UNIVERSITÉ DE NANTES

FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

———

ÉCOLE DOCTORALE

VÉGÉTAL-ENVIRONNEMENT-NUTRITION-AGROALIMENTAIRE-MER

VENAM

Année 2015

Analyse et modélisation des évolutions à long terme de la biodiversité phytoplanctonique dans les zones côtières sous l'effet des pressions environnementales et anthropiques

———

THÈSE DE DOCTORAT

Discipline : Océanologie Biologique

Spécialité : Biologie et écologie côtières

Présentée
et soutenue publiquement par

Tania HERNÁNDEZ FARIÑAS

Le 10 avril 2015, devant le jury ci-dessous

Président du Jury	M. Sébastien LEFEBVRE, *professeur, Université de Lille 1*
Rapporteur	M. Sylvain DOLÉDEC, *professeur, Université de Lyon 1*
Examinateurs	M. Koen SABBE, *professeur, Université de Gand, Belgique*
	Mme. Valérie DAVID, *maître de conférences, Université de Bordeaux*
	M. Dominique SOUDANT, *docteur, IFREMER Nantes*
Invité	Mme. Catherine BELIN, *ingénieur, IFREMER Nantes*
Directeur de thèse	M. Laurent BARILLÉ, *professeur, Université de Nantes*
Co-directeur de thèse	M. Cédric BACHER, *cadre de recherche, IFREMER Brest*

Remerciements

Une thèse de doctorat demande avant tout un travail ainsi qu'un investissement personnel complet mais toute la réussite qui en découle n'en serait rien sans le soutien et l'implication active de nombreuses personnes que je tiens particulièrement à remercier :

Tout d'abord, j'exprime ma profonde gratitude à M. Cédric Bacher et M. Laurent Barillé, mes directeurs de thèse, sans qui cette thèse n'aurait pas eu lieu. Leurs qualités scientifiques exceptionnelles, leur profonde gentillesse ainsi que leur enthousiasme ont fait que mon travail au quotidien soit toujours agréable, remplie de motivation, ceci malgré les difficultés. Vos conseils avisés m'ont guidé durant ces années tout en restant toujours à l'écoute de mes initiatives personnelles. Merci Cédric, je n'oublierai jamais nos longues heures de discussion toujours enrichissantes que j'ai beaucoup appréciées et votre disponibilité à tout moment, surtout durant cette dernière « ligne droite ». J'ai eu l'immense plaisir de partager une semaine de colloque et de travail avec Laurent, loin en Chine et moins loin au Portugal. J'ai su apprécier votre ouverture d'esprit et votre curiosité pour la gastronomie internationale.

Je remercie également mes encadrants, Dominique Soudant et Catherine Belin. Cette thèse est également le fruit de vos conseils. Merci Dominique, pour vos multiples conseils dans toutes les thématiques qui soient : statistique, programmation, rédaction. Toutes nos conversations sont le témoin de votre plaisir à partager vos connaissances, de votre disponibilité et franchise au quotidien. Merci Catherine pour votre joie de vivre au quotidien et tout l'intérêt que vous avez apporté au travail de recherche effectué.

Je reconnais également en mes directeurs et encadrants le travail et la patiente que demande la correction de plus de 200 pages en français écrites par une hispanophone. J'aurai également appris à force de me tromper que les espèces « n'occurrent » pas, mais « sont rencontrées » sous certaines conditions !

Je souhaiterais ensuite remercier les membres du jury M. Sébastien Lefebvre, M. Sylvain Dolédec, M. Koen Sabbe et Mme. Valérie David pour l'intérêt qu'ils ont porté à mes travaux, et tout particulièrement aux rapporteurs M. Sébastien Lefebvre et M. Sylvain Dolédec pour avoir accepté cette charge.

Durant cette thèse, j'ai eu l'opportunité de m'impliquer dans un travail d'encadrement de Master 2. Mon remerciement suivant revient donc aux quatre personnes qui y étaient également impliqués : Bérengère, Annie, Mathilde et Romain. Tous ces instants autour d'une table à discuter de *Pseudo-nitzschia* m'ont montré toute l'importance et l'efficacité du travail en équipe.

Merci à Raffaele Siano, Luis Lampert, Elisabeth Nézan et Lourenço Ribeiro pour tous nos échanges constructifs et votre expertise en matière de microalgues.

Je tiens à remercier particulièrement tous mes collègues à DYNECO/VIGIES pour leur accueil chaleureux et tous les échanges constructifs que l'on a pu avoir durant ces trois dernières années. La bonne humeur qui règne dans le service n'ont fait que faciliter mon intégration parmi vous mais pour les mêmes raisons le départ fut difficile. Merci à mes collègues du laboratoire de Mer, Molécules et Santé (MMS) pour leur accueil chaleureux.

Je remercie également la Fondation de France et l'IFREMER pour avoir financé cette thèse. Les échanges lors des réunions annuelles de la Fondation de France furent très enrichissants. Il est en de même pour les échanges effectués lors des Journées Scientifiques de l'école doctorale VENAM.

Je tiens à saluer toutes les personnes qui de près ou de loin ont rendu possible l'aboutissement de ce travail. Qu'ils trouvent dans ces mots mes remerciements chaleureux.

Agradezco a todos mis amigos : Laura, que leyó mi artículo en pleno vuelo de avión, Anubis que siempre sabe dar con el buen consejo, a Lisandra que siempre me hace reír con sus deseos de cocina. Gracias a ustedes y a Adrien y Jean Baptiste por haber compartido momentos exquisitos de convivialidad y amistad. Estas palabras de agradecimiento en español os están dirigidas.

Mes derniers remerciements vont à ma famille, qui de près ou de loin a su m'apporter son soutien. À ma mère : sans tous ses efforts je ne serais pas devenue celle que je suis maintenant. J'espère être à la hauteur de ta fierté inconditionnelle. À mon père, qui aurait souhaitai voir sa fille s'épanouir dans sa vie professionnelle je dis : le chemin est long, mais cela ne fait que rendre la fin plus savoureuse. À mes beaux-parents, qui m'ont ouvert leur cœur et m'ont fait rire avec un mélange d'humour normand et du sud-ouest.

Mon dernier et plus fort remerciement s'adresse à mon époux et compagnon de vie Emmanuel. Toi, tu as vécu entièrement ces trois années avec toutes les émotions : du bonheur d'une première publication au plus profond désespoir. Tes encouragements m'ont permis de rester dans la bonne voie. Tu as su te rendre disponible malgré ton travail grandissant pour réviser une énième fois ce travail, pour me donner ton avis critique, pour trouver un bout de code quand le temps venait à me manquer ... Tu es une clé de la réussite de ce travail. Je ne te remercierai jamais suffisamment.

Table des matières

Introduction **1**

Chapitre 1 Introduction des réponses du phytoplancton aux changements environnementaux **5**

1.1 Introduction générale 7
1.2 Écologie du phytoplancton 8
1.2.1 Caractéristiques générales 8
1.2.2 Cycle de vie 9
1.2.3 Distribution spatiale 13
1.2.4 Distribution temporelle 15
1.2.5 Stratégies de vie 17
1.3 Biodiversité 21
1.3.1 Introduction 21
1.3.2 Diversité traditionnelle et application au phytoplancton 21
1.3.3 Diversité fonctionnelle et approches pour le phytoplancton . . . 24
1.3.4 Une autre approche de la diversité : le concept de niche écologique 27
1.3.5 Niveaux d'agrégation taxinomique 29
1.4 Réponses du phytoplancton aux pressions d'origine anthropique 30
1.4.1 Introduction 30
1.4.2 Principales sources de variabilité d'origine anthropique 30
1.4.3 Réponses du phytoplancton aux changements environnementaux 33
1.5 Principales méthodes d'analyse des séries temporelles concernant le phytoplancton marin 46
1.6 Conclusion 50

Chapitre 2 Données et Méthodes **53**

2.1 Le Réseau d'Observation et de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines 55
2.1.1 Protocole d'échantillonnage, d'observation et de dénombrement du phytoplancton, et paramètres environnementaux 56
2.1.2 Sélection et caractéristiques des séries temporelles du phytoplancton et des paramètres environnementaux 57
2.1.2.1 Données phytoplanctoniques 58
2.1.2.2 Paramètres environnementaux 58
2.1.2.3 Profondeur d'échantillonnage 62

2.1.3 Inspection des données phytoplanctoniques 63
2.1.4 Traitement préliminaire des données environnementales 68
2.2 Analyse univariée des séries temporelles : les Modèles Linéaires Dynamiques 69
2.2.1 Du modèle linéaire au modèle linéaire dynamique 69
2.2.2 Modèle utilisé pour l'analyse des séries temporelles 70
2.2.2.1 Interventions 71
2.2.2.2 Identification et traitement des données exceptionnelles 72
2.3 Analyse des structures spatio-temporelles des données phytoplanctoniques par méthodes multi-tableaux 73
2.3.1 De l'Analyse en Composantes Principales à l'Analyse Triadique Partielle 76
2.3.1.1 Interstructure et recherche du compromis 77
2.3.1.2 Analyse du compromis 78
2.3.1.3 Intrastructure 78
2.3.2 Relation communauté phytoplanctonique - environnement . . . 78
2.4 Étude de la niche écologique dans un contexte de changements globaux 81
2.4.1 Estimation de la niche réalisée des taxons phytoplanctoniques . 81
2.4.1.1 Estimation de la niche avec la méthode OMI 83
2.4.1.2 Estimation du chevauchement entre les unités taxinomiques 83

Chapitre 3 Évolution à long terme de la diversité du phytoplancton **87**
3.1 Article 1 : Évolution à long terme de la communauté phytoplanctonique le long de la côte française de l'est de la Manche 89
3.1.1 Introduction 92
3.1.2 Material and methods 94
3.1.2.1 Study area 94
3.1.2.2 Datasets 95
3.1.2.3 Preliminary processing of phytoplankton data 96
3.1.2.4 Data analyses 97
3.1.2.5 Relationships between phytoplankton, environmental factors, and climatic indices 100
3.1.3 Results 101
3.1.3.1 Seasonal patterns in phytoplankton and environmental data 101
3.1.3.2 Long-term trend in diatom and dinoflagellate groups and environmental data based on univariate analysis . 104
3.1.3.3 Long-term changes in the phytoplankton community based on multivariate analysis 105
3.1.3.4 Relationships between phytoplankton community, environmental factors and climatic indices 108
3.1.4 Discussion 111

3.1.4.1 Patterns of phytoplankton community changes 111
3.1.4.2 Links between phytoplankton changes and environmental variables 113
3.1.5 Conclusion and future works 116
3.1.6 Supplementary material 116
3.1.7 Acknowledgements 117
3.2 Analyses à l'échelle du littoral français 118
3.2.1 Présentation des données 118
3.2.2 Objectifs spécifiques 118
3.2.3 Méthodes d'analyse 119
3.2.4 Caractéristiques générales des zones d'étude 119
3.2.5 Caractéristiques des communautés phytoplantoniques 123
3.2.5.1 Description des séries temporelles 123
3.2.5.2 Dynamique saisonnière des principaux groupes phytoplanctoniques 126
3.2.5.3 Représentativité des unités taxinomiques dans un ensemble des lieux de surveillance 126
3.2.6 Tendance sur le long terme de l'abondance des diatomées et des dinoflagellés 130
3.2.7 Étude de la structure temporelle des communautés phytoplanctoniques le long du littoral français 132
3.2.7.1 Structure temporelle commune à l'ensemble des lieux de surveillance du littoral 132
3.2.7.2 Recherche d'une structure temporelle commune à chaque zone d'étude 133
3.2.7.3 Analyse de la stabilité spatiale de la structure temporelle autour du compromis 143
3.2.8 Couplage des tableaux phytoplancton et environnement 143
3.2.9 Robustesse des structures temporelles associées au phytoplancton 148
3.3 Discussion 150
3.3.1 Variabilité spatio-temporelle 150
3.3.2 Variations à long terme des unités taxinomiques du phytoplancton et relation avec les variations de l'environnement 151
3.3.2.1 Similitudes et différences entre les lieux de surveillance 151
3.3.2.2 Hiérarchisation des facteurs explicatifs des changements 153
3.3.3 Conclusions et perspectives 158

Chapitre 4 Niches écologiques réalisées des unités taxinomiques du phytoplancton **161**
4.1 Article 2 : Estimation de la niche écologique réalisée des unités phytoplanctoniques 163
4.1.1 Introduction 166
4.1.2 Materials and methods 169
4.1.2.1 Phytoplankton and environmental datasets 169

4.1.2.2 Study area . . . 170
4.1.2.3 Estimating the realized niche of phytoplankton taxonomic units . . . 174
4.1.3 Results . . . 178
4.1.3.1 Marginality and tolerance of taxonomic units . . . 178
4.1.3.2 Niche overlap . . . 182
4.1.3.3 Relation between niche parameters . . . 182
4.1.4 Discussion . . . 185
4.1.4.1 Main environmental factors shaping the community structure . . . 185
4.1.4.2 Analysis of niche properties . . . 187
4.1.4.3 Potential responses to environmental changes . . . 189
4.1.4.4 Links with life-strategies . . . 190
4.1.4.5 Influence of taxonomic resolution . . . 192
4.1.5 Conclusions . . . 193
4.1.6 Acknowledgements . . . 194
4.2 Compléments d'analyses de la niche réalisée des unités taxinomiques du phytoplancton . . . 195
4.2.1 Influence de la résolution taxinomique dans l'estimation de la niche réalisée des unités taxinomiques . . . 195
4.2.2 Caractérisation de l'espace environnemental occupé par les différentes unités taxinomiques . . . 198
4.2.3 Organisation des unités taxinomiques dans l'espace environnemental . . . 201
4.2.4 Contribution des différentes zones d'étude à la caractérisation de la niche . . . 202
4.2.5 Apports de l'étude de la niche écologique à la relation entre le changement du phytoplancton et les variations du milieu . . . 205
4.2.6 Conclusions et perspectives . . . 206

Chapitre 5 Contribution des microalgues benthiques aux assemblages phytoplanctoniques **209**
5.1 Article 3 : Contribution de formes de vie des microalgues benthiques à la variation temporelle des assemblages de planctoniques dans un système macrotidal . . . 211
5.1.1 Introduction . . . 214
5.1.2 Materials and methods . . . 216
5.1.2.1 Study area . . . 216
5.1.2.2 Phytoplankton datasets . . . 217
5.1.2.3 Environmental datasets . . . 220
5.1.2.4 Statistical analyses . . . 220
5.1.3 Results . . . 222
5.1.3.1 Environmental parameters . . . 222
5.1.3.2 Benthic microalgae contribution to phytoplankton . . . 224

5.1.3.3 Seasonal patterns of microalgal life-forms 226
5.1.3.4 Coupling environmental conditions to taxonomic units abundances 231
5.1.4 Discussion 234
5.1.4.1 Benthic microalgae contribution to pelagic systems . . 234
5.1.4.2 Seasonal signal of microalgae life-forms 236
5.1.4.3 Ecological consequences of the different life-form resuspension 238
5.1.5 Conclusions 240
5.1.6 Acknowledgements 240

Chapitre 6 Conclusions générales et perspectives **241**
6.1 Variations des communautés phytoplanctoniques 243
6.2 Niche écologique : intérêt, limites et perspectives 249
6.3 Méthodes d'analyse : intérêt, limites et perspectives 254
6.4 Autres approches complémentaires dans l'étude du phytoplancton . . . 255
6.4.1 Phénologie et résolution temporelle 255
6.4.2 Structure des communautés et nouvelles méthodes d'identification 256
6.4.3 Vers une approche fonctionnelle de la diversité 257
6.4.4 Intégration des données environnementales et écologiques 258
6.5 Axes futurs de recherche 259

Bibliographie **263**

Annexe A Information supplémentaire : Article 1 **3**

Annexe B Analyses à l'échelle du littoral français **9**
B.1 Contexte hydrologique 9
B.2 Unités taxinomiques utilisées dans l'analyse (ATP) 14
B.3 Valeurs de l'indice IndVal calculé sur l'ensemble d'unités taxinomiques 19
B.4 Intrastructure de l'ATP 22
B.5 Robustesse des structures temporelles associées au phytoplancton . . . 24

Annexe C Information supplémentaire : Article 2 **31**

Annexe D Information supplémentaire : Article 3

Table des figures

1.1 Espèces représentatives des groupes composant le phytoplancton marin. 10
1.2 Différentes échelles de taille du phytoplancton relative à des organismes et des objets macroscopiques. 11
1.3 Modèle schématique des facteurs physiques et biologiques influençant le phytoplancton. 12
1.4 Représentation des cycles saisonniers du phytoplancton et des herbivores à différentes latitudes. 16
1.5 Modèles d'organisation du phytoplancton. 17
1.6 Représentation de l'organisation CSR avec les gradients de turbulence et concentration en sels nutritifs. 18
1.7 Typologie des traits du phytoplancton. 27
1.8 Représentation schématique de la niche écologique dans un espace environnemental. 28
1.9 Schéma conceptuel des réponses et impacts sur les écosystèmes des multiples facteurs de stress. 33
1.10 Réponses possibles de trois espèces du phytoplancton aux changements de leur environnement. 34
1.11 Réponse prévue du phytoplancton à la hausse de la température des océans. 36
1.12 Série temporelle de la moyenne hivernale (*i.e.* janvier à mars) de l'indice climatique Oscillation Nord Atlantique et de la moyenne annuelle de l'indice Oscillation Multidécennale de l'Atlantique. 37

2.1 Localisation des neuf Laboratoires Environnement Ressources de l'IFREMER implantés sur douze sites des trois façades de la France métropolitaine. 57
2.2 Nombre de mesures disponibles pour les lieux de surveillance avec des séries temporelles FLORTOT sélectionnées et pour les paramètres : température, salinité, turbidité, sels nutritifs, chlorophylle *a* et FLORTOT. 62
2.3 Fréquence d'apparition de l'espèce *Dinophysis sacculus* et du genre *Dinophysis* entre 1987 et 2013 dans quatre lieux de surveillance REPHY le long de la côte Atlantique et Méditerranéenne. 65
2.4 Fréquence d'apparition des taxons liés au genre *Pseudo-nitzschia* entre 1987 et 2013 à la station Le Croisic (a). 66
2.5 Variation du nombre de taxons identifiés entre 1987 et 2013 à « Le Croisic » 67

2.6 Série temporelle hypothétique (Y_t) avec une décomposition « tendance + saisonnalité » (μ_t et S_t). 70
2.7 Structure du tableau extrait de la base de données Quadrige2 ainsi que l'organisation des tableaux par rapport aux objectifs d'étude. 74
2.8 Utilisation de la méthode ATP (Analyse Triadique Partielle) pour l'étude des typologies temporelles de la communauté phytoplanctonique. 75
2.9 Représentation des matrices utilisées dans une ACP centrée. 76
2.10 Organisation des données pour le couplage phytoplancton-environnement. 79
2.11 Représentation schématique des étapes de l'Analyse Triadique Partielle. 80
2.12 Distribution des observations des genres *Skeletonema* et *Leptocylindrus* le long d'un gradient de température ainsi que les courbes de densité pondérée par l'abondance de deux genres. 82
2.13 Représentation schématique des étapes suivies pour quantifier le chevauchement entre la niche de deux unités taxinomiques. 85

3.1 Location of the phytoplankton sampling stations in the Bay of Somme and Boulogne transects (English Channel) and Dunkerque transect (southern Bight of the North Sea). 95
3.2 Pathways of statistical analyses followed in this study. 98
3.3 Median monthly abundance of the main phytoplankton taxonomic groups in the three transects between 1992 and 2011. 102
3.4 Box-and-whisker plot of the annual variation of physico-chemical measurements between 1992 and 2011 at Dunkerque, Boulogne, and the Bay of Somme. 103
3.5 Long-term trends of diatoms and dinoflagellates abundances, and proportion of dinoflagellates relative to diatoms between 1992 and 2011 in three sampling sites. 105
3.6 Long-term trends of DIN, phosphates, silicates concentration, and salinity between 1992 and 2011 at Dunkerque (Site DK4), Boulogne (Site BL2), and Bay of Somme (SOM1). 106
3.7 PTA results conducted on the phytoplankton community data from ten sampling stations with the periods 1992–2001, 2002–2007, and 2008–2011. 107
3.8 Long-term trend in the abundance of four selected taxonomic units over the sampling period at the Bay of Somme, the transect showing the most pronounced variations. 109
3.9 RDA of phytoplankton units between 1992 and 2011. 110
3.10 Localisation des lieux de surveillance pris en compte dans les analyses. 120
3.11 Médiane, quartile inférieur et supérieur de la concentration en chlorophylle *a* (Chl a), de la température, de la salinité et de la turbidité mesurées sur 19 lieux de surveillance le long de la côte française. 121
3.12 Série temporelle de l'abondance totale du phytoplancton sur chaque lieu de surveillance. 125
3.13 Dynamiques saisonnières des groupes de diatomées, dinoflagellés et autres. 128

3.14 Variation temporelle de l'abondance du groupe des diatomées sur 19 lieux de surveillance le long de la côte française. 130
3.15 Variation temporelle de l'abondance du groupe des dinoflagellés sur 19 lieux de surveillance le long de la côte française. 131
3.16 Périodes où le groupe des diatomées et des dinoflagellés augmente (rouge) ou diminue (bleu) significativement. 132
3.17 Projection des années et des unités taxinomiques sur le premier et le second axe du compromis des ATP par zone d'étude. Zones : EC, OB, SB, PC. 138
3.18 Projection des années et des unités taxinomiques sur le premier et le second axe du compromis des ATP par zone d'étude. Zones : AB, MSW, MSE. 139
3.19 Projection des lignes-années et colonnes-unités taxinomiques dans l'axe des abscisses et des ordonnées du compromis respectif à la zone pour les lieux Concarneau (SB), Le Croisic (SB) et Villefranche (MSE). 144
3.20 Analyses de co-inertie inter-annuelle effectuées entre le tableau phytoplanctonique et celui des variables environnementales. 145
3.21 Analyses de co-inertie effectuées entre le tableau phytoplanctonique et celui des indices climatiques (NAOw et AMO). 147
3.22 Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). 148
3.23 ATP réalisée à partir des données du phytoplancton agrégées au niveau de la famille. 149
3.24 Fréquence d'observation annuelle du groupe *Coscinodiscus-Stellarima* sur trois lieux de surveillance en Manche, Sud de la Bretagne et Est de la Méditerranée. 152
3.25 Variation temporelle du maximum annuel d'abondance du groupe *Gymnodinium-Gyrodinium* sur trois lieux de surveillance en Manche, Sud de la Bretagne et Est de la Méditerranée. 153
3.26 Facteurs physiques et hydrologiques pouvant expliquer les variations sur le long-terme du phytoplancton. 154

4.1 Location of the six sampling sites of the REPHY network used in this study. 174
4.2 Kernel density estimation associated with *Leptocylindrus* occurrences. . 178
4.3 Outlying Mean Index (OMI) analysis of 35 phytoplankton taxonomic units. 180
4.4 Non-metric multidimensional scaling (nMDS) of taxonomic units distance based on the (1-D) matrix. 183
4.5 Relationship between (A) marginality and tolerance and (B, C) occurrence frequency and niche parameters. 184
4.6 Relationship between the measures of niche overlap and niche parameters. 185
4.7 Espace environnemental partagé par le genre *Skeletonema* et l'espèce *Skeletonema costatum*. 196

4.8 Espace environnemental partagé par l'unité taxinomique « *Ceratium* » et les espèces *Neoceratium furca* et *Neoceratium fusus*. 197
4.9 Espace environnemental partagé par le genre *Chaetoceros* et les espèces *Chaetoceros decipiens*, et *Chaetoceros danicus*. 197
4.10 Organisation des unités taxinomiques dans un espace environnemental à deux dimensions. 201
4.11 Valeurs de chevauchement (D) de la niche réalisée de sept unités taxinomiques entre les trois zones géographiques : Manche (M), Quiberon (Q) et Bassin d'Arcachon (A). 203

5.1 Location of the sampling stations from the REPHY network analyzed in this study. 217
5.2 Temporal variation (1995 - 2006) of in-situ measures of water temperature (°C), salinity, turbidity (NTU), chlorophyll *a* (Chl a, μg L^{-1}) and 'phytoplankton' total abundance at Bois de la Chaise and Le Croisic sampling stations. 223
5.3 Loire river flow (m^3s^{-1}) and precipitation (mm) data. 224
5.4 Proportion of benthic microalgae abundance to total abundance measured at both sampling stations. 225
5.5 Box-and-whisker plot of the life-forms abundance between 1995 and 2012. 226
5.6 Time-series of the life-forms abundance (left panels) and the corresponding autocorrelation functions at Bois de la Chaise sampling station. . 228
5.7 Time series of the life-forms abundance (left panels) and the corresponding autocorrelation functions at Le Croisic sampling station. 229
5.8 Seasonal component of each life-form obtained from the DLM model at Bois de la Chaise and Le Croisic stations. 230
5.9 Results from the co-inertia analysis at Bois de la Chaise and Le Croisic. 233

6.1 Variations de l'état d'équilibre de l'écosystème suite à des modifications telles que l'apport en sels nutritifs ou l'augmentation de la température. 248
6.2 Variations de la communauté phytoplanctonique dans la Manche orientale-Mer du Nord et à l'est de la Méditerranée reflétée à travers les résultats de l'analyse triadique partielle (ATP). 249
6.3 Espace environnemental à deux dimensions occupé par un taxon fictif. . 251

A.1 Median monthly abundance of the main phytoplankton taxonomic groups at ten stations along the French Coast of the English Channel and the southern Bight of the North Sea between 1992 and 2011. 6
A.2 Seasonal patterns of environmental variables at ten stations along the French Coast of the English Channel and the southern Bight of the North Sea between 1992 and 2011. 7
A.3 Long term trend in the abundance of six taxonomic units over the sampling period at Dunkerque, Boulogne and the Bay of Somme. 8

B.1 Variation temporelle des débits de rivières au cours de la période 1995 – 2012. 10
B.2 Boîtes de dispersion représentant les données mensuelles de température pour différents lieux de surveillance au cours de la période 1995 – 2012. 11
B.3 Boîtes de dispersion représentant les données mensuelles de salinité pour différents lieux de surveillance au cours de la période 1995 – 2012. . . . 12
B.4 Boîtes de dispersion représentant les données mensuelles de turbidité pour différents lieux de surveillance au cours de la période 1995 – 2012. [1] 13
B.5 Intrastructure de l'ATP pour les zones (a) est de la Manche et sud de la Mer du Nord (b) sud de Bretagne et (c) Pertuis Charentais. 22
B.6 Intrastructure de l'ATP les zones (a) ouest de la Méditerranée et (b) est de la Méditerranée. 23
B.7 ATP réalisée à partir des données du phytoplancton agrégées au niveau de la famille pour les zones du sud de la Bretagne (SB), le Pertuis-Charentais (PC), et le Bassin d'Arcachon (AB). 24
B.8 ATP réalisée à partir des données du phytoplancton agrégées au niveau de la famille pour les zones de l'ouest (MSW) et de l'est (MSE) de la Méditerranée. 25
B.9 Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Zone – sud de Bretagne. 26
B.10 Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Zone – Pertuis-Charentais. . . . 27
B.11 Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Zone – Bassin d'Arcachon. . . . 28
B.12 Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Zone – ouest de la Méditerranée. 29
B.13 Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Zone – est de la Méditerranée. . 30

C.1 Seasonal patterns of environmental variables at six sampling sites along the French coast of the English Channel, the Southern Bight of the North Sea and the Atlantic Ocean. 32
C.2 Weighted average position of the 35 phytoplankton units considered in this study for the Outlying Mean Index analysis (OMI). 33

Liste des tableaux

1.1 Systématique des certains groupes composant le phytoplancton marin. . 9
1.2 Exemples d'études des variations temporelles de la biomasse et de l'abondance du phytoplancton basé sur l'observation de diverses régions marines. 40
1.3 Exemples d'études concernant les variations phénologiques du phytoplancton en milieu aquatique. 45
1.4 Exemples de méthodes d'analyses appliquées aux séries temporelles sur le phytoplancton. 49

2.1 Critères utilisés pour la sélection des séries temporelles. 59
2.2 Liste des séries temporelles FLORTOT sélectionnées ayant un suivi supérieur à 15 ans et leurs coordonnées géographiques. 61
2.3 Niveaux taxinomiques identifiés dans la base de données du phytoplancton. 64

3.1 Indice IndVal calculé sur 40 unités taxinomiques sur différentes zones du littoral. 129
3.2 Matrice des corrélations vectorielles (RV) entre les 19 lieux de surveillance. 134
3.3 Paramètres associés à l'ATP et à l'ACP réalisées sur les données des communautés phytoplanctoniques du littoral français. 135
3.4 Résumé des variations observées dans le phytoplancton sur les trois façades de la France métropolitaine. 140

4.1 List of the 35 phytoplankton taxonomic units used for the niche analysis. 171
4.2 Principal characteristics of the sampling sites used in this study. 172
4.3 Main environmental conditions of the studied sites. 173
4.4 Niche parameters of the phytoplankton units analyzed in this study. . . 181
4.5 Conditions environnementales où chaque unité taxinomique évolue. . . 200
4.6 Contribution de chaque zone d'étude à l'estimation de la niche des unités taxinomiques. 204

5.1 Main taxonomic units of microalgae identified in the water column, ranked by family and their life-forms. 219
5.2 Contribution in percentage of the main taxa to the phytoplankton community. 227

6.1 Exemples des variations du phytoplancton observées dans les zones côtières. 245

6.2 Synthèse des études portant sur la niche écologique du phytoplancton. . 253

A.1 Assigned codes and taxonomic groups of phytoplankton taxa identified along the French Coast of the English Channel and the southern Bight of the North Sea between 1992 and 2011. 3

B.1 Unités taxinomiques recontrées sur le littoral français. 14
B.2 Valeurs de l'indice IndVal calculé sur l'ensemble des unités taxinomiques. 19
C.1 Observed niche overlap between each phytoplankton taxonomic pair. . . . 34

D.1 Taxonomic units identified in the water column between 1995 and 2006. . . 35

« L'homme se lassera plutôt d'imaginer que la nature de créer »

Blaise Pascal

Introduction

Les écosystèmes côtiers, à l'interface entre la terre et la mer, concentrent en grande partie les effets des certaines perturbations humaines. En raison de l'augmentation croissante de la population dans les zones littorales et une densité 2,5 plus que la moyenne (Colas 2011), ces écosystèmes sont fortement influencés par diverses activités telles que l'agriculture, les activités industrielles qui contribuent à l'apport des déchets, y compris des contaminants, l'exploitation des ressources halieutiques et le développement de l'aquaculture. Les effets directs ou indirects de ces changements d'origine anthropique sur la plupart des groupes taxinomiques ont été documentés pour les zones côtières (voir Parmesan 2006). Le phytoplancton fait l'objet d'une attention particulière de par sa place comme producteur primaire dans les écosystèmes marins. En effet, les variations de son abondance, de sa phénologie ou de sa composition spécifique risquent de modifier profondément le fonctionnement des écosystèmes (*e.g.* Montes-Hugo *et al.* 2009) ainsi que les services écologiques dont l'homme bénéficie (Millenium Ecosystem Assessment 2005a,b). Ce compartiment, fortement influencé par l'environnement abiotique, est également considéré comme un indicateur sensible aux changements globaux et aux variations de la qualité des eaux côtières.

L'importance du phytoplancton a ainsi conduit à de nombreuses études et développements méthodologiques sur les changements de ces communautés. Durant les dernières décennies, un nombre important de travaux font état de variations du compartiment phytoplanctonique en réponse aux pressions anthropiques qui s'exercent sur les écosystèmes côtiers, mais également suite à des variations hydro-climatiques. Ces variations influencent le rapport de biomasse entre groupes du phytoplancton (Breton *et al.* 2006 ; Irigoien *et al.* 2000) et la structure de la communauté (Guinder *et al.* 2010). Récemment, des efflorescences plus précoces d'un grand nombre de groupes phytoplantoniques ont été répertoriées et mises en relation avec l'augmentation de la température de la mer (Edwards & Richardson 2004 ; Winder *et al.* 2012). L'aire de répartition de certaines espèces se voit également modifiée par l'effet de l'augmentation de la température (Nehring 1998b) ou leur introduction à travers des activités telles que le transport des marchandises et l'aquaculture (Nehring 1998a). Dans ces études la question de la diversité est abordée à différents échelles, *i.e.* spatiale, temporelle ou taxinomique. De récents travaux montrent une modification de la proportion relative entre les diatomées et les dinoflagellés variable dans l'espace au cours des 30 dernières années (Klais *et al.* 2011) et des variations significatives de la biomasse de certains groupes taxinomiques comme les chrysophytes et chlorophytes (Suikkanen *et al.* 2007). Des approches fonctionnelles ont également été utilisées pour évaluer les changements temporels dans les communautés phytoplanctoniques, en lien avec les facteurs physiques et climatiques (David *et al.* 2012).

L'une des conclusions inhérente à ces études est l'importance des réseaux d'observation pour évaluer les changements à long terme au sein des communautés phyto-

planctoniques. En France, le Réseau d'Observation et de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY) est mis en oeuvre et géré par l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER). Ce réseau vise à décrire la dynamique spatiale et temporelle des populations de phytoplancton et à détecter et surveiller les espèces productrices de phycotoxines susceptibles de nuire à la santé humaine (Belin & Neaud-Masson 2012). Il est également dédié à la recherche de ces toxines dans les mollusques bivalves présents dans les zones de production ou dans les gisements naturels (Amzil *et al.* 2001). Les données acquises dans le cadre du REPHY ont considérablement amélioré notre connaissance de la répartition spatiale du microphytoplancton et mis en évidence l'influence des caractéristiques hydrodynamiques sur la structure spatiale des populations de micro-algues (David *et al.* 2012 ; Gailhard *et al.* 2002). La variabilité saisonnière et interannuelle a également été décrite en caractérisant un événement phytoplanctonique pour une espèce donnée, défini par des phases de croissance subite, des niveaux élevés d'abondance et finalement le déclin de la population (Beliaeff *et al.* 2001). De plus, Guarini *et al.* (2004) ont souligné l'importance de l'interaction entre les communautés benthiques et planctoniques dans l'évaluation de la contribution du microphytobenthos à l'abondance totale du phytoplancton. Cependant, bien que plusieurs études aient été menées sur les données du réseau REPHY, les questions relatives aux tendances temporelles n'ont été que partiellement traitées, que ce soit pour les principales composantes du phytoplancton ou pour la composition spécifique de la communauté. Par ailleurs, les facteurs environnementaux susceptibles de modifier la productivité côtière et la biodiversité phytoplanctonique, ont connu des modifications durant les dernières décennies. C'est le cas par exemple pour les apports en sels nutritifs par les rivières (*e.g.* Goberville *et al.* 2010 ; Guillaud & Bouriel 2007 ; ONML 2013) et la température (*e.g.* Michel *et al.* 2009). Aujourd'hui, le REPHY compte des séries temporelles couvrant une période de plus de 20 ans avec des sites échantillonnés répartis spatialement sur les trois façades du littoral français. Cet ensemble des données permettrait de répondre aux questions :

- **Est-ce que les communautés phytoplanctoniques ont évolué durant les deux dernières décennies ?**
- **Est-ce que ces variations sont liées aux changements de l'environnement ?**
- **Est-ce que les évolutions à long-terme sont uniformes dans l'espace ?**
- **A quel niveau d'organisation de la communauté ces variations sont-elles observables ?**

L'étude des modifications de la structure de la communauté phytoplanctonique a nécessité une recherche d'approches méthodologiques adaptées qui sont détaillées dans ce travail. Afin d'évaluer comment l'environnement influe sur les assemblages du phytoplancton, il a été nécessaire d'aborder de manière plus détaillé les conditions de présence d'un taxon spécifique. Pour cela, d'autres facettes de la diversité sont explorées.

Le manuscrit est composé de six chapitres comportant plusieurs sections. Les chapitres 3, 4 et 5 présentent l'ensemble des résultats obtenus. Chacun d'entre eux est composé d'un article scientifique (en anglais) complété d'analyses complémentaires (selon le chapitre considéré), d'une discussion et d'une conclusion.

- Le **Chapitre 1** est constitué d'une synthèse bibliographique se concentrant sur quatre thématiques principales. La première section correspond à la caractérisation générale du phytoplancton, de son cycle de vie et de l'organisation spatiale et temporelle de ce compartiment biologique. La deuxième section aborde différents concepts autour de la diversité, telles que la diversité fonctionnelle et la niche écologique, ainsi que l'application de ces concepts au phytoplancton. Différentes études sont exposées par la suite afin de décrire les réponses observées des espèces et des systèmes biologiques aux changements récents, tout en expliquant les mécanismes à l'origine de ces changements. Enfin, ce chapitre aborde les différentes méthodes généralement utilisées dans les analyses des séries temporelles. Une partie importante de cette synthèse est l'objet d'un chapitre du Volume 05 « Diversité et fonctions de systèmes écologiques marins » de la collection « Mer et Océan » (ISTE éditions, date de parution premier semestre 2015).

- Le **Chapitre 2** décrit les données et les méthodes d'analyse utilisées. Dans une première section, les données utilisées et acquises dans le cadre du REPHY sont présentées. En particulier, le traitement spécifique requis par des données taxinomiques hétérogènes par essence est décrit. Dans une seconde section, les différentes méthodes d'analyses des données utilisées sont exposées.

- Le **Chapitre 3** présente les résultats concernant les changements à long-terme de la diversité du phytoplancton et leur relation avec les variations du milieu. Ce chapitre est divisé en deux sections dont la première présente un premier article publié dans la revue *ICES Journal of Marine Science*. La section suivante aborde une extension des analyses effectuées dans cet article à l'échelle de tout le littoral français métropolitain.

- Le **Chapitre 4** décrit les facteurs environnementaux qui conditionnent la présence d'un taxon. Pour cela, l'approche de niche écologique est introduite. La première section de ce chapitre est constitué d'un article en révision dans la revue *Estuaries, Coastal and Shelf Science*, caractérisant la niche d'un ensemble d'unités taxinomiques. Des gradients environnementaux sont pris en compte en analysant un certain nombre de sites répartis sur plusieurs façades. La section suivante est un complément d'analyses effectuées sur la niche, traitant notamment de l'influence de la résolution taxinomique dans la définition de la niche, de la caractérisation de l'espace environnemental occupé par les taxons ainsi que de la contribution des différentes zones d'étude à la caractérisation de la niche.

- Le **Chapitre 5** montre l'association des certains taxons a des substrats phy-

siques expliquant la contribution temporelle des microalgues benthiques au phytoplancton dans un système macrotidal. Dans ce but, la notion de formes de vie est abordée. Ce chapitre est composé d'un article à soumettre dans la revue *Marine Ecology Progress Series*.

– Le **Chapitre 6** montre les principales conclusions de cette étude permettant de situer les résultats obtenus dans un contexte plus large et ainsi présenter des perspectives de recherche futures.

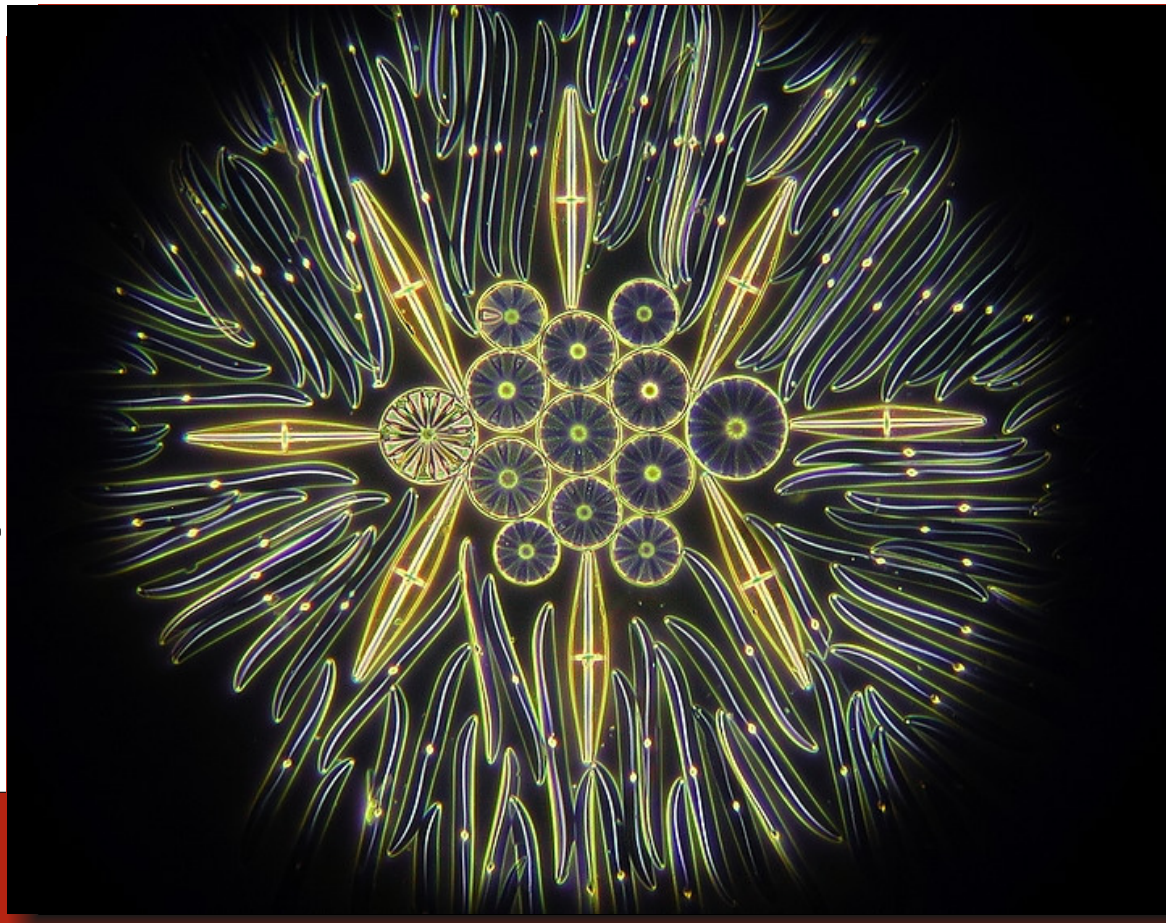

Photo : Dominique Prades

Chapitre 1

CONTENU DU CHAPITRE

Introduction des réponses du phytoplancton aux changements environnementaux

- Ce chapitre présente une synthèse bibliographique portant sur la diversité du phytoplancton, son organisation spatiale et temporelle. L'étude de la diversité et sa mesure font l'objet d'un intérêt particulier.
- Les changements globaux et leurs impacts sur le phytoplancton sont présentés. Les effets directs ou indirects sur les organismes, populations et communautés sont appréhendés à travers des observations sur le terrain, des expériences en mésocosme ou résultant d'études de modélisations. Une attention est portée sur l'importance des systèmes d'observations pour quantifier les possibles changements dans les communautés phytoplanctoniques.
- La dernière section examine les différentes méthodes d'analyse utilisées dans les études des séries temporelles.

Introduction des réponses du phytoplancton aux changements environnementaux

1.1 Introduction générale

Le terme « plancton » désigne « *l'ensemble d'organismes adaptés à vivre, une partie ou toute leur vie, en suspension apparente dans la mer, les lacs, les étangs et les rivières* » (Reynolds 2006). Ainsi, le « phytoplancton » fait référence à l'ensemble des microalgues unicellulaires vivant en suspension dans la colonne d'eau des milieux aquatiques. Les communautés phytoplanctoniques dominent les écosystèmes pélagiques, où elles sont responsables d'environ 50% de la production primaire annuelle sur Terre alors qu'elles représentent seulement 1% de la biomasse globale des océans (Field *et al.* 1998 ; Siano 2007). Cette production primaire est à la base des réseaux trophiques, mais les efflorescences associées aux microalgues peuvent avoir des conséquences négatives sur les organismes et les écosystèmes, à travers la production de toxines (*e.g.* neurologiques, paralysantes, diarrhéiques) ou des marées rouges responsables dans certains cas de la mortalité massive de poissons d'élevage (Hallegraeff 2010).

Les changements du phytoplancton peuvent concerner sa biomasse globale (Boyce *et al.* 2010), sa diversité spécifique (Leterme *et al.* 2005), la distribution biogéographique des espèces (Hays *et al.* 2005), leur phénologie (Edwards & Richardson 2004) ou la diversité fonctionnelle (David *et al.* 2012). Ces réponses sont rendues complexes par l'imbrication de multiples facteurs de stress et des caractéristiques des écosystèmes. Elles sont observées à tous les niveaux : des individus (*e.g.* physiologie, taille des cellules) jusqu'au niveau des communautés (*e.g.* structure, phénologie). Il est ainsi établi que l'analyse des réponses aux changements et aux gradients environnementaux doit être abordée à plusieurs niveaux taxinomiques et fonctionnels, et que des concepts écologiques tels que la phénologie, les stratégies adaptatives, la niche écologique, ou les traits biologiques doivent être associés aux observations *in situ*. Dans ce chapitre, nous décrirons tout d'abord l'écologie du phytoplancton, avant d'examiner les différents travaux qui ont porté sur les changements dans les zones côtières et d'autres zones marines. Nous donnerons ensuite un éclairage sur l'apport des systèmes d'observation à l'analyse des changements et de la structuration des communautés phytoplanctoniques.

1.2 Écologie du phytoplancton

1.2.1 Caractéristiques générales

Le phytoplancton marin est un groupe polyphylétique composé d'un ensemble très divers d'espèces. En 1991, Sournia et al. suggèrent l'existence d'environ 4000 espèces décrites. D'autres études estiment à plus de 5000 ce nombre (Tett & Barton 1995), alors que Falkowski & Raven (2007) recensent 6800 espèces pour les seuls groupes des diatomées et des dinoflagellés. Ainsi, le nombre d'espèces identifiées est en constante évolution, et de nouvelles espèces sont décrites notamment grâce aux méthodes génétiques et de microscopie électronique. Ces chiffres reflètent non seulement le nombre des différents taxa, mais également l'immense hétérogénéité morphologique, ainsi que leur divergence phylétique (Table 1.1). La taxinomie du phytoplancton a longtemps été basée sur des critères morphologiques, mais la génétique et la microscopie électronique ont permis une meilleure caractérisation des espèces. Comme pour l'estimation du nombre total d'espèces, la systématique du phytoplancton est en constante évolution et la classification détaillée de ces organismes est fréquemment révisée.

Les microalgues marines sont représentées par des organismes appartenant au domaines « Bacteria » et « Eukarya ». Les cyanobactéries font partie des organismes procaryotes capables de réaliser la photosynthèse et ont joué un rôle important au cours de l'évolution. En effet, l'acquisition de la photosynthèse chez les algues eucaryotes est basée sur des processus d'endosymbiose impliquant les cyanobactéries et des protistes eucaryotes (Reynolds 2006). Les microalgues eucaryotes sont classées dans plusieurs règnes (Chromista, Plantae, Protozoa) (Table 1.1 et Figure 1.1). Les groupes connus sous le nom de diatomées (Classe Bacillariophyceae), dinoflagellés (Classe Dinophyceae) et prymnésiophycées contribuent de façon significative à la diversité des communautés phytoplanctoniques, représentant respectivement 40, 40 et 10% du nombre d'espèces eucaryotes décrites (Simon *et al.* 2009). D'autres groupes tels que les chlorophytes (règne des Plantae), les euglénoïdes (règne des Protozoa) ou encore les cryptophytes composent également le phytoplancton marin.

TABLE 1.1 – Systématique des certains groupes composant le phytoplancton marin. La classification est basée sur le référentiel taxinomique de WORMS (WoRMS 2014).

Règne	Phylum	Classe	Exemples de taxons représentatifs
Bacteria			
	Cyanobacteria	Cyanophyceae	*Synechococcus*
Chromista			
	Ochrophyta		
		Bacillariophyceae	*Guinardia*, *Rhizosolenia*, *Pseudo-nitzschia*
		Chrysophyceae	*Dinobryon*
		Dictyochophyceae	*Dictyocha*
		Raphidophyceae	*Chattonella*
	Cryptophyta	Cryptophyceae	*Cryptomonas*
	Haptophyta	Prymnesiophyceae	*Phaeocystis*
	Myzozoa	Dinophyceae	*Prorocentrum*, *Dinophysis*, *Ceratium*
Plantae	Chlorophyta	Chlorophyceae	*Scenedesmus*
Protozoa	Euglenozoa	Euglenoidea	*Eutreptiella*

L'hétérogénéité de formes et de tailles du phytoplancton met en évidence la grande diversité de ces producteurs primaires. La taille des cellules varie de moins de 2 μm à plus de 2 mm (Figure 1.2, Encart 1.1) et les cellules peuvent être solitaires ou former des colonies. À l'exception de quelques espèces de très grande taille, le phytoplancton n'est pas observable à l'œil nu. Cependant, les efflorescences phytoplanctoniques produisent parfois des phénomènes bien visibles pour l'homme et nommés « eaux colorées ». Cette variation morphologique reflète leur diversité écophysiologique car la taille, la forme des cellules et la capacité de former des colonies affecte l'activité métabolique (*e.g.* croissance, respiration, photosynthèse), l'absorption de sels nutritifs, le taux de sédimentation, et la pression sélective des herbivores. La plasticité de ces traits est très importante et varie entre les taxons, influençant fortement la composition spécifique de la communauté phytoplanctonique (LITCHMAN & KLAUSMEIER 2008). Ainsi, il a été observé que les genres ayant une plasticité importante apparaissent dans une variété plus large d'environnements (DUARTE *et al.* 1990).

1.2.2 Cycle de vie

Le cycle de vie des organismes qui composent le phytoplancton dépend de plusieurs facteurs abiotiques et biotiques, variables dans le temps et en constante interaction. Ces facteurs favorisent la croissance et la reproduction des microalgues ou au contraire contribuent à la diminution de la production phytoplanctonique. Des processus tels que la sédimentation, la prédation, le parasitisme ou des phénomènes de dispersion

Encart 1.1. Classification du phytoplancton selon les différentes classes de taille.

Dimensions linéaires	*Classe*
<2 μm	picophytoplancton
2-20 μm	nanophytoplancton
20-200 μm	microphytoplancton
200 μm-2 mm	mesophytoplancton
>2 mm	macrophytoplancton

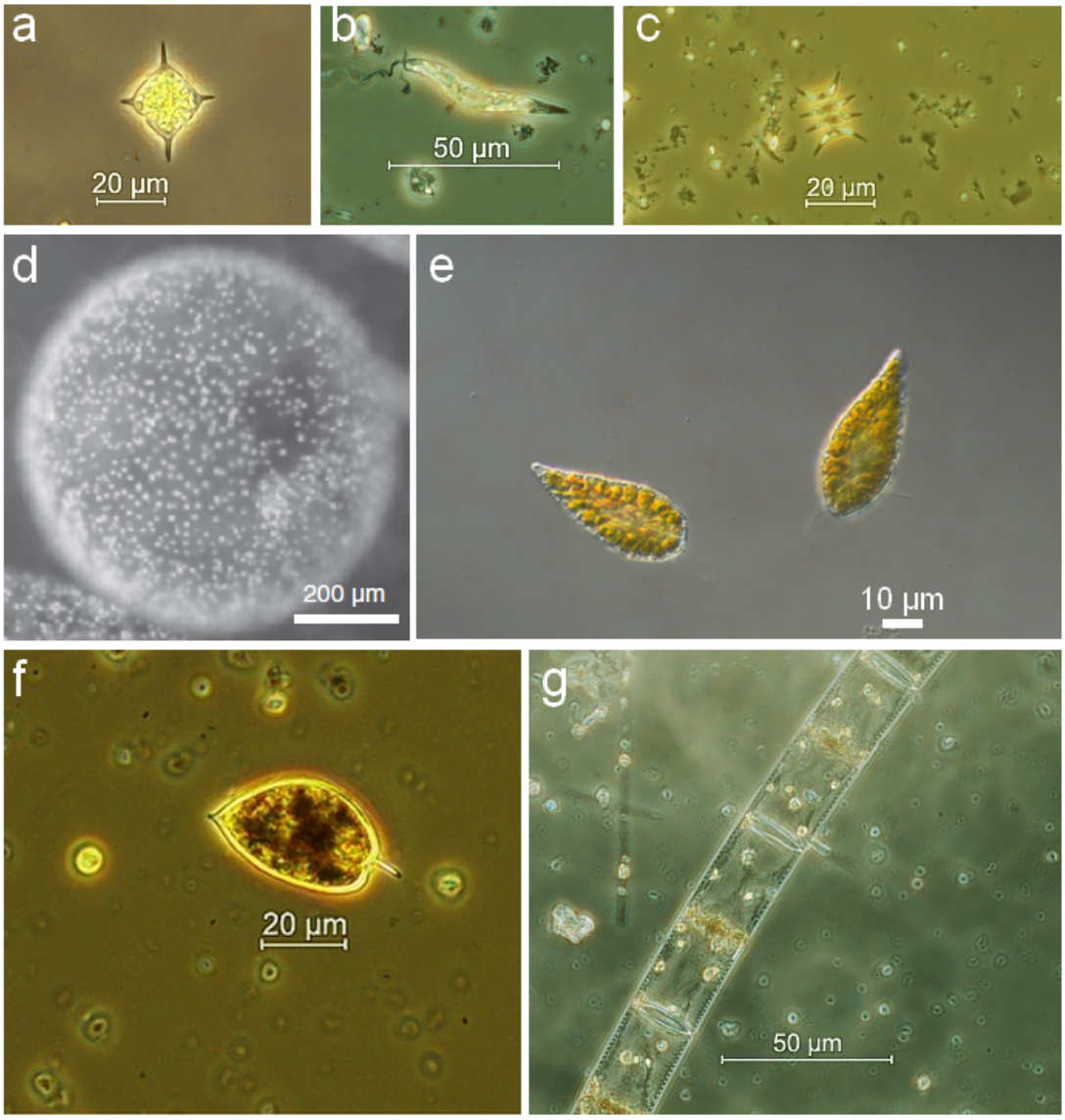

FIGURE 1.1 – Espèces représentatives des groupes composant le phytoplancton marin. (a) *Dictyocha* (Dictyochophyceae), (b) *Eutreptiella* (Euglenoidea), (c) *Scenedesmus* (Chlorophyceae), (d) *Phaeocystis* (forme coloniale, Prymnesiophyceae), (e) *Chattonella* (Raphidophyceae), (f) *Prorocentrum* (Dinophyceae) et (g) *Guinardia* (chaîne, Bacillariophyceae). Crédit Photo a,b,c,e,f,g IFREMER LER Pertuis Charentais, d Robert Andersen.

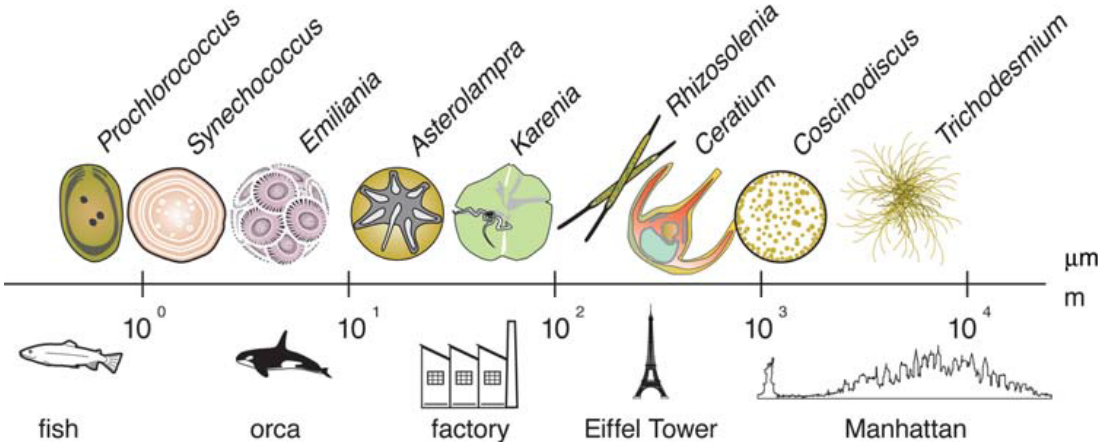

FIGURE 1.2 – Différentes échelles de taille du phytoplancton relative à des organismes et des objets macroscopiques. Repris de FINKEL *et al.* (2009).

contribuent à la diminution de l'abondance du phytoplancton. Ces processus définissent en grande partie les variations d'abondance d'une espèce (REYNOLDS 2006).

L'énergie fournie par le soleil et le CO_2 dissous dans l'eau constituent les éléments de départ pour la photosynthèse. En tant que photo-autotrophes, ces organismes ont besoin d'énergie lumineuse et de sels nutritifs indispensables à leur croissance et reproduction (Figure 1.3). Étant donné que la lumière dans l'eau diminue avec la profondeur, la principale exigence du phytoplancton est de maximiser ses possibilités de suspension dans la zone euphotique (Figure 1.3, REYNOLDS 2006). Cette zone, qui varie en fonction de la turbidité de l'eau, s'étend entre la surface et la profondeur où l'intensité lumineuse correspond à 1% de la lumière en surface. La lumière varie également temporellement, définissant des cycles circadiens. Dans les zones de hautes latitudes, la variabilité de la photopériode au cours de l'année influence le cycle saisonnier de ces organismes.

Les éléments nutritifs tels que le phosphate, l'azote, le fer, le zinc et autres sont essentiels pour le phytoplancton, d'où l'importance des processus physiques tels que la turbulence pour permettre le mélange de la colonne d'eau et l'importation des éléments nutritifs dans la zone euphotique. Les diatomées et les silicoflagellés ont également besoin de silice. Ces sels nutritifs disponibles dans la colonne d'eau peuvent être apportés par les fleuves, par des processus de régénération (activité bactérienne) ou grâce à la fixation d'azote (cyanobactéries). L'énergie qui est produite par le phytoplancton à travers la photosynthèse permet la production hétérotrophe et se transmet vers les niveaux trophiques supérieurs. Cependant, le caractère autotrophe ou hétérotrophe n'est pas évident parmi les microalgues. En effet, certaines espèces ont la capacité de capturer des particules ou des proies (hétérotrophie) (REYNOLDS 2006). L'existence de groupes ayant des stratégies de nutrition autres que l'autotrophie montre que les espèces du phytoplancton ne sont pas toutes équivalentes du point de vue fonctionnel (CLOERN & DUFFORD 2005).

La mixotrophie est considérée comme un avantage quand la disponibilité en sels nu-

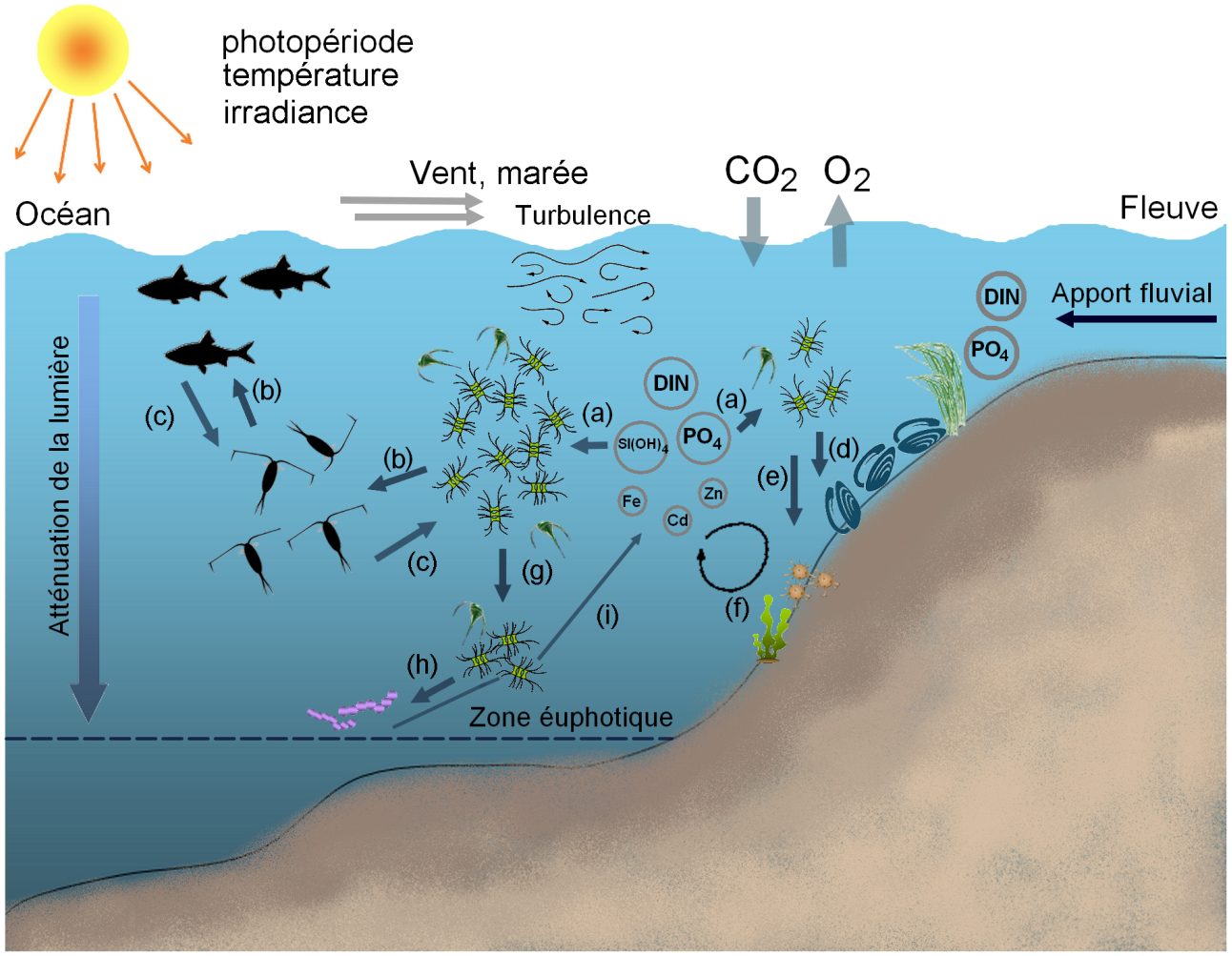

FIGURE 1.3 – Modèle schématique des facteurs physiques et biologiques influençant le phytoplancton. Le CO_2 et la lumière sont à la base de la photosynthèse. Cette dernière varie spatialement (atténuation par rapport à la profondeur) et temporellement (photopériode). (a) Les éléments nutritifs tels que l'azote, le phosphate, le silicate et autres sont essentiels pour le phytoplancton (contrôle « bottom-up »). En milieu côtier, les fleuves apportent de sels nutritifs et la turbulence favorise l'importation des éléments nutritifs dans la zone euphotique. (b) Cette production primaire est à la base du réseau trophique pélagique dont (c) les maillons supérieurs contrôlent en retour la concentration du phytoplancton (contrôle « top-down »). (d) Dans les zones côtières, le phytoplancton est également consommé par des organismes benthiques filtreurs (couplage « pelagos-benthos »). (e) En absence de conditions favorables, certaines espèces peuvent former des kystes qui sédimentent. (f) Le retour à des conditions de croissance favorables déclenche la germination de ces kystes, qui sont remis en suspension dans la colonne d'eau. (g) D'autres processus tels que la sédimentation contribuent à la diminution de la concentration du phytoplancton dans la colonne d'eau. (h) Enfin, cette matière organique est utilisée par des micro-organismes (bactéries), (i) favorisant la régénération des éléments nutritifs dans la colonne d'eau (recyclage).

tritifs est limitée. Aujourd'hui, elle est principalement reconnue au sein des dinoflagellés et certains types de chrysophytes. Enfin, l'hétérotrophie parmi les microalgues joue un rôle important dans le cycle du carbone des écosystèmes marins (Reynolds 2006).

En milieu côtier, la matière organique produite par le phytoplancton est également consommée par des organismes benthiques filtreurs (couplage « pelagos-benthos »). De plus, le couplage benthos-pelagos est mis en évidence par des phénomènes de remise en suspension des microalgues benthiques dans la colonne d'eau (de Jonge & Van Beusekom 1995). En outre, certaines espèces du phytoplancton produisent des kystes qui sédimentent lorsque les ressources deviennent limitantes, et germent quand les conditions dans la colonne d'eau sont à nouveau favorables.

Nombre de travaux ont abordé la question du contrôle principal de la biomasse du phytoplancton par la disponibilité en sels nutritifs (régulation de type « bottom-up ») ou par la prédation et le parasitisme (régulation de type « top-down ») (voir Cloern & Dufford 2005 ; Metaxas & Scheibling 1996 ; Reynolds 2006). D'une part, il est reconnu que la biomasse du phytoplancton ne dépend pas uniquement de la disponibilité en éléments nutritifs et, d'autre part, la prédation est capable de réduire la biomasse à des niveaux très faibles (Reynolds 2006). Ainsi, ces deux processus régulent la biomasse phytoplanctonique.

Ce cycle de vie décrit pour le phytoplancton et les divers facteurs qui l'influencent peuvent être vus comme un schéma général, car la diversité physiologique et morphologique des ces organismes est le reflet des nombreuses stratégies de vie et d'adaptation à leur environnement. La forme et la taille des cellules, la flottabilité (présence de vacuoles de gaz, accumulation de lipides), la formation de chaînes ou de colonies ou encore la migration verticale (motilité de certaines espèces), font partie de ces diverses stratégies d'adaptation et influencent fortement la dynamique spatiale et temporelle de ces organismes. Cette diversité s'inscrit dans un complexe réseau d'interactions entre les espèces qui définissent la structure de la communauté.

1.2.3 Distribution spatiale

La distribution spatiale et temporelle du phytoplancton est l'un des sujets majeurs de recherche menée par les écologues. Le milieu marin est hétérogène du fait des différences spatiales de température, salinité, turbidité, etc., chacun de ces facteurs étant sujet à des variations en continu (Reynolds 2006). En conséquence, la distribution spatiale du phytoplancton est hétérogène, que ce soit dans un plan vertical ou horizontal. Cette variabilité spatiale est fortement influencée par les processus hydrodynamiques et façonnée par des phénomènes de turbulence, par exemple sous l'effet de vents. La turbulence n'étant pas un phénomène stable au cours du temps, l'organisation spatiale du phytoplancton change en fonction des heures, des jours ou des saisons (Cloern 1996).

Malgré la contigüité des masses d'eau marines de la planète, les variations géographiques de température, d'irradiance, d'éléments nutritifs, de stabilité de la colonne d'eau et des courants marquent des différences quant à la composition et l'abondance du phytoplancton. La typologie des eaux a été indiqué par la turbulence, la concentration en sels nutritifs et en chlorophylle *a* (*e.g.* HCLN-High Chlorophyll Low Nutrients, voir discussion de Cullen *et al.* 2002). Ces variations se concrétisent à travers la composition du phytoplancton. Dans la zone subtropicale du Pacifique nord, la circulation conserve une masse d'eau distincte qui la sépare des habitats adjacents. Ces eaux sont caractérisées par des limitations en sels nutritifs et une forte transparence de l'eau. Dans cette zone, environ 50% de la biomasse phytoplanctonique provient des organismes procaryotes (*Prochlorococcus* et *Synechococcus*) (Reynolds 2006). Les groupes des diatomées (*e.g. Hemiaulus*, *Rhizosolenia*) et des dinoflagellés (*e.g. Prorocentrum*, *Neoeratium tripos*) ne représentent qu'une petite partie du plancton. Sur les côtes du Pérou (Amérique de Sud), des phénomènes d'upwellings favorisent des niveaux élevés en sels nutritifs. Dans ces conditions, les diatomées, principalement *Rhizosolenia delicatula*, *Thalassiosira subtilis*, *Skeletonema costatum* et *Chaetoceros debilis* dominent la flore phytoplanctonique. Les dinoflagellés et les coccolithophoridés représentent une portion faible de la biomasse (Reynolds 2006).

La dynamique du phytoplancton n'est pas identique dans tous les types d'écosystèmes. Les zones côtières, à l'interface entre la terre et la mer, sont soumises à des flux de sels nutritifs apportés par les fleuves, aux échanges avec les masses d'eau du large et avec le fond dans les zones peu profondes. Ces zones très dynamiques offrent davantage de possibilités de croissance et de production de biomasse du phytoplancton. Cette variabilité des conditions environnementales favorise la diversité d'espèces et des biomasses élevées, et en même temps, une variabilité accrue de l'abondance (Reynolds 2006) (voir Encart 1.2).

Sur les côtes françaises, quelques travaux traitent la question de la variabilité spatiale de la diversité du phytoplancton. Gailhard *et al.* (2002) ont étudié la diversité du microphytoplancton sur 17 sites répartis sur les trois façades de la France métropolitaine entre 1992 et 2000. Les auteurs mettent en évidence les particularités des différents sites échantillonnés, à partir desquelles trois zones géographiques ont été distinguées (Manche occidentale, Golfe de Gascogne et Méditerranée). Récemment, David *et al.* (2012) ont analysé les variations spatio-temporelles de la diversité spécifique et fonctionnelle le long de la côte Atlantique et de la Manche occidentale entre 1993 et 2010. Les variations de la diversité observées correspondent à une répartition géographique principalement liée aux caractéristiques hydrodynamiques et au gradient latitudinal.

L'hétérogénéité de la colonne d'eau est associée à des gradients verticaux de lumière, température et concentration en sels nutritifs. Les espèces peuvent occuper différents espaces de ce gradient vertical afin d'optimiser leur croissance et leur multiplication, ce qui contribue à la diversité à l'échelle de la communauté. La capacité pour certains groupes du phytoplancton (*e.g.* dinoflagellés) de contrôler leur position verticale grâce

à la motilité est considérée comme un avantage compétitif, en leur permettant une recherche ciblée de lumière et d'éléments nutritifs (Ross & Sharples 2007). Nombre de travaux se sont intéressés à la distribution verticale de l'abondance des différentes espèces phytoplanctoniques. Par exemple, suite à une expérience de suivi de 48 heures dans le port d'Antifer en Normandie (Manche), Lassus *et al.* (1991) ont observé une accumulation plus importante de *Dinophysis* au niveau de la couche sub-superficielle (5 m) ainsi que des déplacements verticaux (migration phototactique).

1.2.4 Distribution temporelle

À l'instar de la distribution spatiale, la distribution temporelle des espèces est très variable. Les différents facteurs influençant cette distribution et les différentes échelles à laquelle cette variabilité se manifeste sont évoqués précédemment. Certaines migrations verticales des organismes sont couplées à l'alternance jour et nuit. Pendant la journée, ceux-ci exploitent la lumière à la surface et durant la nuit les ressources nutritives des eaux plus profondes (Reynolds 2006). Les différentes échelles de variabilité de la biomasse phytoplanctonique dépendent également de l'échelle de variation des facteurs environnementaux. Des phénomènes épisodiques tels que les tempêtes favorisent des fluctuations à courte durée des peuplements phytoplanctoniques. Par exemple, l'apport en eau douce riche en éléments nutritifs qui a suivi un typhon dans la Baie de Hiroshima a favorisé le développement de *Chattonella marina*, une espèce responsable de la mortalité massive de poissons (Kimura *et al.* 1973). En France, un développement important du genre *Pseudo-nitzschia* a eu lieu suite à la tempête Xynthia dans le Pertuis-Charentais et le Pertuis-Breton (Husson *et al.* in prep.).

Le phytoplancton est également caractérisé par des cycles saisonniers (*e.g.* Cloern 1996 ; Winder & Cloern 2010). Dans ce contexte, la phénologie est définie comme l'étude des variations périodiques du cycle de vie d'une espèce en relation avec les variations saisonnières du climat. Le phytoplancton présente des variations saisonnières importantes caractérisées par des taux de croissance élevés durant les conditions favorables, suivis d'un maximum d'abondance et d'une décroissance de celle-ci. Basés sur ces éléments, Beliaeff *et al.* (2001) utilisent cette notion « d'événement phytoplanctonique » pour décrire les successions d'espèces à l'échelle intra-annuelle sur les côtes françaises. Ces variations saisonnières diffèrent en fonction des écosystèmes. Trois types de patrons de variations saisonnières sont décrits par Cushing (1996) (voir Figure 1.4) : tropical, tempéré et polaire (arctique ou antarctique). Dans les régions polaires, la radiation solaire et la couche de glace sont les principaux facteurs limitant la production primaire durant l'hiver. En arctique, à partir du mois de mars, l'irradiance augmente de zéro à son maximum en juin avec 24 heures de lumière, favorisant une efflorescence annuelle. Dans les zones tempérées, deux efflorescences annuelles sont décrites, entre la fin de l'hiver et le début du printemps et en automne. En hiver, les conditions restent peu favorables car la lumière est faible, le vent est fort et les microalgues ne restent pas suffisamment dans la zone euphotique. À la fin de l'hiver et

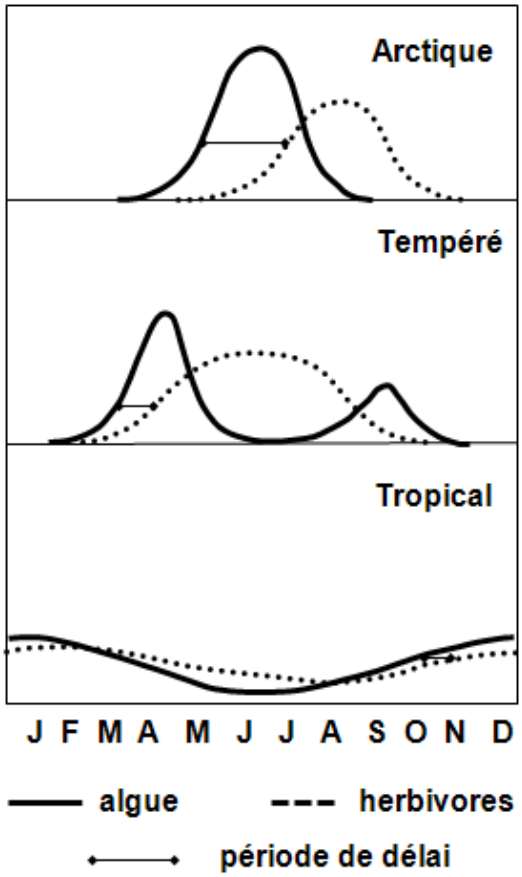

FIGURE 1.4 – Représentation des cycles saisonniers du phytoplancton et des herbivores à différentes latitudes d'après CUSHING (1996). La période de délai (« *delay period* ») fait référence à la capacité de prédation des herbivores. La production des oeufs par le zooplancton dépend d'un seuil de disponibilité d'aliment, puis l'œuf prend un temps pour se développer en copépodite et avoir en conséquence une capacité de broutage importante. Au cours de cette période, la biomasse du phytoplancton continue d'augmenter (CUSHING 1996).

au printemps, la température commence à augmenter, les éléments nutritifs sont suffisants et la lumière n'est plus un facteur limitant, ce qui favorise une efflorescence dominée par des diatomées. En été, suite à l'épuisement des sels nutritifs et à la pression de prédation du zooplancton, la biomasse diminue. Cette période est caractérisée par la présence des dinoflagellés, mieux adaptés à ces conditions. En automne, un nouvel apport en sels nutritifs favorise une seconde efflorescence. Dans les zones tropicales, CUSHING (1996) évoque un processus de production primaire continu avec des niveaux de production quasi stables où la croissance de la population des microalgues est toujours plus ou moins équilibrée par la prédation.

La variabilité saisonnière des paramètres physiques (*e.g.* température, concentration en sels nutritifs) favorise un cycle de succession d'espèces où chacune d'entre elles exploite des conditions favorables à sa croissance et reproduction. Ainsi, la dynamique temporelle des organismes du phytoplancton dépend également de leurs stratégies face à des conditions environnementales variables.

