 2015]. Le krill, contrairement aux salpes [Henschke+, 2016], est aussi une source de nourriture importante pour les niveaux trophiques supérieurs tels que les baleines, les phoques et les manchots [Whitehouse+, 2009 ; Tarling+, 2016]. Enfin, ces deux groupes sont reconnus comme particulièrement efficaces pour recycler les petites particules en particules plus grandes, car ils produisent des grandes pelotes fécales, riches en carbone avec une vitesse de chute importante, contribuant à un export et une séquestration efficace du carbone issu de la production

primaire [Huntley+, 1989 ; Fortier+, 1994 ; Pakhomov+, 2002 ; Belcher+, 2019 ; Cavan+, 2019]. En revanche, les caractéristiques physiologiques [Pakhomov+, 2002 ; Pauli+, 2021b] et la biogéographie [Atkinson+, 2004] différentes des deux groupes induisent des impacts différenciés sur l'écosystème et le cycle du carbone [Pauli+, 2021a].

Différents facteurs biotiques et abiotiques sont responsables de la ségrégation géographique observée entre les populations de krill et celles de salpes [Pakhomov+, 2002 ; Pakhomov, 2004]. En particulier, la température, la chlorophylle, l'étendue de la glace de mer hivernale et la composition en nutriments affectent les distributions des deux organismes [Loeb+, 1997 ; Siegel, 2000 ; Atkinson+, 2004 ; MontesHugo+, 2009 ; Pakhomov+, 2017 ; Groeneveld+, 2020 ; Plum+, 2020]. Or, dans un contexte de changement climatique, ces facteurs sont susceptibles d'évoluer, donc d'impacter la répartition des populations de salpes et de krill dans l'océan Austral, en particulier près de la péninsule antarctique occidentale (WAP), fortement affectée par le changement climatique [Clarke+, 2007 ; MontesHugo+, 2009]. Des observations dans cette région montrent une réduction du biotope du krill et un déplacement des populations de salpes vers le sud du front polaire [Atkinson+, 2004 ; Groeneveld+, 2020]. Ce phénomène de "switch" du krill vers les salpes a aussi été observé dans d'autres régions de l'antarctique [Smetacek+, 2005 ; Murphy+, 2007 ; Ross+, 2008], mais son futur est incertain à l'échelle de l'océan austral en raison des incertitudes nombreuses sur les effets du changement climatique dans cette région et sur les conditions biotiques et abiotiques favorisant la prolifération des salpes ou du krill [Atkinson+, 2004 ; Cox+, 2018 ; Atkinson+, 2019]. Une meilleure compréhension de l'interaction biotique entre le krill et les salpes et de leur dynamique de population est donc cruciale.

La représentation du macrozooplancton gélatineux filtreur est partielle dans la version actuelle de PISCES-FFGM (section 2). Cependant, de nombreuses informations disponibles pourraient permettre de modifier le compartiment MGF en *Salpa thompsoni*, salpes dominantes de l'Austral : des informations sur leur cycle de vie [Loeb+, 2012 ; Pakhomov+, 2017 ; Henschke+, 2021a], leur alimentation [Sutherland+, 2022 ; Pauli+, 2021b] et leur modélisation [Henschke+, 2015 ; Henschke+, 2018 ; Groeneveld+, 2020]. Par ailleurs, le compartiment macrozooplancton générique pourrait être paramétrisé pour représenter le krill antarctique (*Euphausia superba*). En particulier, la présence d'un module glace dans PISCES [Person+, 2020] pourrait permettre de représenter son cycle de vie et sa dépendance à la banquise [Loeb+, 1997 ; Siegel, 2000]. Cependant, en l'état, ce modèle n'inclut pas les algues de glace. Mais cela suggère des pistes de développement. Enfin, une base de données avec une grande résolution spatio-temporelle est disponible dans cette zone et pourrait aider à la calibration et à la validation du modèle : KRILLBASE [Atkinson+, 2017]. Cette base contient plus de 15 000 mesures de prélèvements par des filets entre 1926 et 2016, et la moitié des données d'observation documente à la fois la densité de krill et celles des salpes (voir fig. 6.8).

Ainsi, une version régionale modifiée de PISCES-FFGM, concentrée sur l'océan austral, dans laquelle le MGF serait modifié pour représenter *Salpa thompsoni* et son cycle de vie, et le GM serait modifié pour représenter le krill et son cycle de vie, permettrait de tenter de répondre aux questions suivantes :

- Comment caractériser les conditions biotiques et abiotiques permettant la prolifération du Krill et/ou des salpes ?
- Ces conditions biotiques et abiotiques permettent-elles de modéliser une division géographique du krill et des salpes ?
- Dans un contexte de changement climatique, comment l'évolution de ces conditions biotiques et abiotiques affectera la co-occurrence de ces deux groupes d'organismes ?

Le modèle développé dans le cadre de ce doctorat présente donc un potentiel pour l'étude de l'interaction salpe-krill dans l'océan Austral.

# Bibliographie

- [Abdelsalam+, 2022] Khaled M ABDELSALAM, Sherif E RAMADAN et Hamdy O AHMED. « First record of a swarm of *Thalia democratica* (Chordata : Tunicata) in the Egyptian Mediterranean coast ». *The Egyptian Journal of Aquatic Research* 48.2 (2022), p. 131-135 (cf. p. 111).
- [Abram+, 2019] N ABRAM, A CAROLINA, NL BINDOFF et L CHENG. « Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate ». *Intergov. Panel Clim. Chang* 1 (2019), p. 1-36 (cf. p. 26).
- [Acuña, 2001] José Luis ACUÑA. « Pelagic tunicates : why gelatinous? » *The American Naturalist* 158.1 (2001), p. 100-107 (cf. p. 24, 48, 76, 81).
- [Acuña+, 2011] José Luis ACUÑA, Ángel LÓPEZ-URRUTIA et Sean COLIN. « Faking giants : the evolution of high prey clearance rates in jellyfishes ». *science* 333.6049 (2011), p. 1627-1629 (cf. p. 3, 28, 102, 119).
- [Aleksenko+, 2018] Elena ALEKSEENKO, Moskalenko LIDIA, Nival PAUL et al. « Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* ». *Ecological Modelling* 376 (2018), p. 1-14 (cf. p. 130).
- [Alldredge+, 1982] A L ALLDREDGE et L P MADIN. « Pelagic tunicates : unique herbivores in the marine plankton ». *Bioscience* 32.8 (1982), p. 655-663 (cf. p. 24, 76, 121).
- [Alldredge+, 2005] AL ALLDREDGE, G GORSKY, M YOUNGBLUTH et D DEIBEL. « The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters ». *Response of marine ecosystems to global change : Ecological impact of appendicularians* (2005), p. 309-326 (cf. p. 20).
- [Ambler+, 2013] Julie W AMBLER, Ajoy KUMAR, Tiffany A MOISAN, Donielle L AULENBACH, Melissa C DAY, Stephanie A DIX et al. « Seasonal and spatial patterns of *Penilia avirostris* and three tunicate species in the southern Mid-Atlantic Bight ». *Continental Shelf Research* 69 (2013), p. 141-154 (cf. p. 24, 48, 76, 81).
- [Arhonditsis+, 2004] George B ARHONDITSIS et Michael T BRETT. « Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling ». *Marine Ecology Progress Series* 271 (2004), p. 13-26 (cf. p. 94).
- [Aristegui+, 2009] Javier ARISTEGUI, Josep M GASOL, Carlos M DUARTE et Gerhard J HERNDL. « Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm ». *Limnology and Oceanography* 54.5 (2009), p. 1501-1529 (cf. p. 27).
- [Armengol+, 2019] Laia ARMENGOL, Albert CALBET, Gara FRANCHY, Adriana RODRÍGUEZ-SANTOS et Santiago HERNÁNDEZ-LEÓN. « Planktonic food web structure and trophic transfer efficiency along a productivity gradient in the tropical and subtropical Atlantic Ocean ». *Scientific reports* 9.1 (2019), p. 1-19 (cf. p. 16, 28, 102).
- [Ates, 2017] Ron M L ATEs. « Benthic scavengers and predators of jellyfish, material for a review ». *Plankton and Benthos Research* 12.1 (2017), p. 71-77 (cf. p. 103).
- [Atkinson+, 2017] Angus ATKINSON, Simeon L HILL, Evgeny A PAKHOMOV, Volker SIEGEL, Ricardo ANADON, Sanae CHIBA et al. « KRILLBASE : a circumpolar database of Antarctic krill and salp numerical densities, 1926–2016 ». *Earth System Science Data* 9.1 (2017), p. 193-210 (cf. p. 84, 131).
- [Atkinson+, 2019] Angus ATKINSON, Simeon L HILL, Evgeny A PAKHOMOV, Volker SIEGEL, Christian S REISS, Valerie J LOEB et al. « Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming ». *Nature Climate Change* 9.2 (2019), p. 142-147 (cf. p. 131).
- [Atkinson+, 2004] Angus ATKINSON, Volker SIEGEL, Evgeny PAKHOMOV et Peter ROTHERY. « Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean ». *Nature* 432.7013 (2004), p. 100-103 (cf. p. 28, 111, 130, 131).
- [Aumont+, 2015] O AUMONT, C ETHÉ, A TAGLIABUE, L BOPP et M GEHLEN. « PISCES-v2 : An ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies ». *Geoscientific Model Development* 8.8 (2015), p. 2465-2513 (cf. p. 10, 32, 35, 44-46, 48, 54, 62, 77, 79-82, 86, 89, 94, 99, 103, 104, 116, 163).

- [Aumont+, 2018] Olivier AUMONT, Olivier MAURY, Stelly LEFORT et Laurent BOPP. « Evaluating the potential impacts of the diurnal vertical migration by marine organisms on marine biogeochemistry ». *Global Biogeochemical Cycles* 32.11 (2018), p. 1622-1643 (cf. p. 21, 32, 53, 77, 89, 120).
- [Aumont+, 2017] Olivier AUMONT, Marco VAN HULTEN, Matthieu ROY-BARMAN, Jean-Claude DUTAY, Christian ÉTHÉ et Marion GEHLEN. « Variable reactivity of particulate organic matter in a global ocean biogeochemical model ». *Biogeosciences* 14.9 (2017), p. 2321-2341 (cf. p. 89).
- [Baird+, 2007] Mark E BAIRD et Iain M SUTHERS. « A size-resolved pelagic ecosystem model ». *Ecological Modelling* 203.3-4 (2007), p. 185-203 (cf. p. 36, 54).
- [Banas, 2011] Neil S BANAS. « Adding complex trophic interactions to a size-spectral plankton model : Emergent diversity patterns and limits on predictability ». *Ecological Modelling* 222.15 (2011), p. 2663-2675 (cf. p. 69).
- [Bandara+, 2021] Kanchana BANDARA, Øystein VARPE, Lishani WIJEWARDENE, Vigdis TVERBERG et Ketil EIANE. « Two hundred years of zooplankton vertical migration research ». *Biological Reviews* 96.4 (2021), p. 1547-1589 (cf. p. 9).
- [Banse, 2013] Karl BANSE. « Reflections about chance in my career, and on the top-down regulated world ». *Annu. Rev. Mar. Sci* 5.30 (2013), p. 1-19 (cf. p. 15).
- [BarOn+, 2019] Yinon M BAR-ON et Ron MILO. « The biomass composition of the oceans : a blueprint of our blue planet ». *Cell* 179.7 (2019), p. 1451-1454 (cf. p. 13).
- [BarOn+, 2018] Yinon M BAR-ON, Rob PHILLIPS et Ron MILO. « The biomass distribution on Earth ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115.25 (2018), p. 6506-6511 (cf. p. 13).
- [Barton+, 2016] Andrew D BARTON, Andrew J IRWIN, Zoe V FINKEL et Charles A STOCK. « Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113.11 (2016), p. 2964-2969 (cf. p. 125).
- [Basedow+, 2006] Sünnje L BASEDOW et Kurt S TANDE. « Cannibalism by female *Calanus finmarchicus* on naupliar stages ». *Marine Ecology Progress Series* 327 (2006), p. 247-255 (cf. p. 53).
- [Bastian+, 2010] Thomas BASTIAN, Martin KS LILLEY, David STOKES, Steven E BEGGS, Christopher P LYNAM, Graeme C HAYS et al. « How fish surveys provide a 'backbone' for jellyfish research ». *ICES CM* 6 (2010) (cf. p. 22).
- [Baumgartner+, 2017] Mark F BAUMGARTNER et Ann M TARRANT. « The physiology and ecology of diapause in marine copepods ». *Annual Review of Marine Science* 9 (2017), p. 387-411 (cf. p. 7).
- [Beaugrand+, 2010] Grégory BEAUGRAND, Martin EDWARDS et Louis LEGENDRE. « Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107.22 (2010), p. 10120-10124 (cf. p. 53, 71).
- [Beaugrand+, 2013] Gregory BEAUGRAND, Dave MACKAS et Eric GOBERVILLE. « Applying the concept of the ecological niche and a macroecological approach to understand how climate influences zooplankton : advantages, assumptions, limitations and requirements ». *Progress in Oceanography* 111 (2013), p. 75-90 (cf. p. 124).
- [Beery+, 2021] Sara BEERY, Elijah COLE, Joseph PARKER, Pietro PERONA et Kevin WINNER. « Species distribution modeling for machine learning practitioners : a review ». *ACM SIGCAS Conference on Computing and Sustainable Societies*. 2021, p. 329-348 (cf. p. 125).
- [Behrenfeld+, 2014] Michael J BEHRENFELD et Emmanuel S BOSS. « Resurrecting the ecological underpinnings of ocean plankton blooms ». *Annu. Rev. Mar. Sci* 6.1 (2014), p. 167-194 (cf. p. 15).
- [Belcher+, 2019] Anna BELCHER, SA HENSON, Clara MANNO, SL HILL, A ATKINSON, SE THORPE et al. « Krill faecal pellets drive hidden pulses of particulate organic carbon in the marginal ice zone ». *Nature communications* 10.1 (2019), p. 1-8 (cf. p. 131).
- [Bell+, 2016] David M BELL et Daniel R SCHLAEPFER. « On the dangers of model complexity without ecological justification in species distribution modeling ». *Ecological Modelling* 330 (2016), p. 50-59 (cf. p. 125).
- [Benedetti+, 2021] Fabio BENEDETTI, Meike VOGT, Urs Hofmann ELIZONDO, Damiano RIGHETTI, Niklaus E ZIMMERMANN et Nicolas GRUBER. « Major restructuring of marine plankton assemblages under global warming ». *Nature communications* 12.1 (2021), p. 1-15 (cf. p. 125).
- [BenitezNelson+, 2004] Claudia BENITEZ-NELSON et 234TH-GROUP. *Future applications of thorium-234 in aquatic ecosystems*. 2004 (cf. p. 21).
- [BenoitBird+, 2016] Kelly J BENOIT-BIRD et Gareth L LAWSON. « Ecological insights from pelagic habitats acquired using active acoustic techniques ». *Annual review of marine science* 8 (2016), p. 463-490 (cf. p. 9, 10).
- [Benoit+, 2004] Eric BENOIT et Marie-Joëlle ROCHET. « A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them ». *Journal of Theoretical Biology* 226.1 (2004), p. 9-21 (cf. p. 70).

- [Berdnikov+, 1999] SV BERDNIKOV, VV SELJUTIN, VV VASILCHENKO et JF CADDY. « Trophodynamic model of the Black and Azov Sea pelagic ecosystem : consequences of the comb jelly, *Mnemiopsis leylei*, invasion ». *Fisheries Research* 42.3 (1999), p. 261-289 (cf. p. 130).
- [Berline+, 2011] Léo BERLINE, Lars STEMMANN, Marcello VICHI, Fabien LOMBARD et Gabriel GORSKY. « Impact of appendicularians on detritus and export fluxes : a model approach at DyFAMed site ». *Journal of Plankton Research* 33.6 (2011), p. 855-872 (cf. p. 25, 76).
- [Bernard+, 2012] Kim S BERNARD, Deborah K STEINBERG et Oscar M E SCHOFIELD. « Summertime grazing impact of the dominant macrozooplankton off the Western Antarctic Peninsula ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 62 (2012), p. 111-122 (cf. p. 24, 48, 76, 81).
- [Bi+, 2011] Hongsheng BI, William T PETERSON, Jesse LAMB et Edmundo CASILLAS. « Copepods and salmon : Characterizing the spatial distribution of juvenile salmon along the Washington and Oregon coast, USA ». *Fisheries Oceanography* 20.2 (2011), p. 125-138 (cf. p. 72).
- [Bindoff+, 2019] Nathaniel L BINDOFF, William W L CHEUNG, James Gitundu KAIRO, Javier AR´, Valeria Ana GUINDER, Robert HALLBERG et al. « Changing ocean, marine ecosystems, and dependent communities ». *IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate* (2019), p. 477-587 (cf. p. 112, 113).
- [Bissinger+, 2008] Jan E. BISSINGER, David J.S. MONTAGNES, Jonathan SHARPLES et David ATKINSON. « Predicting marine phytoplankton maximum growth rates from temperature : Improving on the Eppley curve using quantile regression ». *Limnology and Oceanography* 53.2 (2008), p. 487-493 (cf. p. 62).
- [Blanchard+, 2014] Julia L BLANCHARD, Ken H ANDERSEN, Finlay SCOTT, Niels T HINTZEN, Gerjan PIET et Simon JENNINGS. « Evaluating targets and trade-offs among fisheries and conservation objectives using a multispecies size spectrum model ». *Journal of Applied Ecology* 51.3 (2014), p. 612-622 (cf. p. 35).
- [Blanchard+, 2009] Julia L BLANCHARD, Simon JENNINGS, Richard LAW, Matthew D CASTLE, Paul McCLOGHRIE, Marie-Joëlle ROCHET et al. « How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs ? » *Journal of Animal Ecology* 78.1 (2009), p. 270-280 (cf. p. 70).
- [Boero, 2021] Ferdinando BOERO. « The future ocean we want ». *Advances in Marine Biology*. T. 90. Elsevier, 2021, p. 51-63 (cf. p. 128).
- [Boero+, 2013] Ferdinando BOERO, Genuario BELMONTE, Roberta BRACALE, Simonetta FRASCHETTI, Stefano PIRAINO et Serena ZAMPARDI. « A salp bloom (Tunicata, Thaliacea) along the Apulian coast and in the Otranto Channel between March-May 2013 ». *F1000Research* 2 (2013) (cf. p. 111).
- [Boero+, 2008] Ferdinando BOERO, J BOUILLON, C GRAVILI, Maria Pia MIGLIETTA, T PARSONS et S PIRAINO. « Gelatinous plankton : irregularities rule the world (sometimes) ». *Marine ecology progress series* 356 (2008), p. 299-310 (cf. p. 22).
- [Bopp+, 2013] L. BOPP, L. RESPLANDY, J. C. ORR, S. C. DONEY, J. P. DUNNE, M. GEHLEN et al. « Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century : projections with CMIP5 models ». *Biogeosciences* 10.10 (2013), p. 6225-6245 (cf. p. 27, 35).
- [Borgstein, 2021] Natascha BORGSTEIN. « The Controversies Arisen from Misnomer of Gelatinous Zooplankton Impacted by Climate Change ». Thèse de doct. 2021 (cf. p. 22).
- [Boychuk+, 2009] Den BOYCHUK, W John BRAUN, Reg J KULPERGER, Zinovi L KROUGLY et David A STANFORD. « A stochastic forest fire growth model ». *Environmental and Ecological Statistics* 16.2 (2009), p. 133-151 (cf. p. 121).
- [Boyd+, 2019] Philip W BOYD, Hervé CLAUSTRE, Marina LEVY, David A SIEGEL et Thomas WEBER. « Multifaceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean ». *Nature* 568.7752 (2019), p. 327-335 (cf. p. 20, 21, 26, 32, 112, 113, 116, 120).
- [Boyd+, 2015] Philip W BOYD, Sinikka T LENNARTZ, David M GLOVER et Scott C DONEY. « Biological ramifications of climate-change-mediated oceanic multi-stressors ». *Nature Climate Change* 5.1 (2015), p. 71-79 (cf. p. 27).
- [Brodeur+, 1999] Richard D BRODEUR et Makoto TERAZAKI. « Springtime abundance of chaetognaths in the shelf region of the northern Gulf of Alaska, with observations on the vertical distribution and feeding of *Sagitta elegans* ». *Fisheries Oceanography* 8.2 (1999), p. 93-103 (cf. p. 53).
- [Brotz+, 2012] Lucas BROTZ, William W L CHEUNG, Kristin KLEISNER, Evgeny PAKHOMOV et Daniel PAULY. « Increasing jellyfish populations : trends in large marine ecosystems ». *Jellyfish blooms IV*. Springer, 2012, p. 3-20 (cf. p. 27, 102).
- [Brun+, 2016] Philipp BRUN, Thomas KIØRBOE, Priscilla LICANDRO et Mark R PAYNE. « The predictive skill of species distribution models for plankton in a changing climate ». *Global change biology* 22.9 (2016), p. 3170-3181 (cf. p. 125).

- [Brun+, 2015] Philipp BRUN, Meike VOGT, Mark R PAYNE, Nicolas GRUBER, Colleen J O'BRIEN, Erik T BUITENHUIS et al. « Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa ». *Limnology and Oceanography* 60.3 (2015), p. 1020-1038 (cf. p. 125).
- [Buesseler, 1998] Ken O BUESSELER. « The decoupling of production and particulate export in the surface ocean ». *Global Biogeochemical Cycles* 12.2 (1998), p. 297-310 (cf. p. 18).
- [Buesseler, 2009] KO BUESSELER. « Shedding Light on the Ocean's Biological Pump and Twilight Zone Processes ». *AGU Spring Meeting Abstracts*. T. 2009. 2009, OS33A-02 (cf. p. 17).
- [Buisson+, 2010] Laëtitia BUISSON, Wilfried THULLER, Nicolas CASAJUS, Sovan LEK et Gaël GRENOUILLET. « Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution ». *Global Change Biology* 16.4 (2010), p. 1145-1157 (cf. p. 125).
- [Buitenhuis+, 2010] Erik T BUITENHUIS, Richard B RIVKIN, Sévrine SAILLEY et Corinne LE QUÉRÉ. « Biogeochemical fluxes through microzooplankton ». *Global biogeochemical cycles* 24.4 (2010) (cf. p. 10).
- [Buitenhuis+, 2013] Erik T BUITENHUIS, Meike VOGT, Róis, Nina BEDNARŠEK, Scott C DONEY, Karine LEBLANC et al. « MAREDAT : towards a world atlas of MARine Ecosystem DATa ». *Earth System Science Data* 5.2 (2013), p. 227-239 (cf. p. 4, 10, 94).
- [Buitenhuis+, 2006] Erik BUITENHUIS, Corinne LE QUÉRÉ, Olivier AUMONT, Grégory BEAUGRAND, Adrian BUNKER, Andrew HIRST et al. « Biogeochemical fluxes through mesozooplankton ». *Global Biogeochemical Cycles* 20.2 (2006) (cf. p. 32, 46, 53, 62, 77, 79).
- [Buskey+, 2003] Edward J BUSKEY et Daniel K HARTLINE. « High-speed video analysis of the escape responses of the copepod *Acartia tonsa* to shadows ». *The Biological Bulletin* 204.1 (2003), p. 28-37 (cf. p. 3).
- [Calbet, 2001] A CALBET. « Mesozooplankton Grazing Effect on Primary Production : A Global Comparative Analysis in Marine Ecosystems ». *Limnology and Oceanography* 46 (2001), p. 1824-1830 (cf. p. 53).
- [Calbet+, 2004] Albert CALBET et Michael R LANDRY. « Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems ». *Limnology and Oceanography* 49.1 (2004), p. 51-57 (cf. p. 13, 53).
- [Campbell+, 2021] Max D CAMPBELL, David S SCHOEMAN, William VENABLES, Rana ABU-ALHAIJA, Sonia D BATTEN, Sanae CHIBA et al. « Testing Bergmann's rule in marine copepods ». *Ecography* 44.9 (2021), p. 1283-1295 (cf. p. 12).
- [Canadell+, 2021] Josep G CANADELL, Pedro M S MONTEIRO, Marcos H COSTA, Leticia Cotrim DA CUNHA, Peter M COX, V ALEXEY et al. *Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks*. 2021 (cf. p. 102).
- [Carlotti+, 2000] F CARLOTTI, J GISKE et F WERNER. « 12 - Modeling zooplankton dynamics ». *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Sous la dir. de Roger HARRIS, Peter WIEBE, Jürgen LENZ, Hein Rune SKJOLDAL et Mark HUNTLEY. London : Academic Press, 2000, p. 571-667 (cf. p. 36, 54).
- [Carlotti+, 2010] F CARLOTTI et J C POGGIALE. « Towards methodological approaches to implement the zooplankton component in "end to end" food-web models ». *Progress in Oceanography*. Special Issue : Parameterisation of Trophic Interactions in Ecosystem Modelling 84.1 (2010), p. 20-38 (cf. p. 6, 53).
- [Castellani+, 2013] Marco CASTELLANI, Rune ROSLAND, Agurtzane URTIZBEREA et Øyvind FIKSEN. « A mass-balanced pelagic ecosystem model with size-structured behaviourally adaptive zooplankton and fish ». *Ecological Modelling* 251 (2013), p. 54-63 (cf. p. 70).
- [Cavan+, 2019] EL CAVAN, Anna BELCHER, Angus ATKINSON, Simeon L HILL, So KAWAGUCHI, Stacey MCCORMACK et al. « The importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles ». *Nature communications* 10.1 (2019), p. 1-13 (cf. p. 131).
- [Chatterjee+, 2013] Anal CHATTERJEE et Samares PAL. « Coexistence of plankton model with essential multiple nutrient in chemostat ». *International Journal of Biomathematics* 06.06 (2013), p. 1350042 (cf. p. 70).
- [Chelsky+, 2015] Ariella CHELSKY, Kylie A PITT et David T WELSH. « Biogeochemical implications of decomposing jellyfish blooms in a changing climate ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154 (2015), p. 77-83 (cf. p. 19, 28, 102).
- [Chisholm, 1992] Sallie W CHISHOLM. « Phytoplankton Size ». *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Sous la dir. de Paul G FALKOWSKI, Avril D WOODHEAD et Katherine VIVIRITO. Boston, MA : Springer US, 1992, p. 213-237 (cf. p. 62).
- [Chust+, 2014] Guillem CHUST, J Icarus ALLEN, Laurent BOPP, Corinna SCHRUM, Jason HOLT, Kostas TSIARAS et al. « Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean ». *Global Change Biology* 20.7 (2014), p. 2124-2139 (cf. p. 105, 110).



- [Clarke+, 2007] Andrew CLARKE, Eugene J MURPHY, Michael P MEREDITH, John C KING, Lloyd S PECK, David KA BARNES et al. « Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 362.1477 (2007), p. 149-166 (cf. p. 131).
- [Clerc+, 2021] Corentin CLERC, Olivier AUMONT et Laurent BOPP. « Should we account for mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth in biogeochemical modeling ? » *Theoretical Ecology* 14.4 (2021), p. 589-609 (cf. p. 97).
- [Clerc+, 2022] Corentin CLERC, Laurent BOPP, Fabio BENEDETTI, Meike VOGT et Olivier AUMONT. « Including filter-feeding gelatinous macrozooplankton in a global marine biogeochemical model : model-data comparison and impact on the ocean carbon cycle » (2022) (cf. p. 22, 28, 102-104, 107, 111, 176).
- [Colwell+, 2009] Robert K COLWELL et Thiago F RANGEL. « Hutchinson's duality : the once and future niche ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106.supplement\_2 (2009), p. 19651-19658 (cf. p. 124).
- [Condon+, 2013] Robert H. CONDON, Carlos M. DUARTE, Kylie A. PITT, Kelly L. ROBINSON, Cathy H. LUCAS, Kelly R. SUTHERLAND et al. « Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110.3 (2013), p. 1000-1005 (cf. p. 27, 102).
- [Condon+, 2012] Robert H CONDON, William M GRAHAM, Carlos M DUARTE, Kylie A PITT, Cathy H LUCAS, Steven H D HADDOCK et al. « Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans ». *BioScience* 62.2 (2012), p. 160-169 (cf. p. 27, 102, 111, 127).
- [Condon+, 2014] Robert H CONDON, Cathy H LUCAS, Kylie A PITT et Shin-ichi UYE. « Jellyfish blooms and ecological interactions ». *Marine Ecology Progress Series* 510 (2014), p. 109-110 (cf. p. 27, 102).
- [Conley+, 2018] Keats R CONLEY, Fabien LOMBARD et Kelly R SUTHERLAND. « Mammoth grazers on the ocean's minuteness : a review of selective feeding using mucous meshes ». *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 285.1878 (2018), p. 20180056 (cf. p. 24).
- [Cooley+, 2022] Sarah COOLEY, David SCHOEMAN, Laurent BOPP, Philip BOYD, Simon DONNER, Shin-ichi ITO et al. « Oceans and Coastal Ecosystems and their Services ». *IPCC AR6 WGII*. Cambridge University Press, 2022 (cf. p. 26, 32).
- [Cox+, 2018] Martin James COX, Steven CANDY, William K de la MARE, Stephen NICOL, So KAWAGUCHI et Nicholas GALES. « No evidence for a decline in the density of Antarctic krill *Euphausia superba* Dana, 1850, in the Southwest Atlantic sector between 1976 and 2016 ». *Journal of Crustacean Biology* 38.6 (2018), p. 656-661 (cf. p. 131).
- [DadonPilosof+, 2017] Ayelet DADON-PILOSOFF, Keats R CONLEY, Yuval JACOBI, Markus HABER, Fabien LOMBARD, Kelly R SUTHERLAND et al. « Surface properties of SAR11 bacteria facilitate grazing avoidance ». *Nature microbiology* 2.12 (2017), p. 1608-1615 (cf. p. 119).
- [DadonPilosof+, 2019] Ayelet DADON-PILOSOFF, Fabien LOMBARD, Amatzia GENIN, Kelly R SUTHERLAND et Gitai YAHEL. « Prey taxonomy rather than size determines salp diets ». *Limnology and Oceanography* 64.5 (2019), p. 1996-2010 (cf. p. 119).
- [Datta+, 2016] Samik DATTA et Julia L BLANCHARD. « The effects of seasonal processes on size spectrum dynamics ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73.4 (2016), p. 598-610 (cf. p. 70).
- [Datta+, 2010] Samik DATTA, Gustav W DELIUS et Richard LAW. « A Jump-Growth Model for Predator-Prey Dynamics : Derivation and Application to Marine Ecosystems ». *Bulletin of Mathematical Biology* 72.6 (2010), p. 1361-1382 (cf. p. 70).
- [De La Rocha+, 2007] Christina L. DE LA ROCHA et Uta PASSOW. « Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 54.5 (2007), p. 639-658 (cf. p. 18).
- [De Roos+, 2003a] André M. DE ROOS et Lennart PERSSON. « Competition in size-structured populations : Mechanisms inducing cohort formation and population cycles ». *Theoretical Population Biology* 63.1 (2003), p. 1-16 (cf. p. 54, 70).
- [De Roos+, 2003b] André M. DE ROOS, Lennart PERSSON et Edward MCCAULEY. « The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities ». *Ecology Letters* 6.5 (2003), p. 473-487 (cf. p. 54).
- [De Roos+, 2008] André M. DE ROOS, Tim SCHELLEKENS, Tobias VAN KOOTEN, Karen VAN DE WOLFSHAAR, David CLAESSEN et Lennart PERSSON. « Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass model ». *Theoretical Population Biology* 73.1 (2008), p. 47-62 (cf. p. 54, 70).
- [De Roos+, 2002] André M DE ROOS et Lennart PERSSON. « Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99.20 (2002), p. 12907-12912 (cf. p. 71).

- [Décima, 2022] Moira DÉCIMA. « Zooplankton trophic structure and ecosystem productivity ». *Marine Ecology Progress Series* 692 (2022), p. 23-42 (cf. p. 16).
- [Décima+, 2019] Moira DÉCIMA, Michael R STUKEL, Luc´ LÓPEZ-LÓPEZ et Michael R LANDRY. « The unique ecological role of pyrosomes in the Eastern Tropical Pacific ». *Limnology and Oceanography* 64.2 (2019), p. 728-743 (cf. p. 25, 77).
- [Del Giorgio+, 2002] Paul A DEL GIORGIO et Carlos M DUARTE. « Respiration in the open ocean ». *Nature* 420.6914 (2002), p. 379-384 (cf. p. 13).
- [DeVries+, 2017] Tim DEVRIES et Thomas WEBER. « The export and fate of organic matter in the ocean : New constraints from combining satellite and oceanographic tracer observations ». *Global Biogeochemical Cycles* 31.3 (2017), p. 535-555 (cf. p. 27, 103).
- [DeYoung+, 2004] Brad DEYOUNG, Mike HEATH, Francisco WERNER, Fei CHAI, Bernard MEGREY et Patrick MONFRAY. « Challenges of modeling ocean basin ecosystems. » *Science (New York, N.Y.)* 304.5676 (2004), p. 1463-6 (cf. p. 116).
- [Dilling+, 2000] Lisa DILLING et Alice L ALLDREDGE. « Fragmentation of marine snow by swimming macrozooplankton : A new process impacting carbon cycling in the sea ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 47.7 (2000), p. 1227-1245 (cf. p. 49, 165).
- [Doney+, 2012] Scott C DONEY, Mary RUCKELSHAUS, J EMMETT DUFFY, James P BARRY, Francis CHAN, Chad A ENGLISH et al. « Climate change impacts on marine ecosystems ». *Annual review of marine science* 4 (2012), p. 11-37 (cf. p. 26).
- [Doyle+, 2014] Thomas K DOYLE, Graeme C HAYS, Chris HARROD et Jonathan DR HOUGHTON. « Ecological and societal benefits of jellyfish ». *Jellyfish blooms*. Springer, 2014, p. 105-127 (cf. p. 25).
- [Drago, 2020] L DRAGO. *Distribution mondiale de la biomasse du macroplancton estimée par imagerie in situ*. Rapp. tech. Thèse de Master, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, 2020 (cf. p. 125, 128).
- [Duarte+, 2013] Carlos M DUARTE, Kylie A PITT, Cathy H LUCAS, Jennifer E PURCELL, Shin-ichi UYE, Kelly ROBINSON et al. « Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms ? » *Frontiers in Ecology and the Environment* 11.2 (2013), p. 91-97 (cf. p. 28).
- [Dufresne+, 2013] J-L DUFRESNE, M-A FOUJOLS, Sébastien DENVIL, Arnaud CAUBEL, Olivier MARTI, Olivier AUMONT et al. « Climate change projections using the IPSL-CM5 Earth System Model : from CMIP3 to CMIP5 ». *Climate dynamics* 40.9 (2013), p. 2123-2165 (cf. p. 103).
- [Dunlop+, 2018] Kathy M DUNLOP, Daniel O B JONES et Andrew K SWEETMAN. « Scavenging processes on jellyfish carcasses across a fjord depth gradient ». *Limnology and Oceanography* 63.3 (2018), p. 1146-1155 (cf. p. 98).
- [Dunne+, 2007] John P DUNNE, Jorge L SARMIENTO et Anand GNANADESIKAN. « A synthesis of global particle export from the surface ocean and cycling through the ocean interior and on the seafloor ». *Global Biogeochemical Cycles* 21.4 (2007) (cf. p. 90, 104).
- [Eddy+, 2021] Tyler D EDDY, Joey R BERNHARDT, Julia L BLANCHARD, William WL CHEUNG, Mathieu COLLÉTER, Hubert DU PONTAVICE et al. « Energy flow through marine ecosystems : confronting transfer efficiency ». *Trends in Ecology & Evolution* 36.1 (2021), p. 76-86 (cf. p. 15, 16).
- [Edwards+, 2016] Kyle F EDWARDS, Mridul K THOMAS, Christopher A KLAUSMEIER et Elena LITCHMAN. « Phytoplankton growth and the interaction of light and temperature : A synthesis at the species and community level ». *Limnology and Oceanography* 61.4 (2016), p. 1232-1244 (cf. p. 62).
- [Edwards+, 2012] Kyle F EDWARDS, Mridul K THOMAS, Christopher A KLAUSMEIER et Elena LITCHMAN. « Allometric scaling and taxonomic variation in nutrient utilization traits and maximum growth rate of phytoplankton ». *Limnol. Oceanogr* 57.2 (2012), p. 554-566 (cf. p. 40, 58).
- [Eisenhauer+, 2009] L EISENHAUER, F CARLOTTI, M BAKLOUTI et F DIAZ. « Zooplankton population model coupled to a biogeochemical model of the North Western Mediterranean Sea ecosystem ». *Ecological Modelling* 220.21 (2009), p. 2865-2876 (cf. p. 69).
- [Ekman, 1953] Sven EKMAN. « Zoogeography of the sea : London ». *Sidgwick and Jackson* 417 (1953) (cf. p. 124).
- [Elith+, 2009] Jane ELITH et John R LEATHWICK. « Species distribution models : ecological explanation and prediction across space and time ». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40.1 (2009), p. 677-697 (cf. p. 125).
- [Emerson+, 1997] S EMERSON, P QUAY, D KARL, C WINN, L TUPAS et M LANDRY. « Experimental determination of the organic carbon flux from open-ocean surface waters ». *Nature* 389.6654 (1997), p. 951-954 (cf. p. 53, 71).

## Bibliographie

---

- [Eppley, 1972] Richard W EPPLEY. « Temperature and phytoplankton growth in the sea ». *Fish. bull* 70.4 (1972), p. 1063-1085 (cf. p. 62).
- [Eppley+, 1969] Richard W EPPLEY, Jane N ROGERS et James J MCCARTHY. « HALF-SATURATION CONSTANTS FOR UPTAKE OF NITRATE AND AMMONIUM BY MARINE PHYTOPLANKTON ». *Limnology and Oceanography* 14.6 (1969), p. 912-920 (cf. p. 40, 58, 62).
- [Evans+, 1985] Geoffrey T EVANS, John S PARSLow, Geoffrey T EVANS et John S PARSLow. « A model of annual plankton cycles ». *Deep Sea Research Part B. Oceanographic Literature Review* 32.9 (1985), p. 759 (cf. p. 38, 56).
- [Everett+, 2011] J D EVERETT, M E BAIRD et I M SUTHERS. « Three-dimensional structure of a swarm of the salp *Thalia democratica* within a cold-core eddy off southeast Australia ». *Journal of Geophysical Research : Oceans* 116.C12 (2011) (cf. p. 76).
- [Everett+, 2017] Jason D EVERETT, Mark E BAIRD, Pearse BUCHANAN, Cathy BULMAN, Claire DAVIES, Ryan DOWNIE et al. « Modeling What We Sample and Sampling What We Model : Challenges for Zooplankton Model Assessment ». *Frontiers in Marine Science* 4 (2017) (cf. p. 11, 53).
- [Everett+, 2022] Jason EVERETT, Ryan HENEGHAN, Julia BLANCHARD, Iain SUTHERS, Evgeny PAKHOMOV, Patrick SYKES et al. « Self-organisation of zooplankton communities produces similar food chain lengths throughout the ocean » (2022) (cf. p. 28, 102, 111, 127).
- [Fasham+, 1990] M. J. R. FASHAM, H. W. DUCKLOW et S. M. MCKELVIE. « A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer ». *Journal of Marine Research* 48.3 (1990), p. 591-639 (cf. p. 32, 35, 38, 54).
- [FauréFremiet, 1912] E FAURÉ-FREMIET. « Sur le mode de division du *Strombidium sulcatum* cl. et Lach ». *Bull. Soc. Zool. Fr* 36 (1912), p. 207-208 (cf. p. 6).
- [Fenchel, 1988] Tom FENCHEL. « Marine plankton food chains ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 19.1 (1988), p. 19-38 (cf. p. 48, 81).
- [Fennel, 2001] Wolfgang FENNEL. « Modeling of copepods with links to circulation models ». *Journal of Plankton Research* 23.11 (2001), p. 1217-1232 (cf. p. 36, 54).
- [Field+, 1998] Christopher B FIELD, Michael J BEHRENFELD, James T RANDERSON et Paul FALKOWSKI. « Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components ». *science* 281.5374 (1998), p. 237-240 (cf. p. 13).
- [Flynn+, 2009] Kevin J FLYNN et Xabier IRIGOIEN. « Aldehyde-induced insidious effects cannot be considered as a diatom defence mechanism against copepods ». *Marine Ecology Progress Series* 377 (2009), p. 79-89 (cf. p. 36, 54).
- [Follows+, 2007] Michael J FOLLOWS, Stephanie DUTKIEWICZ, Scott GRANT et Sallie W CHISHOLM. « Emergent Biogeography of Microbial Communities in a Model Ocean ». *Science* 315.5820 (2007), p. 1843-1846 (cf. p. 35, 54, 77).
- [Folt+, 1999] Carol L FOLT et Carolyn W BURNS. « Biological drivers of zooplankton patchiness ». *Trends in Ecology & Evolution* 14.8 (1999), p. 300-305 (cf. p. 11, 94).
- [Fortier+, 1994] Louis FORTIER, Jacques LE FÈVRE et Louis LEGENDRE. « Export of biogenic carbon to fish and to the deep ocean : the role of large planktonic microphages ». *Journal of Plankton Research* 16.7 (1994), p. 809-839 (cf. p. 94, 131).
- [Fowler+, 1986] Scott W FOWLER et George A KNAUER. « Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column ». *Progress in oceanography* 16.3 (1986), p. 147-194 (cf. p. 83).
- [Francis+, 2012] Tessa B FRANCIS, Mark D SCHEUERRELL, Richard D BRODEUR, Phillip S LEVIN, James J RUZICKA, Nick TOLIMIERI et al. « Climate shifts the interaction web of a marine plankton community ». *Global Change Biology* 18.8 (2012), p. 2498-2508 (cf. p. 28, 102).
- [Frank, 1988] Kenneth T FRANK. « Independent distributions of fish larvae and their prey : natural paradox or sampling artifact ? » *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45.1 (1988), p. 48-59 (cf. p. 94).
- [Friedland+, 2016] Kevin D FRIEDLAND, Nicholas R RECORD, Rebecca G ASCH, Trond KRISTIANSEN, Vincent S SABA, Kenneth F DRINKWATER et al. « Seasonal phytoplankton blooms in the North Atlantic linked to the overwintering strategies of copepodsSeasonal plankton blooms and zooplankton that diapause ». *Elementa : Science of the Anthropocene* 4 (2016) (cf. p. 15).
- [Friedlingstein+, 2022] Pierre FRIEDLINGSTEIN, Matthew W JONES, Michael O'SULLIVAN, Robbie M ANDREW, Dorothee C E BAKKER, Judith HAUCK et al. « Global carbon budget 2021 ». *Earth System Science Data* 14.4 (2022), p. 1917-2005 (cf. p. 108, 109).

- [Fu+, 2016] Weiwei FU, James T RANDERSON et J Keith MOORE. « Climate change impacts on net primary production (NPP) and export production (EP) regulated by increasing stratification and phytoplankton community structure in the CMIP5 models ». *Biogeosciences* 13.18 (2016), p. 5151-5170 (cf. p. 27, 112, 113).
- [Gallienne, 2001] C P GALLIENNE. « Is Oithona the most important copepod in the world's oceans? » *Journal of Plankton Research* 23.12 (2001), p. 1421-1432 (cf. p. 71).
- [Garcia+, 2019a] H E GARCIA, K W WEATHERS, C R PAVER, I SMOLYAR, T P BOYER, M M LOCARNINI et al. « World Ocean Atlas 2018, Volume 3 : Dissolved Oxygen, Apparent Oxygen Utilization, and Dissolved Oxygen Saturation. » (2019) (cf. p. 86, 125).
- [Garcia+, 2019b] H E GARCIA, K W WEATHERS, C R PAVER, I SMOLYAR, T P BOYER, M M LOCARNINI et al. « World ocean atlas 2018. Vol. 4 : Dissolved inorganic nutrients (phosphate, nitrate and nitrate+ nitrite, silicate) » (2019) (cf. p. 86, 125, 170).
- [Gentleman+, 2008] W C GENTLEMAN et A B NEUHEIMER. « Functional responses and ecosystem dynamics : how clearance rates explain the influence of satiation, food-limitation and acclimation ». *Journal of Plankton Research* 30.11 (2008), p. 1215-1231 (cf. p. 40, 57).
- [Gentleman+, 2003] W GENTLEMAN, A LEISING, B FROST, S STROM et J MURRAY. « Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources : a review of assumptions and biological dynamics ». *Deep-Sea Research II* 50 (2003), p. 2847-2875 (cf. p. 46, 57, 164).
- [Gibbons+, 2013] Mark J GIBBONS et Anthony J RICHARDSON. « Beyond the jellyfish joyride and global oscillations : advancing jellyfish research ». *Journal of plankton research* 35.5 (2013), p. 929-938 (cf. p. 27, 28, 102, 127).
- [Gifford, 1993] Dian J GIFFORD. « Protozoa in the diets of Neocalanus spp. in the oceanic subarctic Pacific Ocean ». *Progress in Oceanography* 32.1-4 (1993), p. 223-237 (cf. p. 4).
- [Gorsky+, 2010] Gaby GORSKY, Mark D OHMAN, Marc PICHERAL, Stéphane GASPARINI, Lars STEMMANN, Jean-Baptiste ROMAGNAN et al. « Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system ». *Journal of plankton research* 32.3 (2010), p. 285-303 (cf. p. 3).
- [Graham+, 2001] William M GRAHAM, William M HAMNER et al. « A physical context for gelatinous zooplankton aggregations : a review ». *Jellyfish blooms : ecological and societal importance* (2001), p. 199-212 (cf. p. 97).
- [Gregg+, 2003] Watson W GREGG, Paul GINOX, Paul S SCHOPF et Nancy W CASEY. « Phytoplankton and iron : validation of a global three-dimensional ocean biogeochemical model ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 50.22-26 (2003), p. 3143-3169 (cf. p. 36, 77).
- [Grigoratou+, 2019] Maria GRIGORATOU, Fanny M MONTEIRO, Daniela N SCHMIDT, Jamie D WILSON, Ben A WARD et Andy RIDGWELL. « A trait-based modelling approach to planktonic foraminifera ecology ». *Biogeosciences* 16 (2019), p. 1469-1492 (cf. p. 69).
- [Groeneveld+, 2020] Jürgen GROENEVELD, Uta BERGER, Natasha HENSCHKE, Evgeny A PAKHOMOV, Christian S REISS et Bettina MEYER. « Blooms of a key grazer in the Southern Ocean—an individual-based model of *Salpa thompsoni* ». *Progress in Oceanography* 185 (2020), p. 102339 (cf. p. 24, 77, 131).
- [Guidi+, 2016] Lionel GUIDI, Samuel CHAFFRON, Lucie BITTNER, Damien EVEILLARD, Abdelhalim LARHLIMI, Simon ROUX et al. « Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean ». *Nature* 532.7600 (2016), p. 465-470 (cf. p. 27).
- [Guet+, 2016] Jérôme GUIET, Jean Christophe POGGIALE et Olivier MAURY. « Modelling the community size-spectrum : recent developments and new directions ». *Ecological Modelling* 337 (2016), p. 4-14 (cf. p. 36, 54).
- [Guill, 2009] Christian GUILL. « Alternative dynamical states in stage-structured consumer populations ». *Theoretical Population Biology* 76.3 (2009), p. 168-178 (cf. p. 54).
- [Guisan+, 2000] Antoine GUISAN et Niklaus E ZIMMERMANN. « Predictive habitat distribution models in ecology ». *Ecological modelling* 135.2-3 (2000), p. 147-186 (cf. p. 125).
- [Gurvan+, 2022] Madec GURVAN, Romain BOURDALLÉ-BADIE, Jérôme CHANUT, Emanuela CLEMENTI, Andrew COWARD, Christian ETHÉ et al. *NEMO ocean engine*. Version v4.2. 2022 (cf. p. 45).
- [Hansen+, 1994] Benni HANSEN, Peter Koefoed BJORNSEN et Per Juel HANSEN. « The size ratio between planktonic predators and their prey ». *Limnology and Oceanography* 39.2 (1994), p. 395-403 (cf. p. 24, 48, 76, 81).
- [Hansen+, 1997] P J HANSEN, P K BJORNSEN et B W HANSEN. « Zooplankton grazing and growth : Scaling within the 2-2,000- $\mu$ m body size range ». *Limnology and oceanography* 42.4 (1997), p. 687-704 (cf. p. 40, 43, 58, 62, 83, 120).
- [Harbison+, 1986] G R HARBISON, V I L MCALISTER et R W GILMER. « The response of the salp, *Pegea confoederata*, to high levels of particulate material : Starvation in the midst of plenty 1 ». *Limnology and Oceanography* 31.2 (1986), p. 371-382 (cf. p. 49, 82, 94).

## Bibliographie

---

- [Harley+, 2006] Christopher D G HARLEY, A RANDALL HUGHES, Kristin M HULTGREN, Benjamin G MINER, Cascade J B SORTE, Carol S THORNER et al. « The impacts of climate change in coastal marine systems ». *Ecology letters* 9.2 (2006), p. 228-241 (cf. p. 111).
- [Hartvig+, 2011] Martin HARTVIG, Ken H ANDERSEN et Jan E BEYER. « Food web framework for size-structured populations ». *Journal of Theoretical Biology* 272.1 (2011), p. 113-122 (cf. p. 36, 54, 70).
- [Haskell II+, 2013] William Z HASKELL II, William M BERELSON, Douglas E HAMMOND et Douglas G CAPONE. « Particle sinking dynamics and POC fluxes in the Eastern Tropical South Pacific based on <sup>234</sup>Th budgets and sediment trap deployments ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 81 (2013), p. 1-13 (cf. p. 21).
- [Hatton+, 2021] Ian A HATTON, Ryan F HENEGHAN, Yinon M BAR-ON et Eric D GALBRAITH. « The global ocean size spectrum from bacteria to whales ». *Science advances* 7.46 (2021), eabh3732 (cf. p. 8, 9).
- [Heinze+, 1991] Christoph HEINZE, Ernst MAIER-REIMER et Kyaw WINN. « Glacial pCO<sub>2</sub> reduction by the world ocean : Experiments with the Hamburg carbon cycle model ». *Paleoceanography* 6.4 (1991), p. 395-430 (cf. p. 18).
- [Helaouët+, 2009] Pierre HELAOUËT et Gregory BEAUGRAND. « Physiology, ecological niches and species distribution ». *Ecosystems* 12.8 (2009), p. 1235-1245 (cf. p. 124).
- [Heneghan+, 2020] Ryan F HENEGHAN, Jason D EVERETT, Patrick SYKES, Sonia D BATTEN, Martin EDWARDS, Kunio TAKAHASHI et al. « A functional size-spectrum model of the global marine ecosystem that resolves zooplankton composition ». *Ecological Modelling* 435 (2020), p. 109265 (cf. p. 35, 49, 82, 95).
- [Henschke+, 2020] Natasha HENSCHKE, Stéphane BLAIN, Yves CHEREL, Cédric COTTÉ, Boris ESPINASSE, B P V HUNT et al. « Distribution, abundance and population demographics of *Salpa thompsoni* on the Kerguelen Plateau ». *J Mar Syst* (2020) (cf. p. 76).
- [Henschke+, 2021a] Natasha HENSCHKE, Stéphane BLAIN, Yves CHEREL, Cédric COTTÉ, Boris ESPINASSE, Brian P V HUNT et al. « Population demographics and growth rate of *Salpa thompsoni* on the Kerguelen Plateau ». *Journal of Marine Systems* 214 (2021), p. 103489 (cf. p. 76, 131).
- [Henschke+, 2013] Natasha HENSCHKE, David BOWDEN, Jason EVERETT, S P HOLMES, Rudy KLOSER, R W LEE et al. « Salp-falls in the Tasman Sea : A major food input to deep-sea benthos ». *Marine Ecology Progress Series* 491 (2013), p. 165-175 (cf. p. 98, 111).
- [Henschke+, 2021b] Natasha HENSCHKE, Yves CHEREL, Cédric COTTÉ, Boris ESPINASSE, Brian P V HUNT et Evgeny A PAKHOMOV. « Size and stage specific patterns in *Salpa thompsoni* vertical migration ». *Journal of Marine Systems* 222 (2021), p. 103587 (cf. p. 76, 119).
- [Henschke+, 2014] Natasha HENSCHKE, Jason D EVERETT, Martina A DOBLIN, Kylie A PITT, Anthony J RICHARDSON et Iain M SUTHERS. « Demography and interannual variability of salp swarms (*Thalia democratica*) ». *Marine biology* 161.1 (2014), p. 149-163 (cf. p. 98).
- [Henschke+, 2016] Natasha HENSCHKE, Jason D EVERETT, Anthony J RICHARDSON et Iain M SUTHERS. « Rethinking the role of salps in the ocean ». *Trends in Ecology & Evolution* 31.9 (2016), p. 720-733 (cf. p. 21-25, 53, 76, 77, 83, 95, 97, 102, 103, 111, 119, 122, 123, 130).
- [Henschke+, 2018] Natasha HENSCHKE, Evgeny A PAKHOMOV, Jürgen GROENEVELD et Bettina MEYER. « Modelling the life cycle of *Salpa thompsoni* ». *Ecological modelling* 387 (2018), p. 17-26 (cf. p. 98, 111, 131).
- [Henschke+, 2019] Natasha HENSCHKE, Evgeny A PAKHOMOV, Lian E KWONG, Jason D EVERETT, Leonardo LAIOLO, Amy R COGHLAN et al. « Large vertical migrations of *Pyrosoma atlanticum* play an important role in active carbon transport ». *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences* 124.5 (2019), p. 1056-1070 (cf. p. 25, 77).
- [Henschke+, 2015] Natasha HENSCHKE, James A SMITH, Jason D EVERETT et Iain M SUTHERS. « Population drivers of a *Thalia democratica* swarm : insights from population modelling ». *Journal of Plankton Research* 37.5 (2015), p. 1074-1087 (cf. p. 131).
- [Henson+, 2009] Stephanie A HENSON, John P DUNNE et Jorge L SARMIENTO. « Decadal variability in North Atlantic phytoplankton blooms ». *Journal of Geophysical Research : Oceans* 114.C4 (2009) (cf. p. 14).
- [Henson+, 2012] Stephanie A HENSON, Richard SANDERS et Esben MADSEN. « Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean ». *Global Biogeochemical Cycles* 26.1 (2012) (cf. p. 18).
- [Henson+, 2011] Stephanie A HENSON, Richard SANDERS, Esben MADSEN, Paul J MORRIS, Frédéric LE MOIGNE et Graham D QUARTLY. « A reduced estimate of the strength of the ocean's biological carbon pump ». *Geophysical Research Letters* 38.4 (2011) (cf. p. 90).