1.2.5 Stratégies de vie

Les espèces phytoplanctoniques ont développé diverses stratégies souvent interprétées comme des adaptations à la survie dans des environnements instables et turbulents. Il a été décrit par exemple que les diatomées seraient favorisées par des conditions de turbulence de la colonne d'eau et des concentrations élevées en sels nutritifs, alors qu'une stratification serait favorable aux dinoflagellés (Margalef 1978). Ce modèle de succession d'espèces dévéloppé par Margalef est connu sous le nom de « Mandala » (Figure 1.5a, Margalef 1997). Il représente la répartition des différents groupes du phytoplancton sous des gradients de turbulence et de concentration en éléments nutritifs. La combinaison de ces deux facteurs agirait dans la régulation temporelle et spatiale des différents morphotypes du phytoplancton, ayant des formes et des caractéristiques physiologiques similaires. Margalef définit ces groupes comme ayant des stratégies r versus K : r sont des espèces de reproduction rapide favorisées par des environnements instables, turbulents et des concentrations en éléments nutritifs relativement élevées (*e.g.* diatomées), alors que les organismes ayant des stratégies K ont une reproduction plus lente et dominent les environnements plus stables (*e.g.* dinoflagellés).

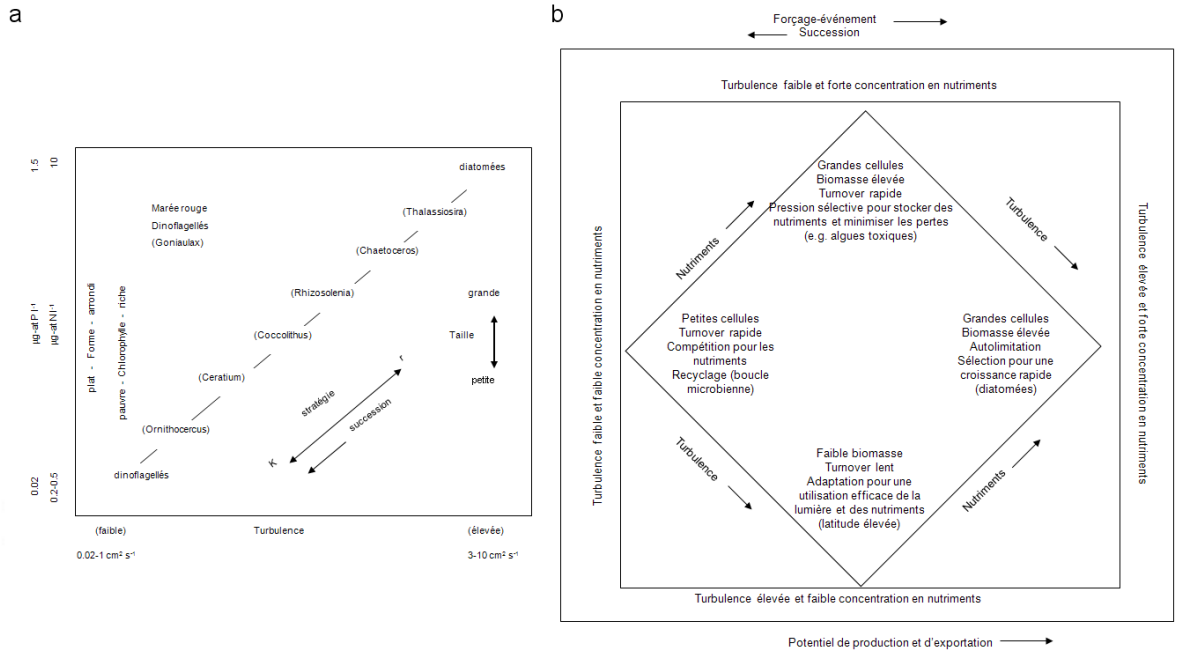

Figure 1.5 – Modèles d'organisation du phytoplancton. (a) Le modèle développé par Margalef « Mandala » explique la dominance des différents groupes du phytoplancton sous des conditions variables des facteurs environnementaux (d'après Margalef 1997). (b) Modèle présenté par Cullen *et al.* (2002) mettant l'accent sur les caractéristiques et adaptations des assemblages du phytoplancton et leurs relations avec le réseau trophique.

Des études ultérieures ont enrichi cette théorie et apporté de nouveaux éléments (Cullen *et al.* 2002, Figure 1.5b). Par exemple, des situations de forte turbulence et faible concentration en éléments nutritifs, considérées par Margalef comme étant « vides » dans son modèle, semblent néanmoins exister dans les eaux australes. La courte fenêtre des conditions favorables aux efflorescences soutient une croissance modeste du phytoplancton, avant que la production primaire ne soit limitée par la concentration en fer. Les principales espèces rencontrées dans ces zones incluent les diatomées *Chaetoceros neglectus*, *C. atlanticus*, des espèces appartenant au genre *Fragilariopsis*, *Nitzschia* et *Rhizosolenia* et l'haptophyte *Phaeocystis antarctica* (Reynolds 2006).

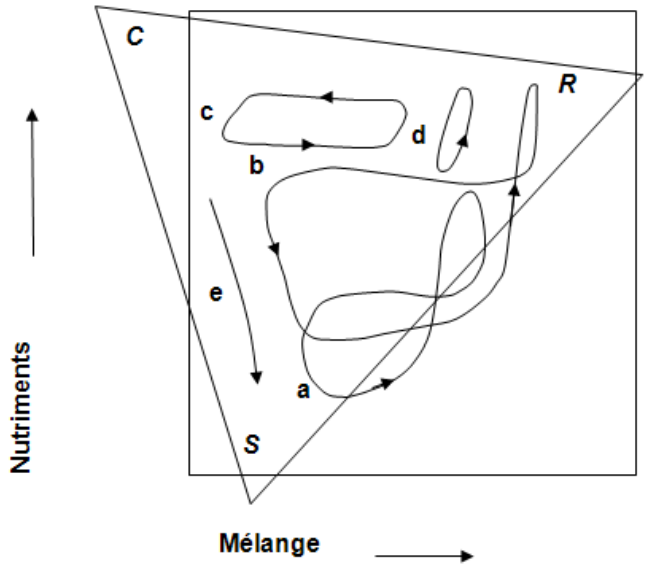

Figure 1.6 – Représentation de l'organisation CSR avec les gradients de turbulence et concentration en sels nutritifs. Les boucles représentent des successions temporelles au cours d'une année dans des (a) lacs oligotrophiques, (b) lacs eutrophiques, (c) et (d) systèmes petits et enrichis et (e) succession autogénique. Figure d'après Reynolds (2006).

Le schéma CSR, espèces colonialistes-invasives (C), tolérantes au stress (S) et rudérales (R), a également été utilisé pour la classification d'espèces du phytoplancton basée sur la morphologie et les traits physiologiques (Figure 1.6, Reynolds 1988, 2006). Les espèces avec la stratégie C sont caractérisées par des cellules de petite taille, ratio surface/volume élevé (S/V), des taux de sédimentation généralement faibles et sont très exposées à la prédation. Les espèces à stratégie S ont un rapport S/V faible et sont présentes quand le mélange de la colonne d'eau est faible, favorisant des gradients verticaux de la concentration en sels nutritifs et de la lumière. Ces conditions sont efficacement exploitées par des organismes ayant des sources alternatives d'acquisition d'éléments nutritifs, par exemple à travers la fixation d'azote, la phagotrophie ou les migrations verticales. Les espèces de stratégie R ont des cellules de grande taille (généralement allongée) et en dépit de leurs dimensions ont un rapport S/V élevé. Ces espèces sont favorisées par la turbulence et la concentration en sels nutritifs. Cette association des organismes a été initialement développée sur les plantes terrestres, puis adaptée au phytoplancton des milieux aquatiques en eau douce. La distri-

bution spatiale et temporelle de certains types et espèces de phytoplancton est présentée comme étant étroitement corrélée aux stratégies C, S ou R (Figure 1.6). Récemment, elle a été utilisée pour expliquer les associations d'espèces le long de la côte atlantique française (David *et al.* 2012). Enfin, les variations saisonnières observées dans la Manche ont été reliées à ces stratégies : des diatomées supposées comme ayant une stratégie R dominent durant le printemps, puis les assemblages changent vers une dominance diatomées-dinoflagellées (CR, *Rhizosolenia* spp., *Gyrodinium*, *Heterocapsa*, *Prorocentrum*) durant le début de l'été, et par le genre *Ceratium* (stratégie S) vers la fin de l'été (Reynolds 2006).

Bien que des patrons saisonniers du phytoplancton puissent être identifiés, la dynamique temporelle de la biomasse reste très variable, surtout dans les écosystèmes côtiers soumis à des variations ponctuelles et irrégulières (Cloern & Jassby 2008). Ainsi, les fluctuations inter-annuelles de la biomasse du phytoplancton reflètent la variabilité des conditions hydro-climatiques (Encart 1.2).

Encart 1.2. Illustration de la dynamique spatio-temporelle de la biomasse du phytoplancton.

Différentes échelles de variabilité sont observées concernant le phytoplancton et son abondance. À l'échelle temporelle, la variation continue des conditions environnementales favorise des réponses du phytoplancton à l'échelle des jours ou même des heures. La Figure I (a,b) ci-dessous montre une série temporelle de chlorophylle *a* dans la Baie de San Francisco. Des mesures ont été effectuées à l'échelle de l'heure pendant 14 jours (Figure Ia). Durant la première semaine, les mesures de chlorophylle *a* montrent des fluctuations périodiques semi-diurnes. Ceci est en relation avec les gradients spatiaux de chlorophylle *a* oscillant sur le capteur avec la marée. Pendant la deuxième semaine, une augmentation importante de la biomasse du phytoplancton est observée. Dans ce contexte, les fluctuations semi-diurnes de la biomasse, même si elles restent observables, sont en grande partie masquées par le taux rapide de croissance du phytoplancton. Cette variation journalière de la biomasse caractérise une efflorescence phytoplanctonique.

Des fluctuations à une échelle temporelle plus importante sont également représentées dans la Figure Ib. Celles-ci incluent les variations saisonnières, inter-annuelles et à long-terme. Le pic saisonnier de chlorophylle *a* est observé en été (faible débit). La variabilité inter-annuelle est marquée par des efflorescences en été atténuées durant les années avec un apport en eau douce extrêmement élevé et un temps court de résidence des masses d'eau. Le changement apparemment persistant de la chlorophylle *a* et la disparition de l'efflorescence d'été ont eu lieu suite à l'introduction du gastéropode suspensivore *Potamocorbula amurensis* (Famille Corbulidae) en 1987.

L'imagerie par satellite permet d'étudier la variabilité de la biomasse phytoplanctonique à l'échelle spatiale et temporelle (Figure Ic). L'analyse des images satellites permet l'estimation de la biomasse du phytoplancton à partir de la détection de l'absorption du rayonnement par les pigments photosynthétiques (Gohin 2011).

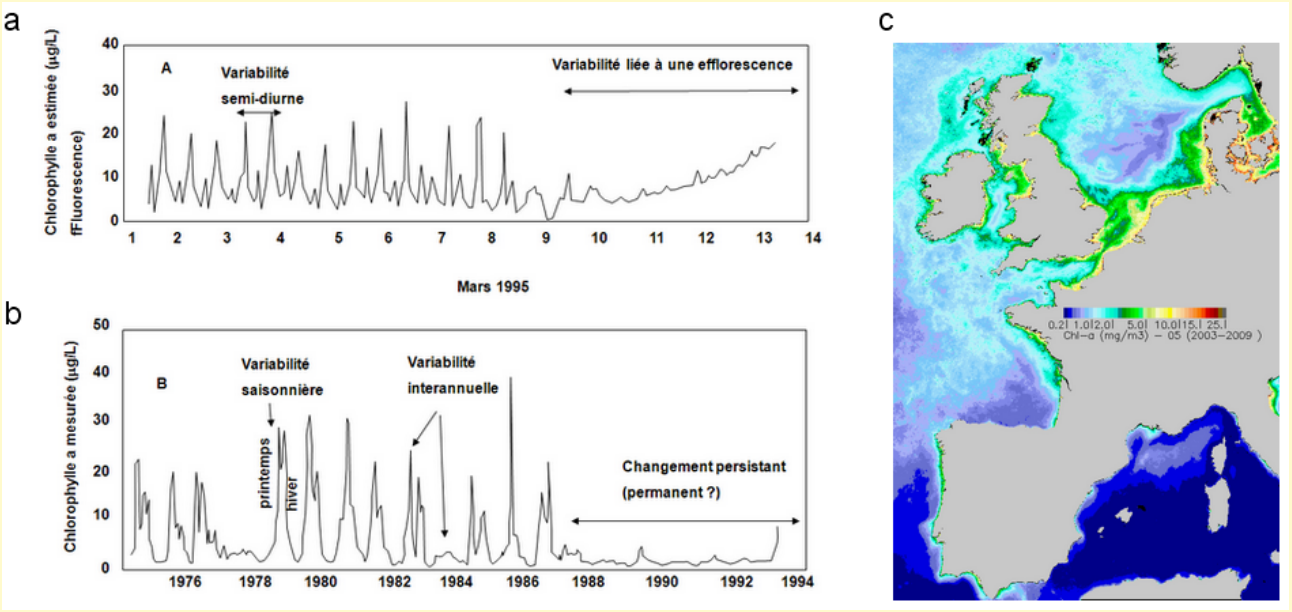

Figure I - La variabilité temporelle et spatiale du phytoplancton s'exprime à différentes échelles. Mesures de chlorophylle *a* effectuées dans la Baie de San Francisco à l'échelle de l'heure pendant 14 jours (a) et mensuelle pendant 21 années (b) (d'après Cloern 1996). (c) Variabilité spatiale de la chlorophylle *a* au nord-est de l'océan Atlantique au mois de mai et mesurée à partir des images satellites (d'après Gohin 2011).

1.3 Biodiversité

1.3.1 Introduction

Le terme « biodiversité » fait référence à toute la variété concernant la vie, de la diversité des gènes à la diversité d'espèces ou des rôles fonctionnels des organismes (Colwell 2009). Ainsi, l'étude de la diversité aborde tous les aspects qui décrivent celle-ci, mais analyse également les processus qui contrôlent sa distribution, qu'elle soit spatiale ou temporelle. La diversité biologique est le reflet des interactions entre les espèces et le résultat des processus évolutifs, influencés par des éléments environnementaux qu'ils soient d'origine naturelle ou anthropique.

En écologie, le terme de biodiversité est souvent associé au niveau de l'espèce, bien que d'autres niveaux taxinomiques soient également considérés (*e.g.* genre, famille, classe). Deux propriétés fondamentales des communautés biologiques sont souvent (voire traditionnellement) utilisées : la richesse d'espèces et la distribution relative de leur abondance. Celles-ci constituent une thématique centrale de l'étude des écosystèmes, dans le sens où elles sont étroitement liées à leur fonctionnement, leur stabilité ainsi qu'aux services écologiques dont l'homme bénéficie (Bœuf *et al.* 2010). Également, différents travaux ont auparavant souligné le rôle de la biodiversité dans la résistance et la résilience des écosystèmes face aux perturbations (Peterson *et al.* 1998 ; Tilman & Downing 1994). L'un des défis actuels en écologie est d'expliquer la distribution de la diversité à différentes échelles, ainsi que les processus sous-jacents. Dans cette section sont abordées les différentes notions de biodiversité, les diverses approches pour son étude, comment celle-ci est-elle caractérisée et comment ces notions sont-elles appliquées dans le cas particulier du phytoplancton.

1.3.2 Diversité traditionnelle et application au phytoplancton

L'étude de la diversité au sein des écosystèmes est traditionnellement liée à deux mesures : la richesse et l'abondance relative des espèces. Les méthodes de quantification peuvent être séparées en deux grands groupes en tenant compte de la composante de la diversité qu'elles mesurent. Le premier groupe s'intéresse à l'étude du nombre d'espèces et le second se réfère à la répartition des individus à travers les espèces.

La diversité peut être exprimée sous la forme d'un indice, résultant d'un calcul mathématique (Encart 1.3). Ces indices sont apparus pour faciliter la comparaison des communautés biologiques et résumer les divers aspects de la diversité biologique. Suite aux travaux de Fisher *et al.* (1943), nombres d'études ont été consacrées à la création et l'amélioration de tels indices, ainsi qu'à l'étude de la relation de ces derniers avec les différentes variables environnementales (Hurlbert 1971). Parmi la longue liste des indices développés, ceux les plus communément utilisés sont la richesse spécifique, l'indice de Shannon, la dominance de Berger - Parker ou bien l'équitabilité de Pielou.

Les indices sont utilisés pour caractériser la diversité sur différents niveaux spatiaux : la diversité *alpha*, à l'échelle locale de la communauté ; la diversité *beta*, qui constitue le changement ou le remplacement de la diversité le long d'un transect ou selon un gradient environnemental ; et finalement la diversité *gamma*, qui se réfère à la diversité de l'ensemble de communautés intégrant un paysage (Whittaker 1972). Les indices décrits ci-dessous décrivent essentiellement la diversité *alpha*.

La richesse spécifique S désigne le nombre d'espèces qui est recensé dans un échantillon. Cet indice à l'avantage d'être simple et intuitif pour caractériser la diversité d'une communauté. La richesse spécifique est importante dès lors que l'on compare les différentes communautés et que l'on détermine les effets des pressions anthropiques sur la diversité. La faiblesse de cet indice réside dans la difficulté de mesurer la quantité d'espèces réellement présentes. En conséquence cet estimateur peut sous-estimer de manière constante la véritable richesse car cette mesure est fortement dépendante de l'effort d'échantillonnage. D'autres estimateurs tels que la richesse de Margalef ou de Menhinick tentent néanmoins de tenir compte de ce problème.

La distribution de l'abondance des espèces a des implications sur l'organisation et la dynamique interne des communautés biologiques. Les espèces les plus abondantes pourraient contribuer de manière plus importante aux processus de la communauté, les influençant plus de par leur abondance. La variation des abondances entre les différentes espèces est abordée à travers deux notions symétriques : la dominance (est-ce qu'une ou peu d'espèces dominent la communauté) et l'équitabilité (est-ce que les abondances sont homogènes entre les espèces). Une forte dominance est associée à une faible equitabilité et vice-versa. Si S est l'indice le plus simple et intuitif pour décrire la richesse, l'indice de Berger-Parker l'est probablement pour l'abondance. Ce dernier est calculé comme le ratio entre l'abondance de l'espèce dominante et l'abondance totale observée dans un échantillon. L'indice de Berger-Parker exprime ainsi l'importance proportionnelle des espèces les plus abondantes.

Bien qu'aucune mesure de diversité *beta* ne soit proprement utilisée dans cette étude, d'autres concepts apportent une notion de la composition de la communauté et de sa variation. Il est possible de suivre, par exemple, si la composition des espèces est uniforme à travers l'espace, si les taxons dominants le sont à travers tous les sites ou si la composition d'espèces est liée à des variations des conditions environnementales. Dufrêne & Legendre (1997) ont développé l'indice *IndVal* pour étudier la relation entre une espèce et un ou plusieurs des groupes de sites. Les termes de « spécificité » et de « fidélité » sont utilisés dans cet indice pour évoquer d'une part, la prédominance d'une espèce dans un site donné et d'autre part, sa présence systématique dans celui-ci. Cet indice est utilisé par Siano (2007) et David *et al.* (2012) dans le but d'identifier les différentes espèces/taxa caractéristiques de chaque station sur la côte de Campanie (Italie) et la côte Atlantique de la France, respectivement.

En dépit de certaines contraintes associées aux indices de diversité (Encart 1.4), ceux-ci peuvent être utilisés pour produire une information riche, dans le but de mettre

Encart 1.3. Mesurer la diversité biologique : quelques exemples d'indices. Dans cette table : S = nombre de taxons, N = nombre total d'individus et p_i est l'abondance proportionnelle d'individus du taxon i.

Nom de l'indice	Annotation	Équation	Références
Richesse spécifique	S	S = nombre de taxons présents dans une unité de mesure (échantillon)	Magurran (1988)
Richesse de Margalef	D_{Mg}	$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}$	Magurran (1988)
Richesse de Menhinick	D_{Mn}	$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$	Magurran (1988)
Indice de Shannon	H'	$H' = -\sum p_i \ln p_i$	Magurran (1988)
Equitabilité de Pielou	J'	$J' = \frac{H'}{\ln S}$	Magurran (1988)
Dominance de Berger-Parker	d	$d = \frac{N_{max}}{N}$	Magurran (1988)
Indicator Value	$IndVal$	Pour chaque espèce i dans chaque groupe des sites k, $Nind_{ki}$ est l'abondance moyenne de l'espèce i à travers les différents sites formant un groupe k. $Nind_{+k}$ est la somme des abondances moyennes de l'espèce i entre les différents groupes. $Nsites_{ki}$ est le nombre de sites dans un groupe où l'espèce i apparaît, $Nsites_{k+}$ correspond au nombre total de sites du groupe k en question, $IndVal_{ki} = 100 A_{ki} B_{ki}$, où A_{ki} = spécificité et B_{ki} = fidélité, où $A_{ki} = Nind_{ki}/Nind_{+k}$ et $B_{ki} = Nsites_{ki}/Nsites_{k+}$	David *et al.* (2012), Dufrêne & Legendre (1997) et Siano (2007)

en évidence des structures propres aux communautés biologiques. Ainsi, toute mesure de diversité peut être examinée pour déterminer si des changements des différents aspects de la diversité ont eu lieu sur le long terme (Magurran *et al.* 2010). Ces indices ont été utilisés pour décrire des processus spatio-temporels de la diversité (Greenstreet *et al.* 1999) et évaluer les changements des communautés biologiques en réponse aux perturbations anthropiques et à la qualité de l'habitat (Leonard *et al.* 2006). En parallèle, ils ont permis de quantifier divers aspects de l'impact du changement climatique, comme l'estimation des risques d'extinction d'espèces (Thomas *et al.* 2004). Ainsi, de nombreux travaux documentent ou prédisent ces variations de la biodiversité en utilisant des indicateurs simples comme la richesse d'espèces (Jones *et al.* 2004 ; Lemoine & Böhning-Gaese 2003 ; Thuiller *et al.* 2005).

En écologie du phytoplancton, les indices de diversité sont souvent utilisés pour décrire la structure et la dynamique des communautés. La dominance des espèces est l'une des propriétés les plus souvent mesurées, et est considérée comme un critère important dans la description des assemblages du phytoplancton (Ignatiades 1994). Par exemple, dans la Manche, l'espèce *Phaeocystis globosa* forme régulièrement des efflorescences durant le printemps avec des concentrations qui représentent entre 70 et 90% de l'abondance totale (résultats obtenus dans cette thèse, Lefebvre *et al.* 2011).

Une alternative aux indices de diversité consiste à utiliser des méthodes multivariées pour décrire les variations de la composition d'espèces. Ainsi, des méthodes telles que les techniques multi-tableaux ont été utilisées pour étudier la variabilité spatiale et temporelle des communautés phytoplanctoniques le long du littoral de la France métropolitaine (David *et al.* 2012 ; Gailhard *et al.* 2002). En particulier, Gailhard *et al.* (2002) mettent en évidence les particularités spatiales de ces communautés le long des côtes françaises.

1.3.3 Diversité fonctionnelle et approches pour le phytoplancton

Toutes les mesures de diversité décrites auparavant attribuent un poids identique à toutes les espèces, quelle que soit leur relation taxinomique. Depuis 1995, Clarke et Warwick ont proposé plusieurs indices prenant en compte les différences taxinomiques entre les espèces (Clarke & Warwick 1998, 2001 ; Warwick & Clarke 1995). Ces indices capturent non seulement la distribution de l'abondance entre les espèces, mais également leurs relations taxinomiques. La prise en compte de la taxinomie est une première approche de la diversité fonctionnelle. Le terme diversité fonctionnelle regroupe une large gamme de définitions, dont « la variété des traits fonctionnels des organismes influençant le fonctionnement de l'écosystème » (Tilman 2001) ou encore « le nombre, le type et la distribution des fonctions réalisées par les organismes au sein d'un écosystème » (Díaz & Cabido 2001). Ceci implique généralement la compréhension de la communauté et des écosystèmes basée sur l'idée de ce que font les

Encart 1.4. Limites des indices de diversité

La diversité biologique répond aux variations des conditions environnementales et aux pressions anthropiques exercées sur les écosystèmes. Pour étudier cela, il existe tout un éventail d'indices développés avec l'objectif de décrire et de comparer la diversité biologique à travers une « valeur ». Le développement quasi continu d'indices de diversité répond « *à la complexité de ce qui est mesuré, mais aussi à la tentative puérile de trouver un critère valable capable de fournir des estimations universelles de la diversité biologique* » (Lobo 2001). Il est reconnu que les indices de diversité sont efficaces dans des études comparatives (Magurran 1988). Cependant, il convient de mentionner plusieurs limites qui leur sont associées :

- l'expression de la structure de la communauté uniquement par le biais de « chiffres » entraîne une perte d'information, et il est souvent nécessaire de connaître quelles sont les espèces présentes, *e.g.* espèces potentiellement toxiques ou nuisibles pour la santé humaine et le bon fonctionnement des écosystèmes,
- la combinaison de plusieurs paramètres en un seul indice implique que l'effet de chacun de ces paramètres ne peut être identifié par la suite. Ces indices sont considérés comme hétérogènes car ils intègrent deux composantes différentes de la diversité : la richesse spécifique et l'équitabilité, répondant différemment et parfois de manière opposée. C'est la raison pour laquelle Gotelli & Graves (1996) déconseillent l'utilisation des indices incorporant ces deux composantes,
- différentes combinaisons de valeurs de richesse et d'abondance relative peuvent produire la même valeur de l'indice,
- généralement, aucune méthode d'estimation de l'erreur associée n'est utilisée. Différentes études ont utilisé des méthodes de re-échantillonnage afin d'estimer les intervalles de confiance autour de la valeur de ces indices. Cependant, Gotelli & Graves (1996) estiment que cette approche est peu satisfaisante du fait de la sensibilité des indices de diversité au nombre d'espèces et au nombre d'individus,
- les indices de diversité sont souvent très sensibles à l'effort d'échantillonnage,
- leur sélection peut s'avérer très difficile étant donné le nombre important d'indices existants.

organismes, au-delà de leur histoire évolutive (Petchey & Gaston 2006).

La diversité fonctionnelle est une mesure de la distribution des espèces par rapport à un certain nombre de traits fonctionnels, donnant une notion de complémentarité/redondance des espèces apparaissant simultanément (Schleuter *et al.* 2010). Cela introduit la notion de richesse et d'équitabilité fonctionnelle dans le contexte de distribution des traits. La diversité fonctionnelle est supposée favoriser la productivité des écosystèmes et augmenter la résistance aux invasions. Diverses études abordent la relation entre la dégradation de la qualité des habitats face aux pressions anthropiques et la perte des fonctions dans ces écosystèmes (Micheli & Halpern 2005 ; Villéger *et al.* 2010).

Au sein du phytoplancton, les espèces n'ont pas toutes le même rôle fonctionnel.

Ainsi, la composition spécifique influence fortement les voies et l'efficacité du transfert d'énergie vers les niveaux trophiques (Cloern & Dufford 2005). Les diatomées et les silicoflagellés influencent le cycle de la silice. Certaines cyanobactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Dès 1978, Margalef travaillait sur l'impact des variables environnementales sur la dominance des différents morphotypes du phytoplancton ayant des formes et des caractéristiques physiologiques similaires (Margalef 1997).

Les différents groupes taxinomiques du phytoplancton sont souvent utilisés comme étant des groupes fonctionnels (Mieleitner *et al.* 2008). La classification taxinomique est basée sur la composition pigmentaire et de la paroi cellulaire, la motilité, la physiologie et la morphologie. L'avantage de travailler avec des groupes taxinomiques est qu'une grande partie des espèces identifiées peuvent être associées à un groupe. Cette approche suppose que les espèces phytoplanctoniques appartenant à un même groupe taxinomique répondent de manière similaire sous des conditions similaires. Cependant, des organismes de différents groupes taxinomiques ont souvent des traits fonctionnels similaires, ce qui suggère que la séparation taxinomique stricte des espèces peut s'avérer une stratégie inefficace pour la construction des groupes fonctionnels (Mieleitner *et al.* 2008).

D'autres approches de regroupement se sont basées sur les stratégies de vie des organismes (*e.g. r-K*, CSR). L'une des difficultés de ces approches est l'association des espèces à l'un de ces groupes. Sachant qu'il est très difficile d'établir des limites pour chaque groupe, la décision d'appartenance à l'un ou l'autre peut s'avérer difficile. Le regroupement à partir des traits fonctionnels est également utilisé. Ces derniers impliquent l'utilisation de la lumière, l'acquisition des ressources (*e.g.* les sels nutritifs) ou encore la capacité d'éviter le broutage (Figure 1.7, Litchman & Klausmeier 2008). Aujourd'hui, il est néanmoins difficile d'obtenir cette information pour chacune des espèces. Kruk *et al.* (2010) considèrent qu'un regroupement des espèces basé sur des traits morphologiques caractérise la variabilité des propriétés fonctionnelles du phytoplancton.

Pour caractériser les aspects fonctionnels du phytoplancton, Weithoff (2003) propose des traits tels que la taille de la cellule, le potentiel à la fixation d'azote, la demande en silicates, la phagotrophie, la mobilité et la forme de la cellule. Ces analyses nécessitent une documentation exhaustive des organismes et une prise de décision pour l'attribution des espèces aux groupes fonctionnels, ce qui doit parfois faire l'objet d'un compromis. Des problèmes d'identification taxinomique existent dans de nombreux groupes du phytoplancton, d'où la difficulté de baser une classification fonctionnelle sur la taxinomie.

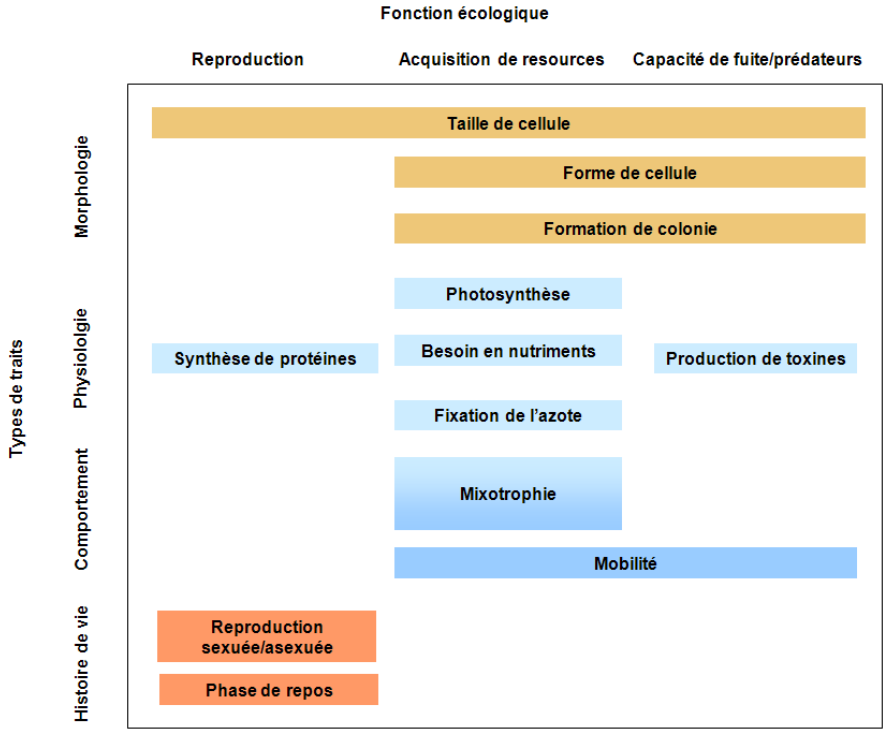

FIGURE 1.7 – Typologie des traits du phytoplancton. D'après LITCHMAN & KLAUSMEIER (2008).

1.3.4 Une autre approche de la diversité : le concept de niche écologique

Le concept de niche écologique est lié à la diversité et permet d'étudier les patrons de distribution des espèces, et en conséquence donne une notion de la diversité *beta*. HUTCHINSON (1957) définit la niche d'une espèce comme l'espace de l'environnement qui permet une croissance positive (Figure 1.8). Considérant un gradient de ressources (*e.g.* intensité de la lumière, disponibilité en sels nutritifs), les espèces évoluent de telle sorte qu'elles utilisent différentes parties de ces gradients (WHITTAKER 1972). La diversité au sein de la communauté évoluerait dans le sens de la différentiation des niches de chacune des espèces, et par conséquent, de la position occupée dans leur environnement. En plus de décrire la niche écologique, les études de distribution d'espèces associent également les changements globaux aux modifications de l'aire de distribution des organismes (expansion ou diminution).

L'étude de la niche a permis d'aborder différents thématiques telles que la distribution de la diversité (JETZ *et al.* 2012), l'impact futur du changement climatique (THOMAS *et al.* 2004), l'invasion d'espèces (BROENNIMANN *et al.* 2007 ; PETERSON 2003), ou encore la distribution de vecteurs de maladies (PETERSON 2009). Trois hypothèses sont souvent émises : (i) la distribution de chaque espèce est uniquement déterminée par son environnement abiotique, (ii) la dispersion n'est pas limitée et (iii) il n'existe pas de potentiel d'adaptation. La niche réalisée est néanmoins res-

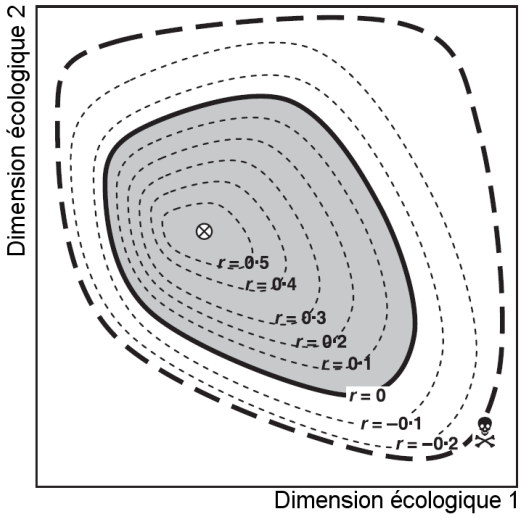

FIGURE 1.8 – Représentation schématique de la niche écologique dans un espace environnemental à deux dimensions. La zone en gris représente l'espace où la croissance (r) est positive. Repris de HIRZEL & LE LAY (2008).

treinte aux limites de la niche fondamentale d'une espèce comme résultat des interactions biologiques telles que la compétition. Dans la section 1.4, la question de l'adaptation des organismes est discutée plus spécifiquement en ce qui concerne le phytoplancton.

Le concept de niche offre un cadre relativement simple pour la quantification de l'espace occupé par une espèce. LITCHMAN *et al.* (2012) considèrent que la notion de niche écologique aiderait à prévoir les réponses des espèces du phytoplancton face aux divers facteurs de stress agissant simultanément. Ces auteurs soulignent que le phytoplancton vérifie en grande partie les hypothèses des modèles de niche, du fait qu'il est fortement influencé par les facteurs abiotiques, peu limité dans sa dispersion et qu'il n'a pas un comportement pouvant modifier l'influence de l'environnement. Bien que les études utilisant l'approche de niche écologique soient nombreuses, cette approche est moins utilisée dans le domaine du phytoplancton. Deux ensembles de données bien connus (Continuous Plankton Recorder et Helgoland Road), ont été récemment analysés pour l'estimation de la niche des espèces du phytoplancton marin (GEBÜHR *et al.* 2009 ; GRÜNER *et al.* 2011 ; IRWIN *et al.* 2012). La position de la niche et sa largeur par rapport à des gradients environnementaux sont deux paramètres souvent mesurés sur les espèces. Cela a été le cas pour les diatomées *Paralia sulcata* et *Odontella regia* et le dinoflagellé *Neoceratium fusus*[1] (GEBÜHR *et al.* 2009 ; GRÜNER *et al.* 2011). Ces mesures ont été utilisées pour étudier la variation temporelle de la niche réalisée de ces espèces, où tout particulièrement la niche de *Paralia sulcata* aurait été modifiée au cours du temps (FREUND *et al.* 2012 ; GEBÜHR *et al.* 2009). Il faut néanmoins s'interroger sur le calcul de ces paramètres sur une base annuelle *i.e.* position et largeur. Une modification de ces derniers amène à s'interroger : la niche a-t-elle vraiment changé ? Est-ce le reflet de la variabilité environnementale ? La présence

1. synonyme *Ceratium fusus*.

d'une espèce dans des conditions environnementales très différentes fait appel à l'occurrence de souches ayant des cycle de vie variables, ce qui représente un mode de résilience de l'écosystème face à la variabilité de l'environnement (Cloern & Dufford 2005).

Les études portant sur la niche écologique permettent également de comparer un ensemble d'espèces, et de donner plus d'éléments sur l'organisation de la communauté. Irwin *et al.* (2012) étudient sous cet angle la niche réalisée du phytoplancton de l'océan Atlantique Nord. La position occupée par 119 espèces dans des gradients environnementaux (température, salinité, irradiance, sels nutritifs) a permis d'identifier la large variabilité de réponses, bien qu'un signal fort séparant les groupes des diatomées et dinoflagellés ait été retrouvé.

1.3.5 Niveaux d'agrégation taxinomique

Le niveau d'espèce est souvent utilisé dans l'étude des réponses des systèmes biologiques face aux perturbations environnementales. Les organismes appartenant à une même espèce partagent des caractéristiques morphologiques et physiologiques similaires et par conséquent, une réponse semblable face aux variations de leur environnement est attendue. Cependant, de nombreuses études agrègent les espèces dans des groupes *ad hoc* pour étudier ces variations. Par exemple, il est courant d'utiliser les groupes des diatomées et des dinoflagellés afin de décrire des modifications dans le phytoplancton (Klais *et al.* 2011 ; Zhai *et al.* 2013). Les espèces appartenant à chacun de ces groupes partagent également certaines caractéristiques morphologiques et physiologiques (*e.g.* demande en silice pour les diatomées). Chacun de ces groupes est supposé présenter un même type de réponse face à une perturbation. De plus, les organismes peuvent être agrégés dans des groupes fonctionnels. Regrouper les organismes non pas par leur classification taxinomique mais par leurs fonctions dans l'écosystème est la base de l'approche fonctionnelle déjà abordée auparavant.

Dans certains groupes biologiques, l'identification au niveau de l'espèce est très complexe, et nécessite souvent l'utilisation de techniques comme la génétique ou la microscopie électronique à balayage, difficiles à intégrer de nos jours dans un contexte de réseaux d'observation. L'agrégation sur des niveaux taxinomiques plus élevés que celui de l'espèce est une alternative à l'analyse, permettant d'inclure des comptages autres qu'au niveau de l'espèce et de réduire le bruit lié à une identification taxinomique erronée. Cette approche est justifiée quand l'utilisation de ces niveaux n'aboutit pas à la perte importante d'information. À cet égard, certaines études soulignent que les perturbations des communautés biologiques sont également détectables avec une faible résolution taxinomique (Ferraro & Cole 1995 ; Warwick 1988). En ce qui concerne le phytoplancton, quelques études montrent que peu d'information est perdue en utilisant le niveau du genre (Carneiro *et al.* 2010 ; Cottingham & Carpenter 1998).

1.4 Réponses du phytoplancton aux pressions d'origine anthropique

1.4.1 Introduction

Dans les écosystèmes marins, les communautés biologiques sont en constante interaction et ce réseau complexe d'interactions influence par exemple le cycle de sels nutritifs, la production primaire et secondaire, et en conséquence les services écologiques des écosystèmes dont l'homme bénéficie (*e.g.* pêche, aquaculture, protection de la côte, etc.). Cependant, les changements résultant en partie des activités humaines ont des conséquences profondes et variées sur les écosystèmes marins.

Dans cette section nous décrirons tout d'abord les principales sources de variabilité anthropique. Nous examinerons ensuite les différentes études abordant la thématique des changements du phytoplancton au niveau de (i) l'abondance et biomasse, (ii) distribution spatiale, (iii) phénologie et (iv) taille des cellules.

1.4.2 Principales sources de variabilité d'origine anthropique

L'une des principales conséquences résultant de l'activité humaine est l'augmentation de la concentration atmosphérique en dioxyde de carbone (CO_2). Celle-ci a augmenté de près de 40% depuis le début de l'ère industrielle, atteignant des niveaux sans précédents depuis 800 000 ans (IPCC 2013) [2]. Un effet direct de cette augmentation est la hausse de la température des océans. Cela se traduit par la fonte des glaces, l'augmentation du niveau de la mer, la stratification et l'acidification des océans, l'altération des patrons de circulation des océans, des précipitations et par conséquent, des apports en eau douce.

La hausse de la température de surface de la mer (SST, en anglais) est constatée sur toutes les latitudes bien que des variations régionales soient observées (Gohin & Oger-Jeanneret 2009 ; Trenberth *et al.* 2007). Une augmentation de 0,74°C ± 0,18°C de la température moyenne globale a été observée durant le siècle précédent et une augmentation de 1,8 à 4°C est prédite pour le XXI^{ème} siècle (Trenberth *et al.* 2007). Dans la plupart des cas, les différents scénarios d'un tel changement prévoient des conséquences sur la diversité et le risque d'extinction d'espèces, des altérations du fonctionnement des écosystèmes, de leur stabilité ainsi que des services écologiques qu'ils apportent (Done *et al.* 2003 ; IPCC 2007 ; Warren *et al.* 2011). Une hausse de la SST renforcerait la stratification verticale de la colonne d'eau entraînant une diminution de la disponibilité en sels nutritifs dans la couche photique avec des conséquences sur les producteurs primaires pélagiques (voir Figure 1.3, Ito *et al.* 2010).

2. Intergovernmental Panel on Climate Change

La température est l'un des facteurs abiotiques influençant le plus la vie sur Terre. Des processus biologiques, tels que les réactions enzymatiques, la photosynthèse, la respiration, la croissance, ou encore des processus physiques, comme le taux de sédimentation ou la stratification de la colonne d'eau, dépendent de la température. Chaque organisme possède un *optimum*, conditionnant sa survie et sa reproduction. Ces *optima* varient d'une espèce à l'autre, définissant ainsi les aires de répartition des organismes et en grande mesure, leur cycle de vie (Figure 1.3). Les variations de température peuvent modifier la structure de taille des communautés, la distribution spatiale des organismes et l'abondance des populations au cours des saisons. À leur tour, ces changements se propagent au niveau de l'écosystème à travers des processus « bottom-up » ou « top-down », altérant les interactions entre les espèces et la chaîne trophique (Figure 1.3).

L'augmentation de la concentration en CO_2 a également pour conséquence une acidification graduelle de l'océan. Depuis l'ère industrielle, une diminution du pH de 0,1 unité a été observée, ce qui représente une augmentation de 26% de la concentration de H^+ (IPCC 2013). Une autre conséquence est la diminution de la disponibilité en carbonate CO_3^{2-}. Il est prévu que l'acidification des océans impacte les écosystèmes marins, notamment les organismes avec des structures calcaires comme les coraux scléractiniaires, certains mollusques et les coccolithophoridés.

L'effet de l'augmentation de la concentration en CO_2 sur la photosynthèse et la production primaire a été résumé dans de précédentes études (Beardall & Raven 2004 ; Beardall & Stojkovic 2006). Une hausse en CO_2 aurait tendance à favoriser la photosynthèse et la production primaire, mais cet effet varie en fonction des groupes phytoplanctoniques car les espèces ont des exigences différentes en carbone inorganique en raison des mécanismes de concentration en CO_2 dans les cellules. Ces variations impliquent qu'une hausse de la concentration en CO_2 pourrait conduire à des changements de la composition des assemblages d'espèces. À l'inverse des espèces utilisant des mécanismes actifs d'acquisition de CO_2, celles ayant des mécanismes de diffusion passive de CO_2 sont plus susceptibles de montrer une stimulation de la photosynthèse et de la croissance dans un contexte d'augmentation de la concentration en CO_2 (Beardall *et al.* 2009).

Des baisses des niveaux d'oxygène des océans sont également prévues, dues à l'effet combiné d'une diminution de la solubilité de l'oxygène par la hausse des températures et une diminution de la ventilation à cause de la stratification. Dans les zones côtières, le nombre de régions côtières hypoxiques a considérablement augmenté (Diaz & Rosenberg 2008), en grande partie à cause des activités humaines et l'augmentation des apports en sels nutritifs. Dans ces zones, les phénomènes d'hypoxie seront modulés par le changement climatique à travers des altérations du mélange de la colonne d'eau et des vents (Rabalais *et al.* 2010).

L'usage des fertilisant dans l'agriculture, l'élevage et le rejet des eaux usées domestiques ont contribué à l'augmentation des apports d'éléments comme l'azote (présent

dans l'ammonium, les nitrates et nitrites) et le phosphore (présent dans les phosphates)(*e.g.* Ménesguen *et al.* 2001 ; Rabalais *et al.* 2009). Ce phénomène est devenu une préoccupation du fait des conséquences écologiques et économiques. Dans les zones marines, cet excès favorise une multiplication excessive du phytoplancton et d'autres algues, et perturbe ainsi l'équilibre entre la production et le métabolisme de la matière organique dans ces systèmes (Cloern 2001). L'effet négatif survient quand l'apport en sels nutritifs est supérieur à la capacité de l'écosystème à absorber cette production primaire (Rabalais *et al.* 2009). La décomposition microbienne de la matière organique consomme progressivement l'oxygène dissous et des événements d'hypoxie et d'anoxie peuvent avoir lieu, avec des conséquences néfastes sur la diversité et la faune benthique (Cloern 2001 ; Diaz & Rosenberg 2008). Une deuxième conséquence de la dégradation microbienne de la matière organique est la production du CO_2 et une baisse du pH de l'eau (Wallace *et al.* 2014). Face à l'enjeu écologique et économique que représente l'enrichissement en sels nutritifs des zones côtières, les concentrations en chlorophylle *a* sont souvent évoquées comme critère d'évaluation du niveau d'eutrophisation et de l'état écologique des écosystèmes, par exemple pour la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (Ferreira *et al.* 2011 ; Lefebvre *et al.* 2012a ; Ménesguen *et al.* 2001). Pour la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), les paramètres de chlorophylle *a*, d'abondance et de diversité du phytoplancton participent à l'évaluation des masses d'eau côtières (Andersen *et al.* 2006).

Les effets de l'augmentation du CO_2 n'agissent pas de façon isolée. À ces impacts, il faut ajouter d'autres pressions qui varient d'une région à l'autre, notamment : la dégradation des habitats, la surexploitation des stocks de poissons, la hausse des activités d'aquaculture et l'introduction d'espèces non indigènes. Ainsi, les écosystèmes marins sont soumis à de multiples facteurs de stress (Figure 1.9). En particulier, les écosystèmes côtiers sont exposés à l'effet synergique des modifications climatiques et des impacts anthropiques. Cet effet conjoint induit des modifications des communautés biologiques à tous les niveaux, des individus (physiologie, taille) jusqu'aux communautés (*e.g.* structure, phénologie, distribution). Cependant, la réponse des communautés biologiques face à ces variations n'est pas unique. Selon les systèmes (océan, côte, estuaires, etc.) et leurs propriétés inhérentes (*e.g.* marée, temps de résidence des masses d'eau), différentes réponses peuvent être attendues (Figure 1.9). L'effet simultané des multiples facteurs et les interactions entre organismes ajoutent plus de complexité à l'étude des réponses des communautés biologiques. Malgré cette complexité, il est important d'appréhender les variations de la diversité des communautés phytoplanctoniques sur le long terme, afin d'analyser les réponses des systèmes biologiques face aux modifications de l'environnement.

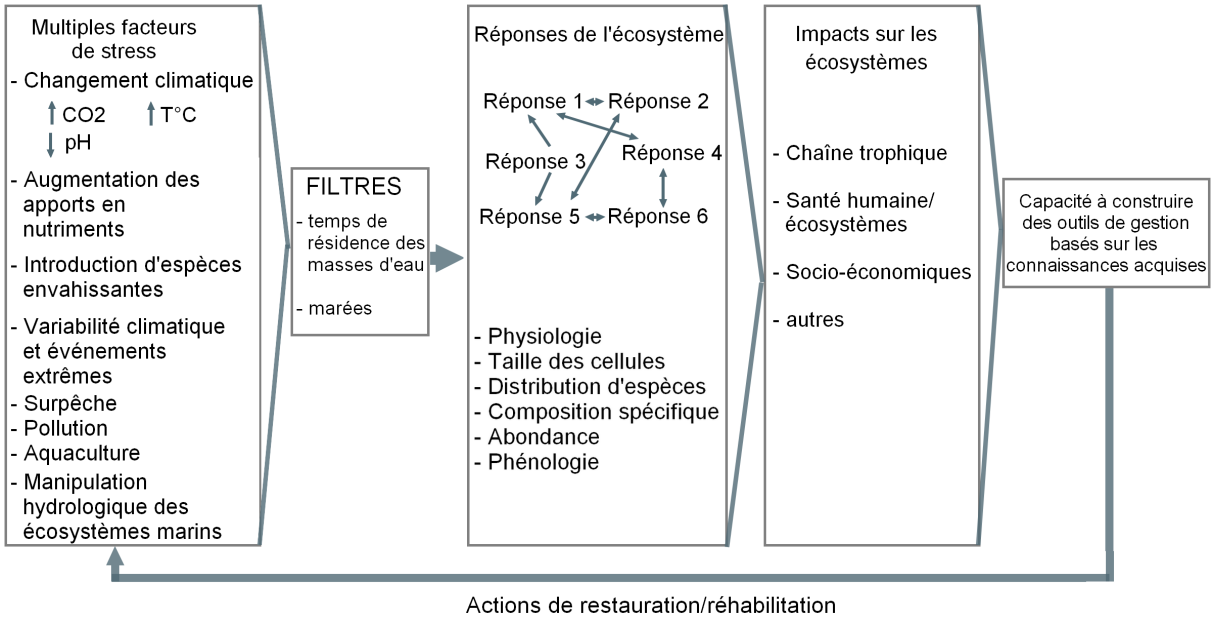

FIGURE 1.9 – Schéma conceptuel des réponses et impacts sur les écosystèmes des multiples facteurs de stress. L'effet sur les écosystèmes de ces facteurs dépend des propriétés inhérentes aux systèmes qui agissent comme des filtres, pouvant atténuer ou exacerber ces effets. Au sein des communautés biologiques, ces réponses sont observées à tous les niveaux, des individus (*e.g.* physiologie, taille) jusqu'au niveau des communautés (*e.g.* structure, phénologie, distribution). La modification des communautés biologiques a des impacts à plus grande échelle, sur la chaîne trophique, ou sur la santé humaine. La compréhension de ces mécanismes permet de concevoir des stratégies de gestion afin de restaurer les fonctions de l'écosystème et les communautés biologiques. Modifié de CLOERN (2001).

1.4.3 Réponses du phytoplancton aux changements environnementaux

Le phytoplancton est considéré comme un indicateur pertinent des pressions exercées sur les écosystèmes. Ceci est dû à sa capacité à répondre rapidement aux variations hydro-climatiques. Bien qu'il soit reconnu que le phytoplancton est affecté par les variations des conditions environnementales, la réponse de ces organismes aux divers facteurs font débat.

Selon LITCHMAN *et al.* (2012), le phytoplancton peut répondre aux variations environnementales de trois manières : (i) grâce à leur plasticité phénotypique les organismes sont capables de persister dans le milieu, (ii) les limites de leur plasticité phénotypique étant atteintes, certaines espèces peu adaptées aux nouvelles conditions environnementales sont remplacées par d'autres mieux adaptées, (iii) les espèces peuvent s'adapter grâce à la sélection de nouveaux génotypes à travers des processus comme les mutations. Ainsi, les modifications observées dans l'environnement seraient le résultat de ces processus agissant simultanément ou de façon séquentielle sans que leur importance relative soit clairement démontrée (Figure 1.10, LITCHMAN *et al.* 2012).

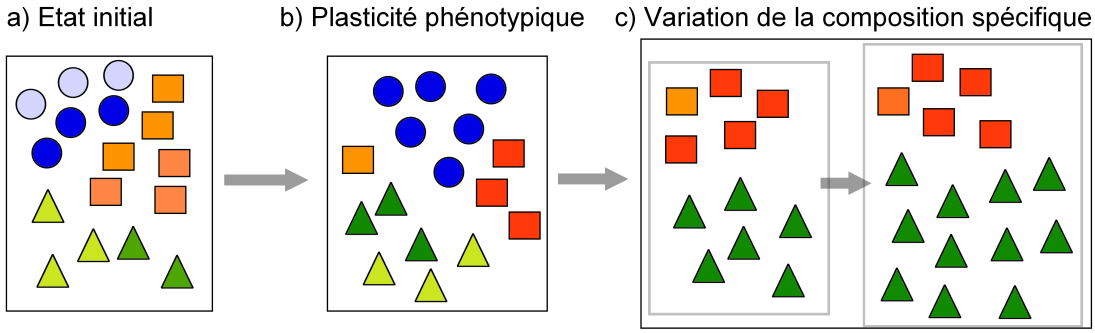

FIGURE 1.10 – Réponses possibles de trois espèces du phytoplancton aux changements de leur environnement. Chaque espèce est représentée par une forme (cercle, triangle ou rectangle) et chaque phénotype (et potentiellement un génotype) par une couleur. (a) la communauté dans son état initial est composée de trois espèces, (b) suite à un changement dans l'environnement, les espèces répondent en variant leur phénotype (plasticité phénotypique), (c) une espèce est mal adaptée (cercle) et ne persiste pas dans la communauté alors que l'espèce la mieux adaptée (triangle) voit son abondance augmenter. Certains phénotypes (couleur plus foncée), et potentiellement des génotypes, sont mieux adaptés et augmentent leur fréquence par sélection naturelle. Adapté de LITCHMAN *et al.* (2012).

Nombre d'études ont montré l'impact direct ou indirect de variations de l'environnement sur les organismes, populations et communautés, appréhendées à travers des observations sur le terrain, des expériences en mésocosme ou résultant d'études de modélisation. Par la suite, une synthèse des modifications observées sur le phytoplancton est présentée sous quatre angles différents (i) variation de l'abondance, de la biomasse et de la composition d'espèces, (ii) modifications de la distribution spatiale, (iii) variations de la phénologie et (iv) modification de la structure en taille de la communauté.

Variations de la biomasse, de l'abondance et de la composition d'espèces – Depuis quelques décennies, plusieurs études s'intéressent à l'effet de la hausse de la SST sur l'ensemble des aspects physiologiques et écologiques du phytoplancton. BOYCE *et al.* (2010) indiquent un déclin global de la biomasse du phytoplancton (mesures de chlorophylle *a*) de l'ordre d'un pourcent par an au cours du siècle dernier. Ce déclin de la biomasse phytoplanctonique a été associé aux changements des conditions océanographiques et tout particulièrement à la hausse de la température de surface de la mer. Cependant, ces tendances ne semblent pas être uniformes dans tous les océans. Ainsi, ces auteurs documentent une hausse de la concentration de chlorophylle *a* dans le sud de l'océan Indien. Les changements de la biomasse du phytoplancton sont le résultat de deux mécanismes opposés résultant de l'augmentation de la stratification de la colonne d'eau : d'une part la diminution de l'apport d'éléments nutritifs essentiels pour le phytoplancton et d'autre part, une utilisation plus efficace de la lumière permettant une période de croissance plus longue (Figure 1.11, BOPP *et al.* 2001). Il est prévu que dans les hautes latitudes (plus froides) la biomasse du phytoplancton augmente, favorisée par l'allongement de la période de croissance et un apport suffisant en sels nutritifs (BOPP *et al.* 2001 ; DONEY 2006 ; RICHARDSON & SCHOE-

MAN 2004). Cependant, ce mécanisme n'explique pas des tendances de décroissance de la chlorophylle *a* observées dans les zones polaires (BOYCE *et al.* 2010).

Les variations de la biomasse du phytoplancton impliquent que les principaux groupes qui le constituent sont affectés par les variations climatiques. Les diatomées occupent une part importante du phytoplancton, et peuvent dominer les communautés, principalement quand les concentrations en sels nutritifs sont élevées (CLOERN & DUFFORD 2005). BOPP *et al.* (2005) prévoient une diminution de l'abondance relative de ce groupe de 10% à l'échelle globale et d'environ 60% dans l'Atlantique Nord. D'autres travaux mentionnent une diminution des diatomées dans l'océan Atlantique, la Manche et la Mer Baltique pendant les quatre dernières décennies (KLAIS *et al.* 2011 ; LETERME *et al.* 2005 ; WIDDICOMBE *et al.* 2010 ; ZHAI *et al.* 2013). Cette diminution serait accompagnée d'une augmentation d'autres groupes tels que les dinoflagellés. Ces résultats diffèrent cependant de ceux obtenus par HINDER *et al.* (2012) dans l'Atlantique Nord-Est (entre 1960 et 2009). Ces derniers rapportent une augmentation des diatomées telles que *Pseudonitzschia* spp. et *Thalassiosira* spp., alors que l'abondance des dinoflagellés *Neoceratium furca* et *Prorocentrum* spp. diminue. Ces changements ont été attribués à l'action combinée de la hausse de la SST et des vents estivaux, favorisant des conditions plus turbulentes. L'effet d'un changement du ratio diatomées/dinoflagellés sur l'écosystème est peu connu. Traditionnellement, les efflorescences des diatomées sont considérées comme soutenant la production secondaire et le développement des copépodes, et par conséquent, la croissance de larves des poissons qui en dépendent pour leur alimentation (IRIGOIEN *et al.* 2002). Cependant, une étude récemment menée par VEHMAA *et al.* (2011) conclut qu'un changement de ce ratio en faveur des dinoflagellés pourrait avoir un effet positif sur la reproduction des copépodes.

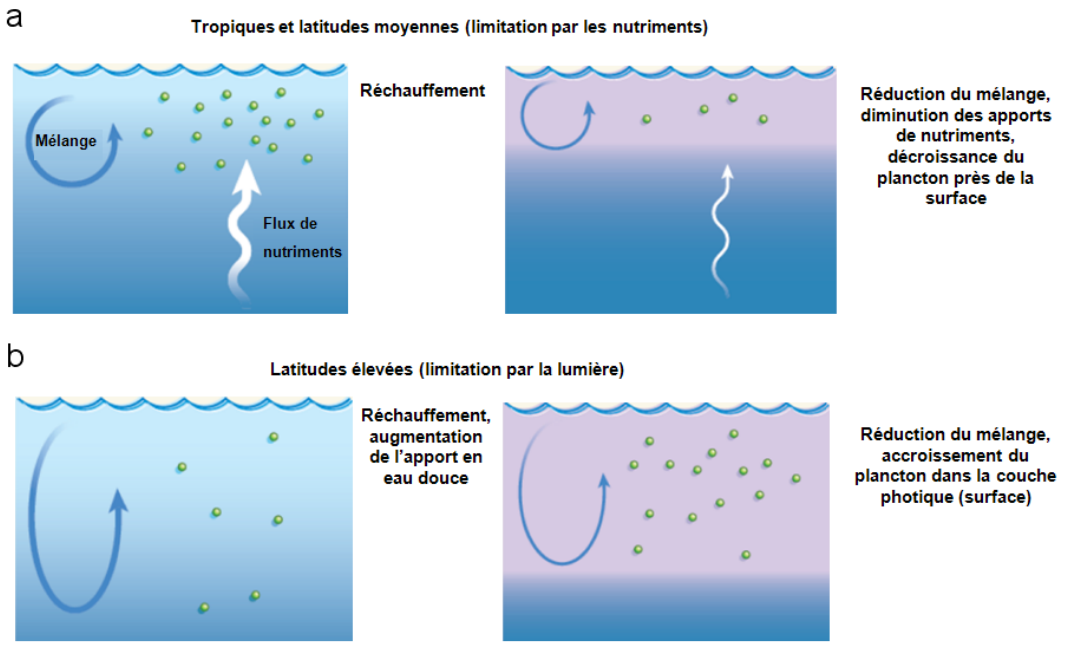

FIGURE 1.11 – Réponse prévue du phytoplancton à la hausse de la température des océans. (a) Dans les zones à faible latitude le phytoplancton est typiquement limité en sels nutritifs. L'augmentation de la température et de la stratification de la colonne d'eau entraînerait une diminution de l'apport en sels nutritifs et en conséquence une diminution de la biomasse du phytoplancton. (b) Dans les latitudes polaires et sub-polaires la phytoplancton est limité par la lumière. La diminution du mélange devrait entraîner une augmentation de la biomasse de phytoplancton à cause de l'augmentation de la disponibilité de la lumière. D'après DONEY (2006).

L'impact des variations climatiques à l'échelle inter-anuelle sur la structure des communautés phytoplanctoniques a été observé dans plusieurs zones littorales (BRETON *et al.* 2006 ; DAVID *et al.* 2012 ; IRIGOIEN *et al.* 2000). Par exemple, l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) (Figure 1.12), définie comme la différence de pression atmosphérique entre l'Anticyclone des Açores et la dépression d'Islande, a été positivement corrélée à l'abondance des diatomées et négativement à celle des dinoflagellés (IRIGOIEN *et al.* 2000 ; ZHAI *et al.* 2013). La phase positive de la NAO est associée à une prédominance des vents d'ouest avec des hivers doux et pluvieux en Europe du Nord mais plus secs autour de la Mer Méditerranée. Des valeurs faibles de l'indice de NAO, associées à l'affaiblissement des vents d'ouest, conduisent à une réduction du mélange vertical de la colonne d'eau et une diminution de la turbulence, favorisant ainsi le groupe des dinoflagellés (ZHAI *et al.* 2013). L'Oscillation Multidécennale de l'Atlantique (AMO) a également été mise en relation avec les variations du plancton sur le long terme (Figure 1.12, DAVID *et al.* 2012 ; EDWARDS *et al.* 2013). L'AMO est un signal de la variabilité du climat en relation avec la température de surface de la mer de l'Atlantique Nord (DIJKSTRA *et al.* 2006). Plusieurs études montrent la relation entre l'AMO et les précipitations, les ouragans dans l'Atlantique et le climat estival en Amérique du Nord et en Europe (ENFIELD *et al.* 2001 ; GOLDENBERG *et al.* 2001 ; SUTTON & HODSON 2005).

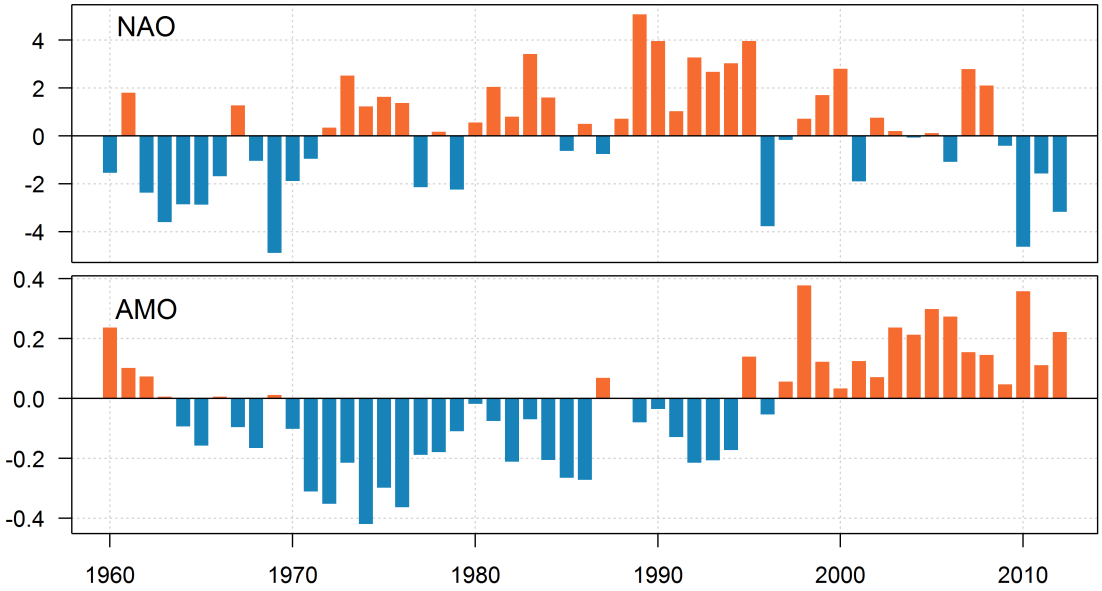

FIGURE 1.12 – Série temporelle de la moyenne hivernale (*i.e.* janvier à mars) de l'indice climatique Oscillation Nord Atlantique et de la moyenne annuelle de l'indice Oscillation Multidécennale de l'Atlantique.

L'effet de l'augmentation de CO_2 sur l'acidification des océans a été étudié sur les organismes du phytoplancton notamment sur ceux ayant des structures calcaires comme les coccolithophoridés. La réponse de ce groupe phytoplantonique et plus particulièrement de l'espèce *Emiliania huxleyi* a été étudiée auparavant. Bien que la diversité et l'abondance de ces organismes se voient significativement affectées (ZIVERI *et al.* 2014), d'autres travaux suggèrent que des processus d'adaptation aideraient à maintenir la fonctionnalité de ces groupes face aux changements globaux (LOHBECK *et al.* 2012).

Dans les zones côtières, une préoccupation est liée à l'apport croissant d'éléments nutritifs tels que l'azote et le phosphore. Ce phénomène se traduit par une production de biomasse accrue du phytoplancton et un déséquilibre du point de vue de la biodiversité. Au sein des écosystèmes marins, certaines proliférations d'algues ont souvent été attribuées à l'eutrophisation (ANDERSON *et al.* 2002). Ainsi, des liens de causalité existent entre l'augmentation de la concentration en chlorophylle *a* et l'augmentation des apports en sels nutritifs dans les zones côtières et estuariennes (CLOERN 2001). Dans le Nord-Est de l'océan Atlantique, 104 zones, dont la Baie de Seine et la Baie de Vilaine, sont considérées comme particulièrement sensibles (OSPAR 2008). En juillet 1982, la Baie de Vilaine connait des conditions anoxiques provoquant la mortalité massive de poissons et d'invertébrés benthiques. Ce phénomène a été associé à deux épisodes successifs d'orages sur le bassin versant, provoquant un enrichissement des eaux de surface et une stratification haline de la colonne d'eau. Le développement du phytoplancton qui a suivi, grâce au temps calme et à l'ensoleillement, et sa dégradation par la suite, ont provoqué une forte consommation d'oxygène dans le fond. La stratification de la colonne d'eau et les faibles courants ont favorisé un déficit en oxygène (CHAPELLE 1991).

En dehors de la France, d'autres exemples montrent la relation entre l'enrichissement des zones marines et l'augmentation de la biomasse du phytoplancton. Par exemple, en été 1997, un phénomène d'anoxie atteint la surface dans le fjord de Mariager au Danemark (Fallesen *et al.* 2000). Ce phénomène s'est produit après une efflorescence exceptionnelle du dinoflagellé *Prorocentrum minimum* suite à des conditions météorologiques favorables (été particulièrement chaud, ensoleillé et calme). La partie nord du Golfe de Mexique connait souvent des phénomènes d'hypoxies sévères. Ceux-ci sont en relation avec l'augmentation des charges en sels nutritifs dans le golfe résultant de l'activité humaine (en particulier des pratiques agricoles) dans le bassin versant du fleuve Mississippi, ce qui favorise une augmentation de la production du phytoplancton.

La corrélation entre un apport en sels nutritifs accru et l'augmentation de la biomasse du phytoplancton n'est pas toujours évidente. Ceci révèle un lien qui dépend fortement du système et des processus propres à ce dernier, expliquant pourquoi certains écosystèmes marins sont plus sensibles à l'enrichissement en éléments nutritifs que d'autres. Ainsi, certains processus tels que les marées, les vents ou le temps de résidence des masses d'eau agissent comme des filtres déterminant le type et l'amplitude des réponses des écosystèmes (Cloern 2001). De plus, l'enrichissement en sels nutritifs n'est pas un processus isolé, et il est de plus en plus évident que l'interaction avec de multiples facteurs comme le climat peuvent diminuer ou au contraire exacerber les conséquences sur les écosystèmes (Cloern 2001 ; Rabalais *et al.* 2009).

Au cours des dernières décennies, des proliférations des microalgues nuisibles (HAB-Harmful Algal Bloom) ont souvent été attribuées à l'eutrophisation. Dans le modèle d'organisation du phytoplancton Mandala de Margalef (1997), les dinoflagellés formant des marées rouges sont associés à des conditions d'enrichissement en sels nutritifs et stables en terme de turbulence. Certains travaux se sont basés sur l'analyse des kystes de dinoflagellés dans les sédiments de ces 100 dernières années pour étudier le lien entre l'enrichissement en sels nutritifs des eaux marines dû aux activités humaines et les HAB (fjord d'Oslo, Norvège, Dale 2001). Selon cet auteur, l'enrichissement des systèmes tempérés et limités en sels nutritifs aurait provoqué une augmentation des HAB, particulièrement en période estivale. L'espèce concernée est *Lingulodinium polyedricum*, productrice de toxines diarrhéiques. Il n'existe pas de généralisation simple quant aux impacts des activités liées à l'aquaculture sur les HAB. Dans les zones où ces activités sont intensives, l'effet cumulatif de l'enrichissement en sels nutritifs peut avoir un impact sur la composition et l'abondance du phytoplancton. Cependant, l'impact dépend des espèces toxiques présentes, de l'abondance relative des éléments nutritifs, des caractéristiques hydro-dynamiques de la zone ainsi que de la pression de prédation et de la disponibilité en lumière (Anderson *et al.* 2002). Un autre aspect étudié est l'effet de l'action synergique du climat et des activités humaines dans la manifestation et l'évolution des HAB (Hallegraeff 2010).

À forte concentration, certains métaux lourds comme le cadmium, le zinc, le mercure sont toxiques pour le phytoplancton et il en est de même pour les polluants tels que les

PCB [3] et les DDT [4]. La contamination des zones côtières par ces éléments peut produire des variations de la dominance des espèces, affectant la structure et la composition de la communauté (*e.g.* Fisher *et al.* 1973 ; Mosser *et al.* 1972). Un autre aspect important est le fait que les microalgues accumulent ces polluants et favorisent leur transfert vers les niveaux trophiques supérieurs.

Enfin, des réponses très variables du phytoplancton face aux changements de conditions environnementales sont documentées dans la littérature, et il est difficile de conclure à une réponse unique concernant ces organismes (Table 1.2). Au contraire, ces variations contrastées soulignent la complexité des réponses de ce compartiment biologique. De plus, la multiplicité des facteurs agissant sur le phytoplancton fait qu'il est difficile de discerner l'effet prépondérant des uns ou des autres.

3. polychlorobiphényles
4. dichlorodiphényltrichloroéthane produit chimique de propriétés insecticides et acaricides

TABLE 1.2 – Exemples d'études des variations temporelles de la biomasse et de l'abondance du phytoplancton basé sur l'observation de diverses régions marines.

Zone	Fréquence des observations	Variations observées	Référence
Régions de la Mer Baltique	variable en fonction des sites d'échantillonnage	La biomasse phytoplanctonique augmente dans la région centrale de la Mer Baltique (Baltic Proper) mais diminue dans la Baie de Mecklenburg. La diminution de la biomasse de printemps des diatomées dans certains régions de la Mer Baltique est accompagnée par une augmentation de celle des dinoflagellés. Les variations environnementales observées concernent une augmentation de la température, diminution de la salinité et de la concentration en sels nutritifs. Dans la Baie de Kiel, les efflorescences automnales et estivales de *Chaetoceros* et *Skeletonema* observées en début du XX^{ème} siècle ont été substituées par celles composées par les espèces *Cerataulina pelagica*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Proboscia alata* et *Pseudo-nitzschia* spp. Les nouvelles espèces proliférantes sont potentiellement toxiques (*e.g. Prorocentrum minimum*, *Pseudo-nitzschia* spp.). L'étude remarque l'existence de tendances locales dans la Mer Baltique.	WASMUND & UHLIG (2003), WASMUND *et al.* (1998) et WASMUND *et al.* (2008, 2011)
Régions de la Mer Baltique	variable en fonction des sites d'échantillonnage	La proportion relative des dinoflagellés par rapport aux diatomées a augmenté durant les efflorescences d'hiver-printemps, notamment dans les régions du Nord de la Mer Baltique (Golfe de Finlande et de Botnie). Les auteurs émettent l'hypothèse que le mélange de la colonne d'eau en hiver et la remise en suspension des kystes benthiques, suivis de la stratification de l'eau sous une fine couche de glace fondante favorisent l'accumulation des dinoflagellés. Les hivers plus doux et une couche de glace fine (10-20cm) favorisent des efflorescences du complexe *Biecheleria baltica* (*B. baltica*, *Gymnodinium corollarium* et *Scrippsiella hangoei*).	KLAIS *et al.* (2011, 2013)
Golfe de Finlande et région Nord-Centrale de la Mer Baltique	environ deux échantillons en été (principalement en août) entre 1979 et 2003	L'étude montre une augmentation significative de la biomasse des chrysophycées et chlorophycées. La biomasse des dinoflagellées et des cyanobactéries augmente respectivement dans la région Nord-Centrale de la Mer Baltique et le Golfe de Finlande. La biomasse des groupes des euglenophycées et cryptophycées diminue dans ces zones respectivement. Les variations des conditions environnementales incluent la hausse de la température estivale et de la concentration de l'azote inorganique dissous (DIN) et la diminution de la salinité. Ces changements de la composition spécifique des communautés ont été mis en relation avec les variations hydro-climatiques et l'effet de l'eutrophisation continue.	SUIKKANEN *et al.* (2007)
Région centrale de l'Atlantique Nord	données agrégées au niveau mensuel	Les analyses effectuées entre 1991 et 2009 montrent une augmentation de la proportion des dinoflagellés par rapport aux diatomées. Cette étude établit un lien entre l'indice climatique NAO, la SST et le changement de la structure de la communauté phytoplanctonique.	ZHAI *et al.* (2013)
Nord-Est de l'Atlantique Nord et mer du Nord	mensuelle	L'abondance des dinoflagellés tels que *Prorocentrum* spp. et *Neoceratium furca* a diminué et celle des diatomées a augmenté (*e.g. Pseudo-nitzschia* spp., *Thalassiosira* spp.). Ces variations ont entraîné une augmentation marquée de l'abondance relative des diatomées par rapport à celle des dinoflagellés. L'action combinée de l'augmentation de la SST et des vents, favorisant des conditions plus turbulentes, a été associée à ces variations.	HINDER *et al.* (2012)
Ouest de la Manche	hebdomadaire	Entre 1992 et 2007, une diminution significative de l'abondance des diatomées et de *Phaeocystis* a été observée alors que l'abondance des coccolithophoridés et du dinoflagellé *Prorocentrum minimum* a augmenté.	WIDDICOMBE *et al.* (2010)
Atlantique Nord et mers adjacentes	mensuelle	L'étude décrit un changement abrupt de plusieurs composantes biologiques de l'écosystème (*e.g.* phyto-zooplancton) dans les années 1980. En particulier, l'indice de couleur du phytoplancton augmente (indicateur de la biomasse du phytoplancton acquis à travers les données du CPR). Est évoquée la relation avec la hausse de la SST et une pression moindre de l'herbivore *Calanus finmarchicus* (son abondance diminue).	BEAUGRAND (2009)
Baie de Calvi (Méditerranée)	cinq périodes d'hiver-printemps entre 1979 et 1998	La limitation en silice entre 1986 et 1988 a favorisé une diminution de l'abondance des diatomées, accompagnée par une augmentation de l'abondance des groupes du phytoplancton non siliceux. Après cette période, la diminution de la disponibilité en nitrates explique la réduction progressive de l'abondance de ces derniers.	GOFFART *et al.* (2002)
Baie de Narragansett (É.-U.)	hebdomadaire	L'étude indique un déclin de 45% de l'abondance de *Skeletonema* entre 1959 et 1997. Celle-ci étudie également la relation entre cette tendance et le climat (indice NAO, température et irradiance). Des hivers doux ont été associés avec une efflorescence estivale de *Skeletonema* et une réduction de son abondance annuelle.	BORKMAN & SMAYDA (2009)
Côte Atlantique (France)	bi-mensuelle	Étude des variations temporelles et spatiales de la diversité spécifique et fonctionnelle du phytoplancton. Bien que la variation temporelle soit moins importante pour expliquer les patrons de diversité, les principaux facteurs expliquant les variations inter-annuelles sont les indices climatiques à grande échelle, principalement l'AMO.	DAVID *et al.* (2012)
Côte Belge	deux fois par semaine à bi-mensuelle entre 1988 et 2001	Le ratio diatomée/*Phaeocystis* est déterminé par l'effet combiné de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) et de l'apport en eau douce et en nitrates provenant du fleuve Escaut.	BRETON *et al.* (2006)
Baie de Seine (Normandie, France)	bi-mensuelle entre 2001 et 2011	Diminution de la chlorophylle *a* en été mais une légère augmentation en hiver. Une augmentation de l'abondance des dinoflagellés est observée en été. L'abondance des diatomées n'a pas variée significativement. La diminution du phosphore correspond à une diminution générale de la biomasse du phytoplancton, mais les concentrations élevées en azote favorisent l'émergence d'efflorescences de microalgues nuisibles.	ROMERO *et al.* (2013)

Variations de la distribution spatiale – La distribution des espèces est sensible aux changements globaux (Hays *et al.* 2005). L'impact de la hausse de la température de la mer sur la distribution spatiale des organismes du phytoplancton a fait l'objet de plusieurs études. Thomas *et al.* (2012) émettent l'hypothèse d'une diminution de la diversité dans les zones tropicales, où les espèces du phytoplancton seraient plus sensibles à une augmentation de la température. D'autre part, ces auteurs mentionnent la possible augmentation de la diversité dans les zones de hautes latitudes comme conséquence d'un déplacement des espèces vers les pôles (Thomas *et al.* 2012).