- [Hereu+, 2020] Clara M HEREU, Maria Clara ARTEAGA, Clara E GALINDO-SÁNCHEZ, Sharon Z HERZKA, Paola G BATTÀ-LONA et Sylvia PA JIMÉNEZ-ROSENBERG. « Zooplankton summer composition in the southern Gulf of Mexico with emphasis on salp and hyperiid amphipod assemblages ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 100.5 (2020), p. 665-680 (cf. p. 119).
- [HernándezLeón+, 2005] Santiago HERNÁNDEZ-LEÓN et Tsutomu IKEDA. « A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean ». *Journal of Plankton Research* 27.2 (2005), p. 153-158 (cf. p. 13, 18, 53).
- [Hirche, 1996] Hans-Jürgen HIRCHE. « Diapause in the marine copepod, *Calanus finmarchicus*—a review ». *Ophelia* 44.1-3 (1996), p. 129-143 (cf. p. 7).
- [Hjøllo+, 2021] Solfrid Sætre HJØLLO, Cecilie HANSEN et Morten D SKOGEN. « Assessing the importance of zooplankton sampling patterns with an ecosystem model ». *Marine Ecology Progress Series* 680 (2021), p. 163-176 (cf. p. 94).
- [Holland, 2016] Linda Z HOLLAND. « Tunicates ». *Current Biology* 26.4 (2016), R146-R152 (cf. p. 121).
- [Holling, 1965] C. S. HOLLING. « The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation ». *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97.S45 (1965), p. 5-60 (cf. p. 34).
- [Holstein, 2018] J HOLSTEIN. « worms : Retriving aphia information from World Register of Marine Species ». *R package version 0.2 2* (2018) (cf. p. 84).
- [Hosie, 2021] G HOSIE. *Southern Ocean Continuous Plankton Recorder Zooplankton Records*, V9, AADC. 2021 (cf. p. 11, 84).
- [Hunt+, 2015] Brian PV HUNT, Valérie ALLAIN, Christophe MENKÈS, Anne LORRAIN, B GRAHAM, Martine RODIER et al. « A coupled stable isotope-size spectrum approach to understanding pelagic food-web dynamics : a case study from the southwest sub-tropical Pacific ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 113 (2015), p. 208-224 (cf. p. 16).
- [Hunt+, 2021] Brian PV HUNT, Boris ESPINASSE, Evgeny A PAKHOMOV, Yves CHEREL, Cédric COTTÉ, Alice DELEGRANGE et al. « Pelagic food web structure in high nutrient low chlorophyll (HNLC) and naturally iron fertilized waters in the Kerguelen Islands region, Southern Ocean ». *Journal of Marine Systems* 224 (2021), p. 103625 (cf. p. 16).
- [Huntley+, 1989] Mark E HUNTLEY, Paul F SYKES et Victor MARIN. « Biometry and trophodynamics of *Salpa thompsoni* Foxton (Tunicata : Thaliacea) near the Antarctic Peninsula in austral summer, 1983–1984 ». *Polar Biology* 10.1 (1989), p. 59-70 (cf. p. 131).
- [HUTCHINSON, 1957] G Evelyn HUTCHINSON. « The multivariate niche ». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. T. 22. 1957, p. 415-421 (cf. p. 124).
- [Hutchinson+, 1978] G Evelyn HUTCHINSON et al. *Introduction to population ecology*. Yale University Press, 1978 (cf. p. 124).
- [Hwang+, 2010] Dae-Sik HWANG, Kyun-Woo LEE, Jeonghoon HAN, Heum Gi PARK, Jehee LEE, Young-Mi LEE et al. « Molecular characterization and expression of vitellogenin (Vg) genes from the cyclopoid copepod, *Paracyclops nana* exposed to heavy metals ». *Comparative Biochemistry and Physiology Part C : Toxicology & Pharmacology* 151.3 (2010), p. 360-368 (cf. p. 6).
- [IMOS, 2021] IMOS. *Australian Continuous Plankton Recorder (AusCPR) survey*. 2021 (cf. p. 84).
- [Ishak+, 2020] Nurul Huda Ahmad ISHAK, Kazuaki TADOKORO, Yuji OKAZAKI, Shigeo KAKEHI, Satoshi SUYAMA et Kazutaka TAKAHASHI. « Distribution, biomass, and species composition of salps and doliolids in the Oyashio–Kuroshio transitional region : potential impact of massive bloom on the pelagic food web ». *Journal of Oceanography* 76.5 (2020), p. 351-363 (cf. p. 13, 24, 25, 76, 77).
- [Jackson, 1993] George A JACKSON. « Flux feeding as a mechanism for zooplankton grazing and its implications for vertical particulate flux 1 ». *Limnology and Oceanography* 38.6 (1993), p. 1328-1331 (cf. p. 47, 80, 88, 164).
- [Jeandel+, 2021] Catherine JEANDEL et Hélène PLANQUETTE. « SWINGS Cruise Report MD229-N/O Marion-Dufresne-Jan 11th-March 8th 2021 ». *SWINGS cruise report* (2021) (cf. p. 177).
- [Jones+, 2014] Daniel O B JONES, Andrew YOOL, Chih-Lin WEI, Stephanie A HENSON, Henry A RUHL, Reg A WATSON et al. « Global reductions in seafloor biomass in response to climate change ». *Global change biology* 20.6 (2014), p. 1861-1872 (cf. p. 27, 103, 111).
- [Jönsson+, 1997] K. Ingemar JÖNSSON et K. Ingemar JONSSON. « Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction ». *Oikos* 78.1 (1997), p. 57 (cf. p. 71).
- [Kawaguchi+, 2004] S KAWAGUCHI, V SIEGEL, F LITVINOV, V LOEB et J WATKINS. « Salp distribution and size composition in the Atlantic sector of the Southern Ocean ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 51.12-13 (2004), p. 1369-1381 (cf. p. 49, 82).

- [Kearney+, 2021] Kelly A KEARNEY, Steven J BOGRAD, Elizabeth DRENKARD, Fabian A GOMEZ, Melissa HALTUCH, Albert J HERMANN et al. « Using global-scale earth system models for regional fisheries applications ». *Frontiers in Marine Science* (2021), p. 1121 (cf. p. 32, 35, 77).
- [KellyGerreyn+, 2014] B A KELLY-GERREYN, A P MARTIN, B J BETT, T R ANDERSON, J I KAARIAINEN, C E MAIN et al. « Benthic biomass size spectra in shelf and deep-sea sediments ». *Biogeosciences* 11.22 (2014), p. 6401-6416 (cf. p. 111).
- [Kelly+, 2020] Paige KELLY, Stuart P CORNEY, Jessica MELBOURNE-THOMAS, So KAWAGUCHI, Sophie BESTLEY, Alexander FRASER et al. « *Salpa thompsoni* in the Indian Sector of the Southern Ocean : Environmental drivers and life history parameters ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 174 (2020), p. 104789 (cf. p. 24, 77).
- [Kideys, 2002] Ahmet E KIDEYS. « Fall and rise of the Black Sea ecosystem ». *Science* 297.5586 (2002), p. 1482-1484 (cf. p. 129).
- [Kideys+, 2000] Ahmet E KIDEYS, Alexander V KOVALEV, Gregory SHULMAN, Anna GORDINA et Ferit BINGEL. « A review of zooplankton investigations of the Black Sea over the last decade ». *Journal of Marine Systems* 24.3-4 (2000), p. 355-371 (cf. p. 129).
- [Kiørboe, 1997] Thomas KIØRBOE. « Population regulation and role of mesozooplankton in shaping marine pelagic food webs ». *Hydrobiologia* 363.1 (1997), p. 13-27 (cf. p. 71).
- [Kiørboe, 2011] Thomas KIØRBOE. *How zooplankton feed : Mechanisms, traits and trade-offs*. 2011 (cf. p. 5, 6).
- [Kiørboe, 2013] Thomas KIØRBOE. « Zooplankton body composition ». *Limnology and Oceanography* 58.5 (2013), p. 1843-1850 (cf. p. 21, 166).
- [Kloosterman+, 2016] Matt KLOOSTERMAN, Sue Ann CAMPBELL et Francis J POULIN. « An NPZ Model with State-Dependent Delay Due to Size-Structure in Juvenile Zooplankton ». *SIAM Journal on Applied Mathematics* 76.2 (2016), p. 551-577 (cf. p. 69).
- [Knecht, 2022] N KNECHT. *The impact of zooplankton calcifiers on the marine cycle*. Rapp. tech. Master's Thesis, Environmental Physics Group (UP), ETH, Zurich, 2022 (cf. p. 125, 126).
- [Kooijman+, 2010] Bas KOOLJMAN et SALM KOOLJMAN. *Dynamic energy budget theory for metabolic organisation*. Cambridge university press, 2010 (cf. p. 123).
- [Kooijman, 2013] S A L M KOOLJMAN. « Waste to hurry : dynamic energy budgets explain the need of wasting to fully exploit blooming resources ». *Oikos* 122.3 (2013), p. 348-357 (cf. p. 61, 62).
- [Kooten+, 2007] Tobias van KOOTEN, Lennart PERSSON et André M de ROOS. « Size-dependent mortality induces life-history changes mediated through population dynamical feedbacks ». *The American Naturalist* 170.2 (2007), p. 258-270 (cf. p. 36, 54, 70).
- [Kwiatkowski+, 2019] Lester KWIATKOWSKI, Olivier AUMONT et Laurent BOPP. « Consistent trophic amplification of marine biomass declines under climate change ». *Global Change Biology* 25.1 (2019), p. 218-229 (cf. p. 102, 105, 110, 111).
- [Kwiatkowski+, 2018] Lester KWIATKOWSKI, Olivier AUMONT, Laurent BOPP et Philippe CIAIS. « The impact of variable phytoplankton stoichiometry on projections of primary production, food quality, and carbon uptake in the global ocean ». *Global Biogeochemical Cycles* 32.4 (2018), p. 516-528 (cf. p. 26, 32, 77).
- [Kwiatkowski+, 2017] Lester KWIATKOWSKI, Laurent BOPP, Olivier AUMONT, Philippe CIAIS, Peter M COX, Charlotte LAUFKÖTTER et al. « Emergent constraints on projections of declining primary production in the tropical oceans ». *Nature Climate Change* 7.5 (2017), p. 355-358 (cf. p. 26).
- [Kwiatkowski+, 2020] Lester KWIATKOWSKI, Olivier TORRES, Laurent BOPP, Olivier AUMONT, Matthew CHAMBERLAIN, James R CHRISTIAN et al. « Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary production decline from CMIP6 model projections ». *Biogeosciences* 17.13 (2020), p. 3439-3470 (cf. p. 102).
- [Kwon+, 2009] Eun Young KWON, François PRIMEAU et Jorge L SARMIENTO. « The impact of remineralization depth on the air-sea carbon balance ». *Nature Geoscience* 2.9 (2009), p. 630-635 (cf. p. 112).
- [Lamb+, 2019] Philip D LAMB, Ewan HUNTER, John K PINNEGAR, Thomas K DOYLE, Simon CREER et Martin I TAYLOR. « Inclusion of jellyfish in 30+ years of Ecopath with Ecosim models ». *ICES Journal of Marine Science* 76.7 (2019), p. 1941-1950 (cf. p. 130).
- [Lampitt+, 1990] RS LAMPITT, T NOJI et B VON BODUNGEN. « What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux ». *Marine Biology* 104.1 (1990), p. 15-23 (cf. p. 19).

- [Landry+, 2004] Michael R LANDRY et Albert CALBET. « Microzooplankton production in the oceans ». *ICES Journal of Marine Science* 61.4 (2004), p. 501-507 (cf. p. 16).
- [Laufkötter+, 2016] Charlotte LAUFKÖTTER, Meike VOGT, Nicolas GRUBER, Olivier AUMONT, Laurent BOPP, Scott C DONEY et al. « Projected decreases in future marine export production : the role of the carbon flux through the upper ocean ecosystem ». *Biogeosciences* 13.13 (2016), p. 4023-4047 (cf. p. 18, 27).
- [Lavaniegos+, 1998] BERTHA E LAVANIEGOS et Mark D OHMAN. « Hyperiid amphipods as indicators of climate change in the California Current ». *Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress* (1998) (cf. p. 119).
- [Laws+, 2000] Edward A LAWS, Michael R LANDRY, Richard T BARBER, Lisa CAMPBELL, Mary-Lynn DICKSON et John MARRA. « Carbon cycling in primary production bottle incubations : inferences from grazing experiments and photosynthetic studies using <sup>14</sup>C and <sup>18</sup>O in the Arabian Sea ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 47.7-8 (2000), p. 1339-1352 (cf. p. 89).
- [Le Mézo+, 2022] Priscilla LE MÉZO et al. « High trophic level feedbacks on global ocean carbon uptake and marine ecosystem dynamics under climate change ». *under review* (2022) (cf. p. 111, 123, 127).
- [Le Quéré+, 2016] Corinne LE QUÉRÉ, Erik T BUITENHUIS, Róis, Séverine ALVAIN, Olivier AUMONT, Laurent BOPP et al. « Role of zooplankton dynamics for Southern Ocean phytoplankton biomass and global biogeochemical cycles ». *Biogeosciences* 13.14 (2016), p. 4111-4133 (cf. p. 32, 77, 112, 113).
- [Le Quéré+, 2005] Corinne LE QUÉRÉ, Sandy P HARRISON, I COLIN PRENTICE, Erik T BUITENHUIS, Olivier AUMONT, Laurent BOPP et al. « Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models ». *Global Change Biology* 11.11 (2005), p. 2016-2040 (cf. p. 10, 32, 35, 36, 54, 77).
- [Lebrato+, 2009] Mario LEBRATO et D O B JONES. « Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa) ». *Limnology and Oceanography* 54.4 (2009), p. 1197-1209 (cf. p. 25, 77).
- [Lebrato+, 2013] Mario LEBRATO, Pedro de Jesus MENDES, Deborah K. STEINBERG, Joan E. CARTES, Bethan M. JONES, Laura M. BIRSA et al. « Jelly biomass sinking speed reveals a fast carbon export mechanism ». *Limnology and Oceanography* 58.3 (2013), p. 1113-1122 (cf. p. 25, 26, 77, 83, 98, 102, 119).
- [Lebrato+, 2019] Mario LEBRATO, Markus PAHLOW, Jessica R FROST, Marie KÜTER, Pedro DE JESUS MENDES, Juan-Carlos MOLINERO et al. « Sinking of gelatinous zooplankton biomass increases deep carbon transfer efficiency globally ». *Global Biogeochemical Cycles* 33.12 (2019), p. 1764-1783 (cf. p. 22, 95-97, 103).
- [Lebrato+, 2011] Mario LEBRATO, Markus PAHLOW, Andreas OSCHLIES, Kylie A PITT, Daniel O B JONES, Juan Carlos MOLINERO et al. « Depth attenuation of organic matter export associated with jelly falls ». *Limnology and Oceanography* 56.5 (2011), p. 1917-1928 (cf. p. 97, 104).
- [Lebrato+, 2012] Mario LEBRATO, Kylie A PITT, Andrew K SWEETMAN, Daniel O B JONES, Joan E CARTES, Andreas OSCHLIES et al. « Jelly-falls historic and recent observations : a review to drive future research directions ». *Hydrobiologia* 690.1 (2012), p. 227-245 (cf. p. 19, 25, 76, 102).
- [Lee+, 2010] Chung Il LEE, Evgeny PAKHOMOV, Angus ATKINSON et Volker SIEGEL. « Long-term relationships between the marine environment, krill and salps in the Southern Ocean ». *Journal of Marine Biology* 2010 (2010) (cf. p. 28).
- [Lefort+, 2015] Stelly LEFORT, Olivier AUMONT, Laurent BOPP, Thomas ARSOUZE, Marion GEHLEN et Olivier MAURY. « Spatial and body-size dependent response of marine pelagic communities to projected global climate change ». *Global change biology* 21.1 (2015), p. 154-164 (cf. p. 123).
- [Legendre+, 1995] Louis LEGENDRE et Fereidoun RASSOULZADEGAN. « Plankton and nutrient dynamics in marine waters ». *Ophelia* 41.1 (1995), p. 153-172 (cf. p. 16).
- [Li+, 2016] Kaizhi LI, Ayla J DOUBLEDAY, Moira D GALBRAITH et Russell R HOPCROFT. « High abundance of salps in the coastal Gulf of Alaska during 2011 : A first record of bloom occurrence for the northern Gulf ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 132 (2016), p. 136-145 (cf. p. 111).
- [Lilley+, 2011] M K S LILLEY, S E BEGGS, T K DOYLE, V J HOBSON, K H P STROMBERG et G C HAYS. « Global patterns of epipelagic gelatinous zooplankton biomass ». *Marine Biology* 158.11 (2011), p. 2429-2436 (cf. p. 85, 97).
- [LimaMendez+, 2015] Gipsi LIMA-MENDEZ, Karoline FAUST, Nicolas HENRY, Johan DECELLE, Sébastien COLIN, Fabrizio CARCILLO et al. « Determinants of community structure in the global plankton interactome ». *Science* 348.6237 (2015), p. 1262073. eprint : <https://www.science.org/doi/pdf/10.1126/science.1262073> (cf. p. 26).
- [Litchman+, 2013] Elena LITCHMAN, Mark D OHMAN et Thomas KIØRBOE. « Trait-based approaches to zooplankton communities ». *Journal of Plankton Research* 35.3 (2013), p. 473-484 (cf. p. 6, 36).



## Bibliographie

---

- [Locarnini+, 2018] MM LOCARNINI, AV MISHONOV, OK BARANOVA, TP BOYER, MM ZWENG, HE GARCIA et al. « World ocean atlas 2018, volume 1 : Temperature » (2018) (cf. p. 125).
- [Loeb+, 2012] V J LOEB et J A SANTORA. « Population dynamics of *Salpa thompsoni* near the Antarctic Peninsula : growth rates and interannual variations in reproductive activity (1993–2009) ». *Progress in Oceanography* 96.1 (2012), p. 93-107 (cf. p. 24, 77, 131).
- [Loeb+, 1997] Valerie LOEB, V SIEGEL, O HOLM-HANSEN, R HEWITT, W FRASER, W TRIVELPIECE et al. « Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web ». *Nature* 387.6636 (1997), p. 897-900 (cf. p. 131).
- [Lombard+, 2019] Fabien LOMBARD, Emmanuel BOSS, Anya M WAITE, Meike VOGT, Julia UITZ, Lars STEMMANN et al. « Globally consistent quantitative observations of planktonic ecosystems ». *Frontiers in Marine Science* 6 (2019), p. 196 (cf. p. 9-11).
- [Lombard+, 2010] Fabien LOMBARD, L LEGENDRE, M PICHERAL, A SCIANDRA et G GORSKY. « Prediction of ecological niches and carbon export by appendicularians using a new multispecies ecophysiological model ». *Marine Ecology Progress Series* 398 (2010), p. 109-125 (cf. p. 20).
- [Lucas+, 2014] Cathy H LUCAS, Daniel O B JONES, Catherine J HOLLYHEAD, Robert H CONDON, Carlos M DUARTE, William M GRAHAM et al. « Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans : geographic variation and environmental drivers ». *Global Ecology and Biogeography* 23.7 (2014), p. 701-714 (cf. p. 27, 28, 84, 85, 96, 97, 102, 111, 166).
- [Lucas+, 2011] Cathy H LUCAS, Kylie A PITT, Jennifer E PURCELL, Mario LEBRATO et Robert H CONDON. « What's in a jellyfish? Proximate and elemental composition and biometric relationships for use in biogeochemical studies : Ecological Archives E092-144 ». *Ecology* 92.8 (2011), p. 1704 (cf. p. 21, 84).
- [Luo+, 2020] Jessica Y LUO, Robert H CONDON, Charles A STOCK, Carlos M DUARTE, Cathy H LUCAS, Kylie A PITT et al. « Gelatinous zooplankton-mediated carbon flows in the global oceans : a data-driven modeling study ». *Global Biogeochemical Cycles* 34.9 (2020), e2020GB006704 (cf. p. 21, 22, 25, 76, 94-98, 103, 107).
- [Luo+, 2022] Jessica Y LUO, Charles A STOCK, Natasha HENSCHKE, John P DUNNE et Todd D O'BRIEN. « Global ecological and biogeochemical impacts of pelagic tunicates ». *Progress in Oceanography* (2022), p. 102822 (cf. p. 21, 22, 25, 28, 36, 44, 77, 78, 94-96, 98, 102-104, 111, 120).
- [Lüskow+, 2020] Florian LÜSKOW, Evgeny A PAKHOMOV, Michael R STUKEL et Moira DÉCIMA. « Biology of *Salpa thompsoni* at the Chatham Rise, New Zealand : demography, growth, and diel vertical migration ». *Marine Biology* 167.12 (2020), p. 1-18 (cf. p. 76).
- [Mack+, 2012] Heidi R MACK, Joseph D CONROY, Karen A BLOCKSOM, Roy A STEIN et Stuart A LUDSIN. « A comparative analysis of zooplankton field collection and sample enumeration methods ». *Limnology and Oceanography : Methods* 10.1 (2012), p. 41-53 (cf. p. 94).
- [Madec, 2008] G MADEC. *NEMO reference manual, ocean dynamic component : NEMO-OPA, Note du Pôle de modélisation, Institut Pierre Simon Laplace*. Rapp. tech. Technical Report 27, Note du pôle de modélisation, Institut Pierre Simon Laplace, 2008 (cf. p. 45, 81, 104).
- [Madin+, 2006] Laurence P MADIN, P KREMER, PH WIEBE, JE PURCELL, EH HORGAN et DA NEMAZIE. « Periodic swarms of the salp *Salpa aspera* in the Slope Water off the NE United States : Biovolume, vertical migration, grazing, and vertical flux ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 53.5 (2006), p. 804-819 (cf. p. 119).
- [Marañón+, 2013] Emilio MARAÑÓN, Pedro CERMEÑO, Daffne C LÓPEZ-SANDOVAL, Tamara RODRÍGUEZ-RAMOS, Cristina SOBRINO, María HUETE-ORTEGA et al. « Unimodal size scaling of phytoplankton growth and the size dependence of nutrient uptake and use ». *Ecology Letters* 16.3 (2013), p. 371-379 (cf. p. 58).
- [Marsay+, 2015] Chris M MARSAY, Richard J SANDERS, Stephanie A HENSON, Katsiaryna PABORTSAVA, Eric P ACHTERBERG et Richard S LAMPITT. « Attenuation of sinking particulate organic carbon flux through the meso-pelagic ocean ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112.4 (2015), p. 1089-1094 (cf. p. 27).
- [Maury, 2010] Olivier MAURY. « An overview of APECOSM, a spatialized mass balanced "Apex Predators ECOSystem Model" to study physiologically structured tuna population dynamics in their ecosystem ». *Progress in Oceanography* 84.1-2 (2010), p. 113-117 (cf. p. 70, 99, 122, 123).
- [Maury+, 2013] Olivier MAURY et Jean Christophe POGGIALE. « From individuals to populations to communities : A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity ». *Journal of Theoretical Biology* 324 (2013), p. 52-71 (cf. p. 36, 54, 70).
- [Maury+, 2007] Olivier MAURY, Yunne-Jai SHIN, Blaise FAUGERAS, Tamara BEN ARI et Francis MARSAC. « Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 2 : Simulations ». *Progress in Oceanography* 74.4 (2007), p. 500-514 (cf. p. 70).

- [Mayersohn, 2018] Ben MAYERSOHN. *Phyre* (<https://github.com/benmayersohn/phyre>). 2018 (cf. p. 38, 55).
- [McCauley+, 1987] Edward McCAULEY et William W MURDOCH. « Cyclic and Stable Populations : Plankton as Paradigm ». *The American Naturalist* 129.1 (1987), p. 97-121 (cf. p. 70).
- [McClain+, 2012] Craig R McCLAIN, Andrew P ALLEN, Derek P TITTENSOR et Michael A REX. « Energetics of life on the deep seafloor ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109.38 (2012), p. 15366-15371 (cf. p. 103).
- [McKinley+, 2017] Galen A MCKINLEY, Amanda R FAY, Nicole S LOVENDUSKI et Darren J PILCHER. « Natural variability and anthropogenic trends in the ocean carbon sink ». *Annual review of marine science* 9.1 (2017), p. 125-150 (cf. p. 28, 102).
- [McNamara+, 2008] John M McNAMARA et Alasdair I HOUSTON. « Optimal annual routines : behaviour in the context of physiology and ecology ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 363.1490 (2008), p. 301-319 (cf. p. 7, 71).
- [McNamara+, 2013] Marianne E McNAMARA, Darcy J LONSDALE et Robert M CERRATO. « Top-down control of mesozooplankton by adult *Mnemiopsis leidyi* influences microplankton abundance and composition enhancing prey conditions for larval ctenophores ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133 (2013), p. 2-10 (cf. p. 71).
- [Merow+, 2014] Cory MEROW, Mathew J SMITH, Thomas C EDWARDS JR, Antoine GUISAN, Sean M McMAHON, Signe NORMAND et al. « What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? » *Ecography* 37.12 (2014), p. 1267-1281 (cf. p. 125).
- [Metz+, 1986] J A J METZ et O DIEKMANN. « A gentle introduction to structured population models : three worked examples ». *The dynamics of physiologically structured populations*. Springer, 1986, p. 3-45 (cf. p. 36, 54).
- [Miller+, 2012] Charles B. MILLER et Patricia WHEELER. *Biological oceanography*. 2012, p. 464 (cf. p. 3, 4, 7-9, 13, 32).
- [Mills, 1993] Claudia E MILLS. « Natural mortality in NE Pacific coastal hydromedusae : grazing predation, wound healing and senescence ». *Bulletin of Marine Science* 53.1 (1993), p. 194-203 (cf. p. 24).
- [Mitra+, 2014] Aditee MITRA, Claudia CASTELLANI, Wendy C GENTLEMAN, Sigrún H JÓNASDÓTTIR, Kevin J FLYNN, Antonio BODE et al. « Bridging the gap between marine biogeochemical and fisheries sciences ; configuring the zooplankton link ». *Progress in Oceanography*. North Atlantic Ecosystems, the role of climate and anthropogenic forcing on their structure and function 129, Part B (2014), p. 176-199 (cf. p. 6, 53, 71).
- [Mompean+, 2016] Carmen MOMPEAN, Antonio BODE, Mikel LATASA, Bieito FERNANDEZ-CASTRO, Beatriz MOURIÑO-CARBALLIDO et Xabier IRIGOIEN. « The influence of nitrogen inputs on biomass and trophic structure of ocean plankton : a study using biomass and stable isotope size-spectra ». *Journal of Plankton Research* 38.5 (2016), p. 1163-1177 (cf. p. 16).
- [Monroy+, 2017] P. MONROY, E. HERNÁNDEZ-GARCIA, V. ROSSI et C. LÓPEZ. « Modeling the dynamical sinking of biogenic particles in oceanic flow ». 24.2 (2017), p. 293-305 (cf. p. 4).
- [MontesHugo+, 2009] Martin MONTES-HUGO, Scott C DONEY, Hugh W DUCKLOW, William FRASER, Douglas MARTINSON, Sharon E STAMMERJOHN et al. « Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula ». *Science* 323.5920 (2009), p. 1470-1473 (cf. p. 131).
- [Moore+, 2001] J Keith MOORE, Scott C DONEY, Joanie A KLEYPAS, David M GLOVER et Inez Y FUNG. « An intermediate complexity marine ecosystem model for the global domain ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49.1-3 (2001), p. 403-462 (cf. p. 35, 36, 54, 77).
- [Moriarty+, 2013a] R MORIARTY, E T BUITENHUIS, C LE QUÉRÉ et M-P GOSSELIN. « Distribution of known macrozooplankton abundance and biomass in the global ocean ». *Earth System Science Data* 5.2 (2013), p. 241-257 (cf. p. 10, 85).
- [Moriarty+, 2013b] Roisin MORIARTY et T D O'BRIEN. « Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean ». *Earth System Science Data* 5.1 (2013), p. 45-55 (cf. p. 10, 84, 85).
- [Moss+, 2010] Richard H MOSS, Jae A EDMONDS, Kathy A HIBBARD, Martin R MANNING, Steven K ROSE, Detlef P VAN VUUREN et al. « The next generation of scenarios for climate change research and assessment ». *Nature* 463.7282 (2010), p. 747-756 (cf. p. 104).
- [Murdoch+, 2003] William W MURDOCH, Cheryl J BRIGGS et Roger M NISBET. *Consumer-resource dynamics*. T. 36. Princeton University Press, 2003 (cf. p. 70).
- [Murphy+, 2007] EJ MURPHY, JL WATKINS, PN TRATHAN, K REID, MP MEREDITH, SE THORPE et al. « Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem : a review of large-scale links in a krill centred food web ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 362.1477 (2007), p. 113-148 (cf. p. 131).