Les données issues du CPR révèlent plusieurs changements de l'aire de distribution des espèces phytoplanctoniques. En particulier, le dinoflagellé *Neoceratium trichoceros*, uniquement recensé dans le sud du Royaume Uni avant 1970, est actuellement observé sur la côte ouest d'Écosse et dans le nord de la Mer du Nord (Hays *et al.* 2005). L'établissement dans la Mer du Nord d'espèces considérées comme thermophiles *e.g. Alexandrium minutum*, *Gymnodinium catenatum*, *Rhizosolenia indica* aurait été favorisé par une hausse de la température (Nehring 1998b).

Un autre exemple de changement d'aire de distribution concerne la diatomée *Neodenticula seminae*, auparavant observée dans le Pacifique Nord subarctique. Grâce aux données du CPR et à l'analyse des carottes de sédiments, il a été constaté que cette espèce est rencontrée depuis la fin du XX^{ème} siècle dans l'Atlantique Nord, après une absence de 800 000 années. Cette apparition a été associée à l'influence accrue des eaux du Pacifique sur l'Atlantique à travers l'océan Arctique, ceci en raison de la fonte des glaces de mer et/ou des variations de la circulation des masses d'eau de l'océan Arctique (Miettinen *et al.* 2013 ; Reid *et al.* 2007).

L'expansion géographique de certaines espèces du phytoplancton a été occasionnellement attribuée au rejet et à la dispersion des eaux de ballast des navires. Ce mode d'introduction d'espèces altère leur distribution et a été suspecté pour plusieurs taxons comme *Coscinodiscus wailesii* dans la Manche et la Mer du Nord (Edwards *et al.* 2001) ou *Alexandrium catenella* dans l'étang de Thau, France (Lilly *et al.* 2002). Ces introductions ont souvent comme conséquence de nouvelles proliférations inattendues et parfois accompagnées de l'apparition de certaines toxines (*e.g.* PSP, toxine paralysante). Les raisons pour lesquelles ces espèces introduites arrivent à s'établir et même proliférer reste néanmoins difficile à expliquer (Nehring 1998a). Ces espèces pourraient exploiter des habitats jusque là inoccupés. De plus, les écosystèmes perturbés par les effets combinés du changement climatique et des activités humaines sont plus sujets aux invasions (Stachowicz *et al.* 2002).

Dans un contexte de changements globaux, prédire l'aire de répartition des espèces, leur probabilité d'extinction ainsi que les modifications sous-jacentes dans la communauté reste un défi. Dans la mesure des données disponibles, certains modèles tiennent compte du seul facteur température et ne prennent pas en considération l'effet conjoint possible de la température avec d'autres paramètres (*e.g.* interaction inter-spécifique). De plus, les expérimentations en laboratoire reposent souvent sur l'effet d'un seul fac-

teur sur les organismes, ne permettant de tester leur plasticité physiologique qu'à court terme. La possible adaptation de ces organismes reste peu étudiée, mais certains travaux commencent à mettre en évidence des phénomènes d'adaptation (Lohbeck *et al.* 2012). Kremp *et al.* (2012) montrent qu'en fonction de la souche de *Skeletonema marinoi*, les effets de la température sur la croissance peuvent être positifs, négatifs ou nuls.

L'impact de ces variations sur la production primaire au niveau de l'écosystème reste assez méconnu. L'importance du maintien de la diversité pour la productivité des écosystèmes a été amplement discutée en dehors du contexte de changement climatique (Cardinale *et al.* 2009). La productivité serait favorisée par la diversité. Donc, nous pouvons nous attendre à ce que des variations de la diversité du phytoplancton entraînent des modifications de la productivité et de la stabilité des écosystèmes.

La complexité de ces interactions révèle la réelle difficulté de construire des scénarios futurs. Les prédictions des changements de la diversité et de la distribution d'espèces peuvent en partie être atténuées par la capacité des espèces à s'adapter, notamment celles ayant un temps de renouvellement rapide de la population comme c'est le cas du phytoplancton (Thomas *et al.* 2012). Ainsi, davantage d'études en laboratoire sont nécessaires pour tenir compte de la réponse adaptative du phytoplancton dans les modèles de prédiction de distribution d'espèces.

Variation de la phénologie et de l'amplitude des efflorescences – La phénologie fait partie intégrante du cycle de vie des organismes. Les espèces du phytoplancton exploitent différentes conditions environnementales, ainsi, au cours de l'année plusieurs espèces se succèdent. Ce phénomène de succession d'espèces est bien connu dans le phytoplancton. La phénologie est souvent exprimée par la date à laquelle surviennent les efflorescences algales, leur amplitude et leur durée. Elle est étroitement liée au climat, et les fluctuations de ce dernier font partie intégrante de la variabilité phénologique des producteurs primaires.

En écologie terrestre, il existe une littérature abondante des variations phénologiques en relation avec le changement climatique. Nombre de ces études ont mis en évidence une corrélation entre certains paramètres comme la coloration des feuilles en automne ou la date de floraison et l'augmentation de la température, tout en soulignant la complexité des réponses si l'on tient compte de l'interaction avec d'autres facteurs, *e.g.* précipitations (Cleland *et al.* 2006, 2007 ; Menzel 2003). Ces travaux ont motivé la recherche de patrons similaires dans la phénologie du phytoplancton, à partir soit de la biomasse totale ou estimée pour différents niveaux taxinomiques.

L'apparition de plus en plus précoce des efflorescences printanières du phytoplancton sous l'effet de l'augmentation de la température reste l'une des hypothèses les plus évoquées (Hashioka & Yamanaka 2007 ; Lewandowska & Ulrich 2010 ; Winder & Schindler 2004b). Ce phénomène a été observé en milieu aquatique en relation avec la date du début de la stratification de la colonne d'eau ou de la rupture des glaces lacustres (Thackeray *et al.* 2008 ; Walters *et al.* 2013 ; Weyhenmeyer 2001 ; Winder & Schindler 2004b). Des expérimentations en mésocosme

(Lewandowska & Ulrich 2010 ; Sommer & Lewandowska 2011), des mesures de télédétection (Kahru *et al.* 2011) ainsi que des observations sur le terrain vont dans le sens de cette hypothèse (Edwards & Richardson 2004). Cependant, la réponse du phytoplancton est loin d'être unique, et l'interaction avec d'autres paramètres ainsi que des variations inter-spécifiques implique une diversité de réponses (Table 1.3).

Les méthodes de télédétection sont couramment utilisées pour estimer les dates de démarrage et de maximum de la biomasse du phytoplancton (Kahru *et al.* 2011 ; Racault *et al.* 2012 ; Siegel *et al.* 2002 ; Zhai *et al.* 2011). Cette méthodologie a l'avantage de fournir une large emprise spatiale et une résolution temporelle fine (de l'ordre d'un jour) des processus de production primaire et de pouvoir confronter ces derniers aux variations climatologiques. Une étude d'environ une décennie (1997-2009) révèle une tendance significative d'apparition d'efflorescences plus précoces (d'environ 50 jours) dans les océans Pacifique boréal et Arctique, et d'efflorescences plus tardives dans certaines zones de l'océan Nord Atlantique (Kahru *et al.* 2011). La variabilité annuelle et décennale de la chlorophylle *a* a également été attribuée à des variations climatiques telles que l'Oscillation Nord Atlantique (NAO), l'Oscillation Décennale du Pacifique (PDO) ou encore El Niño (ENSO) (Chiba *et al.* 2012 ; Kahru *et al.* 2011 ; Racault *et al.* 2012 ; Zhai *et al.* 2011, 2013).

Walters *et al.* (2013) signalent l'importance de prendre en compte des niveaux de résolution taxinomique fins car les réponses au changement climatique peuvent varier en fonction des espèces et affecter la composition des communautés (voir également Anneville *et al.* 2002 ; Guinder *et al.* 2010). Ainsi, les systèmes d'observation *in situ* permettent d'étudier ces variations phénologiques inter-annuelles, souvent au niveau de l'espèce. Les données issues du CPR montrent des efflorescences plus précoces (de près de 23 jours) des dinoflagellés *Ceratium*, *Protoperidinium* et *Dinophysis* dans la Mer du Nord (Edwards & Richardson 2004). Pour la même période, aucune modification des efflorescences printanières des diatomées n'a été observée. Cette diversité de réponses est liée aux facteurs influençant fortement le cycle saisonnier des différents groupes taxinomiques. La réponse phénologique des dinoflagellés à l'augmentation de la température n'est pas seulement physiologique : elle peut également être reliée à une stratification plus précoce de la colonne d'eau. Les diatomées sont probablement plus dépendantes de la longueur du jour ou de l'intensité lumineuse (Edwards & Richardson 2004 ; Eilertsen *et al.* 1995 ; Wiltshire *et al.* 2008).

Les écosystèmes marins peuvent être particulièrement vulnérables à ces changements. La variation de la phénologie du phytoplancton peut conduire à une désynchronisation entre les producteurs primaires et secondaires, ainsi qu'à un effet de cascade « bottom-up » vers les niveaux trophiques supérieurs avec des conséquences négatives, comme par exemple sur le succès de reproduction des oiseaux marins (Durant *et al.* 2003) ou sur des activités humaines telles que la pêche (Cury *et al.* 2008 ; Edwards & Richardson 2004).

Taille des cellules – Au cours des dernières années, diverses études se sont

intéressées à l'effet du changement climatique et de la hausse de la température sur la structure des classes de taille dans les communautés phytoplanctoniques, favorisant notamment des espèces plus petites (Lewandowska & Ulrich 2010 ; Sommer & Lengfellner 2008). La taille des cellules est étroitement liée à des processus tels que l'absorption des sels nutritifs et le taux de sédimentation des cellules (Litchman & Klausmeier 2008). Les espèces de petite taille ont un ratio surface/volume plus important, ce qui favorise une vitesse de sédimentation plus faible et une absorption plus efficace des sels nutritifs. Ceci présente un avantage dans un scénario où la hausse de la température favoriserait la stratification de la colonne d'eau et l'épuisement des éléments nutritifs dans la zone euphotique. Ces conditions ont favorisé l'augmentation de l'abondance de diatomées de petite taille telles que *Cyclotella* et *Cymbella* et des chlorophycées comme *Gloeotila* et *Botryococcu*, ceci au détriment de diatomées de plus grande taille (*e.g. Fragilaria*, *Synedra*) (Winder & Hunter 2008). De façon similaire, la structure de taille du phytoplancton dans certains estuaires a été modifiée, favorisant des diatomées de plus petite taille (*e.g. Thalassiosira minima* et *Cyclotella*, Guinder *et al.* 2010).

Récemment, des travaux en mésocosme ont montré une relation entre la hausse de la température et l'augmentation de la biomasse du picophytoplancton, des flagellés de petite taille et la diminution de la taille moyenne des cellules du phytoplancton (Lewandowska & Ulrich 2010 ; Sommer & Lewandowska 2011). Ces études suggèrent un effet plus important de broutage du zooplancton sur les cellules de plus grande taille (Lewandowska & Ulrich 2010).

TABLE 1.3 – Exemples d'études concernant les variations phénologiques du phytoplancton en milieu aquatique. Les résultats sont obtenus à partir d'observations de terrain, des satellites et des expérimentations en mésocosme.

Taxa	Méthodologie	Zone	Métrique	Variations phénologiques	Fréquence des observations	Référence
Diatomées et dinoflagellés au niveau espèce	observations de terrain - CPR	centre Mer du Nord	date du pic saisonnier	efflorescence plus précoce (prés de 23 jours) des dinoflagellés *Ceratium*, *Protoperidinium* et *Dinophysis*. Pas de changement sur les diatomées	mensuelle	EDWARDS & RICHARDSON (2004)
Diatomées	observations de terrain	Helgoland, Mer du Nord	date du démarrage et de croissance exponentielle de l'efflorescence	pas de tendance de la date de démarrage des efflorescences malgré des modifications importantes des conditions abiotiques	données journalières (ouvrables)	WILTSHIRE *et al.* (2008)
Chlorophylle *a* et phytoplancton au niveau espèce	observations de terrain	Estuaire Bahía Blanca (Argentine)	date du démarrage et du déclin des efflorescences	Efflorescence typique d'hiver et de début de printemps remplacée par des efflorescences relativement courtes durant toute l'année. *Thalassiosira curviseriata* a été remplacée par d'autres espèces *e.g. T. minima* et *Cyclotella*. Les dates du démarrage et du déclin sont plus précoces. Changements attribués à des hivers plus doux et de faibles précipitations	deux fois par semaine à une fois tous les 15 jours	GUINDER *et al.* (2010)
Chlorophylle *a* et comptage du phytoplancton	observations de terrain	Baie de Narragansett, É.-U.	date du maximum d'efflorescence et abondance	Les efflorescences typiques d'hiver-printemps disparaissent fréquemment ces dernières années. Des efflorescences relativement courtes de diatomées au printemps, été et automne sont maintenant fréquentes, remplaçant l'efflorescence d'été des flagellés. Changements attribués aux hivers plus doux, à une diminution de la vitesse du vent et à une couverture nuageuse accrue	hebdomadaire	NIXON *et al.* (2009)
Groupe des diatomées mais également au niveau de l'espèce	observations de terrain	Lac Washington	date du maximum de biomasse en printemps, centre de gravité du pic printemps-automne	Efflorescences plus précoces (près de 19 jours) liées aux conditions de stratification, mais réponse spécifique aux taxons	hebdomadaire à mensuelle	WALTERS *et al.* (2013) et WINDER & SCHINDLER (2004b)
Biomasse du phytoplancton	observations de terrain	Lacs Suédois	Déclin printanier de la biomasse et date de début des efflorescences de cyanobactéries en été	Déclin de la biomasse plus précoce suite à un hiver particulièrement doux, début plus précoce des efflorescences estivales (cyanobactéries) et pas de réponse des dinoflagellés, chrysophytes et cryptophytes	Fréquence irrégulière, souvent quatre échantillons par an	WEYHENMEYER (2001)
Mesures de production primaire et biomasse des groupes du phytoplancton (*e.g.* picoplancton, diatomées, dinoflagellés)	mésocosme	conditions de la Baie de Kiel (Mer Baltique)	date du démarrage, du pic et fin des efflorescences printanières	date du démarrage, du pic, et fin de l'efflorescence plus précoce quand la température est plus élevée ($\triangle T^{\circ}C = 6^{\circ}C$), la durée ne varie pas	trois fois par semaine	LEWANDOWSKA & ULRICH (2010)
Concentration chlorophylle *a*, biomasse totale du phytoplancton et abondance des diatomées et dinoflagellés	observations de terrain - CPR et satellite	Océan Atlantique Nord	date de démarrage de l'efflorescence printanière	variation inter-annuelle de la date de démarrage de l'efflorescence printanière et corrélation négative avec l'indice NAO et positive avec la SST	données satellites agrégées sur huit jours	ZHAI *et al.* (2013)
Concentration chlorophylle *a*	satellite	Océan Arctique et les océans boréaux adjacents	date du pic annuel de la chlorophylle *a*	dans 11% de l'océan Arctique, le pic de biomasse du phytoplancton est plus précoce, d'environ 50 jours dans certains cas. Dans l'Atlantique Nord, le pic semble être plus tardif	données journalières agrégées sur cinq jours	KAHRU *et al.* (2011)

1.5 Principales méthodes d'analyse des séries temporelles concernant le phytoplancton marin

L'analyse de la dimension temporelle des données est un domaine d'étude très actif en écologie marine. L'évolution temporelle des populations fournit des informations sur l'influence des forçages environnementaux dans la dynamique d'une population ou d'un écosystème. Par définition, une série temporelle est une suite d'observations chronologiquement ordonnée où le nombre n d'observations définit la longueur de la série. De nombreuses techniques d'analyse sont disponibles pour leur étude. Par exemple, les méthodes de segmentation permettent la division d'une série temporelle en « blocs contigus de données » (Kehagias 2004). Cette problématique vient de l'intérêt, dans l'analyse des séries, de déterminer non seulement des tendances, mais aussi de détecter des changements abrupts. Actuellement, plusieurs méthodes de détection des points de changement sont disponibles. Une liste exhaustive est mise à disposition en ligne : `http://www.beringclimate.noaa.gov/regimes/Regime_shift_methods_list.htm`.

En milieu marin, les séries temporelles issues des systèmes d'observations et de surveillance sont souvent confrontées à des fréquences d'échantillonnage irrégulières. Ceci est souvent lié aux conditions de navigation difficile, notamment pendant les périodes hivernales. Les techniques d'analyse des séries temporelles nécessitent souvent des données acquises de manière régulière et une fréquence d'acquisition irrégulière implique une série avec des données manquantes. Dans ces cas, il existe des méthodes capables de « combler » les données manquantes et des techniques d'imputation sont souvent utilisées (*e.g.* algorithme par spline cubique, David *et al.* 2012).

Le caractère non-stationnaire de ces séries temporelles, qui peut se traduire par une moyenne variable dans le temps, la présence d'une fréquence irrégulière, des données manquantes, des données exceptionnelles et des composantes saisonnières, nécessitent l'utilisation d'approches méthodologiques adaptées. Certaines méthodes reposent sur des approches descriptives comme la moyenne mobile, d'autres ne sont pas spécifiques aux séries temporelles *e.g.* régression (Table 1.4). Une méthode simple reste l'utilisation des sommes cumulées (Ibañez *et al.* 1993). Les méthodes basées sur des techniques de lissage (*e.g.* LOESS, LOWESS, GAM) ont été couramment mises en œuvre pour déterminer et décrire les tendances à long terme des groupes phytoplanctoniques ainsi que des variables environnementales (Suikkanen *et al.* 2007 ; Wasmund & Uhlig 2003). Klais *et al.* (2011) utilisent les modèles GAM pour étudier les variations des groupes des diatomées et des dinoflagellés dans la Mer Baltique. Ces méthodes de lissage ont été considérées comme étant des outils flexibles, car aucune information préalable sur la forme de la tendance n'est nécessaire, mais ne fournissent en revanche pas d'équation. De plus, afin d'étudier les tendances sur le long-terme, cette méthode isole la composante saisonnière, qui est quant à elle fixe pour toutes les années. Cependant, les propriétés de ces variations cycliques (*e.g.* durée, amplitude d'une efflorescence) peuvent être modifiées d'une année à l'autre. Si tel est le cas, il est nécessaire

de prendre en considération cet aspect et permettre au facteur saisonnier d'évoluer avec le temps. Récemment, Winder & Cloern (2010) ont utilisé des analyses spectrales afin de quantifier l'évolution temporelle de la chlorophylle *a*, détecter des fluctuations périodiques et des changements phénologiques. Ce type d'approche se heurte cependant au problème des données manquantes, et des méthodes d'imputation doivent être appliquées pour régulariser les séries temporelles.

Dans le cadre de l'étude des données issues des systèmes d'observation, il est nécessaire d'appliquer un outil d'analyse bien adapté aux caractéristiques des séries temporelles. Dans ce contexte, les Modèles Linéaires Dynamiques (DLM) permettent d'étudier l'évolution sur le long-terme des paramètres biologiques et environnementaux. Cet outil a été utilisé auparavant pour le traitement des séries temporelles dans le domaine de l'écologie marine, notamment l'analyse de la dynamique des populations ou encore des changements phénologiques du phytoplancton (Cottingham & Carpenter 1998 ; Soudant 1997 ; Winder & Schindler 2004a).

L'étude des réponses des communautés biologiques implique l'examen simultané de plusieurs variables. Par exemple, au sein d'une communauté caractérisée par s espèces, il est possible d'étudier les réponses de l'ensemble des populations pour déterminer si toutes les espèces ont ou non des tendances similaires. À cet égard, les méthodes les plus couramment utilisées en écologie sont probablement les analyses descriptives multivariées. Récemment, les analyses en composantes principales (ACP) ont permis d'identifier des patrons de variabilité entre plusieurs séries temporelles biologiques. Schlüter *et al.* (2008) ont étudié les variations liées à 40 séries temporelles de la Baie de Helgoland. Pour cela, les auteurs utilisent des ACP sur un ensemble de variables chimiques, climatiques et biologiques afin d'identifier des changements de régime. Schlüter *et al.* (2008) concluent à un changement abrupt entre 1987 et 1988, donnant lieu à un nouveau régime ayant persisté sur plus d'une décennie. D'autres méthodes comme celles de classification hiérarchique (*i.e cluster* en anglais) ont été employées en complément pour étudier les discontinuités des séries temporelles.

Les changements de régime occupent une partie très active des analyses des séries temporelles. Bien que des nuances existent dans la définition du changement de régime, celui-ci est souvent lié à des modifications soudaines ou abruptes des composantes physiques et biologiques du système et intervenant sur plusieurs niveaux trophiques (Lees *et al.* 2006). Le caractère multidimensionnel du concept a fait des analyses telles que l'ACP des méthodes souvent utilisées pour la détection d'un changement de régime. Lors de l'examen d'un grand nombre de séries temporelles, l'ACP est une façon de réduire le nombre de dimensions. La présence d'un changement abrupt peut être identifiée par inspection visuelle des composantes principales, mais souvent d'autres analyses sont utilisées pour évaluer le caractère statistiquement significatif des changements. Par exemple, l'algorithme séquentiel proposé par Rodionov (2004) a ainsi permis de détecter des changements de régimes (Nicholls 2011). D'autres méthodes telles que les analyses multi-tableaux permettent d'étudier un cube de données, *i.e.* des

données à trois dimensions : variables mesurées, espace et temps. Cette méthodologie a été employée dans l'étude de la dynamique spatio-temporelle des peuplements phytoplanctoniques le long des côtes françaises (David *et al.* 2012 ; Gailhard *et al.* 2002).

Il est possible d'étendre les DLM à l'analyse multidimensionnelle des séries temporelles. Cette approche offre des opportunités d'analyse, en intégrant l'information contenue dans plusieurs séries temporelles. Par exemple, il est possible d'extraire des tendances communes à un ensemble de séries, ou de définir à l'échelle spatiale des patrons liés à des types d'écosystèmes. Récemment, cette approche à été utilisée pour caractériser la structure spatiale d'un ensemble de sous-populations de mammifères marins (Ward *et al.* 2010). En outre, les interactions inter-spécifiques (*e.g.* prédation) peuvent être étudiées à partir des séries temporelles multi-espèces.

TABLE 1.4 – Exemples de méthodes d'analyses appliquées aux séries temporelles sur le phytoplancton.

Méthode	Applications	Référence
Analyse en Composantes Principales	Méthode très utilisée pour identifier des patrons de variabilité cohérents pour un ensemble de séries temporelles. Des méthodes de détection de changements abrupts sont souvent appliqués en complément. L'ACP a été utilisée pour la détection d'un changement de régime dans la Mer du Nord et dans l'océan Pacifique Nord (comprenant 100 séries climatiques et biologiques).	BEAUGRAND (2004) et HARE & MANTUA (2000)
Analyse spectrale	L'analyse identifie des périodicités et des variations dans les séries. Cette approche a été employé pour l'analyse des données de biomasse du phytoplancton.	FERNÁNDEZ DE PUELLES & MOLINERO (2013) et WINDER & CLOERN (2010)
Algorithmes de segmentation séquentielle	Détermination des points de changements dans une série temporelle et identification des changements de régime. Particulièrement, l'algorithme développé par RODIONOV (2004) a été employé dans la détection des changements abrupts dans l'abondance du zooplancton et d'un changement de régime dans la Baie de Quinte (Canada).	NICHOLLS (2011) et VANDROMME *et al.* (2011)
Classification chronologique (cluster chronologique)	La méthode identifie des discontinuités dans une série temporelle en prenant en considération la séquence temporelle des mesures (LEGENDRE *et al.* 1985). Cette méthode a été appliquée aux séries temporelles de la Mer du Nord et la Mer des Wadden pour l'identification des changements de régime.	WEIJERMAN *et al.* (2013)
Modèles Linéaires Dynamiques	Ces modèles spécifiques aux analyses des séries temporelles ont plusieurs avantages : l'aspect dynamique permet de prendre en compte la non-stationnarité, les composantes du modèle (*e.g.* saisonnalité) évoluent avec le temps, le modèle gère les données manquantes ainsi que les données exceptionnelles et permet la prise en compte des informations exogènes. Ces modèles ont été utilisés dans l'étude de la dynamique temporelle des populations phytoplanctoniques.	COTTINGHAM & CARPENTER (1998) et SOUDANT (1997)
Sommes cumulées	Cette méthode simple et descriptive est appliquée avec l'objectif de détecter des tendances dans la moyenne d'une série. Ainsi, plusieurs études mettent en évidence des variations majeures des séries temporelles (*e.g.* phytoplancton) et identifient des phases de transition.	BRICEÑO & BOYER (2010), EDWARDS *et al.* (2006), IBAÑEZ *et al.* (1993) et LEFEBVRE *et al.* (2011)
Techniques de lissage (LOESS, LOWESS, GAM)	Étude des tendances des paramètres tels que la biomasse, l'abondance et la phénologie comme la date des efflorescences du phytoplancton.	KLAIS *et al.* (2011), WALTERS *et al.* (2013) et WASMUND & UHLIG (2003)

1.6 Conclusion

Afin d'étudier la diversité spécifique du phytoplancton, la prise en compte de l'échelle d'étude apparaît primordiale. Pour comprendre cette variabilité, les échelles spatiale, temporelle et d'organisation de la communauté (*e.g.* espèce, groupe fonctionnel) doivent être définies. Considérer ces échelles permet de travailler sur différents concepts en écologie : la diversité à travers la richesse d'espèces et la répartition des abondances, l'étude de la niche écologique des taxons, *i.e.* l'espace environnemental que ceux-ci occupent ou encore la prise en compte de la phénologie des taxons dans l'étude des évolutions à long-terme des abondances.

La présentation des pressions environnementales influençant le phytoplancton et de leurs impacts sur ce dernier témoigne de l'étendue des travaux entrepris dans ce domaine, mais également de la complexité de son étude. En effet, le phytoplancton est influencé par un ensemble de facteurs environnementaux variables déterminant son cycle de vie, sa dynamique spatio-temporelle et au niveau de la communauté, la structure et la composition de celle-ci. En particulier, dans les zones côtières, l'ensemble de ces pressions agissent de manière conjointe et les conséquences sur le phytoplancton sont difficilement dissociables.

Dans ce contexte, les systèmes d'observation sont essentiels à la compréhension des impacts des changements globaux sur les écosystèmes marins (voir Encart 1.5 pour une liste des réseaux d'observation sur le long terme). Les séries temporelles issues de ces systèmes d'observation sont utilisées dans le but d'identifier des tendances temporelles et des relations entre les variables biologiques et le forçage environnemental. Enfin, ces études font appel à de multiples méthodes d'analyse des données. Le développement et l'application de nouvelles techniques d'analyse de données permet également de mieux appréhender le panel de questions auxquelles les données issues des systèmes d'observation peuvent apporter des réponses, tout en respectant les spécificités propres à ces données.

Encart 1.5. Exemples de réseaux d'observation et de séries temporelles mesurant des paramètres biologiques dont le phytoplancton et d'autres paramètres physico-chimiques, en milieu côtier et océanique. Des résultats obtenus à partir de ces séries temporelles sont en partie présentés dans la section 1.4.

Identifiant	Localisation	Description	Couverture temporelle	Site Web
Baie de Narragansett, Station II	Côte Est de l'Amérique du Nord (41.56 N, 71.38 W)	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, sels nutritifs) et biologiques (Chl *a*, abondance phytoplancton et composition, zooplancton)	1959- hebdomadaire	http://www.gso.uri.edu/phytoplankton/
BATS (Bermuda Atlantic Time-Series Study)	Atlantique Nord-Ouest (31.66 N, 64.16 W)	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, Oxygène dissous, sels nutritifs), biologiques (production primaire, abondance des bactéries, biomasse du zooplancton)	1988-	http://bats.bios.edu/
CPR (Continous Plankton Recorder)	Océan Nord Atlantique	Données de phytoplancton et de zooplancton	1931- mensuelle	http://www.sahfos.ac.uk/
DYFAMED (Dynamique des Flux de matière en Méditerranée)	zone centrale de la Mer Ligure (43.41 N, 7.86 E)	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, Oxygène dissous, sels nutritifs), biologiques (production primaire, zooplancton) et météorologiques	1991- mensuelle, mais également durant une période limitée	http://www.obs-vlfr.fr/sodyf/
ESTOC (European Station for Time-series in the Ocean, Canary Islands)	Nord des Iles Canaries (29.167 N, 15.50 W)	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, Oxygène, pH, sels nutritifs) et biologiques (Chl *a*, zooplancton, ichtyoplancton)	1994-2004	http://www.eurosites.info/estoc.php
HELCOM (Baltic Monitoring Program of Helsinki Commission) - coordinateur des programmes de surveillance dans la Mer Baltique	Mer Baltique	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, pH, sels nutritifs), biologiques (Chl *a*, production primaire, abondance en phytoplancton et mesozooplancton)	1979- varie en fonction des sites d'échantillonnage	http://helcom.fi/action-areas/monitoring-and-assessment
Helgoland Roads	Mer du Nord (54.18 N, 7.9 E)	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, sels nutritifs), biologiques (abondance en phytoplancton et zooplancton)	1962- jours ouvrables	http://www.awi.de/en/research/research_divisions/biosciences/shelf_sea_ecology/long_term_studies/helgoland_roads_long_term_data_series/
HOT (Hawaii Ocean Time series station)	Pacifique Nord Subtropical (22.75 N, 158 W)	Nombreux paramètres physico-chimiques et biologiques dont Chl *a*, *b*, *c*, pigments, bactéries, nano-microphytoplancton, mesozooplancton	1988- mensuel	http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot_jgofs.html
REPHY	Côte de la Manche, l'Atlantique et la Méditerranée	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, turbidité, oxygène dissous, sels nutritifs) en complément avec des réseaux régionaux, paramètres biologiques (Chl *a*, abondance en phytoplancton et composition)	1987- hebdomadaire, mensuelle	http://envlit.ifremer.fr/surveillance/phytoplancton_phycotoxines/presentation
Si.Di.Mar (Sistema Difesa del Mare)	Côte Italienne (Mer Méditerranée)	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, pH, sels nutritifs) et biologiques dont Chl *a*, phytoplancton et mesozooplancton	2001-2007	http://www.sidimar.tutelamare.it/
SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral)	Côte de la Manche, Atlantique et Méditerranée	Paramètres physico-chimiques (Température, salinité, pH, sels nutritifs) et biologiques dont Chl *a*	Varie en fonction des sites d'échantillonnage	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/
WGPME (Working Group on Phytoplankton and Microbial Ecology)	Océan Atlantique Nord	Paramètres physico-chimiques et biologiques (phytoplancton, bactéries)		http://www.wgpme.net/

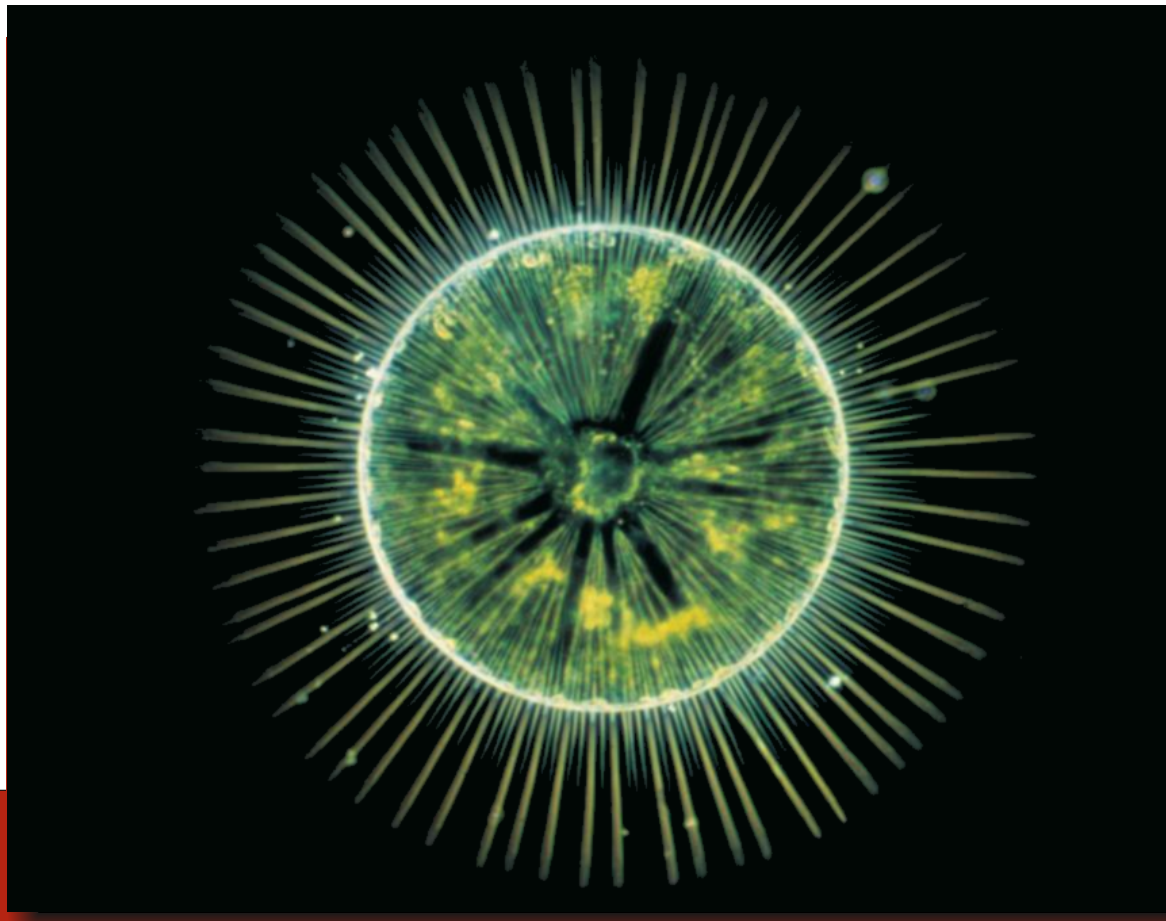

Photo : Claude Carré

Chapitre 2

Données et Méthodes

CONTENU DU CHAPITRE

– Ce chapitre présente les données utilisées et acquises dans le cadre du réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines (REPHY). Il donne un aperçu du protocole d'échantillonnage, d'observation et de dénombrement du phytoplancton. Les caractéristiques des séries temporelles du phytoplancton et des paramètres environnementaux sont évoquées. Le traitement spécifique requis par les données taxinomiques est décrit.
– Les différentes méthodes d'analyse utilisées sont décrites. Les séries temporelles ont été analysées de manière univariée par les Modèles Linéaires Dynamiques. Des méthodes multi-tableaux ont été utilisées pour décrire l'évolution temporelle de la communauté phytoplanctonique et la relation avec les paramètres environnementaux.
– La dernière section porte sur l'analyse de la niche écologique et les étapes précises suivies pour l'estimation de la niche réalisée des taxons du phytoplancton.

Données et Méthodes

2.1 Le Réseau d'Observation et de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines

L'IFREMER opère depuis 1984 le Réseau d'Observation et de Surveillance du Phytoplancton Marin (REPHY). Ce réseau a été créé pour répondre à deux objectifs complémentaires :

- un objectif environnemental/patrimonial afin de connaître la biomasse, l'abondance et la composition du phytoplancton marin des eaux côtières et lagunaires, ceci afin de décrire la dynamique spatio-temporelle des différentes espèces phytoplanctoniques. À travers cet objectif, le REPHY vise aussi à effectuer le recensement des efflorescences exceptionnelles telles que les eaux colorées,
- un objectif sanitaire afin de détecter et suivre le développement des espèces productrices de toxines qui s'accumulent dans les produits de la mer destinés à la consommation humaine, et représentant un risque potentiel pour la santé. Ceci est complété par la recherche des toxines dans les mollusques bivalves présents dans les zones de production ou dans les gisements naturels.

Dans le cadre du REPHY, trois stratégies d'observation du phytoplancton sont mises en place. Elles sont abordées dans le Cahier de Procédures REPHY 2012-2013 (Belin & Neaud-Masson 2012). Seule la stratégie « Phytoplancton Total », dont les données ont été utilisées pour les analyses, est brièvement rapportée ci-dessous :

Phytoplancton Total - Cette stratégie concerne une couverture de lieux pour lesquels toutes les espèces du phytoplancton présentes dans l'échantillon, et reconnaissables au microscope optique, sont régulièrement recensées et dénombrées. Elle permet notamment d'acquérir les séries temporelles indispensables à l'étude de la communauté phytoplanctonique. La fréquence d'acquisition de ces données dites « Flore Totale » (stockées sous le paramètre FLORTOT) est d'une à deux fois par mois selon les lieux.

Pour l'ensemble des lieux de surveillance, le REPHY applique un protocole standardisé d'échantillonnage, d'observation, de dénombrement du phytoplancton et de mesure des paramètres environnementaux.

2.1.1 Protocole d'échantillonnage, d'observation et de dénombrement du phytoplancton, et paramètres environnementaux

Le protocole est décrit dans le Cahier de Procédures REPHY 2012-2013 (Belin & Neaud-Masson 2012) ainsi que dans le Manuel d'observation et de dénombrement du phytoplancton marin (Grossel 2006). L'ensemble de ces étapes est assuré par les neuf Laboratoires Environnement Ressources (LERs) de l'Ifremer implantés sur douze sites le long du littoral français métropolitain (Figure 2.1). Ces laboratoires ont pour mission la coordination régionale, l'échantillonnage, la conservation, l'observation, le dénombrement de la diversité phytoplanctonique, les mesures *in situ*, les analyses physico-chimiques, la saisie des résultats dans la base de données nationale Quadrige2 ainsi que leur valorisation régionale. Les principaux éléments de ce protocole sont énumérés ci-dessous :

- les prélèvements d'eau destinés aux observations du phytoplancton sont effectués principalement en sub-surface (0-1 m). Ils sont réalisés de préférence hors zone d'estran et plus ou moins à deux heures de la pleine mer sur les sites de la Manche et l'Atlantique. Dans les eaux côtières et les lagunes de la Méditerranée, l'échantillonnage est effectué de préférence dans la matinée ou en milieu de journée,
- pour l'observation et le dénombrement du phytoplancton, l'échantillon est fixé à l'aide d'une solution de Lugol,
- l'analyse du phytoplancton s'effectue par microscope inversé (Utermöhl 1958). À cet effet, des chambres de sédimentation d'un volume de 10 ml sont couramment utilisées,
- différentes stratégies de comptage peuvent être effectuées telles que le comptage de la chambre entière, de plusieurs portions aléatoires de celle-ci, ou par transect. Le résultat d'abondance par taxon est toujours exprimé en nombre de cellules par litre, tenant compte du volume final analysé,
- l'identification s'effectue à l'aide des manuels de taxinomie des microalgues (*e.g.* Moestrup *et al.* 2009 ; Nézan *et al.* 1997). Dans le cas du paramètre FLORTOT, toutes les espèces remplissant les critères suivants : (i) taille $\geq$ à 20μm, (ii) taille $<$ à 20μm mais formant des colonies ou des chaînes et (iii) espèces nuisibles ou potentiellement toxiques, sont identifiées. L'identification s'effectue au plus bas niveau taxinomique possible, de préférence au niveau de l'espèce. Dans le cas où l'identification est difficile ou bien lorsque des incertitudes existent, les experts procèdent à une identification à un niveau supérieur (*e.g.* genre, famille). Le référentiel taxinomique du REPHY s'appuie sur le référentiel WoRMS- World Register of Marine Species (WoRMS 2014),
- en parallèle, des mesures des paramètres température, salinité, turbidité de l'eau et oxygène dissous sont effectuées, de préférence *in situ*. Des prélèvements d'eau destinés à mesurer la chlorophylle *a* et les sels nutritifs sont également effectués

en sub-surface (0-1 m) pour être analysés en laboratoire. Le REPHY est complété dans certaines régions et pour certains paramètres par des réseaux de surveillance régionaux : Suivi Régional des Nutriments (SRN) en Artois Picardie, Réseau Hydrologique du Littoral Normand (RHLN) en Normandie ou Arcachon Hydrologie (ARCHYD) dans le bassin d'Arcachon,
– l'ensemble de ces résultats est stocké dans la base de données Quadrige2.

Dans cette thèse, les analyses sont réalisées sur les données issues du paramètre FLORTOT, qui apporte l'information sur la diversité des communautés phytoplanctoniques. Étant donné les contraintes liées aux observations au microscopique optique, l'étude de la diversité est alors essentiellement focalisée sur le microphytoplancton ($\geq$ 20 μm).

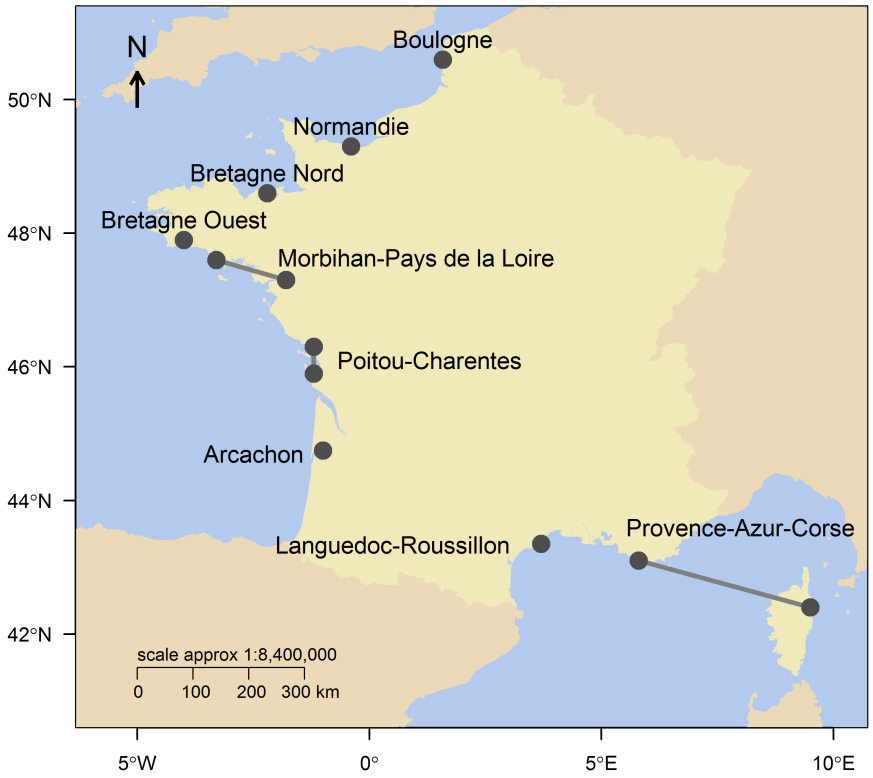

FIGURE 2.1 – Localisation des neuf Laboratoires Environnement Ressources de l'IFREMER implantés sur douze sites des trois façades de la France métropolitaine.

2.1.2 Sélection et caractéristiques des séries temporelles du phytoplancton et des paramètres environnementaux

La sélection de sites par rapport aux données mises à disposition dans Quadrige2 a été la première étape effectuée. Cette sélection s'est basée sur un ensemble de critères de description des séries temporelles tels que le nombre de mesures *i.e.* nombre d'échantillons, le nombre d'années disponibles, l'existence d'interruptions annuelles dans la série, et la fréquence moyenne d'échantillonnage (nombre d'échantillons

effectués en moyenne sur une année). Ces critères permettent de caractériser les séries temporelles concernant le phytoplancton et les paramètres environnementaux.

2.1.2.1 Données phytoplanctoniques

L'examen des séries temporelles FLORTOT sur l'ensemble des données du REPHY, montre que nombre d'entre elles ont été affectées par des modifications dommageables à la pérennité de la série : remplacement d'un point par un autre, interruption, reprise ultérieure, modification de la stratégie, etc. Certaines zones du littoral comme la Baie de Seine par exemple, ont un nombre important de séries FLORTOT, mais relativement peu avec 15 ans d'observations du phytoplancton, durée qui est considérée comme critère de sélection. D'autres critères comme la fréquence d'échantillonnage ou le nombre d'interruptions annuelles ont été considérés pour la sélection des séries temporelles[1] (Table 2.1). Des séries comme celles de *Antifer ponton pétrolier* ou celle de *Diana centre* ont été interrompues entre les années 1996-2001 et par conséquent n'ont pas été conservées pour les analyses. Les séries historiques sont pour la plupart constituées de données depuis 1987 et sont échantillonnées à raison de deux fois par mois en moyenne. La Table 2.2 montre les coordonnées géographiques de ces séries temporelles, leur couverture temporelle ainsi que d'autres caractéristiques. Comme indiqué dans la Table 2.2, un certain nombre de lieux de surveillance ont été déplacés généralement plus au large. En effet, dans un contexte où le réseau a été réévalué, ces lieux ont été déplacés afin d'être plus représentatifs des conditions plus au large. En dépit de ces changements, ces séries temporelles ont été conservées dans les analyses tout en gardant en mémoire ces variations.

2.1.2.2 Paramètres environnementaux

Le REPHY et les réseaux régionaux (*e.g.* SRN, RHLN) font également des mesures des paramètres physico-chimiques. Ainsi, en parallèle des observations du phytoplancton, la température de l'eau, la salinité, la turbidité, la chlorophylle *a* et la concentration en silicates, phosphates et azote inorganique dissous sont souvent mesurées. Bien que les paramètres physiques soient mesurés périodiquement, la disponibilité des mesures des sels nutritifs varie à la fois de façon spatiale et temporelle (Figure 2.2). Un examen attentif du nombre de données disponibles montre que les lieux de surveillance à l'est de la Manche ont des séries temporelles très régulières concernant les différents paramètres environnementaux. Plus précisément, le réseau SRN mesure la concentration en sels nutritifs de façon systématique depuis le début de la série de données phytoplanctoniques. Ce constat a justifié l'utilisation des ces séries temporelles pour l'étude des changements de la communauté phytoplanctonique en relation avec les paramètres environnementaux susceptibles d'expliquer ces variations. Sur d'autres sites de la Manche,

1. Ces critères répondent aux objectifs de ce travail, c'est-à-dire, l'étude des évolutions sur le long terme de la diversité phytoplanctonique. Le jeu de critères peut varier en fonction des objectifs poursuivis.

TABLE 2.1 – Critères utilisés pour la sélection des séries temporelles : *Nb. mesures* correspond au nombre d'échantillons réalisés, *Nb. Années* est le nombre d'années disponibles où au moins un échantillon à été réalisé, *Fréq. échantillonnage* correspond au nombre d'échantillons effectués en moyenne sur une année et *Interruptions* au nombre d'interruptions annuelles dans la série. Cette Table présente le classement des lieux sélectionnés (ici classés par Nb. mesures) et les valeurs des critères. Seule une sélection représentant les premiers lieux du classement et les derniers sont présentés. L'extraction des données dans Quadrige2 correspond à la date du 27 février 2014.

Classement	Lieu de surveillance	Nb. mesures	Nb. Années	Interruptions annuelles	Fréq. échantillonnage	Nb. Mois disponibles	Interruptions mensuelles
1	Lazaret (a)	671	27	0	25	318	6
2	Teychan bis	664	27	0	25	322	2
3	Anse de Carteau 2	657	27	0	23	312	5
4	Le Croisic (a)	649	27	0	24	318	3
5	Bouzigues (a)	644	27	0	24	310	8
6	Men er Roue (a)	612	27	0	23	314	3
7	L'Eperon (terre)	609	27	0	23	313	8
8	Boyard	607	26	0	23	277	10
9	Le Cornard	587	27	0	22	310	12
10	les Hébihens	573	25	1	19	277	7
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
29	Point 1 SRN Dunkerque	251	22	0	11	197	43
30	Point 3 SRN Dunkerque	235	22	0	11	193	46
31	Point 4 SRN Dunkerque	226	22	0	10	188	45

les mesures des sels nutritifs ont commencé en 2007. Sur la côte Atlantique, à l'exception des lieux de surveillance Men er Roue (Baie de Quiberon) et Ouest Loscolo (Baie de La Vilaine), nous ne disposons que de très peu de données de sels nutritifs et pour certaines séries les mesures n'ont commencé que vers 2007 et ont été essentiellement effectuées durant l'hiver. Il en est de même pour la façade Méditerranéenne où les mesures des sels nutritifs sont souvent absentes. Dans certains cas, des données de sels nutritifs provenant des lieux de surveillance adjacents ont été utilisées (*e.g.* Tès pour Teychan bis).

TABLE 2.2 – Liste des séries temporelles FLORTOT sélectionnées ayant un suivi supérieur à 15 ans et leurs coordonnées géographiques. *act* (actif) fait référence aux lieux continuant à être échantillonnées courant 2013. (→) indique les lieux qui ont été déplacés plus au large, par exemple « Kervel → Kervel large (2007) ; 1,67 km » indique que le lieu « Kervel » a été remplacé par « Kervel large » en 2007 et que la distance séparant ces deux lieux est de 1,67 km. Cette même notation est utilisée pour les lieux où la profondeur d'échantillonnage a varié au cours du temps.

Lieu de surveillance	Long. (°E)	Lat. (°N)	Période	Façade	Commentaires
Point 1 SRN Dunkerque	2.33	51.07	1992-act	Manche	
Point 3 SRN Dunkerque	2.28	51.11	1992-act	Manche	
Point 4 SRN Dunkerque	2.25	51.15	1992-act	Manche	
Point 1 SRN Boulogne	1.55	50.75	1992-act	Manche	
Point 2 SRN Boulogne	1.52	50.75	1992-act	Manche	
Point 3 SRN Boulogne	1.45	50.75	1992-act	Manche	
At so	1.48	50.23	1990-act	Manche	
SRN Somme mer 1	1.45	50.23	1992-act	Manche	
SRN Somme mer 2	1.44	50.22	1992-act	Manche	
Bif	1.59	50.21	1992-act	Manche	
les Hébihens	-2.21	48.64	1987-act	Manche	St Cast → les Hébihens (2007) ; 2,4 km
Loguivy	-3.04	48.83	1987-act	Manche	Bréhat → Loguivy (2007) ; 2,5 km
St Pol large	-3.95	48.69	1987-act	Manche	Pen al Lann → St Pol large (2008) ; 5,5 km
Lanvéoc large	-4.45	48.31	1995-act	Atlantique	Lanvéoc → Lanvéoc large (2007) ; 2,1 km
Kervel large	-4.29	48.11	1987-act	Atlantique	Kervel → Kervel large (2007) ; 1,67 km
Concarneau large	-3.95	47.83	1992-act	Atlantique	Men Du → Concarneau large (2004) ; 10,5 km
Men er Roue	-3.09	47.53	1987-act	Atlantique	5m → surface-1m (2006)
Ouest Loscolo	-2.54	47.46	1987-act	Atlantique	5m → surface-1m (2006)
Le Croisic (a)	-2.51	47.30	1987-act	Atlantique	
Bois de la Chaise large	-2.19	47.02	1993-act	Atlantique	Bois de la Chaise → Bois de la Chaise large (2007) ; 1.9 km
L'Eperon (terre)	-1.23	46.27	1987-act	Atlantique	
Le Cornard	-1.13	46.06	1987-act	Atlantique	
Boyard	-1.21	45.97	1988-act	Atlantique	
Auger	-1.20	45.81	1995-act	Atlantique	
Teychan bis	-1.16	44.67	1987-act	Atlantique	Teychan → Teychan bis (1999), 3m → surface-1m (2008) ; 1,2 km
Barcares	3.06	42.87	1989-act	Méditerranée	1,5m → surface-1m (2005)*
Parc Leucate 2	3.02	42.87	1987-act	Méditerranée	1,5m → surface-1m (2005)
Bouzigues (a)	3.66	43.43	1987-act	Méditerranée	1,5m → surface-1m (2005)
Anse de Carteau 2	4.88	43.37	1987-act	Méditerranée	Antoine → Anse de Carteau 2 (2003) ; 2,4 km
Lazaret (a)	5.91	43.09	1987-act	Méditerranée	
Villefranche	7.32	43.68	1995-act	Méditerranée	

*Après 2005 aucun prélèvement est effectué à 1,5 m, néanmoins, avant cette année les mesures concernent les deux profondeurs (1,5 m et 1 m).

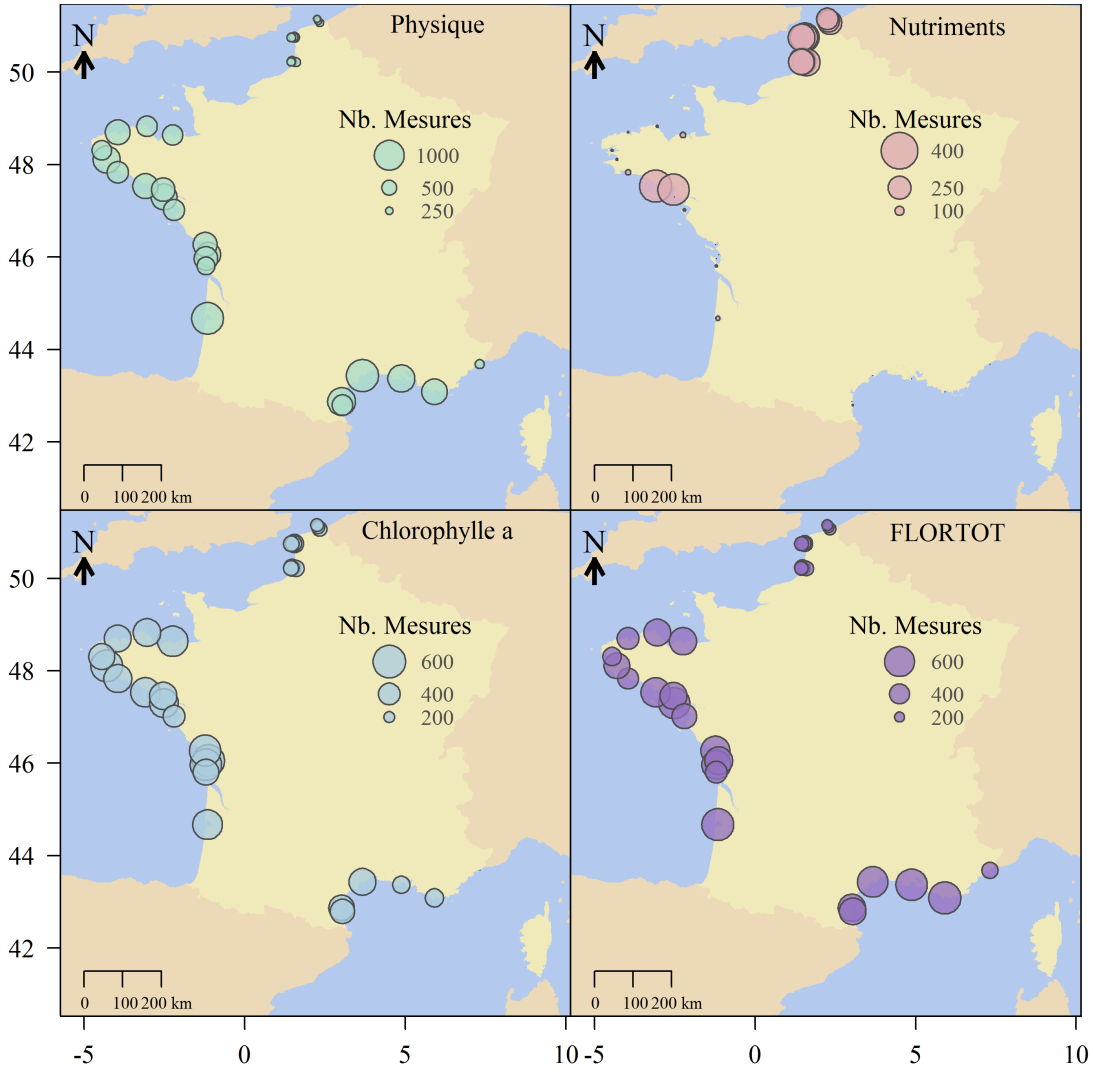

FIGURE 2.2 – Nombre de mesures disponibles pour les lieux de surveillance avec des séries temporelles FLORTOT sélectionnées et pour les paramètres : température, salinité, turbidité, sels nutritifs, chlorophylle *a* et FLORTOT. Le nombre de mesures étant similaire pour l'ensemble des paramètres physiques (température, salinité et turbidité) et pour l'ensemble des sels nutritifs (silicates, phosphates et azote inorganique dissous), la représentation est effectuée en regroupant ces paramètres et en utilisant la médiane du nombre de mesures. L'extraction des données dans Quadrige2 correspond à la date du 27 février 2014.

2.1.2.3 Profondeur d'échantillonnage

Une autre caractéristique de l'échantillonnage est la profondeur à laquelle les prélèvements sont effectués. Au total, 13 niveaux de profondeur sont identifiés sur l'ensemble des données (*e.g.* fond, de 21 à 25 mètres, < 2 mètres), le niveau « Surface (0-1m) » étant prédominant (85% des données phytoplanctoniques et 79% des données physico-chimiques). Pour l'analyse des données, les prélèvements d'eau effectués en surface (0-1m), < 2m, de 3 à 5 mètres et à mi-profondeur ont été retenus. Le niveau « mi-profondeur » est relatif au lieu de surveillance, il peut varier de < 5m à Men er Roue à < 1.5m dans les lagunes méditerranéennes. Des change-

ments de la profondeur d'échantillonnage au cours du temps sont également constatés sur certaines séries temporelles (Table 2.2). Comme pour les déplacements des lieux, ces séries ont été gardées pour les analyses tout en gardant en mémoire ces variations.

Enfin, cette étape de sélection et description des séries temporelles a permis de répertorier les lieux de surveillance les mieux échantillonnés pour lesquels les données sont nombreuses et les séries temporelles ont le moins d'interruptions possibles. La sélection d'un certain nombre de lieux de surveillance a permis de constituer un jeu de données sur lequel les analyses ont été effectuées (Table 2.2).

2.1.3 Inspection des données phytoplanctoniques

L'inspection des données est la première étape à effectuer avant d'analyser les données. Sans cette démarche, les variations de la diversité phytoplanctonique ne peuvent être étudiées sans soulever des interrogations quant aux résultats et aux conclusions obtenues. Cette inspection des données a comme principaux objectifs (i) de répertorier tous les taxons du phytoplancton identifiés et (ii) de révéler les possibles incohérences dans l'identification d'espèces au cours du temps.

Dans un premier temps, tous les taxons saisis dans la base de données Quadrige2 (dont le référentiel s'appuie sur le WORMS) ont été examinés en détail. Cette étape a permis d'identifier des erreurs telles que la présence de groupes autres que du phytoplancton *e.g. Eucalanus* (Copepoda), *Eutima* (Hydrozoa), *Heteromysis* (Malacostraca). Ces taxons ont été écartés de la base de donnés. Il a également été possible de récupérer toutes les informations quant à la classification taxinomique de chaque taxon. Au total, 471 taxons et des regroupements taxinomiques [2] ont été recensés dans les données. Du fait du nombre important de taxons et des regroupements identifiés, un programme R a été développé pour permettre de récupérer toutes les informations nécessaires de façon automatique depuis le service web de WoRMS (Encart 2.1).

Comme évoqué auparavant, l'identification au niveau de l'espèce peut s'avérer difficile pour certains groupes du phytoplancton. Avec des espèces, voire des genres, difficilement reconnaissables, les données phytoplanctoniques acquises comportent une grande variété de niveaux taxinomiques identifiés, et sont par conséquent très hétérogènes (Table 2.3). Cette constatation pose la question du niveau taxinomique pertinent pour étudier la diversité du phytoplancton. Dans le cas des données REPHY, il ne semble pas approprié de travailler au niveau de l'espèce, sauf dans la situation où l'étude se focaliserait sur la dynamique d'espèces spécifiques bien identifiées au cours de toute la

2. Un regroupement taxinomique est composé d'un ensemble d'espèces, voire de genres qui ne peuvent être distingués lors de la détermination, mais plus restreints que le niveau taxinomique supérieur. Exemple : *Chaetoceros fragilis* + *wighamii* - les organismes identifiés appartiennent à l'une ou l'autre espèce, mais à aucune autre espèce du genre *Chaetoceros*. Ces regroupements sont issus du référentiel taxinomique Quadrige2, et reconnus au niveau national (référentiel du Système d'Information sur l'Eau : SANDRE).

Encart 2.1

L'existence de bases de données telles que WoRMS permet de faire un lien entre la liste de taxa identifiés et la classification taxinomique complète répertoriée. Pour cela, deux fonctions R ont été développées afin d'enrichir une donnée texte décrivant un taxon (*e.g.* « *Prorocentrum* ») avec sa classification taxinomique complète et son statut (accepté, refusé ou synonymie). La base de donnée WoRMS est interrogée directement à partir de R via les services web de WoRMS (WoRMS 2014). Le résultat obtenu est un tableau, contenant le taxon original (issu de Quadrige), l'identifiant WoRMS (AphiaID), le rang, le statut et la classification complète du taxon.

période d'étude. Une solution à ce problème consiste à regrouper les espèces à un niveau taxinomique supérieur (*e.g.* genre). De plus, les erreurs d'identification des niveaux taxinomiques supérieurs sont moins probables. Cependant, le choix du niveau n'est pas sans conséquences : plus le niveau taxinomique choisi pour le regroupement est élevé, plus nous perdons l'information sur les niveaux inférieurs dans la communauté.

Table 2.3 – Niveaux taxinomiques identifiés dans la base de données du phytoplancton. Ces informations sont basées sur la dernière extraction des données dans Quadrige2 effectuée à la date du 27 février 2014.

Rang	Nombre
Phylum	3
Sous-phylum	1
Infraphylum	1
Classe	10
Ordre	13
Sous-ordre	1
Famille	32
Ensemble de genres	25
Genre	167
Ensemble d'espèces	35
Espèce	182
Forme	1

La problématique de l'hétérogénéité des données quant à leur classification taxinomique a été identifiée auparavant par Beliaeff *et al.* (2001) et Gailhard *et al.* (2002). Ces auteurs relèvent des discontinuités dans la classification de certaines espèces du fait, par exemple, d'une amélioration de l'identification des espèces phytoplanctoniques au cours du temps depuis la mise en place du REPHY. Au cours de ce travail, nous avons pu examiner et recenser ces différentes variations taxinomiques. Trois exemples peuvent être cités :

1. dans le cas du genre *Dinophysis*, l'espèce *Dinophysis sacculus* est recensée depuis

1987 dans un ensemble de lieux de surveillance (Figure 2.3). Cette espèce, auparavant recensée de manière continue, disparaît des lieux de surveillance à l'exception de Lazaret (a) sur le littoral Méditerranéen. La façon dont cette espèce « apparaît » et « disparaît » est due au fait que, suite à des sessions de formation/perfectionnement, les observateurs ont été amenés, soit à maintenir leur identification à l'espèce (*Dinophysis sacculus*), soit à regrouper sous le genre *Dinophysis* les différentes espèces qu'ils identifiaient auparavant globalement comme *Dinophysis sacculus*. En effet, la fréquence d'apparition du genre *Dinophysis* a augmenté durant la période suivant la disparition de *D. sacculus* (voir notamment l'exemple de Men er Roue et Le Croisic (a), Figure 2.3).

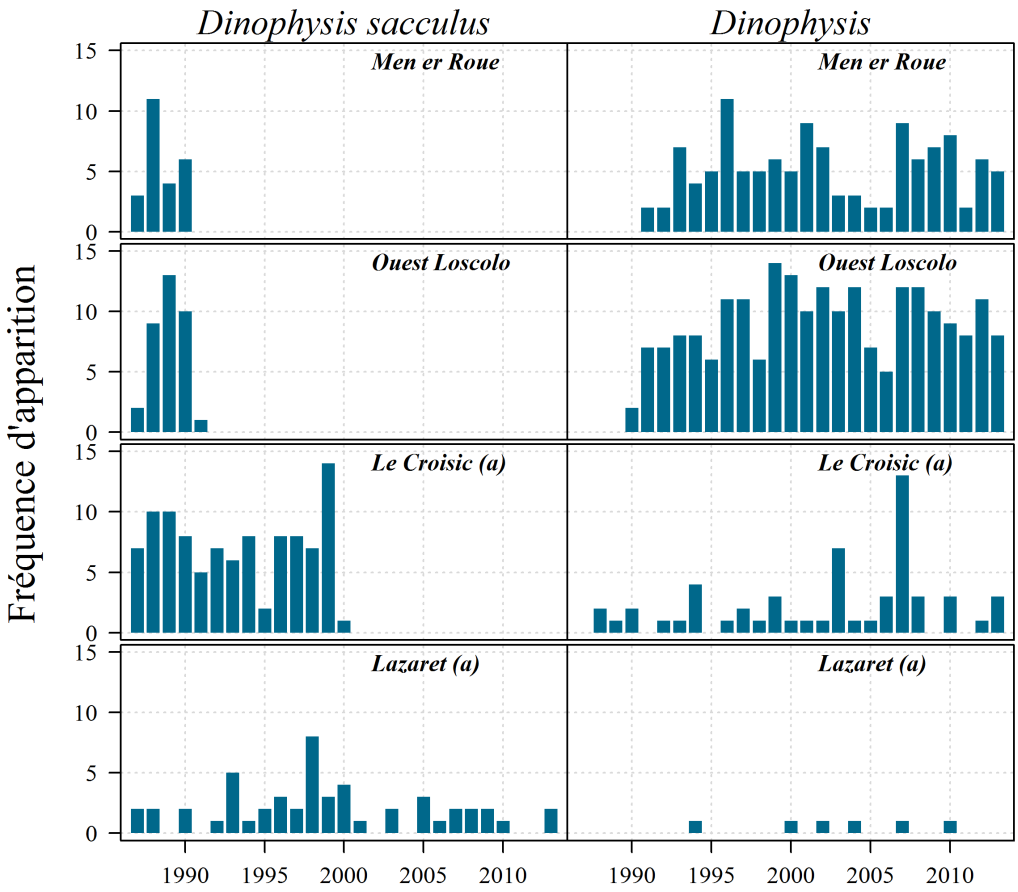

FIGURE 2.3 – Fréquence d'apparition de l'espèce *Dinophysis sacculus* et du genre *Dinophysis* entre 1987 et 2013 dans quatre lieux de surveillance REPHY le long de la côte Atlantique et Méditerranéenne. À noter par exemple la « disparition » de l'espèce *Dinophysis sacculus* à partir de 1991 à Men er Roue et Ouest Loscolo alors que le genre *Dinophysis* commence à être répertorié.

2. l'espèce *Pseudo-nitzschia delicatissima* illustre également ces changements. Cette espèce est régulièrement recensée à la station Le Croisic (a) depuis 1988 jusqu'à 1997, puis le genre *Pseudo-nitzschia* commence à être recensé (Figure 2.4). En 2005, des groupements de taxons apparaissent, comme par exemple le groupe identifié comme « *Pseudo-nitzschia* groupe des fines, complexe *delicatissima* ».

Cette variation dans la classification peut être associée à la complexité taxinomique de certains genres comme *Pseudo-nitzschia*, ainsi qu'à l'évolution des connaissances sur la taxinomie de ces groupes. En effet, *Pseudo-nitzschia delicatissima* peut difficilement être identifiée par microscopie optique, et il est souvent nécessaire de recourir à des méthodes à haute résolution, telles que la microscopie électronique à balayage. Les formations suivies par les observateurs leur ont permis de prendre conscience que l'identification à l'espèce n'était pas pertinente, raison pour laquelle, à partir des années 2000, les taxons utilisés sont souvent, soit le genre, soit des groupements liés à *Pseudo-nitzschia* (*e.g.* groupe de fines, de larges), créés à cette époque là dans le référentiel Quadrige2 afin de permettre une identification plus précise que le simple genre pour un ensemble d'unités taxinomiques reconnaissable au microscope optique. Ce groupement *ad hoc* permet ainsi de conserver un maximum d'information taxinomique tout en restant prudent sur la classification des taxons qui composent ces groupes.

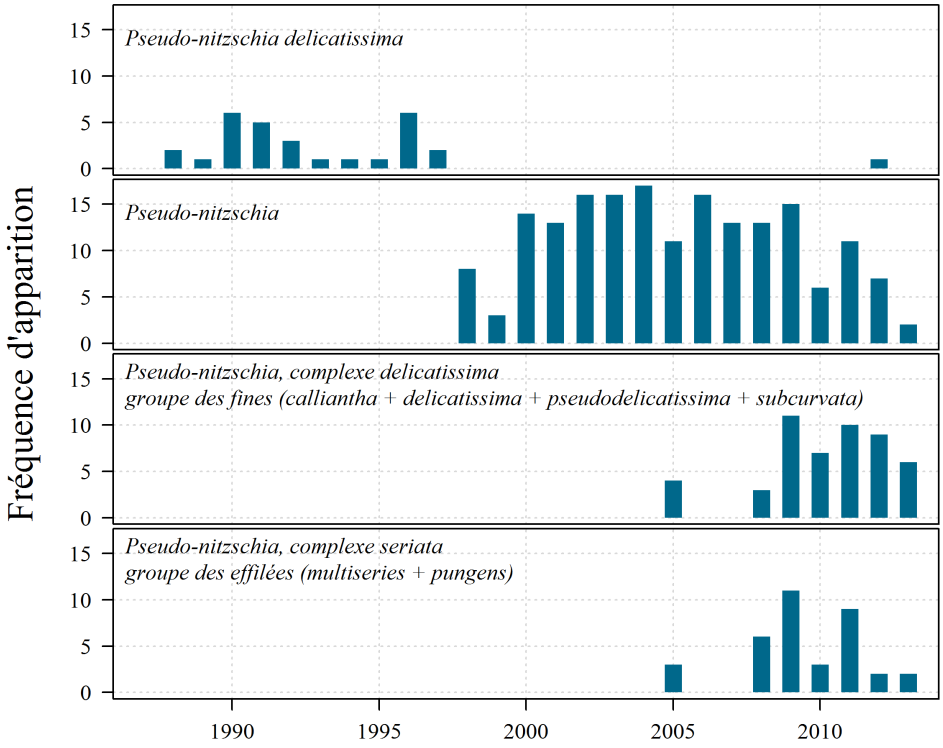

FIGURE 2.4 – Fréquence d'apparition des taxons liés au genre *Pseudo-nitzschia* entre 1987 et 2013 à la station Le Croisic (a). À noter la « disparition » de l'espèce *Pseudo-nitzschia delicatissima* après 1997 et l'apparition dès l'année suivante du genre *Pseudo-nitzschia*. Les groupements *ad hoc* de taxons, regroupant plusieurs espèces, commencent à apparaître dès 2005.

3. les fluctuations dans la classification taxinomique peuvent également être détectées en analysant simplement le nombre de taxons et de regroupements taxinomiques identifiés. Par exemple, à « Le Croisic (a) », ce nombre a considérablement augmenté après 2008 du fait d'un changement d'expert taxinomiste et davantage

d'identifications au niveau d'espèce (Figure 2.5a). Ainsi, en 2008, environ quarante nouveaux taxons et/ou regroupements taxinomiques ont été identifiés (Figure 2.5b).

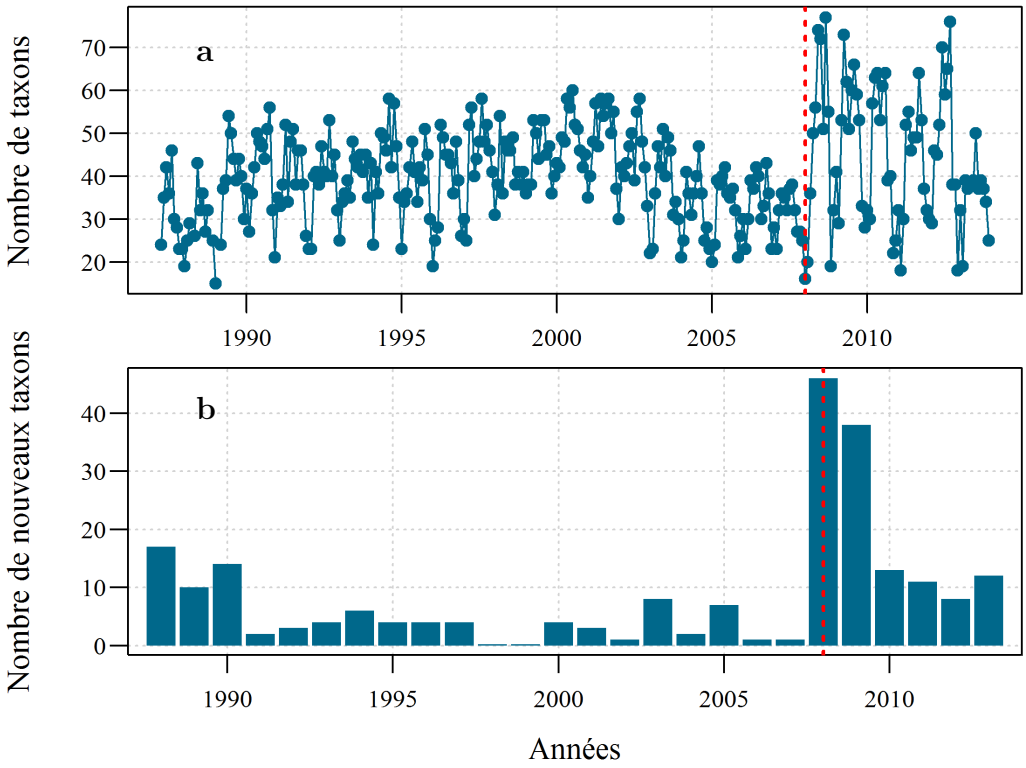

FIGURE 2.5 – (a) Nombre de taxons identifiés à l'échelle mensuelle entre 1987 et 2013 à « Le Croisic (a) ». (b) Nombre de nouveaux taxons identifiés chaque année par rapport aux années précédentes. À noter l'augmentation importante des taxons identifiés à partir de 2008 (a) et des nouveaux taxons en 2008 (b). Le trait rouge en pointillés indique l'année 2008.

Ces exemples montrent qu'au cours du temps, de nombreuses espèces sont systématiquement rattachées aux niveaux supérieurs, principalement au genre. Ainsi, ces variations rendent l'analyse au niveau de l'espèce particulièrement difficile. De plus, comme évoqué auparavant, la difficulté de différencier certains taxons conduit à la création de groupements *ad hoc* avec plusieurs espèces ou genres. L'examen des séries temporelles concernant l'occurrence des différents taxons en concertation avec les experts en taxinomie a permis d'effectuer les agrégations taxinomiques nécessaires[3]. Pour conclure, un traitement préliminaire des données phytoplanctoniques est nécessaire pour garantir une homogénéité dans l'espace et dans le temps. Le regroupement des taxons dans des unités taxinomiques diminue l'effet de ces variations et permet d'analyser de telles données dans un contexte de diversité. Certaines études sur le phytoplancton ont montré que peu d'information était perdue en utilisant le niveau du genre plutôt que celui de l'espèce (CARNEIRO *et al.* 2010 ; COTTINGHAM & CARPENTER 1998).

3. Ces agrégations taxinomiques sont par la suite appelées unités taxinomiques.

2.1.4 Traitement préliminaire des données environnementales

Les données environnementales stockées dans Quadrige2 sont soumises à un processus de qualification ayant comme objectif le repérage des mesures douteuses. Le caractère douteux est par exemple repéré si le résultat n'est pas compris entre des limites définies par un expert. Par exemple, toute mesure de température (°C) supérieure à 35°C et inférieure à 0°C est considérée comme douteuse. Ainsi, les mesures qualifiées dans Quadrige2 ont été associées à un niveau de qualité (« Bon », « Douteux », « Faux » ou « Non qualifié »). Les mesures qualifiées autrement que « Bon » et « Non qualifié » ont été écartées pour les analyses.

Dans le cadre de ce travail, nous avons regroupé les mesures de nitrates, nitrites et l'ammonium dans une seule mesure « DIN » représentant l'azote inorganique dissous. De plus, toutes les mesures de turbidité sont rapportées à l'unité NTU (Nephelometric Turbidity Unit). Enfin, toute mesure dupliquée dans la base de données a été éliminée.

2.2 Analyse univariée des séries temporelles : les Modèles Linéaires Dynamiques

En écologie, l'analyse des séries temporelles se heurte souvent aux difficultés liées aux données issues des réseaux d'observation (*e.g.* valeurs manquantes, données exceptionnelles). Le traitement des séries temporelles, principalement en économie mais également en dynamique des populations, est occasionnellement réalisé à l'aide des modèles linéaires dynamiques (DLM). Ces modèles offrent un cadre flexible de modélisation permettant de bien s'adapter à ces différentes caractéristiques des données provenant des réseaux d'observation. En écologie plus particulièrement, ces modèles ont été utilisés pour l'étude des changements phénologiques du plancton (Winder & Schindler 2004a), l'écologie des espèces phytoplanctoniques (Cottingham & Carpenter 1998 ; Soudant 1997) ou encore la dynamique de contamination aux PolyChloroBiphényles (PCB) des salmonidés (Conrad Lamon III *et al.* 1998). L'objectif de cette section est d'aborder les notions basiques des modèles linéaires dynamiques et de décrire la structure du modèle utilisé pour étudier les séries temporelles analysées dans cette thèse. Des présentations plus détaillées de ces modèles accompagnées de nombreux exemples sont proposées dans les ouvrages de West & Harrison (1997), Soudant (1997) et Petris *et al.* (2009).

2.2.1 Du modèle linéaire au modèle linéaire dynamique

Supposons une série temporelle Y_t avec des observations acquises à des instants t (Y_1,Y_2, ...,Y_t) et décrite selon l'équation suivante :

$$Y_t = \mu + \nu_t \qquad\qquad \nu_t \sim N[0, V] \tag{2.1}$$

Cette représentation revient à modéliser la série temporelle par une moyenne (μ) et une variance (V). Il est tout à fait possible de donner un sens dynamique au modèle en permettant aux paramètres d'évoluer avec le temps. L'équation 2.1 prend alors la forme suivante :

$$Y_t = \mu_t + \nu_t \qquad\qquad \nu_t \sim N[0, V] \tag{2.2}$$

Ainsi, chaque observation Y_t peut être définie comme la somme d'une valeur nommée niveau moyen (μ_t) et l'erreur d'observation (ν_t). Cette relation définit la première équation du DLM appelée **équation d'observation** (équation 2.2). Le terme d'erreur représente la variabilité liée à l'acquisition des données et des facteurs non pris en compte dans le modèle. Les erreurs d'observation ν_t sont supposées indépendantes et distribuées selon une loi normale de moyenne égale à zéro et de variance égale à V, nommée variance d'observation.

La deuxième équation du DLM, appelée **équation d'évolution**, décrit l'évolution du niveau moyen de l'instant $t-1$ à l'instant t selon la forme suivante :

$$\mu_t = \mu_{t-1} + w_t \qquad\qquad w_t \sim N[0, W] \tag{2.3}$$

où w_t est un terme d'erreur et W est la variance d'évolution. Ces équations (équations 2.2 et 2.3) décrivent un modèle polynomial d'ordre un.

Une série d'observations (Y_t) peut être décomposée en différentes composantes « additives », par exemple une tendance sur le long terme (μ_t) et une composante saisonnière (S_t). La structure du modèle, définie sous la forme d'éléments additifs, montre l'aspect intuitif et simple des DLM. Ce caractère structurel de l'analyse est illustré sur la figure 2.6.

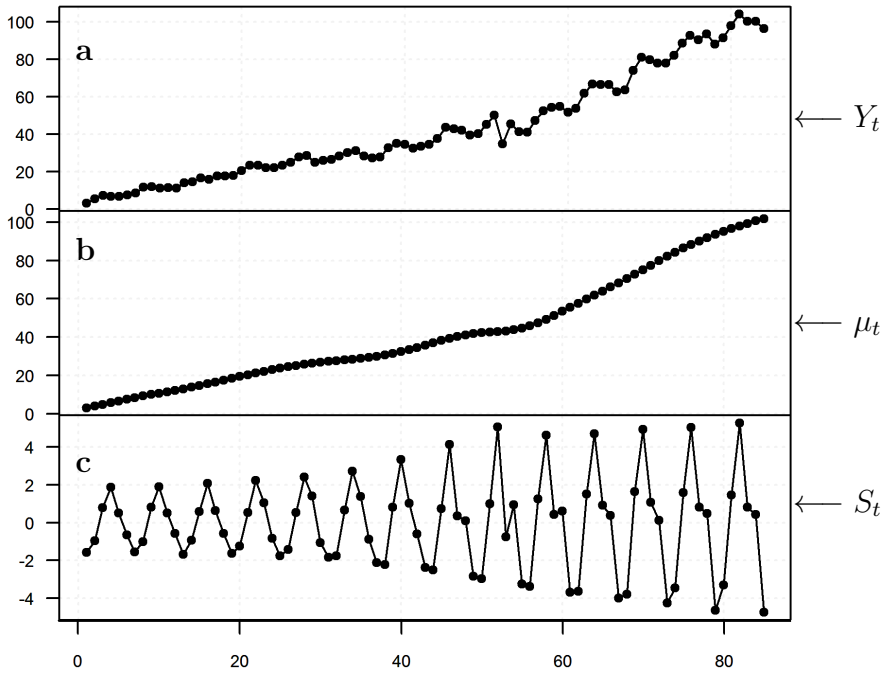

FIGURE 2.6 – Série temporelle hypothétique (Y_t) avec une décomposition « tendance + saisonnalité » (μ_t et S_t).

2.2.2 Modèle utilisé pour l'analyse des séries temporelles

Les séries temporelles ont été décomposées en : (i) un effet à long-terme appelé tendance ou niveau moyen, (ii) une composante saisonnière et (iii) une série d'erreurs. Pour l'étude de ces séries temporelles, un modèle de tendance polynomiale d'ordre 2 a été choisi. Les équations d'observation et d'évolution prennent les formes suivantes :

$$Y_t = \mu_t + \mathbf{F}S_t + v_t \qquad v_t \sim N[0, V] \tag{2.4}$$

$$\mu_t = \mu_{t-1} + \beta_{t-1} + w_{\mu,t} \qquad w_{\mu,t} \sim N[0, 0] \tag{2.5}$$

$$\beta_t = \beta_{t-1} + w_{\beta,t} \qquad w_{\beta,t} \sim N[0, W_\beta] \tag{2.6}$$

$$S_t = \mathbf{G}S_{t-1} + w_S \qquad w_{S,t} \sim N[0, W_S] \tag{2.7}$$

Le vecteur **F** dépend de la forme et de l'unité temporelle de la saisonnalité. Notons que l'équation 2.5 peut également être écrite comme $\mu_t - \mu_{t-1} = \beta_{t-1}$ plus un terme d'erreur, β_{t-1} n'est alors que la pente de la droite entre μ_t et μ_{t-1}, décrivant ainsi le changement du niveau moyen. Le terme d'erreur ($w_{\mu,t}$) a une variance égale à zéro. La pente est ainsi la seule source de variation du niveau moyen. Les équations 2.6 et 2.7 décrivent l'évolution de la pente et de la saisonnalité. Cette dernière est aussi dynamique : sa forme peut donc évoluer avec le temps. La matrice **G** dépend de la forme (*i.e.* factorielle ou trigonométrique) et de l'unité temporelle de la saisonnalité. La saisonnalité a été spécifiée sous une forme factorielle. Ainsi, un paramètre saisonnier est estimé à chaque unité de temps *e.g.* le mois. Une fois le modèle spécifié, les paramètres, *i.e.* les variances d'observation et d'évolution, sont estimés par maximum de vraisemblance. Finalement, c'est l'étape de filtrage, réalisée à l'aide du filtre de Kalman, qui fournit les valeurs du niveau moyen, de la pente et des facteurs saisonniers (Petris 2010).

2.2.2.1 Interventions

Les séries temporelles sont parfois soumises à des variations brusques telles que des changements des méthodes de mesure des variables environnementales. Ces changements peuvent avoir une influence importante sur le niveau moyen introduisant ainsi des « sauts » dans la série. La prise en compte de ces informations est rendue possible à travers une procédure dite d'intervention. Il s'agit de modifier la variance du niveau moyen et/ou la variance d'observation. Nous parlons alors d'une intervention sur le niveau moyen ou sur la variance d'observation. La variance d'évolution du niveau moyen est égale a zéro (équation 2.5). Si un changement du niveau moyen est effectué au temps t, une variance d'évolution du niveau moyen est estimée à cet instant t. Si un changement de la variance d'observation est spécifiée dans le modèle au temps t, une première variance d'observation est estimée entre la première observation et le temps $t-1$, et une seconde entre le temps t et la dernière observation de la série temporelle. Ainsi, n interventions sur la variance d'observation induisent $n+1$ variances d'observation estimées. Ces interventions n'introduisent pas nécessairement de modifications dans la variance d'observation ou le niveau moyen.

La spécification de la position où l'intervention est effectuée peut être réalisée avec la connaissance *a priori* de la position dans la série où les changements ont eu lieu. Par exemple, les informations concernant les changements des méthodes de mesure des paramètres environnementaux sont disponibles dans Quadrige2. Cependant, les

changements susceptibles d'avoir une influence sur la série ne sont pas tous connus. De plus, toutes les interventions possibles ne sont pas nécessairement validées par les experts ayant une connaissance approfondie de ces séries temporelles. Ces éléments soulignent l'importance d'une véritable collaboration avec les experts. Il est également possible d'utiliser des outils statistiques pour la détection des points de changements dans la moyenne et la variance (*e.g.* librairies R *cpm* et *ecp*). Une procédure de ce type a été utilisée pour traiter les données du LER de Boulogne en étroite collaboration avec ses experts.

Ainsi, l'utilisation des DLM a permis la prise en compte de cette variabilité liée aux données et de corriger les séries si nécessaire. Cette procédure d'intervention a également été utilisée pour le traitement des données exceptionnelles (voir ci-dessous).

2.2.2.2 Identification et traitement des données exceptionnelles

Les *outliers* ou données exceptionnelles peuvent être définis comme des mesures s'éloignant du processus moyen. L'origine de ces écarts peut être variée, par exemple la saisie d'une valeur fausse dans la base de données ou un événement écologique exceptionnel. Cependant, il est souvent très difficile d'en déterminer clairement la nature. Une donnée exceptionnelle contient de l'information sur le processus moyen identifié. Ces valeurs peuvent être détectées en examinant les résidus standardisés. Sous l'hypothèse d'une distribution normale, 95% des résidus standardisés sont compris dans l'intervalle $\pm$ 1.96. Les valeurs s'écartant de cet intervalle peuvent être des données exceptionnelles. Ces valeurs ne sont pas écartées et sont traitées par une procédure d'intervention sur la variance d'observation. Ainsi, elles sont caractérisées par une variance d'observation plus importante par rapport au reste des observations de la série temporelle.

Encart 2.2 DLM sous R, détection des points de changement et parallélisation

L'analyse des séries temporelles via les DLM est effectuée à l'aide de la librairie *dlm* (Petris 2010). D'autres librairies R utilisées pour la détection des points de changements sont *cpm* (Ross 2012) et *ecp* (James & Matteson 2013). Par ailleurs, il a été nécessaire de paralléliser les analyses et ceci afin de réduire considérablement le temps de calcul (s'élevant à 10 minutes en moyenne pour chaque série). Par exemple, les analyses effectuées en Manche (cf. Chapitre 3) ont impliqué environ 120 séries temporelles du fait du nombre important de paramètres analysés aux dix lieux de surveillance. Cette parallélisation tire profit des ressources multiprocesseurs des machines. La librairie utilisée pour la parallélisation du processus est *snow* (Tierney *et al.* 2013). À titre d'information, la machine utilisée pour effectuer les analyses a les caractéristiques suivantes : Processeur - Intel(R) Core(TM) i7-2760QM CPU @2.40Ghz, Mémoire installée (RAM) - 16 Go et Système d'exploitation - Windows 7.

2.3 Analyse des structures spatio-temporelles des données phytoplanctoniques par méthodes multi-tableaux

Un des objectifs de l'analyse des communautés en écologie est d'étudier leur variabilité dans l'espace et dans le temps. La complexité de cet objectif a favorisé la recherche de diverses méthodes statistiques. Depuis plusieurs décennies, ces questions ont souvent été abordées avec des analyses multivariées, les méthodes les plus fréquemment utilisées en écologie (Blanc 2002). Dès les années 1950, les techniques factorielles ont montré leur potentiel dans l'étude de la variabilité des communautés biologiques, tout en soulignant les difficultés et les interrogations liées à ces analyses (Cassie 1969 ; Goodall 1954 ; Noy-Meir & Whittaker 1977). L'objectif de ces méthodes exploratoires est de « *faciliter l'analyse, la description et l'interprétation d'une structure qui est implicite dans les données, mais pas facile à reconnaître dans la matrice* » (Noy-Meir & Whittaker 1977). Ainsi, l'information contenue dans un ensemble de données peut être résumée et simplifiée tout en minimisant la perte d'information. De nombreuses techniques multivariées sont utilisées en écologie marine. En particulier, elles ont été utilisées en océanographie pour détecter des changements de régime dans l'océan Pacifique Nord (Hare & Mantua 2000), une étude qui inclue 69 séries temporelles biologiques (*e.g.* recrutement de nombreuses espèces de poissons telles que le saumon et la sole) et 31 séries d'indicateurs physiques (*e.g.* température de surface de l'eau et indices climatiques).

Révéler la présence de structures spatio-temporelles dans l'organisation des systèmes biologiques requiert des données acquises sur le long terme. Le REPHY apporte cette information des variations spatio-temporelles des communautés phytoplanctoniques. Les données peuvent être représentées sous la forme de trois dimensions : variable(s) mesurée(s) (biotiques ou abiotiques)/ date / lieu de surveillance. Pour l'exploration de la structure de ces multiples tableaux, il existe un ensemble de méthodes factorielles connues sous le nom de méthodes multi-tableaux ou de K-tableaux (Blanc & Beaudou 1998 ; Blanc 2002).

Dans ces analyses, la disposition des tableaux dépend du choix des objectifs recherchés. En effet, dans les approches multi-tableaux, la manière dont les tableaux sont disposés est essentielle pour l'interprétation ultérieure des résultats (Figure 2.7a). Une organisation des tableaux où chacun représente un lieu de surveillance différent, et les taxons et années sont organisés en colonnes et lignes respectivement, permet d'obtenir une typologie temporelle de la communauté et d'étudier l'homogénéité spatiale de cette typologie (Figure 2.7b). Dans le cas inverse, si chaque tableau représente une année et les lieux de surveillance sont organisés en tant que lignes, l'analyse cherche à identifier une structure spatiale de la communauté et sa stabilité au cours du temps (Figure 2.7c). Ainsi, à partir de ces analyses, nous pouvons répondre à différentes questions : existe-t-il une structure temporelle moyenne qui soit commune à l'ensemble

des lieux de surveillance ? Que représente-t-elle en terme de variations des peuplements phytoplanctoniques ? Quels sont les lieux qui contribuent le plus à la construction de cette typologie ? Peut-on retrouver la même structure temporelle sur l'ensemble des régions ?

Un large éventail de méthodes sont disponibles pour étudier l'organisation spatio-temporelle des communautés. Par exemple, (i) l'analyse de co-inertie multiple (ACOM), utilisée pour étudier le synchronisme des communautés aquatiques entre plusieurs sites distants géographiquement (Bady *et al.* 2004), (ii) l'analyse factorielle de correspondances (AFC) de Foucart, ou encore (iii) la méthode de Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique (STATIS) (Lavit *et al.* 1994). L'Analyse Triadique Partielle (ATP ou PTA en anglais) constitue l'une des méthodes d'analyses multi-tableaux, appartenant à la famille des méthodes STATIS. Celle-ci permet d'effectuer des Analyses en Composantes Principales (ACP) simultanées de plusieurs tableaux de relevés biologiques ainsi que de faire un bilan de leur évolution temporelle et de leur répartition dans l'espace.

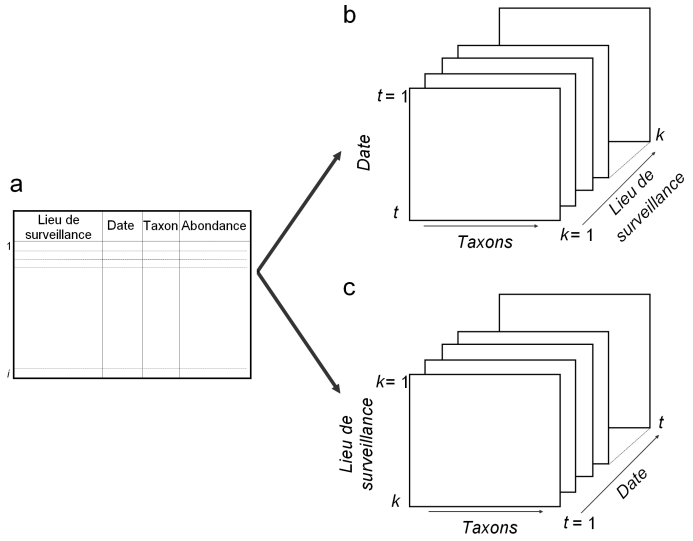

Figure 2.7 – Application de l'Analyse Triadique Partielle (ATP) aux données phytoplanctoniques issues du REPHY. (a) Structure du tableau extrait de la base de données Quadrige2. Exemple de l'organisation des tableaux en tenant compte de deux objectifs d'étude : (b) Application de l'ATP pour l'identification d'une typologie temporelle moyenne et l'étude de son homogénéité spatiale et (c) Application de l'ATP pour l'identification d'une typologie spatiale moyenne et l'étude de son homogénéité temporelle.

Pour cela, la méthode cherche à établir un compromis, *i.e.* une moyenne commune aux K-tableaux (Blanc & Beaudou 1998 ; Blanc 2002). Enfin, l'analyse de la reproductibilité du compromis permet de discuter de la stabilité des tableaux autour de ce compromis. Bien que l'utilisation des méthodes multi-tableaux reste encore peu fréquente, Gourdol *et al.* (2013) y ont fait récemment appel pour analyser la variabilité spatio-temporelle des paramètres hydro-chimiques des eaux souterraines. En écologie, l'ATP a par exemple été utilisée pour l'étude de la stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles (Blanc & Beaudou 1998),

ou pour évaluer l'ensemble de la variabilité (spatiale et temporelle) de descripteurs du paysage (Ernoult *et al.* 2006). D'autres exemples d'utilisation peuvent être rencontrés dans la littérature (Gaertner 2000 ; Pate *et al.* 2000 ; Rossi 2003). Concernant les peuplements phytoplanctoniques, ces méthodes ont également été utilisées afin d'étudier leur dynamique spatio-temporelle en milieu aquatique (Rolland *et al.* 2009) et le long des côtes françaises (David *et al.* 2012 ; Gailhard *et al.* 2002).

Il s'agit dans ce travail d'utiliser les analyses multi-tableaux en particulier, pour obtenir une typologie temporelle moyenne de la communauté phytoplanctonique commune à un ensemble de lieux de surveillance, et étudier l'homogénéité spatiale de cette typologie. Ainsi, plusieurs tableaux-lieux (ayant les abondances des unités taxonomiques et les années en colonnes et lignes respectivement) sont analysés de façon simultanée à l'aide de l'ATP. Dans un premier temps, cette analyse a été effectuée sur un ensemble de sites du littoral français Est de la Manche (cf. Chapitre 3, Figure 2.8a) puis sur un ensemble de 19 lieux de surveillance répartis sur les trois façades du littoral français (Figure 2.8b).

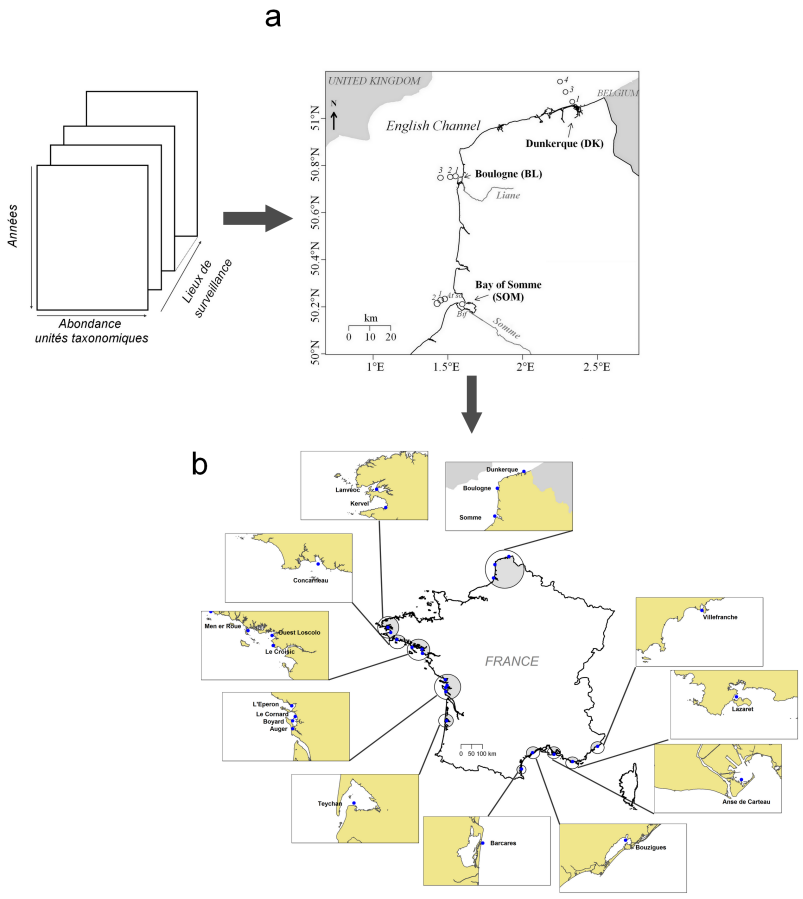

Figure 2.8 – Utilisation de la méthode ATP (Analyse Triadique Partielle) pour l'étude des typologies temporelles de la communauté phytoplanctonique à l'échelle du littoral français Est de la Manche (a) et de l'ensemble du littoral français (b).

2.3.1 De l'Analyse en Composantes Principales à l'Analyse Triadique Partielle

Comme évoqué précédemment, l'ATP est basée sur le principe d'Analyse en Composantes Principales, qui recherche d'axes factoriels de manière à représenter la majeure partie de l'information du tableau. L'interprétation des résultats s'effectue principalement à travers des représentations graphiques. Seuls quelques éléments des ACP sont résumés par la suite.

Supposons un tableau ($\mathbf{Z}$) de n lignes (individus) et p colonnes (variables). Une première étape consiste à transformer le tableau initial. Pour cela, nous pouvons réaliser une ACP centrée (moyenne de chaque variable égale à zéro) ou normée (variance de chaque variable égale à 1). La transformation des variables dépend de la nature des données mesurées. Une ACP est souvent centrée-réduite dès lors que les variables mesurées ont différentes échelles (unités) (*e.g.* données physico-chimiques telles que température, turbidité, concentration en sels nutritifs) ou de façon générale lorsque la variance diffère de façon importante entre les variables. En effet, les premières composantes principales représentent une combinaison linéaire des variables de plus grande variance. Ainsi, si une variable a une très forte variance par rapport aux autres variables, elle peut représenter à elle seule la première composante principale. Ensuite, à chaque colonne et ligne du tableau est associé un poids (c_j et l_i). Ainsi, par exemple, dans une ACP centrée, trois matrices peuvent être définies $\mathbf{X}$, $\mathbf{D}_n$ et $\mathbf{D}_p$ (Figure 2.9). La diagonalisation de la matrice $\mathbf{D}_p^{1/2}\mathbf{X}^t\mathbf{D}_n\mathbf{X}\mathbf{D}_p^{1/2}$ fournit des valeurs propres et des vecteurs propres définissant des composantes principales (Blanc 2002). Les individus et variables du tableau transformé peuvent être représentés graphiquement afin d'identifier une structure dans le tableau.

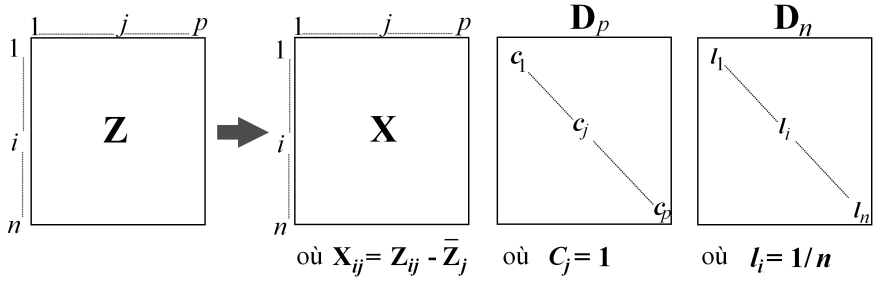

Figure 2.9 – Représentation des matrices utilisées dans une ACP centrée. $\mathbf{X}$ correspond au tableau original après transformation (centrage des variables). Les matrices $\mathbf{D}_p$ et $\mathbf{D}_n$ représentent les matrices diagonales des poids des colonnes et des lignes respectivement. Cette figure est inspirée du schéma donné par Blanc (2002).

L'ATP est basée sur une logique d'analyse en composantes principales pour analyser des cubes de données, c'est-à-dire des tableaux qui ont les mêmes dimensions (nombre égal de lignes et de colonnes entre tableaux). Cette méthode est appliquée en trois étapes successives, à savoir : (i) interstructure et recherche du compromis, (ii) analyse du compromis et (iii) intrastructure (Blanc & Beaudou 1998 ; Blanc 2002). L'ensemble de ces étapes sont décrites ci-dessous et représentées dans la Figure 2.11.

2.3.1.1 Interstructure et recherche du compromis

La première étape de l'analyse vise à rechercher un tableau compromis ou tableau « moyen » de l'ensemble de tableaux. Ce compromis représente la structure moyenne recherchée dans l'analyse (structure temporelle moyenne ou spatiale). Ainsi, si l'ATP est destinée à étudier la structure temporelle, l'analyse conduit à l'établissement d'une typologie temporelle des unités taxonomiques commune à un ensemble de lieux de surveillance, c'est-à-dire que le compromis reflètera la partie spatialement stable de la structure temporelle (Bertrand & Maumy-Bertrand 2010 ; Blanc 2002).

Dans un premier temps, la matrice de variance-covariance vectorielle entre les k-tableaux est calculée selon les équations suivantes :

$$Covv(X_k X_l) = Trace(X_k^t D_n X_l D_p) = Trace(X_l^t D_n X_k D_p) \tag{2.8}$$

où X_k^t et X_l^t sont les matrices transposées de X_k et X_l. La trace d'une matrice correspond à la somme des éléments composant sa diagonale. Les valeurs de variance vectorielle sont calculées de la façon suivante :

$$Vav(X_k) = Trace(X_k^t D_n X_k D_p) \tag{2.9}$$

Le coefficient de covariance vectorielle entre deux tableaux est analogue à la covariance entre deux variables. Cette matrice de variance-covariance vectorielle entre tableaux permet alors de définir une matrice de corrélation vectorielle (Rv, équation 2.10). Nous pouvons par exemple regarder quelle est la corrélation entre les tableaux du point de vue de la communauté phytoplanctonique, si les variables mesurées correspondent aux abondances d'espèces. Dans cette analyse, les coefficients de corrélation entre tableaux peuvent être égaux à zéro ou être négatifs indiquant un lien nul voire inversé entre deux tableaux. Dans cette situation, l'analyse ne devrait pas continuer. La diagonalisation de la matrice de covariance vectorielle permet d'obtenir les coefficients de pondération de chaque tableau (β_k), correspondant au premier vecteur propre. Cette étape est nommée interstructure. Ainsi, le compromis est calculé selon l'équation 2.11.

$$Rv(X_k X_l) = \frac{Covv(X_k X_l)}{\sqrt{Vav(X_k)}\sqrt{Vav(X_l)}} \tag{2.10}$$

$$X = \sum_{k=1}^{K} \beta_k X_k \tag{2.11}$$

où les coefficients β ont une contrainte : $\sum_{k=1}^{K} \beta_k^2 = 1$. Le compromis peut donc se résumer comme la combinaison linéaire et pondérée des tableaux initiaux. Dans le compromis, un poids plus important est donné aux tableaux partageant une structure similaire.

2.3.1.2 Analyse du compromis

L'analyse du tableau compromis s'effectue via une ACP. La projection des lignes et des colonnes du compromis permet d'étudier cette structure moyenne. Le coefficient cos^2 est un indicateur de la qualité de l'expression de l'information contenue dans chaque tableau dans le compromis.

2.3.1.3 Intrastructure

L'étape d'intrastructure étudie la variabilité de chaque tableau relative au compromis. Pour cela, des ACP sont réalisées sur chaque tableau initial. Ainsi, la projection des lignes et des colonnes des tableaux initiaux dans les axes et composantes principales du compromis permet d'étudier la stabilité des tableaux autour du compromis.

2.3.2 Relation communauté phytoplanctonique - environnement

L'étude de l'organisation des communautés biologiques est aussi accompagnée par l'intérêt de relier cette organisation à des caractéristiques dans le milieu, pouvant ainsi apporter des informations susceptibles d'expliquer la structure, soit temporelle soit spatiale, d'un ensemble d'espèces. Pour atteindre cet objectif, de nombreuses méthodes d'analyses multivariées ont été développées (Dolédec & Chessel 1994 ; Dray *et al.* 2003). Ces méthodes analysent une paire de tableaux : le premier constitué par les données des espèces (colonnes) dans un ensemble d'échantillons (lignes), et le deuxième avec les variables environnementales (colonnes) mesurées dans les mêmes échantillons. En écologie, l'analyse conjointe de ces deux tableaux est souvent réalisée par l'Analyse Canonique de Correspondance (CCA) (Ter Braak 1986) ou l'Analyse de Redondance (RDA) (Legendre & Legendre 1998). Ces deux méthodes sont liées aux analyses de régression multiple et comprennent donc une étape de régression. Elles sont très souvent utilisées dans l'étude des relations phytoplancton-environnement (David *et al.* 2012 ; Rochelle-Newall *et al.* 2011 ; Wasmund *et al.* 2011). La représentation graphique des variables (espèces et paramètres environnementaux) et des échantillons permet d'étudier la structure de cette relation.

Une autre approche simple et robuste consiste à coupler le tableau phytoplanctonique et environnemental via une analyse de co-inertie (Dolédec & Chessel 1994 ; Dray *et al.* 2003 ; Thioulouse 2011). Cette analyse permet d'étudier si une co-structure existe entre la communauté phytoplanctonique et son environnement, par exemple du point de vue temporel. Il s'agit donc de savoir si des variations dans l'environnement entraînent des modifications dans la structure et la composition spécifique des communautés. Enfin, nombre d'articles témoignent de la diversité d'études met-

tant en application cette méthode (Beisel *et al.* 1998 ; Bozec *et al.* 2005 ; Culhane *et al.* 2003 ; Lair 2005 ; Lekve *et al.* 2002 ; Lods-Crozet *et al.* 2001 ; Lyautey *et al.* 2005). Pour plus de détails théoriques sur cette méthode, voir Blanc (2002) et Thioulouse (2011).

Lorsque les mesures biologiques et environnementales sont effectuées sur plusieurs sites ainsi qu'à des instants différents, les données peuvent être organisées sous la forme d'une paire de K-tableaux (Figure 2.10). Dans ce cas, un cube de données est composé par k tableaux des mesures d'abondance des espèces et le second contient les k-tableaux des mesures des variables environnementales. Trois méthodes peuvent être utilisées pour analyser ces couples de tableaux : BGCOIA, STATICO, et COSTATIS (Thioulouse 2011). Plus particulièrement, la méthode BGCOIA (Between Group Co-Inertia Analysis) que nous avons utilisé (cf. Chapitre 3, section 3.2), est une analyse de co-inertie où chaque tableau peut être associé à un groupe (analyse inter-classes). Pour chaque tableau représentant un groupe, la moyenne de chaque variable est calculée. Ces résultats sont ensuite arrangés sous la forme de deux tableaux (espèces-environnement), et une analyse de co-inertie est effectuée sur ce couple de tableaux (Thioulouse 2011). En tant que méthode multi-tableaux, les trois étapes dites d'interstructure, compromis et intrastructure s'appliquent également aux analyses de BGCOIA. Un test de permutation de Monte Carlo permet de tester la significativité de la liaison entre la structure de la communauté phytoplanctonique et les variables environnementales mesurées. La représentation graphique du phytoplancton et de l'environnement met en évidence la façon dont ces deux groupes de descripteurs co-varient.

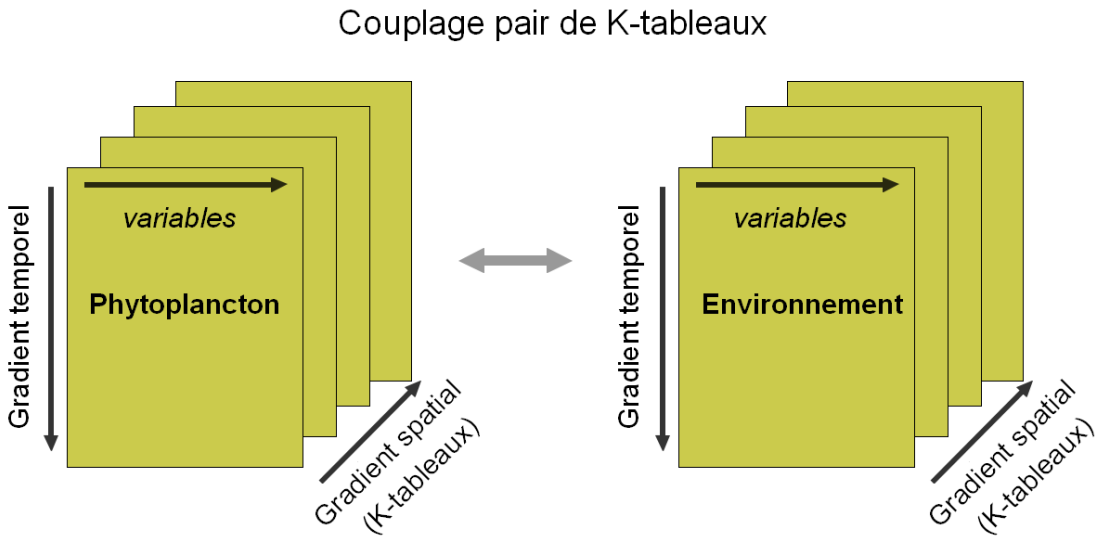

Figure 2.10 – Organisation des données pour le couplage phytoplancton-environnement.

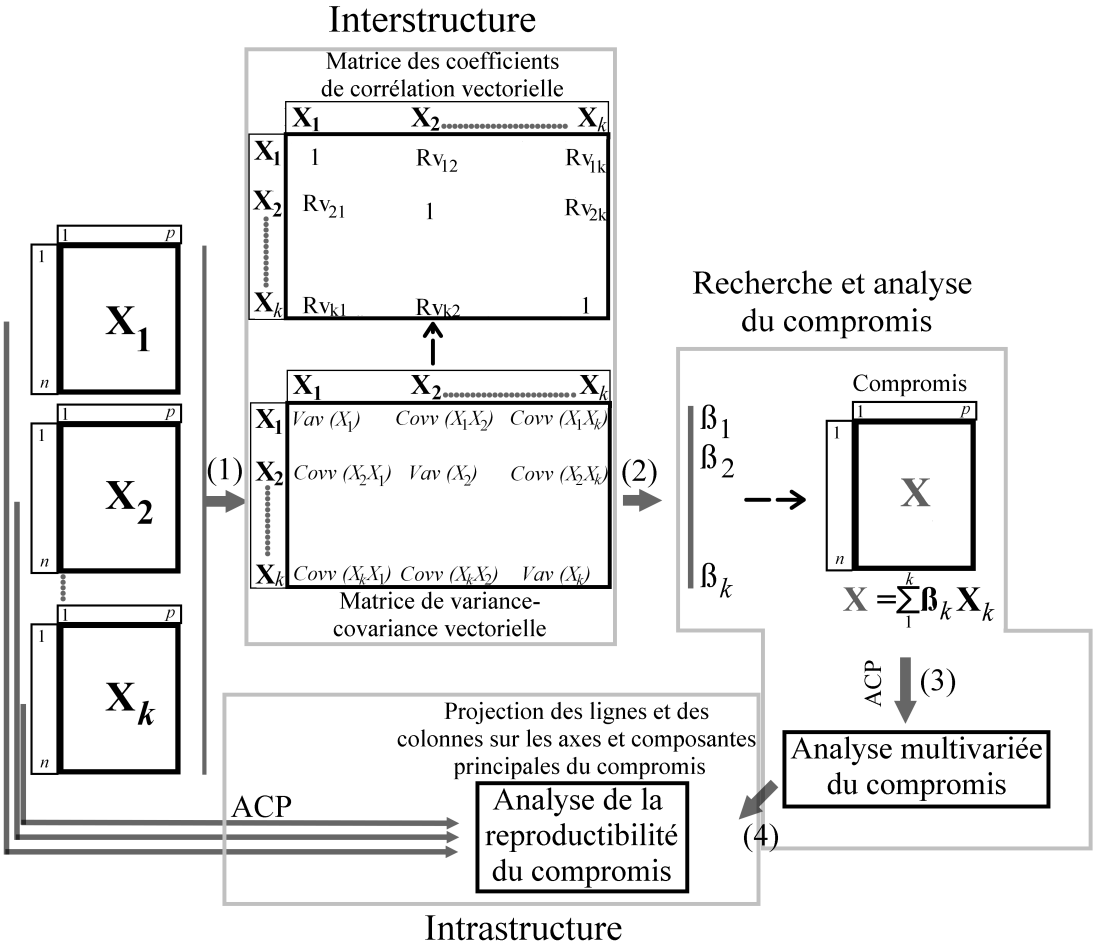

FIGURE 2.11 – Représentation schématique des étapes de l'Analyse Triadique Partielle, (1) interstructure (2) recherche et (3) analyse du compromis et (4) étape d'intrastructure. L'ensemble des tableaux analysés par l'ATP représente un cube de données, c'est-à-dire que tous les tableaux ont les mêmes dimensions (n lignes correspondant aux individus et p colonnes correspondant aux variables). La matrice de variance-covariance vectorielle et des coefficients de corrélation vectorielle est symétrique par rapport à la diagonale principale (de haut à gauche jusqu'en bas à droite). La diagonalisation de la matrice de covariance vectorielle permet d'obtenir les coefficients β_k utilisés dans la recherche du tableau compromis (2) sous la contrainte $\sum_{k=1}^{K} \beta_k^2 = 1$.

Encart 2.3. Analyses multivariées sous R

Les programmes développés sous R pour effectuer les analyses multivariées à savoir, l'analyse en composantes principales, l'analyse triadique partielle, l'analyse de co-inertie inter-classes et l'analyse de redondance, reposent sur l'utilisation des librairies *ade4* (CHESSEL *et al.* 2004 ; DRAY & DUFOUR 2007 ; DRAY *et al.* 2007) et *vegan* (OKSANEN *et al.* 2013). Les fonctions développées consistent essentiellement à fournir des représentations graphiques avancées.

2.4 Étude de la niche écologique dans un contexte de changements globaux

L'influence de l'environnement sur la distribution des populations est un élément clé dans de nombreuses disciplines comme l'écologie, la biologie évolutive ou la biogéographie. Le concept de « niche », comme introduit au début du XX^{ème} siècle, se focalise sur les facteurs abiotiques et biotiques qui conditionnent l'existence d'une espèce (Grinnell 1904). Au cours des décennies suivantes, ce concept a évolué. Hutchinson (1957) définit la niche d'une espèce comme l'espace des conditions environnementales biotiques et abiotiques dans lesquelles celle-ci est capable de persister. Les facteurs environnementaux essentiels à l'existence d'une espèce peuvent être considérés comme les axes d'un système de coordonnées multidimensionnel. Une espèce occuperait un espace spécifique au sein de ce système défini comme un hypervolume, formant ainsi sa niche fondamentale. Hutchinson (1957) distingue la niche fondamentale d'une espèce et la niche réalisée. Cette dernière est définie comme la niche réellement occupée, restreinte aux limites de sa niche fondamentale et résultant des interactions biologiques telles que la compétition.

Dans le contexte actuel de changements globaux, nombreuses sont les études s'appuyant sur le concept de niche écologique pour expliquer ou prédire la réponse des communautés biologiques aux changements environnementaux ainsi que l'invasion des espèces exotiques (Broennimann *et al.* 2007 ; Broennimann & Guisan 2008 ; Thuiller *et al.* 2012). Le concept de niche écologique relie les espèces à l'environnement. Ainsi, la détermination de la niche écologique du phytoplancton peut améliorer notre compréhension de la façon dont la communauté phytoplanctonique répond aux changements environnementaux. L'approche de niche écologique peut apporter des éléments de réponse à des questions telles que : face à des variations de l'environnement, quelles espèces vont décliner ou en tireront profit ? comment la diversité est-elle affectée ?

2.4.1 Estimation de la niche réalisée des taxons phytoplanctoniques

Le concept de niche écologique de Hutchinson (1957) donne un cadre simple pour l'estimation de la niche d'une espèce. La principale difficulté repose sur (i) la spécification de ce que l'on considère comme étant l'environnement d'une espèce, ce qui peut être complexe et requiert souvent une connaissance approfondie de la biologie de l'espèce et (ii) l'estimation de la niche dans un système de coordonnées multidimensionnel et la difficulté d'identifier tous les axes pertinents. Ces difficultés peuvent être quelque peu atténuées dès lors qu'on étudie le phytoplancton, car les principaux paramètres environnementaux sont moins nombreux et regroupent les sels nutritifs, la lumière, la température, les herbivores et les parasites (Litchman & Klausmeier

2008 ; Litchman *et al.* 2010).

La niche, au sens de Hutchinson (1957), peut être considérée comme l'espace occupé par une espèce dans un environnement de n dimensions, n étant le nombre de facteurs environnementaux indispensables à la survie et la reproduction de l'espèce. Considérons par exemple la Figure 2.12, où l'espace occupé par deux genres du phytoplancton est représenté le long d'un gradient de température. Cette figure montre les conditions de température où ces genres sont présents, les conditions optimales ainsi que leur degré de chevauchement. Cette représentation simple permet de visualiser et de comparer l'espace occupé par deux taxons à travers un gradient déterminé. Jusqu'à trois variables environnementales, la représentation graphique reste le moyen le plus simple d'examiner la niche d'un taxon. Pour des raisons pratiques, il est souvent habituel d'estimer la niche écologique sur une ou un nombre limité de dimensions.

La formalisation du concept de niche a favorisé le développement de plusieurs méthodes capables d'estimer cet espace occupé dans n dimensions. Ces méthodes impliquent généralement des techniques d'ordination (Dolédec *et al.* 2000 ; Grüner *et al.* 2011) ou les Modèles de Distribution d'Espèces - SDM (Irwin *et al.* 2012). En particulier, les techniques d'ordination peuvent être utilisées pour résumer des données environnementales multivariées via la construction des axes factoriels (Broennimann *et al.* 2012).

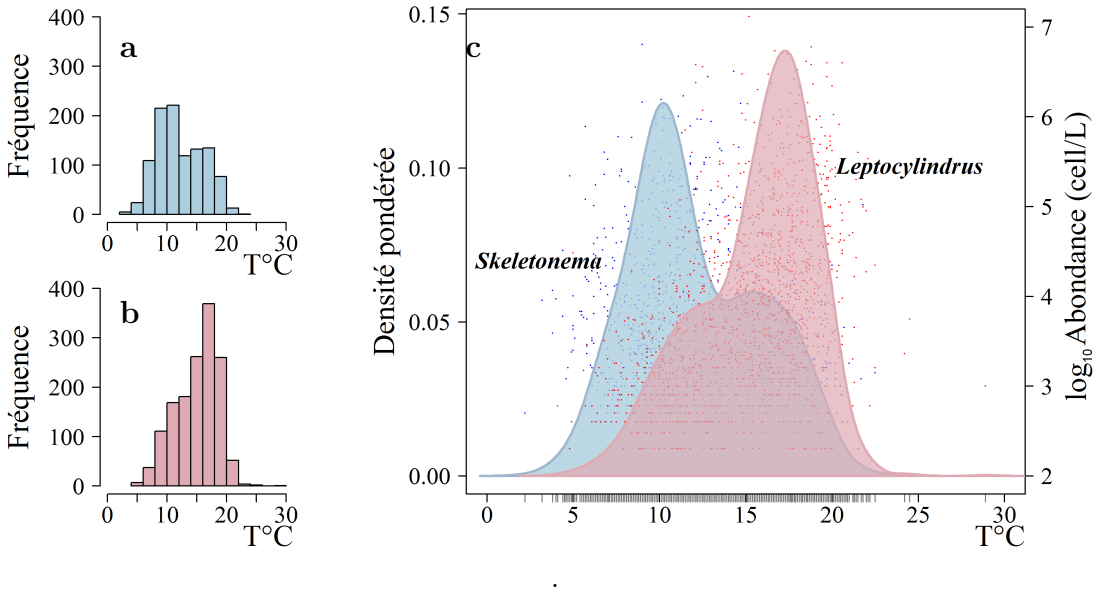

Figure 2.12 – Distribution des observations des genres (a) *Skeletonema* et (b) *Leptocylindrus* le long d'un gradient de température. (c) Courbes de densité pondérée par l'abondance des deux genres. Les données utilisées pour cette représentation correspondent aux sites REPHY Men er Roue, Ouest Loscolo, Le Croisic (a) et Bois de la Chaise large.

La méthode OMI (Outlying Mean Index) a été utilisée pour estimer la niche réalisée des taxons phytoplanctoniques (cf. Chapitre 4). Cette méthode caractérise la niche d'un taxon à travers sa position et sa largeur (Dolédec *et al.* 2000). De plus, nous avons

combiné un cadre statistique développé par Broennimann *et al.* (2012) à la méthode OMI afin de mesurer le chevauchement de la niche entre deux unités de phytoplancton.

Pour cette analyse, les données ont été arrangées dans deux tableaux (i) l'un avec l'abondance des unités taxonomiques (colonnes) dans chaque échantillon, un échantillon étant défini par une paire lieu de surveillance-date et (ii) l'autre avec les variables environnementales mesurées dans chaque échantillon. L'abondance d'unités taxonomiques est log-transformée ($\log_{10}(x+1)$) afin de réduire l'effet des taxons dominants. Sept facteurs abiotiques et deux variables décrivant la structure de la communauté phytoplanctonique ont été utilisés. Ceux-ci incluent : la température, le rayonnement photosynthétiquement actif, la salinité, la turbidité, les sels nutritifs (azote inorganique dissous, silicates, phosphates), le nombre d'unités taxonomiques et l'indice de dominance de Berger-Parker, *i.e.* le rapport entre l'abondance du taxon dominant et l'abondance totale du microphytoplancton dans l'échantillon considéré.

2.4.1.1 Estimation de la niche avec la méthode OMI

Comme évoqué précédemment, cette méthode caractérise la niche écologique d'une entité taxonomique à travers (i) la position de la niche, *i.e.* la position de la niche réalisée dans un espace de n dimensions et (ii) la largeur de la niche, *i.e.* la tolérance d'une unité taxonomique par rapport aux paramètres environnementaux. Ces paramètres permettent de comparer la variabilité des réponses des taxons aux conditions environnementales et de leur influence dans la séparation des niches.

La variance de la niche de chaque unité taxinomique (inertie) est décomposée en trois composantes : marginalité, tolérance et tolérance résiduelle. L'indice OMI est la marginalité, définie comme la distance entre les conditions moyennes d'habitat utilisées par le taxon et l'origine de l'hyperespace de la niche, *i.e.* moyenne des conditions environnementales. La tolérance est associée à la variabilité de l'environnement utilisé par les unités taxonomiques. Des valeurs élevées peuvent être associées aux taxons apparaissant sur un large éventail de conditions environnementales (généralistes) tandis que des valeurs faibles de tolérance impliquent que les taxons sont distribués à travers une gamme limitée de conditions environnementales (spécialistes). Une tolérance résiduelle est également fournie par l'analyse, représentant la part de la variance qui n'est pas expliquée. Elle est utilisée pour déterminer dans quelle mesure les facteurs environnementaux sont efficaces pour définir la niche d'un taxon. Un test de permutation permet de tester l'hypothèse nulle selon laquelle les taxons ne sont pas influencés par les variables environnementales prises en considération dans l'analyse.

2.4.1.2 Estimation du chevauchement entre les unités taxinomiques

La combinaison entre la méthode OMI et celle développée par Broennimann *et al.* (2012) permet de quantifier le chevauchement entre deux unités taxinomiques. Pour ob-

tenir ces mesures nous utilisons les deux premiers axes de l'OMI (Figure 2.13). Ceci permet la représentation de l'occurrence de chaque taxon structurée par l'ensemble des variables biotiques et abiotiques. La répétition de l'apparition d'un taxon s'apparente à une probabilité d'occurrence de celui-ci dans l'espace environnemental quadrillé. Afin de construire cette probabilité, l'estimation du noyau de densité est utilisée. Une pondération par l'abondance permet d'affiner cette probabilité. Ainsi, il est possible de représenter l'espace environnemental occupé par un taxon (Figure 2.13). La métrique D permet de calculer le chevauchement entre la niche de deux taxons (Schoener 1970). Cette métrique est calculée selon l'équation suivante :

$$D_{1,2} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{ij} |p_{1ij} - p_{2ij}| \tag{2.12}$$

où p_{1ij} et p_{2ij} correspondent respectivement à la densité calculée pour le taxon 1 et 2 dans la cellule ij de la grille. La valeur D varie entre 0 (aucun chevauchement) et 1 (chevauchement complet). La matrice 1-D de dimension n x n est construite comme mesure de distance entre chaque paire d'unités taxonomiques, où n représente le nombre de taxons. L'analyse de positionnement multidimensionnel non-métrique (nMDS) fournit une représentation graphique en deux dimensions des relations de distance entre les unités taxinomiques définis par les mesures de chevauchement.

Finalement, le test de similarité de Broennimann *et al.* (2012) permet d'évaluer si l'espace environnemental occupé par une unité taxonomique X est plus similaire que celui occupé par un autre taxon Y par le simple fait du hasard. Dans ce test, la valeur observée de D entre X et Y est comparée avec des valeurs simulées de D entre X et une niche créée de forme aléatoire. Pour créer ces niches aléatoires, le centre de la niche de Y est décalé aléatoirement dans les limites de l'environnement disponible. Cette procédure est répétée 1000 fois afin de construire une distribution simulée de D. Si la valeur observée de D est supérieure à 95% des valeurs simulées, la niche de X est plus similaire à la niche de Y que par le fait du hasard. Ce test est réalisé de manière bidirectionnelle. Tout d'abord, la niche de X est comparée à la niche aléatoirement décalée de Y, puis le test est répété dans la direction opposée (entre Y et la niche aléatoirement décalée de X). X et Y sont considérées comme ayant des niches similaires quand la valeur de D est supérieure à 95% des valeurs simulées dans les deux directions du test.

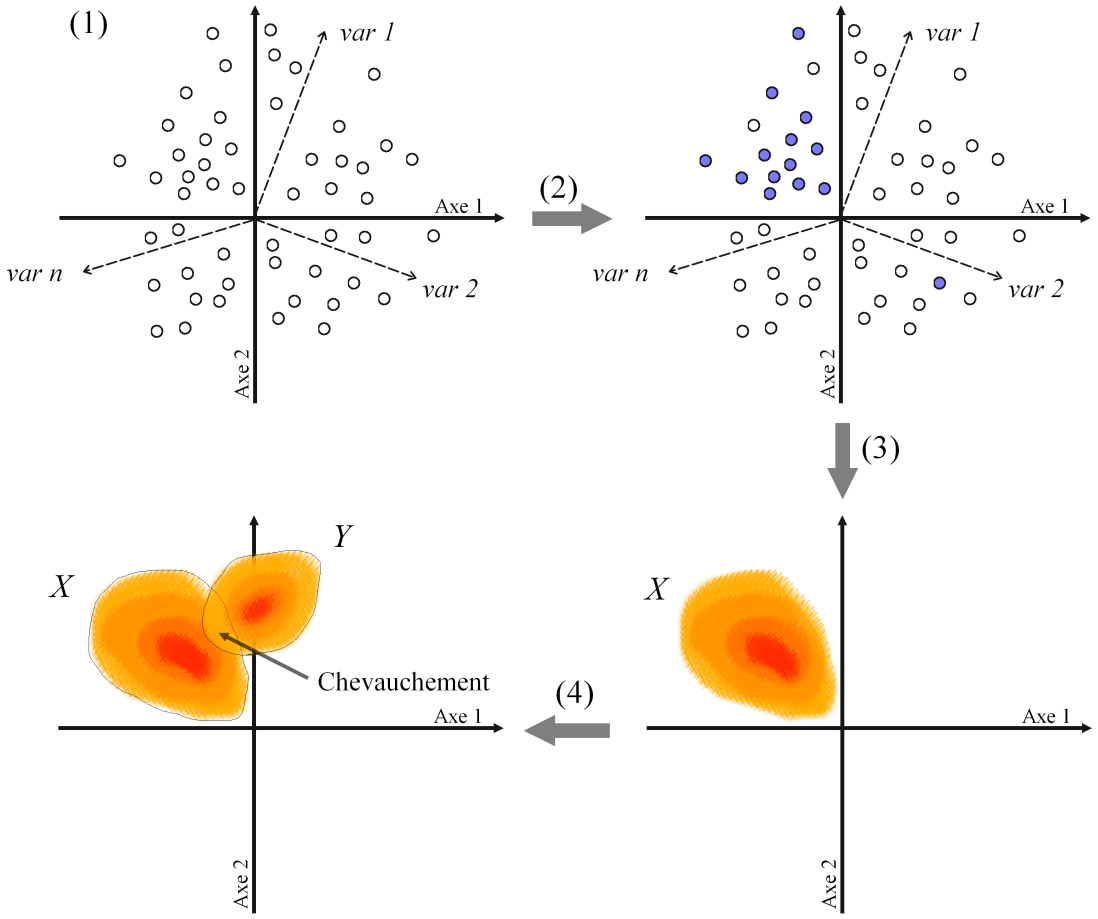

FIGURE 2.13 – Représentation schématique des étapes suivies pour quatinfier le chevauchement entre la niche de deux unités taxinomiques. Les variables environnementales (flèches) ainsi que les échantillons (cercles) sont représentés sur les deux premiers axes de l'OMI (1). L'ensemble des échantillons où le taxon X apparaît peut ainsi être identifié dans l'espace de l'environnement (2). La méthode du noyau de densité est utilisée pour estimer la densité d'occurrence de X (3). Finalement, une mesure de chevauchement est utilisée pour comparer deux taxons X et Y (4).

Encart 2.4. Estimation de la niche écologique

Les analyses ont été effectuées à l'aide de plusieurs librairies R. La librairie *ade4* met a disposition la fonction *niche* qui permet d'effectuer l'analyse OMI (DRAY & DUFOUR 2007). L'estimation par noyau est réalisée à l'aide de la librairie *ks* (DUONG 2007). Les fonctions développées fournissent l'ensemble des résultats ainsi que des représentations graphiques. Le calcul de D est réalisé entre paires de taxons. Le nombre de combinaisons étant égal à $\frac{(n)(n-1)}{2}$, celle-ci augmente rapidement avec le nombre n de taxons. Pour cette raison, le calcul de D ainsi que les tests de similarité ont été parallélisés. L'analyse nMDS est effectuée avec la librairie *vegan* (OKSANEN *et al.* 2013).

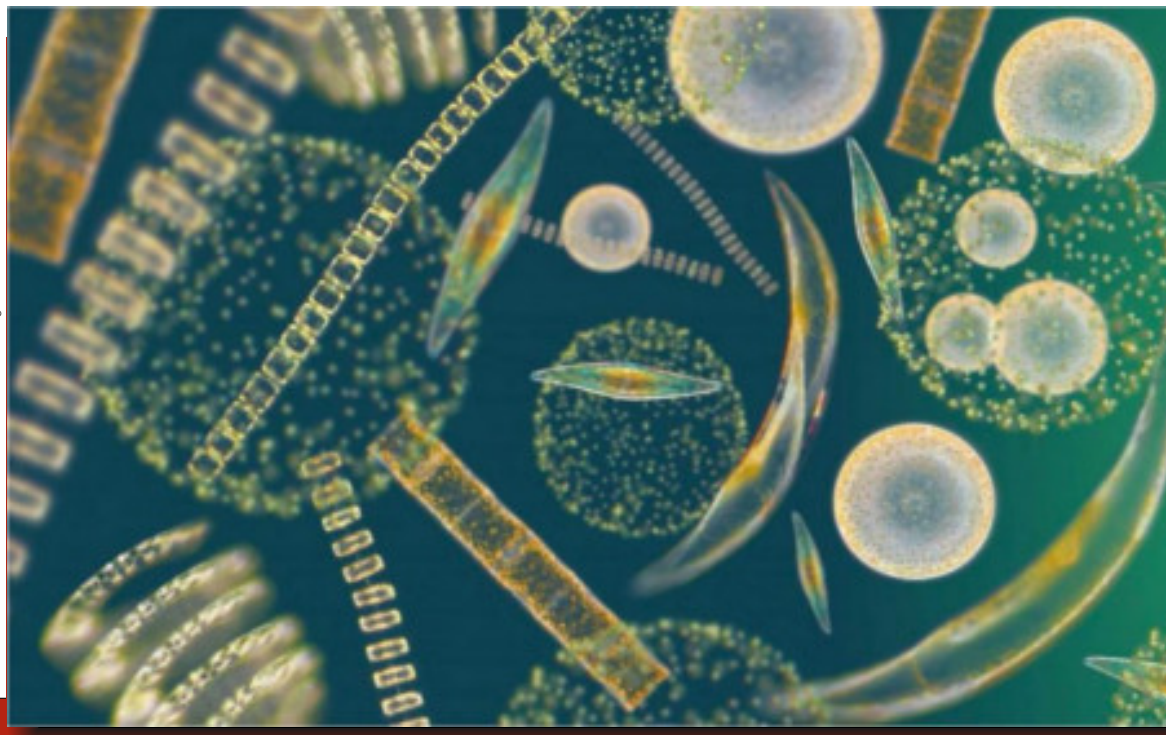

Photo : Richard Kirby

Chapitre 3

Évolution à long terme de la diversité du phytoplancton

CONTENU DU CHAPITRE

- Ce chapitre comporte deux sections. La première constitue l'article scientifique "*Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea*" et publié dans la revue *ICES Journal of Marine Science*. La deuxième section constitue quant à elle une extension des analyses effectuées dans l'article précédent à l'ensemble des lieux de surveillance du littoral français métropolitain.
- Ces deux sections s'appuient sur des analyses univariées et multivariées décrites auparavant afin d'étudier les changements à long-terme de la diversité du phytoplancton, et la relation entre ces changements et les variations du milieu.

Évolution à long terme de la diversité du phytoplancton

3.1 Article 1 : Évolution à long terme de la communauté phytoplanctonique le long de la côte française de l'est de la Manche

Hernández-Fariñas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A., Bacher, C. *ICES Journal of Marine Science*, 71 (4) : 821 - 833.

Résumé

Contexte Actuellement, nombre d'études soulignent l'effet des changements globaux sur la structure des communautés biologiques. Dans les écosystèmes marins en particulier, des variations à long-terme de certains groupes d'espèces et leurs conséquences au niveau de l'écosystème ont été constatées. Du fait de sa place en tant que producteur primaire, le phytoplancton a fait l'objet de plusieurs travaux et de développements méthodologiques pour l'étude des changements de ces communautés. Des propriétés comme la composition spécifique, l'abondance relative des espèces, ou la phénologie peuvent être sensibles à des variations des conditions environnementales, liées aux variations climatiques ou à la qualité des zones côtières.

Objectif Cette étude vise à caractériser et quantifier les changements à long-terme de la structure de la communauté phytoplanctonique. Deux échelles sont prises en compte au niveau de la communauté phytoplanctonique : (i) le niveau spécifique aux unités taxinomiques et (ii) le regroupement des organismes selon les groupes des diatomées et dinoflagellés. La relation entre ces changement et les variations hydroclimatiques est également abordée.

Localisation Dix lieux de surveillance du littoral français de l'est de la Manche et du sud de la Mer du Nord.

Échelle temporelle Période d'étude entre 1992 et 2011

Méthodes Le cadre statistique appliqué dans cette étude combine deux approches. D'une part, une méthode univariée a été utilisée pour l'étude des évolutions sur le long-terme des séries temporelles du phytoplancton et des variables environnementales. D'autre part, l'utilisation des méthodes multivariées a permis d'étudier la variation temporelle de la communauté du phytoplancton dans son ensemble. Tout particulièrement, nous recherchons si une structure temporelle commune à l'ensemble des

lieux de surveillance échantillonnés existe, et si celle-ci est stable à travers l'espace. Enfin, la relation entre les variations du phytoplancton et celles des variables environnementales et des indices climatiques est étudiée à travers une analyse de redondance.

Résultats Les analyses révèlent des variations temporelles de la composition similaires sur l'ensemble des lieux de surveillance. L'abondance de certains groupes de taxons comme celui composé par *Gymnodinium* et *Gyrodinium*, ainsi que le genre *Pseudo-nitzschia* a augmenté au cours de la période d'étude, tandis que l'abondance d'autres taxons comme par exemple *Guinardia* et le groupe *Coscinodiscus-Stellarima*, a diminué. De manière plus générale, la proportion de dinoflagellés par rapport aux diatomées augmente. Par ailleurs, certains lieux de surveillance montrent une diminution des concentrations en sels nutritifs et une augmentation de la salinité. L'analyse de redondance indique que l'indice de l'Oscillation Multidécennale de l'Atlantique et la salinité constituent les principaux facteurs corrélés à l'évolution temporelle de la communauté du phytoplancton.

Conclusions principales Le suivi des peuplements phytoplanctoniques durant les vingt dernières années (1992-2011) sur le littoral français à l'est de la Manche et au sud de la Mer du Nord a permis d'identifier des variations dans la structure de la communauté du phytoplancton. Ces variations peuvent être observées à différentes échelles au sein de la communauté. En particulier, une modification de la proportion des dinoflagellés relative aux diatomées a été observée. Ces modifications semblent liées aux variations hydro-climatiques dans les écosystèmes côtiers. Du fait de la place du phytoplancton en tant que producteur primaire, ces variations peuvent avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement de l'écosystème. Des études supplémentaires sont nécessaires pour déterminer si ces variations sont également observées dans d'autres systèmes côtiers du littoral français.

Mots-clés phytoplancton, modèle linéaire dynamique, analyse multivariée, indicateurs climatiques, facteurs environnementaux.

Article 1

Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea

Hernández-Fariñas, T.
Ifremer/DYNECO-VIGIES

Soudant, D.
Ifremer/DYNECO-VIGIES
Barillé, L.
Université de Nantes/Mer Molécules Santé
Belin, C.
Ifremer/DYNECO-VIGIES
Lefebvre, A.
Ifremer/LER
Bacher, C.
Ifremer/DYNECO-BENTHOS

Long-term trends in the phytoplankton community along the French coast of the English Channel and southern Bight of the North Sea were studied and related to physico-chemical factors and large-climatic indices. Phytoplankton and hydrological data were acquired through three transects. Sampling took place between 1992 and 2011 as part of the French Phytoplankton Monitoring Network (REPHY) and the Regional Nutrients Monitoring Network (SRN). Trends in time-series were identified with dynamic linear models tailored to environmental monitoring data characteristics (*e.g.* irregular sampling frequency, missing data). Temporal and spatial patterns in the phytoplankton community were explained with a partial triadic analysis. Relationships between the phytoplankton community composition, environmental factors, and climatic indices were assessed using a redundancy analysis (RDA). The analyses revealed long-term changes in the community composition, characterized by a temporal structure that remained common to all transects. The abundance of some groups of taxa such as the one composed by *Gymnodinium* and *Gyrodinium*, as well as the group of *Pseudo-nitzschia* increased during the study period, whereas the abundance of other taxa as for example *Guinardia* and the group of *Coscinodiscus* and *Stellarima* globally decreased. More generally, the proportion of dinoflagellates relative to diatoms increased. Trends in environmental variables were also observed in most sites and related to decreases in nutrient concentrations and an increasing trend in salinity. The RDA indicated that the Atlantic Multidecadal Oscillation index and salinity were the main factors defining the temporal structure of the phytoplankton community. This suggests that variations observed in the phytoplankton community are linked to hydro-climatic changes in the coastal environment.

3.1.1 Introduction

In a context of climate change and concerns about anthropogenic pressures over coastal ecosystems, understanding the response of biological communities has become a necessity. In marine ecosystems, the phytoplankton is at the base of marine foodwebs, and its specific composition determines the pathways and efficiencies of the energy transfer through the upper trophic levels (Cloern & Dufford 2005; Dickman *et al.* 2008). The relative species abundance and the community composition contribute to the characterization of phytoplankton assemblage structure. This structure is governed by various environmental factors, allelopathic interactions and grazing, affecting cellular processes, and determining the population growth, community composition, and algal succession (Marshall *et al.* 2006; Tilman *et al.* 1982). These factors lead to recurrent patterns of phytoplankton composition observed at different temporal scales. However, these community properties may vary significantly with climate change and water-quality trends in coastal areas.

Long-term variations in phytoplankton communities have been recently observed and related to hydro-climatic changes, affecting biomass, community composition, and phenology (Edwards & Richardson 2004; Suikkanen *et al.* 2007). These modifications in phytoplankton communities are often studied at different taxonomic scales. Thereby, recent works show a modification of the relative proportion between diatoms and dinoflagellates (Klais *et al.* 2011; Zhai *et al.* 2013) and significant variations in the biomass of some taxonomic groups such as chrysophytes and chlorophytes (Suikkanen *et al.* 2007). Functional approaches have also been used to assess temporal changes in phytoplankton communities related to physical factors and climate (David *et al.* 2012). On the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea, some studies highlighted the link between large-scale climatic features, local meteorological and hydrographical conditions, modulating phytoplankton dynamics (Breton *et al.* 2006; Goberville *et al.* 2010). These studies have proved the importance of monitoring networks to assess long temporal changes in phytoplank-

ton communities.

The Phytoplankton Monitoring Network (REPHY) is implemented and managed by the French Research Institute for the Exploitation of the Sea (IFREMER). This programme aims to describe spatial and temporal dynamics of phytoplankton populations and to detect and monitor phycotoxin-producing species involved in toxic shellfish outbreaks and affecting human health (Amzil *et al.* 2001; David *et al.* 2012; Gailhard *et al.* 2002). Previous works with these data have greatly improved our knowledge on spatial patterns of microphytoplankton and highlighted the influence of hydrodynamic features in the geographical structure of microalgal populations (David *et al.* 2012; Gailhard *et al.* 2002). Seasonal variability and temporal succession patterns have also been characterized through the analyses of phytoplankton events, defined by the phases of sudden growth, reached maxima, and decline in abundance (Beliaeff *et al.* 2001). In addition,Guarini *et al.* (2004) showed the importance of the interaction between benthic and planktonic communities through assessing the contribution of the microphytobenthos to the total phytoplankton abundance. Regarding the eastern English Channel, Lefebvre *et al.* (2011) analysed the long-term variability of the major phytoplankton groups and gave a first insight of establishing a link between environmental conditions and phytoplankton. However, although several studies have been conducted on the REPHY datasets, temporal tendencies have been only partially addressed, either for the major phytoplankton components or the specific community composition. At present, data on phytoplankton have been collected over 20 years, and completed by a regional network which targets relations between phytoplankton and nutrients.

Besides these ecological results, it should be noted that the analyses of these time-series require methods able to identify structures in space and time with data that exhibit a very large variability. Several methods have been used with data coming from monitoring programs, specially multivariate and time-series analyses techniques (David *et al.* 2012; Goberville *et al.* 2010; Wasmund *et al.* 2011).

The main objective of this paper is to characterize and quantify long temporal

changes in the phytoplankton community structure at three sites in the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea and to explain these changes in relation to physico-chemical factors and large-scale climatic indices. We examine if variations of the phytoplankton community can be observed at different scales, from specific community composition to groups such as diatoms and dinoflagellates. A statistical framework is developed to deal with common issues in the analysis of long-term monitoring time-series and depict the spatial structure of temporal patterns.

3.1.2 Material and methods

3.1.2.1 Study area

The study of the phytoplankton community was conducted in three coast-to-offshore transects, along the French coast : Bay of Somme (SOM), Boulogne (BL), and Dunkerque (DK) (Figure 3.1). Each transect consists of three to four sampling stations. Boulogne and the Bay of Somme are located in the eastern English Channel and are characterized by a coastal flow system often separated from the open sea by a frontal area (Brylinski *et al.* 1996). The sampling area of Dunkerque, located in the southern Bight of the North Sea, is characterized by shallow and well-mixed waters (Lefebvre *et al.* 2011). In addition, the sampling zone is influenced by a macrotidal regime and by freshwater inputs coming from the Seine, Somme, and other tributaries (such as Canche, Authie, and Liane rivers).

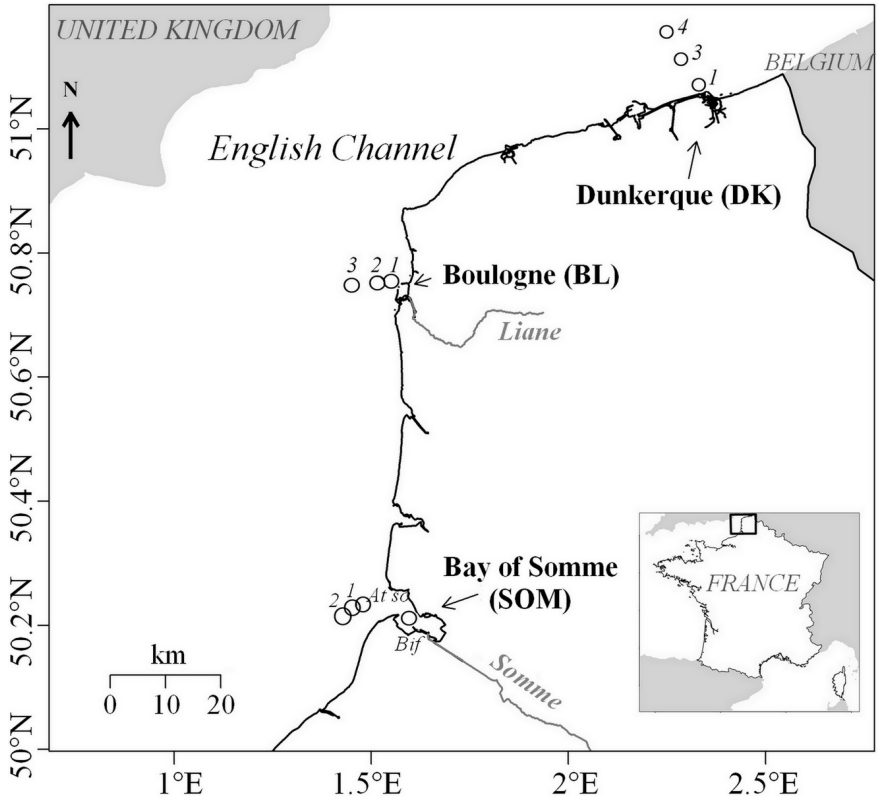

Figure 3.1: Location of the phytoplankton sampling stations in the Bay of Somme and Boulogne transects (English Channel) and Dunkerque transect (southern Bight of the North Sea).

3.1.2.2 Datasets

Data were collected as part of the REPHY and the Regional Nutrients Monitoring Network (SRN). Water samples were acquired from fortnightly to a monthly frequency from 1992 to 2011 between 0 and 1 m, along with physical measurements and completed with chemical analyses. Finally, the environmental variables included in this study were water temperature (°C), salinity (psu), dissolved inorganic nitrogen (DIN = NH_4^+ + NO_2^- + NO_3^-, μmol l^{-1}), silicate (μmol l^{-1}), and phosphates (μmol l^{-1}). For quantitative phytoplankton analyses, samples were fixed with Lugol's solution and counted according to the Utermöhl method (Utermöhl 1958). Organisms were identified to the lowest possible taxonomic level. Taxa that are difficult to discriminate with optical microscopy were grouped. This was the case of various groups representing a set of multiple species or even genus (*e.g.* *Pseudo-nitzschia* "seriata com-

plex", *Gymnodinium–Gyrodinium*). These groups correspond to the taxonomic units extracted from the database. In addition, within sample observation conditions, phytoplankton experts identified and counted organisms whose size is > 20 μm but also species whose size is smaller but have a chain structure or form a colony. Smaller species were also counted if they are potentially toxic/ noxious (*e.g. Chrysochromulina*, *Phaeocystis*). Further details about sampling and processing of phytoplankton and physicochemical parameters are available in the literature (Aminot & Kérouel 2004, 2007; Belin & Neaud-Masson 2012; Lefebvre *et al.* 2011)

Two large-scale climatic indices were used : the winter North Atlantic Oscillation index (NAO_w) (Hurrell 1995) and the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) (Kerr 2000). The NAO index can be defined as the difference in atmospheric pressure at sea level between the high pressure centre near the Azores and the low pressure centre near Iceland (Rodwell *et al.* 1999). This oscillation has been related to factors such as temperature, precipitation, wind, storms, and mixed-layer depth (Hurrell & Deser 2009; Trigo *et al.* 2002). The winter NAO index (December–March) was used for its more pronounced correlation with temperature, wind, and precipitation, and because its influence persists in subsequent months (Ogi *et al.* 2003; Stenseth *et al.* 2003). This index was obtained from the website `http://climatedataguide.ucar.edu/`. The AMO is a pronounced signal of climate variability in the North Atlantic sea surface temperature (Dijkstra *et al.* 2006). The AMO index was downloaded from `http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/`.

3.1.2.3 Preliminary processing of phytoplankton data

Despite the use of taxonomic units as described previously, some confusions due to changes in phytoplankton taxonomists or any other expertise variation during the period may arise. These changes may lead to heterogeneous data regarding taxonomic classification and hence to a misinterpretation of phytoplankton time-series. To homogenize the data, taxonomic units were grouped into the

lowest common taxonomic level. For example, *Coscinodiscus*, *Coscinodiscus radiatus–marginatus*, and *Coscinodiscus–Stellarima* are three different labels available in the database and were finally replaced by *Coscinodiscus–Stellarima*. In total, 91 of such taxonomic units were identified over the selected period. Furthermore, discussions with observers and phytoplankton experts were undertaken to ensure the reliability of the analysis performed.