- [Mutlu+, 1994] E MUTLU, F BINGEL, Ali Cemal GÜCÜ, VV MELNIKOV, U NIERMANN, NA OSTR et al. « Distribution of the new invader *Mnemiopsis* sp. and the resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* populations in the Black Sea in the years 1991–1993 ». *ICES Journal of Marine Science* 51.4 (1994), p. 407-421 (cf. p. 129).
- [OBrien+, 2013] CJ O'BRIEN, Jill A PELOQUIN, Meike VOGT, Moritz HEINLE, Nicolas GRUBER, Penelope AJANI et al. « Global marine plankton functional type biomass distributions : coccolithophores ». *Earth System Science Data* 5.2 (2013), p. 259-276 (cf. p. 125).
- [OBrien, 2014] T D O'BRIEN. « COPEPOD : The Global Plankton Database. An overview of the 2014 database contents, processing methods, and access interface. US Dep. Commerce ». *NOAA Tech. Memo., NMFS-F/ST-37* (2014) (cf. p. 84).
- [Oguz+, 2008] Temel OGUZ, Bettina FACH et Baris SALIHOGLU. « Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea ». *Journal of plankton research* 30.12 (2008), p. 1385-1397 (cf. p. 130).
- [Oguz+, 2012] Temel OGUZ, Baris SALIHOGLU, Snejana MONCHEVA et Valeria ABAZA. « Regional peculiarities of community-wide trophic cascades in strongly degraded Black Sea food web ». *Journal of Plankton Research* 34.4 (2012), p. 338-343 (cf. p. 130).
- [Oguz+, 1999] Temel OGUZ, Umit UNLUATA, Hugh W DUCKLOW et Paola MALANOTTE-RIZZOLI. « Modeling the Black Sea Pelagic Ecosystem and Biogeochemical Structure : A Synthesis of Recent Activities ». *Environmental Degradation of the Black Sea : Challenges and Remedies*. Springer, 1999, p. 197-223 (cf. p. 130).
- [Ohman+, 2008] Mark D OHMAN, Edward G DURBIN, Jeffrey A RUNGE, Barbara K SULLIVAN et David B FIELD. « Relationship of predation potential to mortality of *Calanus finmarchicus* on Georges Bank, northwest Atlantic ». *Limnology and Oceanography* 53.4 (2008), p. 1643-1655 (cf. p. 53).
- [Packard+, 2013] Theodore T PACKARD et May GÓMEZ. « Modeling vertical carbon flux from zooplankton respiration ». *Progress in Oceanography* 110 (2013), p. 59-68 (cf. p. 53).
- [Pakhomov, 2004] E A PAKHOMOV. « Salp/krill interactions in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 51.22-24 (2004), p. 2645-2660 (cf. p. 49, 82, 131).
- [Pakhomov+, 2002] Evgeny A PAKHOMOV, Pierre W FRONEMAN et Renzo PERISSINOTTO. « Salp/krill interactions in the Southern Ocean : spatial segregation and implications for the carbon flux ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49.9-10 (2002), p. 1881-1907 (cf. p. 130, 131).
- [Pakhomov+, 2017] Evgeny A PAKHOMOV et Brian PV HUNT. « Trans-Atlantic variability in ecology of the pelagic tunicate *Salpa thompsoni* near the Antarctic Polar Front ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 138 (2017), p. 126-140 (cf. p. 131).
- [Parsons+, 2002] T R PARSONS et C M LALLI. « Jellyfish population explosions : revisiting a hypothesis of possible causes ». *La mer* 40.3 (2002), p. 111-121 (cf. p. 110, 111, 127, 128).
- [Passow+, 2012] Uta PASSOW et Craig A CARLSON. « The biological pump in a high CO<sub>2</sub> world ». *Marine Ecology Progress Series* 470 (2012), p. 249-271 (cf. p. 17).
- [Pauli+, 2021a] Nora-Charlotte PAULI, Clara M FLINTROP, Christian KONRAD, Evgeny A PAKHOMOV, Steffen SWOBODA, Florian KOCH et al. « Krill and salp faecal pellets contribute equally to the carbon flux at the Antarctic Peninsula ». *Nature Communications* 12.1 (2021), p. 1-12 (cf. p. 131).
- [Pauli+, 2021b] Nora-Charlotte PAULI, Katja METFIES, Evgeny A PAKHOMOV, Stefan NEUHAUS, Martin GRAEVE, Philipp WENTA et al. « Selective feeding in Southern Ocean key grazers—diet composition of krill and salps ». *Communications biology* 4.1 (2021), p. 1-12 (cf. p. 119, 131).
- [Perissinotto+, 1997] R PERISSINOTTO et E A PAKHOMOV. « Feeding association of the copepod *Rhincalanus gigas* with the tunicate salp *Salpa thompsoni* in the southern ocean ». *Marine Biology* 127.3 (1997), p. 479-483 (cf. p. 49, 82).
- [Perissinotto+, 1998] Renzo PERISSINOTTO et Evgeny A PAKHOMOV. « The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem ». *Journal of Marine Systems* 17.1-4 (1998), p. 361-374 (cf. p. 49, 82).
- [Person+, 2020] Renaud PERSON, M VANCOPPENOLLE et Olivier AUMONT. « Iron incorporation from seawater into Antarctic sea ice : A model study ». *Global Biogeochemical Cycles* 34.11 (2020), e2020GB006665 (cf. p. 131).
- [Persson+, 1998] Lennart PERSSON, Kjell LEONARDSSON, André M. DE ROOS, Mats GYLLENBERG et Bent CHRISTENSEN. « Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model ». *Theoretical Population Biology* 54.3 (1998), p. 270-293 (cf. p. 36, 54, 70).
- [Persson+, 2013] Lennart PERSSON et André M de ROOS. « Symmetry breaking in ecological systems through different energy efficiencies of juveniles and adults ». *Ecology* 94.7 (2013), p. 1487-1498 (cf. p. 70).

- [Peter+, 2013] Kalista Higini PETER et Ulrich SOMMER. « Phytoplankton cell size reduction in response to warming mediated by nutrient limitation ». *PLoS one* 8.9 (2013), e71528 (cf. p. 28, 98, 100, 102).
- [Pfannkuche+, 1993] Olaf PFANNKUCHE et Karin LOCHTE. « Open ocean pelago-benthic coupling : cyanobacteria as tracers of sedimenting salp faeces ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 40.4 (1993), p. 727-737 (cf. p. 112).
- [Phillips+, 2009] Brennan PHILLIPS, Patricia KREMER et Laurence P MADIN. « Defecation by *Salpa thompsoni* and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean ». *Marine Biology* 156.3 (2009), p. 455-467 (cf. p. 76).
- [Phleger+, 2000] CF PHLEGER, MM NELSON, B MOONEY et PD NICHOLS. « Lipids of Antarctic salps and their commensal hyperiid amphipods ». *Polar Biology* 23.5 (2000), p. 329-337 (cf. p. 119).
- [Pinceel+, 2016] Tom PINCEEL, Bram VANSCHOENWINKEL, Luc BRENDONCK et Falko BUSCHKE. « Modelling the sensitivity of life history traits to climate change in a temporary pool crustacean ». *Scientific Reports* 6.1 (2016), p. 1-5 (cf. p. 36, 54).
- [Pinkerton+, 2020] Matthew H PINKERTON, Moira DÉCIMA, John A KITCHENER, Kunio T TAKAHASHI, Karen V ROBINSON, Robert STEWART et al. « Zooplankton in the Southern Ocean from the continuous plankton recorder : Distributions and long-term change ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 162 (2020), p. 103303 (cf. p. 85).
- [Pitt+, 2014] Kylie A PITT, Ariella Chelsky BUDARF, Joanna G BROWNE et Robert H CONDON. « Bloom and bust : why do blooms of jellyfish collapse ? » *Jellyfish blooms*. Springer, 2014, p. 79-103 (cf. p. 24, 27, 97, 102, 120).
- [Pitt+, 2018] Kylie A PITT, Cathy H LUCAS, Robert H CONDON, Carlos M DUARTE et Ben STEWART-KOSTER. « Claims that anthropogenic stressors facilitate jellyfish blooms have been amplified beyond the available evidence : a systematic review ». *Frontiers in Marine Science* 5 (2018), p. 451 (cf. p. 27, 102).
- [Plum+, 2020] Christoph PLUM, Helmut HILLEBRAND et Stefanie MOORTHI. « Krill vs salps : dominance shift from krill to salps is associated with higher dissolved N : P ratios ». *Scientific reports* 10.1 (2020), p. 1-10 (cf. p. 131).
- [Pocheville, 2015] Arnaud POCHEVILLE. « The ecological niche : history and recent controversies ». *Handbook of evolutionary thinking in the sciences*. Springer, 2015, p. 547-586 (cf. p. 124).
- [Pope+, 1994] J G POPE, John Graham SHEPHERD, J WEBB, A R D STEBBING, Marc MANGEL, Raymond John Heaphy BEVERTON et al. « Successful surf-riding on size spectra : the secret of survival in the sea ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 343.1303 (1994), p. 41-49 (cf. p. 70).
- [Pörtner+, 2019] Hans-Otto PÖRTNER, Debra C ROBERTS, Valérie MASSON-DELMOTTE, Panmao ZHAI, Melinda TIGNOR, Elvira POLOCZANSKA et al. « The ocean and cryosphere in a changing climate ». *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate* (2019) (cf. p. 32).
- [Prowe+, 2012] A E Friederike PROWE, Markus PAHLOW et Andreas OSCHLIES. « Controls on the diversity-productivity relationship in a marine ecosystem model ». *Ecological Modelling* 225 (2012), p. 167-176 (cf. p. 69).
- [Purcell, 2009] Jennifer E PURCELL. « Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research ». *Hydrobiologia* 616.1 (2009), p. 23-50 (cf. p. 97).
- [Purcell, 2012] Jennifer E. PURCELL. « Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations ». *Annual Review of Marine Science* 4.1 (2012), p. 209-235 (cf. p. 27, 76, 102, 111).
- [Purcell+, 2007] Jennifer E PURCELL, Shin-ichi UYE et Wen-Tseng LO. « Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans : a review ». *Marine Ecology Progress Series* 350 (2007), p. 153-174 (cf. p. 102).
- [Quevedo+, 2000] Mario QUEVEDO et Ricardo ANADÓN. « Spring microzooplankton composition, biomass and potential grazing in the central Cantabrian coast (southern Bay of Biscay) ». *Oceanologica Acta* 23.3 (2000), p. 297-310 (cf. p. 71).
- [Quinones+, 2003] Renato A QUINONES, Trevor PLATT et Jaime RODRÍGUEZ. « Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic ». *Progress in Oceanography*. Plankton size-classes, functional groups and ecosystem dynamics 57.3 (2003), p. 405-427 (cf. p. 36, 54).
- [Real, 1979] Leslie A REAL. « Ecological determinants of functional response ». *Ecology* 60.3 (1979), p. 481-485 (cf. p. 34).
- [Reis+, 2020] A L van der REIS, A G JEFFS et S D LAVERY. « From feeding habits to food webs : exploring the diet of an opportunistic benthic generalist ». *Marine Ecology Progress Series* 655 (2020), p. 107-121 (cf. p. 103).
- [Rhein+, 2013] M RHEIN, SR RINTOUL, S AOKI, E CAMPOS, D CHAMBERS, RA FEELY et al. « Observations : Ocean in Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change ». *Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (2013), p. 255-316 (cf. p. 26).

- [Richardson+, 2006] A J RICHARDSON, A W WALNE, A W G JOHN, T D JONAS, J A LINDLEY, D W SIMS et al. « Using continuous plankton recorder data ». *Progress in Oceanography* 68.1 (2006), p. 27-74 (cf. p. 85).
- [Richardson+, 2009] Anthony J RICHARDSON, Andrew BAKUN, Graeme C HAYS et Mark J GIBBONS. « The jellyfish joyride : causes, consequences and management responses to a more gelatinous future ». *Trends in ecology & evolution* 24.6 (2009), p. 312-322 (cf. p. 27, 76, 102, 127).
- [Richardson+, 2008] Anthony J RICHARDSON et Mark J GIBBONS. « Are jellyfish increasing in response to ocean acidification ? ». *Limnology and Oceanography* 53.5 (2008), p. 2040-2045 (cf. p. 27, 102).
- [Righetti+, 2019] Damiano RIGHETTI, Meike VOGT, Nicolas GRUBER, Achilleas PSOMAS et Niklaus E ZIMMERMANN. « Global pattern of phytoplankton diversity driven by temperature and environmental variability ». *Science advances* 5.5 (2019), eaau6253 (cf. p. 125).
- [Riley+, 1946] GORDON A RILEY et Dean F BUMPUS. « Phytoplankton-zooplankton relationships on Georges Bank ». *J. mar. Res* 6.1 (1946), p. 33-47 (cf. p. 33).
- [Rohr+, 2022] Tyler ROHR, Anthony J RICHARDSON, Andrew LENTON et Elizabeth SHADWICK. « Recommendations for the formulation of grazing in marine biogeochemical and ecosystem models ». *Progress in Oceanography* (2022), p. 102878 (cf. p. 119).
- [Romagnan+, 2015] Jean-Baptiste ROMAGNAN, Louis LEGENDRE, Lionel GUIDI, Jean-Louis JAMET, Dominique JAMET, Laure MOUSSEAU et al. « Comprehensive model of annual plankton succession based on the whole-plankton time series approach ». *PLoS One* 10.3 (2015), e0119219 (cf. p. 9).
- [Roos, 1997] André M de ROOS. « A gentle introduction to physiologically structured population models ». *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Springer, 1997, p. 119-204 (cf. p. 36, 54).
- [Roos, 2018] André M. de ROOS. « When individual life history matters : conditions for juvenile-adult stage structure effects on population dynamics ». *Theoretical Ecology* 11.4 (2018), p. 397-416 (cf. p. 54).
- [Roos, 2020] André M. de ROOS. « Effects of life history and individual development on community dynamics : A review of counterintuitive consequences ». *Ecological Research* 35.6 (2020), p. 930-946 (cf. p. 54, 71).
- [Rose+, 2010] Kenneth A ROSE, J Icarus ALLEN, Yuri ARTIOLI, Manuel BARANGE, Jerry BLACKFORD, François CARLOTTI et al. « End-To-End Models for the Analysis of Marine Ecosystems : Challenges, Issues, and Next Steps ». *Marine and Coastal Fisheries* 2.1 (2010), p. 115-130 (cf. p. 71).
- [Ross+, 2008] Robin M ROSS, Langdon B QUETIN, Douglas G MARTINSON, Rich A IANNUZZI, Sharon E STAMMERJOHN et Raymond C SMITH. « 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* 55.18-19 (2008), p. 2086-2105 (cf. p. 131).
- [Roux+, 2013] Jean-Paul ROUX, Carl D van der LINGEN, Mark J GIBBONS, Nadine E MOROFF, Lynne J SHANNON, Anthony D M SMITH et al. « Jellyfication of marine ecosystems as a likely consequence of overfishing small pelagic fishes : lessons from the Benguela ». *Bulletin of Marine Science* 89.1 (2013), p. 249-284 (cf. p. 28, 102, 110, 111, 127).
- [Safi+, 2007] Karl A SAFI, F BRIAN GRIFFITHS et Julie A HALL. « Microzooplankton composition, biomass and grazing rates along the WOCE SR3 line between Tasmania and Antarctica ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 54.7 (2007), p. 1025-1041 (cf. p. 71).
- [Sailley+, 2013] S F SAILLEY, M VOGT, S C DONEY, M N AITA, L BOPP, E T BUITENHUIS et al. « Comparing food web structures and dynamics across a suite of global marine ecosystem models ». *Ecological Modelling* 261 (2013), p. 43-57 (cf. p. 32, 35, 54, 77).
- [Sainmont+, 2014] Julie SAINMONT, Ken H ANDERSEN, Oystein VARPE et André W VISSER. « Capital versus income breeding in a seasonal environment. ». *The American naturalist* 184.4 (2014), p. 466-76 (cf. p. 71).
- [Salihoglu+, 2011] BARIŞ SALIHOGLU, BA FACH et T OGUZ. « Control mechanisms on the ctenophore Mnemiopsis population dynamics : A modeling study ». *Journal of Marine Systems* 87.1 (2011), p. 55-65 (cf. p. 130).
- [San Martin+, 2006] Elena SAN MARTIN, Xabier IRIGOIEN, Harris ROGER P, Ángel López- URRUTIA, Mikhail V ZUBKOV et Jane L HEYWOOD. « Variation in the transfer of energy in marine plankton along a productivity gradient in the Atlantic Ocean ». *Limnology and oceanography* 51.5 (2006), p. 2084-2091 (cf. p. 16).
- [Sanders+, 2014] Richard SANDERS, Stephanie A HENSON, Marja KOSKI, LDLR CHRISTINA, Stuart C PAINTER, Alex J POULTON et al. « The biological carbon pump in the North Atlantic ». *Progress in Oceanography* 129 (2014), p. 200-218 (cf. p. 17).
- [Saraux+, 2019] Claire SARAUX, Elisabeth [Van BEVEREN], Pablo BROSSET, Quentin QUEIROS, Jean-Hervé BOURDEIX, Gilbert DUTTO et al. « Small pelagic fish dynamics : A review of mechanisms in the Gulf of Lions ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 159 (2019), p. 52-61 (cf. p. 72).

- [Sarmiento+, 2006] Jorge Louis SARMIENTO et Nicolas GRUBER. *Ocean biogeochemical dynamics*. Princeton University Press, 2006, p. 503 (cf. p. 17, 18, 112).
- [Sathyendranath+, 2019] Shubha SATHYENDRANATH, Robert J W BREWIN, Carsten BROCKMANN, Vanda BROTHAS, Ben CALTON, Andrei CHUPRIN et al. « An ocean-colour time series for use in climate studies : the experience of the ocean-colour climate change initiative (OC-CCI) ». *Sensors* 19.19 (2019), p. 4285 (cf. p. 86).
- [Scheer+, 2022] Stella Luna SCHEER, A K SWEETMAN, Uwe PIATKOWSKI, Eva K ROHLFER et Henk-Jan T HOVING. « Food fall-specific scavenging response to experimental medium-sized carcasses in the deep sea ». *Marine Ecology Progress Series* 685 (2022), p. 31-48 (cf. p. 98).
- [Schmoker+, 2013] Claire SCHMOKER, Santiago HERNÁNDEZ-LEÓN et Albert CALBET. « Microzooplankton grazing in the oceans : impacts, data variability, knowledge gaps and future directions ». *Journal of Plankton Research* 35.4 (2013), p. 691-706 (cf. p. 13, 53).
- [Scott+, 2014] Finlay SCOTT, Julia L BLANCHARD et Ken H ANDERSEN. « mizer : an R package for multispecies, trait-based and community size spectrum ecological modelling ». *Methods in Ecology and Evolution* 5.10 (2014), p. 1121-1125 (cf. p. 70).
- [Séférian+, 2020] Roland SÉFÉRIAN, Sarah BERTHET, Andrew YOOL, Julien PALMIERI, Laurent BOPP, Alessandro TAGLIABUE et al. « Tracking improvement in simulated marine biogeochemistry between CMIP5 and CMIP6 ». *Current Climate Change Reports* 6.3 (2020), p. 95-119 (cf. p. 112, 113).
- [SerraPompei+, 2020] Camila SERRA-POMPEI, Floor SOUDIJN, André W. VISSER, Thomas KIØRBOE et Ken H. ANDERSEN. « A general size- and trait-based model of plankton communities ». *Progress in Oceanography* 189. August (2020), p. 102473 (cf. p. 37, 54).
- [SerraPompei+, 2022] Camila SERRA-POMPEI, Ben A WARD, Jérôme PINTI, André W VISSER, Thomas KIØRBOE et Ken H ANDERSEN. « Linking plankton size spectra and community composition to carbon export and its efficiency ». *Global Biogeochemical Cycles* (2022), e2021GB007275 (cf. p. 6, 7).
- [Sheldon+, 1972] R W SHELDON, A PRAKASH et W H SUTCLIFFE. « The size distribution of particles in the ocean ». *Limnology and Oceanography* 17.3 (1972), p. 327-340 (cf. p. 8, 36, 40, 54, 58, 82).
- [Siccha+, 2012] Michael SICCHA, Ralf SCHIEBEL, Sabine SCHMIDT et Hélène HOWA. « Short-term and small-scale variability in planktic foraminifera test flux in the Bay of Biscay ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 64 (2012), p. 146-156 (cf. p. 124).
- [Siddons+, 2022] JT SIDDONS, AJ IRWIN et ZV FINKEL. « Graphical Analysis of A Marine Plankton Community Reveals Spatial, Temporal, and Niche Structure of Sub-Communities. Front ». *Mar. Sci* 9 (2022), p. 943540 (cf. p. 12).
- [Siegel, 2000] Volker SIEGEL. « Krill (Euphausiacea) demography and variability in abundance and distribution ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57.S3 (2000), p. 151-167 (cf. p. 131).
- [Small+, 1979] L F SMALL, S W FOWLER et M Y ÜNLÜ. « Sinking rates of natural copepod fecal pellets ». *Marine Biology* 51.3 (1979), p. 233-241 (cf. p. 83).
- [Smetacek+, 2005] Victor SMETACEK et Stephen NICOL. « Polar ocean ecosystems in a changing world ». *Nature* 437.7057 (2005), p. 362-368 (cf. p. 131).
- [Smith KL+, 2014] Jr SMITH KL, A D SHERMAN, C L HUFFARD, P R MCGILL, R HENTHORN, S VON THUN et al. « Large salp bloom export from the upper ocean and benthic community response in the abyssal northeast Pacific : day to week resolution ». *Limnology and Oceanography* 59.3 (2014), p. 745-757 (cf. p. 112).
- [Smith+, 2016] Brian E SMITH, Michael D FORD et Jason S LINK. « Bloom or bust : synchrony in jellyfish abundance, fish consumption, benthic scavenger abundance, and environmental drivers across a continental shelf ». *Fisheries Oceanography* 25.5 (2016), p. 500-514 (cf. p. 103).
- [Smith+, 2008] Craig R SMITH, Fabio C DE LEO, Angelo F BERNARDINO, Andrew K SWEETMAN et Pedro Martinez ARBIZU. « Abyssal food limitation, ecosystem structure and climate change ». *Trends in Ecology & Evolution* 23.9 (2008), p. 518-528 (cf. p. 103).
- [Smith+, 2006] JN SMITH, SB MORAN et EA SPEICHER. « On the accuracy of upper ocean particulate organic carbon export fluxes estimated from <sup>234</sup>Th/<sup>238</sup>U disequilibrium ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 53.5 (2006), p. 860-868 (cf. p. 21).
- [Sommer, 1986] Ulrich SOMMER. « Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates ». *Oecologia* 68.4 (1986), p. 503-506 (cf. p. 70).
- [Song+, 2011] Hongjun SONG, Rubao JI, Charles STOCK, Kelly KEARNEY et Zongling WANG. « Interannual variability in phytoplankton blooms and plankton productivity over the Nova Scotian Shelf and in the Gulf of Maine ». *Marine Ecology Progress Series* 426 (2011), p. 105-118 (cf. p. 14).

- [Soudijn+, 2017] Floor H SOUDIYN et André M de ROOS. « Approximation of a physiologically structured population model with seasonal reproduction by a stage-structured biomass model ». *Theoretical Ecology* 10.1 (2017), p. 73-90 (cf. p. 54).
- [Stamieszkin+, 2015] Karen STAMIESZKIN, Andrew J PERSHING, Nicholas R RECORD, Cynthia H PILSKALN, Hans G DAM et Leah R FEINBERG. « Size as the master trait in modeled copepod fecal pellet carbon flux ». *Limnology and Oceanography* 60.6 (2015), p. 2090-2107 (cf. p. 71, 102).
- [Steinberg+, 2017] Deborah K. STEINBERG et Michael R. LANDRY. « Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle ». *Annual Review of Marine Science* 9.1 (2017), p. 413-444 (cf. p. 1, 4-6, 13, 14, 16, 17, 19-21, 28, 53, 71, 102, 116).
- [Steinberg+, 2015] Deborah K STEINBERG, Kate E RUCK, Miram R GLEIBER, Lori M GARZIO, Joseph S COPE, Kim S BERNARD et al. « Long-term (1993–2013) changes in macrozooplankton off the Western Antarctic Peninsula ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 101 (2015), p. 54-70 (cf. p. 130).
- [Stenvers+, 2021] Vanessa I STENVERS, Helena HAUSS, Karen J OSBORN, Philipp NEITZEL, Véronique MERTEN, Stella SCHEER et al. « Distribution, associations and role in the biological carbon pump of *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) off Cabo Verde, NE Atlantic ». *Scientific reports* 11.1 (2021), p. 1-14 (cf. p. 25, 76, 77).
- [Stock+, 2014] Charles A STOCK, John P DUNNE et Jasmin G JOHN. « Global-scale carbon and energy flows through the marine planktonic food web : An analysis with a coupled physical–biological model ». *Progress in Oceanography* 120 (2014), p. 1-28 (cf. p. 32, 96, 102).
- [Stock+, 2010] Charles STOCK et John DUNNE. « Controls on the ratio of mesozooplankton production to primary production in marine ecosystems ». *Deep-Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 57.1 (2010), p. 95-112 (cf. p. 10, 16, 62).
- [Stone+, 2016] Joshua P STONE et Deborah K STEINBERG. « Salp contributions to vertical carbon flux in the Sargasso Sea ». *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 113 (2016), p. 90-100 (cf. p. 76, 119).
- [Straile, 1997] Dietmar STRAILE. « Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group ». *Limnology and Oceanography* 42.6 (1997), p. 1375-1385 (cf. p. 62).
- [Stukel+, 2019] Michael R STUKEL, Mark D OHMAN, Thomas B KELLY et Tristan BIARD. « 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* (2019), p. 397 (cf. p. 80, 88).
- [Sutherland+, 2022] Kelly R. SUTHERLAND et Anne W. THOMPSON. « Pelagic tunicate grazing on marine microbes revealed by integrative approaches ». *Limnology and Oceanography* 67.1 (2022), p. 102-121 (cf. p. 24, 28, 76, 102, 111, 119, 131).
- [Sutherland+, 2010] Kelly R SUTHERLAND, Laurence P MADIN et Roman STOCKER. « Filtration of submicrometer particles by pelagic tunicates ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107.34 (2010), p. 15129-15134 (cf. p. 24, 28, 48, 49, 76, 81, 102, 119).
- [Svensen+, 2012] Camilla SVENSEN, Christian Wexels RISER, Marit REIGSTAD et Lena SEUTHE. « Degradation of copepod faecal pellets in the upper layer : role of microbial community and *Calanus finmarchicus* ». *Marine Ecology Progress Series* 462 (2012), p. 39-49 (cf. p. 19).
- [Sverdrup+, 1942] Harald Ulrik SVERDRUP, Martin Wiggo JOHNSON, Richard Howell FLEMING et al. *The Oceans : Their physics, chemistry, and general biology*. T. 1087. Prentice-Hall New York, 1942 (cf. p. 8).
- [Sweetman+, 2015] Andrew K SWEETMAN et Annelise CHAPMAN. « First assessment of flux rates of jellyfish carcasses (jelly-falls) to the benthos reveals the importance of gelatinous material for biological C-cycling in jellyfish-dominated ecosystems ». *Frontiers in Marine Science* 2 (2015), p. 47 (cf. p. 76, 102).
- [Sweetman+, 2014] Andrew K SWEETMAN, Craig R SMITH, Trine DALE et Daniel O B JONES. « Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs ». *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281.1796 (2014), p. 20142210 (cf. p. 76, 98, 102, 103, 112).
- [Sweetman+, 2017] Andrew K SWEETMAN, Andrew R THURBER, Craig R SMITH, Lisa A LEVIN, Camilo MORA, Chih-Lin WEI et al. « Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems ». *Elementa : Science of the Anthropocene* 5 (2017) (cf. p. 27, 103, 111).
- [T+, 2022] Horton T., A KROH, S AHYONG, N BAILLY, C B BIELER R. BOYKO, S N BRANDÃO et al. *World Register of Marine Species*. 2022 (cf. p. 84).
- [Tagliabue+, 2017] Alessandro TAGLIABUE, Andrew R BOWIE, Philip W BOYD, Kristen N BUCK, Kenneth S JOHNSON et Mak A SAITO. « The integral role of iron in ocean biogeochemistry ». *Nature* 543.7643 (2017), p. 51-59 (cf. p. 26).