To normalize data and reduce the effect of dominant taxa, abundances were $\log_{10}(x + 1)$-transformed. In addition, a simple phytoplankton community index was defined as the proportion of dinoflagellates relative to diatoms. This proportion was calculated as the abundance of total dinoflagellates divided by the sum of total abundance of diatoms and dinoflagellates.

3.1.2.4 Data analyses

Univariate and multivariate analyses were performed to assess changes in phytoplankton community, taking into account different scales of variability either taxonomic, temporal, or spatial. Figure 3.2 shows the pathways of statistical analyses applied in this study. All analyses and graphical representations were performed with the R software (R Core Team 2012).

Univariate analyses of phytoplankton and environmental data

To characterize seasonal patterns of the main taxonomic groups, monthly median abundances, less sensitive to extreme values, were calculated over 1992–2011. Bacillariophyceae, Dinoflagellata, and Prymnesiophyceae were previously identified as the most common classes in this zone (Lefebvre *et al.* 2011).

Dynamic linear models (DLMs)(West & Harrison 1997) were used to study long-term trends in phytoplankton and environmental variables (Figure 3.2). DLMs were previously used in other studies for analysing phytoplankton time-series (Cottingham & Carpenter 1998; Soudant *et al.* 1997). They are indeed time-series models, *i.e.* they take into account the temporal structure. Moreover, the parameters of the model can evolve with time, hence the "dynamic" designa-

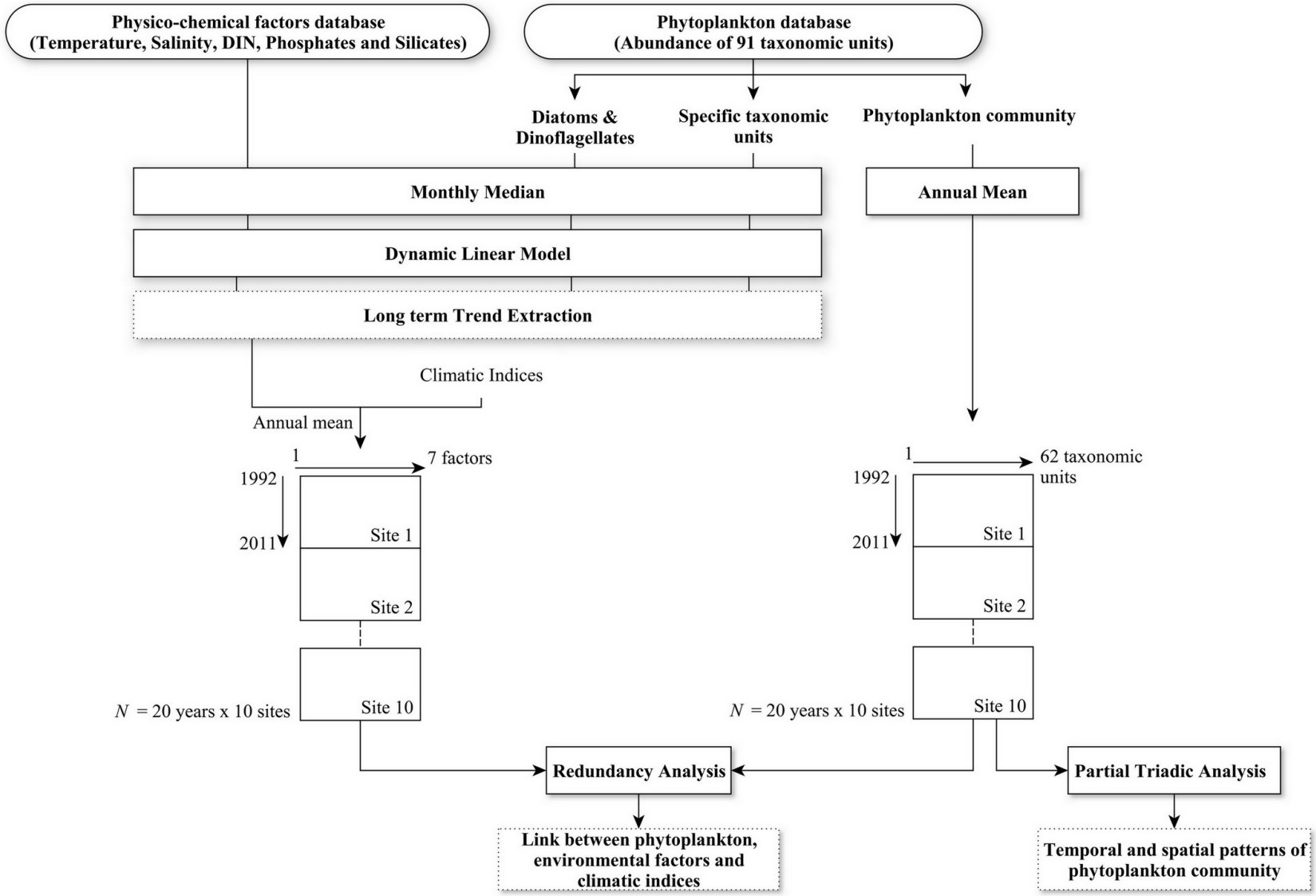

Figure 3.2: Pathways of statistical analyses followed in this study.

tion. This class of models was chosen because they are well tailored to environmental monitoring data characteristics (*e.g.* irregular sampling frequency, missing data, outliers). Furthermore, as for all time-series models, exogenous information can be taken into account using an "intervention", *i.e.* modifying some model parameters. This was particularly useful for incorporating information such as changes in measurement methods applied to physico-chemical variables. All these changes in measurement methods were analysed. For example, from 1992 to 2011, two main methods have been used for the measurement of salinity: Knudsen titration and conductivity sensors. In such cases, using the intervention allows to correct the time-series and thus ensures comparability and continuity of measurements through the time-series.

To extract trends in time-series, a common model structure was used for all variables. The first component is a second-order polynomial trend: it remains simple and allows to capture complex evolutions. The second component is a 12-month seasonal factor. This was chosen since sampling frequency was mainly monthly. Furthermore, this temporal unit is fine enough to capture different annual periodic patterns. Finally, when more than one observation was available within the month, the median was used to aggregate the data. Outliers were detected by the examination of standardized residuals. Under the assumption of a normal distribution of standardized residuals, it is expected that $\sim 95\%$ of them are within the $\pm$ 1.96 interval. Values standing outside this interval were considered as outliers. They were not removed but treated using interventions. Model checking was assessed by residual diagnosis. Serial autocorrelation and normality were tested by plotting the autocorrelation function of the standardized residuals as well as their normal QQ plot. Deviations from normality were rare. In the case where serial autocorrelation was present, an AR(1) term was added to the model. The results showed that adding this term does not affect trends. Thus, models have been kept in the original structure as described above.

DLMs were first used to study long-term trends in diatoms and dinoflagellates functional groups, as well as trends of some taxonomic units, selected through multivariate techniques (explained below). Physico-chemical trends were identi-

fied with the DLM, and the annual mean trend was used for multivariate analyses. Time-series analyses with the DLM were conducted with the dlm package for R (Petris 2010).

Multivariate analyses of phytoplankton community composition

For multivariate analyses, the genus was used as the smallest taxonomic level. Aggregating the data at this level allows to capture most of the information considering that little information is lost using the genus level rather than the species one (Cottingham & Carpenter 1998). To focus on the main changes in phytoplankton community, rare taxa were excluded from the analyses, based on the occurrence frequency over 1992–2011. A taxon was discarded when its occurrence frequency was $\leq$3 years in all sites. This resulted in a loss of $<$1% of the total abundance for each site, which represents 29 discarded taxonomic units. Sixty-two taxonomic units remained for multivariate analyses.

Spatial and temporal characteristics of the phytoplankton data led to obtain a three-dimensional table (taxonomic units; sites; years). Partial triadic analysis (PTA), used with such multitable data, was computed to elucidate temporal patterns of the phytoplankton community composition (Figure 3.2, package ade4 for R, Dray *et al.* 2007). This method allows simultaneous principal component analyses of a set of tables by searching for an average temporal structure called compromise, and studying the spatial stability of this structure (Blanc & Beaudou 1998). In addition to the analysis performed at the genus level, the PTA was also carried out at upper levels (*e.g.* family, order, class).

3.1.2.5 Relationships between phytoplankton, environmental factors, and climatic indices

A redundancy analysis (RDA) was conducted with data from all sampling stations to study the relationships between patterns in the phytoplankton community composition, environmental variables, and climatic indices (Figure 3.2, package vegan for R, Oksanen *et al.* 2012). The significance of the analysis and all variables was assessed using permutation tests (499 permutations).

3.1.3 Results

From 1992 to 2011, Bacillariophyceae, Dinoflagellata, and Prymnesiophyceae were the most abundant groups, averaging 81% of the total abundance. Among these groups, diatoms and dinoflagellates represented over 84% of the total diversity. Principal diatom taxa in terms of abundance were the genus *Guinardia*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Pseudo-nitzschia*, *Paralia*, *Skeletonema*, and *Leptocylindrus*. The group *Gymnodinium–Gyrodinium* was the major dinoflagellate present over the period. *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) was a major contributor to the phytoplankton total abundance between March and May. When present, *Phaeocystis* median contribution varies from 74 to 90%, with the highest concentrations generally observed in stations near the coast. The complete list of taxa identified is given in the Supplementary Table A.1 with information on the taxonomic groups they belong to and highlighting those mainly discussed in this study.

3.1.3.1 Seasonal patterns in phytoplankton and environmental data

Although all sites within a same transect generally present the same patterns, three sampling sites, each one belonging to a different transect were chosen as their results present the most pronounced variations. Consequently, these sampling sites will be used for graphical representations. Among the major phytoplankton groups, *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) showed a clear seasonal pattern, with peaks that appear generally in April (Figure 3.3). Diatoms were present throughout all the year with highest abundance usually observed between June and July in Boulogne and the Bay of Somme (Figure 3.3). In contrast, in Dunkerque, diatoms showed high abundances early in the year (March). Seasonal patterns of diatoms, dinoflagellates, and Prymnesiophyceae are showed for each sampling station in Supplementary Figure A.1.

Spring–summer diatoms generally included the genus *Guinardia*, *Chaetoceros*, *Pseudo-nitzschia*, and *Rhizosolenia*, whereas *Leptocylindrus* was characteristic in

summer. The autumn–winter period was characterized by the presence of the diatom *Skeletonema*, the groups *Thalassionema–Thalassiothrix–Lioloma*, *Thalassiosira–Porosira*, *Coscinodiscus–Stellarima*, and the genus *Ditylum*. Other groups present at this period of the year included the small single-cell flagellate *Dictyocha*. Dinoflagellate abundances increased from the beginning of the year peaking between July and September, then decreasing at the end of the year (Figure 3.3). The dinoflagellates *Gymnodinium–Gyrodinium*, *Protoperidinium–Peridinium*, and *Prorocentrum* are common genera during this period.

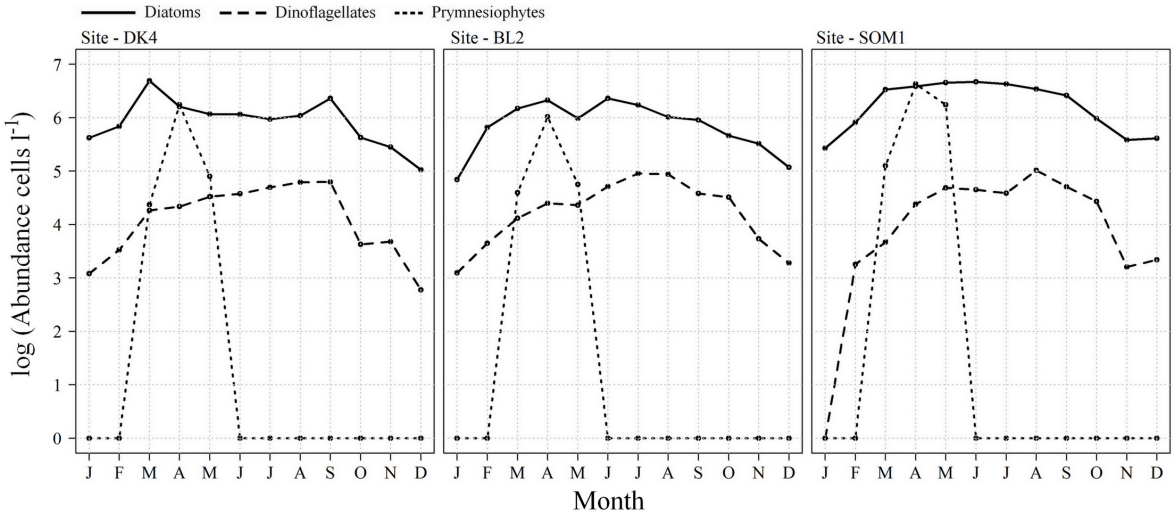

Figure 3.3: Median monthly abundance of the main phytoplankton taxonomic groups in the three transects between 1992 and 2011.

Seasonal patterns of environmental variables are illustrated for each sampling station in Supplementary Figure A.2. Nutrients data reflected typical temperate seasonal patterns, remaining almost similar between sites. DIN, phosphate, and silicates reached maxima during winter and decreased over spring and early summer to levels close to the detection limits (Figure 3.4). A further increase in nutrients was observed in the late summer–autumn period. During winter, the Bay of Somme showed the highest concentration of DIN and silicates, with average values between 22.7 and 44.3 μmol l^{-1} for DIN and between 9.1 and 20.7 μmol l^{-1} for silicates. Lower concentrations of DIN and silicates were found at Boulogne with ranges of 11–23.8 and 5.1–8.7 μmol l^{-1}, respectively. At Dunkerque, the concentration of these nutrients varied from 14.5 to 31.5 μmol l^{-1} for DIN and from 7.7 to 12.9 μmol l^{-1} for silicates.

The phosphates concentration varied from 0.73 to 1.1 μmol l^{-1} at Boulogne and reached comparable values at Dunkerque and the Bay of Somme (0.83–1.27 and 0.82–1.76 μmol l^{-1}, respectively). Furthermore, a spatial heterogeneity of the nutrient concentrations was observed in "coast-to-offshore" transects, with higher concentrations near the coast. The temperature varied from an average minimum of 5.98 °C between January and February to a maximum of 18.98 °C between July and August. The salinity varied between 31.6 and 34.4 psu. In addition, the sampling station of Bif was characterized by a lower salinity (minima 9.1 psu), related to a major influence of freshwater inputs from the Somme river.

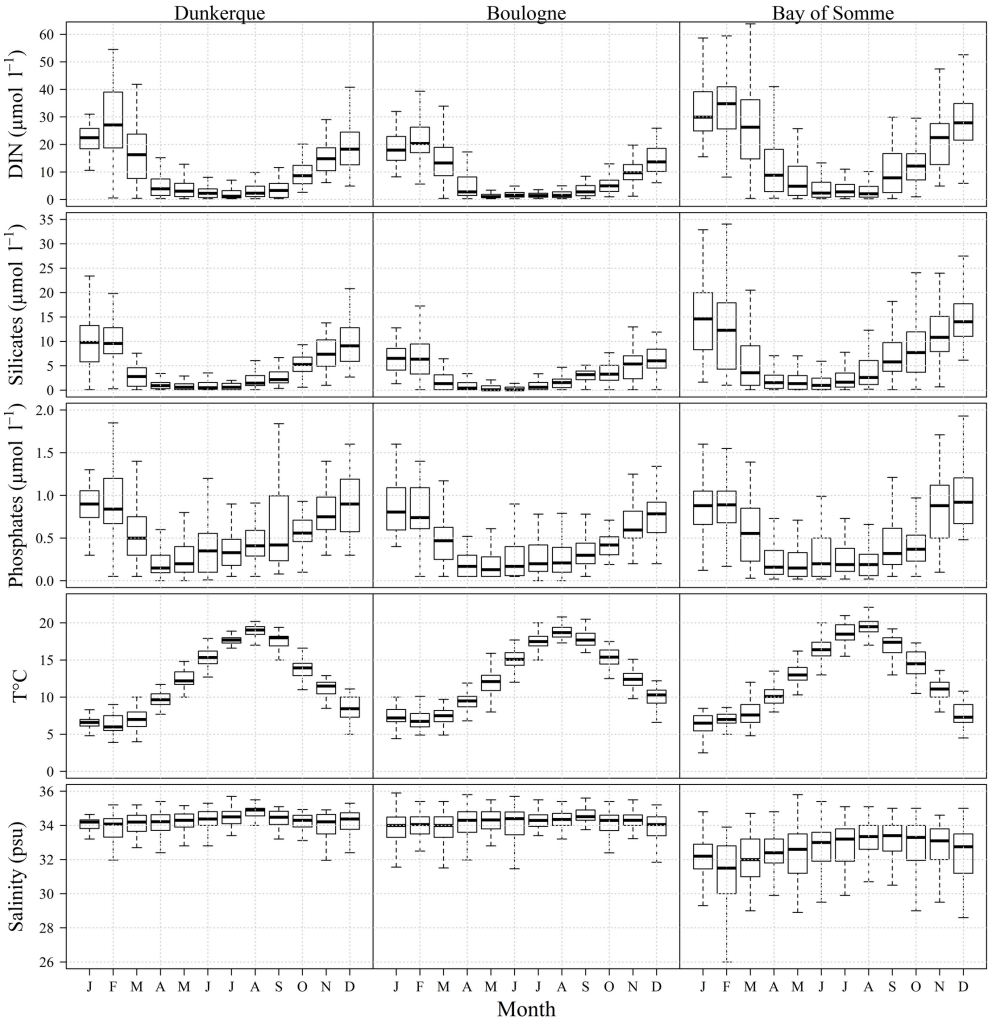

Figure 3.4: Box-and-whisker plot of the annual variation of physico-chemical measurements between 1992 and 2011 at Dunkerque, Boulogne, and the Bay of Somme. Horizontal line denotes the median value for each month, box represents first and third quartiles, and whisker represents last value within 1.5 times the interquartile distance.

3.1.3.2 Long-term trend in diatom and dinoflagellate groups and environmental data based on univariate analysis

The long-term trends in the diatoms and dinoflagellates abundance are showed in Figure 3.5. Minor changes in the abundance of diatoms are observed at Dunkerque and in the Bay of Somme, whereas a decrease in the abundance is observed in Boulogne between 1992 and 1997, followed by an increase between 1998 and 2005. The abundance of dinoflagellates between 1992 and 2011 showed more pronounced variations. From 2000 to 2007, the mean level of the dinoflagellates logarithmic abundance increased by 60% (from 2.5 to 4 log10 cells l^{-1}). Spatial differences in the trend in dinoflagellates are observed among transects between 1992 and 2000, but abundance patterns showed minor variations within sampling stations of the same transect. The abundance of dinoflagellates decreased at Dunkerque and Boulogne between 1992 and 2000, whereas minor changes were observed at the Bay of Somme.The phytoplankton community showed an increasing trend in the proportion of dinoflagellates relative to diatoms, with values generally below 0.1 between 1992 and 2001 and frequently above this value after 2002 (Figure 3.5). In addition, increases in dinoflagellates abundance were observed throughout all the seasonal cycle after 2001.

Regarding physico-chemical variables, dissolved inorganic nitrogen decreased in Dunkerque from the beginning of the period (Figure 3.6a) and after 2000 at Boulogne. The phosphate concentration decreased at Dunkerque and the Bay of Somme at the start of period with a minor increase after 2000s (Figure 3.6b). A decrease was observed at Boulogne over the period. No trend was observed for silicates at Dunkerque, whereas it seems to slightly increase at Boulogne after 2000s (Figure 3.6c). At the Bay of Somme, DIN and silicates seem to vary cyclically, with periods of higher concentrations (1994–1995, 2000–2001) followed by years with lower concentrations (1996–1998, after 2002). Time-series of salinity at Boulogne and the Bay of Somme showed large increases during the period (Figure 3.6d).

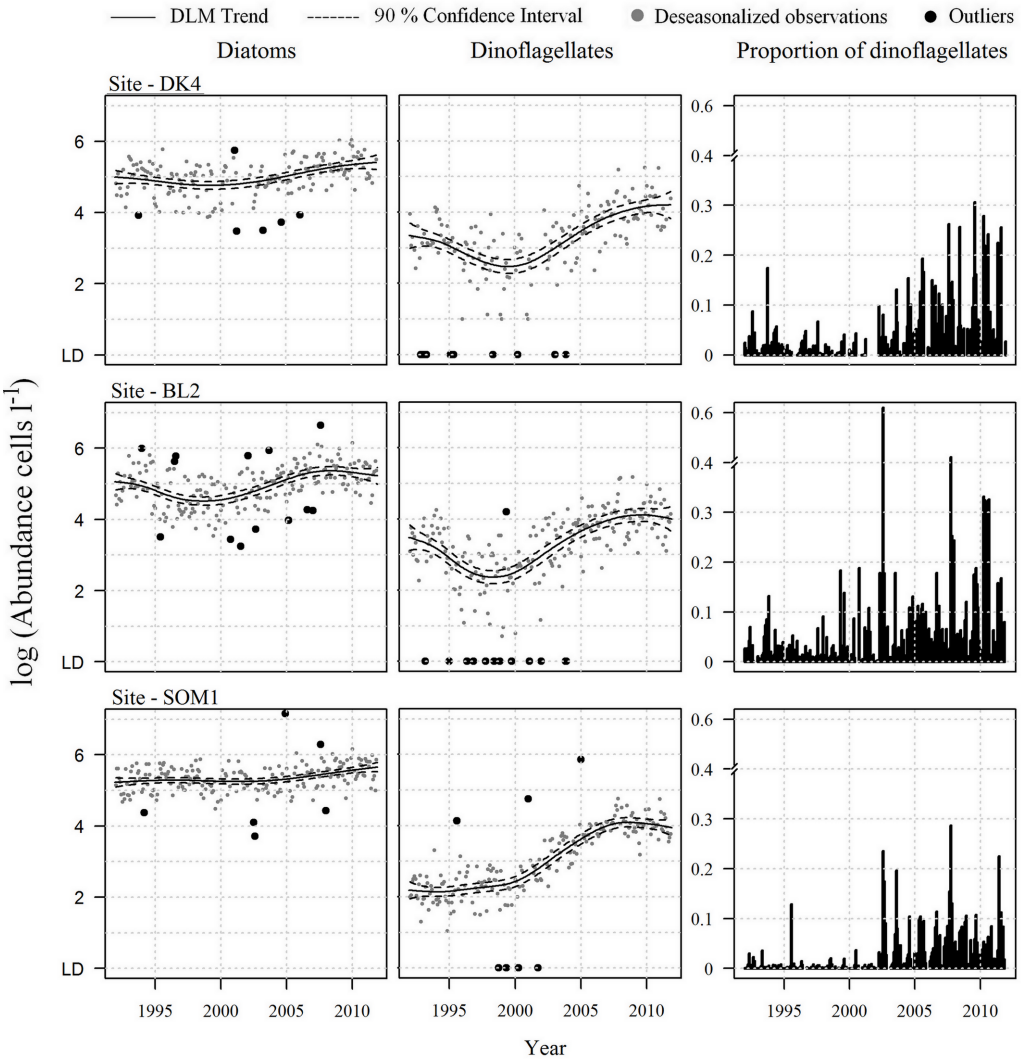

Figure 3.5: Long-term trends of diatoms (first column) and dinoflagellates (second column) abundances, and proportion of dinoflagellates relative to diatoms (third column) between 1992 and 2011 in three sampling sites. Solid black lines and dotted lines represent trends and 90% confidence interval, respectively, as predicted by the DLM. Grey and dark dots correspond to deseasonalized observations and outliers, respectively. LD, detection limit.

3.1.3.3 Long-term changes in the phytoplankton community based on multivariate analysis

As suggested by the PTA results, the community structure changed between 1992 and 2011 (Figure 3.7). The first two axes account for 58.7% of the total variability. PTA objects, corresponding to (site; year) pairs, were projected on the first and second axes of the compromise (Figure 3.7a). Each dotted line represents a given sampling station. The first axis globally distinguishes two pe-

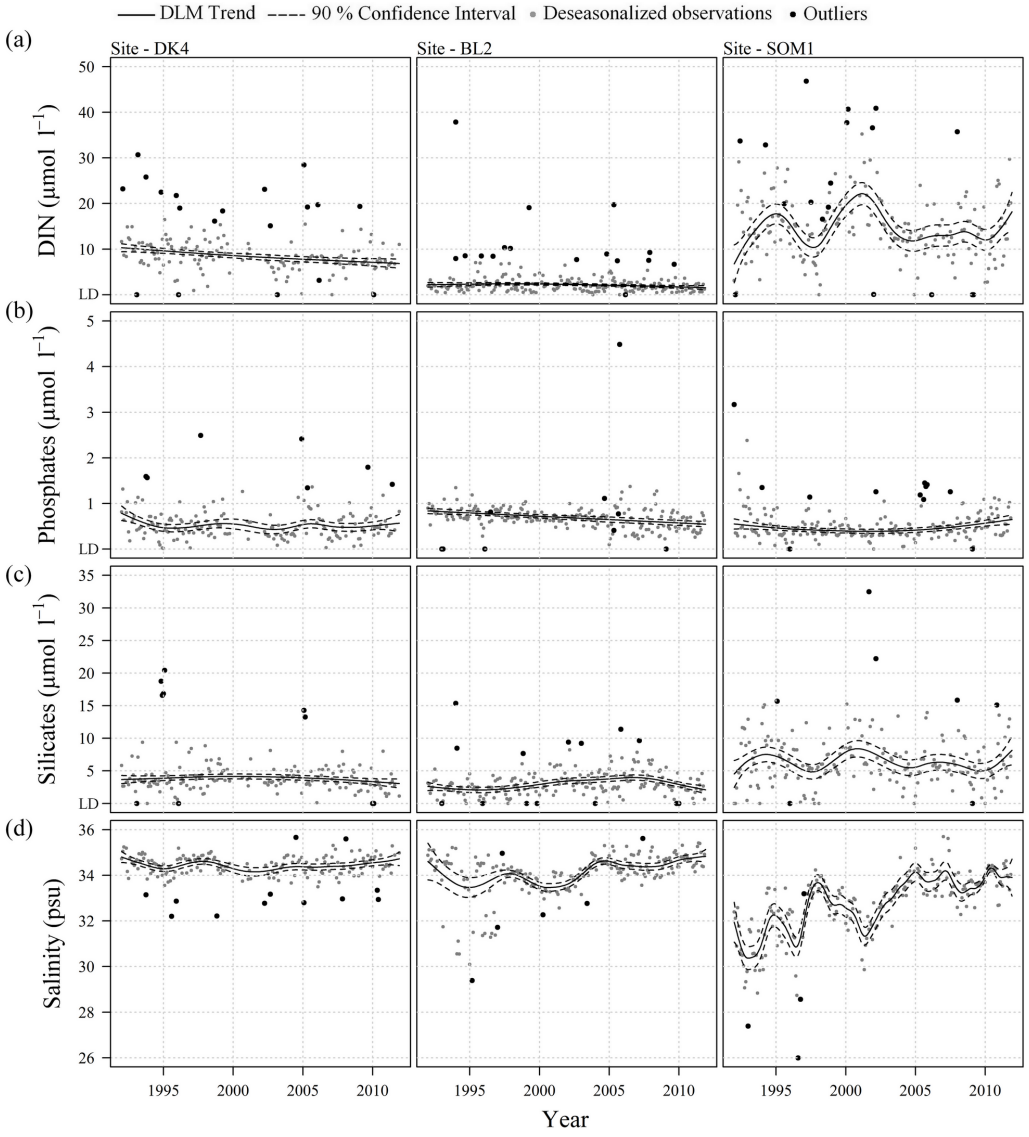

Figure 3.6: Long-term trends of (a) DIN, (b) phosphates, (c) silicates concentration, and (d) salinity between 1992 and 2011 at Dunkerque (Site DK4), Boulogne (Site BL2), and Bay of Somme (SOM1). Solid black lines and dotted lines represent trends and 90% confidence interval, respectively, as predicted by the DLM. Grey and dark dots correspond to deseasonalized observations and outliers, respectively. LD, detection limit.

riods : 1992–2001 and 2002–2011. In the latter period, the second axis splits the period into two groups : 2002–2007 and 2008–2011. This temporal trajectory was generally seen at all the sampling stations. Such result highlights a temporal structure of the phytoplankton community composition and a trend in taxa abundances that change largely during the sampling period while remaining almost constant in space. Among diatoms, *Melosira* and *Stephanopyxis* were usually common in early years but rarely observed after 2002. Other taxa such as

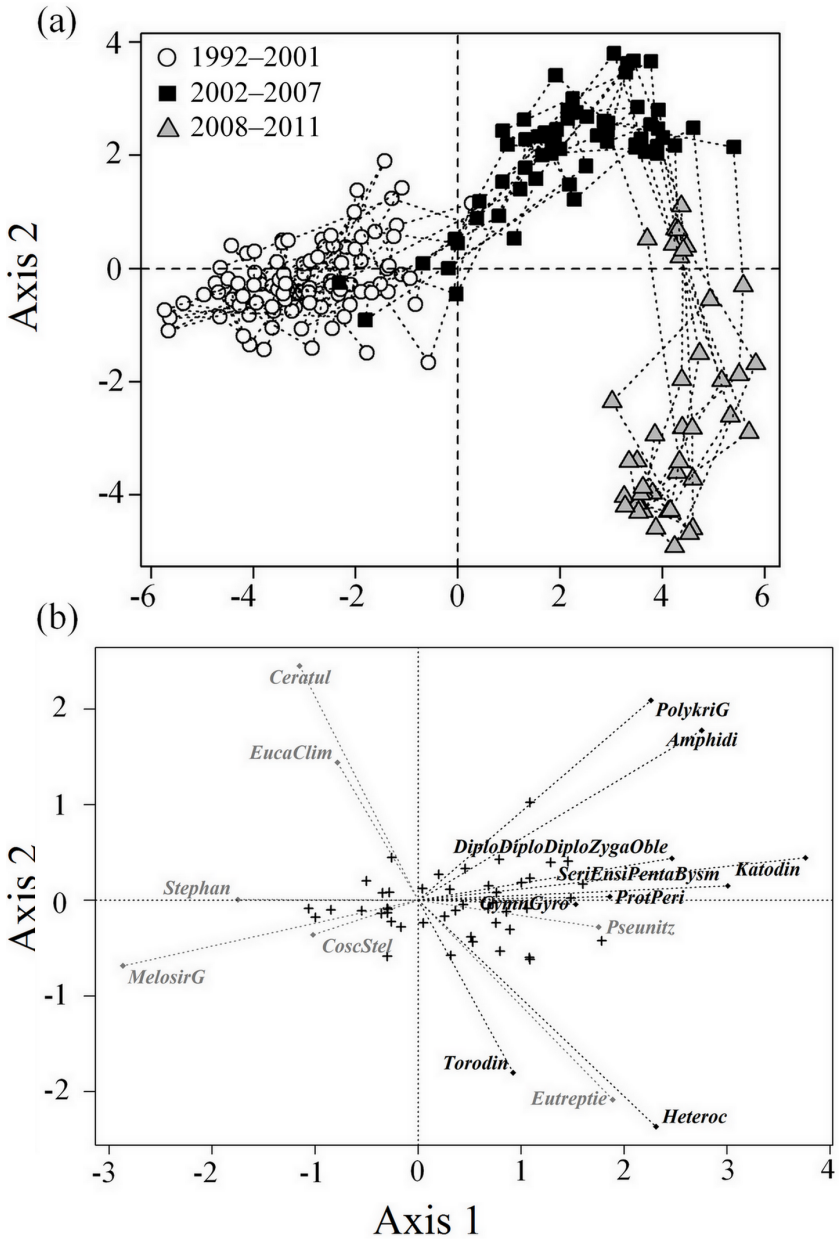

Figure 3.7: PTA results conducted on the phytoplankton community data from ten sampling stations with the periods 1992–2001, 2002–2007, and 2008–2011. (a) First and second axes for (site; year) objects. Each dotted line represents a given sampling station. (b) First and second axes for taxonomic units. For readability, only taxonomic units with large coordinates in the first and second axes were represented, the other taxa were represented with black crosses. The plot displays 43.3 and 15.4% of the variance in the first and second axes, respectively. For details in codes and taxonomic groups of phytoplankton units, see Supplementary Table A.1.

the dinoflagellates *Amphidinium*, *Alexandrium*, and *Polykrikos* were characteristic after 2002 (Figure 3.7b). Finally, *Heterocapsa* (dinoflagellate), *Torodinium* (dinoflagellate), and *Eutreptiella* (euglenid) were mostly common over the third period.

Changes in the abundance of some taxonomic units were observed over the period (Figure 3.8 and Supplementary Figure A.3). The diatom *Guinardia* generally decreased at the Bay of Somme and Dunkerque, whereas no pronounced variation was detected at Boulogne. Other taxa, mainly diatoms, showed a decline in their abundances (*e.g. Coscinodiscus–Stellarima*, *Eucampia–Climacodium*, *Cerataulina*), whereas the abundance of *Pseudo-nitzschia* increased during the period of study. Among dinoflagellates, the group of *Gymnodinium–Gyrodinium* showed a strong increase in abundance, which has more than doubled (in logarithmic scale) between 2002 and 2007. *Phaeocystis* showed no trend in the Bay of Somme, whereas a minor increase was observed at Dunkerque and Boulogne. The analyses of taxonomic groups from family to class indicate a similar temporal structure. Nevertheless, with the increase in the level of aggregation, presence/absence patterns of specific taxonomic units are more difficult to detect while changes in abundances tend to become more apparent.

3.1.3.4 Relationships between phytoplankton community, environmental factors and climatic indices

The RDA accounted for 21.8% of the total variance of the data (all canonical axes). Of this, 68.8% was explained by the first two axes. These canonical axes and the seven variables were significant ($p<0.01$). On the first axis, the AMO index, salinity, NAO_w index, and temperature were the main explanatory variables (Figure 3.9a). The first axis describes a temporal structure, with two different periods, before and after 2001 (Figure 3.9a and c). The second axis is mainly defined by silicates, DIN, but also salinity (Figure 3.9a). It shows a spatial pattern between transects. Sampling stations in the Bay of Somme are characterized by high concentrations of silicates and dissolved inorganic nitrogen and a low salinity (Figure 3.9a). Temporal patterns were observed in transects of Dunkerque and Boulogne in relation to a decreasing trend in nutrients concentrations (mainly dissolved inorganic nitrogen) over 1992–2011 (Axis 2–RDA, Figure 3.9a). The distribution of phytoplankton taxonomic units along the first gradient was positively related to the salinity, AMO index, and temperature and neg-

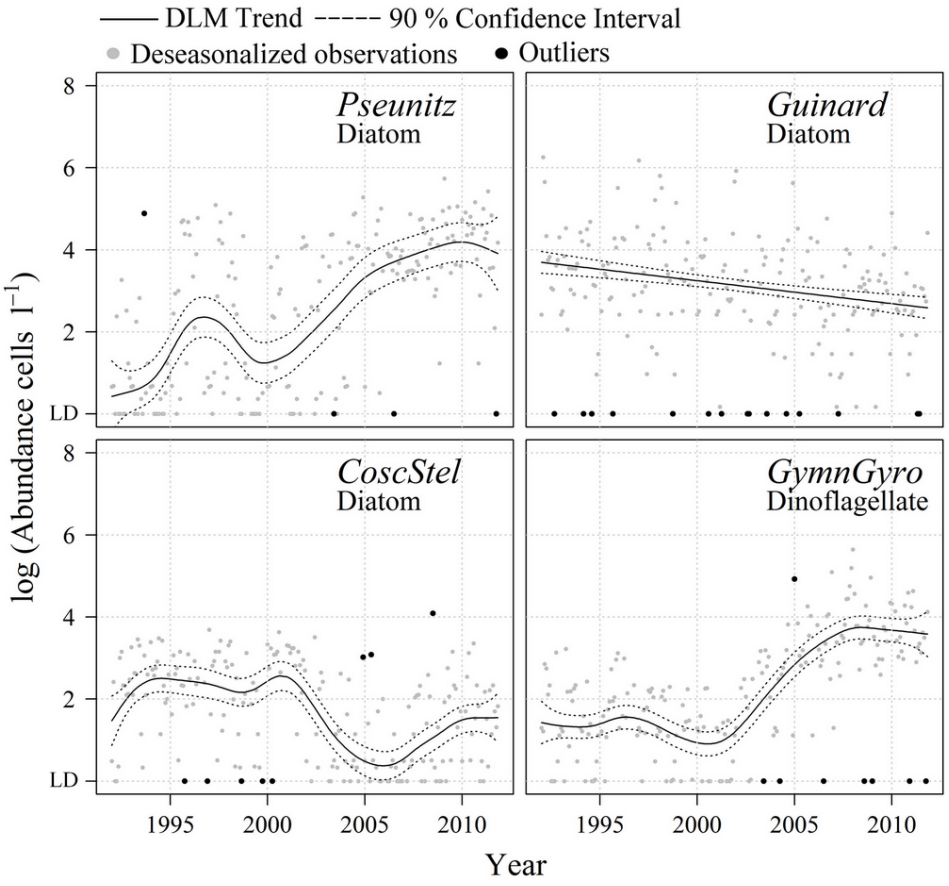

Figure 3.8: Long-term trend in the abundance of four selected taxonomic units over the sampling period at the Bay of Somme, the transect showing the most pronounced variations. Solid black lines and dotted lines represent trends and 90% confidence interval, respectively, as predicted by the DLM. Grey and dark dots correspond to deseasonalized observations and outliers, respectively. LD, detection limit. CoscStel, *Coscinodiscus–Stellarima*; Guinard, *Guinardia*; GymnGyro, *Gymnodinium–Gyrodinium*; Pseunitz, *Pseudo-nitzschia*.

atively to the NAO_w index and phosphates concentration. The AMO index, salinity, and temperature vectors pointed to the second period (after 2001) when dinoflagellates increased (Figure 3.9a and b). Diatoms were mostly grouped in the lower-left quadrant and thus positively linked to silicates, DIN, and NAO_w index. However, some diatoms such as *Pseudo-nitzschia* showed their highest abundance during the second period (positive score on the first axis), suggesting that these diatoms were favoured under an increased salinity and positively associated with the AMO index and temperature. Other genera show low scores in both axes, thus suggest its presence along all transects and over mostly the whole period of study (*e.g. Rhizosolenia*, *Skeletonema*).

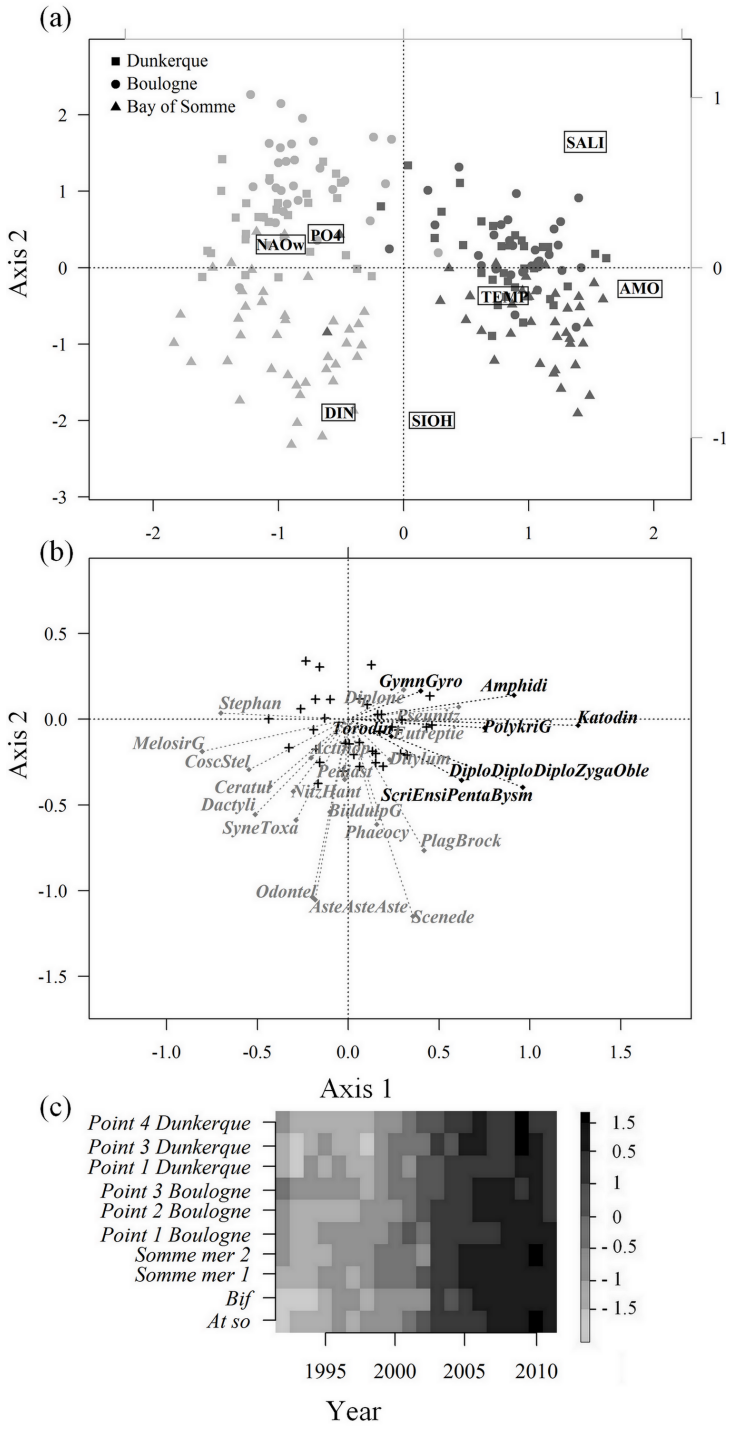

Figure 3.9: RDA of phytoplankton units between 1992 and 2011. (a) RDA biplot (site; year) score (filled symbols), and environmental variables (box). The bottom-left scale corresponds to site–year objects and top-right scales to environmental variables. Colours on filled symbols represent periods (light grey symbols for years before 2001, dark grey symbols after 2001). (b) Details for phytoplankton genera (black labels for dinoflagellates, grey labels for other taxa), genera which percentage of variance explained in RDA is lower than 20% are indicated by black crosses. (c) Sites-temporal trajectories represented for the first axis. Abbreviations of environmental variables : DIN, dissolved inorganic nitrogen; SIOH, silicate; PO4, phosphates; TEMP, temperature; SALI, salinity; NAO_w, winter North Atlantic Oscillation index; AMO, Atlantic Multidecadal Oscillation index. For details in codes and taxonomic groups of phytoplankton units, see Supplementary Table A.1.

3.1.4 Discussion

3.1.4.1 Patterns of phytoplankton community changes

During the past 20 years, the structure of the phytoplankton community of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea was subject to changes. We observed an increasing trend of dinoflagellates during the last decade, whereas minor changes were observed for diatoms between 1992 and 2011. The PTA allowed us to understand these changes at a finer taxonomic scale. Some diatom taxa globally showed a declining trend in their abundances (*e.g. Guinardia*, *Coscinodiscus–Stellarima*). In contrast, the abundance of *Pseudo-nitzschia* appears to increase over the 20 years of study. Diatoms like *Melosira* and *Stephanopyxis* were mainly found before 2001. Some dinoflagellates such as *Gymnodinium–Gyrodinium* showed a strong increasing trend in their abundances after 2001. Other genera such as *Alexandrium*, *Amphidinium*, and *Polykrikos* were mostly found in the last decade (2002–2011).

In our study, the PTA enabled to describe temporal patterns and also facilitated comparisons between multiple sampling stations, determining if the long-term trend is spatially constant. This analysis was previously used to study the temporal and spatial structures of phytoplankton communities (David *et al.* 2012). Globally, three periods were identified (1992–2001, 2002–2007, and 2008–2011), and such temporal pattern is globally exhibited by all transects. In combination with RDA to further assess relationships between phytoplankton communities, physico-chemical variables, and climatic indices, we found a clear separation between the periods before and after 2001, and some of the observed trends in the phytoplankton community could be related to physico-chemical variations and climatic indices. The time at which the changes in the phytoplankton community structure occurred is consistent with a shift observed in the French coastal system after 2001, manifested through an increasing salinity and decreasing nutrients, impacting chlorophyll *a* concentrations (Goberville *et al.* 2010). Similar temporal patterns were observed in the functional and specific diver-

sity along the French Atlantic coast, although spatial patterns were most apparent, mainly related to a latitudinal gradient and hydrodynamic characteristics (David *et al.* 2012). Moreover, during the last decades, major modifications in the phytoplankton composition, leading to an increasing importance of some groups such as dinoflagellates, have been documented in the central North Atlantic Ocean, North Sea, and Baltic Sea (Klais *et al.* 2011; Leterme *et al.* 2005; Zhai *et al.* 2013). The rather low percentage of the variance explained by the RDA in this study has also been observed in previous analyses of phytoplankton data (Suikkanen *et al.* 2007; Wasmund *et al.* 2011). This has been related to environmental factors usually not considered in the analyses, but having influence in phytoplankton populations, such as allelopathic interactions, interspecific competition, and grazing.

It should be noted, however, that changes in staff involved in the identification of microalgal species, or any other expertise variation, may lead to a misinterpretation of phytoplankton time-series. These issues have been already questioned, especially with long-term phytoplankton datasets (Wasmund & Uhlig 2003; Wiltshire & Dürselen 2004). Obviously, with >20 years of REPHY monitoring network along the French coast, such changes did occur. To deal with these biases, other studies have suggested a regrouping of taxonomic units (Gailhard *et al.* 2002; Guarini *et al.* 2004). In our study, clustering taxonomic units has been carried out with morphologically close taxa. Furthermore, discussions with observers directly involved in the identification and counting, as well as phytoplankton experts, suggest that our trends are reliable. In addition, the results of PTA performed with different taxonomic grouping, from family to class, show a similar temporal structure, which supports our interpretation.

Previous studies have highlighted temporal changes in the phytoplankton community structure at different scales. In the English Channel, Widdicombe *et al.* (2010) identified major changes in the community such as the decrease in the average abundance of diatoms and the increase in some dinoflagellates abundance. For the study area, changes have also been observed in chlorophyll *a* concentrations, used as an indicator of phytoplankton biomass trends (Goberville

et al. 2010; Lefebvre *et al.* 2011). Other approaches can also be suitable with available species datasets. Modifications in the ecological niche of species have been detected using long-term species data (Gebühr *et al.* 2009; Grüner *et al.* 2011). Moreover, a functional approach can be particularly relevant to understand prey–predator processes and assess factors driving the structure of phytoplankton communities (David *et al.* 2012).

3.1.4.2 Links between phytoplankton changes and environmental variables

Several dinoflagellates genera have shown an increasing trend over the period and such trend seems to be linked to the AMO index, salinity, and water temperature. In our study, the AMO index was one of the principal factors defining the temporal structure observed in the phytoplankton community, suggesting a possible link between large-scale climate variability and phytoplankton. Similar temporal patterns were globally observed in all transects, suggesting that the climate forcing may be stronger than local prevailing conditions. The link between phytoplankton community structure and climate forcing has been previously discussed in literature (Breton *et al.* 2006; Irigoien *et al.* 2000; Leterme *et al.* 2005). The AMO index reflects changes in the sea surface temperature, a main factor governing the changes in the coastal environment (Beaugrand 2009) and may favour dinoflagellate growth. Although the AMO seems to be more related to the phytoplankton community structure, the NAO index was also positively associated with some diatoms and negatively related to dinoflagellates, a relation previously observed in the North Atlantic Ocean and the English Channel (Irigoien *et al.* 2000; Zhai *et al.* 2013).

Regional climate conditions modify coastal environment, influencing physicochemical parameters (Goberville *et al.* 2010). Along the French coast of the English Channel, observed changes in environmental conditions, such as salinity increases, and decreasing nutrient concentrations were related to the sea surface temperature increase, reduced rainfall, and intensity of zonal winds (Goberville

et al. 2010). Oceanic-atmospheric drivers such as AMO and NAO are likely to impact precipitation patterns and may affect the river run-off as well as inputs on terrestrial-derived nutrients, salinity, and turbidity (Enfield *et al.* 2001; Harley *et al.* 2006; Trigo *et al.* 2004). In a study of the three main Iberian river basins, Trigo *et al.* (2004) have shown an influence of the NAO on precipitation patterns and river flow, but also highlighted the irregularity and the high inter-decadal variability of this impact. The river flow patterns may also reflect human impacts such as damming and channels. Concerning the Somme river, we found a weak correlation between the NAO and the river flow (Pearson's correlation coefficient $r = 0.15$, $p < 0.02$), although some influence can be observed. These results may suggest more local influencing conditions over the river flow. When analysing the influence of the Somme river flow on the nutrient concentrations and salinity trends in the Bay of Somme, we generally observed a significant ($p < 0.05$) and a high correlation coefficient (highest values $r_{DIN} = 0.89$, $r_{SIOH} = 0.77$, $r_{SALI} = -0.52$, r_{PO4} not significant). Both, NAO and river flow seem to modulate separately the Bay of Somme hydrologic conditions. In addition, the frequency of important flow events in the Somme river seems to decrease after 2004. In 2001, the maxima river flow was $\sim$96 m^3s^{-1}, whereas from 2004 to 2011, the maxima river flows ranges between 30 and 49 m^3s^{-1} (Data : Artois–Picardie Water Agency).

Generally, our results suggest an increasing trend in salinity and a decreasing trend in DIN and phosphates, whereas a certain variability in trends between sampling sites has to be noted. At Dunkerque, DIN concentrations decreased throughout the study period and during the 2000s in Boulogne. In the Bay of Somme, a period of low concentrations was observed from 2002. Our analysis suggests a decreasing trend in phosphates in Boulogne over the whole period, whereas at Dunkerque and the Bay of Somme, it decreases at the start of 1990s with minor increases in 2000s. The decreasing trend in phosphates has been already highlighted in SRN dataseries and attributed to a result of phosphates-reduction practice since 1970s (Lefebvre *et al.* 2011). Similar results were observed by Romero *et al.* (2013) while assessing nutrients export for a large number of rivers in southwestern Europe (including France). The authors highlighted

a general decrease in phosphorus during the past two decades, a general decrease in phytoplankton biomass during summer, as well as an increase in the summer abundance of dinoflagellates. It is well-known that the nutrient availability is a major factor for algal growth (Tilman *et al.* 1982). In general, diatoms dominate under high-nutrient and turbulent conditions, whereas dinoflagellates prevail under periods of stratified conditions and low-nutrient concentrations (Margalef 1978). Under low-nutrient conditions, the use of mixotrophy in algal flagellates may represent an advantage, making the growth not strictly dependent on the inorganic nutrients supply (Cloern & Dufford 2005; Smayda 2002). Considering the heterogeneity of phytoplankton taxonomic classification levels in the REPHY database, we were not able to associate species, mainly dinoflagellates, to mixotrophic and heterotrophic functional groups. However, potential groups where mixotrophic species are present, like *Gymnodinium–Gyrodinium*, showed an increasing trend in abundance.

Phytoplankton changes are usually not disconnected from other ecosystem changes and interactions between ecosystem components may amplify or attenuate changes at the ecosystem level. Multiple studies have recently highlighted the response of marine ecosystems to climate change (Beaugrand 2009; Harley *et al.* 2006; Hays *et al.* 2005). These changes can be observed at several levels of the ecosystem such as primary producers, zooplankton, and fish communities (Beaugrand 2004, 2009; Hawkins *et al.* 2003). Thus, they may alter community properties like diversity, dominance, community composition, and lead to modifications in the marine ecosystems functioning (Beaugrand 2004; Wernberg *et al.* 2011). However, the lack of long-term data on other biological components makes difficult to separate ecosystem responses to changes. There is a growing interest in analysing phytoplankton datasets in coastal areas, establishing trends for phytoplankton as well as for associated variables such as inorganic nutrients. These constitute the activities being addressed by the ICES Working Group on Phytoplankton and Microbial Ecology (WGPME)(Li *et al.* 2011).

3.1.5 Conclusion and future works

The analysis of the phytoplankton time-series allowed the identification of important temporal changes in the phytoplankton community structure between 1992 and 2011 along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. We found some evidence of changes in the community composition as well as significant long-term trends in the abundance of some taxonomic units that seem to reflect climate-driven changes in the coastal environment. Since phytoplankton plays a key role in the pathways and efficiency of energy transfer through the upper trophic levels and participates in the nutrients cycles, the observed long-term changes in the phytoplankton community structure may have important ecological consequences (Edwards & Richardson 2004; Hays *et al.* 2005). However, further studies are necessary to assess the modifications of the phytoplankton community and the factors forcing these changes. In particular, the causal relationships between climate and environmental drivers on one hand, and phytoplankton communities and species phenology on the other hand, need to be described to assess whether changes correspond to a major shift in the ecosystem structure and functioning. Future works will therefore follow two lines of research : (i) apply the same statistical framework to other REPHY monitoring sites, test for similar occurrences of changes and relate changes to environmental drivers, (ii) determine the ecological niche of the most significant species and assess whether and how the phytoplankton phenology responds to environmental changes.

3.1.6 Supplementary material

Supplementary material is available at the ICESJMS online version of the manuscript.

3.1.7 Acknowledgements

This research has been supported by Fondation de France and IFREMER. The SRN was partly supported by the Regional Water Agency and the DREAL Artois-Picardie. We want to thank all members of the REPHY programand the SRN network for providing expertise support especially to Pascale Hébert, Camille Blondel, and Vincent Duquesne at the Institute for the Exploitation for the Sea (IFREMER), Boulogne sur Mer and Elizabeth Nézan at the Concarneau station, for their advice on use of phytoplankton and/or hydrology database, and all the colleagues involved in the field campaigns. We also want to thank the two anonymous reviewers for their valuable suggestions that greatly improved the manuscript.

3.2 Analyses à l'échelle du littoral français

L'article 1 a présenté les résultats des analyses effectuées sur la zone Est de la Manche et le sud de la Mer du Nord. L'étude des variations temporelles des communautés phytoplanctoniques a été également réalisée en intégrant d'autres lieux de surveillance le long de la côte Atlantique et Méditerranéenne. En appliquant les méthodes d'analyse utilisées auparavant ainsi que d'autres méthodes complémentaires, l'objectif principal de cette section est de déterminer si les variations observées sur le littoral Est de la Manche sont également rencontrées sur le reste du littoral français.

3.2.1 Présentation des données

Les lieux de surveillance étudiés dans cette section ont été sélectionnés à partir de critères tels que la disponibilité des données sur le long terme ou la fréquence d'échantillonnage (cf. Chapitre 2, Section 1.2). Nous avons choisi seize lieux de surveillance représentatifs des façades Atlantique et Méditerranée du littoral français (Figure 3.10). En complément, nous avons ajouté aux analyses trois lieux de surveillance du littoral Est de la Manche et du sud de la Mer du Nord (Point 1 SRN Dunkerque, Point 1 SRN Boulogne, At so) afin de mieux comparer les résultats. Ainsi, certains résultats sont redondants avec ceux évoqués dans la section précédente. L'ensemble des lieux de surveillance ont été regroupés dans des zones géographiques. Concernant les données environnementales, seules les séries temporelles de température, salinité et turbidité sont disponibles sur l'ensemble des 19 lieux de surveillance.

3.2.2 Objectifs spécifiques

Comme mentionné auparavant, l'objectif principal est de mettre en évidence les variations temporelles à long-terme des communautés phytoplanctoniques sur les trois façades du littoral français. Pour cela, nous avons tout d'abord effectué une caractérisation de ces communautés en abordant des éléments sur la diversité du phytoplancton et ses variations spatio-temporelles.

Afin de déterminer les évolutions sur le long-terme, deux échelles d'organisation du phytoplancton ont été prises en compte. Dans un premier temps, nous considérons l'abondance totale des groupes des diatomées et des dinoflagellés. Dans un second temps, l'évolution temporelle spécifique aux unités taxinomiques est étudiée. Le lien entre la variation temporelle des assemblages phytoplanctoniques et celle des variables environnementales est également étudié.

Enfin, nous traitons la question de la robustesse des résultats concernant la structure temporelle des assemblages.

3.2.3 Méthodes d'analyse

La caractérisation des assemblages du phytoplancton dans l'espace a été effectuée en utilisant l'indicateur IndVal (cf. Chapitre 1). Afin d'étudier les variations d'abondance du phytoplancton nous avons utilisé les méthodes d'analyse précédemment décrites (cf. Chapitre 2), à savoir les DLM et l'ATP. En outre, l'analyse de co-inertie permet de coupler les tableaux des données phytoplanctoniques et environnementales.

Des analyses complémentaires ont été effectuées afin d'étudier la stabilité de la structure temporelle résultant des ATP. Pour cela, la structure obtenue pour l'ensemble des unités taxinomiques est comparée à celle obtenue avec un sous-ensemble d'unités défini par le retrait d'une unité taxinomique. Cette procédure est effectuée avec des sous-ensemble différents. Nous pouvons par ailleurs évaluer quel est le poids d'une unité taxinomique dans la construction de la structure temporelle, *i.e.* si cette dernière dépend fortement d'une unité ou si au contraire elle est liée à un ensemble d'unités. Ainsi, il est possible d'étudier la robustesse des résultats concernant la structure temporelle de la communauté. De plus, ces analyses sont effectuées au niveau de la famille et comparées avec les structures obtenues à partir des unités taxinomiques.

3.2.4 Caractéristiques générales des zones d'étude

Dans cette section sont présentées les principales caractéristiques des zones d'étude. Des informations complémentaires sur les variations inter-annuelles des débits des principaux fleuves et des paramètres environnementaux sont présentées en Annexes (Figures B.1-B.4).

Littoral français de l'est de la Manche et du sud de la Mer du Nord (EC) trois lieux de surveillance ont été sélectionnés : Dunkerque, Boulogne et la Somme. Cette zone est caractérisée par un régime macrotidal (jusqu'à 9 m) et est sous l'influence des apports d'eau douce provenant principalement de la Seine (débit moyen annuel de 510 m^3s^{-1}) et de la Somme (35 m^3s^{-1}) (Lefebvre *et al.* 2011). La forte amplitude de la marée et la profondeur relativement faible ($\sim$ 50 m) favorisent un mélange important de la colonne d'eau et par conséquent une turbidité élevée. Ce mélange, ajouté à un faible temps de résidence des masses d'eau, reflètent les fortes conditions hydrodynamiques de la zone (Guiselin 2010 ; Lefebvre *et al.* 2011). Les plus fortes concentrations de chlorophylle *a* ont été mesurées dans cette zone (médianes entre 4 et 6,1 μg L^{-1}, Figure 3.11).

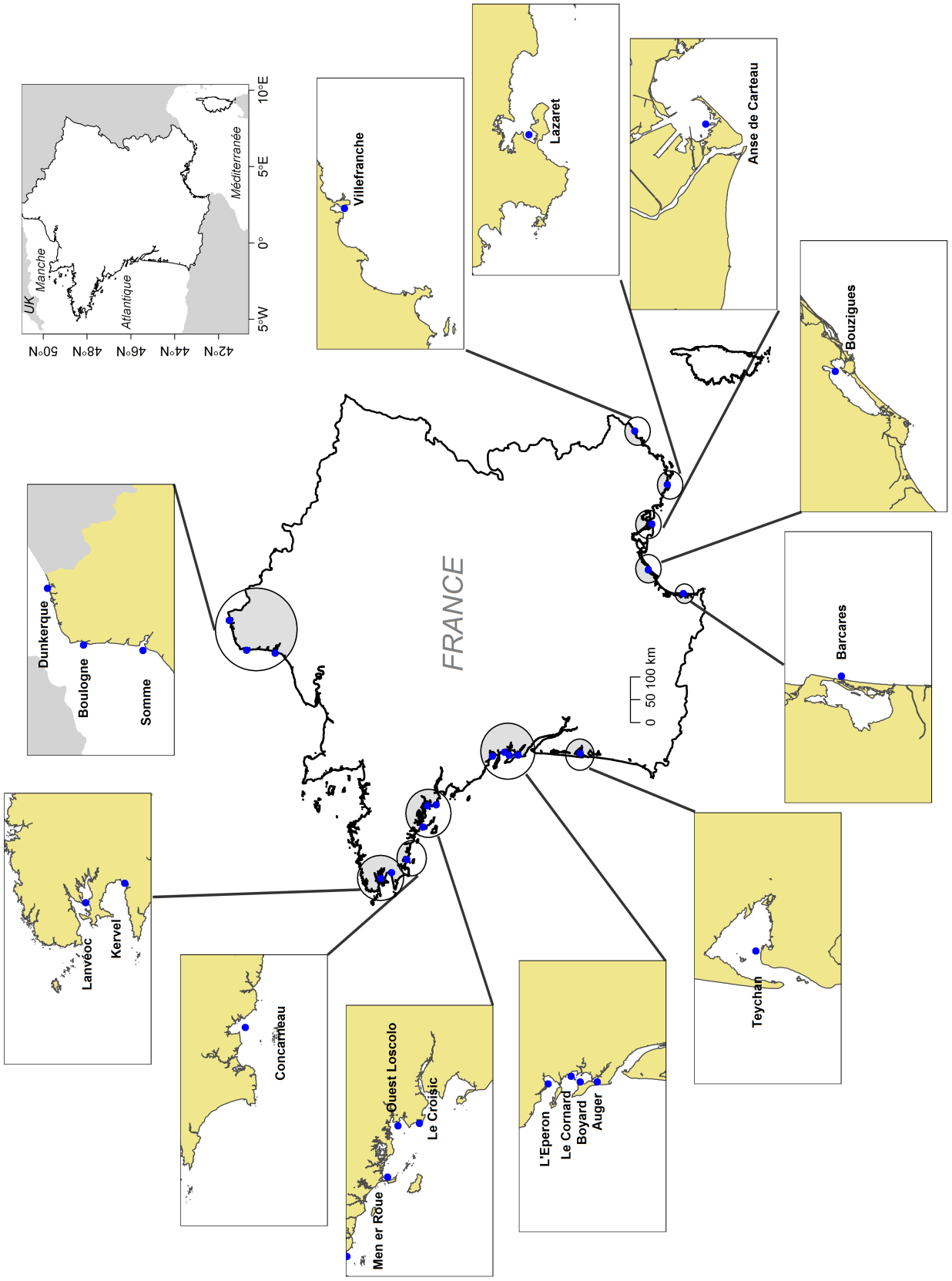

FIGURE 3.10 – Localisation des lieux de surveillance pris en compte dans les analyses.

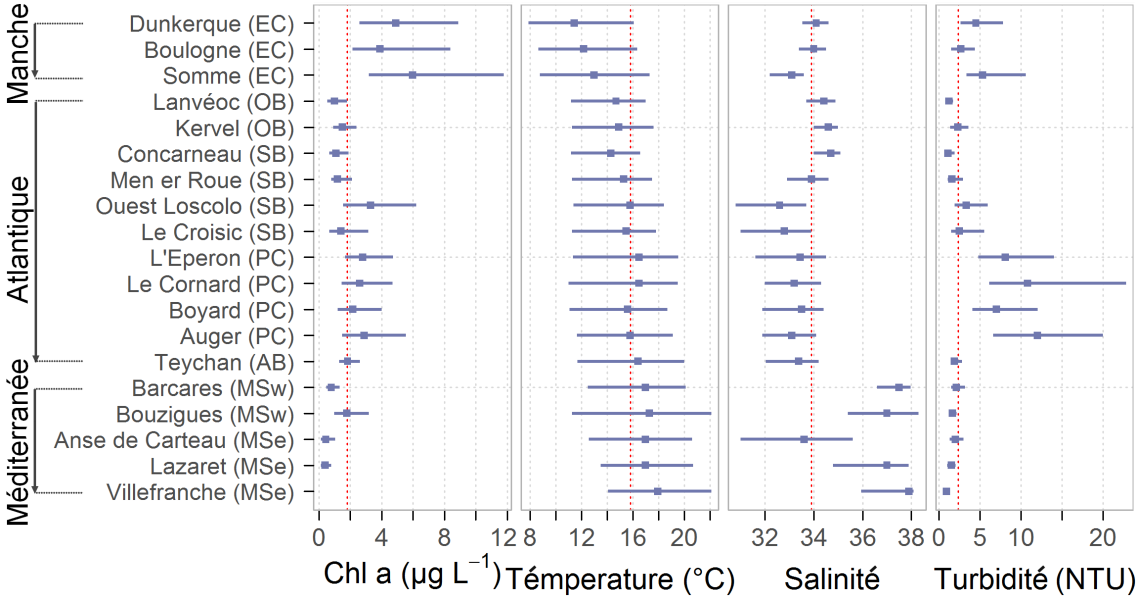

FIGURE 3.11 – Médiane (□), quartile inférieur et supérieur (–) de la concentration en chlorophylle *a* (Chl a), de la température, de la salinité et de la turbidité mesurées sur 19 lieux de surveillance le long de la côte française. Les lieux de surveillance sont ordonnés par localisation géographique, d'Est en Ouest pour les sites en Manche, de Nord au Sud pour ceux en Atlantique et d'Ouest en Est pour la Méditerranée. EC : Manche et sud de la Mer du Nord, OB : côte Ouest de la Bretagne, SB : côte sud de la Bretagne, PC : Pertuis-Charentais, AB : Bassin d'Arcachon, MSE : Est de la Mer Méditerranée, MSW : Ouest de la Mer Méditerranée. Période entre 1995 et 2012. Les données de chlorophylle *a* à Villefranche ne sont pas disponibles.

Côte ouest de la Bretagne (OB) deux lieux de surveillance ont été choisis dans cette zone : « Lanvéoc » et « Kervel ». Le premier est localisé dans la Rade de Brest. Celle-ci est une baie semi-fermée de 180 km^2 connectée à la mer d'Iroise par un détroit (profondeur de 40 m) (LE PAPE & MENESGUEN 1997). L'échange entre la rade et le large est favorisé par la marée, d'une amplitude d'environ 4 m (maximum de 7,5 m lors des grandes marées). Deux principaux fleuves se jettent dans la rade, l'Aulne et l'Elorn (débit moyen annuel 32,6 et 6 m^{3}s^{-1} respectivement). « Lanvéoc » est un lieu relativement peu turbide et la concentration en chlorophylle *a* varie entre 0,5 et 6,1 μg L^{-1} avec une médiane égale à 1 μg L^{-1}. Le point « Kervel » se trouve dans la baie semi-fermée de Douarnenez, qui s'ouvre à l'ouest sur la Mer d'Iroise. L'hydrodynamisme de cette baie relativement peu profonde (40 m au maximum) est généralement faible ou modéré (BLANCHET *et al.* 2004). Du fait des courants de marée réduits et de la faible profondeur, le vent joue un rôle important dans le mélange des masses d'eau (voir BLANCHET *et al.* 2004). La médiane de chlorophylle *a* sur ce lieu varie entre 0,9 et 2,4 μg L^{-1} avec une médiane égale à 1,5 μg L^{-1}.

Côte sud de la Bretagne (SB) quatre lieux de surveillance ont été choisis sur cette zone qui est caractérisée par des marées d'amplitude entre 3 et 5 m. Le principal apport en eau douce provient de la Vilaine et de la Loire (débit moyen de 70 et 931 m^{3}s^{-1} respectivement) (DAVID *et al.* 2012 ; VESTED *et al.* 2013). Dans cette zone, les

courants de marée sont faibles et la circulation des masses d'eau est principalement influencé par le vent (Puillat *et al.* 2006). Des événements d'upwellings locaux ont lieu sous l'influence des vents d'ouest à nord-ouest (Puillat *et al.* 2006). Le site de « Concarneau » se trouve au nord de la baie du même nom. Les fleuves qui débouchent dans cette baie ont un débit peu important (Glémarec *et al.* 1987). Le lieu « Men er Roué » est situé dans la baie de Quiberon, une zone protégée du large par la péninsule de Quiberon et l'île de Houat. Le site de prélèvement « Ouest Loscolo » se localise dans la baie de la Vilaine, sous l'influence directe du fleuve du même nom. Le lieu situé plus au sud, « Le Croisic (a) », est principalement sous l'influence de la Loire. La gamme de variation des paramètres salinité et turbidité est similaire entre les lieux « Ouest Loscolo » et « Le Croisic (a) », tandis que sur « Men er Roué » la salinité est plus élevée et la turbidité plus faible. Les valeurs de concentration en chlorophylle *a* sont plus élevées à Ouest Loscolo (médiane 3,3 μg L^{-1}), suivi par « Le Croisic (a) » (médiane 1,4 μg L^{-1}). Les valeurs les plus faibles ont été observées à « Concarneau » et « Men er Roué » (1,1 et 1,2 μg L^{-1} respectivement) (voir également Figure 3.11).

Pertuis-Charentais (PC) le Pertuis-Charentais est situé au centre de la côte Atlantique française. Les quatre sites retenus sont localisés dans deux baies différentes : au nord la baie de l'Aiguillon et au sud le bassin de Marennes-Oléron. Le lieu de surveillance « L'Eperon » est placé sur la côte Nord de la baie de l'Aiguillon. Les trois autres lieux d'échantillonnage sont localisés dans le bassin de Marennes-Oléron. Le Pertuis-Charentais est caractérisé par un marnage allant jusqu'à 6 m (Guarini *et al.* 2004) et des zones intertidales importantes. La Baie de l'Aiguillon reçoit principalement de l'eau douce du fleuve Sèvre Niortaise (débit moyen annuel 11,9 m^3s^{-1}) et la Baie de Marennes-Oléron de la Charente et de la Seudre (débit moyen 100 et 10 m^3s^{-1} respectivement)(Struski & Bacher 2006). Le temps de résidence des masses d'eau diffère entre les deux zones, il est d'environ 100 jours dans la Baie de l'Aiguillon et de 10 jours dans la Baie de Marennes-Oléron (Guarini *et al.* 2004). Dans cette zone les médianes de chlorophylle *a* se trouvent entre 2,2 et 2,9 μg L^{-1}. Les valeurs de turbidité sont les plus élevées du littoral (médianes entre 7 et 12 NTU).

Bassin d'Arcachon (AB) ce bassin de 174 km^2 est connecté à l'océan Atlantique par deux chenaux naturels appelés passes d'une largeur de presque 1 km. D'importantes zones intertidales couvrent la partie intérieure de la baie (Glé *et al.* 2008). L'amplitude de la marée varie entre 0,9 et 4,9 m et favorise l'échange d'eau avec la mer (Glé *et al.* 2008). L'apport principal d'eau douce vient de la Leyre (débit moyen 19 m^3s^{-1}). Le temps de résidence des masses d'eau dans le bassin varie entre 10 et 24 jours selon des périodes de fort (120 m^3s^{-1}) ou faible (10 m^3s^{-1}) apport en eau douce (Bouchet *et al.* 1997). Le lieu de surveillance « Teychan » est situé dans le chenal connectant le bassin à l'océan. La médiane des concentrations en chlorophylle *a* s'élève à 1,8 μg L^{-1} (Figure 3.11).

Mer Méditerranée

Ouest-MSW (Mediterranean Sea-West) - deux lieux de surveillance sont localisés

sur la côte Ouest méditerranéenne. Le lieu « Barcares » est placé près de la sortie de la lagune côtière de Leucate. Cette lagune peu profonde (profondeur moyenne de 2,1 mètres) est reliée à la mer par trois chenaux. Les précipitations et les apports en provenance des nappes d'eau souterraines représentent les apport principaux d'eau douce (Cesmat 2006). Le lieu d'échantillonnage « Bouzigues » est placé au nord de la lagune de Thau, relié à la mer par trois canaux. Elle est plus grande et plus profonde (moyenne et maximum de 4 et 10 m respectivement, Collos *et al.* 2009). En raison des faibles échanges avec la mer, le temps de résidence des masses d'eau est important (1 à 5 mois) et dépend de facteurs comme le vent et la marée barométrique (O'Brien *et al.* 2012). Ces lieux de surveillance ont les valeurs les plus élevées de salinité (médiane de 37 et 37,5 psu à Bouzigues et Barcares respectivement). La concentration médiane de chlorophylle *a* est de 0,8 μg L^{-1} à Barcares et de 1,8 μg L^{-1} à Bouzigues (Figure 3.11).

Est-MSE (Mediterranean Sea-East) - trois lieux ont été échantillonnés sur la côte Est méditerranéenne. Le lieu d'échantillonnage « Anse de Carteau » est situé dans la baie de Carteau (Golfe de Fos) à l'Est du fleuve Rhône (débit moyen 1690 m^3s^{-1}). Ce lieu montre une forte variabilité hydrologique, marquée par des dessalures importantes du fait de l'influence des eaux du Rhône (minimum 8,7 psu et maximum 38,5 psu, Figure 3.11). Le lieu d'échantillonnage « Lazaret » est localisé dans la baie du Lazaret (profondeur entre 0-20 m), dans la rade de Toulon. Le point de « Villefranche » est situé à l'entrée de la baie de Villefranche-sur-Mer sous l'influence du courant Ligure et avec des caractéristiques proches de celles du large (Vandromme 2010).

3.2.5 Caractéristiques des communautés phytoplantoniques

3.2.5.1 Description des séries temporelles

L'abondance totale dénombrée dans le phytoplancton est représentée sur la figure 3.12. Des différences prononcées sont observées entre les lieux de surveillance. Sur les lieux du littoral Est de la Manche, les pics atteignent souvent 20 millions de cellules/L alors que sur les autres lieux, les abondances maximales sont rarement supérieures à 5 millions de cellules/L (Figure 3.12). Les abondances les plus faibles sont observées à Villefranche où elles dépassent à peine 0.2 millions de cellules/L. En outre, une importante variabilité inter-annuelle est observée dans les séries temporelles.

Au total, 158 espèces ont été identifiées sur l'ensemble des 19 lieux de surveillance entre 1995 et 2012. Ces espèces appartiennent principalement aux familles Chaetocerotaceae (16 espèces), Gonyaulacaceae (16), Bacillariaceae (12), Gymnodiniaceae (12) et Rhizosoleniaceae (11). Cent trente neuf unités taxinomiques sont identifiées (définition cf. Chapitre 2) regroupant des unités égales ou inférieures à un ensemble de genres. Les communautés phytoplanctoniques sont principalement dominées par les diatomées (Figure 3.12) qui généralement contribuent à plus de 60% de l'abondance an-

nuelle. La contribution du groupe des dinoflagellés sur l'ensemble des lieux est sensiblement inférieure (médiane des contributions annuelles en pourcentage entre 0,37 et 14,9). Le groupe « Autres » est constitué par les chlorophycées (*e.g. Scenedesmus*), les cryptophycées, les cyanobactéries (*e.g. Microcystis*), les euglènes (*e.g. Eutreptiella*) et les prymnesiophycées (*e.g. Phaeocystis*). *Phaeocystis* contribue à plus de 60% de l'abondance annuelle dénombrée sur le littoral Est de la Manche, notamment par les efflorescences printanières. Bien que la contribution du groupe « autres » soit moins importante sur les autres lieux de surveillance (valeurs entre 0,02 et 27,5), il peut contribuer de manière importante sur certains échantillons. Par exemple, des organismes appartenant à l'ordre de Cryptomonadales ont atteint une abondance de 600 000 cellules/L le 4 mai 1998 à Teychan, ce qui a représenté 77,4% de l'abondance totale de l'échantillon.

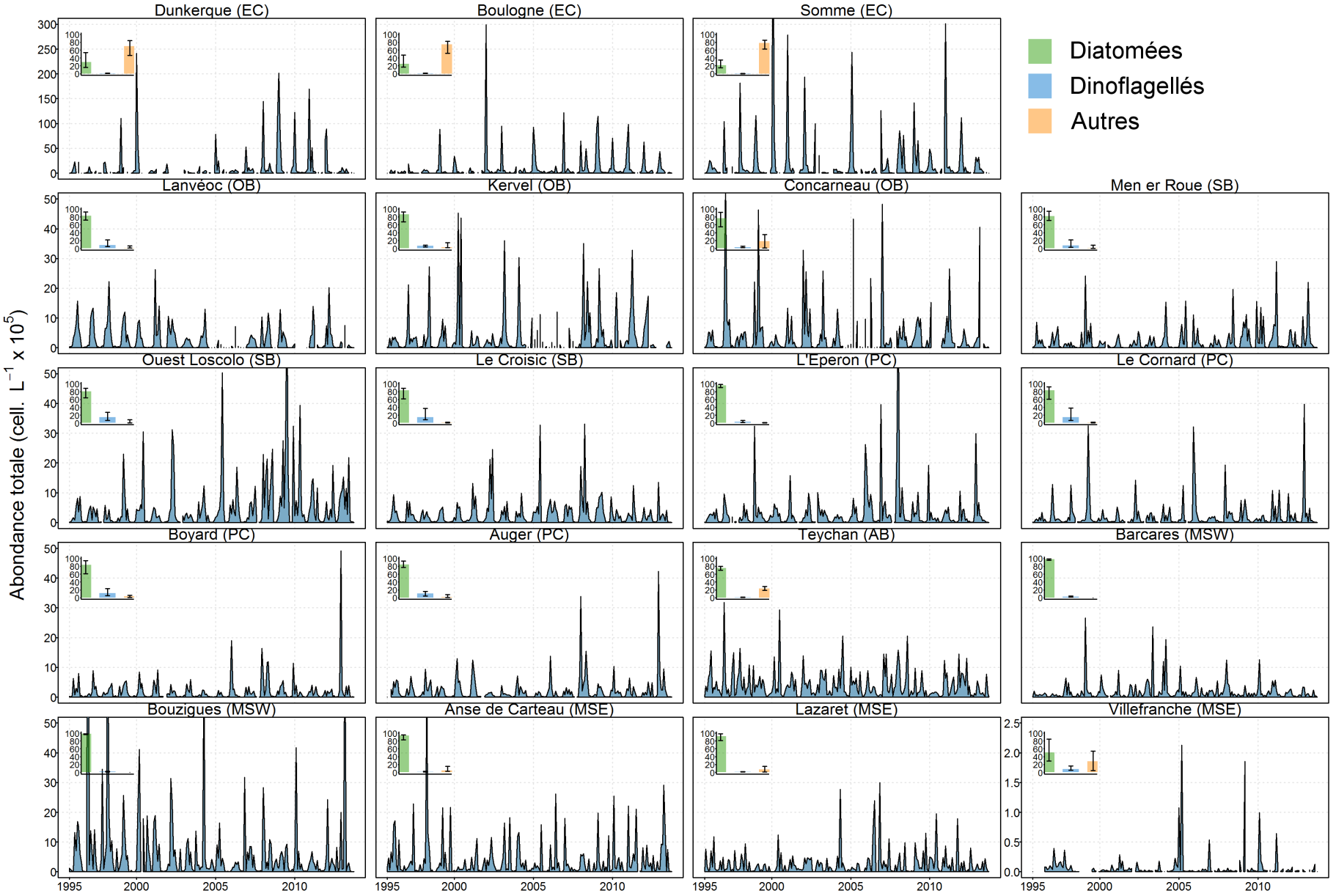

FIGURE 3.12 – Série temporelle de l'abondance totale du phytoplancton sur chaque lieu de surveillance. Pour cette représentation, les données ont été agrégées mensuellement. Les discontinuités observées correspondent aux données manquantes. Pour des raisons de visibilité, les lieux Dunquerke, Boulogne, Somme et Villefranche ont des échelles spécifiques qui sont indiquées. Les graphiques dans le coin supérieur gauche représentent la contribution (en pourcentage) des trois principaux groupes phytoplanctoniques. La hauteur de la barre correspond à la médiane des contributions annuelles de ces groupes, et les intervalles représentent les quartiles supérieur et inférieur.

3.2.5.2 Dynamique saisonnière des principaux groupes phytoplanctoniques

La variation saisonnière des diatomées, dinoflagellés et du groupe « Autres » est représentée dans la Figure 3.13. Celle-ci montre la médiane mensuelle, toutes années confondues, des abondances phytoplanctoniques pour les groupes des diatomées, dinoflagellés et « Autres ». Dans l'ensemble des lieux de surveillance, les diatomées dominent les communautés phytoplanctoniques tout au long de l'année. Sur les lieux de la Manche et dans le sud de la Mer du Nord, l'abondance des diatomées reste élevée durant pratiquement toute l'année. Les plus faibles abondances sont observées entre novembre et janvier. En Atlantique, les diatomées atteignent des abondances entre 100 000 et un million de cellules/L, généralement entre mars et septembre. En Méditerranée, ces niveaux d'abondance sont observés plus tard dans l'année entre avril/mai et octobre. Ce patron n'est pas observé sur Barcares, où l'abondance varie entre 100 000 et un million de cellules/L entre février et juin, diminuant par la suite. L'abondance des dinoflagellés reste généralement inférieure à 100 000 cellules/L. Les valeurs maximales sont principalement observées entre juin et septembre.

Le groupe « Autres » est représenté principalement par *Phaeocystis* en Manche et Mer du Nord, où des efflorescences printanières (supérieures à un million de cellules/L) ont souvent lieu. À Teychan, ce groupe (formé principalement par l'ordre des Cryptomonadales) est présent toute l'année avec des abondances entre 100 000 et un million de cellules/L entre mars et octobre.

3.2.5.3 Représentativité des unités taxinomiques dans un ensemble des lieux de surveillance

La Table 3.1 montre les valeurs de l'indice IndVal (cf. Chapitre 1) obtenues pour une sélection de 40 unités taxinomiques appartenant aux différentes classes du phytoplancton. Cet indice permet de comparer la composition phytoplanctonique entre les différentes régions du littoral français. Les valeurs élevées de cet indice dans une zone particulière indiquent que le taxon est caractéristique de la zone en question. D'autre part, un taxon apparaissant de façon fréquente et abondante sur un ensemble de zones aura des valeurs de IndVal relativement similaires entre les zones.

Plusieurs unités taxinomiques sont caractéristiques de certaines régions. Par exemple, les sites à l'est de la Manche et dans le sud de la Mer du Nord sont caractérisés par la présence de *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) qui apparaît moins fréquemment à l'ouest du littoral breton. Également, du nord au sud du littoral français (suivant un gradient latitudinal), quelques taxons sont rencontrés dans certaines zones et sont rares dans d'autres (Table 3.1). Par exemple, le dinoflagellé *Karlodinium* est recensé principalement en Manche et à l'ouest de la Bretagne, alors que d'autres taxons du même groupe tels que *Podolampas* spp, *Ornithocercus* spp, *Ostreopsis* spp et *Coolia* spp sont typiquement rencontrés sur le littoral Méditerranéen. D'autres taxons comme *Dinophysis*, *Gymnodinium-Gyrodinium* et *Prorocentrum* sont au contraire rencontrés tout au

long du littoral français (Table 3.1).

Concernant les diatomées, de nombreuses unités taxinomiques sont présentes dans toutes les zones géographiques. Tel est le cas par exemple des genres *Chaetoceros*, *Cerataulina*, *Guinardia*, *Pseudo-nitzschia*, *Rhizosolenia* ou encore *Skeletonema* (Table 3.1). D'autres taxons sont caractéristiques de certaines zones. Ainsi, le genre *Campylosyra* a été uniquement recensé dans le Bassin d'Arcachon alors que *Surirella* l'est principalement dans le Pertuis-Charentais (Table 3.1). Bien que présente sur l'ensemble du littoral français, la diatomée épiphyte *Licmophora* montre des valeurs plus élevées de l'indice IndVal dans la Méditerranée et le bassin d'Arcachon, des zones où les herbiers de posidonies et de zostères sont abondants.

Les zones ayant des apports importants en eau douce sont caractérisées par la présence de taxons typiquement estuariens tels que *Scenedesmus* (Chlorophyceae). Les valeurs les plus élevées de l'indice IndVal pour ce taxon sont retrouvées en Manche orientale (lieu Somme), dans le sud de la Bretagne (lieux Men er Roue, Ouest Loscolo), le Pertuis-Charentais et à l'Est de la Méditerranée (lieu Anse de Carteau), associées aux apports fluviaux de la Somme, la Loire, la Vilaine, la Charente et le Rhône respectivement.

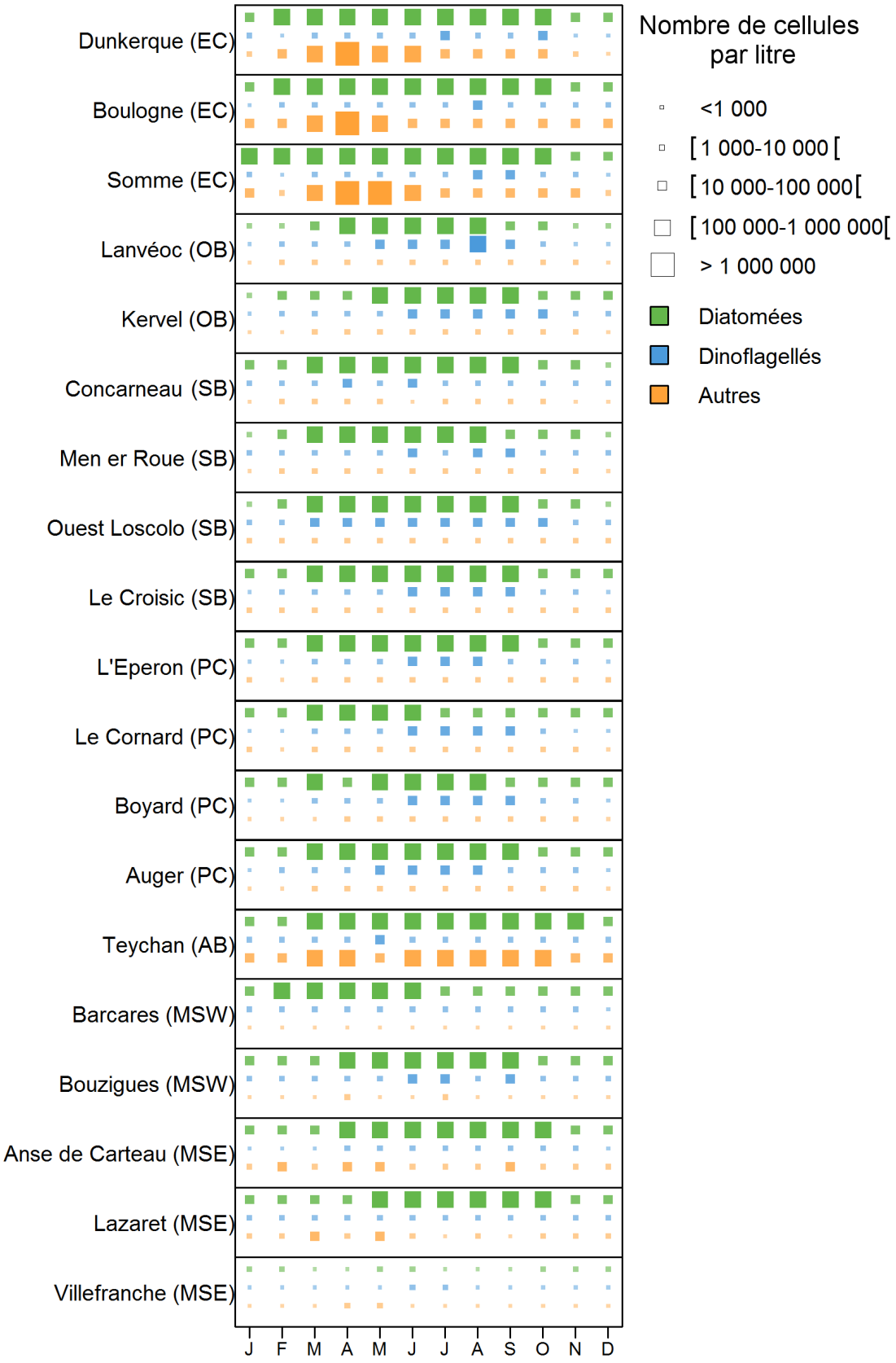

FIGURE 3.13 – Dynamiques saisonnières des groupes de diatomées, dinoflagellés et autres. Les valeurs représentées correspondent à la médiane mensuelle des abondances au cours de la période 1995 – 2012.

TABLE 3.1 – Indice IndVal calculé sur 40 unités taxinomiques sur différentes zones du littoral. L'indice est exprimé en pourcentage. La Table B.2 présente l'ensemble des résultats.

Unités taxinomiques	EC	OB	SB	PC	AB	MSW	MSE
Diatomées							
Achnantes	0,02	11,27	3,35	0,25	33,76	0,56	7,00
Actinoptychus	0,72	2,54	0,36	66,74	0,00	0,00	0,02
Asterionnella + *Asterionellopsis*	17,36	2,76	10,78	16,19	21,33	13,88	10,21
Attheya	1,96	39,67	0,57	0,00	0,29	0,00	0,00
Bacillaria	11,26	0,33	2,02	38,80	2,44	0,16	0,17
Campylosira	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00
Cerataulina	12,47	15,80	16,94	13,97	15,14	14,18	7,58
Chaetoceros	14,71	14,69	13,09	14,31	14,82	15,30	13,07
Cocconeis	0,00	7,74	1,93	1,15	24,61	30,52	11,03
Coscinodiscus + *Stellarima*	18,34	5,85	16,44	20,44	4,38	15,13	4,02
Ditylum	18,99	10,49	15,87	15,75	15,07	11,75	5,35
Guinardia	18,11	14,91	14,06	14,60	15,11	12,23	10,24
Hemiaulus	0,00	1,54	0,34	0,76	12,66	35,08	24,67
Leptocylindrus	13,68	14,29	15,63	14,69	15,05	13,40	13,00
Licmophora	1,54	13,98	9,94	2,64	16,42	20,89	18,69
Paralia sulcata	19,96	17,97	18,85	20,66	19,15	0,00	0,06
Plagiogrammopsis	12,23	0,22	1,46	0,07	0,00	0,00	0,00
Pseudo-nitzschia	14,68	14,30	14,93	12,35	13,98	15,89	13,34
Rhaphoneis + *Delphineis*	53,53	2,22	3,58	15,47	0,00	0,00	0,00
Rhizosolenia	17,98	13,68	15,65	13,80	14,14	14,45	10,11
Skeletonema	13,90	13,03	14,31	15,29	13,83	15,49	13,62
Surirella	0,00	0,36	0,45	43,10	0,00	0,00	0,21
Dinoflagellés							
Alexandrium	5,93	17,61	15,32	10,33	16,03	11,54	3,49
Amphidinium	9,95	21,57	3,91	19,31	1,13	0,00	19,25
Coolia	0,00	0,00	0,00	2,20	0,00	0,00	10,13
Dinophysis	0,69	16,02	19,19	12,54	17,35	12,44	17,39
Gymnodinium + *Gyrodinium*	15,49	13,62	15,81	16,00	13,69	14,10	11,08
Heterocapsa	1,53	17,36	15,39	16,16	17,02	9,51	10,03
Karlodinium	6,46	4,11	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00
Katodinium	16,15	22,96	8,54	19,98	2,49	4,60	0,98
Ornithocercus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,41
Ostreopsis	0,00	0,00	0,00	3,50	0,00	0,51	27,97
Podolampas	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9,81	0,22
Prorocentrum	13,89	14,77	15,44	15,41	12,71	14,51	13,00
Dictyochophyceae							
Dictyocha	10,37	15,91	15,78	15,26	14,92	8,93	14,01
Ebriophyceae							
Hermesinum	0,00	0,00	0,00	1,53	0,00	0,00	10,74
Chlorophyceae							
Scenedesmus	12,77	1,14	7,33	15,52	0,56	0,00	7,50
Raphidophyceae							
Heterosigma	2,72	4,02	0,95	5,34	42,58	0,00	0,02
Prymnesiophyceae							
Phaeocystis	64,88	8,58	0,85	0,48	0,59	0,00	0,04

3.2.6 Tendance sur le long terme de l'abondance des diatomées et des dinoflagellés

Les tendances sur le long terme du groupe des diatomées et des dinoflagellés sont présentées sur les Figures 3.14 et 3.15. À la seule exception de Villefranche, le niveau moyen des diatomées oscille entre 4 et 6 (échelle logarithmique). Pour les dinoflagellés, celui-ci varie entre 2 et 5 (échelle logarithmique). Des différences quant aux variations temporelles sont observées entre les lieux de surveillance. La Figure 3.16 montre les périodes où la pente du niveau moyen (résultant du DLM) est significativement différente de zéro.

Les diatomées ont des tendances vers l'augmentation (en rouge) principalement sur les sites de la Manche, et de l'ouest de la Bretagne. D'autres séries ont au contraire une tendance vers la diminution (bleu), notamment en Méditerranée et dans le Bas-

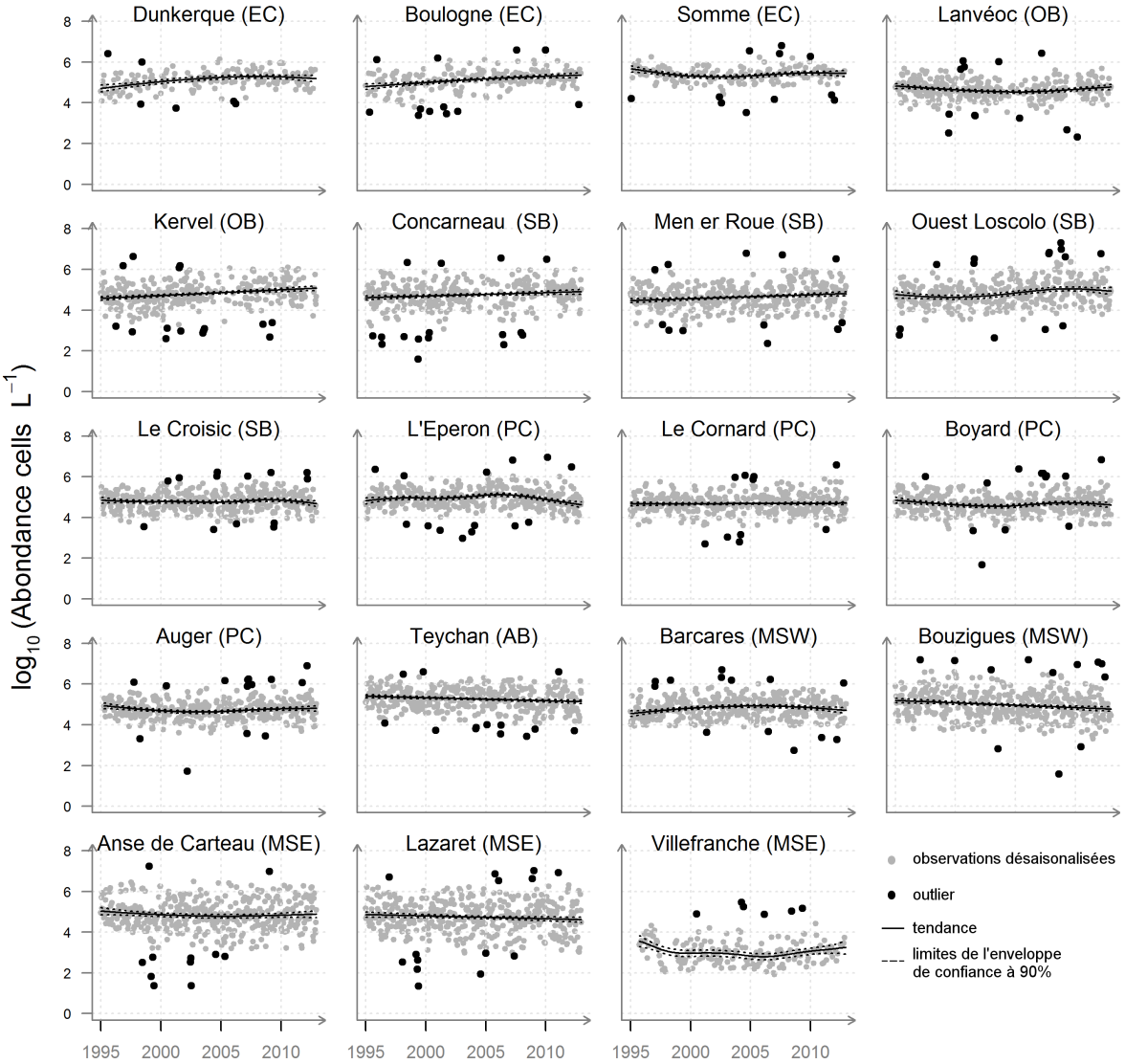

FIGURE 3.14 – Variation temporelle de l'abondance du groupe des diatomées sur 19 lieux de surveillance le long de la côte française.

sin d'Arcachon. À « Barcares », l'abondance de ce groupe augmente significativement entre 1995 et 2001. Durant la période d'étude, aucune tendance significative n'est observée sur les sites de « Le Croisic » (SB), « Le Cornard » (PC) et « Anse de Carteau » (MSE). Une alternance de phases de diminution, d'absence de tendance significative et d'augmentation est observée sur des lieux tels que « Lanvéoc » (OB) et « Auger » (PC).

Les dinoflagellés augmentent significativement dans la Manche et le sud de la Mer du Nord, principalement durant le début des années 2000. La pente est plus forte (gradient du rouge plus foncé) sur ces sites que dans le reste du littoral français, ce qui indique une tendance à l'augmentation relativement plus importante.

Sur deux lieux de surveillance, « Ouest Loscolo » (SB) et « Barcares » (MSW), l'abondance des dinoflagellés augmente de façon linéaire tout au long de la période

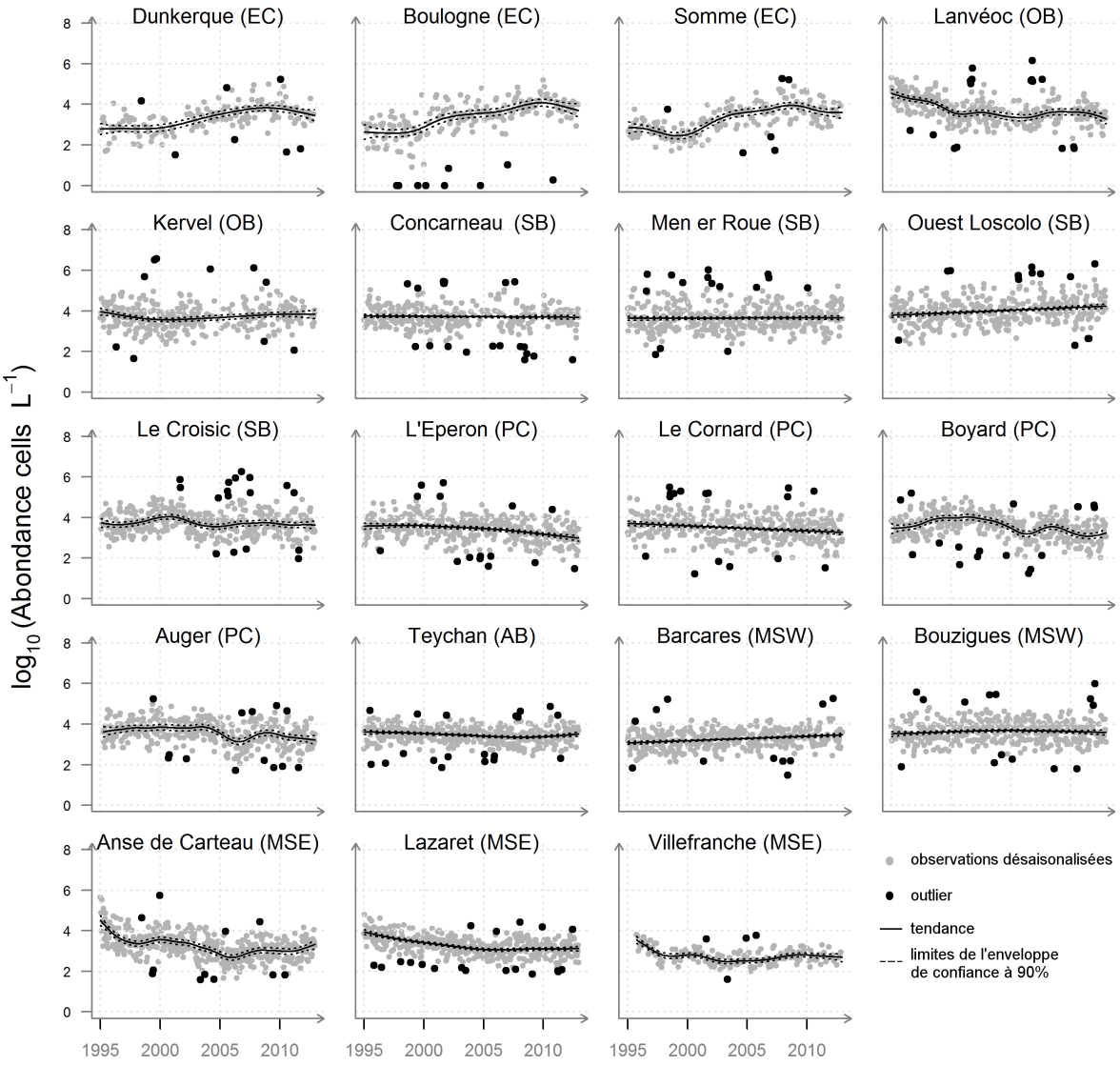

FIGURE 3.15 – Variation temporelle de l'abondance du groupe des dinoflagellés sur 19 lieux de surveillance le long de la côte française.

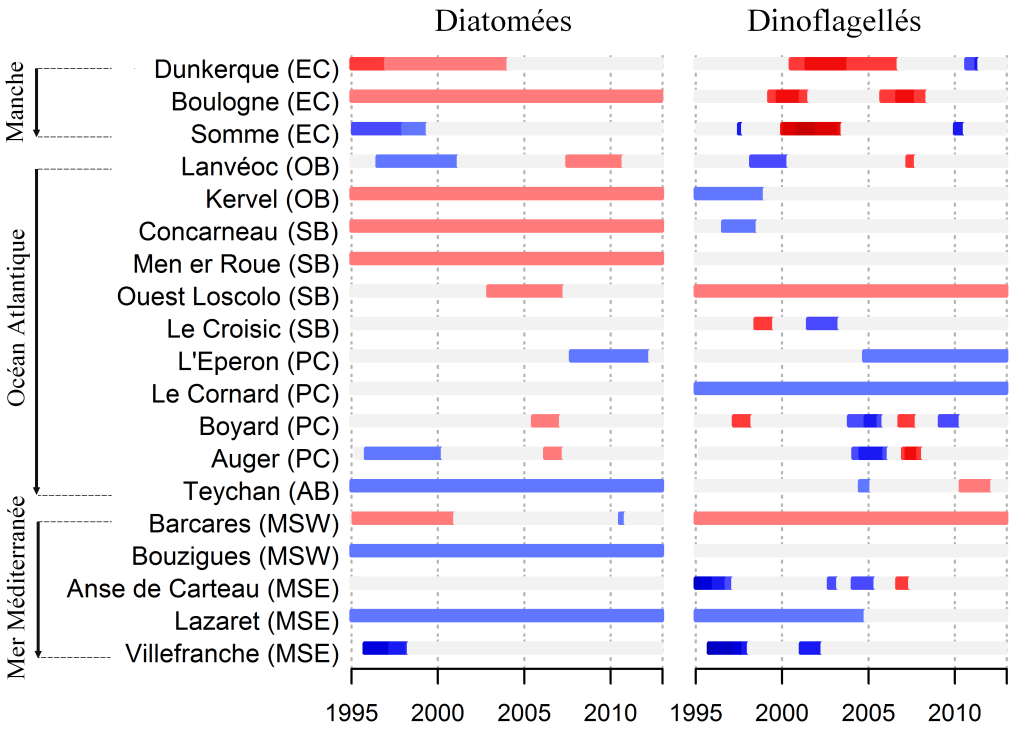

FIGURE 3.16 – Périodes où le groupe des diatomées et des dinoflagellés augmente (rouge) ou diminue (bleu) significativement. Ce graphique est une représentation des périodes où la pente du niveau moyen est significativement différente de zéro. Le gradient de couleur varie en fonction de la valeur de la pente, *i.e* plus la couleur est foncée, plus la valeur de la pente est importante. Période entre 1995 et 2012.

d'étude (Figure 3.16). L'abondance de ce groupe diminue à L'Eperon et Le Cornard dans le Pertuis - Charentais. Une tendance vers la décroissance entre 1995 et 2000 est observée sur l'ensemble des sites à l'est du littoral Méditerranéen. Cette décroissance est plus marquée sur de courtes périodes à « Villefranche » et « Anse de Carteau ». De courtes périodes d'augmentation et de diminution sont observées sur des sites tels que « Le Croisic » (SB), « Boyard » (PC), « Auger » (PC) et « Teychan » (AB). Deux lieux, « Men er Roue » (SB) et « Bouzigues » (MSW) ne présentent pas de tendance significative.

3.2.7 Étude de la structure temporelle des communautés phytoplanctoniques le long du littoral français

3.2.7.1 Structure temporelle commune à l'ensemble des lieux de surveillance du littoral

Pour les analyses multivariées, nous avons conservé 83 unités taxinomiques sur les 141 présentes dans l'ensemble des dates et des lieux de surveillance (voir Table B.1 pour l'ensemble des codes des unités taxinomiques en Annexes). Celles-ci correspondent aux unités taxinomiques apparaissant au moins cinq années sur au moins

deux lieux. L'analyse triadique partielle (ATP) analyse de manière simultanée l'ensemble des tableaux-lieux (années en lignes, unités taxinomique en colonnes) à la recherche d'une structure temporelle commune. Les résultats de l'étape d'interstructure sont présentés dans la Table 3.2. Les valeurs de corrélation vectorielle sont assez hétérogènes. Des corrélations négatives et des absences de corrélations sont observées (*e.g.* RV = 0 entre Boulogne et Auger, RV = -0,05 entre Kervel et Bouzigues). Ainsi par exemple, tous les lieux du Pertuis-Charentais sont mal corrélés avec les autres lieux de surveillance. L'ensemble de ces résultats montre que la structure des communautés phytoplanctoniques n'est pas semblable le long du littoral français. Des différences spécifiques aux lieux existent donc au sein des communautés. Compte tenu de ces résultats, une absence de structure temporelle commune à l'ensemble de sites est constatée. En effet, la participation des différents tableaux à la construction du compromis est très variable et faible pour la plupart des lieux. Parmi ceux-ci, seuls les sites du Pertuis-Charentais participent de façon importante à la construction du compromis.

Sur la base de ces résultats, nous avons approfondi l'étude de l'évolution temporelle du phytoplancton en effectuant un découpage par zone, soit un total de sept zones : littoral Est de la Manche et le sud de la Mer du Nord, Ouest de la Bretagne, Sud de la Bretagne, Pertuis-Charentais, Bassin d'Arcachon, Ouest de la Méditerranée et Est de la Méditerranée . L'objectif recherché est d'essayer d'identifier une structure temporelle commune aux lieux de surveillance à l'intérieur de ces zones. Ensuite, il sera possible de comparer ces structures temporelles entre les différentes zones.

3.2.7.2 Recherche d'une structure temporelle commune à chaque zone d'étude

L'analyse des compromis résultant de l'ATP pour chacune des zones fournit des images de la typologie temporelle des unités taxinomiques communes à chaque zone (Figure 3.17 et 3.18). Dans le cas particulier de « Teychan » (Bassin d'Arcachon), l'analyse effectuée correspond à une ACP (un tableau unique). Les paramètres associés à l'analyse sont montrés dans la Table 3.3, à savoir : (i) poids de chaque tableau dans la structure du compromis, (ii) qualité de l'expression de l'information contenue dans chaque tableau dans le compromis ($\cos^2$) et (iii) somme de la variance expliquée par le premier et second axe du compromis.

Les valeurs des poids affectés à chacun des tableaux-lieux montrent que ces derniers participent souvent de façon assez similaire à la construction des compromis (Table 3.3). Les valeurs de $\cos^2$ sont pour la plupart homogènes entre les lieux de surveillance appartenant à une même zone. Cependant, trois lieux de surveillance ont des valeurs de poids et de $\cos^2$ plus faibles respectivement aux autres lieux à l'intérieur d'une zone. Tel est le cas de « Concarneau », « Le Croisic » et « Villefranche ». L'ensemble de ces résultats indique que les tableaux participent de façon assez homogène à la formation des compromis, mais que certains lieux comme ceux mentionnés

TABLE 3.2 – Matrice des corrélations vectorielles (RV) entre les 19 lieux de surveillance. Codes lieux : D (EC) Dunkerque, B (EC) Boulogne, S (EC) Somme, L (OB) Lanvéoc, K (OB) Kervel, C (SB) Concarneau, M (SB) Men er Roue, O (SB) Ouest Loscolo, L (SB) Le Croisic, LE (PC) L'Eperon, LC (PC) Le Cornard, B (PC) Boyard, A(PC) Auger, T (AB) Teychan, Ba (MSW) Barcares, Bo (MSW) Bouzigues, A (MSE) Anse de Carteau, L (MSE) Lazaret, V (MSE) Villefranche.

	D (EC)	B (EC)	S (EC)	L (OB)	K (OB)	C (SB)	M (SB)	O (SB)	L (SB)	LE (PC)	LC (PC)	B (PC)	A(PC)	T (AB)	Ba (MSW)	Bo (MSW)	A (MSE)	L (MSE)	V (MSE)
D (EC)	1																		
B (EC)	0,41	1																	
D (EC)	0,4	0,35	1																
L (OB)	-0,03	-0,04	0,04	1															
K (OB)	0,03	0,03	0,09	0,26	1														
C (SB)	0,05	0,03	0,04	0,35	0,23	1													
M (SB)	0,09	0,1	0,06	0,04	0,05	0,15	1												
O (SB)	0,09	0,13	0,07	0,05	0,05	0,15	0,54	1											
L (SB)	0,01	0,01	0,07	0,07	0,03	0,12	0,2	0,22	1										
LE (PC)	0	-0,05	0	0,14	0,08	0,06	0,04	0,06	0,14	1									
LC (PC)	0,01	0	0,07	0,12	0,02	0,03	0,1	0,09	0,08	0,53	1								
B (PC)	0	-0,02	0,01	0,08	0,06	0,05	0,06	0,06	0,1	0,29	0,37	1							
A (PC)	0	0	-0,01	0,09	0,04	0,05	0,05	0,03	0,07	0,23	0,3	0,69	1						
T (AB)	0,02	0,04	0,01	0,11	0,13	0,07	0	0,02	0,09	0,08	0,06	0,09	0,07	1					
BA (MSW)	0	0,01	0,01	-0,02	0,07	0	0,01	0,01	0,01	0,04	0,01	0	0,01	0,03	1				
BO (MSW)	0,04	0,04	0,05	-0,01	-0,05	-0,04	-0,01	0	0,02	-0,06	-0,05	-0,06	-0,03	0,02	0,27	1			
A (MSE)	0,01	-0,02	-0,02	0,03	0	0,02	0,08	0,04	0,01	0,05	0,05	0,05	0,07	0,04	0,14	0,04	1		
L (MSE)	-0,03	0,01	0,04	-0,01	0	-0,05	0,03	0,01	0,04	0,03	0,06	0,05	0,04	0,08	0,08	0,03	0,38	1	
V (MSE)	0,03	0,03	0,02	-0,01	0,03	0,01	0,04	0,03	-0,02	-0,06	-0,04	-0,04	-0,03	-0,03	0,04	0,05	0,13	0,22	1

précédemment contiennent une information autre que celle représentée par la structure moyenne.

TABLE 3.3 – Paramètres associés à l'ATP et à l'ACP réalisées sur les données des communautés phytoplanctoniques du littoral français. Poids : poids de chaque tableau-lieu de surveillance dans la construction du compromis, cos^2 : indicateur de la qualité de l'expression de l'information contenue dans chaque tableau dans le compromis, Variance expliquée : somme de la variance expliquée (en %) par le premier et second axe du compromis. À noter que les paramètres « Poids » et « cos^2 » ne sont pas indiqués à « Teychan » (Bassin d'Arcachon) étant donné que l'analyse correspond à une ACP.

Lieu de surveillance	Poids	cos^2	Variance expliquée (%)
Dunkerque (EC)	0,60	0,8	54,96
Boulogne (EC)	0,57	0,75	
Somme (EC)	0,56	0,73	
Lanvéoc (OB)	0,71	0,79	39,18
Kervel (OB)	0,71	0,79	
Concarneau (SB)	0,29	0,41	38,83
Men er Roue (SB)	0,62	0,80	
Ouest Loscolo (SB)	0,62	0,83	
Le Croisic (SB)	0,37	0,48	
L'Eperon (PC)	0,44	0,65	42,15
Le Cornard (PC)	0,49	0,72	
Boyard (PC)	0,55	0,82	
Auger (PC)	0,52	0,78	
Teychan (AB)	-	-	36,44
Barcares (MSW)	0,71	0,76	45,36
Bouzigues (MSW)	0,71	0,83	
Anse de Carteau (MSE)	0,61	0,78	44,95
Lazaret (MSE)	0,65	0,81	
Villefranche (MSE)	0,45	0,50	

La structure temporelle des unités taxinomiques de chaque zone est décrite ci-dessous.

Littoral est de la Manche et le sud de la Mer du Nord – les résultats sont cohérents avec ceux mentionnées dans la section 3.1.4 de ce chapitre. Parmi les unités taxinomiques du phytoplancton, *Melosira* (MEL) est recensée particulièrement durant les premiers années de la période d'étude (entre 1995 et 2001). Par la suite, nous observons une augmentation de l'abondance des unités taxinomiques appartenant au groupe des dinoflagellés. Cette augmentation concerne par exemple *Gymnodinium-Gyrodinium* (GYM) et *Protoperidinium-Peridinium* (PRP). La fin de la période d'étude (entre 2008 et 2012) est caractérisée par une fréquence d'observation plus importante de certaines unités taxinomiques *e.g. Heterocapsa* (HET) et *Torodinium* (TOR).

Ouest de la Bretagne – dans cette zone, nous observons une séparation des années plus récentes (entre 2007 et 2012) du reste de la période d'étude. Parmi l'ensemble d'unités taxinomiques, des groupes tels que *Cocconeis* (COCC), *Amphora* (AMPHO) et *Synedra-Toxarium* (SYN) sont particulièrement présents jusqu'à 2006. Les espèces appartenant à ces unités taxinomiques vivent sur divers substrats (*e.g.* phanérogames, roches, grains de sable) ou habitent dans l'interface eau-sédiment. Ces organismes se retrouvent dans la colonne d'eau et avec le reste du phytoplancton dès lors que le vent, les vagues et la marée facilitent la remise en suspension du microphytopbenthos. Le déplacement plus au large des deux lieux de surveillance en 2007 (entre 1,7 km et 2,1 km, cf. Table 2.2) semble avoir marqué la structure temporelle et avoir influencé la composition de la communauté phytoplanctonique. Il est donc difficile de différencier ce qui correspond à une évolution temporelle du fait du déplacement des sites ou du fait des variations environnementales. Ainsi, nous avons décidé de ne pas suivre l'interprétation de ces résultats dans un contexte d'analyse des modifications de la diversité sous l'effet des variations environnementales.

Sud de la Bretagne – l'axe des abscisses oppose deux périodes de façon générale : d'une part 1995 à 2006 et d'autre part 2007 à 2012. Cependant, l'année 2003 a une ressemblance forte avec la deuxième période. Dans cette dernière, l'axe des ordonnées différencie nettement les années 2011 et 2012. La période entre 1995 et 2006 est caractérisée par des abondances plus fortes des unités taxinomiques *Coscinodiscus - Stellarima* (COS) et *Karenia* (KAR) tandis que par exemple *Dactyliosolen* (DAC), *Asterionnella - Asterionellopsis* (AST), *Skeletonema* (SKE) et *Dictyocha* (DIC) représentent plus particulièrement la deuxième période. Les genres *Amphora* (AMPHO) et *Diploneis* (DIP) contribuent fortement à la différenciation des années 2011 et 2012.

Pertuis-Charentais – dans cette zone, nous retrouvons une nette différenciation entre deux groupes d'années. En effet, l'axe des abscisses oppose la période comprise entre 1995 et 2004 de celle de 2005 à 2012. Néanmoins, cette dernière période semble avoir une variabilité plus importante, étant donnée la dispersion des années selon l'axe des ordonnées. Un certain nombre de dinoflagellés dont *Karenia* (KAR), *Gonyaulax* (GON) ou encore *Polykrikos* (POL) semblent avoir une abondance plus élevée durant la première période. Il en est de même pour les diatomées *Fragilaria* (FRA), *Melosira* (MEL) et *Grammatophora* (GRA). Des unités taxinomiques telles que *Skeletonema* (SKE), *Asterionnella - Asterionellopsis* (AST), *Amphora* (AMPHO), *Ebria* (EBR) et *Stauroneis* (STAU) sont représentatives de la deuxième période.

Bassin d'Arcachon – dans cette zone, nous observons un patron d'évolution temporelle quelque peu similaire à celui de l'est de la Manche. Une première période, comprise entre 1995 et 2001, semble se différencier des autres années. Nombre d'unités taxinomiques représentent cette période, dont *Licmophora* (LIC), *Cocconeis* (COCC), le groupe *Thalassionema - Thalassiothrix - Lioloma* (THL), *Diploneis* (DIPLO), *Melosira* (MEL) et *Karenia* (KAR). L'axe des abscisses sépare cette première période des années entre 2002 et 2012, caractérisées notamment par la présence de la diatomée *Li-*

thodesmium (LIT). Selon l'axe des ordonnées, une différentiation existe entre 2002 et 2005, et la période entre 2007 et 2012. Cette dernière est caractérisée par la présence d'unités taxinomiques telles que *Bacillaria* (BACI) et *Phaeocystis* (PHA).

Ouest de la Méditerranée – dans cette zone, la dispersion des années est importante. Néanmoins, il est possible de regrouper plusieurs années par les caractéristiques de la communauté phytoplanctonique. Par exemple, entre 1995 et 2002, *Ditylum* (DIT), *Licmophora* (LIC), *Cocconeis* (COCC) ou encore le groupe *Navicula-Haslea-Fallacia-Petroneis-Lyrella* (NAV) sont plus abondants. Selon l'axe des abscisses, les années formant la période entre 2005 et 2012 sont caractérisées par des abondances plus fortes des genres *Bacteriastrum* (BACT), *Gonyaulax* (GON) ou encore *Katodinium* (KAT). Néanmoins, l'année 2012 semble s'individualiser de cette période, avec une faible abondance d'unités taxinomiques telles que *Asterionnella - Asterionellopsis* (AST) ou *Thalassiosira-Porosira* (THP) qui sont en revanche plus représentatives des années 1999, 2003 et 2004.

Est de la Méditerranée – dans cette zone, les années 1995 et 1996 semblent bien se différencier des autres années, notamment du fait de l'absence de taxons comme *Heterocapsa* (HET) et *Chrysochromulina* (CHRY). Selon l'axe des abscisses, nous différencions une période comprise entre 2001 et 2012. Celle-ci est caractérisée par une abondance plus importante des unités telles que *Pseudo-nitzschia* (PSE), *Ditylum* (DIT), *Synedra-Toxarium* (SYN) ou encore *Lingulodinium* (LIN), mais également par une diminution de l'abondance de groupes tels que *Gymnodinium-Gyrodinium* (GYM), *Coscinodiscus-Stellarima* (COS), *Nitzschia-Hantzschia-Ceratoneis closterium* (NIT). La diminution de l'abondance du groupe *Gymnodinium-Gyrodinium* est très marquée. Parmi les dinoflagellés, cette unité taxinomique était dominante pendant les premières années de cette étude et son abondance représentait entre 40 et 60% de l'abondance annuelle de ce groupe. Plus récemment, cette unité taxinomique représente moins de 10% de l'abondance, et ceci au profit d'unités telles que *Prorocentrum* (PRO) (entre 20 et 40% de l'abondance).

Un résumé des variations observées du phytoplancton sur les trois façades est présenté dans la Table 3.4.

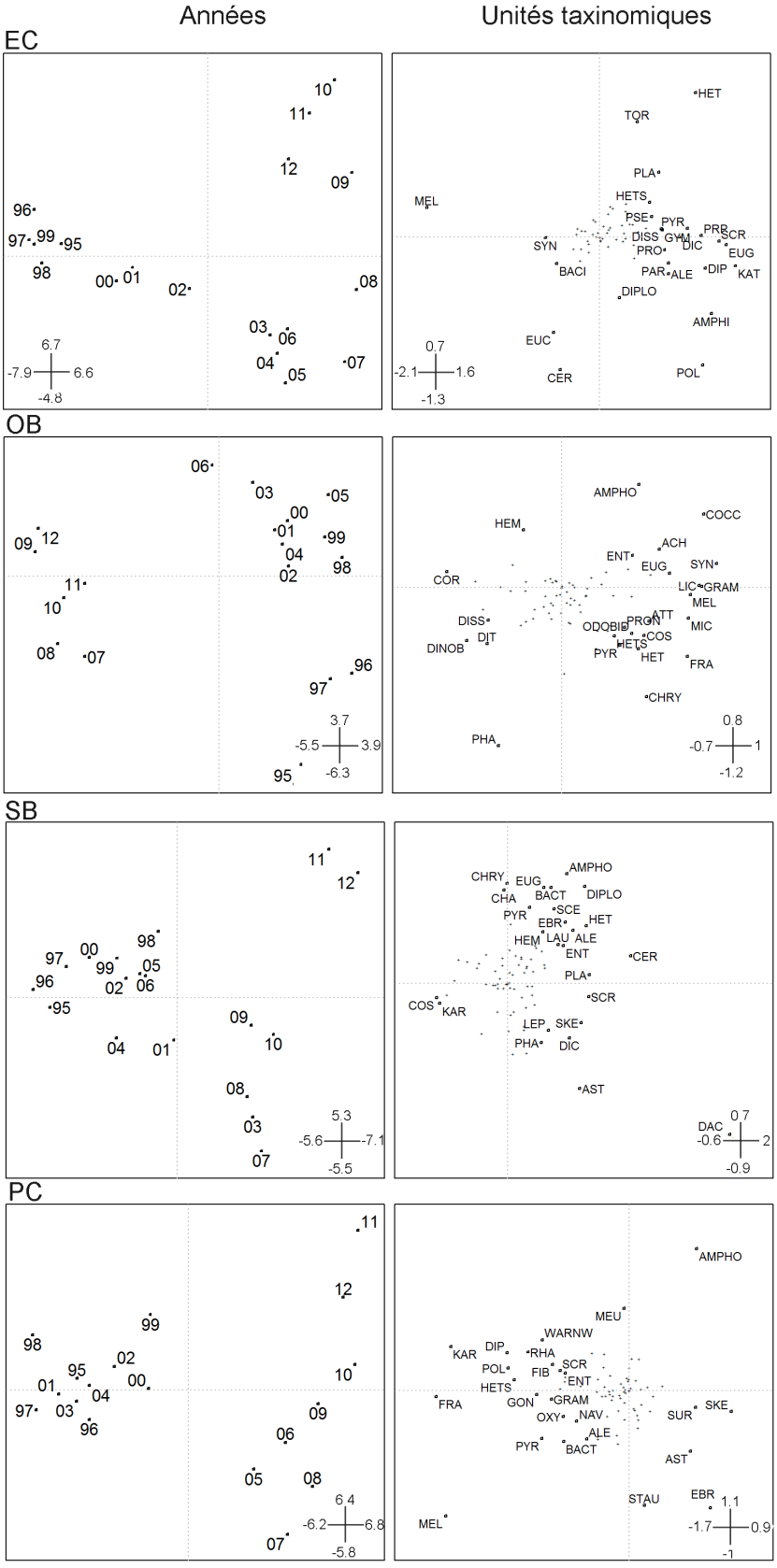

FIGURE 3.17 – Projection des années et des unités taxinomiques sur le premier et le second axe du compromis des ATP par zone d'étude. Pour une meilleure visibilité, seuls les codes des unités taxinomiques ayant des coordonnées importantes sur l'axe des abscisses et des ordonnées sont représentés. Les autres unités taxinomiques sont représentés par des croix en noir. Les deux dernières chiffres de l'année sont représentés (*e.g.* 1999 par 99 ou 2002 par 02). Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

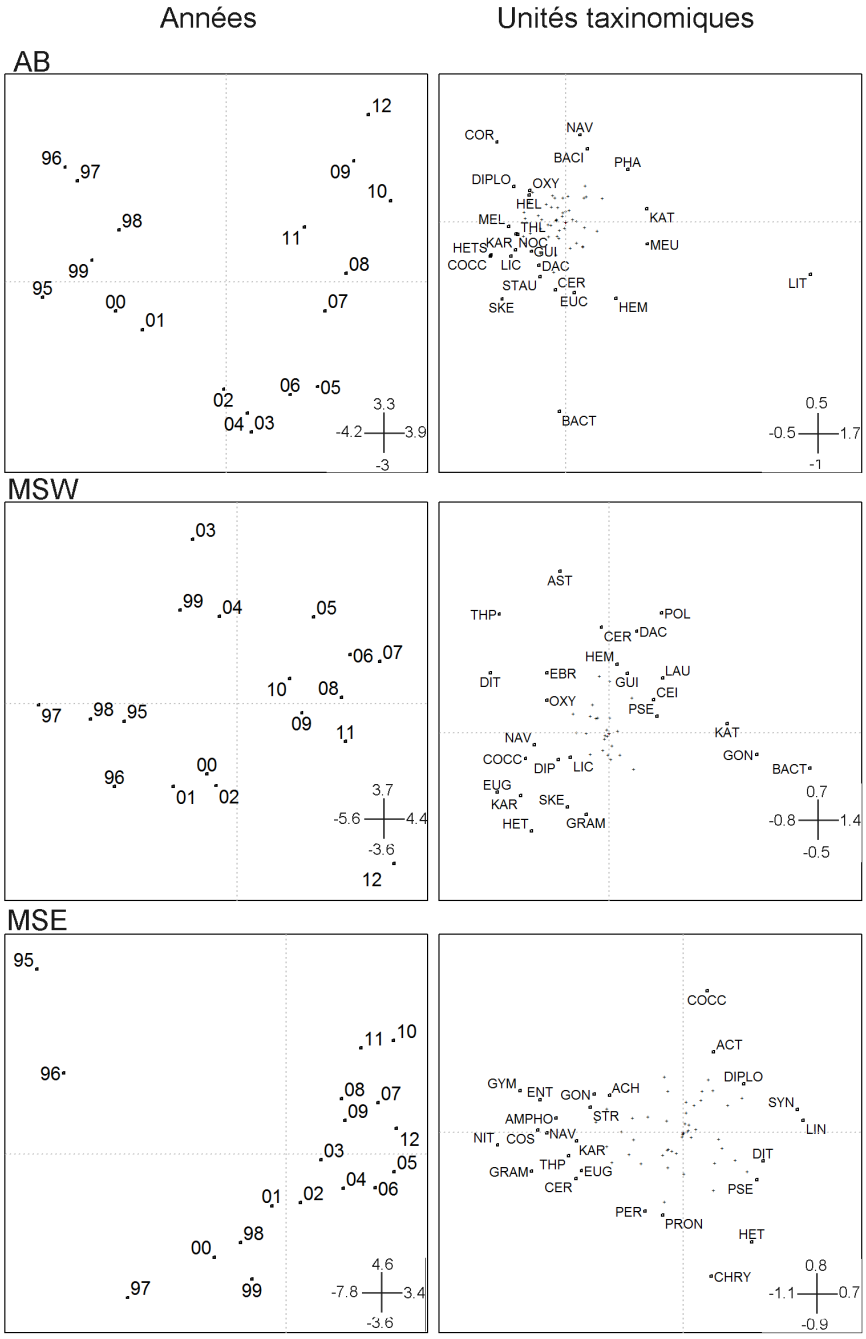

FIGURE 3.18 – Projection des années et des unités taxinomiques sur le premier et le second axe du compromis des ATP par zone d'étude. Pour une meilleure visibilité, seuls les codes des unités taxinomiques ayant des coordonnées importantes sur l'axe des abscisses et des ordonnées sont représentés. Les autres unités taxinomiques sont représentées par des croix en noir. Les deux dernières chiffres de l'année sont représentés (*e.g.* 1999 par 99 ou 2002 par 02). Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

TABLE 3.4 – Résumé des variations observées dans le phytoplancton sur les trois façades de la France métropolitaine. Deux paramètres sont discutés : (i) la fréquence d'observation de l'unité taxinomique et (ii) son abondance maximale suivant les années.

Unités taxinomiques	Manche Est, sud Mer du Nord	Atlantique	Méditerranée
Diatomées			
Asterionnella - Asterionellopsis	Fréquence d'observation très variable suivant les années	Maximum d'abondance diminue sur le Bassin d'Arcachon, alors que sur les autres lieux le maximum reste variable selon les années	Fréquence d'observation très variable suivant les années
Cerataulina	La fréquence d'observation est à la baisse, mais l'abondance maximale reste très variable d'une année à l'autre	La fréquence d'observation augmente dans certains lieux de l'Atlantique (*e.g.* Concarneau)	La fréquence d'observation diminue nettement
Cocconeis	Non observée	Fréquence d'observation très variable, mais dans le Pertuis-Charentais ce taxon est principalement observé avant 2000. Dans le Bassin d'Arcachon, l'abondance maximale et la fréquence d'apparition diminuent nettement	Abondance maximale et fréquence d'observation en baisse à l'ouest de la Méditerranée
Coscinodiscus-Stellarima	Fréquence d'observation et maximum d'abondance diminuent sur presque tout le littoral français		
Diploneis	Fréquence d'observation et maximum d'abondance variables selon l'année	Dans le Bassin d'Arcachon et dans le Pertuis-Charentais, l'abondance maximale observée pendant l'année diminue. Dans le bassin d'Arcachon, ceci est également accompagné d'une diminution de la fréquence d'observation	Sur la partie Est du littoral Méditerranéen, la fréquence d'observation augmente. Ceci n'est pas observé sur la partie Ouest
Ditylum	Fréquence d'observation variable suivant les années, mais l'abondance maximale semble augmenter	Fréquence d'observation et maximum d'abondance sont variables selon l'année	Ce taxon est représentatif des années après 2000 sur la partie Est du littoral Méditerranéen

Continue dans la page suivante

Table 3.4 – continuation de la page précédente

Unités taxinomiques	Manche Est, sud Mer du Nord	Atlantique	Méditerranée
Licmophora	L'apparition de ce taxon reste très variable	Dans le Bassin d'Arcachon, la fréquence d'observation et le maximum d'abondance annuelle diminuent. Sur les autres lieux, ces paramètres varient selon les années	Diminution de l'abondance maximale et de sa fréquence d'apparition
Melosira	Ce genre était principalement rencontré avant 2000, la fréquence d'observation diminue quasiment sur tout le littoral français, mais ceci n'est pas observé dans la Méditerranée		
Navicula[1]	La fréquence d'observation et l'abondance maximale varient selon les années	A la fin des années 1990 et au début des années 2000 la fréquence d'observation diminue dans certains lieux (*e.g.* Concarneau, Ouest Loscolo, Teychan)	Dans cette zone les deux paramètres diminuent
Nitzschia[2]	La fréquence d'observation et le maximum sont très variables sur ces façades		Une diminution de l'abondance maximale et de la fréquence d'occurrence est observée dans la zone Est de la Méditerranée
Pseudo-nitzschia	L'abondance et la fréquence d'observation augmentent dans cette zone	Sur ce littoral, les deux paramètres varient suivant les années. Nous noterons cependant une nette augmentation de la fréquence d'observation de ce taxon dans le bassin d'Arcachon après 2001	L'abondance maximale augmente dans les années récentes
Dinoflagellés			
Alexandrium	Dans cette zone, ce taxon est représentatif des années après 2000	Sur le reste du littoral français, la fréquence d'observation ainsi que son abondance maximale varient d'une année à l'autre	
Dinophysis	Taxon très peu observé	Dans cette zone, son abondance maximale et la fréquence d'observation varient selon les années. Sur le Bassin d'Archachon, il est peu observé de 1997 à 2001. La fréquence d'occurrence augmente par la suite	En Méditerranée, la fréquence d'observation et le maximum d'abondance varient suivant les années

Continue dans la page suivante

1. plus *Haslea-Fallacia-Petroneis-Lyrella*
2. plus *Hantzschia-Ceratoneis closterium*

Table 3.4 – continuation de la page précédente

Unités taxinomiques	Manche Est, sud Mer du Nord	Atlantique	Méditerranée
Gymnodinium-Gyrodinium	Fréquence d'observation et maximum annuel augmentent, notamment après 2001	Sur ce littoral, la fréquence d'observation de cette unité reste très variable. Cependant, le maximum annuel d'abondance semble diminuer dans certaines zones (*e.g.* Concarneau, Pertuis-Charentais, Teychan)	à l'ouest de la Méditerranée, son abondance augmente alors qu'elle semble diminuer à l'Est
Lepidodinium	Taxon non observé	Fréquence d'observation semble augmenter à Concarneau. Abondance maximale très variable	Taxon non observé
Lingulodinium	Taxon non observé	Peu observé	La fréquence d'apparition augmente à l'Est, notamment après 2001
Karlodinium	Taxon observé récemment	Taxon observé récemment à Concarneau. Très rarement observé sur le reste du littoral	
Katodinium	Fréquence d'observation qui augmente	Fréquence d'observation très variable. Ce taxon a été récemment rencontré dans le Bassin d'Arcachon	À l'ouest de la Méditerranée, la fréquence d'observation augmente
Prorocentrum	Fréquence d'observation et maximum variables selon l'année	Dans le Bassin d'Arcachon, nous constatons une augmentation de l'abondance maximale annuelle, même si la fréquence d'observation reste variable. Sur le reste du littoral, ces paramètres sont très variables suivant les années	Son abondance maximale et la fréquence d'observation diminuent à l'Est, mais restent très variable à l'Ouest. Durant les années 2011-2012, nous observons les abondances les plus élevées à Barcares
Autres			
Classe Euglenoidea	La fréquence d'apparition augmente mais l'abondance reste très variable selon l'année	Dans cette zone, la fréquence d'observation de la classe est très variable, cependant, une diminution de l'abondance maximale est constatée dans certaines zones (*e.g.* Pertuis-Charentais, Bassin d'Arcachon)	La fréquence d'observation de cette classe diminue ainsi que son abondance maximale

3.2.7.3 Analyse de la stabilité spatiale de la structure temporelle autour du compromis

La représentation des années et des unités taxinomiques de chaque tableau-lieu de surveillance sur les axes du compromis permet de discuter de la stabilité spatiale des structures temporelles. Les résultats fournis par les paramètres associés à l'ATP (cf. Table 3.3) mettent déjà en évidence que certains lieux de surveillance sont mal représentés par la structure temporelle du compromis identifiée pour leur zone. Ces lieux sont « Concarneau » et « Le Croisic », associés à la zone du sud de la Bretagne et « Villefranche » à l'Est de la Méditerranée. La Figure 3.19 montre une variabilité importante dans la position des années (gris clair) et des unités taxinomiques (gris clair) par rapport à celle du compromis (gris foncé). Malgré une interprétation graphique qui peut s'avérer difficile, il est possible de remarquer que les positions des années et des unités taxinomiques varient fortement entre le lieu de surveillance en question et le compromis, et que souvent ces positions ne restent pas dans le même « secteur » du plan du compromis. Par exemple, sur les lieux de surveillance de « Concarneau » et « Le Croisic », la différentiation des années 2011-12 est moins évidente car les taxons *Diploneis* (DIPLO) et *Amphora* (AMPHO) n'apparaissent plus comme discriminants. À Villefranche, la diminution de l'abondance de certaines unités taxinomiques telles que *Amphora* (AMPHO), *Entomoneis* (ENT) ou encore *Grammatophora* (GRAM) n'est plus observée. Néanmoins, nous continuons à observer une diminution de l'abondance de groupes tels que *Gymnodinium-Gyrodinium* (GYM), *Coscinodiscus-Stellarima* (COS) ou encore *Nitzschia-Hantzschia-Ceratoneis closterium* (NIT).

De manière générale, l'évolution des abondances du phytoplancton pour ces trois lieux de surveillance ne s'est pas toujours produite de façon homogène à l'intérieur de leurs zones respectives. Ainsi, chaque tableau fournit une information autre que celle représentée par le compromis. Pour le reste des lieux de surveillance, les résultats fournis par les paramètres des analyses triadiques partielles montrent une bonne adéquation avec la structure temporelle fournie par les compromis. La projection des années et des unités taxinomiques de chacun des tableaux sur l'axe des abscisses et des ordonnées des compromis montre globalement une stabilité des structures temporelles identifiées par les compromis (Figure B.5 et B.6 en Annexes).

3.2.8 Couplage des tableaux phytoplancton et environnement

L'objectif de cette section est de coupler les tableaux de la communauté phytoplanctonique à celle des variables environnementales et climatiques. Les variables environnementales disponibles pour cette analyse et pour l'ensemble des lieux de surveillance sont la température de l'eau, la salinité et la turbidité. L'analyse de coinertie inter-annuelle a été utilisée pour coupler les tableaux concernant le phytoplancton et les variables environnementales, et étudier la relation temporelle entre eux, *i.e.* s'il existe une co-évolution temporelle entre l'environnement et la communauté phyto-

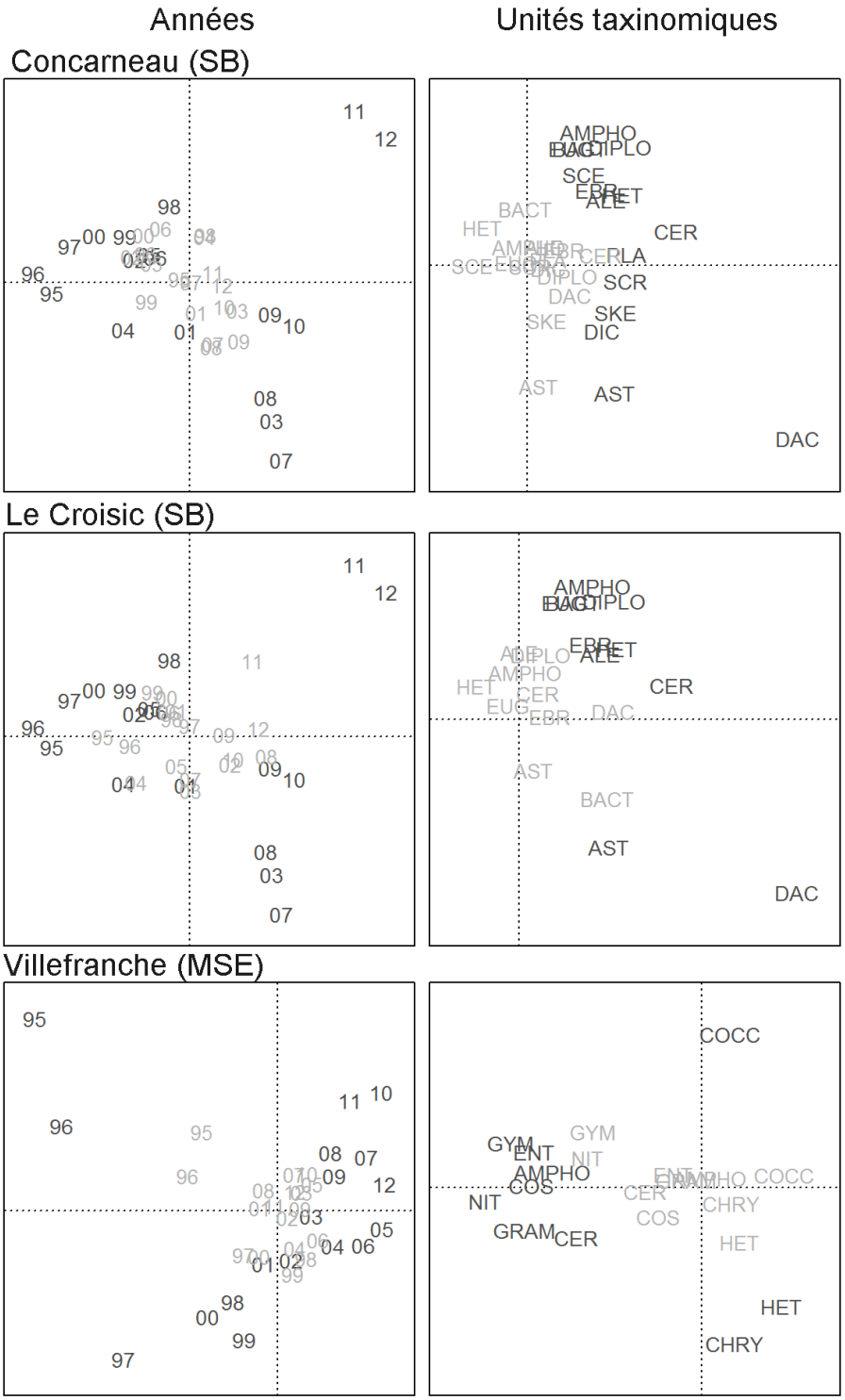

FIGURE 3.19 – Projection des lignes-années et colonnes-unités taxinomiques dans l'axe des abscisses et des ordonnées du compromis respectif à la zone pour les lieux Concarneau (SB), Le Croisic (SB) et Villefranche (MSE). En gris foncé les coordonnées des années et des unités taxinomiques du compromis et en gris clair celles des tableau-lieu de surveillance. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

planctonique (Figure 3.20). Pour cette analyse, nous avons considéré de manière individuelle les lieux de surveillance « Concarneau », « Le Croisic » et « Villefranche ».

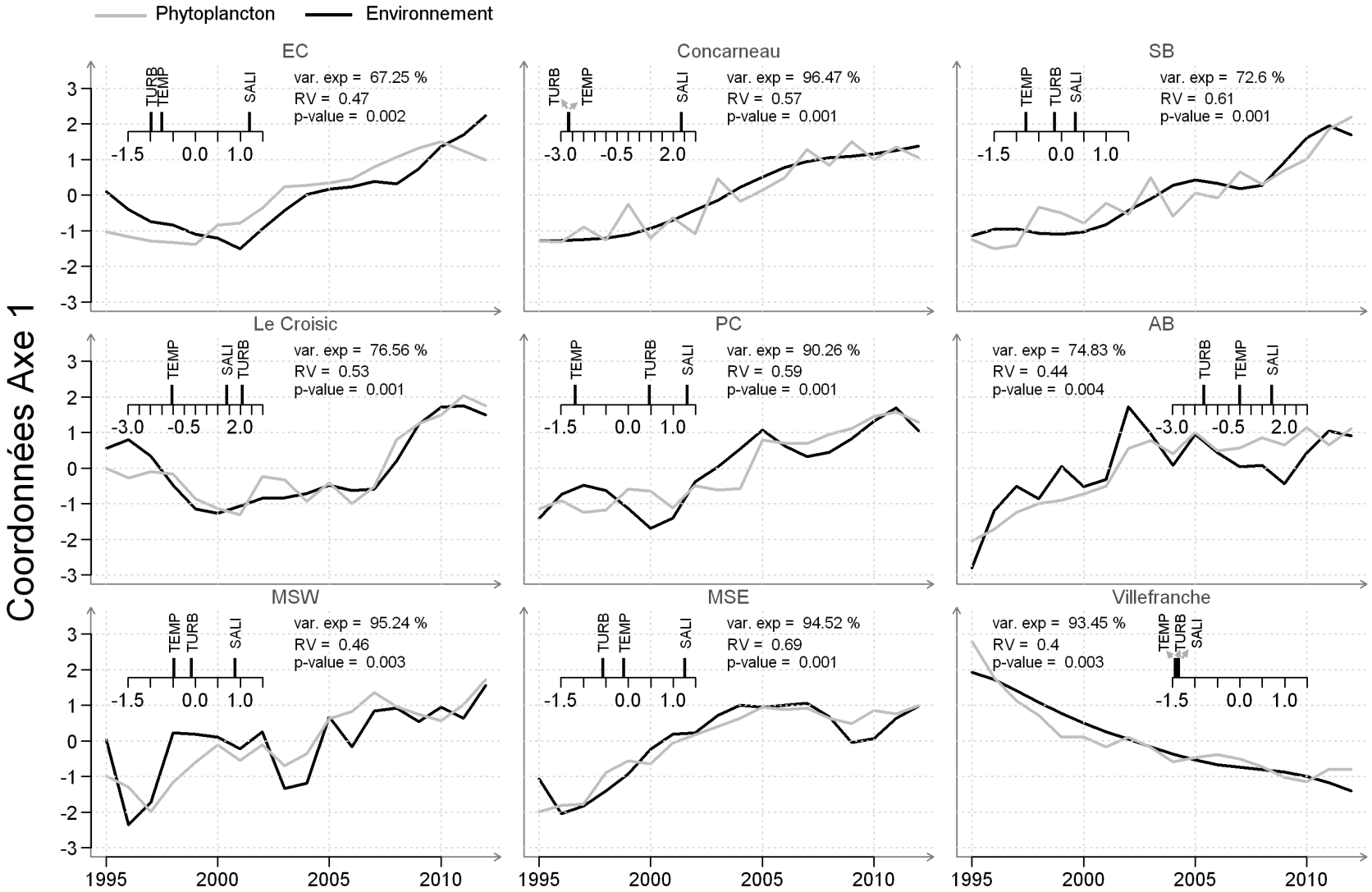

FIGURE 3.20 – Analyses de co-inertie inter-annuelle effectuées entre le tableau phytoplanctonique et celui des variables environnementales. Sont représentées les coordonnées normalisées sur l'axe des abscisses de l'analyse des centres de classe (années) du point de vue du phytoplancton (en gris) et des variables environnementales (en noir). Dans chaque graphique sont également représentées les coordonnées des variables environnementales sur l'axe des abscisses de co-inertie inter-annuelle. Trois informations supplémentaires sont apportées : (i) variance expliquée par le premier axe, (ii) coefficient de corrélation RV, (iii) valeur de p résultant du test de permutation de Monte-Carlo sur 999 permutations. Ce dernier vise à tester si les structures temporelles des deux tableaux (phytoplancton et variables environnementales) sont significativement liées, *i.e.* s'il existe bien une co-structure temporelle. TEMP - température, SALI - salinité et TURB - turbidité.

Un test de permutation de Monte-Carlo (999 permutations) permet de vérifier si les deux tableaux (environnement et phytoplancton) sont significativement liés. Pour l'ensemble des zones, le test de Monte-Carlo montre que les deux structures temporelles sont significativement liées ($p < 0{,}05$, Figure 3.20). Les coefficients de corrélation vectorielle (RV) entre les deux tableaux varient de 0,4 (Villefranche) à 0,69 (Est de la Méditerranée). La co-structure temporelle s'exprime principalement sur le premier axe, qui représente entre 67,2 et 96,4% de la variance exprimée (Figure 3.20). Sur cette Figure, sont représentées les coordonnées sur le premier axe du tableau environnement (ligne noire) et phytoplancton (ligne grise). La distance verticale qui sépare deux coordonnées correspondant à une même année est une mesure de la co-structure temporelle : plus cette distance est faible, meilleure est la co-structure. Malgré une évolution des deux structures temporelles allant globalement dans le même sens. Nous remarquerons également qu'un certain écart existe entre les deux tableaux suivant les années.

Cette analyse permet de comparer les évolutions du phytoplancton dans un contexte de changements de l'environnement. De façon générale, la salinité semble être un facteur représentant le mieux les variations du milieu. En ce qui concerne le positionnement relatif aux années des différentes unités taxinomiques, se référer aux Figures 3.17, 3.18 et 3.19. L'évolution temporelle des différentes unités taxinomiques représentée dans le compromis permet de relier cette évolution à celle de l'environnement. Par exemple, l'abondance des dinoflagellés tels que *Gymnodinium-Gyrodinium* sur le littoral Est de la Manche et le sud de la Mer du Nord est positivement liée à la salinité et négativement à la turbidité. Il en est de même à l'ouest de la Méditerranée où nous constatons également une augmentation de l'abondance des dinoflagellés tels que *Gonyaulax*, positivement liée à la salinité. Cependant, un schéma inverse s'est produit à l'Est de la Méditerranée, où l'abondance du groupe des dinoflagellés, notamment de l'unité taxinomique *Gymnodinium-Gyrodinium*, semble être négativement liée à la salinité et positivement à la turbidité.

L'analyse de co-inertie entre le phytoplancton et les indices climatiques NAO et AMO est représentée sur la Figure 3.21. Les résultats sont montrés pour l'ensemble des zones ayant une valeur de p inférieure à 0,1 (test de Monte Carlo). Les coefficients de corrélation (RV) entre les deux tableaux varient entre 0,14 et 0,25. Pour les autres zones, l'analyse conclut que ces deux tableaux ne sont pas significativement liés. Pour certaines années, des écarts importants sont observés entre les structures des communautés phytoplanctoniques et les indices climatiques.

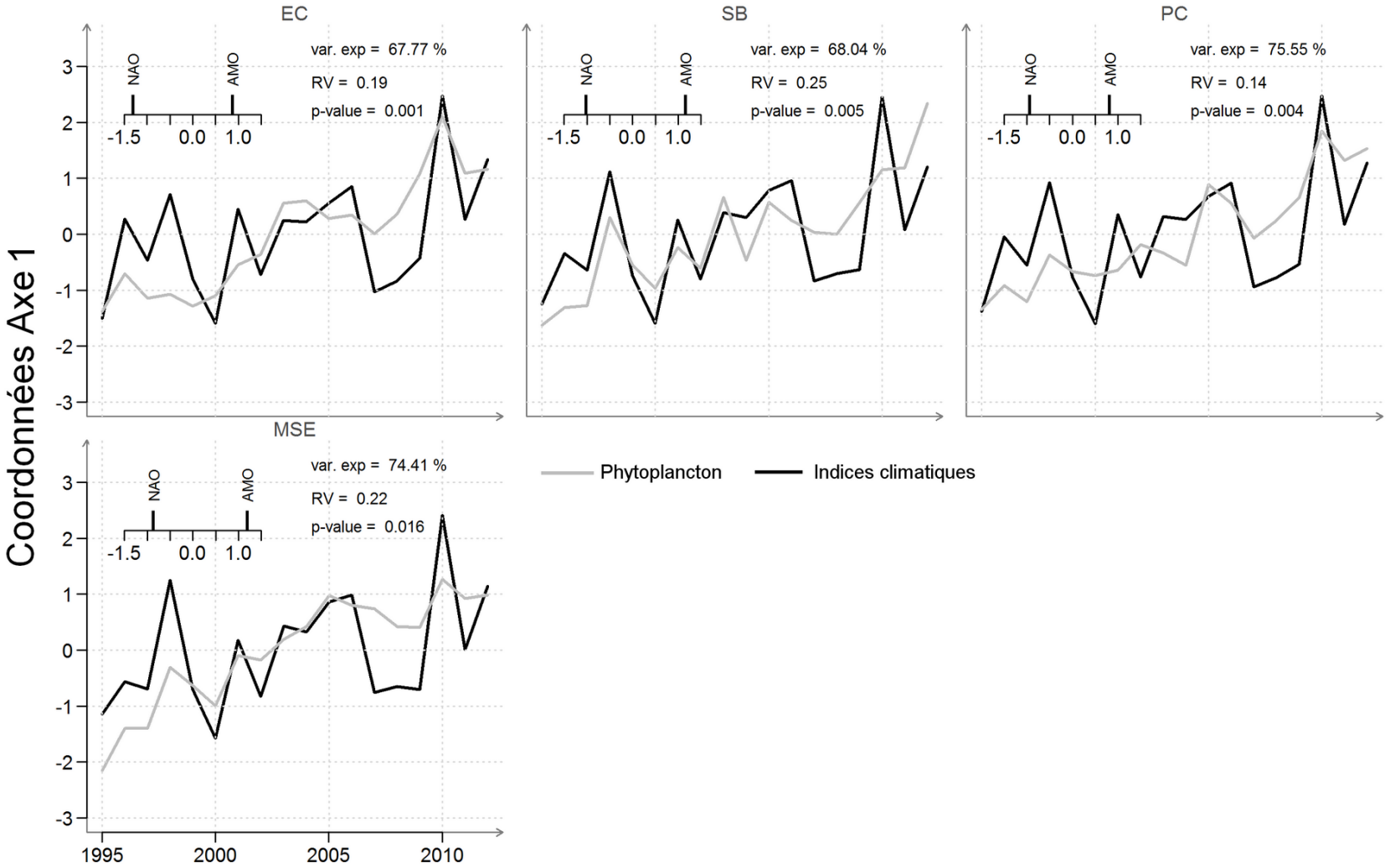

FIGURE 3.21 – Analyses de co-inertie effectuées entre le tableau phytoplanctonique et celui des indices climatiques (NAOw et AMO). Sont représentées les coordonnées normalisées sur l'axe des abscisses de l'analyse des centres de classe (années) du point de vue du phytoplancton (en gris) et des variables environnementales (en noir). Dans chaque graphique sont également représentées les coordonnées des indices climatiques sur l'axe des abscisses de co-inertie. Trois informations supplémentaires sont apportées : (i) variance expliquée par le premier axe, (ii) coefficient de corrélation RV, (iii) valeur de p résultant du test de permutation de Monte-Carlo sur 999 permutations. Ce dernier vise à tester si les deux tableaux (phytoplancton et indices climatiques) sont significativement liés. NAO - indice Oscillation Nord Atlantique (moyenne hivernale), AMO - Oscillation Multidécennale de l'Atlantique.