- [Takahashi+, 2015] Kazutaka TAKAHASHI, Tadafumi ICHIKAWA, Chika FUKUGAMA, Misaki YAMANE, Shigeo KAKEHI, Yuji OKAZAKI et al. « In situ observations of a doliolid bloom in a warm water filament using a video plankton recorder : Bloom development, fate, and effect on biogeochemical cycles and planktonic food webs ». *Limnology and Oceanography* 60.5 (2015), p. 1763-1780 (cf. p. 25, 77).
- [Takahashi+, 2013] Kazutaka TAKAHASHI, Tadafumi ICHIKAWA, Hiroaki SAITO, Shigeo KAKEHI, Yasunori SUGIMOTO, Kiyotaka HIDAKA et al. « Sapphirinid copepods as predators of doliolids : their role in doliolid mortality and sinking flux ». *Limnology and Oceanography* 58.6 (2013), p. 1972-1984 (cf. p. 25, 77).
- [Tarling+, 2016] Geraint A TARLING et Sophie FIELDING. « Swarming and behaviour in Antarctic krill ». *Biology and ecology of Antarctic krill*. Springer, 2016, p. 279-319 (cf. p. 130).
- [Thingstad+, 1996] T Frede THINGSTAD, Harry HAVSKUM, Kristine GARDE et Bo RIEMANN. « On the Strategy of 'Eating Your Competitor' : A Mathematical Analysis of Algal Mixotrophy ». *Ecology* 77.7 (1996), p. 2108-2118 (cf. p. 38, 56, 69).
- [Thompson+, 2013] Gustavo A THOMPSON, Estela O DINOFRIO et Viviana A ALDER. « Structure, abundance and biomass size spectra of copepods and other zooplankton communities in upper waters of the Southwestern Atlantic Ocean during summer ». *Journal of Plankton Research* 35.3 (2013), p. 610-629 (cf. p. 36, 54).
- [Thomsen+, 2017] Laurenz THOMSEN, Jacopo AGUZZI, Corrado COSTA, Fabio DE LEO, Andrea OGSTON et Autun PURSER. « The oceanic biological pump : rapid carbon transfer to depth at continental margins during winter ». *Scientific reports* 7.1 (2017), p. 1-10 (cf. p. 27).
- [Tréguer+, 2018] Paul TRÉGUER, Chris BOWLER, Brivaela MORICEAU, Stephanie DUTKIEWICZ, Marion GEHLEN, Olivier AUMONT et al. « Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump ». *Nature Geoscience* 11.1 (2018), p. 27-37 (cf. p. 27).
- [Turner, 2015] Jefferson T TURNER. « Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump ». *Progress in Oceanography* 130 (2015), p. 205-248 (cf. p. 19-21, 83, 116).
- [Vallina+, 2014] Sergio M VALLINA, BA WARD, S DUTKIEWICZ et MJ FOLLOWS. « Maximal feeding with active prey-switching : A kill-the-winner functional response and its effect on global diversity and biogeography ». *Progress in Oceanography* 120 (2014), p. 93-109 (cf. p. 35).
- [Van der Spoel, 1994] S VAN DER SPOEL. « The basis for boundaries in pelagic biogeography ». *Progress in oceanography* 34.2-3 (1994), p. 121-133 (cf. p. 124).
- [Varpe, 2012] Øystein VARPE. « Fitness and phenology : annual routines and zooplankton adaptations to seasonal cycles ». *Journal of Plankton Research* 34.4 (2012), p. 267-276 (cf. p. 7).
- [Varpe+, 2009] Øystein VARPE, Christian JØRGENSEN, Geraint A TARLING et Øyvind FIKSEN. « The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments ». *Oikos* 118.3 (2009), p. 363-370 (cf. p. 71).
- [Vezzulli+, 2022] Luigi VEZZULLI, Jaime MARTINEZ-URTAZA et Rowena STERN. « Continuous Plankton Recorder in the omics era : from marine microbiome to global ocean observations ». *Current Opinion in Biotechnology* 73 (2022), p. 61-66 (cf. p. 10).
- [Vinogradov+, 1953] A\_P VINOGRADOV et al. « The elementary composition of marine organisms ». *Sears Found. Marine Res., Mem* 2 (1953) (cf. p. 21).
- [Von Foerster, 1959] H VON FOERSTER. « Some remarks on changing populations ». *The Kinetics of Cellular Proliferation, Grune and Stratton* (1959), p. 382-407 (cf. p. 36).
- [Waldock+, 2022] Conor WALDOCK, Rick D STUART-SMITH, Camille ALBOUY, William WL CHEUNG, Graham J EDGAR, David MOUILLOT et al. « A quantitative review of abundance-based species distribution models ». *Ecography* 2022.1 (2022) (cf. p. 125).
- [Ward+, 2012] B A WARD, S DUTKIEWICZ, O JAHN et M J FOLLOWS. « A size-structured food-web model for the global ocean ». *Limnology and Oceanography* 57.6 (2012), p. 1877-1891 (cf. p. 32, 35, 38, 54, 56, 77).
- [Ward+, 2011] Ben A WARD, Stephanie DUTKIEWICZ, Andrew D BARTON et Michael J FOLLOWS. « Biophysical Aspects of Resource Acquisition and Competition in Algal Mixotrophs. » *The American Naturalist* 178.1 (2011), p. 98-112 (cf. p. 69).
- [Watkins+, 2011] James WATKINS, Lars RUDSTAM et Kristen HOLECK. « Length-weight regressions for zooplankton biomass calculations—A review and a suggestion for standard equations ». *Technical report* (2011) (cf. p. 85).
- [Whitehouse+, 2009] MJ WHITEHOUSE, A ATKINSON, P WARD, RE KORB, P ROTHERY et S FIELDING. « Role of krill versus bottom-up factors in controlling phytoplankton biomass in the northern Antarctic waters of South Georgia ». *Marine Ecology Progress Series* 393 (2009), p. 69-82 (cf. p. 130).



- [Wilson+, 2022] Jamie D WILSON, Oliver ANDREWS, Anna KATAVOUTA, Francisco DE MELO VIR´, Ros M DEATH, Markus ADLOFF et al. « The biological carbon pump in CMIP6 models : 21st century trends and uncertainties ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119.29 (2022), e2204369119 (cf. p. 112).
- [Wirtz, 2011] Kai W WIRTZ. « Non-uniform scaling in phytoplankton growth rate due to intracellular light and CO<sub>2</sub> decline ». *Journal of Plankton Research* 33.9 (2011), p. 1325-1341 (cf. p. 58).
- [Wright, 2019] Rebecca WRIGHT. « The role of gelatinous zooplankton for marine ecosystems and the carbon cycle ». Thèse de doct. University of East Anglia, 2019 (cf. p. 21, 22, 24, 36, 120).
- [Wright+, 2021] Rebecca M WRIGHT, Corinne LE QUÉRÉ, Erik BUITENHUIS, Sophie PITOIS et Mark J GIBBONS. « Role of jellyfish in the plankton ecosystem revealed using a global ocean biogeochemical model ». *Biogeosciences* 18.4 (2021), p. 1291-1320 (cf. p. 11, 36, 94, 112, 113, 120, 130).
- [Yool+, 2017] Andrew YOOL, Adrian P MARTIN, Thomas R ANDERSON, Brian J BETT, Daniel O B JONES et Henry A RUHL. « Big in the benthos : Future change of seafloor community biomass in a global, body size-resolved model ». *Global Change Biology* 23.9 (2017), p. 3554-3566 (cf. p. 103, 111).
- [Young+, 1994] Craig M YOUNG, Kevin J ECKELBARGER et Kevin ECKELBARGER. *Reproduction, larval biology, and recruitment of the deep-sea benthos*. Columbia University Press, 1994 (cf. p. 103).
- [Zeldis+, 1995] John R ZELDIS, Cabell S DAVIS, Mark R JAMES, Sira L BALLARA, Webber E BOOTH et F Hoe CHANG. « Salp grazing : effects on phytoplankton abundance, vertical distribution and taxonomic composition in a coastal habitat ». *Marine Ecology Progress Series* 126 (1995), p. 267-283 (cf. p. 49, 82, 83).
- [Zhang+, 2013] Lai ZHANG, Uffe Høgsbro THYGESEN, Kim KNUDSEN et Ken Haste ANDERSEN. « Trait diversity promotes stability of community dynamics ». *Theoretical Ecology* 6.1 (2013), p. 57-69 (cf. p. 70).
- [Zhou+, 2010] Meng ZHOU, Francois CARLOTTI et Yiwu ZHU. « A size-spectrum zooplankton closure model for ecosystem modelling ». *Journal of Plankton Research* 32.8 (2010), p. 1147-1165 (cf. p. 36, 37, 54, 70).
- [Zhou+, 2009] Meng ZHOU, Kurt S. TANDE, Yiwu ZHU et Sünnje BASEDOW. « Productivity, trophic levels and size spectra of zooplankton in northern Norwegian shelf regions ». *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 56.21-22 (2009), p. 1934-1944 (cf. p. 36, 54).

# Annexe **A**

Supplementary information for "*Should we account for mesozooplankton reproduction and ontogenetic growth in biogeochemical modeling ?*"

This document contains additional information on the model described in the article with the identifier <https://doi.org/10.1007/s12080-021-00519-5>. References to sections of this document begin with the letter A. All sections are independent.

## A.1 Transition rate

Let  $B(W, t)$  be the biomass distribution across the size spectrum in  $\mu\text{molP L}^{-1} \cdot \text{pg}^{-1}$  with  $W$  the weight in pg of the organisms and  $t$  the time in s. We make the hypothesis that the log-log slope of the size-spectrum is  $-1$  i.e. that

$$B(W, t) = \frac{A(t)}{W},$$

with  $A(t)$  a constant at  $t$  fixed.

Let consider the biomass  $X_s(t)$  of the  $s^{\text{th}}$  size-class for which  $W \in [W_s, W_{s+1}]$ . The biomass  $\Delta X_s(t)$  of individuals transferred from class  $s$  to class  $s+1$ , i.e. exceeding the weight  $W_{s+1}$ , during an infinitesimal time  $\delta t$  is

$$\Delta X_s(t) = \int_{W_{s+1}-\delta W}^{W_{s+1}} B(t, W) dW = A(t) \ln \frac{1}{1 - \frac{\delta W}{W_{s+1}}} = A(t) \frac{\delta W}{W_{s+1}} + o\left(\frac{\delta W}{W_{s+1}}\right), \quad (\text{A.1})$$

where  $\delta W$  is the weight variation of individuals of weight  $W_{s+1}$  during  $\delta t$ . At first order

$$\delta W = g_s(t) W_{s+1} \delta t, \quad (\text{A.2})$$

$g_s$  being the net growth rate of individuals from size class  $s$ .

Combining eq. (A.1) and eq. (A.2) we obtain the following expression for  $\Delta X_s(t)$  :

$$\Delta X_s(t) = A(t) g_s \delta t + o(\delta t).$$

By definition,

$$X_s(t) = \int_{W_s}^{W_{s+1}} B(t, W) dW = A(t) \ln \left( \frac{W_{s+1}}{W_s} \right),$$

so that

$$A(t) = \frac{X_s(t)}{\ln \left( \frac{W_{s+1}}{W_s} \right)},$$

and finally

$$\Delta X_s(t) \sim \frac{1}{\ln \left( \frac{W_{s+1}}{W_s} \right)} X_s(t) g_s(t) \delta t$$

So the proportion of net growth corresponding to individuals changing of size class can be expressed as

$$v_s = \frac{1}{\ln \left( \frac{W_{s+1}}{W_s} \right)}.$$

We consider that weight can be related to length by the allometric relationship :  $W = al^3$  with  $a$  a constant. Also, the width of each size class is  $\Delta \ln(l_s) = \frac{1}{N_s} \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)$  in logarithmic space and is constant. From this we obtain the expression presented in the methods :

$$v_s = v = \frac{N_s}{3 \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right)}.$$

## A.2 Maximal growth rate values

Metazoan size varies in the interval  $[l_{min}, l_{max}]$ . The log-size interval has been splitted in two equals sub-intervals : the lower sizes are microzooplankton, upper sizes are mesozooplankton. The generic formulation of the length factor  $L(l)$ , defined as a function varying linearly from 0 to 1 in the log size space of zooplankton, is

$$L(l) = \frac{\ln \frac{l}{l_{min}}}{\ln \frac{l_{max}}{l_{min}}}.$$

The allometric relation introduced by Hansen in 1997 is defined as

$$g(l) = g_{min} \left( \frac{l}{l_{min}} \right)^{-\alpha}, \quad (\text{A.3})$$

with  $g_{min} = g(l_{min})$  the maximal growth rate and  $\alpha$  an allometric parameter, set to 0.48. Eq. (A.3) can be expressed using the length factor as

$$\ln g(l) = \ln g_{min} - \alpha L(l) \ln \frac{l_{max}}{l_{min}}.$$

We refer to  $L(X)$  as the length factor of a group of organisms  $X$ , and to  $g_X$  as the associated maximal growth rate.  $g_Z$  is considered to be the maximum growth rate of an individual whose log size is in the middle of the log range for microzooplankton. It is set to a value commonly associated with unicellular microzooplankton in biogeochemical models ( $g_Z=2.0$ ). By hypothesis, the mean length factor of microzooplankton is  $\frac{1}{4}$ . We deduce that

$$\ln(g_{min}) = \ln(g_Z) + \frac{\alpha}{4} \ln \frac{l_{max}}{l_{min}}.$$

Given that  $L(U) = \frac{1}{4}$  (see table 3.2 in the main document), we deduce the expression of the allometric rate for the group of organisms  $X$  as a function of  $g_Z$  :

$$\ln g_X = \ln g_Z + \alpha(L(U) - L(X)) \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right). \quad (\text{A.4})$$

Thus, as  $g_M$  is the maximum growth rate of an individual whose log size is in the middle of the log range for mesozooplankton ( $L(M) = \frac{3}{4}$ ), its value in non-allometric-rate models has been computed as

$$\ln g_M = \ln g_Z + \alpha(L(U) - L(M)) \ln \left( \frac{l_{max}}{l_{min}} \right),$$

which gives  $g_M \approx 0.48$ .

### A.3 Model equations

The notations and parameters used are identical to those defined in table 4.1 and table 3.2 of the main document.

**Equations for the no-life-stage model :**

$$\begin{aligned}
 \frac{dR}{dt} &= \underbrace{\tau(C(t) - R)}_{\text{mixing}} - \underbrace{\delta \sum_{i=0}^2 r_{P_i} P_i}_{\text{photosynthesis}} + \underbrace{m\mathcal{M}^2}_{\text{mortality}} + \underbrace{(1 - \beta)(r_{\mathcal{M}}\mathcal{M} + r_{\mathcal{Z}}\mathcal{Z})}_{\text{sloppy feeding}} \\
 \frac{dP_i}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - P_i)}_{\text{mixing}} + \left[ \underbrace{\delta r_{P_i}}_{\text{photosynthesis}} - \underbrace{\rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{T_{\mathcal{Z}}} r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z} + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{T_{\mathcal{M}}} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} \right] \cdot P_i \\
 \frac{d\mathcal{Z}}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - \mathcal{Z})}_{\text{mixing}} + \underbrace{\beta r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z}}_{\text{net growth}} - \underbrace{\frac{\mathcal{Z}}{T_{\mathcal{M}}} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} \\
 \frac{d\mathcal{M}}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - \mathcal{M})}_{\text{mixing}} + \underbrace{\beta r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{net growth}} - \underbrace{m\mathcal{M}^2}_{\text{mortality}}
 \end{aligned}$$

**Equations for the two-life-stage model :**

$$\begin{aligned}
 \frac{dR}{dt} &= \underbrace{\tau(C(t) - R)}_{\text{mixing}} - \underbrace{\delta \sum_{i=0}^2 r_{P_i} P_i}_{\text{photosynthesis}} + \underbrace{m\mathcal{M}^2}_{\text{mortality}} + \underbrace{(1 - \beta)(r_{\mathcal{M}}\mathcal{M} + r_{\mathcal{Z}}\mathcal{Z})}_{\text{sloppy feeding}} \\
 \frac{dP_i}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - P_i)}_{\text{mixing}} + \left[ \underbrace{\delta r_{P_i}}_{\text{photosynthesis}} - \underbrace{\rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{T_{\mathcal{Z}}} r_{\mathcal{Z}} \mathcal{Z} + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{T_{\mathcal{M}}} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} \right] \cdot P_i \\
 \frac{dU}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - U)}_{\text{mixing}} + \underbrace{\beta r_U U}_{\text{net growth}} - \underbrace{\frac{U}{T_{\mathcal{M}}} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} \\
 \frac{dJ}{dt} &= \underbrace{\tau(-J)}_{\text{mixing}} + \underbrace{\beta r_J J}_{\text{net growth}} - \underbrace{\frac{J}{T_{\mathcal{M}}} r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{predation}} + \underbrace{w\beta r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{reproduction}} - \underbrace{v\beta r_J J}_{\text{maturation}} \\
 \frac{d\mathcal{M}}{dt} &= \underbrace{\tau(Q_{min} - \mathcal{M})}_{\text{mixing}} + \underbrace{(1 - w)\beta r_{\mathcal{M}} \mathcal{M}}_{\text{net growth}} - \underbrace{m\mathcal{M}^2}_{\text{mortality}} + \underbrace{v\beta r_J J}_{\text{maturation}}
 \end{aligned}$$

## A.4 Size spectrum derivation

A generic size continuous equation for mesozooplankton can be derived from the Von Foerster equation :

$$\partial_t B(w, t) = \epsilon g(w, t) B(w, t) - \epsilon \partial_w (w g(w, t) B(w, t)) - (\mu(w, t) + \tau) B(w, t), \quad (\text{A.5})$$

where  $B(w, t)$  is the biomass distribution across the size spectrum in  $\mu\text{molP L}^{-1} \cdot \text{pg}^{-1}$ , with  $w$  the weight in pg of the organisms and  $t$  the time in s,  $g(w, t)$  the growth rate in  $\text{s}^{-1}$ ,  $\mu(w, t)$  the mortality in  $\text{s}^{-1}$ ,  $\tau$  the dilution rate in  $\text{s}^{-1}$  and  $\epsilon$  the proportion of growth non allocated to reproduction.

### Size spectrum at equilibrium

The asterisk means that the variable is at equilibrium. Let define an interval  $I = [w_{min}, w_{max}]$  such that  $\mu(w, t) = \bar{\mu}(t) \forall w \in I, \forall t > 0$ . At equilibrium, eq. (A.5) becomes

$$0 = \epsilon g^*(w) B^*(w) - \epsilon \partial_w (w g^*(w) B^*(w)) - (\bar{\mu}^* + \tau) B^*(w). \quad (\text{A.6})$$

**Constant rate case :** If we consider that the grazing rate is not depending on the weight of the organisms on  $I$ , ie that  $g(w, t) = \bar{g}(t) \forall w \in I, \forall t > 0$ , then the integration of eq. (A.6) gives

$$B^*(w) = B_{min} \left( \frac{w}{w_{min}} \right)^{-K}, \quad (\text{A.7})$$

with  $B_{min} = B(w_{min})$  the intercept of the size-spectrum and  $K = \frac{\bar{\mu}^* + \tau}{\epsilon \bar{g}^*}$  the slope of the size-spectrum.

By integrating eq. (A.7) on  $I$ , we can express  $B_{min}$  as a function of  $B_I = \int_I B^*(w) dw$  the total biomass in  $I$  at equilibrium :

$$B_{min} = B_I \frac{w_{min}^{-K} (1 - K)}{w_{max}^{1-K} - w_{min}^{1-K}}.$$

**Allometric rate case :** If we now consider an allometric relation between the growth rate and the weight, ie that  $g(w, t) = g_{min}(t) \left( \frac{w}{w_{min}} \right)^{-\gamma} \forall w \in I, \forall t > 0$ , then the integration of eq. (A.6) gives

$$B^*(w) = B_{min} \left( \frac{w}{w_{min}} \right)^{\gamma} \exp \left[ -\frac{\tilde{K}}{\gamma} \left( \left( \frac{w}{w_{min}} \right)^{\gamma} - 1 \right) \right], \quad (\text{A.8})$$

with  $B_{min} = B^*(w_{min})$  the intercept of the size-spectrum and  $\tilde{K} = \frac{\bar{\mu}^* + \tau}{\epsilon g_{min}^*}$  a curvature parameter.

By integrating eq. (A.8) on  $I$ , we can express  $B_{min}$  as a function of  $B_I = \int_I B^*(w) dw$  the total biomass in  $I$  at equilibrium :

$$B_{min} = B_I e^{-\tilde{K}} \left( w_{min} \int_1^{\tilde{w}} x^{\frac{1}{\gamma}} e^{-\tilde{K}x} dx \right)^{-1},$$

with  $\tilde{w} = \left( \frac{w_{max}}{w_{min}} \right)^{\gamma}$ .

### Application to the twenty-size-class models

The undefined notations and parameters used are identical to those defined in the table 4.1 and table 3.2 of the main document. A density of  $1 \text{ kg} \cdot \text{L}^{-1}$  and a spherical shape are assumed to convert lengths into weights. Parameter values are referenced in table 3.3 of the main document.

In this case,  $I = [200\mu\text{m}, 4000\mu\text{m}] = [4.2 \times 10^6 \text{pg}, 3.3 \times 10^{10} \text{pg}]$ .

Mortality at equilibrium  $\bar{\mu}^*$  is quadratic mortality, so that

$$\bar{\mu}^* = m\mathcal{M}^*$$

where  $m = 0.03$ . Also, as adult reproduces,  $\epsilon = 0.7$ .

In the constant-rate model, we have  $\bar{g}^* = \beta g_{\mathcal{M}} S_{\mathcal{M}}^*$  with  $g_{\mathcal{M}} = 0.47$ . In the allometric-rate model, we have  $g_{min}^* = \beta g_0 S_{\mathcal{M}}^*$  with  $g_0 = 0.97$ .  $g_0$  is computed using equation (A.4) with  $L(X) = \frac{1}{2}$ .

**Complete size spectra :** Using the parameterization defined above, and a value of  $\gamma = \frac{\alpha}{3} = 0.16$  and  $\tau = 0.1$  we computed the theoretical spectra (eq. (A.8) and (A.7), only depending on  $\mathcal{M}$  vs the numerical spectra. Results are shown in figure A.1. Theoretical and numerical size spectra are almost identical. This validates the numerical approximation chosen to simulate the model : on the one hand, the choice of 20 size classes is sufficient, in particular, no distortion of the spectrum due to size discretization is observed. On the other hand, the method used to estimate the transition term  $v$  is valid, although assuming a linear spectrum of slope -1 in log-log space, which is not exactly the case here. A similar approach could make it possible to study the theoretical vs. numerical spectra of microzooplankton. The addition of a term due to the reproduction of mature organisms in Von Foester's equation makes the analysis more complex in this case thus it has not been performed.

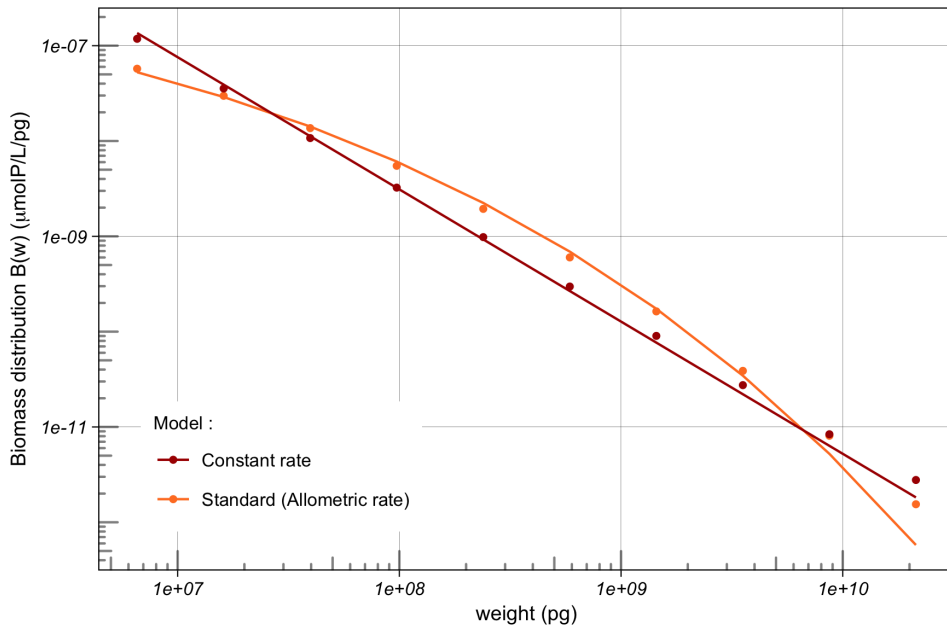


FIGURE A.1 – Theoretical size spectra (lines) vs numerical size spectra (points).

## A.5 Equilibria

We focus on the equilibria in High-Nutrient-Mode. So the chemostat phosphorus content is constant and equals  $C(t) = C^* = C_0$ . It is assumed that  $Q_{min} \ll \min(P^*, Z^*, M^*)$  i.e. that the minimum organism threshold is negligible at equilibrium. In models with reproduction, it is also assumed that protist microzooplankton does not become extinct, i.e. that  $U^* \neq 0$ . The asterisk means that the variable is at equilibrium.