3.2.9 Robustesse des structures temporelles associées au phytoplancton

Malgré le travail réalisé pour regrouper les différentes espèces dans des unités taxinomiques, un biais peut encore persister. Nous avons étudié la robustesse des structures temporelles obtenues à partir de l'analyse triadique partielle. La Figure 3.22 montre les résultats recueillis dans la zone de la Manche orientale et le sud de la Mer du Nord (globalement des conclusions similaires sont obtenues pour l'ensemble des zones, Annexes B.9 – B.13). Nous pouvons remarquer que la typologie temporelle ne varie pas fortement si une unité taxinomique est enlevée. Ceci signifie que la structure dépend des changements concernant un ensemble d'unités taxinomiques et non pas d'une entité unique. De ce fait, si un effet observateur existe pour telle ou telle unité, celui-ci ne doit pas être considéré comme un facteur déterminant la structure. Par ailleurs, l'analyse effectuée au niveau de la famille diminue également l'effet observateur et son résultat indique en général une structure temporelle similaire (Figure 3.23 et Annexes B.7 et B.8).

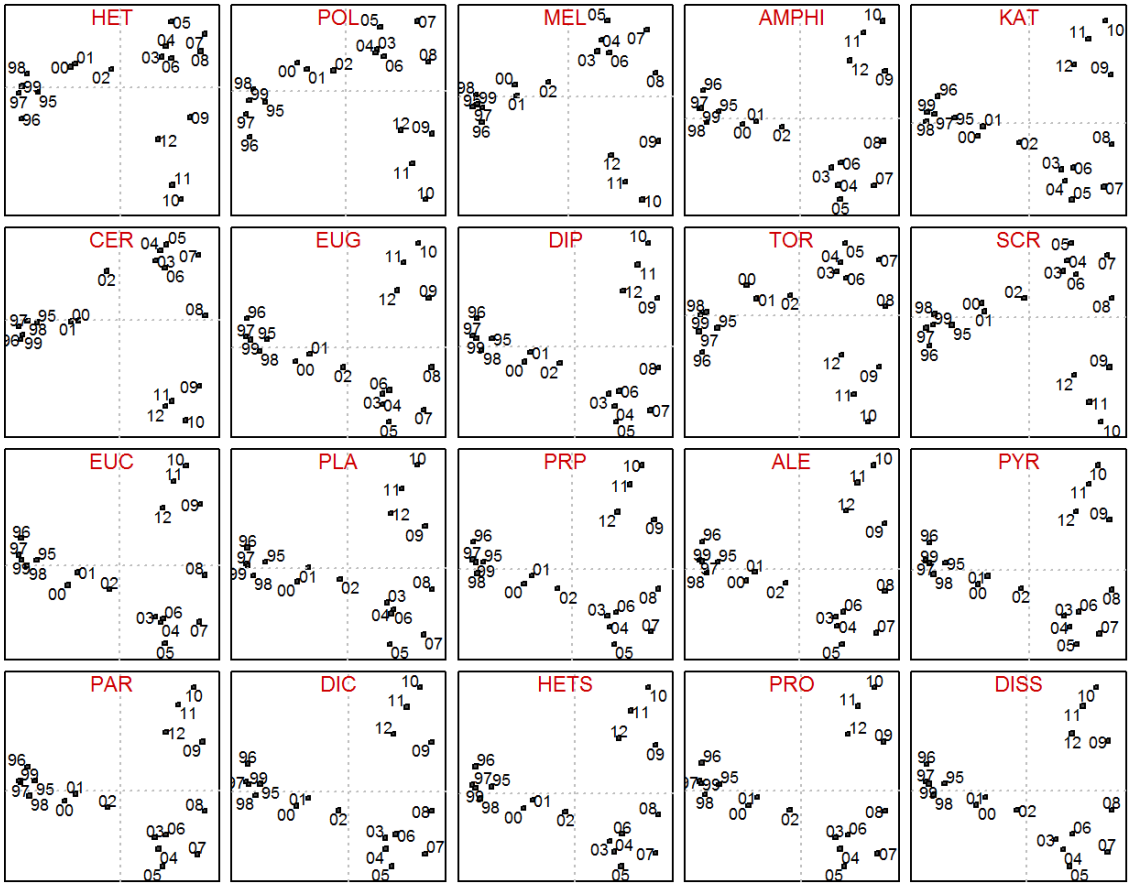

FIGURE 3.22 – Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Les unités enlevées correspondent à celles ayant des coordonnées élevées dans l'axe des abscisses et des ordonnées de l'analyse. Zone – Manche-est et sud de la Mer du Nord. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

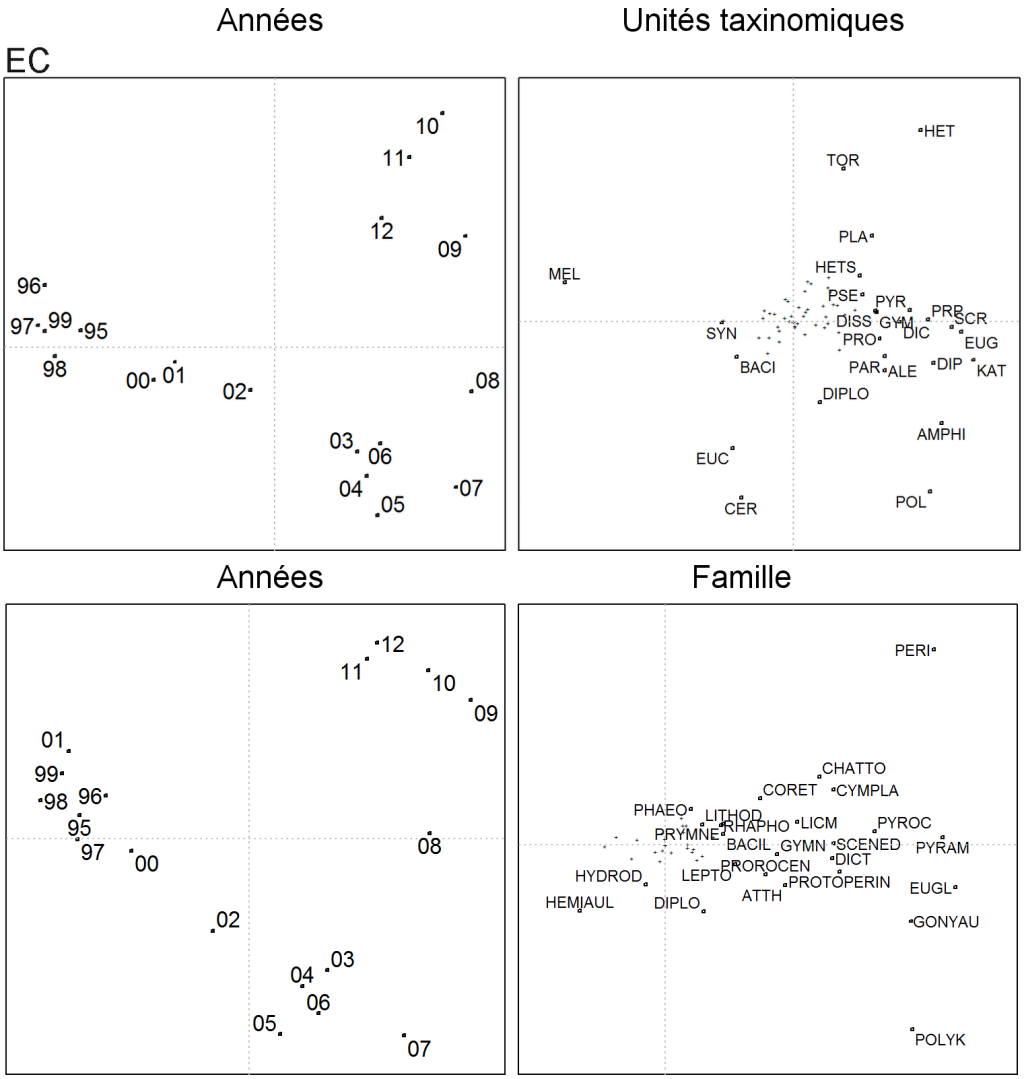

FIGURE 3.23 – Comparaison entre les résultats de l'ATP obtenus à partir des données du phytoplancton au niveau des unités taxinomiques et agrégées au niveau de la famille. Zone : Est de la Manche et sud de la Mer du Nord. Voir Table B.1 pour les codes des familles.

3.3 Discussion

3.3.1 Variabilité spatio-temporelle

Les analyses présentées dans ce chapitre ont permis d'examiner les principales caractéristiques des communautés phytoplanctoniques et tout particulièrement d'étudier les variations de sa composition au cours du temps en relation avec l'environnement. L'un des objectifs était d'étudier si les modifications observées dans la Manche sont également rencontrées sur le reste du littoral français. Les résultats ont montré la difficulté d'identifier une structure des unités taxinomiques commune à l'ensemble du littoral français et traduisant leur répartition temporelle, notamment du fait des différences quant à la composition du phytoplancton entre les différents lieux de surveillance. Ces différences ont été mises en évidence par le calcul de l'indice IndVal, qui donne une notion de la composition du phytoplancton et de sa variation dans l'espace. Ainsi, même si de nombreuses unités taxinomiques sont rencontrées tout le long du littoral français métropolitain (*e.g. Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus*), d'autres sont caractéristiques de certains lieux ou de certaines façades. Par exemple, certains genres de dinoflagellés sont caractéristiques du littoral Méditerranéen (*e.g. Ornithocercus*, *Ostreopsis*) et la présence de *Scenedesmus* est typique des zones ayant des apports importants en eau douce.

Gailhard *et al.* (2002) et David *et al.* (2012) soulignent également les différences spatiales des communautés phytoplanctoniques le long du littoral français. David *et al.* (2012) mettent en évidence que les caractéristiques géographiques des communautés phytoplanctoniques sont fortement liées à des facteurs physiques tels que la température, la salinité et la turbidité. Gailhard *et al.* (2002) identifient une typologie géographique des communautés phytoplanctoniques observées sur 17 sites d'échantillonnage sur le littoral français, confirmant le rôle prépondérant des propriétés hydrodynamiques générales des différentes régions (conditionnées par les apports fluviaux, les courants de marée ou encore le vent). Les différences entre les communautés à l'ouest de la Manche et la côte Atlantique ont été mises en relation avec les propriétés physiques de la colonne d'eau (David *et al.* 2012). Par exemple, dans la Manche, les communautés seraient dominées par les diatomées du fait des forts courants de marée entraînant un brassage vertical important (voir Figure 3.12). Dans l'Atlantique, le mélange de la colonne d'eau en hiver et sa stratification en été conduisent au schéma classique de succession diatomées/dinoflagellés développé par Margalef (voir Figure 3.13, Margalef 1978). En Méditerranée, certaines diatomées comme *Hemiaulus* sont tolérantes aux eaux plus chaudes, bien ensoleillées et pauvres en sels nutritifs, et sont par conséquent adaptées en cas de limitation chronique de ces derniers. Une autre caractéristique des certains lieux de surveillance est la présence de taxons typiquement estuariens et benthiques, ce qui met en évidence l'influence des apports en eau douce des fleuves et la remise en suspension du microphytobenthos (*e.g. Scenedesmus*, Table 3.1).

Nombreuses espèces du phytoplancton sont associées à différentes conditions environnementales indépendamment de leur phylogénie. Ceci peut notamment se révéler en étudiant les tendances sur le long terme des diverses unités taxinomiques appartenant à un même groupe phylogénétique. En effet, les résultats obtenus montrent que l'abondance de certains taxons du groupe des diatomées tend à diminuer (*e.g. Coscinodiscus-Stellarima*) alors que l'abondance d'autres augmente (*e.g. Pseudo-nitzschia*). Des patrons comme celui-ci peuvent induire des conclusions incomplètes dès lors que l'on interprète seulement les résultats à partir de regroupements tels que les diatomées ou dinoflagellés, sans analyser les variations spécifiques aux taxons (espèces, genres). Ceci renvoie à la question de l'influence de la résolution taxinomique sur l'analyse temporelle des communautés phytoplanctoniques. La « suffisance taxinomique » (en anglais *taxonomic sufficiency*) des différents groupes biologiques a fait l'objet de nombreuses études. Celles-ci visent à déterminer à quel niveau taxinomique il est possible d'observer les mêmes changements qu'à l'échelle de l'espèce. Concernant le phytoplancton, une étude menée par Carneiro *et al.* (2010) conclut que les variations temporelles observées au niveau de l'espèce ne diffèrent pas des celles obtenues à partir d'une agrégation au niveau du genre. Dans notre étude, nous avons observé qu'un regroupement des unités taxinomiques au niveau de la famille résulte en des structures temporelles similaires à celles observées au niveau du genre ou ensemble de genres (exemple Figure 3.23). Cependant, il faut souligner qu'à ce niveau, les patrons de présence/absence des unités taxinomiques peuvent être masqués. Enfin, le phytoplancton regroupe un ensemble d'espèces avec des physiologies, morphologies et fonctions très diverses et il serait imprudent d'ignorer cette diversité dans l'évaluation des variations de ce compartiment biologique.

3.3.2 Variations à long terme des unités taxinomiques du phytoplancton et relation avec les variations de l'environnement

3.3.2.1 Similitudes et différences entre les lieux de surveillance

L'ensemble des analyses effectuées sur le littoral Est de la Manche et sud de la Mer du Nord indique une variabilité importante concernant la composition du phytoplancton et des variations de l'abondance de certains groupes et d'unités taxinomiques. Cette étude a relevé trois résultats majeurs : (i) dans la communauté, les variations de l'abondance sont observées au niveau des unités taxinomiques ainsi qu'à l'échelle des groupes fonctionnels tels que les dinoflagellés, (ii) ces variations sont observées de manière répétée à l'échelle spatiale concernée par cette étude et (iii) elles apparaissent liées aux variations hydro-climatiques de ces écosystèmes côtiers. Par la suite, sept zones regroupant un ensemble de 19 lieux de surveillance ont été étudiées à l'aide d'analyses multi-tableaux. Les résultats montrent des variations des communautés sur le long terme, mais celles-ci sont différentes d'une zone à l'autre. Cependant, dans cer-

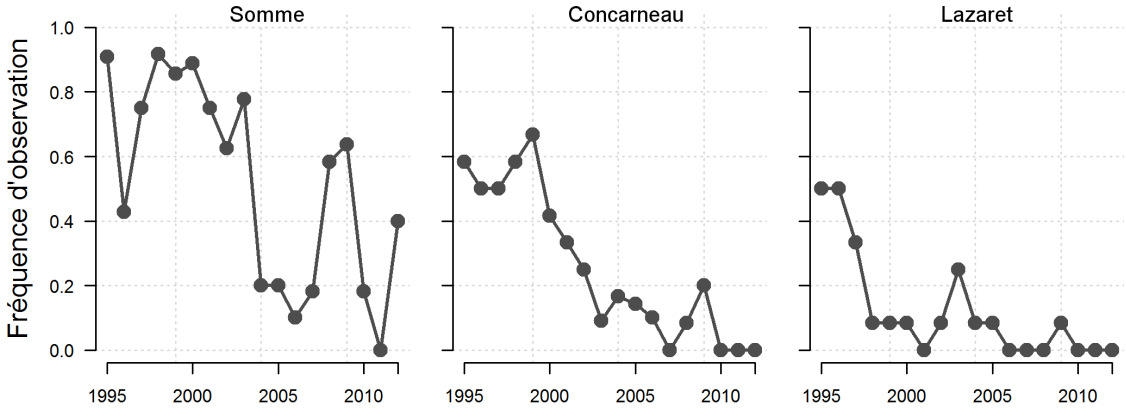

FIGURE 3.24 – Fréquence d'observation annuelle du groupe *Coscinodiscus-Stellarima* sur trois lieux de surveillance en Manche, Sud de la Bretagne et Est de la Méditerranée.

taines zones, des similitudes quant à cette structure temporelle ont pu être constatées. Par exemple, en Manche orientale, dans le Bassin d'Arcachon et sur la partie Est du littoral Méditerranéen, une évolution à peu près similaire de la structure temporelle des communautés est observée, avec 2001 comme année clé dans cette évolution. Bien que ces similitudes existent, elles n'impliquent pas toujours les mêmes unités taxinomiques. Par exemple, la participation dans la structure temporelle d'unités telles que *Lithodesmium*, *Lingulodinium* ou encore *Ditylum* n'est pas similaire entre ces zones. Certaines variations sont quant à elles semblables sur tout le littoral. Tel est le cas des diatomées comme *Coscinodiscus-Stellarima* dont la fréquence d'observation diminue pour la plupart des lieux de surveillance (Figure 3.24).

Gymnodinium-Gyrodinium constitue l'un des taxons pour lequel nous retrouvons des modifications de l'abondance sur une grande partie du littoral français. La progression de cette unité dans la Manche orientale est importante (Figure 3.25). L'augmentation en abondance de cette unité ainsi que celle d'autres unités taxinomiques comme *Protoperidinium-Peridinium*, *Prorocentrum* et *Katodinium* a contribué à une modification de la proportion diatomées/dinoflagellés dans cette zone. En effet, cette proportion qui était supérieure à 0,9 avant 2001, est passée par la suite à moins de 0,9 de manière fréquente. Sur la partie Est du littoral Méditerranéen, l'abondance de *Gymnodinium-Gyrodinium* diminue (Figure 3.25). Dans cette zone, la modification de l'abondance de ce groupe a entraîné des variations de la dominance au sein des dinoflagellés. En effet, *Gymnodinium-Gyrodinium* était le groupe dominant, alors que plus récemment d'autres unités telles que *Prorocentrum* ou *Scrippsiella*[3] dominent les dinoflagellés. Sur la côte Atlantique, le maximum d'abondance de *Gymnodinium-Gyrodinium* semble diminuer dans certaines zones telles que Concarneau, le Pertuis-Charentais ou encore dans le Bassin d'Arcachon (Figure 3.25).

3. L'unité taxinomique regroupe les genres *Scrippsiella*, *Ensiculifera*, *Pentapharsodinium* et *Bysmatrum*.

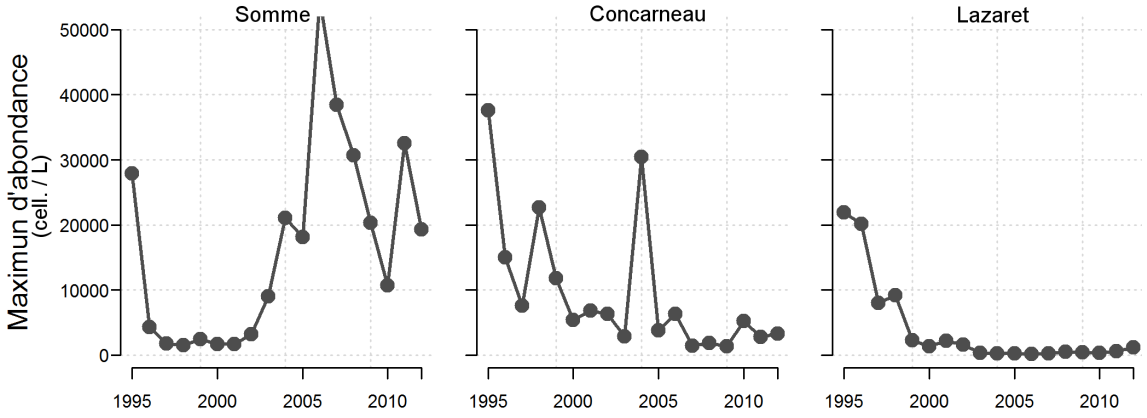

FIGURE 3.25 – Variation temporelle du maximum annuel d'abondance du groupe *Gymnodinium-Gyrodinium* sur trois lieux de surveillance en Manche, Sud de la Bretagne et Est de la Méditerranée.

3.3.2.2 Hiérarchisation des facteurs explicatifs des changements

Un examen de la littérature concernant les changements d'abondance spécifique aux différentes espèces du phytoplancton permet de mettre en évidence la complexité des mécanismes expliquant ces changements (Figure 3.26). Les principaux facteurs évoqués associent ces changements à l'augmentation de la température, la modification du cycle hydrologique et des flux des sels nutritifs vers la mer et les changements dans la configuration des vents (RABALAIS *et al.* 2009). Un facteur mis en avant pour expliquer l'augmentation de l'abondance de certaines espèces de dinoflagellés est la stratification de la colonne d'eau. Cette tendance a été observée par LETERME *et al.* (2005), LETERME *et al.* (2006) et ZHAI *et al.* (2013) dans différentes régions de l'océan Atlantique durant les 30 dernières années (*e.g.* centre de l'océan Atlantique Nord et région Nord de la Mer du Nord). Au niveau spécifique, ces variations incluent une augmentation de l'abondance de l'espèce *Neoceratium furca* (LETERME *et al.* 2005). Dans ces zones, les diatomées dominent la communauté phytoplanctonique durant la quasi-totalité de l'année alors que les dinoflagellés atteignent leur maxima entre juillet et septembre. Ce schéma saisonnier a été expliqué dans le contexte du modèle de Mandala (voir page 17) mais ce dernier a également posé les bases d'une explication à l'augmentation de l'abondance des dinoflagellés sur le long-terme. La présence des flagelles dans ces organismes leur permet une rotation et une propulsion des cellules, favorisant la circulation de l'eau à la surface de la cellule et le positionnement de celle-ci dans un environnement plus favorable dans la colonne d'eau. La vitesse de « nage » des espèces telles que *Gymnodinium catenatum* et *Lingulodinium* spp. n'est pas négligeable, et celle-ci peut varier entre 200 et 500 μm s^{-1} (voir page 68 REYNOLDS 2006). Cette caractéristique constitue un avantage adaptatif quand l'eau est stratifiée et pauvre en sels nutritifs. À l'inverse, les diatomées seraient dominantes dans des eaux turbulentes et riches en éléments nutritifs. Ainsi, dans ces études, les fluctuations d'abondance de ces deux groupes sont expliquées par des processus hydro-météorologiques qui sont

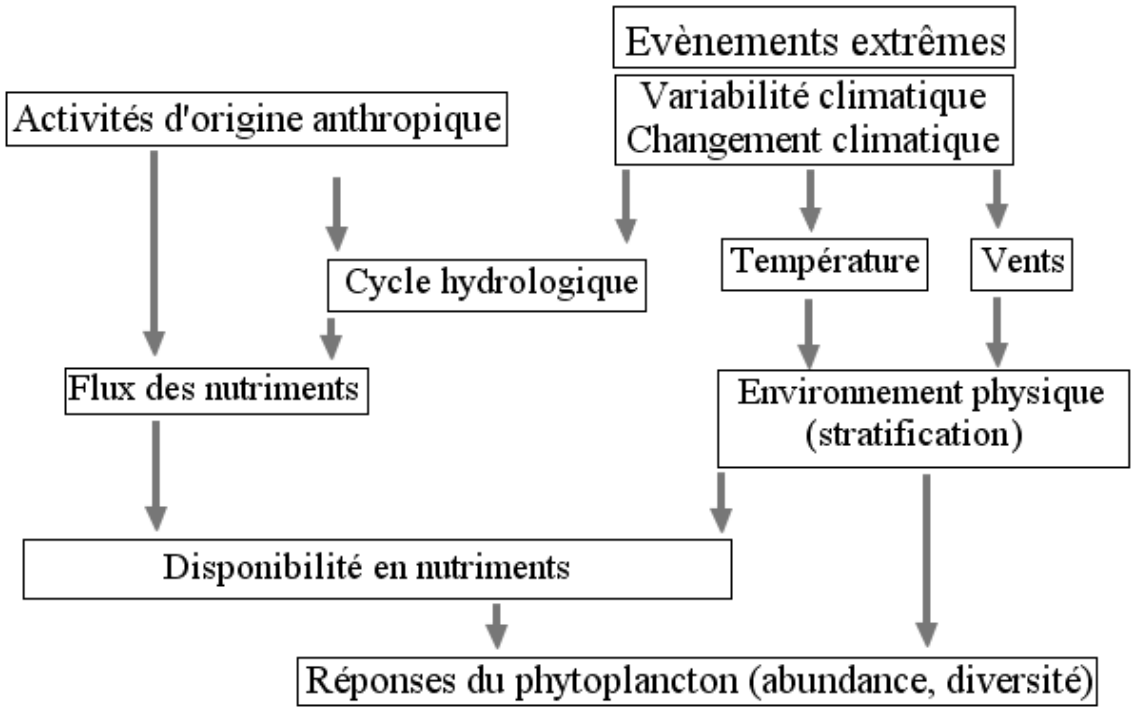

FIGURE 3.26 – Facteurs physiques et hydrologiques pouvant expliquer les variations sur le long-terme du phytoplancton. Figure adaptée de RABALAIS *et al.* (2009).

susceptibles de contrôler les paramètres physico-chimiques (turbulence et concentration en sels nutritifs) et qui affectent à leur tour la croissance du phytoplancton.

En particulier, la température de surface de la mer a été considérée comme un indicateur quantitatif de l'état physique de l'environnement marin. Des températures faibles sont associées à l'affaiblissement du gradient de stratification et à l'augmentation de la diffusion des sels nutritifs à travers la colonne d'eau, un environnement particulièrement favorable aux diatomées (ZHAI *et al.* 2013). Cette augmentation de l'abondance des dinoflagellés est associée à la hausse annuelle de la température de surface dans ces zones, et une tendance à la diminution de l'indice annuel de NAO. Ces deux processus indiquent des conditions plus favorables à la stratification. L'indice NAO est associé à la force des vents de l'ouest, et un affaiblissement de ce dernier réduit le brassage vertical de la colonne d'eau favorisant la stratification et un apport moindre d'éléments nutritifs dans les couches de surface. L'effet de la température à travers la stabilité de la colonne d'eau sur les dinoflagellés a été souligné non seulement dans un contexte d'abondance, mais également de phénologie (EDWARDS & RICHARDSON 2004).

D'autres études montrent une relation négative entre l'abondance des dinoflagellés et la température de surface de la mer (HINDER *et al.* 2012). Par exemple, HINDER *et al.* (2012) observent une augmentation de l'abondance relative des diatomées par rapport à celle des dinoflagellés depuis 1995 dans la zone nord-est de l'océan Atlantique. Ces auteurs soulignent qu'entre les années 1960 et 1980 les dinoflagellés étaient relativement plus abondants que les diatomées dans les échantillons du *Continuous Plank-*

ton Recorder (CPR), mais que cette tendance se serait inversée durant la dernière décennie. Au niveau spécifique, des taxons auparavant abondants tels que *Neoceratium furca*, *Prorocentrum* spp. et *Protoperidinium* spp. se raréfient alors que certaines diatomées comme *Thalassiosira* spp et *Pseudo-nitzschia seriata* deviennent plus abondantes (Hinder *et al.* 2012). Bien qu'une relation négative existe entre la température de surface de la mer et l'abondance des dinoflagellés, une tendance à l'augmentation des vents estivaux est également constatée, favorisant un environnement plus turbulent, ce qui pourrait expliquer la diminution des dinoflagellés. Ces exemples montrent la diversité des tendances observées dans le phytoplancton, probablement du fait d'une variation spatiale des paramètres environnementaux à l'échelle de l'océan Nord Atlantique. L'hétérogénéité spatiale des réponses physiques en relation avec l'Oscillation Nord Atlantique peut conduire à des différences quant aux réponses des compartiments biologiques (Drinkwater *et al.* 2003).

Au niveau des océans, les processus climatiques intervenant à grande échelle sont mis en avance pour expliquer les variations d'abondance. Dans les zones côtières, des processus plus locaux caractéristiques de ces zones sont évoqués afin d'expliquer les fluctuations observées au niveau du phytoplancton. Nos résultats à l'échelle de la Manche concordent avec d'autres études réalisées en zones côtières, où l'on observe une augmentation de la concentration de certains dinoflagellés (Klais *et al.* 2011 ; Widdicombe *et al.* 2010). Bien que dans nos analyses nous n'observions pas un changement de la dominance des diatomées en faveur des dinoflagellés, ceci a été observé dans le Golfe de Finlande, où la proportion de dinoflagellés est passée de 0,1 à 0,7 au cours des 30 dernières années (Klais *et al.* 2011). Ces auteurs ont émis une hypothèse selon laquelle l'expansion des dinoflagellés durant l'efflorescence printanière serait favorisée par le mélange de la colonne d'eau en hiver et la remise en suspension des kystes benthiques, suivis d'une stratification sous une fine couche de glace fondante.

L'effet de l'augmentation des apports en sels nutritifs sur les efflorescences des dinoflagellés a été amplement discuté auparavant (Hallegraeff 1993). La hausse des efflorescences des espèces telles que *Prorocentrum minimum*, *Karenia mikimotoi*[4] et *Gonyaulax polygramma* montre une relation forte avec l'augmentation des apports en éléments nutritifs provenant principalement des déchets domestiques et industriels (Hallegraeff 1993). Cependant, dans l'étude effectuée dans la Manche orientale, nous observons de façon générale une diminution de la concentration de l'azote inorganique dissous et des phosphates (avec certes une variabilité spatiale) ainsi qu'une augmentation des dinoflagellés. Cette diminution de la concentration en sels nutritifs est également évoquée par Goberville *et al.* (2010) et par l'Observatoire National de la Mer et du Littoral (ONML 2013). Dans l'étang de Thau, Collos *et al.* (2009) associent l'apparition du dinoflagellé toxique *Alexandrium catenella* à une réduction des apports en sels nutritifs (principalement des phosphates) et soulignent que leurs résultats ne confirment pas l'hypothèse selon laquelle une augmentation en sels nutri-

4. Auparavant nommée *Gymnodinium nagasakiense*

tifs conduit à la prolifération de dinoflagellés nuisibles. Anderson *et al.* (2002) mentionnent que dans la Mer intérieure de Seto (Japon) « *... [when] the waters became less eutrophic and large biomass blooms decreased, there was a shift in species composition, leading to a greater prevalence of some that are responsible for shellfish poisonings in humans, such as* Alexandrium tamarense *and* A. catenella ». Une hypothèse est que ces dinoflagellés seraient capables d'exploiter d'autres sources de sels nutritifs que celles de l'azote et du phosphore inorganique. En effet, une importante adaptation physiologique de nombreux dinoflagellés est la capacité d'acquérir l'azote à travers l'ingestion de particules ou des proies, l'utilisation de l'urée ou d'autres composants organiques azotés. Cette alimentation mixotrophe ou hétérotrophe a été reliée à la capacité de ces organismes à prospérer dans des milieux où les sels nutritifs inorganiques sont en quantité insuffisante pour répondre à leurs besoins nutritionnels (Anderson *et al.* 2002). Concernant les limitations potentielles en sels nutritifs, Guiselin (2010) évoque que dans la Manche orientale le silice est le principal élément nutritif pouvant limiter la croissance du phytoplancton, mais que le phosphore est limitant d'octobre à avril et l'azote le serait entre mai et septembre. *Gymnodinium* sp., un genre abondant dans cette zone à la fin du printemps et en été, a été retrouvé par Guiselin (2010) comme associé à des conditions pauvres en sels nutritifs inorganiques mais riches en matière organique.

D'autres espèces sont également capables d'exploiter des conditions où les sels nutritifs sont potentiellement limités. Par exemple, des résultats d'expérimentations indiquent une possible utilisation de sources organiques d'azote par *Pseudo-nitzschia delicatissima* sous une faible disponibilité en nitrate et ammonium (Loureiro *et al.* 2009). L'abondance de la diatomée *Pseudo-nizschia* semble augmenter dans plusieurs zones dont la Manche, le Bassin d'Arcachon et la partie Est du littoral Méditerranéen. Ce taxon est particulièrement étudié car nombre d'espèces appartenant à ce genre sont capables de produire des toxines neurologiques dites « amnésiantes » pouvant provoquer une intoxication chez l'humain après la consommation de coquillages contaminés. Dans les zones côtières de la Belgique, Muylaert *et al.* (2006) soulignent l'apparition d'espèces de *Pseudo-nitzschia* dans les communautés printanières et estivales, une apparition nouvelle par rapport à l'étude précédente de Rousseau *et al.* (2002). Ces résultats soulignent également l'importance de considérer les sels nutritifs organiques dans l'étude de la dynamique de certaines populations de microalgues.

Des diatomées telles que *Coscinodisus-Stellarima* semblent diminuer sur la plupart des lieux de surveillance. Tout particulièrement, une espèce identifiée en Manche orientale et dans le sud de la mer du Nord est *Coscinodiscus wailesii*, citée comme étant une espèce non indigène des côtes européennes (Edwards *et al.* 2001 ; Nehring 1998a). Durant l'hiver de 1977, une efflorescence de celle-ci [5] a provoqué l'obstruction de filets de pêche dans le sud de la Manche (Robinson *et al.* 1980). Nos résultats sont similaires avec ceux d'une étude menée par Gómez & Souissi (2010) dans la Manche orientale. Ces auteurs signalent une diminution de l'abondance de ce taxon après 2001

5. Identifiée à l'époque comme *Coscinodiscus nobilis* (voir Rincé & Paulmier 1986).

(année de son maximum). Cette diatomée a été favorisée par les apports importants en eau douce durant l'année 2001, contrairement aux années qui ont suivi, avec des hivers plus secs, la force du vent réduite d'environ 30 à 40% et une moindre contribution des vents d'ouest (Gómez & Souissi 2010 ; Goberville *et al.* 2010).

L'augmentation des dinoflagellés observée en Manche orientale et sud de la Mer du Nord peut être reliée à une diminution des concentrations en sels nutritifs. Concernant l'augmentation de ce groupe dans l'océan nord Atlantique, l'une des hypothèses évoquées est qu'une modification de la turbulence rendrait la colonne d'eau plus stable et aurait pour conséquence une diminution de la concentration en sels nutritifs. Cette situation se produirait plus récemment et de façon exacerbée à cause de l'augmentation de la température de surface de l'eau et d'une diminution des vents. Des variations similaires sont rencontrées en Manche orientale (Goberville *et al.* 2010), mais une stratification de la colonne d'eau dans cette zone ne semble pas être une cause plausible de l'augmentation des dinoflagellés étant donné le mélange important de la colonne d'eau par les forts courants de marée. Cependant, en Méditerranée, Collos *et al.* (2009) évoquent l'augmentation de la température observée dans leur étude comme un facteur pouvant agir de façon indirecte sur *Alexandrium catenella* par le biais de la stabilité de la colonne d'eau. À cet égard, une stratification plus importante a été observée en été sur la partie Est du littoral Méditerranéen (Vandromme 2010). Dans cette zone, les mesures de température ne révèlent pas une tendance significative vers l'augmentation à Lazaret ou à Anse de Carteau (résultats du DLM, voir également position du paramètre TEMP dans la Figure 3.20). À l'inverse, à Villefranche le niveau moyen de la température s'est incrémenté d'environ 0,8°C entre 1995 et 2012. Malgré ces différences, une tendance vers la diminution de l'abondance des dinoflagellés est observée sur ces trois lieux de surveillance. Au delà de la stabilité de la colonne d'eau, d'autres facteurs peuvent avoir une influence sur ces fluctuations d'abondance des dinoflagellés, plus particulièrement les interactions zooplancton-phytoplancton.

L'un des changements révélés par cette étude concerne l'augmentation de la salinité sur une grande partie du littoral français. Des résultats similaires sont évoqués par Goberville *et al.* (2010) et Vandromme (2010). Toutefois, l'augmentation de la salinité n'est probablement pas un facteur influençant de forme directe les changements observés du phytplancton, car les espèces analysées sont majoritairement côtières et adaptées aux fluctuations de salinité observées. Cependant, cette augmentation est le reflet d'autres variations telles que celles concernant les précipitations et les apports en sels nutritifs des rivières (Figure B.1). La diminution des précipitations en France à été soulignée dans d'autres études (Goberville *et al.* 2010 ; Philandras *et al.* 2011 ; Vandromme 2010). Des corrélations significatives ont été trouvées auparavant entre l'indice climatique NAO et les précipitations (Philandras *et al.* 2011). Concernant l'indice climatique AMO, celui-ci est principalement relié a des fluctuations de la température de surface de la mer. Particulièrement en Europe, des été plus chauds ont lieu durant des phases positives de l'indice AMO. La corrélation rencontrée entre la structure des tableaux du phytoplancton et ceux des indices climatiques

montrent l'effet de ces derniers sur ce compartiment biologique à travers des variables comme les précipitations, les débits, les apports en sels nutritifs, et la température. Néanmoins, l'absence de corrélation dans certains lieux de surveillance indique que certains facteurs (*e.g.* température) peuvent être plus influencés par des mécanismes locaux étant donné la proximité des lieux de surveillance de la côte.

A côté des mécanismes abiotiques, il y a des mécanismes biotiques qui peuvent jouer un rôle sur les modifications d'abondance du phytoplancton. Sur la partie Est du littoral Méditerranéen, Vandromme (2010) souligne un changement important de la communauté du zooplancton, caractérisé par une plus forte abondance à partir des années 2000, ce qui coïncide avec la structure temporelle observée dans cette zone concernant le phytoplancton. Vandromme (2010) évoque l'hypothèse selon laquelle l'augmentation du mélange de la colonne d'eau en hiver favorise la reconstitution des sels nutritifs (principalement des nitrates), l'efflorescence printanière et à son tour, la concentration du zooplancton. Cependant, il observe également une diminution sur le long terme de la concentration en chlorophylle *a*, indiquant un fort contrôle de type « top-down ». Ainsi, la forte concentration des organismes filtreurs et des copépodes après 2000 (Vandromme 2010) pourrait expliquer le déclin de l'abondance du phytoplancton.

Enfin, les différentes espèces qui composent le phytoplancton sont capables d'interagir entre elles. Les variations d'abondance opposées des différents taxons peuvent également être le résultat des interactions entre ceux-ci. En Méditerranée, Collos *et al.* (2009) évoquent la possibilité d'une interaction négative entre *Skeletonema costatum* dont l'abondance diminue et *Alexandrium catenella* et les picocyanobactéries récemment plus abondantes. Nos résultats à l'ouest de la Méditerranée sont similaires à ceux présentés par Collos *et al.* (2009) quant à l'abondance de *Skeletonema costatum*. Ces auteurs évoquent la diminution de phosphore soluble réactif comme cause de la baisse de l'abondance de *Skeletonema costatum* entre le printemps et l'automne. Face à cette diminution de phosphore, *Skeletonema costatum* pourrait être en désavantage compétitif, et les picocyanobactéries plus compétitives dans ces conditions auraient remplacé *Skeletonema costatum*.

3.3.3 Conclusions et perspectives

L'objectif de ce chapitre était de décrire les variations à long-terme de la diversité du phytoplancton à travers plusieurs échelles d'organisation de la communauté et à différentes échelles spatiales. La première étape a consisté a décrire ces variations temporelles de l'abondance dans la zone de la Manche orientale et le sud de la Mer du Nord. Cette étude a permis également d'appliquer un cadre méthodologique afin d'identifier ces modifications et leur relation avec l'environnement abiotique. La seconde étape a élargi l'analyse à tout le littoral français afin de déterminer si les fluctuations temporelles observées en Manche-Mer du Nord étaient également rencontrées sur le reste du littoral français.

Notre étude révèle que les tendances à long terme observées au sein du phytoplancton ne sont en général pas communes dans les différentes zones du littoral français, indiquant que les facteurs influençant ces changements peuvent avoir une forte composante locale ou régionale, caractéristique des écosystèmes côtiers en général. Cloern & Jassby (2008) soulignent qu'à l'interface de la terre et de la mer, le seul effet du changement climatique d'origine anthropique est plus difficile à identifier, et qu'il est mélangé aux effets des processus intervenant à l'échelle locale comme les manipulations hydrauliques, l'introduction d'espèces, les activités d'aquaculture, de la pêche ou encore l'enrichissement en sels nutritifs. Ainsi, les systèmes d'observation seraient capables de détecter la réponse intégrée des changements intervenant à grande échelle et à l'échelle locale, mais la différenciation entre un changement et l'autre nécessite une compréhension plus approfondie des mécanismes forçant les variations environnementales. Indépendamment des variations spécifiques aux communautés phytoplanctoniques, l'instabilité temporelle de ce compartiment biologique peut être le reflet des perturbations de l'habitat.

La relation spécifique entre les taxons et l'environnement permettrait de mieux comprendre comment les différentes espèces répondent aux changements environnementaux. Le rôle de paramètres environnementaux peut être examiné en intégrant une autre approche de la diversité : la niche écologique. Cette approche devrait notamment permettre l'identification des conditions environnementales où les différentes unités taxinomiques sont observées, de la relation entre celles-ci, et d'aborder des notions écologiques telles que la tolérance et la marginalité. Elle sera utilisée dans le chapitre suivant sur un ensemble d'unités du phytoplancton.

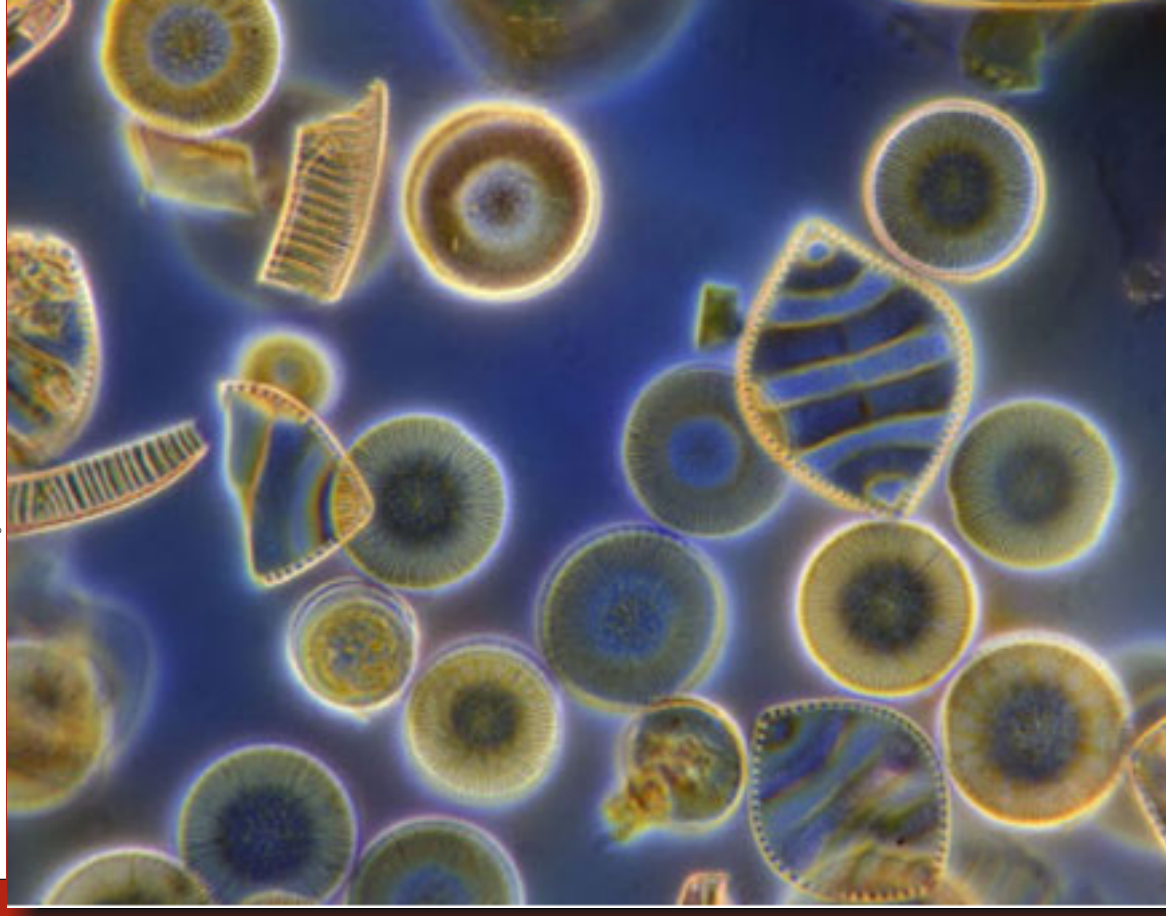

Photo : Harold Taylor

Chapitre 4

CONTENU DU CHAPITRE

Niches écologiques réalisées des unités taxinomiques du phytoplancton

– Ce chapitre présente la description des niches écologiques des 35 unités taxinomiques du phytoplancton. Cette étude s'appuie sur l'analyse OMI et d'une estimation du noyau de densité décrits auparavant.
– La première section de ce chapitre constitue l'article scientifique *Assessing phytoplankton realized niches using a French National Phytoplankton Monitoring Network* soumis dans la revue *Estuaries, Coastal and Shelf Science*. La section suivante présente un complément des analyses effectuées sur la niche, abordant notamment l'influence de la résolution taxinomique dans la définition de la niche, la caractérisation de l'espace environnementale occupé par les unités taxinomiques ainsi que la contribution des différentes zones d'étude à la caractérisation de la niche.

Niches écologiques réalisées des unités taxinomiques du phytoplancton

4.1 Article 2 : Estimation de la niche écologique réalisée des unités phytoplanctoniques

Hernández-Fariñas, T., Bacher, C., Soudant, D., Belin, C., Barillé, L. Soumis à *Estuaries, Coastal and Shelf Science*.

Résumé

Contexte Le phytoplancton est sensible aux changements des conditions environnementales, y compris les changements d'origine anthropique. Les variations observées au niveau de la communauté concernent non seulement sa biomasse totale, mais également sa composition spécifique. Les espèces qui forment ce compartiment biologique occupent un espace environnemental déterminé. Ce dernier est défini comme l'ensemble des conditions environnementales où une espèce est capable de subsister, c'est-à-dire, sa niche écologique. Afin de comprendre la structure de la communauté, une approche consiste à définir quantitativement la niche écologique de chaque espèce. Ce deuxième article scientifique s'inscrit dans la continuité du chapitre précédent en se focalisant sur l'influence des variables environnementales sur le phytoplancton.

Objectif Cette étude vise à analyser la niche réalisée de certains groupes phytoplanctoniques à partir des données issues du Réseau d'Observation et de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY). Pour cela, nous utilisons le concept de niche écologique défini par Hutchinson (1957). Le cadre méthodologique développé et adopté dans cette étude fournit des informations sur la position et largeur de la niche écologique, et permet d'étudier la relation entre les différentes unités taxinomiques par le biais d'une mesure de chevauchement.

Localisation Afin d'estimer la niche réalisée des différents groupes du phytoplancton, nous avons regroupé des données sur trois zones géographiques : l'Est de la Manche et Sud de la Mer du Nord, la Baie de Quiberon et le Bassin d'Arcachon. Le choix de ces zones géographiques a permis d'avoir (i) un gradient des conditions environnementales où le phytoplancton a été échantillonné et (ii) un choix des variables abiotiques plus large pour la définition de l'espace environnemental occupé.

Échelle temporelle Période d'étude comprise entre 1999 et 2012.

Méthodes La méthode Outlying Mean Index (OMI) ainsi que la méthode de noyau de densité ont été utilisées dans cette étude. Ces méthodes permettent de résumer l'es-

pace environnemental multidimensionnel et de caractériser la niche écologique d'une unité taxinomique à partir de sa marginalité, sa tolérance et les chevauchements avec les niches des autres unités taxinomiques. De plus, la relation entre ces différents paramètres de la niche écologique est abordée.

Résultats La niche réalisée de 35 unités taxinomiques du phytoplancton a été décrite à partir de leur marginalité et leur tolérance. Cette dernière permet de définir des unités généralistes (*e.g. Skeletonema*) ou spécialistes (*e.g. Dactyliosolen*). Les unités taxonomiques non marginales peuvent être généralistes ou spécialistes alors que toutes les unités marginales sont spécialistes. Le chevauchement entre les niches des unités taxinomiques a permis d'identifier un schéma de la structure de la communauté.

Conclusions principales L'intégration de l'analyse OMI et l'estimation du noyau de densité a fourni (i) des informations sur la marginalité et la tolérance des unités taxinomiques, (ii) des indications sur le rôle des variables environnementales dans la différentiation de la niche et (iii) des mesures de l'espace partagé entre les unités taxinomiques. En utilisant ces paramètres, nous avons caractérisé la niche réalisée de chacune des 35 unités taxinomiques du phytoplancton. Enfin, nous discutons le rôle potentiel des différents paramètres de la niche pour expliquer les variations d'abondance présentes et futures dans les communautés du phytoplancton.

Mots-clés phytoplancton, environnement, niche, marginalité, tolérance, noyau de densité, outlying mean index.

Article 2

Assessing phytoplankton realized niches using a French National Phytoplankton Monitoring Network

Hernández-Fariñas, T.
Ifremer/DYNECO-VIGIES

Bacher, C.
Ifremer/DYNECO-BENTHOS
Soudant, D.
Ifremer/DYNECO-VIGIES
Belin, C.
Ifremer/DYNECO-VIGIES
Barillé, L.
Université de Nantes/Mer
Molécules Santé

Relating environmental factors to species is a fundamental step in a better understanding of the community structure, the spatial and temporal dynamics of populations and how species may respond to environmental changes. In this paper, we used phytoplankton occurrence data, from a French national phytoplankton monitoring network, and environmental variables with the aim of characterizing the realized ecological niches of phytoplankton groups. We selected 35 phytoplankton taxa representing the most important taxa in terms of occurrence frequency and abundance along the French coast of the eastern English Channel, the Southern Bight of the North Sea and the Atlantic Ocean. We show that environmental variables such as nutrient concentration, water temperature, irradiance and turbidity can be considered key factors controlling phytoplankton dynamics and influencing the community structure. By using a statistical framework based on an ordination technique the community structure was analyzed and interpreted in terms of niche overlap, marginality and tolerance. The most marginal taxon was *Dactyliosolen* and the most tolerant was *Skeletonema*. Non-marginal taxonomic units could be generalist and specialist, while marginal taxa were rather specialist. Specialist and marginal taxa globally showed lower values of overlap.

4.1.1 Introduction

Understanding relationships between species and the environment have always been a central goal and a challenge for many studies in ecology (Araújo & Guisan 2006; Guisan & Thuiller 2005). It is expected that environmental modifications resulting from human activities will impact the community structure by modulating species interactions and functional traits and therefore how the ecosystem functions. Thus, understanding the influence of environmental parameters on the abundance, the distribution of species and the community structure may contribute to a better understanding of species responses to future environmental changes.

In marine ecosystems, phytoplankton constitutes the base of food web, and its specific composition determines the pathways and efficiencies of the energy transfer to higher trophic levels (Cloern & Dufford 2005). In addition, several species of phytoplankton have been linked to toxic events affecting marine wildlife, human health and activities such as fisheries and aquaculture (Lefebvre *et al.* 2002; Sellner *et al.* 2003). Phytoplankton is sensitive to environmental changes and modifications in the community composition, the species abundances and the phenology may impact the functioning of marine ecosystems (Edwards & Richardson 2004; Hays *et al.* 2005). Eutrophication processes may enhance primary production and led to hypoxic zones in coastal ecosystems (Diaz & Rosenberg 2008). Global warming is expected to impact the geographical distribution of phytoplankton species and led to modifications on diversity (Thomas *et al.* 2012).

An interesting approach to assess the environmental influence on phytoplankton species and community structure is to define the ecological niche of species. Hutchinson (1957) defined the niche as the space of environmental conditions in which a species is able to persist. Thereby, all the environmental factors essential to the existence of a species may be considered as the axes of a multidimensional coordinate system. The space the species is occupying within this coordinate system represents a hypervolume, which is also known as its fundamental niche. The fundamental niche described the potential space occupied by a

species when biotic interactions are not taken into account. The term "realized niche" relates to the portion of the fundamental niche in which a species has a positive growth constrained by the effect of competition or other biotic interactions such as predation (Pearman *et al.* 2008). Thus, the observed patterns of species distribution would reflect their realized niche but not necessarily all the potential space that a species could occupy. However, it is still debated to what extent species occupy their fundamental niche. Concerning phytoplankton, laboratory work under controlled conditions provides information on the fundamental niche of phytoplankton species (Litchman & Klausmeier 2008; Litchman *et al.* 2007) while in the field, the realized niche results from environmental factors varying continuously and interacting between each other. Thus, the realized niche may differ significantly from that constructed from lab-based experiments (Grüner *et al.* 2011).

Different measures of niche characteristics have been suggested in order to describe the variability of species responses to abiotic and biotic environmental conditions (Dolédec *et al.* 2000). Niche position and niche breadth have been applied for example, to separate niches of invasive plant species based on climate, landscape and human-pressure factors (Thuiller *et al.* 2012). The multidimensional space shared by two or more species called niche overlap (Geange *et al.* 2011; Mouillot *et al.* 2005) has been widely used to investigate resource partitioning (Schoener 1968) and, more recently, to compare the space occupied by native and non-native populations of invasive species (Broennimann *et al.* 2007). A range of methods has already been used to determine species niches and to assess niche differences. These approaches typically involve ordination (Broennimann *et al.* 2007; Dolédec *et al.* 2000; Grüner *et al.* 2011) and species distribution modeling techniques (SDM) (Irwin *et al.* 2012). Ordination techniques, in particular, can be used to summarize multivariate environmental data and relate species occurrences to the environment by constructing synthetic axes estimated from the environmental data (Broennimann *et al.* 2012). Some of these have a good performance in describing either unimodal or linear response curves between species and their environment (Dolédec *et al.* 2000). Furthermore, Broen-

nimann *et al.* (2012) compared different statistical methods to quantify the overlap between any taxonomical, geographical or temporal group of organisms occurrences and concluded that ordination techniques seem to be more suitable to investigate niche overlap. While several approaches have been used to estimate the realized niche of phytoplankton species from environmental data, all these studies addressed the influence of key factors such as temperature, salinity, irradiance and macronutrients on the estimated niches of phytoplankton (Gebühr *et al.* 2009; Grüner *et al.* 2011; Irwin *et al.* 2012; Litchman *et al.* 2012).

Different types of data can be used for niche analyses (Geange *et al.* 2011; Irwin *et al.* 2012; Mouillot *et al.* 2005). For phytoplankton species, niche characteristics have already been studied using abundance-oriented methods (Gebühr *et al.* 2009; Heino & Soininen 2006) among others. Furthermore, multiscale approaches are regarded as an important feature in studies of niche dynamics (Pearman *et al.* 2008). In this context, long-term phytoplankton monitoring networks provide a large amount of information in terms of community composition, abundance and conditions in which microphytoplankton species occur, covering both spatial and temporal scales. To our knowledge, only two well-known datasets, *i.e.* Helgoland Roads and Continuous Plankton Recorder monitoring surveys, have been analyzed very recently with respect to niche estimation of marine phytoplankton (Gebühr *et al.* 2009; Grüner *et al.* 2011; Irwin *et al.* 2012). The French Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network (REPHY) which is implemented and managed by the French Institute for the Exploitation of the Sea (IFREMER), studies i) the spatial and temporal variability of phytoplankton communities along the French coast and ii) the potential phycotoxin-producing species and their relationships with toxic shellfish outbreaks. Since 1987, this network has collected information on phytoplankton communities and currently provides a large database covering numerous sites with different hydrogralogical characteristics.

In the present study, we analyze the realized niche of some phytoplankton groups based on the REPHY using an ordination method. We adopt a statistical framework to characterize the ecological niche of phytoplankton units and assess

the main environmental factors shaping the community structure. This provides information about niche position and breadth and enables further assessment of the relationships between taxa through a niche overlap metric. Here we discuss the potential role of the different niche parameters in explaining present and future variations in phytoplankton communities.

4.1.2 Materials and methods

4.1.2.1 Phytoplankton and environmental datasets

Since 1987, the REPHY has been acquiring information on phytoplankton communities along the French coast. Phytoplankton samples were acquired from fortnightly to a monthly frequency and together with measurements of water temperature (°C), salinity (measured using the Practical Salinity Scale), turbidity (NTU) and inorganic nutrient concentrations (dissolved inorganic nitrogen, silicates and phosphates, μmol L^{-1}). However, as measurements of inorganic nutrient concentrations were initiated between 1996 and 1999 for Atlantic coast sites, this study covers the data collected during the period 1999-2012. For this period, the percentages of missing values per variable are: temperature (1.6%), salinity (1.2%), turbidity (2.2%), dissolved inorganic nitrogen (11.2%), silicates (7.7%) and phosphates (6.6%). The photosynthetically active radiation (PAR, W m^{-2}) was obtained with the ARPEGE model (Météo France) and the daily PAR was cumulated over five days before the phytoplankton sampling date.

The analysis was performed with 35 taxonomic units, which represent the most important taxa in terms of occurrence frequency and abundance (Table 4.1). Each taxonomic unit was defined as a group of species or genera. Such grouping aims to overcome difficulties of identification between some species or genera using optical microscopy. For example, during the identification process, some species might be aggregated into taxonomic groups (*e.g. Protoperidinium* - *Peridinium* group, PRP) to avoid identification errors when the differ-

entiation between species and genus becomes difficult with optical microscopy. Some of these groups correspond to the taxonomic units extracted from the REPHY database. In addition, variations in taxonomic identification may arise due to changes in either taxonomists or training. Thus, grouping species or genera into taxonomic units was also necessary to guarantee the taxonomic homogeneity of the data over time and between different sampling sites. For further details on the sampling and processing of phytoplankton and environmental variables, see Aminot & Kérouel (2004, 2007), Belin & Neaud-Masson (2012), and Hernández-Fariñas *et al.* (2014).

4.1.2.2 Study area

The study includes three geographical zones along the French coast of the eastern English Channel, the Southern Bight of the North Sea and the Atlantic Ocean (Fig. 4.1). Two sampling sites are located in the eastern English Channel ("Somme" and "Boulogne") and one in the Southern Bight of the North Sea ("Dunkerque") (Fig. 4.1A). These areas are characterized by a large tidal range (between 3 and 9 m) and are under the influence of freshwater inputs from the Seine, Somme and other rivers (Table 4.2, Lefebvre *et al.* 2011). During the spring period, this zone is also prone to recurrent proliferations of the foaming and noxious prymnesiophyte *Phaeocystis globosa*. In these areas, microphytoplankton communities are mainly dominated by diatoms and by *P. globosa* from March to May (Hernández-Fariñas *et al.* 2014).

Along the French coast at the Atlantic Ocean, there were three sampling stations ("Men er Roue", "Ouest Loscolo" and "Teychan", Fig. 4.1B, 4.1C, Table 4.2). The station "Men er Roue" is located in the Quiberon Bay, a zone protected from the open sea by the Quiberon peninsula and Houat Island. The sampling site of "Ouest Loscolo", in Vilaine Bay, is under the direct influence of the Vilaine River (Table 4.2). The tidal range varies from 2.5 to 5 m (Vested *et al.* 2013). In this zone, freshwater influence is also provided by the Loire river (mean

Table 4.1: List of the 35 phytoplankton taxonomic units used for the niche analysis.

Group	Code	Species
Diatoms	AST	*Asterionella* sp, *A. formosa*, *Asterionellopsis* sp, mainly *A. glacialis*, *Asteroplanus*, *A. karianus*
	BID	*Biddulphia* sp, mainly *B. rhombus*, *Trigonium alternans*
	CER	*Cerataulina* sp, mainly *C. pelagica*
	CHA	*Chaetoceros* sp, *C. affinis*, *C. castracanei*, *C. curvisetus*, *C. danicus*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. densus*, *C. didymus*, *C. fragilis*, *C. lorenzianus*, *C. peruvianus*, *C. protuberans*, *C. pseudocurvisetus*, *C. rostratus*, *C. socialis*, *C. socialis f. radians*, *C. subtilis*, *C. wighamii*
	COS	*Coscinodiscus* sp, *Stellarima* sp
	DAC	*Dactyliosolen* sp, mainly *D. fragilissimus*
	DIT	*Ditylum* sp, mainly *D. brightwellii*
	EUC	*Eucampia* sp, mainly *E. zodiacus*, *Climacodium* sp
	GUI	*Guinardia* sp, *G. flaccida*, mainly *G. striata* and *G. delicatula*
	LAU	*Lauderia* sp, *L. annulata*, *Schroederella* sp
	LEP	*Leptocylindrus* sp, *L. danicus*, *L. curvatus*, *L. minimus*
	NAV	*Navicula* sp, *N. cryptocephala*, *N. gregaria*, *N. pelagica*, *Fallacia* sp, *Haslea* sp, *H. wawrikae*, *Lyrella* sp, *Petroneis* sp
	NIT	*Nitzschia* sp, mainly *N. longissima*, *Hantzschia* sp
	ODO	*Odontella* sp, *O. aurita*, *O. granulata*, *O. mobiliensis*, *O. regia*, *O. sinensis*
	PARs	*Paralia sulcata*
	PLE	*Pleurosigma* sp, *Gyrosigma* sp
	PSE	*Pseudo-nitzschia* spp
	RHI	*Rhizosolenia* sp, *R. hebetata*, *R. imbricata*, *R. styliformis*, *R. setigera*, *R. setigera f. pungens*, *Neocalyptrella robusta*
	SKE	*Skeletonema* sp, mainly *Skeletonema costatum*
	THP	*Thalassiosira* sp, *T. angulata*, *T. antarctica*, *T. gravida*, *T. levanderi*, *T. minima*, *T. nordenskioeldii*, *T. rotula*, *T. subtilis*, *Porosira* sp
	THL	*Thalassionema* sp, mainly *T. nitzschioides*, *Thalassiothrix* sp, *Lioloma* sp
Dinoflagellates	ALE	*Alexandrium* sp, *A. margalefii*, *A. minutum*, *A. ostenfeldii*, *A. pseudogonyaulax*
	CEI	*Ceratium* sp, mainly *Neoceratium furca* and *N. fusus*, *N. lineatum*, *N. minutum*, *N. tripos*
	DIP	*Diplopsalis* sp, *Diplopelta* sp, *Diplopsalopsis* sp, *Preperidinium* sp, *Oblea* sp
	GON	*Gonyaulax* sp, mainly *G. spinifera*, *G. verior*
	GYM	*Gymnodinium* sp, *G. catenatum*, *Gyrodinium* sp, *G. spirale*
	HET	*Heterocapsa* sp, *H. niei*, *H. triquetra*
	KAT	*Katodinium* sp
	NOC	*Noctiluca scintillans*
	POL	*Polykrikos* sp, *P. schwarzii*
	PRO	*Prorocentrum* sp, *P. arcuatum*, *P. balticum*, *P. cordatum*, *P. compressum*, *P. gibbosum*, *P. gracile*, *P. micans*, *P. triestinum*
	PRP	*Protoperidinium* sp, mainly *P. bipes*, *P. conicum*, *P. depressum*, *P. diabolum*, *P. longipes*, *P. steinii*, *P. pyriforme*, *Archaeperidinium minutum*, *Peridinium* sp, *P. quiquecorne*
	SCR	mainly *Scrippsiella* sp, *Ensiculifera* sp, *Pentapharsodinium* sp, *Bysmatrum* sp
Haptophyta	PHA	*Phaeocystis* sp
Silicoflagellates	DIC	*Dictyocha* sp, *D. speculum*

annual flow 931 m^3s^{-1}) (David *et al.* 2012). Diatoms belonging to the genera *Leptocylindrus*, *Skeletonema* and *Chaetoceros* dominate the microphytoplankton community (LER 2013a). The sampling station of "Teychan" is located in Arcachon Bay, a semi-enclosed embayment of 174 km^2 connected to the Atlantic Ocean by two narrow channels (Fig. 4.1C) (Glé *et al.* 2008). The inner part of the bay is characterized by large intertidal areas through which tidal channels pass. The tide ranges between 0.9 and 4.9 m, favoring water exchange with the oceanic waters (Glé *et al.* 2008). Although many small streams run into the bay, the principal freshwater input comes from the Leyre river (Table 4.2). At this location, the microphytoplankton community is often dominated by the diatom *Asterionellopsis glacialis* (LER 2013b).

Table 4.2: Principal characteristics of the sampling sites used in this study. See Fig. 4.1 for location of sites. Values of river flow represent the annual mean.

Site	Geographical area	Longitude (°E)	Latitude (°N)	Distance to coast (km)	Main river near site	River flow (m^3s^{-1})
Dunkerque	Southern Bight of the North Sea	2.33	51.07	1.4	Aa	10
Boulogne	English Channel	1.55	50.75	3.1	Liane	3
Somme	English Channel	1.47	50.23	3.9	Somme	35
Men er Roue	Atlantic ocean	-3.09	47.53	2.8	Vilaine	70
Ouest Loscolo	Atlantic ocean	-2.54	47.46	2.9	Vilaine	70
Teychan	Atlantic ocean	-1.16	44.67	0.9	Leyre	19

The studied areas have a temperate climate under the influence of Atlantic Ocean waters and experience mild winters and summers. The variability of temperature (8.2 – 19.6 °C), salinity (30.6 – 34.6), turbidity (1.1 – 9 NTU), dissolved inorganic nitrogen (1.1 – 40.4 μ mol $^{-1}$), silicates (0.6 – 26.1 μ mol L^{-1}) and phosphates (0.07 – 0.8 μ mol L^{-1}) reflects the range of environmental conditions where phytoplankton communities were sampled (Table 4.3 and Fig. C.1).

Table 4.3: Main environmental conditions of the studied sites. Median values are indicated (lower and upper quartile in parentheses). See Fig. 4.1 for location of sites. Chl *a*: chlorophyll *a*, TEMP: water temperature, PAR: photosynthetically active radiation, SALI: salinity, TURB: turbidity, DIN: dissolved inorganic nitrogen, SIOH: silicates and PO4: phosphates.

Site	Chl *a* (μgL^{-1})	TEMP (°C)	PAR (10^3 W m^{-2})	SALI	TURB (NTU)	DIN (μmol L^{-1})	SIOH (μmol L^{-1})	PO4 (μmol L^{-1})
Dunkerque	4.6 (2.5 - 8.7)	12.1 (8.2 - 16.9)	2.4 (1.1 - 4.6)	34 (33.5 - 34.6)	4.5 (2.6 - 7.8)	5 (1.3 - 17.7)	3.9 (1.2 - 7.5)	0.5 (0.2 - 0.8)
Boulogne	4 (2.2 - 9.1)	11.7 (8.6 - 16.2)	2.5 (1.2 - 4.7)	34 (33.5 - 34.5)	2.7 (1.5 - 4.5)	4.8 (1.5 - 13.6)	2.1 (0.6 - 5.2)	0.3 (0.2 - 0.7)
Somme	6.4 (3.2 - 11.9)	13.3 (9.1 - 17.4)	2.5 (1.2 - 4.5)	33.2 (32.5 - 33.7)	4.5 (3.1 - 9)	9.3 (2.5 - 21.9)	3.1 (0.9 - 9.7)	0.3 (0.1 - 0.6)
Men er Roue	1.2 (0.9 - 2)	13.6 (10.2 - 16.9)	2.7 (1.5 - 4.9)	34 (32.9 - 34.6)	1.9 (1.2 - 3.6)	7.1 (1.1 - 21.4)	8 (3.6 - 17.2)	0.3 (0.1 - 0.5)
Ouest Loscolo	3.2 (1.5 - 6)	14.3 (10.3 - 17.6)	2.6 (1.4 - 4.7)	32.3 (30.6 - 33.6)	4.2 (2.3 - 7.4)	16.7 (2.8 - 40.4)	14.9 (6.5 - 26.1)	0.3 (0.2 - 0.7)
Teychan	1.9 (1.4 - 2.6)	15.3 (11 - 19.6)	3 (1.7 - 5.2)	33.3 (31.8 - 34.2)	1.5 (1.1 - 2.2)	4.8 (1.7 - 11)	7.8 (5.2 - 12)	0.1 (0.07 - 0.15)

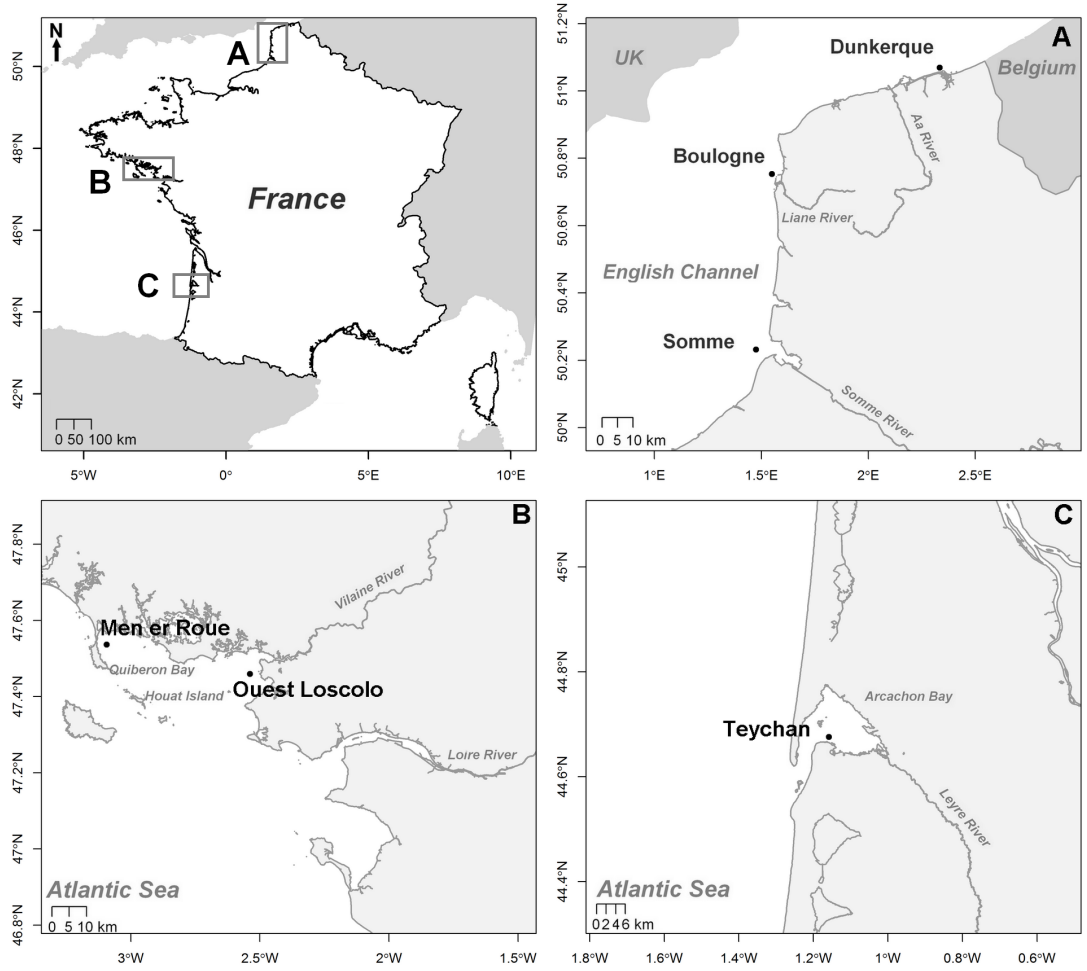

Figure 4.1: Location of the six sampling sites of the REPHY network used in this study. Three geographical areas are highlighted: (A) eastern English Channel and Southern Bight of the North Sea, (B) South of Brittany, and (C) Arcachon Bay.

4.1.2.3 Estimating the realized niche of phytoplankton taxonomic units

Niche properties of taxonomic units

The Outlying Mean Index analysis (OMI) was used to characterize the niche position and breadth of each taxonomic unit (Dolédec *et al.* 2000). For the analysis, data were arranged in two data tables, a site-date taxonomic unit abundance table and a site-date environment table. Site-date samples were arranged as rows, phytoplankton units and environmental factors as columns. The abundance of taxonomic units was $\log_{10}$ (x + 1)-transformed in order to reduce the effect of dominant taxa. All analyses and graphical representations were per-

formed with R software (R Core Team 2013). The OMI analysis is implemented by the function "*niche*" in the *ade4* package in R (Dray *et al.* 2007). This function takes as inputs a principal component analysis (PCA) performed on the environmental datasets, together with the table containing the abundance of taxonomic units. The probabilistic PCA (*ppca* in *pcaMethods*, Stacklies *et al.* 2007) was used for missing data estimation. This procedure embeds an expectation-maximization algorithm for estimating the maximum likelihood values of missing information (see for further details Roweis 1998). This result was then used to compute the OMI.

The OMI analysis, developped by Dolédec *et al.* (2000), is an ordination technique that characterizes the niche of a taxonomic entity while looking for the most influencing variables that better separates the ecological niche of a set of taxonomic units. Another advantage of this method is its performance describing either unimodal or linear response curves between taxonomic units and their environment (Dolédec *et al.* 2000).The OMI method measures the niche position, the location of the realized niche in an n-dimensional space by the parameter marginality of species distribution. The OMI index (marginality) is defined as the distance between the mean habitat conditions used by the taxonomic unit and the mean habitat conditions over the entire studied area (origin of the niche hyperspace). Species with high values have marginal niches (occur in less common habitats in the studied region), and those with low values have non-marginal niches (occur in typical habitats in the region). The OMI method measures also the niche breadth by the parameter of species tolerance. The tolerance is associated to the variability of the environment used by the taxonomic unit. High tolerance values are associated with taxa occurring in a wide range of environmental conditions (generalist taxa) while low values of tolerance imply that the taxa are distributed across a limited range of environmental conditions (specialist taxa). A residual tolerance is also provided by the analysis, representing the part of variance that is not taken into account, which therefore helps to determine if the environmental variables are suitable for defining the niche of an entity (Dolédec *et al.* 2000).

The environmental variables included in the analysis were temperature, salinity, turbidity, photosynthetically active radiation, concentrations of total dissolved inorganic nitrogen, silicate and phosphate. Two additional variables were added in order to include biotic interactions in the phytoplankton community. These variables were the number of taxonomic units observed at each sample and the Berger-Parker dominance index. The latter indicates the ratio between the most abundant taxonomic unit and the total abundance in the community sample. Niche parameters were computed to compare the variability of taxonomic unit responses to environmental conditions and their influence on the niche separation between taxa. A permutation test (1000 permutations) was performed to determine whether the marginality of a taxonomic unit was different from that expected by chance. Rejection of the null hypothesis indicates that the taxonomic unit is not independent of its environment (Dolédec *et al.* 2000).

Niche overlap

Broennimann *et al.* (2012) procedure was adapted to quantify the niche overlap between taxonomic units. A kernel density estimation weighted by abundance was applied (*ks* package for R, Duong 2007) to determine the smoothed occurrence density for each taxonomic unit in an r x r gridded environmental space defined by the first and second axis of the OMI analysis (the r value was set at 100, Fig. 4.2). The kernel procedure makes the estimation of the niche overlap independent of the r value (Broennimann *et al.* 2012). This method has already been used to study the distribution of quantitative functional traits and to model species distributions (Hengl *et al.* 2009; Mouillot *et al.* 2005). Minimum/maximum values for the r x r grid were defined by the bounded coordinates of the OMI axes. In this analysis, the first two axes of the OMI were used. We are aware that more than two axes can be considered for niche analysis, but increasing dimensions can be challenging for the subsequent interpretation and representation of results. However, this procedure can also be performed with more than two dimensions.