**No-life-stage model :** Based on the hypothesis above, and on the no-life-stage model description in section A.3, the system at equilibrium can be written as

$$\begin{cases} 0 = \tau(C^* - R^*) - \delta \sum_{i=0}^2 r_{P_i}^* P_i^* + m\mathcal{M}^{*2} + (1 - \beta)(r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* + r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^*) \\ 0 = -\tau P_i^* + \left[ \delta r_{P_i}^* - \rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{T_{\mathcal{Z}}^*} r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^* + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \right] \cdot P_i^* \\ 0 = -\tau \mathcal{Z}^* + \beta r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^* - \frac{\mathcal{Z}^*}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \\ 0 = -\tau \mathcal{M}^* + \beta r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* - m\mathcal{M}^{*2} \end{cases} \quad (\text{A.9})$$

**Two-life-stage model :** Based on the hypothesis above, and on the two-life-stage model description in section A.3, the system at equilibrium can be written as :

$$\begin{cases} 0 = \tau(C^* - R^*) - \delta \sum_{i=0}^2 r_{P_i}^* P_i^* + m\mathcal{M}^{*2} + (1 - \beta)(r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* + r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^*) \\ 0 = -\tau P_i^* + \left[ \delta r_{P_i}^* - \rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{T_{\mathcal{Z}}^*} r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^* + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \right] \cdot P_i^* \\ 0 = -\tau U^* + \beta r_U^* U^* - \frac{U^*}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \\ 0 = -\tau J^* + (1 - v)\beta r_J^* J^* - \frac{J^*}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* + w\beta r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \\ 0 = -\tau \mathcal{M}^* + \beta(1 - w)r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* - m\mathcal{M}^{*2} + v\beta r_J^* J^* \end{cases} \quad (\text{A.10})$$

As  $U^* \neq 0$  by hypothesis, the equation for  $U^*$  gives

$$\mathcal{M}^* = T_{\mathcal{M}}^* \frac{\beta r_U^* - \tau}{r_{\mathcal{M}}^*}. \quad (\text{A.11})$$

Given that  $r_{\mathcal{Z}}^* = r_J^* = r_U^*$  (all microzooplankton have identical physiological rates and graze the same preys), and using eq. (A.11) the fourth equation of system (A.10) becomes

$$v\beta r_{\mathcal{Z}}^* J^* = w\beta r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^*. \quad (\text{A.12})$$

Given that  $\mathcal{Z} = U + J$ , we deduce from eq. (A.12) that the two-life-stage model (system (A.10)) has the same equilibrium state as the no-life-stage model (system (A.9)).

**Constant rate model :** We consider only the equation for all juvenile metazoans ( $J$ ), as well as for mature metazoans ( $\mathcal{M}$ ), without detailing the size classes. It is equivalent to use eq. 3.1 and 3.2 from the



main document, except that  $\mathcal{Z}$  is split in  $U$  and  $J$ . So we define  $J$  as  $J = \sum_{i=0}^{N_s/2-1} J_i$ . At equilibrium

$$\begin{cases} 0 = \tau(C^* - R^*) - \delta \sum_{i=0}^2 r_{P_i}^* P_i^* + m\mathcal{M}^{*2} + (1 - \beta)(r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* + r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^*) + (1 - w)\beta r_{A_{max}}^* A_{max}^* \\ 0 = -\tau P_i^* + \left[ \delta r_{P_i}^* - \rho_{P_i, \mathcal{Z}} \frac{1}{T_{\mathcal{Z}}^*} r_{\mathcal{Z}}^* \mathcal{Z}^* + \rho_{P_i, \mathcal{M}} \frac{1}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \right] \cdot P_i^* \\ 0 = -\tau U^* + \beta r_U^* U^* - \frac{U^*}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* \\ 0 = -\tau J^* + \beta r_J^* J^* - \frac{J^*}{T_{\mathcal{M}}^*} r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* + w\beta r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* - v\beta r_{J_{N_s/2-1}}^* J_{N_s/2-1}^* \\ 0 = -\tau \mathcal{M}^* + \beta(1 - w)r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^* - m\mathcal{M}^{*2} + v\beta r_{J_{N_s/2-1}}^* J_{N_s/2-1}^* - (1 - w)\beta r_{A_{max}}^* A_{max}^* \end{cases} \quad . \quad (\text{A.13})$$

We assume that  $A_{max}^* \ll \mathcal{M}^*$ , so that growth closure is negligible, *i.e.*  $(1 - w)\beta r_{A_{max}}^* A_{max}^* \sim 0$ . Using the same hypothesis as for the two-life-stage model ( $U^* \neq 0$  and  $r_{\mathcal{Z}}^* = r_J^* = r_U^* = r_{J_i}^*, \forall i \in [0, N_s/2 - 1]$ ), we obtain that

$$\mathcal{M}^* = T_{\mathcal{M}}^* \frac{\beta r_U^* - \tau}{r_{\mathcal{M}}^*}, \quad (\text{A.14})$$

$$v\beta r_{J_{N_s/2-1}}^* J_{N_s/2-1}^* = w\beta r_{\mathcal{M}}^* \mathcal{M}^*. \quad (\text{A.15})$$

Given that  $\mathcal{Z} = U + J$ , we deduce from eq. (A.15) that the constant-rate model (system (A.13)) has the same equilibrium state as the no-life-stage model (system (A.10)).

**Standard (Allometric) rate model :** For the allometric model, the system is the same as for the constant rate model (A.13), but  $r_{\mathcal{Z}}^* = r_J^* = r_U^* = r_{J_i}^*, \forall i \in [0, N_s/2 - 1]$  is not a valid hypothesis as  $g_{\mathcal{Z}}^* \neq g_J^* \neq g_U^* \neq g_{J_i}^*, \forall i \in [0, N_s/2 - 1]$  (See table 3.2 of the main document). It is therefore unlikely that the allometric model has the same equilibrium states as the 3 other models whatever the set of parameters values is.

## A.6 Characterization of Phase III in the twenty-size-class models

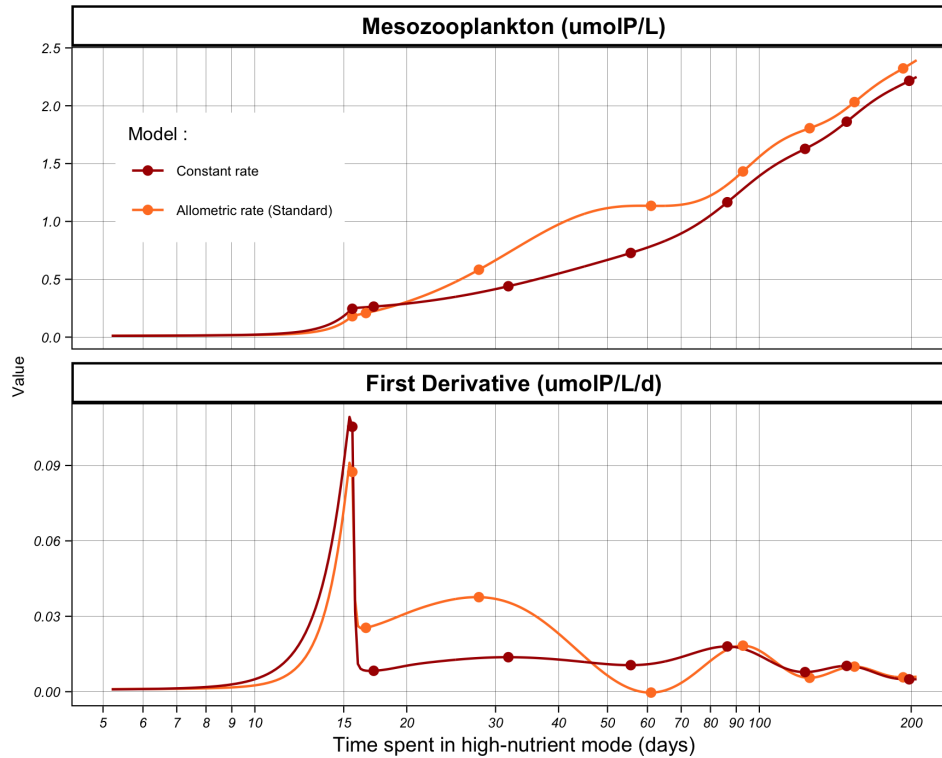


FIGURE A.2 – Temporal dynamics of mesozooplankton biomass and its first temporal derivative in the twenty-size-class models models. Points represents cancellations of the second temporal derivative.

The figure A.2 shows the temporal dynamics of mesozooplankton and its first derivative. It is possible to qualitatively identify the initial rapid growth phase followed by a breakpoint around  $t=15$  days from the concentration curves. The cohort dynamics is also visible for both models but it is difficult to define quantitative indicators characterizing these cohorts from these curves. The first derivative presents much more marked variations in its temporal dynamics : we observe a short growth peak around  $t=15$  days, followed by clear successive waves whose amplitude is progressively damped. The second derivative makes it possible to define indicators that quantitatively characterize these cohorts. We make the arbitrary choice to focus on the first two cohorts (Phase III). Inflection points 3 and 5 are maxima in the first and second cohorts while the fourth inflection point is the minimum between the first two cohorts. Thus, the time position of those third, fourth and fifth cancellation of the second derivative are good candidates to characterize the temporality of the cohort dynamics. Given that, we defined three indicators characterizing Phase III : its amplitude (AP3), its duration (DP3) and its onset (TP3). Let  $d_t\mathcal{M}(t)$  be the first derivative of the mesozooplankton concentration at time  $t$  and  $t_n$  the  $n^{th}$  cancellation of the second derivative. Then :

$$TP3 = t_4$$

$$DP3 = t_5 - t_3$$

$$AP3 = \frac{1}{2} (d_t\mathcal{M}(t_5) + d_t\mathcal{M}(t_3) - 2d_t\mathcal{M}(t_4))$$

The consistency of the values obtained was verified visually for each sensitivity run, and no value was retained when the dynamics of the model did not follow this precise sequence allowing the identification of

Phase III.

# Annexe **B**

## Supporting Information for "*Including filter-feeding gelatinous macrozooplankton in a global marine biogeochemical model : model-data comparison and impact on the ocean carbon cycle*"

### Text B.1

**Nutrients and Oxygen** Map a. (resp. b.) in Fig. B.2 presents the observed (resp. simulated) surface concentrations of nitrates. The model performs particularly well for surface nitrates, with absolute values and simulated spatial patterns very consistent with observations ( $r=0.83$ ). The model performance is very similar for phosphates ( $r=0.83$ ) and sub-surface oxygen ( $r=0.92$ ). For bottom oxygen (2000-4000 m, not shown), performance is reduced, with a Pearson correlation coefficient of only 0.35. Too much oxygen seems to accumulate at the bottom (bias =  $+52 \text{ mmol m}^{-3}$ ).

**Chlorophyll** The modeled annual chlorophyll distribution is compared to OC-CCI satellite observations in Fig. B.2 c. and d. The correspondence between the observed and simulated surface chlorophyll is rather satisfactory ( $r= 0.59$ ). The average value is similar ( $0.37$  vs  $0.42 \text{ mgChl m}^{-3}$ ) and the spatial structure is respected overall. The overall variability is of the same order of magnitude in the model and the observations (standard deviation of  $0.32 \text{ mmol m}^{-3}$  for the model and  $0.64 \text{ mmol m}^{-3}$  for the observations). However, there are some differences. At high latitudes, particularly in the Southern Ocean, the model tends to overestimate the chlorophyll compared to the satellite product. However, satellite chlorophyll may be underestimated by a factor of about 2 to 2.5 by the algorithms deducing chlorophyll concentrations from reflectance as discussed in [Aumont+, 2015].

**Mesozooplankton** Mesozooplankton annual distribution on the top 300 m is compared to the MAREDAT product in Fig. B.2 e. and f. The model performs quite well ( $r=0.45$ ) and fits the observed spatial patterns, and the distribution of high vs low concentration regions. However, it tends to overestimate the low concentrations

and underestimate the high concentrations. Indeed, mesozooplankton variability is slightly reduced in the model (standard deviation of 0.34 vs 0.59 mmol C m<sup>-3</sup> in the observation).

## Text B.2

**Macrozooplankton dynamics :**  $G_X$ , the ingested matter, is depending on food availability to  $X$ . We distinguish two predation behaviours : concentration-dependent grazing and flux feeding.

Concentration-dependent grazing is based on a Michaelis-Menten parameterization with no switching and a threshold [Gentleman+, 2003]. The equation describing the grazing rate of  $X$  on prey  $I$ ,  $g^X(I)$ , is derived as :

$$F^X = \sum_J p_J^X \max(0, J - J_{\text{thresh}}^X) \quad (\text{B.1})$$

$$F_{\text{lim}}^X = \max(0, F^X - \min(0.5F, F_{\text{thresh}}^X)) \quad (\text{B.2})$$

$$g^X(I) = g_m^X \frac{F_{\text{lim}}^X p_I^X \max(0, I - I_{\text{thresh}}^X)}{K_G^X + \sum_J p_J^X J} \quad (\text{B.3})$$

where  $F^X$  is the available food to  $X$ ,  $g_m^X$  is the maximal grazing by  $X$  rate,  $F_{\text{thresh}}^X$  is the feeding threshold for  $X$ ,  $I_{\text{thresh}}^X$  is the group  $I$  threshold for  $X$ ,  $K_G^X$  is the half saturation constant for grazing by  $X$ ,  $p_I^X$  is the  $X$  preference for group  $I$ .

Flux-feeding accounts for particles traps deployed by some zooplankton species [Jackson, 1993]. It is derived as a particles flux depending term, and thus depends on the product of the concentration by the sinking speed :

$$\text{ff}^X(I) = \text{ff}_m^X w_I I \quad (\text{B.4})$$

where  $\text{ff}^H(I)$  is the flux-feeding rate of prey  $X$  on particle  $I$ ,  $\text{ff}^H(I)$  is the maximal flux-feeding rate of prey  $X$  on particle  $I$ ,  $w_I$  is the vertical sinking velocity of  $I$  particles.

For GM :

$$G_{GM}^g = g^{GM}(P) + g^{GM}(D) + g^{GM}(\text{sPOC}) + g^{GM}(\text{bPOC}) + g^{GM}(Z) + g^{GM}(M) \quad (\text{B.5})$$

$$G_{GM}^{\text{maxff}} = \text{ff}^{GM}(\text{bPOC}) + \text{ff}^{GM}(\text{sPOC}) + \text{ff}^{GM}(Ca_{GM}) + \text{ff}^{GM}(Fp_{GM}) + \text{ff}^{GM}(Ca_{FFGM}) + \text{ff}^{GM}(Fp_{FFGM}) \quad (\text{B.6})$$

$$E_{GM}^{\text{ff}} = \frac{G_{GM}^{\text{maxff}}}{G_{GM}^g + G_{GM}^{\text{maxff}}} \quad (\text{B.7})$$

$$G_{GM}^{\text{ff}} = G_{GM}^{\text{maxff}} E_{GM}^{\text{ff}} \quad (\text{B.8})$$

$$G^{GM} = G_{GM}^{\text{ff}} + G_{GM}^g \quad (\text{B.9})$$

$$p_M^{GM} \gg p_D^{GM} = p_Z^{GM} \quad (\text{B.10})$$

with  $E_{GM}^{ff}$  the proportion of filter-feeders,  $G_{GM}^{maxff}$  the potential ingestion by flux feeding,  $G_{GM}^{ff}$  the actual ingestion by flux feeding,  $G_{GM}^g$  the ingestion by concentration dependent grazing and  $p_Y^X$  the  $X$  preference for group  $Y$

For FFGM :

$$G_{FFGM} = g^{FFGM}(P) + g^{FFGM}(D) + g^{FFGM}(POC) + g^{FFGM}(GOC) + g^{FFGM}(Z) + g^{FFGM}(M) \quad (B.11)$$

$$p_D^{FFGM} = p_N^{FFGM} = p_Z^{FFGM} \quad (B.12)$$

For the PISCES-CLG experiment (with FFGM clogging) run, the ingested matter by FFGM  $G_{FFGM}^{CLG}$  is :

$$G_{FFGM}^{CLG} = G_{FFGM} \times F_C(Chl) \quad (B.13)$$

where  $F_C(Chl)$  is the clogging function presented in Eq. 4 of the paper.

**Carcasses dynamics :** Carcasses production by organisms  $X$  ( $=FFGM$  or  $=GM$ ) comes from non predatory quadratic and linear  $X$  mortalities. Loss terms include a temperature dependent term representing remineralization by saprophagous organisms and flux-feeding by GM. Flux feeding includes two terms : the ingested food by GM which is temperature dependent and the non ingested matter fractionated by flux feeding process [Dilling+, 2000], which is assumed to be equal to the ingested portion except the temperature dependency.

$$\begin{aligned} \frac{\partial Ca_X}{\partial t} + w_{Ca_X} \frac{\partial Ca_X}{\partial z} &= m_c^X f_X(T) (1 - \Delta(O_2)) X^2 \\ &+ r^X f_X(T) \left( \frac{X}{K_m + X} + 3\Delta(O_2) \right) X \\ &- E_{GM}^{ff} f_X^{GM}(Ca_X) (1 - \Delta(O_2)) f_{GM}(T) GM \\ &- E_{GM}^{ff} f_X^{GM}(Ca_X) GM \\ &- \alpha f_\alpha(T) Ca_X S14 \end{aligned} \quad (B.14)$$

Where  $\alpha$  is the remineralization rate.

**Fecal pellets dynamics :** Fecal pellets production by organisms  $X$  ( $=FFGM$  or  $=GM$ ) comes from non assimilated food. Loss terms, similarly to carcasses, include a temperature dependent remineralization term and a flux-feeding by GM term.

$$\begin{aligned} \frac{\partial Fp_X}{\partial t} + w_{Fp_X} \frac{\partial Fp_X}{\partial z} &= a^X I_X^g (1 - \Delta(O_2)) f_X(T) X \\ &- E_{GM}^{ff} f_X^{GM}(Fp_X) (1 - \Delta(O_2)) f_{GM}(T) GM \\ &- E_{GM}^{ff} f_X^{GM}(Fp_X) GM \\ &- \alpha f_\alpha(T) Fp_X S15 \end{aligned} \quad (B.15)$$

Where  $a^X$  is the  $X$  assimilation rate.

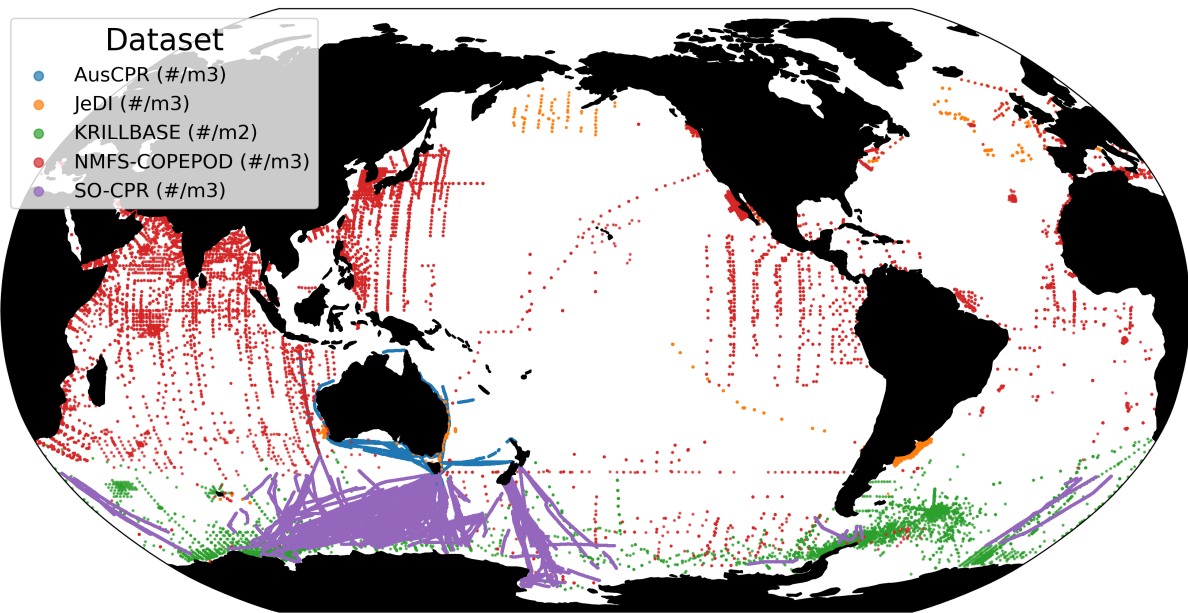


FIGURE B.1 – Map of the FFGM observations in the AtlanECO product. Colors indicate the original dataset.

Class	Order	Genus	Species	Individual weight (mg C ind <sup>-1</sup> )	Source
Thaliacea	Doliolida	<i>Dolioletta</i>	<i>gegenbauri</i>	0.0192	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Pryosomatida	<i>Pryosoma</i>	<i>atlanticum</i>	22.9036	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Brooksia</i>	<i>rostrata</i>	0.0019	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Cyclosalpa</i>	<i>affinis</i>	2.8196	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Cyclosalpa</i>	<i>bakeri</i>	4.7948	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Cyclosalpa</i>	<i>floridana</i>	0.1146	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Cyclosalpa</i>	<i>pinnata</i>	3.473	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Cyclosalpa</i>	<i>polae</i>	0.5262	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>lasis</i>	<i>zonaria</i>	3.9887	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Ihleia</i>	<i>punctata</i>	0.1673	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Pegea</i>	<i>bicaudata</i>	7.9575	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Pegea</i>	<i>confoederata</i>	1.8974	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Pegea</i>	<i>socia</i>	1.6717	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Salpa</i>	<i>aspera</i>	2.9474	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Salpa</i>	<i>cylindrica</i>	0.56	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Salpa</i>	<i>fusiformis</i>	1.33	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Salpa</i>	<i>maxima</i>	3.2305	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Thalia</i>	<i>democratica</i>	0.042	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Thetys</i>	<i>vagina</i>	0.404	[Lucas+, 2014]
Thaliacea	Salpida	<i>Salpa</i>	<i>thompsoni</i>	10.57	[Kjørboe, 2013]

TABLE B.1 – Table of individual weights used for abundance to biomass conversions. For *Salpa thompsoni*, we computed the mean of the corresponding mass measurements of individual zooplankters in table A1 of Kjørboe2013. For all the other species, we used values from Appendix S4 from Lucas2014

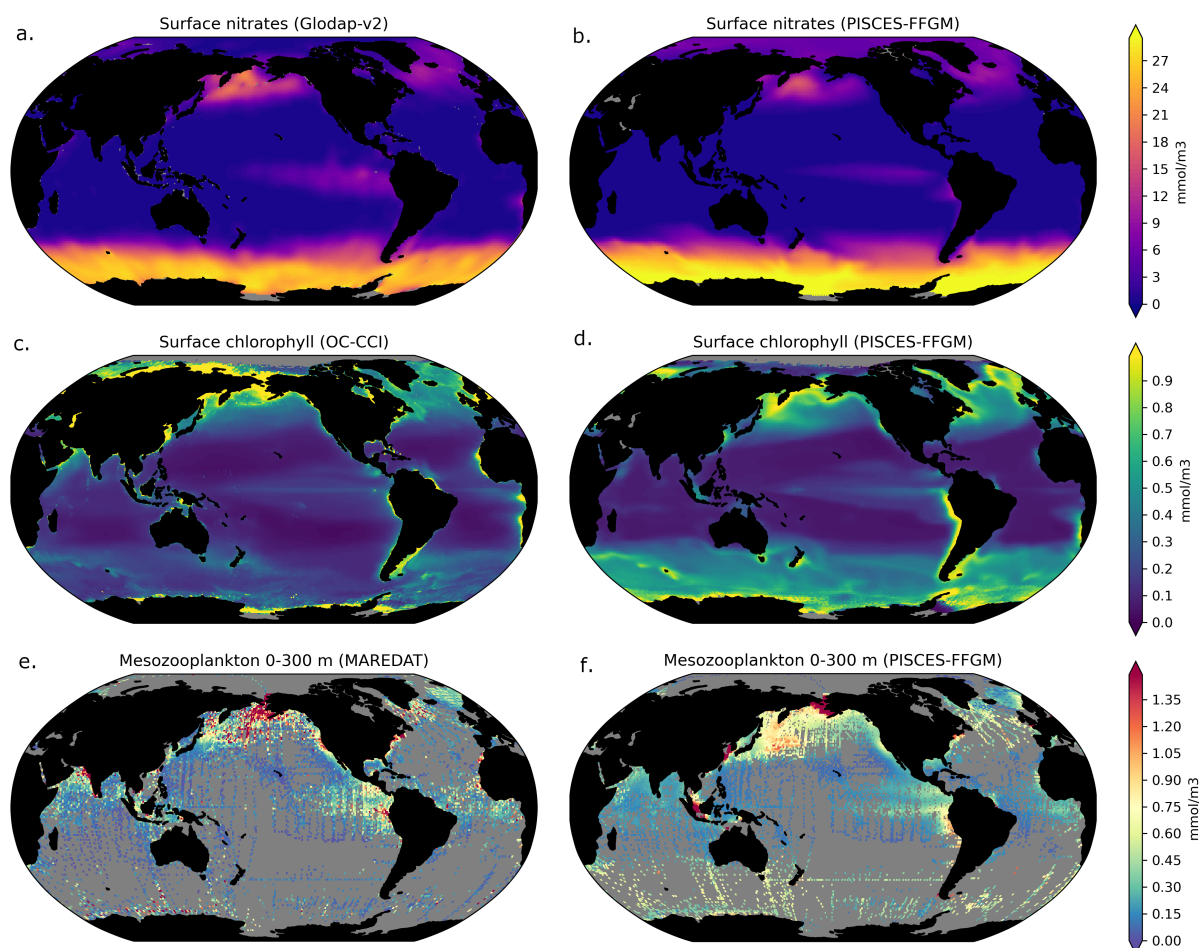


FIGURE B.2 – Comparison between modeled and observed surface nitrates, surface chlorophyll and top 300m mesozooplankton. a. Annual average Glodap-v2 surface nitrates concentration interpolated from observation on 1 degree grid. b. Annual average modeled nitrates concentrations on 1 degree grid. c. Annual average of monthly OC-CCI surface chlorophyll concentration on 1 degree grid. d. Annual average of monthly modeled surface chlorophyll concentrations on 1 degree grid masked for missing monthly observations. e. Annual average of monthly MAREDAT top 100m mesozooplankton concentration observations on 1 degree grid. f. Annual average of monthly modeled mesozooplankton concentrations on 1 degree grid masked for missing monthly observations.



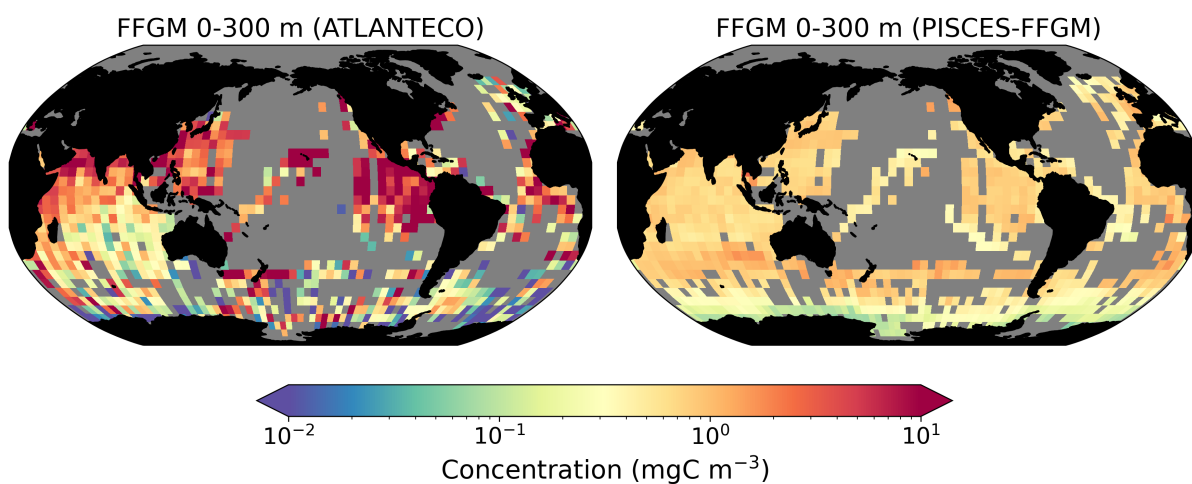


FIGURE B.3 – Comparison between **AtlantECO** observed and **PISCES-CLG** modeled **FFGM biomasses**. The colobars are in logarithmic scale. a. Annual average of monthly observations of FFGM concentrations Atlanteco on 5 degree resolution grid. b. Annual average of monthly modeled FFGM concentrations by PISCES-CLG on 5 degree grid masked for missing monthly observations.

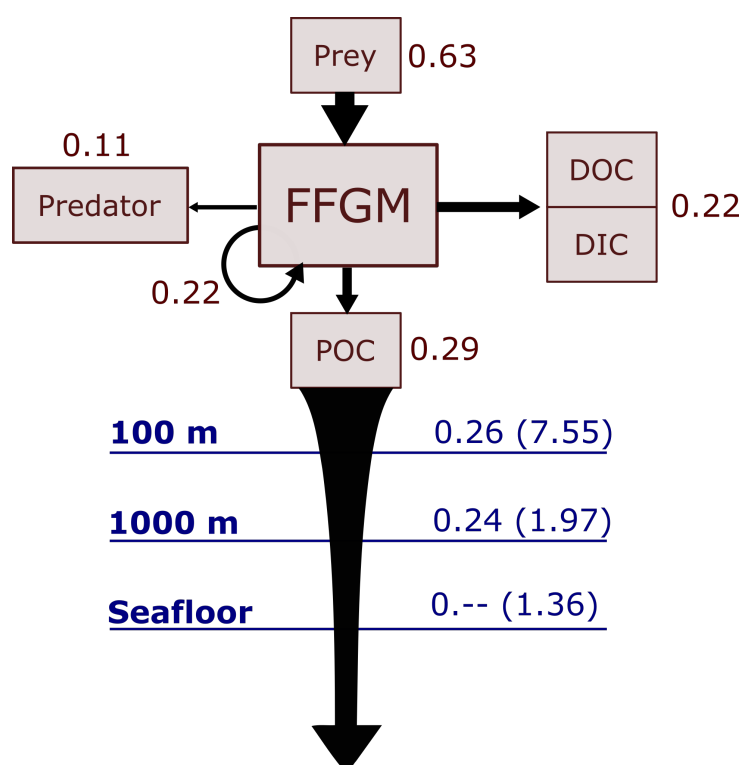


FIGURE B.4 – **Schematic representation of carbon fluxes induced by processes related to GM.** Values are in PgC/year. The upper part of the diagram represents the inflows and outflows of GMs integrated globally over the first 100 meters. The inflow is the grazing on the different prey. The arrow going from GM to GM corresponds to the flux related to growth due to assimilated food. The outflows are : i) the remineralization/non-assimilation processes that go into the dissolved organic carbon (DOC) and dissolved inorganic carbon (DIC) ii) the quadratic and linear mortality terms (directly remineralised in PISCES-FFGM because of the lack of explicit representation of upper level predators) and iii) the production of particular organic carbon (POC) via carcasses and fecal pellets. The lower part of the diagram corresponds to the export of POC linked to the fall of carcasses and fecal pellets of GM. The values in blue correspond to the global annual GM-driven POC flux through the corresponding depth, the values in parenthesis representing the total POC flux (related to FFGM, GM, bPOC and sPOC).

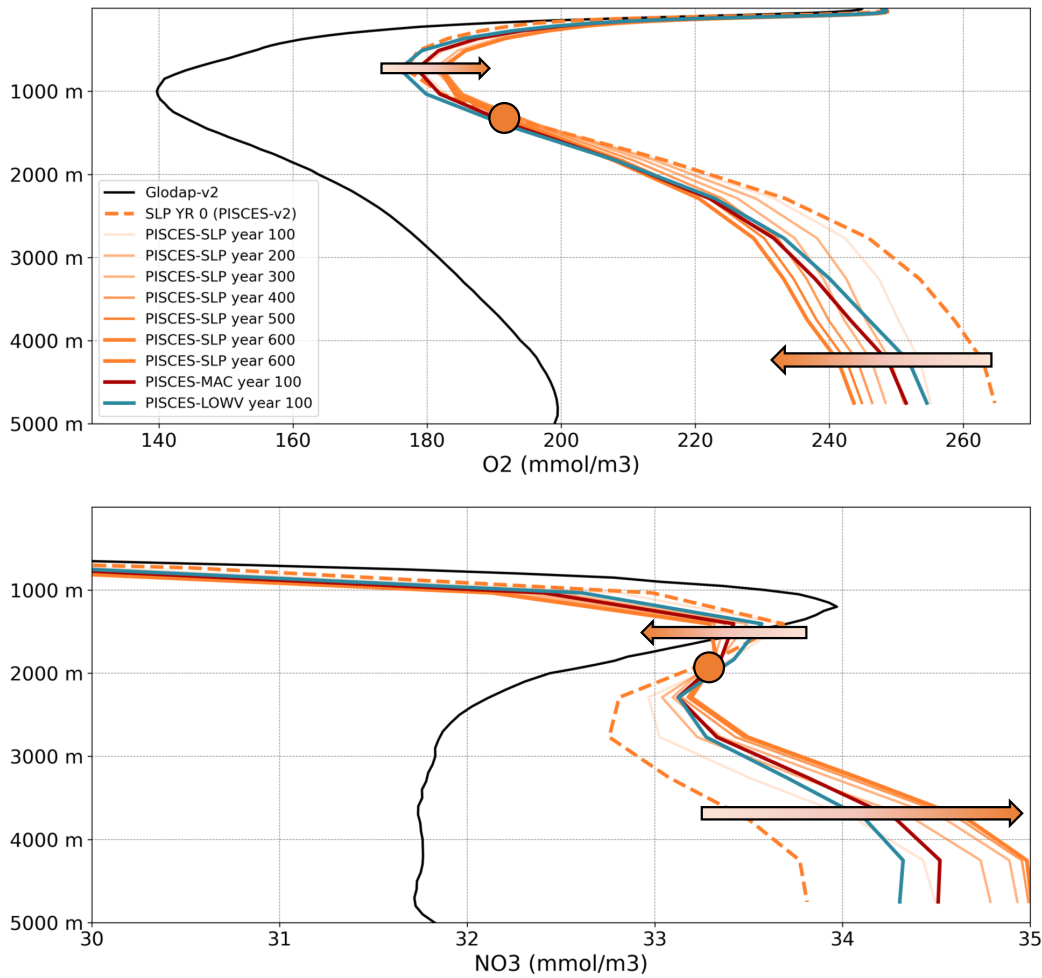


FIGURE B.5 – **Nutrient profiles drift.** Globally averaged vertical profile of nitrate concentrations for the PISCES-FFGM model in orange shading, over 600 years of runs. And for the PISCES-LOWV and PISCES-GM models over 100 years of runs starting from year 500 of PISCES-FFGM (in blue and red). In black are the WOA [Garcia+, 2019b] data. In dotted line the PISCES-v2 reference run after 500 years. The shaded arrows indicate the drift direction for the PISCES-FFGM model.

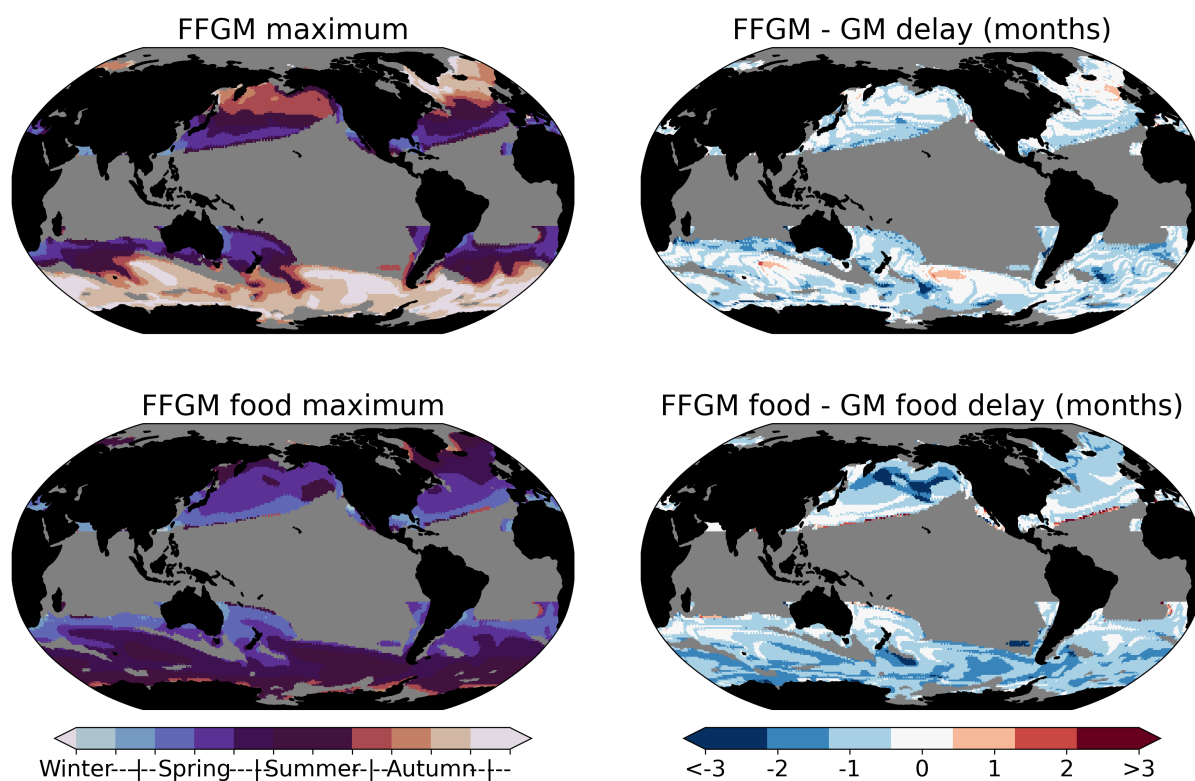


FIGURE B.6 – **Spatial distribution of the annual period of maximum macrozooplankton biomass and maximum food availability.** A filter was applied to keep only the areas at more than  $20^\circ$  latitude from the equator and in which the amplitude of annual biomass variation is higher than 20%. The amplitude is calculated as  $(2 \times (max - min) / (min + max))$  with  $min$  the minimum annual biomass and  $max$  the maximum annual biomass. a. Map of months with maximal FFGM biomass b. Map of lag (in months) between months of maximal FFGM biomass and months of maximal GM biomass c. Map of months with maximal FFGM food availability (calculated as the sum of prey weighted by FFGM preferences for each prey) d. Map of lag (in months) between months with maximal FFGM food availability and months with maximal GM food availability.

# Annexe C

## Supporting information for "*Gelatinous macrozooplankton response to climate change and implications for benthic food supply and global carbon cycle*"

Group of organisms	Nanophytoplankton	Diatoms	Microzooplankton	Mesozooplankton	GM	FFGM	Total
Biomass PD (TgC)	632	84	170	412	90	0	1387
Change in biomass LT-PD (%)	-4.1%	-7.8%	-9.5%	-14.2%	-15.3%	-	-8.7%
Relative abundance PD (-)	0.456	0.060	0.122	0.297	0.065	-	1
Change in relative abundance LT-PD (%)	5.1%	1.0%	-0.9%	-6.0%	-7.3%	-	

TABLE C.1 – PISCES-GM mean global ecosystem biomass and structure over the 1995-2100 period. Values are computed for the present-day (PD;1995-2014). Changes (%) are computed as the difference between long-term (LT ; 2081-2100) and present-day values. P refers to "plankton" in group names. GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton.

Group of organisms	Nanophytoplankton	Diatoms	Microzooplankton	Mesozooplankton	GM	FFGM	Total
Biomass PD (TgC)	481	202	253	243	0	0	1179
Change in biomass LT-PD (%)	0.3%	-13.8%	-10.0%	-13.6%	-	-	-7.2%
Relative abundance PD (-)	0.408	0.171	0.214	0.206	-	-	1
Change in relative abundance LT-PD (%)	8.1%	-7.1%	-3.0%	-6.9%	-	-	-

TABLE C.2 – PISCES-v2 mean global ecosystem biomass and structure over the 1995-2100 period. Values are computed for the present-day (PD;1995-2014). (%) Changes are computed as the difference between long-term (LT ; 2081-2100) and present-day values. P refers to "plankton" in group names. GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton.

Depth	Value	All organisms		GM		FFGM		Total POC
		Small	Large	Ca.	FP	Ca.	FP	
100 m	Flux PD (TgC yr-1)	2607	4789	114	206	0	0	7716
	Change in flux LT-PD (%)	-14.0%	-18.7%	-20.0%	-21.1%	-	-	-17.2%
	Contribution to total POC flux (-)	0.338	0.621	0.015	0.027	-	-	1
	Change in contribution LT-PD % (%)	3.8%	-1.8%	-3.4%	-4.7%	-	-	0.0%
1000 m	Flux PD (TgC yr-1)	126	1292	136	176	0	0	1730
	Change in flux LT-PD (%)	-19.6%	-16.8%	-16.9%	-19.5%	-	-	-17.3%
	Contribution to total POC flux (-)	0.073	0.747	0.078	0.102	-	-	1
	Change in contribution LT-PD % (%)	-2.8%	0.6%	0.5%	-2.6%	-	-	-
Seafloor (>1000 m)	Flux PD (TgC yr-1)	15	145	100	82	0	0	341
	Change in flux LT-PD (%)	-23.2%	-16.5%	-17.4%	-20.1%	-	-	-17.9%
	Contribution to total POC flux (-)	0.043	0.423	0.292	0.241	-	-	1
	Change in contribution LT-PD % (%)	-6.4%	1.7%	0.7%	-2.7%	-	-	-

TABLE C.3 – PISCES-GM mean global particulate organic carbon (POC) fluxes and composition over the 1995-2100 period. Values are computed for the present-day (PD;1995-2014). Changes are computed as the difference between long-term (LT ; 2081-2100) and present-day values. GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton.

Depth	Value	All organisms		GM		FFGM		Total POC
		Small	Large	Ca.	FP	Ca.	FP	
100 m	Flux PD (TgC yr-1)	3747	5009	0	0	0	0	8757
	Change in flux LT-PD (%)	-10.1%	-17.4%	-	-	-	-	-14.3%
	Contribution to total POC flux (-)	0.428	0.572	-	-	-	-	1
	Change in contribution LT-PD % (%)	4.8%	-3.6%	-	-	-	-	-
1000 m	Flux PD (TgC yr-1)	136	1343	-	-	-	-	1479
	Change in flux LT-PD (%)	-20.9%	-17.7%	-	-	-	-	-18.0%
	Contribution to total POC flux (-)	0.092	0.908	-	-	-	-	1
	Change in contribution LT-PD % (%)	-3.6%	0.4%	-	-	-	-	-
Seafloor (>1000 m)	Flux PD (TgC yr-1)	17	162	0	0	0	0	179
	Change in flux LT-PD (%)	-25.5%	-18.1%	-	-	-	-	-18.8%
	Contribution to total POC flux (-)	0.093	0.907	-	-	-	-	1
	Change in contribution LT-PD % (%)	-8.3%	0.9%	-	-	-	-	-

TABLE C.4 – PISCES-v2 mean global particulate organic carbon (POC) fluxes and composition over the 1995-2100 period. Values are computed for the present-day (PD;1995-2014). Changes are computed as the difference between long-term (LT ; 2081-2100) and present-day values. GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton.

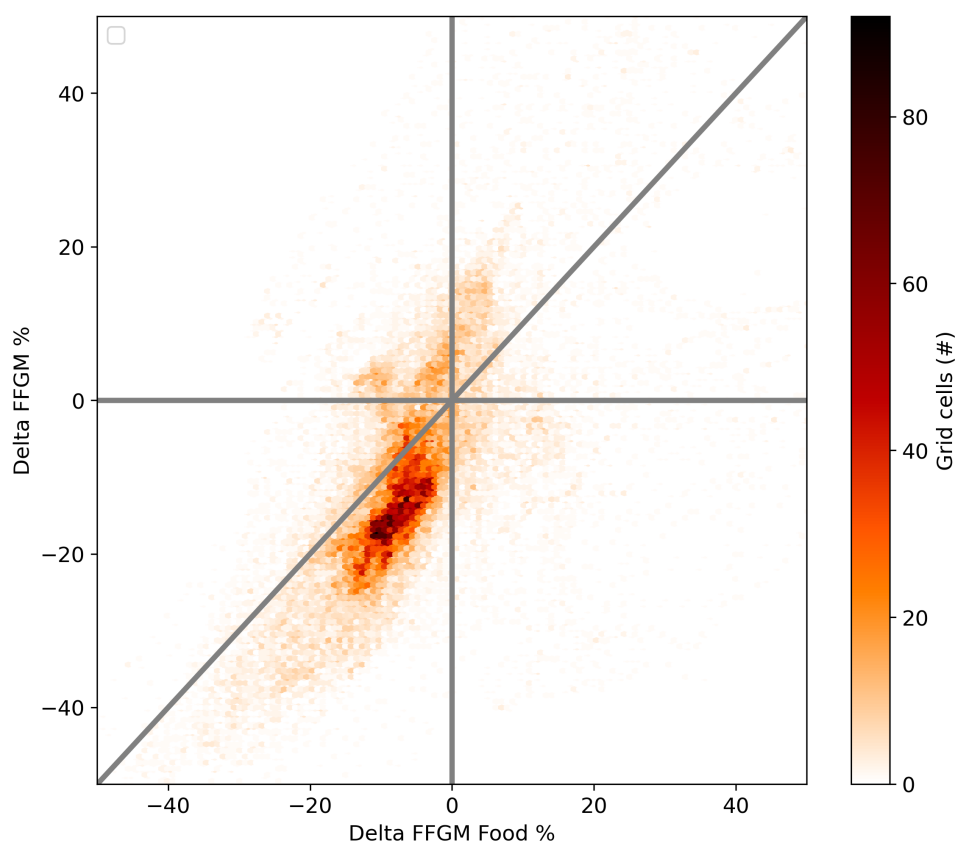


FIGURE C.1 – PISCES-FFGM mean grid cell biomass anomalies of FFGM versus FFGM food. Color indicates points density.

DEPTH	MODEL	VALUE	BIOME						Total
			LC	IC	HC	AO	SO		
100 m	PISCES-FFGM	Flux PD (TgC yr-1)	0.990	1.977	3.419	0.104	0.857	7.348	
		Change in flux LT-PD (%)	-40.4%	-31.5%	-9.0%	15.5%	8.1%	-16.9%	
	PISCES-GM	Flux PD (TgC yr-1)	1.147	2.167	3.449	0.105	0.848	7.716	
		Change in flux LT-PD (%)	-44.0%	-30.3%	-7.4%	18.4%	8.0%	-17.2%	
	PISCES-v2	Flux PD (TgC yr-1)	1.823	2.542	3.404	0.116	0.871	8.757	
		Change in flux LT-PD (%)	-37.1%	-18.4%	-5.8%	17.5%	8.1%	-14.3%	
1000 m	PISCES-FFGM	Flux PD (TgC yr-1)	0.309	0.506	0.955	0.017	0.213	2.000	
		Change in flux LT-PD (%)	-19.8%	-31.0%	-12.5%	-5.9%	10.2%	-15.9%	
	PISCES-GM	Flux PD (TgC yr-1)	0.273	0.442	0.808	0.016	0.191	1.730	
		Change in flux LT-PD (%)	-25.9%	-32.3%	-12.9%	-5.6%	9.8%	-17.3%	
	PISCES-v2	Flux PD (TgC yr-1)	0.253	0.383	0.658	0.018	0.167	1.479	
		Change in flux LT-PD (%)	-31.9%	-27.9%	-14.5%	-15.0%	11.7%	-18.0%	
Seafloor (>1000 m)	PISCES-FFGM	Flux PD (TgC yr-1)	0.095	0.181	0.307	0.009	0.052	0.643	
		Change in flux LT-PD (%)	-17.5%	-29.7%	-9.4%	-12.4%	8.1%	-14.9%	
	PISCES-GM	Flux PD (TgC yr-1)	0.041	0.092	0.168	0.008	0.032	0.341	
		Change in flux LT-PD (%)	-29.7%	-32.4%	-11.8%	-14.6%	5.4%	-17.9%	
	PISCES-v2	Flux PD (TgC yr-1)	0.025	0.047	0.074	0.008	0.025	0.179	
		Change in flux LT-PD (%)	-33.0%	-25.5%	-16.2%	-22.9%	2.0%	-18.8%	

TABLE C.5 – Biome mean global particulate organic carbon (POC) fluxes over the 1995-2100 period. Values are computed for the present-day (PD;1995-2014). Changes are computed as the difference between long-term (LT; 2081-2100) and present-day values (%). GM is generic macrozooplankton, FFGM is filter-feeding gelatinous zooplankton. Total indicate global values.

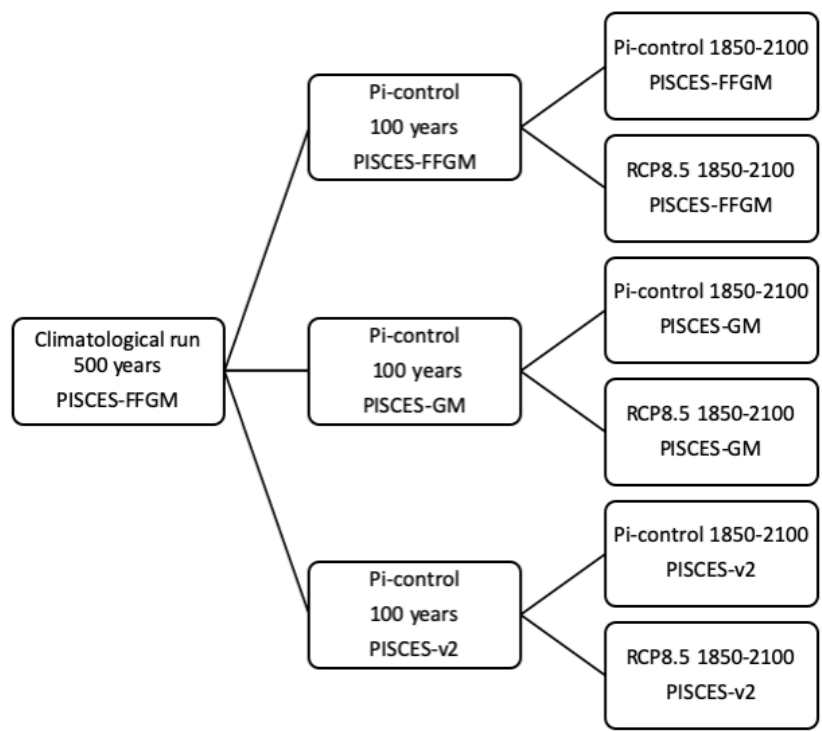


FIGURE C.2 – Schematic representation of simulation experiments.



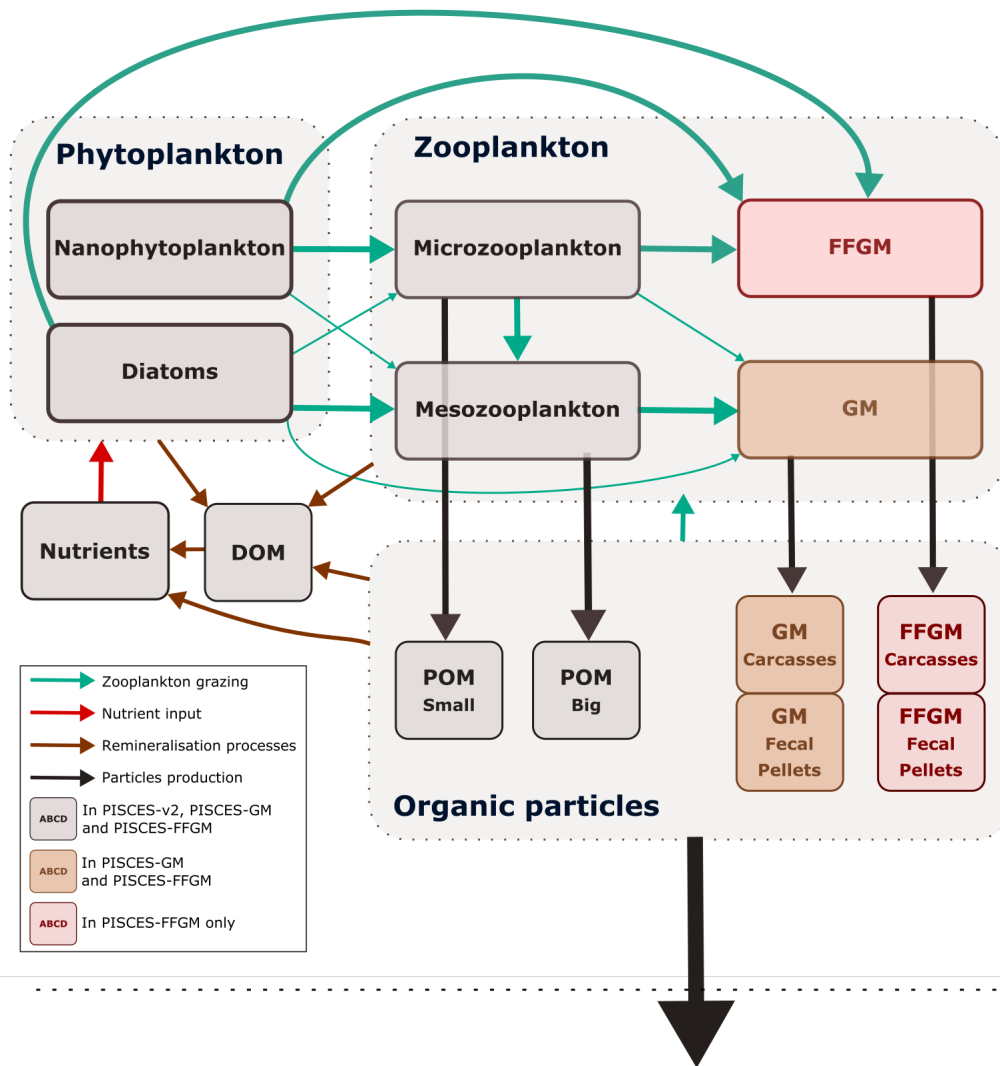


FIGURE C.3 – **Architecture of PISCES-FFGM, PISCES-GM and PISCES-v2.** Adapted from [Clerc+, 2022] This figure only shows the organic components of the model omitting thus oxygen and the carbonate system. This diagram emphasizes trophic interactions (turquoise arrows) as well as particulate organic matter production (black arrows), two processes strongly impacted by the introduction of two new zooplankton groups in PISCES-FFGM (brown and pink boxes). FFGM is for Filter-Feeding Gelatinous Macrozooplankton, GM is for Generic Macrozooplankton, POM is for Particulate Organic Matter, DOM is for Dissolved Organic Matter.

# Annexe **D**

## Présentation de l’outil SOS développé dans le cadre de la campagne océanographique SWINGS



**FIGURE D.1 – Ile Heard-et-MacDonald, Australie, durant un ouragan, lors de la campagne SWINGS** © Corentin CLERC / LMD / LEMAR / LEGOS / CNRS Photothèque

### Objectifs

Dans le contexte de la campagne océanographique SWINGS à laquelle j’ai pu participer, j’ai développé, en collaboration avec les cheffes de mission ainsi que des scientifiques à bord et à terre, un outil d’aide à la navigation. Le document qui suit est le premier chapitre du rapport de la mission SWINGS [Jeandel+, 2021], et présente l’outil en question et son utilisation dans le cadre de cette campagne océanographique.

# I. SOS (SCHEDULER FOR OCEANOGRAPHIC SAMPLINGS), AN INTERACTIVE NAVIGATION TOOL FOR ADAPTIVE CRUISE SCHEDULING

---

## **Principal investigator**

Corentin Clerc

ENS Département de Géosciences, 24 rue Lhomond 75005 Paris

[corentin.clerc@lmd.ens.fr](mailto:corentin.clerc@lmd.ens.fr)

## **Names of other participants**

On board: Sara Sergi (LOCEAN), Lloyd Izard (LOCEAN), Catherine Jeandel (LEGOS) H el ene Planquette (LEMAR),

On shore: Julie Deshayes (LOCEAN), Francesco D'Ovidio (LOCEAN)

## **Abstract**

Sea surface satellite observations and 3D model reanalyses provide substantial information of the near real time oceanographic conditions. In a context of increasing access to network onboard, taking profit of those information for oceanographic cruise scheduling is valuable, especially for adapting scientific cruise scheduling to the high dynamics of the ocean. Scheduler for Oceanographic Samplings (SOS) is a visual and interactive tool that combine position and scientific operation information of a cruise to provide an instant schedule, automatically including and considering the bathymetry of the stations. The sampling strategy can be optimally and quickly adapted directly within the tool based on multiple constraints, ranging from technical constraints of the scientific operations to near real time oceanographic information that are also included in the tool. We present in this report how SOS substantially impacted the SWINGS cruise in term of planification efficiency and sampling quality. Based on this first experimentation, SOS-based cruise scheduling should be considered as a promising strategy for further oceanographic campaigns.

## I.1 Scientific context

Planning plays a central role in the success of an oceanographic cruise. Indeed, scientific relevance of operations is strongly depending on their timing and location. Pre-cruise planning of operations is usually based on an exhaustive exploration of the literature, with a specific focus on past cruises within the zone of interest. Pre-cruise meetings then constrains the cruise schedule depending on scientific interest of each participant and available time. Timing of cruise operations can be roughly estimated using simple parameterization of scientific operations (*e.g.* time for a bathymetric probe deployment) and transit times. This pre-cruise planification is time costly as it is PI-dependent and strongly depending on the bathymetry which need to be set manually.

Due to the intrinsic highly dynamical conditions of the ocean environment, cruise planning schedules have to be constantly adapted to local and real-time environmental conditions (e.g. Nencioli et al., 2011; Pascual et al., 2017). In this context, the Software Package for an Adaptive Satellite-based Sampling for Oceanographic cruises (SPASSO) program has been developed by Doglioli et al. in 2013 and is freely distributed, hoping to be useful for the oceanographic community. SPASSO relies on Lagrangian diagnostics to provide the monitoring of dynamical and biogeochemical structures at the sub-mesoscale (fronts, eddies and filaments), in addition to chlorophyll *a* and sea surface temperature maps. Its diagnostics are based on model predictions and near real-time acquisition of satellite maps. The software configuration is discussed during pre-cruise meetings and once set up, it runs automatically (retrieving data and generating maps), daily. Nencioli et al. (2011) developed the initial codes of the software, and the implementing code for the Lagrangian analysis has been developed by Francesco d'Ovidio (d'Ovidio et al., 2004). The adaptations for the SWINGS cruise are the result of a collaborative effort between Lloyd Iazard, Stéphanie Barrillon, Andrea Doglioli, and Anne Petrenko. Stéphanie Barrillon monitored the program and made sure it kept running during the cruise. Data interpretation and comments were written in daily reports by Julie Deshayes and Francesco d'Ovidio. At sea, the communication with the land team was mainly assured by Sara Sergi, Corentin Clerc, and the cruise's Pls. SPASSO is operated and developed thanks to the support of the SIP (Service Informatique de Pythéas) and, in particular, C.Yohia, J.Lecubin. D.Zevaco et C.Blanpain (Institut Pythéas, Marseille, France)."

SPASSO (<https://spasso.mio.osupytheas.fr/>) has been implemented for adaptive sampling strategy during more than 10 ocean campaigns since 2010.

**Combining on board near real time oceanographic conditions and boat positioning appears as a necessity to optimize the relevancy of operations.**

## I.2 Overview of the project and objectives

As onboard network access is increasing (100Mo per day is a reasonable and reliable value for daily uploads), satellite-based databases provide a promising framework to consider downloading data and monitor oceanographic conditions while at sea. However, to our knowledge, there is no tool combining cruise scheduling of operations and analysis of near real time oceanographic conditions and that is coupled to the bathymetry, an essential constraint for operation duration.

As it appeared as a promising way of considering cruise scheduling, we developed SOS (Scheduler for Oceanographic Samplings), an interactive and automatic tool for pre-cruise and onboard scheduling based on near real time oceanographic conditions. This tool has been developed for the SWINGS cruise, but aims to be shared with the scientific community in order to: 1. Reduce the time allocated to the planning process 2. Increase the relevance of operation positioning during a cruise 3. Allow an improved reactivity to the environmental condition changes (e.g. weather, chlorophyll, mesoscale circulation).

The first version of SOS has been developed between July and December 2020, based on the SWINGS experimental setup planned by C. Jeandel and H. Planquette. A test session simulating the SWINGS cruise was performed in December 2020, in order to evaluate the potential of the tool based on three criteria: it had to be user-friendly (for non-programmer users), adaptive (able to support quick onboard decision-

making while facing a particular situation) and reliable (consistent and exhaustive use of available information to give the best planning estimates). This simulation allowed us to evaluate the ability of the tool to perform adaptive cruise scheduling and the reliability of the SOS configuration for the SWINGS cruise.

Between January and March 2021, onboard SWINGS' adaptive cruise scheduling has been based on SOS. The schedule was updated each 2-day based on near-real time oceanographic condition and time constraints, in presence of the two chief scientists. Satellite data were downloaded on board (exhaustive description of satellite products is provided in section 1.3.2), while processing of model outputs was produced on land and regularly sent on board (LOCEAN, Julie Deshayes). In addition, two colleagues from the LOCEAN (Julie Deshayes and Francesco d'Ovidio) daily received SPASSO analyses and provided optimal recommendations to the PIs when adjusting sampling strategy.

## 1.3 Methodology and sampling strategy

SOS is a RShiny application that provide a visual interface from which you can control all the parameters of the cruise schedule and consult near real time oceanographic conditions. A brief description of the structure of the tool is provided below, a more complete description will be available after the cruise with the open access version of the tool.

### 1.3.1 Schedule

SOS receive as an input a .csv file in which each line represents a station. The following information are provided for each station: name, position, type of station, ship velocity and cast parameters (CTD or *in situ* pump specific parameters).

In the framework of SWINGS, three kinds of operations are included: CTD deployment, *in-situ* pump deployment and transit time.

From the station position, SOS extracts the depth based on the 5-minutes-resolution GEBCO bathymetry. From the bathymetry and input cast parameters (such as cable velocity or number of bottles), SOS computes the expected duration of each cast. This was an important request of the chief scientists.

The transit time is computed from the minimal distance between two points on the WGS84 ellipsoid. The boat velocity is set to 12knt by default, but can be increased or reduced depending on weather conditions or instrument deployment or any other reason.

The complete schedule is obtained by summing the different transit and operation times. SOS provides two distinct outputs: a crew and a complete output. The crew output includes all the necessary information for navigation and operation succession. Both outputs have the form of an excel sheet. SOS also generates an updated map of the stations.

SOS also gives the possibility to modify the input file directly from the visual interface: you can move, remove, add and change any parameter of any station.

Scheduling is therefore continuously updated considering internal factors (operations scheduling, technical problems ...) but also considering external factors as meteorological conditions.

### 1.3.2 Near real time oceanographic conditions

Satellite images and models' outputs are daily downloaded during the cruise. SOS read NetCDF files and put it as a background of the cruise maps, allowing to observe real time updated stations' position with the most recent available oceanographic observations. The different products are described below:

Satellite surface Chlorophyll *a* concentration: estimated from Ocean Color maps produced and distributed by the society *Collecte Localisation Satellites* (CLS).

Sea Surface Temperature gradients: estimated from a satellite product run by the UK's Met Office and distributed by the European Copernicus Marine Environment Monitoring Service (CMEMS; product id: SST\_GLO\_SST\_L4\_NRT\_OBSERVATIONS\_010\_001-TDS).

Sea surface height and geostrophic currents: estimated from an altimetry multi-satellite global product produced by SSALTO/DUACS and distributed by CMEMS (product id: SEALEVEL\_GLO\_PHY\_L4\_REP\_OBSERVATIONS\_008\_047).

Subsurface currents: estimated by the reanalysis product GLORYS current data. The data are averaged over 5 days and integrated over three vertical levels: 0 to 500 m, 500 to 1000 m and 1000 to 2000 m. In addition, the currents estimated at the surface and at the bottom (last vertical level of the model) are also considered.

Ocean fluids dynamics which better appear to suits to SWINGS scientific objectives: evaluation of latitudinal and longitudinal displacement of water masses in order to avoid high mixing regions; Lagrangian dispersion of water masses from shallow topographies or from other regions of interest (as hydrothermal vents). Altimetry-derived geostrophic currents are evaluated with a Lagrangian approach following d'Ovidio et al. (2015).

## 1.4 Preliminary results

Cruise schedule has been largely adjusted all along the SWINGS expedition. Indeed, while the large-scale cruise track has been conserved, at the regional scale station types and positions have largely been adapted to real time environmental conditions. As for instance, new sections have been added around 50 °E and east of 80°E in order to characterize specific currents and water masses, and total number of stations has been increased from 54 to 73 (Figure 1 1). The cruise schedule was modified in many different oceanographic situations, in order to better suits to SWINGS scientific objectives. These include the measurement of current transport or the sampling of trace elements and isotopes advected from specific sources, as continental shelves and islands. In particular, this was the case close to Marion Islands and Heard Islands, following the sampling strategies developed for similar studies in the same region (d'Ovidio et al., 2015; Sanial et al., 2014).

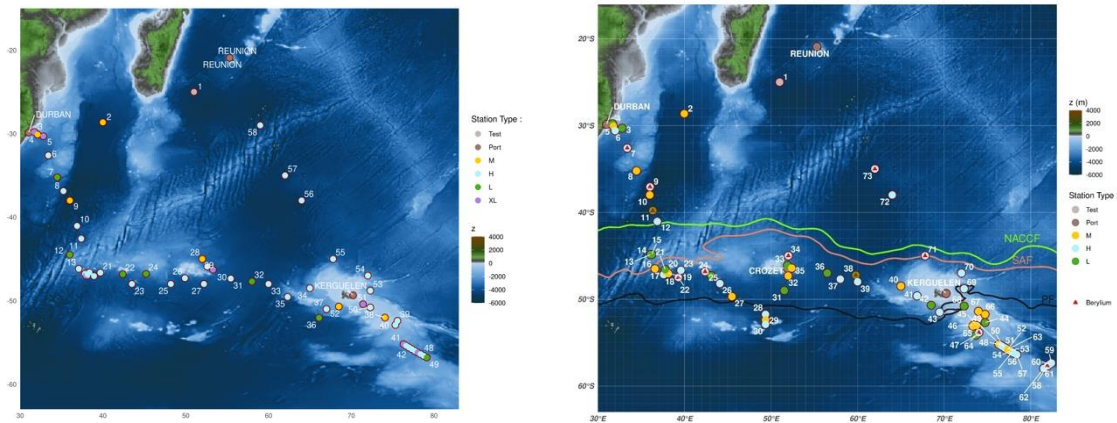


Figure 1 1: Cruise planning map from the SOS tool before the cruise (left) and at the end of the cruise (right). Stations types are classed by colors (“Test”, “Port”, “H”, “M”, “L” and “XL”). Final map of the SWINGS cruise track, edited by Corentin Clerc and Sara Sergi. Locations of Southern Ocean fronts defined by Park et al. (2019) are shown in the right panel: Green, NACCF, North Antarctic Circumpolar Current Front; Pink, SAF: Sub Antarctic Front; Black, PF: Polar Front. Blue points: station H (Hydrology, only one standard CTD deployment); yellow points: station M (medium, one standard CTD, one clean CTD); green points: station L, same as M with in situ pumps and coring); red triangles: <sup>7</sup>Be sampling locations.

The South Africa shelf region provides an interesting study case where the sampling strategy of the SWINGS cruise was suited to many constraints. One of the main objectives of this study region was to estimate the transport of trace elements and isotopes carried by two currents: the southward Agulhas Current and the deep northward Agulhas Undercurrent. The depths of the sampled stations were also an important constraint: stations should have an increased water depth in order to sample different regions of the continental shelf meanwhile the water depths have to been reduced as much as possible in order to avoid time consuming operations (full depth sample are mandatory for deploying all the instruments).

Figure I-2 shows the sampling strategy adopted in order to fit to the objectives and the operational constraints. Positions of stations are illustrated over some oceanographic properties considered with the SOS tool for adjusting the sampling strategy. In particular, the GLORYS reanalysis was used for identifying the two target currents (Figure I-2 A and B), while the chlorophyll *a* concentration and Lagrangian analyses were used as an indicator of transport of sedimentary elements from the continental shelf (Figure I-2 C and D). The latter two were also used for identifying a recirculation region between the coast and 32 °E which has been avoided by the cruise strategy.

The hybrid tool SOS proved its relevance during SWINGS cruise in numerous ways. Taking advantage of the reliable access to the network, it considerably reduced the time allocated to the planning process during the cruise to approximately 3 hours twice a week. The collaboration with modelers strongly increased the reactivity and adaptability of the navigation team. The planning process played an important role in the success of SWINGS, allowing to sample 73 stations instead of the 58 as initially planned. Moreover, those stations are likely to be better positioned than initially, implying a considerable gain in term of quality and relevance of the sampling. Post-cruise evaluation needs to be performed to confirm that assumption.

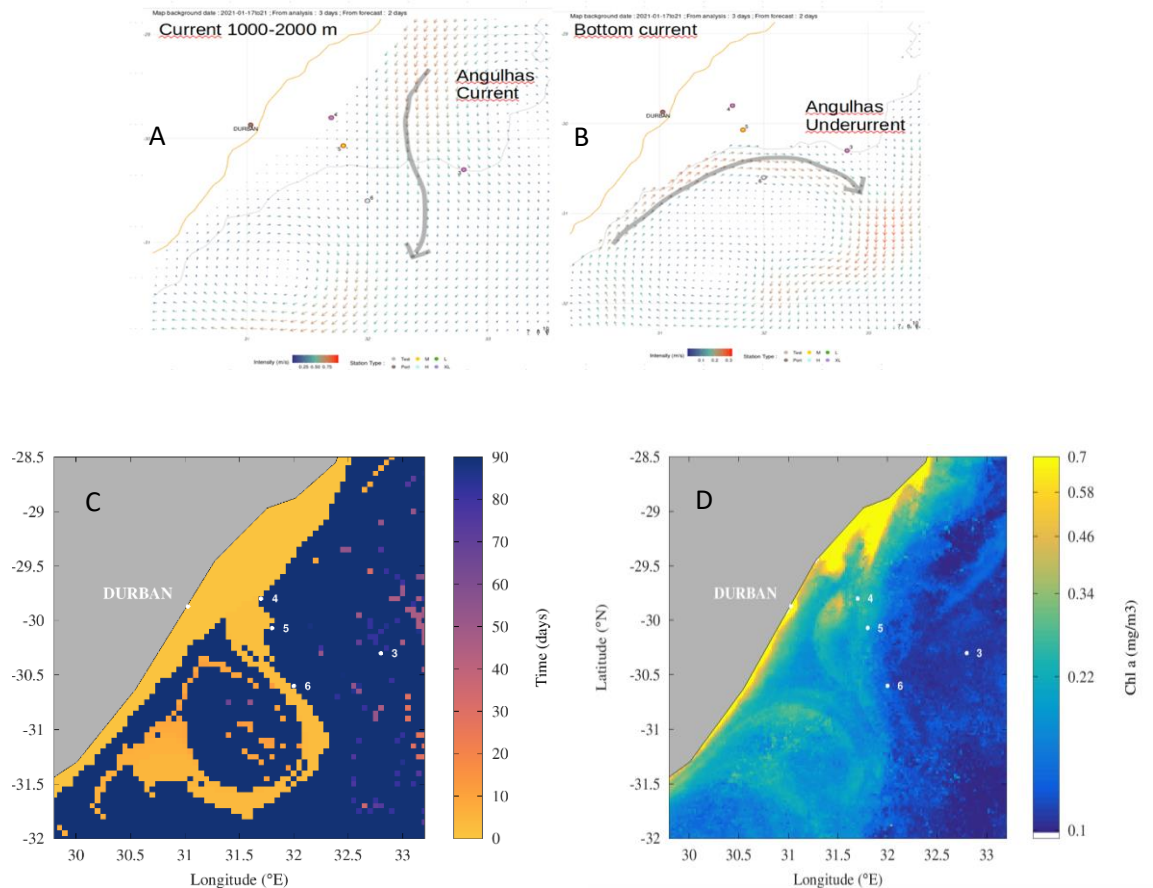


Figure I-2: **Sampling strategy developed during the SWINGS cruise with the SOS tool in the Agulhas Current Region.** (A-B) Identification of the current patterns targeted: the southward Agulhas Current (grey arrow in panel A) and the deep northward Agulhas Undercurrent (grey arrow in panel B). Velocity fields used for identifying the current are issued from GLORYS data averaged between 1000 and 2000 m for the Agulhas Current (panel A) and at the bottom for the Agulhas Undercurrent (panel B) between the 17 and 21 of January, 2021. (C) Distance in time of water masses from the continental shelf (depth shallower than 500 m) since the 17 of January, 2021. (D) Chlorophyll a concentration observed on the 17 of January, 2021. Stations are identified by dots.

## 1.5 Post-cruise sampling analyses and envisioned timeline of working plan, people involved on shore

An open source SOS version should be available once the code is ready to share and under license. A maintenance of the tool will be ensured by the main developer during three years after the campaign.

### References

- Botnikov, V. N. (1963). Geographical position of the Antarctic Convergence Zone in the Antarctic Ocean. Soviet Antarctic Exped. Inform. Bull. 41, 324–327.
- d’Ovidio, F., Fernández, V., Hernández-García, E., & López, C. (2004). Mixing structures in the Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents. *Geophysical Research Letters*, 31(17). <https://doi.org/10.1029/2004GL020328>
- d’Ovidio, F., Della Penna, A., Trull, T. W., Nencioli, F., Pujol, M. I., Rio, M. H., et al. (2015). The biogeochemical structuring role of horizontal stirring: lagrangian perspectives on iron delivery downstream of the Kerguelen plateau. *Biogeosciences* 12, 5567–5581. doi: 10.5194/bg-12-5567-2015
- Doglioli, A. M., Nencioli, F., Petrenko, A. A., Rougier, G., Fuda, J.-L., and Grima, N.: A software package and hardware tools for in situ experiments in a Lagrangian reference frame, *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 30, 1940–1950, <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-12-00183.1>, 2013.
- GEBCO Compilation Group (2020) GEBCO 2020 Grid (doi:10.5285/a29c5465-b138-234d-e053-6c86abc040b9).



- Kim, Y. S. and Orsi, A (2014). On the Variability of Antarctic Circumpolar Current Fronts Inferred from 1992–2011 Altimetry. *Journal of Physical Oceanography*, 44
- Nencioli, F., d'Ovidio, F., Doglioli, A. M., & Petrenko, A. A. (2011). *Geophysical Research Letters*, 38(17).
- Pascual, A., Ruiz, S., Olita, A., Troupin, C., Claret, M., Casas, B., ... & Mason, E. (2017). *Frontiers in Marine Science*, 4, 39.
- Park, Y.-H., Park, T., Kim, T.-W., Lee, S.-H., Hong, C.-S., Lee, J.-H., Rio, M.-H., Pujol, M.-I., Ballarotta, M., Durand, I., & Provost, C. (2019). Observations of the Antarctic Circumpolar Current Over the Udintsev Fracture Zone, the Narrowest Choke Point in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 124(7), 4511–4528. <https://doi.org/10.1029/2019JC015024>
- Sanial, V., van Beek, P., Lansard, B., d'Ovidio, F., Kestenare, É, Souhaut, M., et al. (2014). *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 2227–2237. doi: 10.1002/2013jc009305



## RÉSUMÉ

---

L'objectif de ce doctorat est d'améliorer la compréhension du zooplancton, à savoir les mécanismes contrôlant son développement et ses impacts présents et futurs sur la biogéochimie marine et les écosystèmes. La première partie se focalise sur les caractéristiques du cycle de vie du mésozooplancton et ses impacts sur l'écosystème marin. Elle se base sur un modèle sans dimension spatiale de la zone épipelagique de l'océan. La seconde partie s'attache à caractériser le rôle du macrozooplancton gélatineux filtreur dans le cycle du carbone global en utilisant la composante de biogéochimie marine d'un modèle « Système-Terre ».

Le mésozooplancton, principalement composé de métazoaires, subit d'importants changements de taille et donc de taux métaboliques au cours de son cycle de vie. Au contraire, le microzooplancton, principalement représenté par des protistes, voit son volume au maximum divisé par deux au cours de son cycle de vie, lorsqu'il se divise. En conséquence, ses taux métaboliques évoluent peu par rapport au mésozooplancton. Afin de comprendre l'impact des cycles de vie sur la dynamique du mésozooplancton et ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème planctonique, nous avons utilisé un modèle de chimostat sans dimension spatiale. Dans la version la plus simple, le mésozooplancton est décrit comme des protistes, comme dans la plupart des modèles de la biogéochimie marine. Dans la version la plus complexe, il est décrit par une formulation basée sur la taille incluant une reproduction explicite. Cette dernière formulation a eu un impact important sur le mésozooplancton, en générant une dynamique en cohortes associée à un retard de quelques mois dans la réponse du mésozooplancton à une augmentation soudaine de la disponibilité en proies. En conséquence, la dynamique des plus hauts niveaux trophiques pourrait être affectée par les caractéristiques du cycle de vie du mésozooplancton.

Le macrozooplancton gélatineux filtreur (MGF), à savoir les salpes, les pyrosomes et les doliolides, est un composant essentiel de l'écosystème marin. Son alimentation par filtration lui donne accès à une gamme très large d'organismes, et en particulier à des proies de très petite taille. De plus, la plupart de ces organismes produisent des carcasses et/ou des pelotes fécales qui coulent à des vitesses extrêmement rapides (jusqu'à 1500 mètres par jour) contrairement aux autres organismes zooplanctoniques. Même si ces organismes ne représentent qu'une faible proportion de la biomasse globale (moins de 5%), le flux vertical de matière organique induit pourrait être substantiel. Les travaux effectués permettent d'obtenir une estimation globale de l'influence du MGF sur la biogéochimie marine, basée sur la composante biogéochimie marine PISCES du modèle d'océan NEMO. Le MGF modélisé contribue fortement à l'export de carbone (0.4 PgC/an à 1000m), en particulier dans les régions peu productives (jusqu'à 40% de l'export à 1000m), où il domine le macrozooplancton.

Enfin, des études suggèrent que le changement climatique favorisera les organismes phytoplanctoniques de petite taille (pico-et nanophytoplancton). On peut donc s'attendre à ce que le MGF soit favorisé par rapport au reste du macrozooplancton. Des simulations forcées par un scénario de changement climatique ont permis d'évaluer l'évolution future de l'abondance du MGF et de leur impact sur le cycle du carbone. En particulier, il en résulte que le macrozooplancton gélatineux filtreur joue un rôle tampon sur le flux de carbone organique particulaire profond, le déclin de ce flux étant atténué par sa représentation dans le modèle (-15% entre 2000 et 2100, soit 3% de moins que le déclin de 18% simulé par un modèle sans MGF). En particulier, dans les zones peu productives, donc favorables au MGF mais fortement affectées par le changement climatique, le déclin de ce flux (de -17%) est atténué de 12% par rapport à un modèle sans MGF (estimé à -29%).

## MOTS CLÉS

---

zooplancton, pompe biologique, cycle de vie, tuniciers pélagiques, changement climatique

## ABSTRACT

---

The objective of this PhD is to improve the understanding of zooplankton, namely the mechanisms controlling its development and its present and future impacts on marine biogeochemistry and ecosystems. The first part focuses on the characteristics of the mesozooplankton life cycle and their impacts on the marine ecosystem. It is based on a model without spatial dimension of the epipelagic zone of the ocean. The second part focuses on characterizing the role of filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM) in the global carbon cycle using the marine biogeochemistry component of an "Earth-System" model. Mesozooplankton, mainly composed of metazoans, undergo significant changes in size and thus metabolic rates during their life cycle. On the contrary, microzooplankton, mainly represented by protists, see their volume at most divided by two during their life cycle. Consequently, their metabolic rates change little compared to mesozooplankton. In order to understand the impact of life cycles on the dynamics of mesozooplankton and its consequences on the functioning of the planktonic ecosystem, we used a chemostat model without spatial dimension. In the simplest version, mesozooplankton are described as protists, as in most models of marine biogeochemistry. In the most complex version, they are described by a size-based formulation including explicit reproduction. The latter formulation has a significant impact on mesozooplankton, by generating cohort dynamics associated with a delay of a few months in mesozooplankton response to an increase in prey availability. As a result, the dynamics of the highest trophic levels could be affected by the life history characteristics of mesozooplankton.

Filter-feeding gelatinous macrozooplankton (FFGM), namely salps, pyrosomes and doliolids, are an essential component of the marine ecosystem. Their filter feeding gives them access to a very wide range of organisms, and in particular to very small preys. In addition, most FFGM produce carcasses and/or fecal pellets that sink at extremely fast speeds (up to 1500 m/d) unlike other zooplankton. Although these organisms represent only a small proportion of the overall biomass (less than 5%), the induced organic matter flux could be substantial. The work performed provides a global estimate of the influence of FFGM on marine biogeochemistry, based on the model PISCES, which is the marine biogeochemistry component of the NEMO ocean model. Modeled FFGM strongly contribute to carbon export (0.4 PgC/yr at 1000m), especially in low-productivity regions (up to 40% of export at 1000 m), where they dominate macrozooplankton.

Finally, studies suggest that climate change will favor small phytoplankton (pico- and nanophytoplankton). Therefore, we can expect that FFGM will be favored over other macrozooplankton. Simulations forced by a climate change scenario have allowed to evaluate the future evolution of FFGM distribution and its impact on the carbon cycle. In particular, it was found that filter-feeding gelatinous macrozooplankton plays a buffering role on the deep particulate organic carbon flux, the decline of this flux being mitigated by their representation in the model (-15% between 2000 and 2100, i.e. 3% less than the -18% decline simulated by a model without FFGM). In particular, in low productive areas, where FFGM is favored but that are strongly affected by climate change, the 17% decline in this flux is attenuated by 12% compared to a model without FFGM (estimated at -29%).

## KEYWORDS

---

zooplankton, biological pump, life cycle, pelagic tunicates, climate change