To compare the realized niche between two taxonomic units, an overlap measure (D metric) (Schoener 1970) was calculated:

$$D_{1,2} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{ij} |p_{1ij} - p_{2ij}|,$$

where p_{1ij} and p_{2ij} correspond to the normalized kernel density estimates for taxonomic units 1 and 2, at each ij cell of the grid previously defined. The D value ranges from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap). This metric was used because of its simplicity and widespread (Warren *et al.* 2011). D was calculated for each pair of taxa, *i.e.* a total of 595 combinations. As D may represent a measure of association between a pair of taxa, (1 - D) may be considered a distance measure for each pair of taxonomic units (Geange *et al.* 2011). These results were used to build an n x n matrix, where n corresponds to the number of taxonomic units referenced in this study. A non-metric multidimensional scaling (nMDS) was used to graphically represent in two dimensions further relationships between taxa. This analysis was performed in R with the *vegan* package (Oksanen *et al.* 2013).

Niche similarity was tested between all the taxonomic units (Broennimann *et al.* 2012; Warren *et al.* 2008) by applying the test described in Broennimann *et al.* (2012). The similarity test assesses whether the environmental space occupied by a taxonomic unit (X) is more similar to the one occupied by another taxon (Y) than expected by chance. For this, the observed niche overlap between X and Y was compared to the overlap obtained between the estimated niche of X and a randomly created niche. To create random niches, the center of the niche of Y was shifted randomly within the boundaries of the available environment. Then the simulated overlap was calculated and the procedure was repeated 1000 times to construct the simulated distribution of D. If the observed value of D is greater than 95% of the simulated values of D, the niche of X is more similar to the niche of Y than expected by chance. This test was performed on both directions. First, the niche of X was compared with the niche randomly shifted from Y. Secondly, the test was repeated in the opposite direction, between Y and the niche randomly shifted from X. X and Y were considered to have similar niches when the observed D overlap was greater than 95% of the simulated values for both tests. Finally, regression analyses were performed to examine the relationship between niche parameters and between these parameters and the oc-

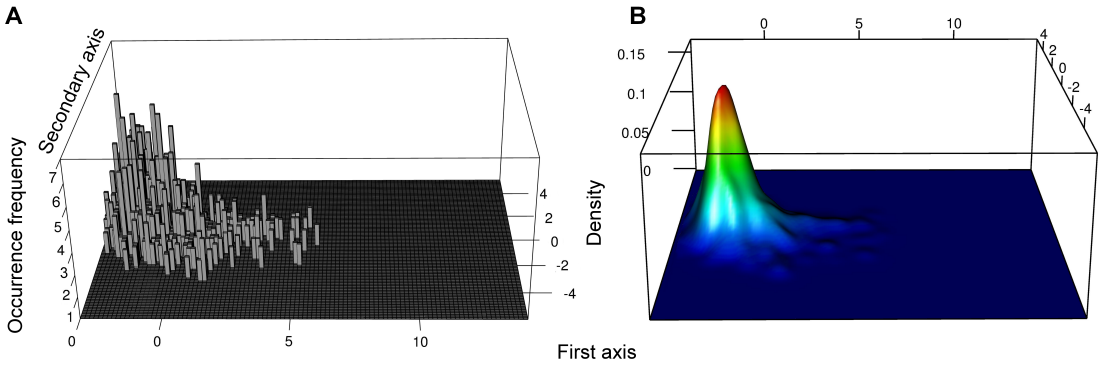

Figure 4.2: Kernel density estimation associated with *Leptocylindrus* occurrences. (A) 3-dimensional histogram of *Leptocylindrus* genus occurrences along the first and second axes of the OMI, representing the environmental space of the entire datasets. Bars represent the number of occurrences of the genus *Leptocylindrus* at each cell of the r x r grid (r was set at 100). Minimum and maximum values for the grid were defined by the bounded coordinates of the OMI. (B) Corresponding kernel density estimate along the first two axes of the OMI.

currence frequency, *i.e.* the number of samples where a taxonomic unit was observed. These analyses were performed with the logit-transformed occurrence frequency variable: log(y/[1 - y]) (Warton & Hui 2011). Following the variable transformation, a linear regression was performed. The Cook distance was used to estimate the influence of data points. Points with a large distance of Cook were excluded from the linear regression. This was the case of the taxonomic units DAC and CER (regression between the marginality and the occurrence frequency) and SKE (regression between the tolerance and the occurrence frequency). The occurrence frequency was graphically represented in its original scale. In addition, the Spearman correlation was calculated between niche parameters and the occurrence frequency.

4.1.3 Results

4.1.3.1 Marginality and tolerance of taxonomic units

The most important environmental variables separating the niche of taxonomic units were richness, light, temperature and nutrient concentration (Fig. 4.3). The first axis, representing 68.1% of the explained variability, captured the seasonal patterns of environmental variables: low temperature and light, well

mixed conditions and high nutrient concentrations during the winter and nutrient decrease over the spring and summer, when the light levels, temperature and richness reach their maximum (Fig. 4.3A). The distribution and space occupied by *Leptocylindrus* (LEP) and *Skeletonema* (SKE), two dominant genera in the microphytoplankton community, are shown for illustrative purposes (Fig. 4.3B, C). Both genera appear frequently in the phytoplankton community along the French coast but in different environmental conditions. Therefore, some differences can be observed concerning the extent of the ellipsoids and their relative position in the environmental space. *Leptocylindrus* exhibits a niche characterized by warmer temperatures and high light conditions while *Skeletonema* mainly occupies a niche with low light, high nutrient concentrations and cool environmental conditions. However, *Skeletonema* has a high tolerance, related to its occurrence under a wider range of environmental conditions (Fig. 4.3C, D and Table 4.4).

The position of all the taxonomic units on the first axis of the OMI analysis and their respective tolerance are also shown (Fig. 4.3D, representation on the first two axes in Fig. C.2). These niche parameters can be related to different environmental conditions. Along the environmental gradients, there were several taxonomic units with a position rather close to the origin of the niche hyperspace (low marginality, Table 4.4). These taxonomic units include, for example, the group of *Nitzschia-Hantzschia* (NIT) and *Pleurosigma-Gyrosigma* (PLE). Other taxa such as D*actyliosolen* (DAC), *Cerataulina* (CER) and *Phaeocystis* (PHA) have higher values of marginality but a lower tolerance (Table 4.4). Some taxonomic units, for example *Dictyocha* (DIC), *Heterocapsa* (HET), and the group of *Asterionella*, *Asterionellopsis* and *Asteroplanus* (AST), have a high residual tolerance to the environmental variables defined in this analysis (Table 4.4). The permutation test showed that the marginality of all taxonomic units was different from that expected by chance ($P< 0.01$).

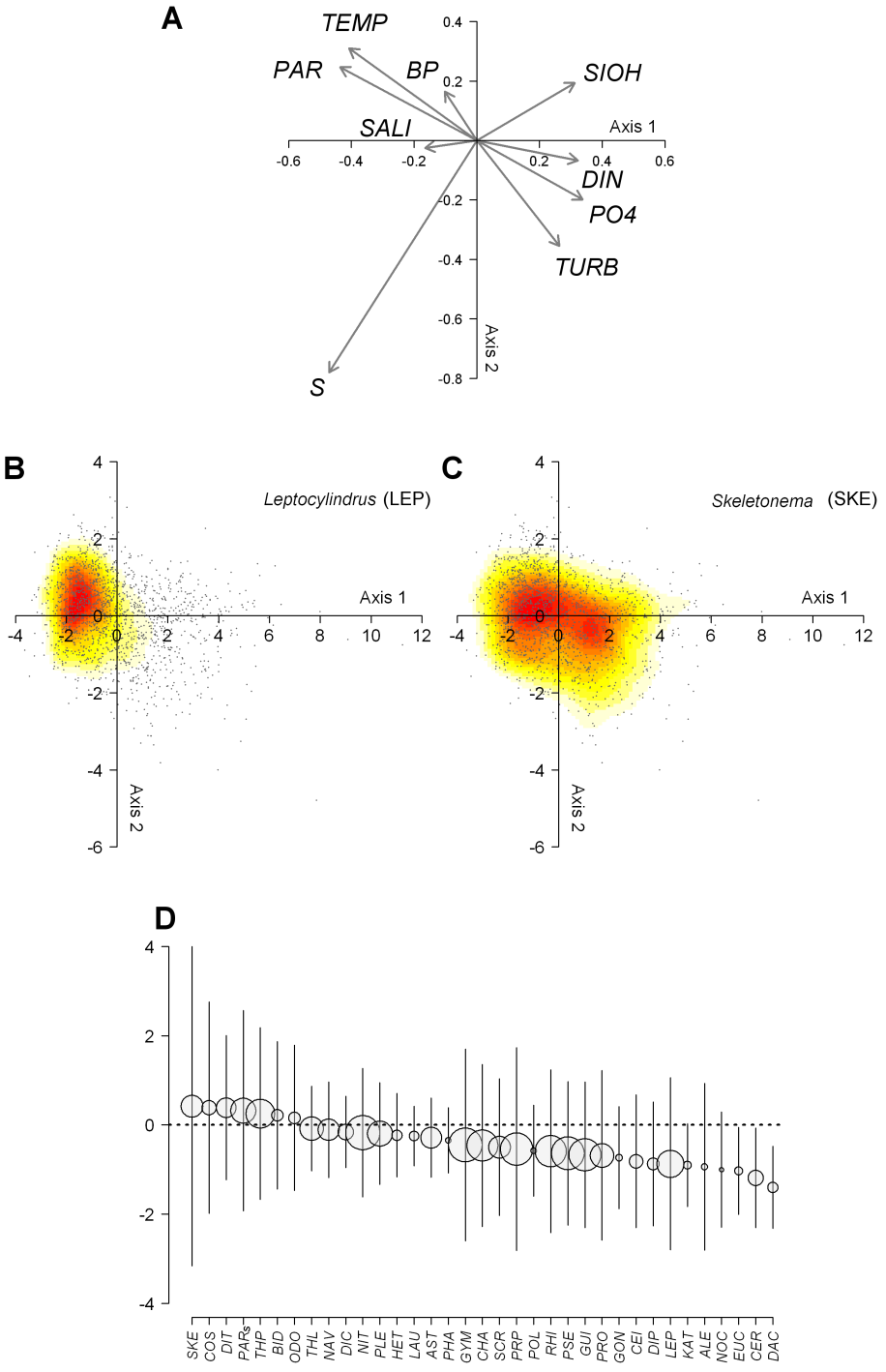

Figure 4.3: Outlying Mean Index (OMI) analysis of 35 phytoplankton taxonomic units. (A) Canonical weights of the seven environmental factors plus the two biotic parameters used in this study to characterize the ecological niche of phytoplankton units (TEMP = water temperature, PAR = photosynthetically active radiation, TURB = turbidity, SALI = salinity, SIOH = silicates, DIN = dissolved inorganic nitrogen, PO4 = phosphates, S = number of taxonomic units in the sample unit, BP = Berger-Parker index). (B, C) Space occupied by the genera *Leptocylindrus* and *Skeletonema* along the first and second axes of the OMI analysis. The yellow-to-red color gradient represents the density from low to high, respectively. (D) Taxa distribution according to their weighted average position (here a single axis representation was used, corresponding to the first axis). The diameter of the circle is proportional to the total occurrence frequency of each taxonomic unit and vertical lines represent the niche breadth (± 2 tolerance index). The inertia explained by the first two axes is 85.1%. For the corresponding codes of taxa see Table 4.1.

Table 4.4: Niche parameters of the phytoplankton units analyzed in this study. Marg (*Marginality*), Tol (*Tolerance*), Rtol (*Residual Tolerance*) and corresponding values in %. For codes of phytoplankton units, refer to Table 4.1. Bold labels for diatoms.

Code	Inertia	Marg	Tol	Rtol	Marg%	Tol%	Rtol%	Occurrence frequency
DAC	6.64	2.04	0.93	3.67	30.7	14	55.3	22.5
PHA	7.49	1.56	0.75	5.19	20.8	9.9	69.2	12
CER	6.55	1.45	1.12	3.98	22.1	17.1	60.8	33.2
EUC	6.44	1.25	0.99	4.2	19.4	15.3	65.2	17.3
NOC	7.13	1.24	1.28	4.61	17.4	17.9	64.7	9.2
KAT	6.58	1.07	0.94	4.57	16.2	14.2	69.5	16.9
ALE	7.42	0.97	1.87	4.57	13.1	25.3	61.6	13.4
GON	8.16	0.93	1.15	6.08	11.4	14.1	74.5	14.4
LEP	7.27	0.81	1.95	4.51	11.2	26.8	62.1	58.9
DIP	6.93	0.81	1.39	4.73	11.6	20.1	68.3	25.7
CEI	7.29	0.79	1.49	5.01	10.9	20.4	68.7	29.6
POL	8.93	0.7	1.02	7.22	7.8	11.4	80.8	12
ODO	9.32	0.66	1.64	7.01	7.1	17.7	75.3	25.2
HET	10.37	0.52	0.95	8.9	5	9.2	85.8	22.5
PRO	7.4	0.52	1.91	4.98	7.1	25.7	67.2	51.4
BID	8.32	0.51	1.68	6.13	6.1	20.2	73.7	25
DIT	8.93	0.5	1.64	6.78	5.6	18.4	76	41.8
GUI	6.69	0.48	1.64	4.58	7.1	24.5	68.4	70
LAU	7.57	0.45	0.66	6.46	5.9	8.8	85.3	20.8
PSE	6.84	0.45	1.62	4.77	6.6	23.7	69.8	71.6
COS	9.14	0.4	2.39	6.34	4.4	26.2	69.4	31
RHI	7	0.39	1.84	4.77	5.6	26.3	68.1	68
SCR	8.74	0.39	1.53	6.82	4.5	17.5	78	47.7
PARs	9.53	0.34	2.27	6.91	3.6	23.9	72.5	54.7
SKE	10.24	0.33	3.57	6.34	3.2	34.8	61.9	47.6
PRP	7.7	0.3	2.29	5.11	3.9	29.7	66.4	70.5
DIC	7.7	0.27	0.81	6.62	3.5	10.6	86	33.9
CHA	7.33	0.26	1.84	5.22	3.5	25.1	71.3	67.6
AST	8.41	0.25	0.9	7.26	2.9	10.7	86.4	45.5
THP	8.97	0.22	1.95	6.8	2.5	21.7	75.8	62.6
NAV	8.77	0.2	1.08	7.49	2.3	12.3	85.4	46.4
THL	8.42	0.17	0.93	7.31	2.1	11.1	86.8	51.2
PLE	8.88	0.12	1.14	7.62	1.3	12.9	85.8	54.6
GYM	7.89	0.1	2.61	5.18	1.3	33	65.6	73.6
NIT	8.54	0.06	1.45	7.03	0.7	16.9	82.4	74.6

4.1.3.2 Niche overlap

The nMDS, reveals associations of taxonomic units based on the measures of overlap (Fig. 4.4). Diatoms were distributed along both axes of the nMDS, while almost all the dinoflagellates were found having negative coordinates on the first axis. Taxonomic units which are distant from the other have lower overlap values and vice versa. The lowest value was observed between *Ditylum* (DIT) and *Dactyliosolen* (DAC) (overlap = 0.49), while a similar realized niche (overlap between 0.95 and 0.96) was observed between the taxonomic units *Guinardia* (GUI), *Pseudo-nitzschia* (PSE), and *Rhizosolenia* (RHI). A high overlap was observed between the diatom group *Eucampia-Climacodium* (EUC) and the dinoflagellate *Katodinium* (KAT) while these two taxa showed a relatively low overlap with other taxonomic units (Fig. 4.4, Table C.1). Taxa pairs involving *Phaeocystis* (PHA) presented the lowest overlap values. A similar niche between taxonomic units was observed on 33% of cases (Fig. 4.4). For example, *Biddulphia* (BID) showed a similar niche with *Paralia sulcata* (PARs) and *Odontella* (ODO) and dissimilar with taxa such as *Dactyliosolen* (DAC) and *Alexandrium* (ALE).

4.1.3.3 Relation between niche parameters

With increasing marginality the tolerance decreased, and thus, all taxonomic units with high marginality have low tolerance (Fig. 4.5A). For example, the most marginal taxonomic unit, *Dactyliosolen* (DAC), had a rather low tolerance, while *Skeletonema* (SKE) was the most tolerant unit and showed a low marginality. Taxonomic units with low marginality could be both tolerant and non-tolerant. Non-marginal units with a low tolerance were mainly represented by diatoms, for example, the group *Asterionella*, *Asterionellopsis* and *Asteroplanus* (AST) and *Thalassionema-Thalassiothrix-Lioloma* (THL).

The occurrence frequency of taxonomic units was negatively related to the marginality ($p < 10^4$, Spearman correlation = -0.71) and positively to the tolerance ($p < 0.01$, Spearman correlation = -0.53) (Fig. 4.5B, C). Thus, non-marginal

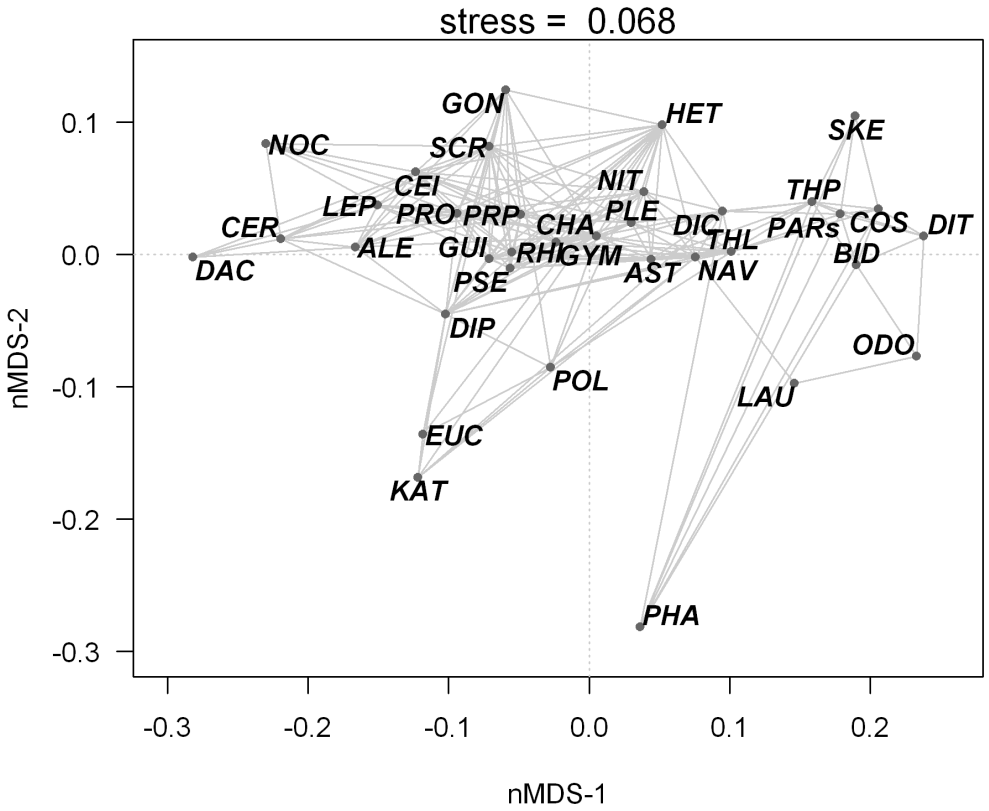

Figure 4.4: Non-metric multidimensional scaling (nMDS) of taxonomic units distance based on the (1-D) matrix. Segments are drawn to connect taxonomic units having similar niches based on the similarity test. For the corresponding codes of taxa see Table 4.1.

taxonomic units were observed more frequently than those with a high marginality. Typically tolerant units occurred with a high frequency. However, there was a wide variation between the tolerance and the occurrence frequency. Taxonomic units with a similar tolerance may therefore present high variations in the frequency of occurrence. For example, the non-marginal and non-tolerant group formed by the diatoms *Thalassionema-Thalassiothrix-Lioloma* (THL) had a similar tolerance than the marginal diatoms *Eucampia-Climacodium* (EUC) while the occurrence frequency for these taxonomic units was 51.2 and 17.3% respectively.

Globally, non-marginal taxa presented the highest overlap and the lowest variability on this measure ($p < 0.001$, Spearman correlation = -0.66, Fig. 4.6A). Diatoms such as *Nitzschia-Hantzschia* (NIT), *Chaetoceros* (CHA), *Thalassionema-Thalassiothrix-Lioloma* (THL) and A*sterionella-Asterionellopsis-Asteroplanus* (AST)

globally had a higher overlap with other taxonomic units ($D = 0.84$) while *Dactyliosolen* (DAC) and *Phaeocystis* (PHA) showed a lower overlap (0.72 and 0.68 respectively). No consistent relationship was observed between measures of overlap and tolerance (Fig. 4.6). Low and high-tolerant taxonomic units may have a similar value of overlap, such as for example the diatoms group *Asterionella-Asterionellopsis-Asteroplanus* (AST) and the dinoflagellate group *Protoperidinium-Peridinium* (PRP).

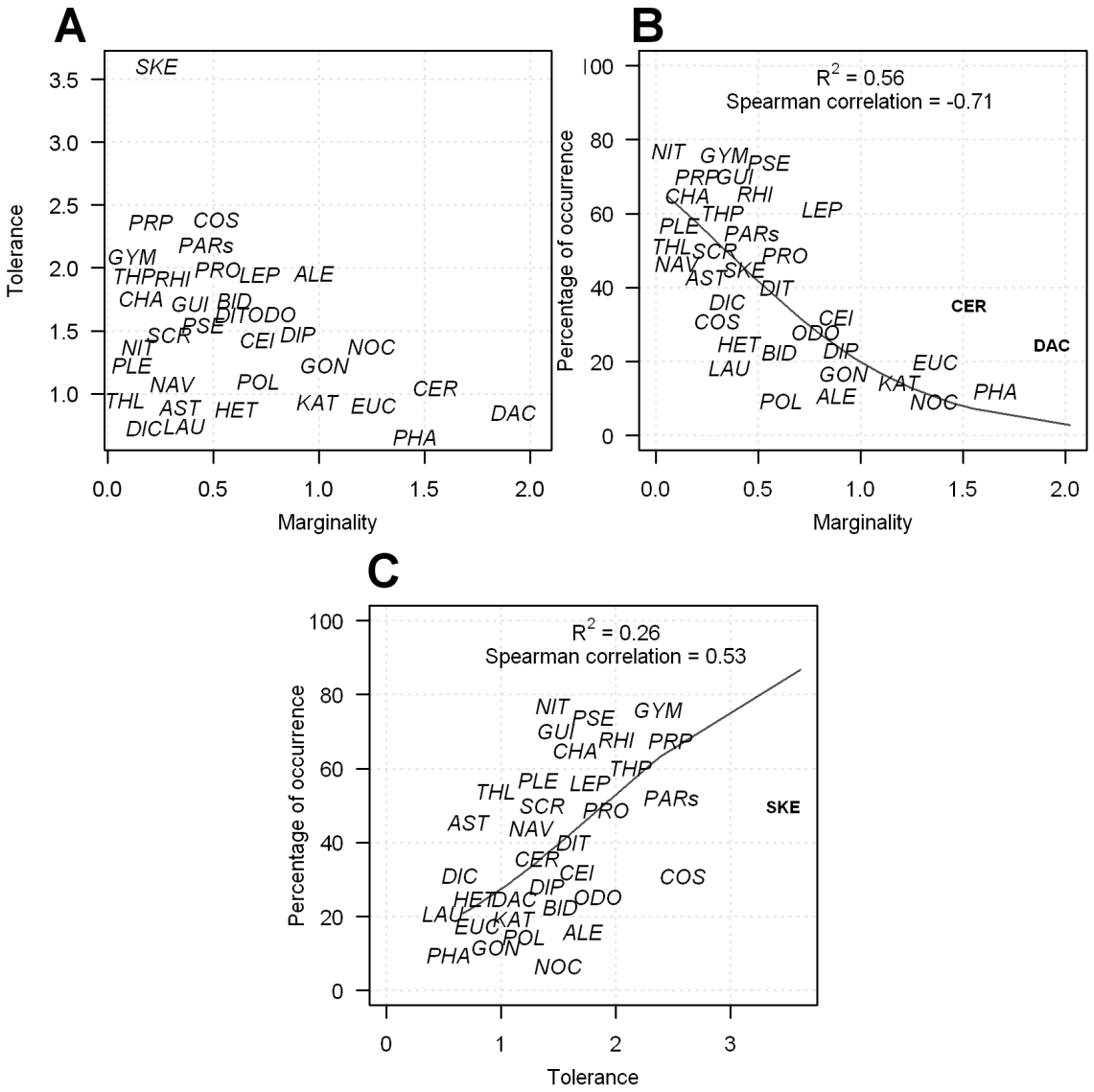

Figure 4.5: Relationship between (A) marginality and tolerance and (B, C) occurrence frequency and niche parameters. Codes with black labels represent points with a large Cook distance and excluded from the linear regression analysis (see DAC, CER and SKE).

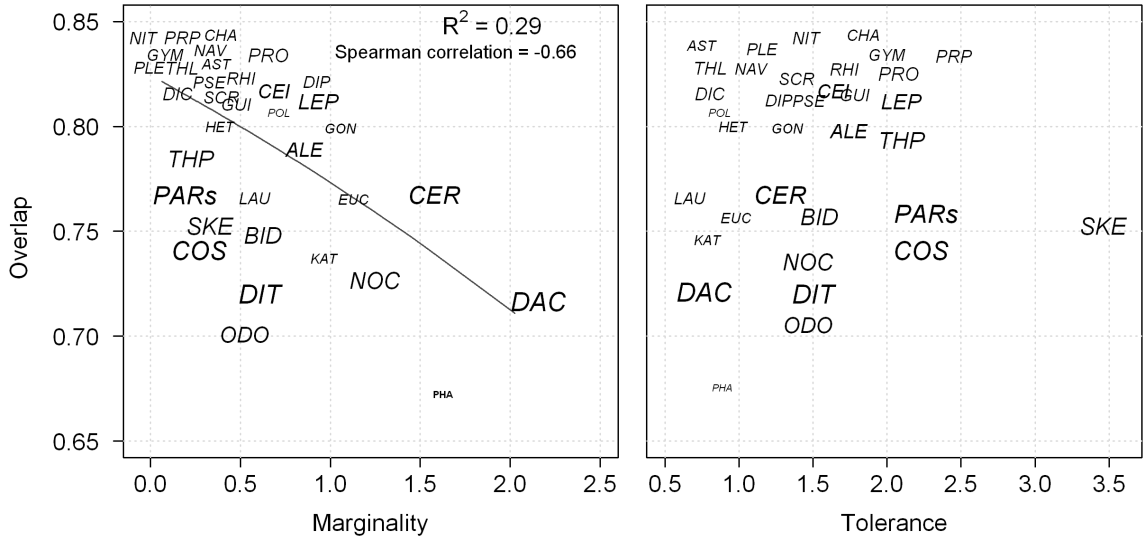

Figure 4.6: Relationship between the measures of niche overlap and niche parameters. For each taxonomic unit, the median value of the combinations of overlap was represented. The size of the taxonomic code label represents the standard deviations of the measured overlaps. The code with black label represents the point with a large Cook distance and excluded from the linear regression analysis (see PHA).

4.1.4 Discussion

4.1.4.1 Main environmental factors shaping the community structure

When assessing the realized niche of phytoplankton units, an important question that arises is the choice of environmental variables to include in the analysis. In this study, light, temperature, richness and nutrient concentrations were the principal factors controlling phytoplankton dynamics and influencing the community structure. This is in accordance with laboratory experiments on the dependence of phytoplankton growth rate on the same factors (Eppley 1972; Kiefer & Cullen 1991; Litchman *et al.* 2003). Among the environmental variables, salinity plays a major role in defining the environmental gradient between estuaries and coastal systems. In the OMI analysis, this variable was not found to be an important factor for niche separation between taxa, showing that the taxa taken into account in this analysis were mainly formed by marine species occurring in near-coast systems. In addition, in our study, salinity varied mainly between 30.6 and 34.6. Given this narrow range, salinity seems to have little ef-

fect in terms of niche separation.

The OMI analysis provides a measure to determine if the environmental variables are suitable for determining the niche of an entity. Taxa such as the silicoflagellate *Dictyocha* (DIC), the dinoflagellate *Heterocapsa* (HET), and the diatom group of *Asterionella*, *Asterionellopsis* and *Asteroplanus* (AST) exhibit a high residual tolerance to environmental conditions (Table 4). Heino & Soininen (2006) also found a high residual tolerance (between 14.5 and 93.9%) of numerous phytoplankton species, calculated by an OMI analysis. These results raise the question of how well the available environmental variables explain the niche. In our analysis, between 13.2 and 44.7% of the inertia was explained by the environmental factors for each taxonomic unit. Despite these values, the results of the permutation test (rejection of the null hypothesis for all taxa) suggest a significant influence of the environmental variables on all taxa. These results indicate that although the environmental variables used in this study significantly influence all the taxonomic units, other factors that were not taken into account, such as micronutrient concentrations, grazing or parasite pressure may strongly influence some taxa (Litchman & Klausmeier 2008).

Particularly, biotic interactions are likely to impact the spatial and temporal distribution of phytoplankton species. The richness parameter included in the analysis had an important role defining the assemblage structure, providing some insight about the degree of co-occurrence or nestedness between phytoplankton taxonomic units. The number of taxonomic units co-occurring reflects specific interactions (whether positive or negative) inside the community and shaping its structure. Top-down processes, such as predation, control the dynamic of algal blooms and phytoplankton is also vulnerable to parasites and pathogens such as fungi, bacteria and viruses (Litchman & Klausmeier 2008). No data of grazing pressure were formally included in this analysis, although some dinoflagellates also feed by engulfing prey cells (*e.g.* species within the group of *Gymnodinium-Gyrodinium*, *Noctiluca scintillans*). Thus, this kind of analyses may bring out some evidence on the little known prey-predator relationships within (phyto)plankton. However, the degree to which biotic inter-

actions act as a selective pressure defining the realized niche of species is difficult to estimate, since little information is available on these interactions and specially about the vulnerability and resistance of taxonomic units facing these pressures.

Niche theory is used on Species Distribution Models to predict phytoplankton response across a diverse array of environmental variables, must usually nutrients, light, temperature and salinity (Irwin *et al.* 2012). Nevertheless, species-interactions are often neglected (Thomas *et al.* 2012). This lack of information may lead to under or overestimate the response of phytoplankton units to environmental variations, especially in the context of future impacts on marine ecosystems. This highlights the importance of monitoring networks to cover the different components of the ecosystem (Koslow & Couture 2013).

4.1.4.2 Analysis of niche properties

Differences on niche parameters between taxonomic units reflect their specific phylogenetic and life cycle attributes which determines the relationship with the environment and the interaction with other taxa. Our results show a clear variation in the degree of tolerance within these taxonomic units. Thus, non-marginal taxa were not always generalist. In fact, some non-marginal taxa were widely distributed (*e.g. Gymnodinium-Gyrodinium*, *Skeletonema*) while other taxa were rather specialists and then restricted to mean environmental conditions found within these regions (*e.g. Dictyocha*). Alternatively, marginal units were always associated with lower tolerances, and as expected, a lower frequency of occurrence (*e.g. Dactyliosolen*). When studying the regional occupancy of stream diatoms, Heino & Soininen (2006) found that the marginality and the tolerance were not correlated. However, these authors pointed out that generalist species may occur in atypical environmental conditions and may also be able to occur more widely, a result not observed in our study.

Skeletonema (SKE) had the highest tolerance and can be considered to be generalist (Fig. 4.3D, Table 4.4). This chain-forming diatom which appears

mainly during the winter-spring period has been previously found to have a moderate niche breadth (Ignatiades 1994). Its presence across the sites, and its occasional appearance during the summer period, has largely contributed to its niche enlargement. The relatively varied environmental conditions in which this diatom can be observed are considered an asset for the intensive rearing of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Méléder *et al.* 2001). The most specialized taxon in the dataset was the diatom *Dactyliosolen* is as it showed a narrow niche breadth and the highest value of marginality.

High overlap values were not only observed between generalist taxa but also among some specialists (Fig. 4.6). More specialist but also non-marginal taxa such as the group *Thalassionema-Thalassiothrix-Lioloma* (THL) have usually high overlap values with other taxonomic units. This result highlights nested patterns between non-marginal taxonomic units, whether they were specialist or not. Conversely, marginal units showed low overlap values, and more widely, a high variability of this measure (*e.g. Dactyliosolen*). Even if the overlap measure globally varies between 0.5 and 0.9, the high overlap also reflected co-occurrence patterns. The "inconsistency" between the high diversity of species observed in plankton and the principle of competitive exclusion was stated by Hutchinson (1961) as the "paradox of plankton". Several mechanisms were advanced as solutions to this paradox and anticipated by Hutchinson (1961), including environmental variability at all scales and biological interactions which magnify (rather than damping) the effects of environmental variability on communities (Scheffer *et al.* 2003). These mechanisms lead to non-equilibrium states in the community (Cloern & Dufford 2005). Despite the high overlap values observed, the test of similarity was not significant in 67% of the cases, indicating that realized niches were often not similar, and highlighting the role of the environment in shaping communities and providing habitats for niche differentiation.

Overlap measures depend on available variables. For example, two taxonomic units may occupy a similar space (high overlap) but adding an additional variable as the ability of vertical migration (as observed in dinoflagellates)in the water column may relax the co-existence and decrease the niche overlap. In this con-

text, the OMI analysis takes advantage of its possibility to extract the most important variables structuring phytoplankton assemblages. When using other ordination techniques such as Principal Component Analysis as a way to reduce the number of dimensions, adding irrelevant factors to the analysis may lead to a misinterpretation of the results because unimportant information is reflected in the principal components (Grüner *et al.* 2011).

4.1.4.3 Potential responses to environmental changes

It is also tempting to relate niche properties with the sensitivity of taxonomic units under multiple stressors such as global climate change, invasive species or nutrient enrichment process. It may be expected that marginal species will be more sensitive to environmental changes or that generalist taxa could be favored. In all the cases, marginality should always be analyzed with respect to environmental ranges and the direction of changes. For example, taxonomic units observed within atypical high temperatures would have a high marginality, but it could be favored under predictions of increases in water temperatures. Moreover, the niche positions within environmental gradient are informative about their potential responses to changes. In the Bay of Biscay (North East Atlantic) a warming rate of 0.2°C/decade was observed between 1965 and 2004, with cooling periods (until early 1970's) and more stronger increase in the temperature during the last 20 years (∼0.3°C/decade from 1986) (Michel *et al.* 2009). In a context of warmer waters, taxonomic units occurring under warm conditions (*e.g.* *Ceratium*, *Alexandrium*, *Dactyliosolen* in our study) would benefit and even expand their temporal and spatial distribution, while cold-likely units may decrease or rather be observed northward. For instance, members of the genus *Ceratium* (CEI) only recorded in southern England before 1970 have expanded their range into the west of Scotland and the north of the North Sea (see Hays *et al.* 2005). In our analysis *Ceratium* had a moderate marginality and tolerance (Fig. 4.5A), and niche position (Fig. 4.3D) showed that this taxon was favored by warmer temperature compared to the temperature range in the studied area. Similarly, the (re)-establishment of ten species in the North Sea, considered

as "thermophilic" (species found in southern and warmer waters, *e.g. Alexandrium minutum*, *Gymnodinium catenatum*) coincides with a period of slightly increased sea surface temperature anomalies in the northern ocean (around 0.2°C between 1980 and 1991) (IPCC 1992; Nehring 1998b).

One also might expect that generalist taxonomic units would be less prone to environmental changes than the specialist ones, as they frequently appear within a wide range of environmental conditions. Some studies supported this notion, and highlighted that specialist species with restricted tolerances are predicted to lose a high proportion of their habitat while generalist species only expand within the limits of the available habitat (Pradervand *et al.* 2014; Thuiller *et al.* 2005). Moreover, the success of invasive organisms has been related to their plasticity and their capacity to use a wide range of habitats (Schmid 1984). The successful invasion of the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* on the Baltic Sea was favored by their high tolerance to variations on temperature, salinity, low-light conditions and their capacity to use mixotrophy when nutrients were scarce (see Olenina *et al.* 2010). In this context, coupling the inter-annual environmental variability with the ecological niche theory (Helaouët *et al.* 2013) could allow assessing to which extent, generalist or specialist taxa will be affected by changes in their environment.

4.1.4.4 Links with life-strategies

The organization of phytoplankton communities can be approached at the level of cell size and form, behavior (motile versus nonmotile), or life forms (*e.g.* pelagic versus benthic taxa). Considering the variability in phytoplankton traits provides further explanations about the mechanisms behind diversity patterns and the structure of communities (Litchman *et al.* 2010). For example, the Mandala model (Margalef 1978) and the *CSR* scheme (tanding for competitive, stress-tolerant and ruderal, Reynolds 2006) are attempts to define functional groups that highlight the notion of different life forms as adaptations to specific habitats. According to Reynolds (2006), the *C*-strategists are small,

fast growing species with a high surface/volume ratio and are expected to dominate under high mixing conditions and nutrient concentrations. The *S*-species are large, with a low surface/volume ratio and are thought to dominate in oligotrophic waters, taking advantage of their ability to migrate or to use mixotrophy to obtain nutrients. The *R*-strategists have an elongated form and are found under high mixing conditions and high nutrients levels.

In our study, typical *R*-strategists, such as the chain-forming *Skeletonema*, *Thalassiosira-Porosira* and the group formed by *Asterionella*, *Asterionellopsis* and *Asteroplanus*, were able to exploit environments with a low light and high nutrient concentration (see Fig. 4.3D and C.2). The large and motile genus *Ceratium* was previously associated to the *S*-strategy, which combines the presence of structures like horns to reduce sinking rates and the ability to perform vertical migrations (Reynolds 2006). This taxon had a moderate marginality and tolerance (Table 4.4), and was mainly observed during low nutrient concentrations and low turbidity (Fig. C.2). Nevertheless, the niche position along the environmental conditions not always confirmed the CSR-strategies. *Coscinodiscus* was previously associated to the *S*-strategy (Alves de Souza *et al.* 2008), but this diatom was mainly associated with low light and high nutrient levels (see Fig. C.2). In fact, some species of *Coscinodiscus* (*e.g. C. wailesii*) have been observed to form blooms that impact aquaculture activities by removing nutrients such as inorganic nitrogen during winter and spring (Nagai *et al.* 1995). There are probably more complex patterns regarding phytoplankton strategies, as some genus appears to have species with different strategies or intermediate characters of the *CSR*-scheme (Reynolds 2006; Smayda & Reynolds 2001).

Another key to interpret our niche results was related to the life form of some diatoms. Genera such as *Biddulphia* (BID), *Odontella* (ODO) and *Paralia sulcata* (PARs) live mostly in a benthic environment but may also be observed in plankton. The NAV group identified in this study is mainly formed by benthic microalgae. *Navicula* spp. are recognized as epipelic diatoms, a major group of microalgae occupying sediments (Thornton *et al.* 2002; Underwood 1994). The genera *Fallacia*, *Petroneis* and *Lyrella* are groups commonly found on sandy sed-

iments (Round *et al.* 1990; Sabbe *et al.* 1999). The high overlap values observed between these taxa probably mean that they co-occur in the water column when strong winds, tidal mixing and waves facilitate resuspension of microphytobenthos into the phytoplankton (de Jonge & Van Beusekom 1995). Furthermore, taxa such as *Biddulphia*, *Odontella* and *Paralia sulcata* are positively associated with turbidity (see both Fig. 4.3A and Fig. C.2), a variable related to resuspension phenomena. Environmental variables such as surface sediment temperature, salinity, nutrient concentrations and sediment type have been considered factors that may affect the microphytobenthic biomass and species composition (Ribeiro *et al.* 2013; Thornton *et al.* 2002; Underwood *et al.* 1998). Hence, niche parameters of these taxa represented their distribution in the water column but they do not necessarily provide an accurate ecological niche description for microphytobenthos taxa within their sediment habitat.

4.1.4.5 Influence of taxonomic resolution

A necessary step in our data processing was to regroup different species within taxonomic units to guarantee homogenous datasets when comparing multiple sites across time. Those taxonomic units represent taxa at different levels, from species to a set of different genera. It may be expected that such grouping would impact the realized niche estimates and to some extent, it certainly does. Grouping several species in such taxonomic units may lead to a wider realized niche, given the large extent of the occupied space. This may be the result of the sum of different realized niches of species forming the taxonomic units. Nevertheless, species associated to a taxonomic unit are usually morphologically similar and similar realized niches may also be expected. In fact, the morphological characteristics of phytoplankton species have been related to physiological traits such as maximal growth rate, sinking rate and resource gathering (light and nutrients) (Kruk *et al.* 2010) and in turn, traits define to a large extent both fundamental and realized niches (Litchman *et al.* 2007). However, some studies show that morphologically similar species can occur at different periods of the year (Siano 2007). On the other hand, different morphotypes of the di-

atom *Pseudo-nitzschia galaxiae*, *i.e.* with different cell sizes, have different seasonal patterns (Cerino *et al.* 2005). The groups identified in our study, such as the genera *Chaetoceros* (CHA), *Prorocentrum* (PRO), the group of *Gymnodinum-Gyrodinium* (GYM) and *Protoperidinium-Peridinium* (PRP), are in fact a complex assemblage of different species having a variable life-history. This could explain the central position of these taxa on the nMDS and why these phytoplankton units have a high overlap measure when their realized niche is compared with other taxa, a non-marginal position and a moderate-to-high tolerance. As expected, the estimated niche of these taxa tends to be more similar to the niche of almost all taxonomic units than expected by chance (Fig. 4.4). However, in some cases several species within the same genera may share a similar environmental space. This was especially the case of the group *Ceratium* (CEI) where *Neoceratium furca* and *N. fusus* occupy a similar space (results not shown). Furthermore, numbers of taxonomic units were mainly formed by one species (see Table 4.1). In these cases, the realized niche of the taxonomic units corresponds to the species one (*e.g. Skeletonema costatum*).

These results highlighted that, in some cases, species phylogenetically close may occupy, to some extent, a different environmental space reflecting possible differences in biological traits. A functional approach implying traits may be very informative and could also be considered when defining the niche of individual species (Litchman *et al.* 2012).

4.1.5 Conclusions

In this study, we adopted and tested a statistical framework to investigate the realized niche of phytoplankton taxa in relation to environmental conditions covering 14 years and 6 regions along the French Atlantic coast. Integrating the OMI analysis with the kernel density estimation provided (i) quantitative information about the marginality and tolerance of taxonomic units, (ii) indications of how well the environmental variables explain the niches and (iii) measures of the space shared between two niches on the basis of a set of environmen-

tal variables. Using these parameters, we have characterized the realized ecological niche of 35 phytoplankton taxonomic units and explained further associations between them. Using these parameters, the realized niches of 35 phytoplankton taxonomic units have been characterized and further associations between them have been explained. Specialist and marginal taxa globally showed lower values of overlap. The niche approach has also been related to actual concerns about phytoplankton responses to multiple environmental stressors such as climate change or invasive species. In addition, the influence of the level of taxonomic classification available on niche estimates has been discussed.

The association between the OMI analysis and the kernel density estimation will be further exploited. Extracting high-density regions for each taxonomic unit allowed exploring the lower and upper limits of environmental conditions where they occurred. Interesting ecological questions can be approached by comparing, with niche overlap, the environmental space occupied by a species through different geographical locations: are niche differences between sites a reflection of local adaptations, different strains of species or only reflect the heterogeneity of environmental conditions? Answering this question shall provide a better comprehension of evolutionary phytoplankton strategies in a context of future changes.

4.1.6 Acknowledgements

We thank Emmanuel Blondel, Raffaele Siano and Luis Lampert for their assistance and helpful discussions. We are also grateful to Romain Le Gendre for providing the photosynthetically active radiation (PAR) measurements. This study was carried out thanks to the long-term work of many people involved in the REPHY monitoring network and other supporting programs. This research is part of a PhD Thesis funded by the Fondation de France and the IFREMER.

4.2 Compléments d'analyses de la niche réalisée des unités taxinomiques du phytoplancton

L'article 2 a présenté l'ensemble des résultats concernant la caractérisation de l'espace environnemental occupé par 35 unités phytoplanctoniques à travers plusieurs paramètres. Ces derniers permettent notamment de positionner les unités taxinomiques dans l'espace défini par des variables biotiques et abiotiques, et de mesurer leur tolérance. La mesure de chevauchement quantifie l'espace partagé par les unités du phytoplancton.

Le premier objectif de cette section est d'étudier plus formellement l'influence de la résolution taxinomique sur l'estimation de la niche écologique, avant d'examiner l'ensemble de conditions environnementales où les différentes unités taxinomiques évoluent. Nous nous focaliserons ensuite sur la contribution des différentes zones d'étude à la construction de la niche écologique. Enfin, nous apporterons des éléments sur la différentiation de la niche réalisée des unités taxinomiques par rapport aux différentes zones géographiques ainsi que sur l'application de l'approche de niche écologique à l'étude des variations d'abondance des taxons. Afin d'aborder ces thématiques, la méthode OMI et l'estimation du noyau de densité sont utilisées telles que décrites dans l'article 2.

4.2.1 Influence de la résolution taxinomique dans l'estimation de la niche réalisée des unités taxinomiques

Les unités taxinomiques utilisées sont composées d'une ou plusieurs espèces appartenant à un même genre et parfois à plusieurs (Table 4.1). Afin de décrire l'influence de la résolution taxinomique sur l'espace environnemental occupé, nous avons procédé à l'estimation de la niche au plus bas niveau taxinomique disponible *i.e.* au niveau de l'espèce [1]. Par la suite, cet espace environnemental a été comparé à celui de l'unité taxinomique correspondante. Pour cela, nous avons représenté l'espace occupé à travers l'analyse OMI et calculé le chevauchement (D) entre deux espèces.

Les résultats obtenus montrent globalement trois situations différentes :

– une seule espèce compose essentiellement l'unité taxinomique et l'espace occupé par celle-ci est très similaire à celui de l'unité taxinomique. Ceci est le cas de *Skeletonema costatum* qui est associée au genre *Skeletonema* pour composer l'unité taxinomique *Skeletonema* (SKE) (Figure 4.7). Des résultats similaires sont obtenus pour l'espèce *Cerataulina pelagica* (CER), *Dactyliosolen fragilissimus* (DAC) et *Eucampia zodiacus* (EUC),

1. Cette analyse ne concerne pas l'ensemble des espèces identifiées, car dans plusieurs cas le nombre d'occurrences d'une espèce (*i.e.* d'identifications dans la base de données) était trop faible pour que l'estimation de la niche puisse être effectuée.

- plusieurs espèces composent l'unité taxinomique, mais celles-ci partagent quasiment le même espace que celui de l'unité taxinomique. Par exemple, *Neoceratium furca* et *N. fusus* appartiennent au regroupement « *Ceratium* » (CEI), et l'espace environnemental occupé par les deux espèces et l'unité taxinomique est très similaire (Figure 4.8). Le calcul de D montre un chevauchement de 0,79 entre les deux espèces,
- plusieurs espèces font partie de l'unité taxinomique, mais les espaces occupés par les espèces diffèrent. Cette situation est visible pour les différentes espèces qui composent le genre *Chaetoceros* (CHA). La Figure 4.9 montre deux espèces identifiées à l'intérieur de ce genre, ainsi que la variabilité de l'espace environnemental occupé en référence à celui de l'unité taxinomique CHA. La valeur de D entre *C. decipiens* et *C. danicus* est de 0,59. Des chevauchement plus faibles sont observés par exemple pour les dinoflagellés *Heterocapsa triquetra* et *H. niei* (D = 0,27) et les diatomées *Thalassiosira antartica*, *T. levanderi*, *T. angulata*, et *T. nordenskioeldii* (D varie entre 0,39 et 0,65). De façon générale, un chevauchement de l'espace occupé par les différentes espèces est également observé.

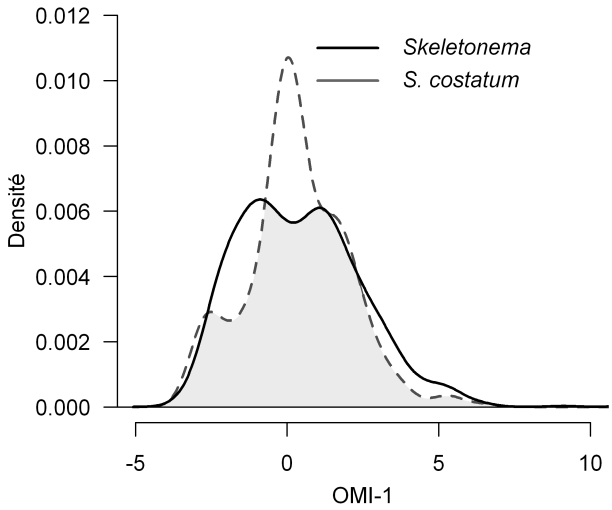

FIGURE 4.7 – Espace environnemental partagé par le genre *Skeletonema* et l'espèce *Skeletonema costatum*. Pour cette représentation, l'espace environnemental est défini par le premier axe de l'analyse OMI. L'espace partagé par les deux taxons est souligné en gris.

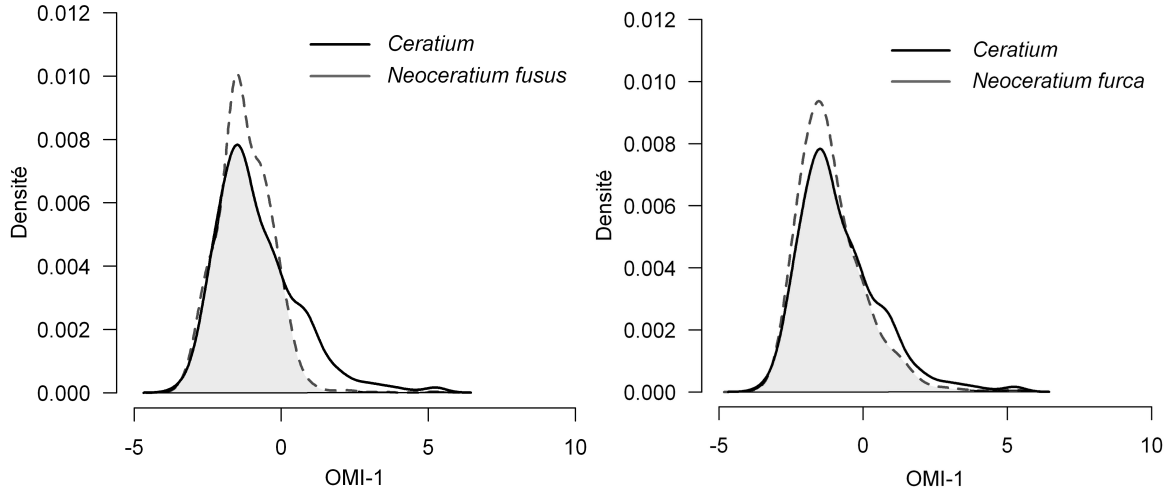

FIGURE 4.8 – Espace environnemental partagé par l'unité taxinomique « *Ceratium* » et les espèces *Neoceratium furca* et *Neoceratium fusus*. Pour cette représentation, l'espace environnemental est défini par le premier axe de l'analyse OMI. L'espace partagé par les deux taxons est souligné en gris.

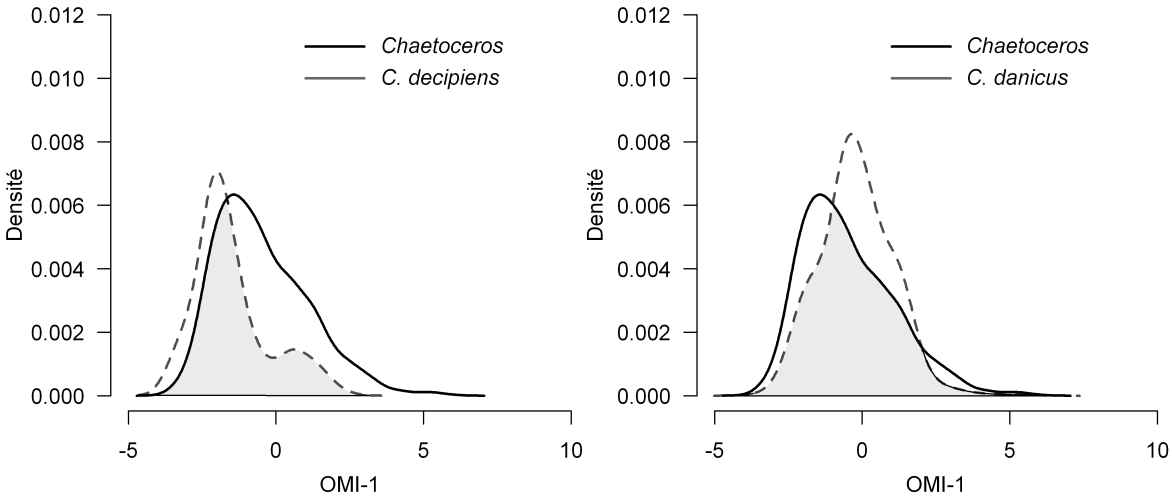

FIGURE 4.9 – Espace environnemental partagé par le genre *Chaetoceros* et les espèces *Chaetoceros decipiens*, et *Chaetoceros danicus*. Pour cette répresentation, l'espace environnemental est défini par le premier axe de l'analyse OMI. L'espace partagé par les deux taxons est souligné en gris.

A l'examen de l'ensemble des résultats, différentes situations ont été observées au niveau des unités taxinomiques : (i) plusieurs espèces peuvent occuper un espace très similaire à celui du genre et avoir en conséquence un fort chevauchement entre elles ou (ii) avoir un chevauchement de modéré à faible. Ces résultats mettent en évidence que, dans certains cas (*e.g. Heterocapsa triquetra* et *H. niei*), les espèces phylogénétiquement proches peuvent différer dans leur niche, reflétant des différences possibles dans leurs traits biologiques. Dans ce contexte, une approche fonctionnelle impliquant des traits peut apporter davantage d'information et pourrait également être considéré lors de la définition de la niche écologique des espèces.

4.2.2 Caractérisation de l'espace environnemental occupé par les différentes unités taxinomiques

L'estimation du noyau de densité permet de repérer l'espace environnemental à forte densité d'occurrence pour chacune des unités taxinomiques (cf. Figure 4.2). Ainsi, différentes régions de densité définies par des contours peuvent être identifiées (*e.g* le contour à 25% contient un quart des occurrences avec les densités les plus fortes). En conséquence, il est possible d'extraire la gamme de variation des conditions environnementales où les unités taxinomiques ont la plus forte densité d'apparition. La Table 4.5 montre la gamme de variation pour chaque paramètre abiotique et biotique dans la caractérisation de la niche réalisée de ces unités.

Ce travail de caractérisation apporte une information sur l'espace partagé par les unités taxinomiques, mais permet également de réaliser une comparaison des variations des conditions environnementales où les différentes unités taxinomiques ont les plus fortes valeurs de densité d'apparition. Par exemple, *Phaeocystis* (PHA) et *Coscinodiscus* (COS) ont les plus fortes densités lorsque le nombre d'unités taxinomiques dans l'assemblage phytoplanctonique est le plus faible, alors que *Lauderia* (LAU), *Eucampia* (EUC), *Gonyaulax* (GON) et *Heterocapsa* (HET) sont rencontrées plus abondamment quand la richesse est la plus élevée (supérieure à 20 unités taxinomiques). Les fortes densités de *Phaeocystis* (PHA) sont associées à des conditions de forte dominance dans la communauté, où ce genre domine l'assemblage. La plupart des unités taxinomiques sont présentes sous des conditions hétérogènes de dominance, celle-ci variant entre 0,36 et 0,88.

La gamme de variations des conditions environnementales où l'unité taxinomique évolue peut également être explorée pour l'ensemble des paramètres pris en compte (Table 4.5). Par exemple, des unités telles que *Skeletonema* (SKE), *Biddulphia* (BID) ou encore *Paralia sulcata* (PARs) sont rencontrées dans une gamme de température couvrant 6,4°C alors que l'unité taxinomique EUC, formée par l'espèce *Eucampia zodiacus*, est présente dans une faible gamme de température. En effet, cette unité est principalement rencontrée entre 16,4 et 18,2°C ($\triangle$ T = 1,8°C), mais la gamme de variations relative aux autres variables environnementales est comparable à celle d'autres unités. Des genres tels que *Phaeocystis* (PHA) et *Ditylum* (DIT) sont observés sous de plus faibles températures (9,1 et 15,1°C respectivement) alors que *Dactyliosolen* (DAC) est principalement rencontré sous des plus fortes températures (entre entre 16,6 et 19,6°C). Globalement, une forte tolérance à la turbidité est rencontrée au sein des formes de vie associées au benthos (*e.g. Biddulphia*-BID, *Odontella*-ODO, *Paralia sulcata*-PARs, *Navicula*-NAV [2]).

Enfin, il est intéressant de remarquer les conditions minimales dans lesquelles les unités taxinomiques évoluent principalement. Par exemple, le silicoflagellé *Dictyocha*

2. Unité taxinomique formée par les genres *Navicula-Haslea-Fallacia-Petroneis-Lyrella*, voir Table 4.1.

(DIC) et la diatomée *Skeletonema* (SKE) se développent quand la concentration en silicates est supérieure à 3 μmol L^{-1}. D'autres diatomées telles que *Pseudo-nitzschia* (PSE) et *Rhizosolenia* (RHI) sont principalement observées quand la concentration en silicates est plus faible (Table 4.5). *Phaeocystis* (PHA) évolue principalement quand la concentration en silicates reste très faible (entre 0,48 et 2,16 μmol L^{-1}).

Ditylum (DIT) et *Lauderia* (LAU) ont de plus fortes valeurs concernant le premier quartile de la concentration en azote et se développent quand celle-ci est supérieure à 3,6 et 4,3 μmol L^{-1} respectivement. *Noctiluca* (NOC) et *Ceratium* (CEI) sont capables de se développer avec des concentrations faibles en azote (0,5 μmol L^{-1}). Quant à la concentration en phosphates, les unités taxinomiques *Coscinodiscus* (COS) et *Biddulphia* (BID) évoluent principalement quant celle-ci est supérieure à 0,13 μmol L^{-1}. *Phaeocystis* (PHA) peut se développer quant la concentration en phosphate est très faible, de l'ordre de 0,05 μmol L^{-1}.

TABLE 4.5 – Conditions environnementales où chaque unité taxinomique évolue. Ces résultats correspondent aux occurrences dont les densités appartiennent au 25% des plus élevées. La gamme de valeurs correspond au premier et troisième quartile. S : nombre d'unités taxinomiques, BP : indice de dominance de Berger-Parker, TEMP : température, PAR : rayonnement photosynthétique actif, SALI : salinité, TURB : turbidité, SIOH : concentration en silicates, DIN : concentration en azote inorganique dissous, PO4 : concentration en phosphates. Les valeurs du PAR indiquées correspondent au cumul des cinq jours précédant l'échantillonnage (voir page 169). Les valeurs en bleu correspondent à la différence entre les quartiles, les unités taxinomiques marquées en gras correspondent aux diatomées.

Code	S	BP	TEMP (°C)	PAR (10^3 W m^{-2})	SALI	TURB (NTU)	SIOH (μmol L^{-1})	DIN (μmol L^{-1})	PO4 (μmol L^{-1})
ALE	18-22 (4)	0.4-0.8 (0.4)	15-18.4 (3.4)	24-30.8 (6.8)	32.5-34.2 (1.7)	1.2-2.6 (1.4)	1.91-7.94 (6)	0.87-6.46 (5.6)	0.07-0.3 (0.2)
AST	17-21 (4)	0.41-0.83 (0.4)	12.2-17.6 (5.4)	16.3-25.7 (9.4)	32.5-34.2 (1.7)	1.5-3.9 (2.4)	1.29-7.58 (6.3)	1.84-9.05 (7.2)	0.07-0.27 (0.2)
BID	16-20 (4)	0.5-0.88 (0.4)	11.4-17.9 (6.5)	14.1-24.8 (10.7)	33.1-34.4 (1.3)	2-5.2 (3.2)	1.17-6.9 (5.7)	1.15-8.51 (7.4)	0.14-0.52 (0.4)
CEI	17-21 (4)	0.39-0.81 (0.4)	16-18.7 (2.7)	20.5-29.7 (9.2)	32.9-34.6 (1.7)	1.1-2.4 (1.3)	2.4-10.5 (8.1)	0.56-4.75 (4.2)	0.09-0.28 (0.2)
CER	17-21 (4)	0.41-0.79 (0.4)	15.1-18.9 (3.8)	19.7-28.8 (9.1)	32.7-34.5 (1.8)	1.1-2.5 (1.4)	1.37-7.5 (6.1)	0.87-6.42 (5.5)	0.07-0.26 (0.2)
CHA	17-21 (4)	0.4-0.8 (0.4)	14-18.7 (4.7)	18.4-26.1 (7.7)	32.9-34.5 (1.6)	1.3-3.3 (2)	1.43-6.8 (5.4)	1.08-6.03 (5)	0.08-0.27 (0.2)
COS	17-21 (4)	0.36-0.82 (0.5)	11.2-17.4 (6.2)	11.7-21.3 (9.6)	32.2-34.3 (2.1)	1.9-5.7 (3.8)	2.38-12.89 (10.5)	2.12-17.9 (15.8)	0.13-0.5 (0.4)
DAC	19-23 (4)	0.43-0.78 (0.4)	16.6-19.6 (3)	19.6-27.6 (8)	32.9-34.7 (1.8)	1.1-2.1 (1)	2.3-8 (5.7)	0.75-4.24 (3.5)	0.06-0.15 (0.1)
DIC	18-22 (4)	0.36-0.78 (0.4)	13.8-18.6 (4.8)	14.8-24.6 (9.8)	33.3-34.7 (1.4)	1.2-2.8 (1.6)	3.1-8.62 (5.5)	1.06-5.93 (4.9)	0.09-0.25 (0.2)
DIP	18-22 (4)	0.44-0.8 (0.4)	15.9-18.5 (2.6)	21.5-29.9 (8.4)	32.7-34.3 (1.6)	1.2-3 (1.8)	1.04-5.1 (4.1)	0.61-4.77 (4.2)	0.07-0.27 (0.2)
DIT	17-21 (4)	0.43-0.85 (0.4)	9.6-15.1 (5.5)	11.5-20.2 (8.7)	32.2-34 (1.8)	1.8-4.9 (3.1)	1.19-10.91 (9.7)	3.69-16.89 (13.2)	0.1-0.32 (0.2)
EUC	20-23 (3)	0.36-0.75 (0.4)	16.4-18.2 (1.8)	19.3-26 (6.7)	32.9-34.5 (1.6)	1.4-3.3 (1.9)	1.75-7.15 (5.4)	0.81-4.96 (4.2)	0.09-0.28 (0.2)
GON	20-23 (3)	0.41-0.84 (0.4)	14.8-18 (3.2)	19-28.7 (9.7)	32.2-34.4 (2.2)	1.5-2.5 (1)	3.33-9.01 (5.7)	1.14-8.3 (7.2)	0.07-0.23 (0.2)
GUI	16-20 (4)	0.41-0.81 (0.4)	14.2-18.2 (4)	19-26.5 (7.5)	33-34.6 (1.6)	1.2-3 (1.8)	1.36-7.09 (5.7)	0.89-5.19 (4.3)	0.09-0.3 (0.2)
GYM	16-21 (5)	0.41-0.82 (0.4)	14.3-18.3 (4)	19.3-27.1 (7.8)	33-34.5 (1.5)	1.3-3.3 (2)	1.25-7.53 (6.3)	0.88-5.71 (4.8)	0.09-0.32 (0.2)
HET	20-23 (3)	0.39-0.75 (0.4)	14.8-18.8 (4)	19.1-27.2 (8.1)	32.6-34.4 (1.8)	1.5-3.7 (2.2)	2.15-7.84 (5.7)	1.06-8.16 (7.1)	0.09-0.26 (0.2)
KAT	19-23 (4)	0.39-0.72 (0.3)	14.3-18 (3.7)	23.1-29.7 (6.6)	32.9-34.5 (1.6)	1.6-3.9 (2.3)	0.74-3.99 (3.2)	0.82-6.49 (5.7)	0.1-0.36 (0.3)
LAU	20-24 (4)	0.43-0.86 (0.4)	11.2-16 (4.8)	13.3-24 (10.7)	32-33.7 (1.7)	1.8-4.5 (2.7)	1.31-9.12 (7.8)	4.37-17.38 (13)	0.1-0.31 (0.2)
LEP	16-21 (5)	0.41-0.79 (0.4)	16-18.9 (2.9)	20.5-29.2 (8.7)	33.1-34.6 (1.5)	1.2-2.9 (1.7)	1.45-7.25 (5.8)	0.64-3.91 (3.3)	0.08-0.27 (0.2)
NAV	17-22 (5)	0.39-0.83 (0.4)	15.1-18.6 (3.5)	19.1-27.1 (8)	33.2-34.5 (1.3)	1.6-3.9 (2.3)	1.23-7.28 (6.1)	0.9-5.47 (4.6)	0.1-0.32 (0.2)
NIT	17-21 (4)	0.41-0.81 (0.4)	14.2-18.6 (4.4)	19.2-26.2 (7)	33-34.5 (1.5)	1.2-3.2 (2)	1.54-7.61 (6.1)	0.87-6.03 (5.2)	0.08-0.28 (0.2)
NOC	17-20 (3)	0.46-0.81 (0.4)	16.4-18.3 (1.9)	25-30.4 (5.4)	33.2-34.5 (1.3)	1.2-3.1 (1.9)	2.57-8.43 (5.9)	0.53-3.56 (3)	0.12-0.34 (0.2)
ODO	19-23 (4)	0.39-0.86 (0.5)	10.7-16.7 (6)	11.7-22.6 (10.9)	32.6-34 (1.4)	2.2-5.2 (3)	1.18-9.71 (8.5)	2.23-10.78 (8.5)	0.1-0.43 (0.3)
PARs	17-21 (4)	0.4-0.83 (0.4)	11.2-17.5 (6.3)	15.1-24.5 (9.4)	33.2-34.4 (1.2)	1.7-5 (3.3)	0.99-7.28 (6.3)	1.41-8.5 (7.1)	0.1-0.37 (0.3)
PHA	14-18 (4)	0.6-0.97 (0.4)	9.1-12.3 (3.2)	18.8-24.4 (5.6)	33.2-34.4 (1.2)	2-4.5 (2.5)	0.48-2.16 (1.7)	1.01-8.13 (7.1)	0.05-0.27 (0.2)
PLE	17-21 (4)	0.46-0.83 (0.4)	15.1-18.6 (3.5)	19.3-27.5 (8.2)	33-34.5 (1.5)	1.4-3.4 (2)	1.43-6.8 (5.4)	0.82-5.02 (4.2)	0.09-0.33 (0.2)
POL	20-22 (2)	0.43-0.81 (0.4)	15.5-18.6 (3.1)	19.7-28.8 (9.1)	32.4-34.3 (1.9)	1.4-3.1 (1.7)	1-6.96 (6)	0.72-3.1 (2.4)	0.09-0.39 (0.3)
PRO	17-21 (4)	0.4-0.79 (0.4)	15.7-18.9 (3.2)	19.9-27.9 (8)	33.1-34.6 (1.5)	1.2-3 (1.8)	1.41-7.15 (5.7)	0.78-4.9 (4.1)	0.09-0.3 (0.2)
PRP	17-21 (4)	0.4-0.81 (0.4)	14.9-18.6 (3.7)	19.4-27.2 (7.8)	33-34.6 (1.6)	1.2-3.1 (1.9)	1.36-7.29 (5.9)	0.84-5.11 (4.3)	0.08-0.3 (0.2)
PSE	16-20 (4)	0.41-0.82 (0.4)	14-18.1 (4.1)	18.6-26.2 (7.6)	33.1-34.5 (1.4)	1.2-2.9 (1.7)	1.36-7.95 (6.6)	0.9-5.24 (4.3)	0.09-0.3 (0.2)
RHI	16-20 (4)	0.41-0.81 (0.4)	13.9-18.1 (4.2)	19.4-27.2 (7.8)	33-34.5 (1.5)	1.2-2.9 (1.7)	1.2-6.93 (5.7)	0.88-6.24 (5.4)	0.08-0.3 (0.2)
SCR	18-22 (4)	0.41-0.8 (0.4)	15.5-18.7 (3.2)	20.1-28.3 (8.2)	32.8-34.5 (1.7)	1.3-2.8 (1.5)	1.45-8.2 (6.7)	0.81-5.4 (4.6)	0.08-0.28 (0.2)
SKE	15-19 (4)	0.38-0.74 (0.4)	10.4-16.8 (6.4)	9.6-23.1 (13.5)	32-34.2 (2.2)	1.5-4.1 (2.6)	4-13.94 (9.9)	2.38-17.44 (15.1)	0.1-0.41 (0.3)
THP	17-22 (5)	0.42-0.84 (0.4)	11.7-17.5 (5.8)	14.6-24.7 (10.1)	32.7-34.4 (1.7)	1.5-4.1 (2.6)	1.6-9.14 (7.5)	1.45-10.7 (9.2)	0.09-0.33 (0.2)
THL	18-22 (4)	0.41-0.82 (0.4)	13.6-18.1 (4.5)	17-25.7 (8.7)	32.9-34.4 (1.5)	1.2-3.4 (2.2)	2-8.86 (6.9)	0.99-7.16 (6.2)	0.08-0.3 (0.2)

4.2.3 Organisation des unités taxinomiques dans l'espace environnemental

La Figure 4.10 montre un schéma synthétisant les résultats obtenus de la distribution des unités phytoplanctoniques le long des gradients environnementaux. Au sein de la communauté, les unités taxinomiques occupent un espace environnemental relativement différent, bien qu'il existe également des chevauchements entre celles-ci (Figure 4.10).

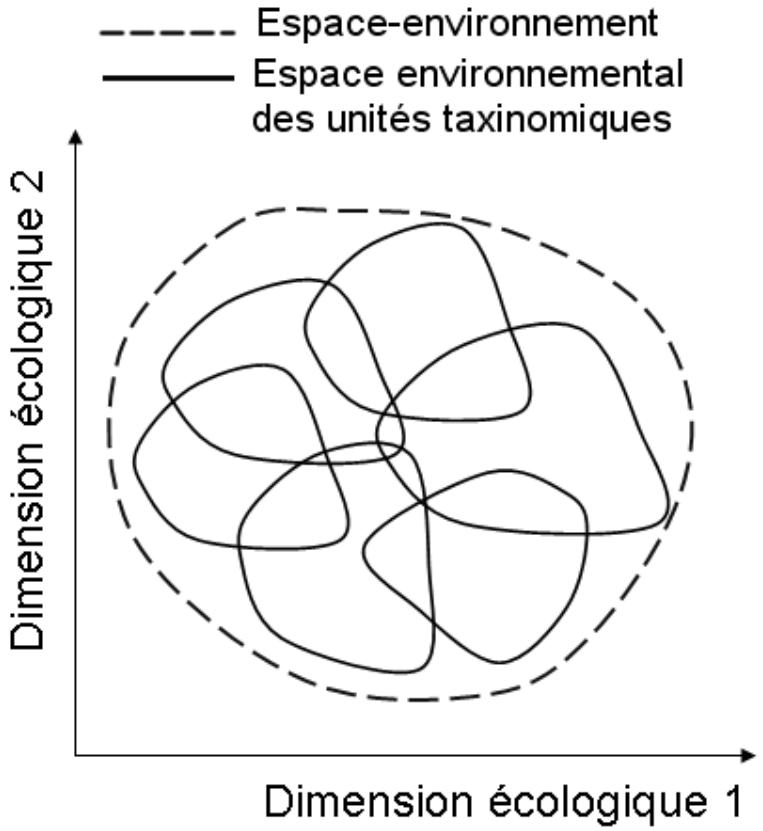

FIGURE 4.10 – Organisation des unités taxinomiques d'un assemblage phytoplanctonique dans un espace environnemental à deux dimensions.

Ces résultats montrent, d'une part, le rôle de l'environnement structurant la communauté, et d'autre part l'espace environnemental spécifique au développement d'un taxon. Ainsi, les unités taxinomiques occupent un continuum des variations progressives de l'irradiance et de la concentration en sels nutritifs. D'un point de vue phylogénétique, les diatomées semblent être un groupe généraliste car celui-ci est capable d'exploiter l'ensemble de conditions environnementales présentes sur les zones d'étude (voir Figure 4.3D). Néanmoins, il existe apparemment un degré de spéciation au sein de ce groupe, car nombre d'unités taxinomiques se développent sous certaines conditions spécifiques, déterminées par l'environnement physico-chimique et certainement par le complexe réseau d'interactions biotiques existant. Concernant les dinoflagellés, les taxons étudiés occupent principalement l'espace estival et ont développé

des stratégies adaptatives leur permettant d'exploiter des conditions où les concentrations en sels nutritifs sont faibles en surface. Il n'en reste pas moins que les taxons formant ce groupe présentent également des différences quant à leur niche réalisée (voir Figure 4.4).

4.2.4 Contribution des différentes zones d'étude à la caractérisation de la niche

L'étude de la contribution des zones géographiques à l'estimation de la niche réalisée permet d'illustrer, dans une certaine mesure, la variabilité spatiale de ces unités. Ainsi, il est possible d'examiner si elles sont ubiquistes ou au contraire si elles sont rencontrées dans une zone d'étude particulière. Les trois zones géographiques prises en compte pour l'étude de la niche écologique sont définies ici comme étant : l'Est de la Manche et le Sud de la Mer du Nord (Manche), la Baie de Quiberon (Quiberon) et le Bassin d'Arcachon (Arcachon). La Table 4.6 montre les résultats de la contribution de chacune des ces zones géographiques à l'estimation de la niche de chacune des unités taxinomiques. Pour l'étude de cette contribution, nous utilisons les occurrences dont les densités appartiennent au 25% les plus élevées.

Parmi les dinoflagellés, les unités *Ceratium* (CEI) et *Gonyaulax* (GON) sont principalement rencontrées sur le littoral Atlantique tandis que *Katodinium* (KAT) l'est dans la Manche. La niche de *Noctiluca* (NOC) est principalement définie par les observations effectuées dans la Baie de Quiberon et le Bassin d'Arcachon ne contribue pas à sa construction. Pour nombre de diatomées, la contribution des zones est assez homogène. Ceci est le cas des unités telles que *Cerataulina* (CER), *Chaetoceros* (CHA), *Eucampia* (EUC), *Nitzschia-Hantzschia* (NIT) ou encore *Skeletonema* (SKE). La niche de l'unité *Phaeocystis* (PHA) est entièrement définie par la zone de la Manche.

Dans ces analyses, la niche réalisée est considérée comme l'espace environnemental général qu'une unité taxinomique peut occuper, indépendamment de la zone d'étude. Mais il est également possible de s'interroger sur le fait qu'une espèce occupe ou pas le même espace environnemental dans les différentes zones géographiques. Le calcul du chevauchement (D) entre la même unité taxinomique sur différentes zones apporte des éléments de réponse. Afin de s'affranchir de l'arbitraire de la composition des unités taxinomiques, les analyses sont réalisées au niveau de l'espèce : *Skeletonema costatum* (SKE), *Cerataulina pelagica* (CER), *Dactyliosolen fragilissimus* (DAC), *Paralia sulcata* (PARs), *Eucampia zodiacus* (EUC) et *Noctiluca scintillans* (NOC). Nous ajoutons à cette analyse l'unité taxinomique *Ceratium* (CEI), tenant compte du fait que la niche réalisée de cette unité est très similaire à celle des espèces qui la composent (voir page 197).

La Figure 4.11 montre les valeurs de chevauchement des taxons pour chaque paire de zone d'étude. Ces valeurs de D varient globalement entre 0,4 et 0,8. *Skeletonema costatum* (SKE) présente les valeurs les plus faibles de D, avec un chevauchement entre

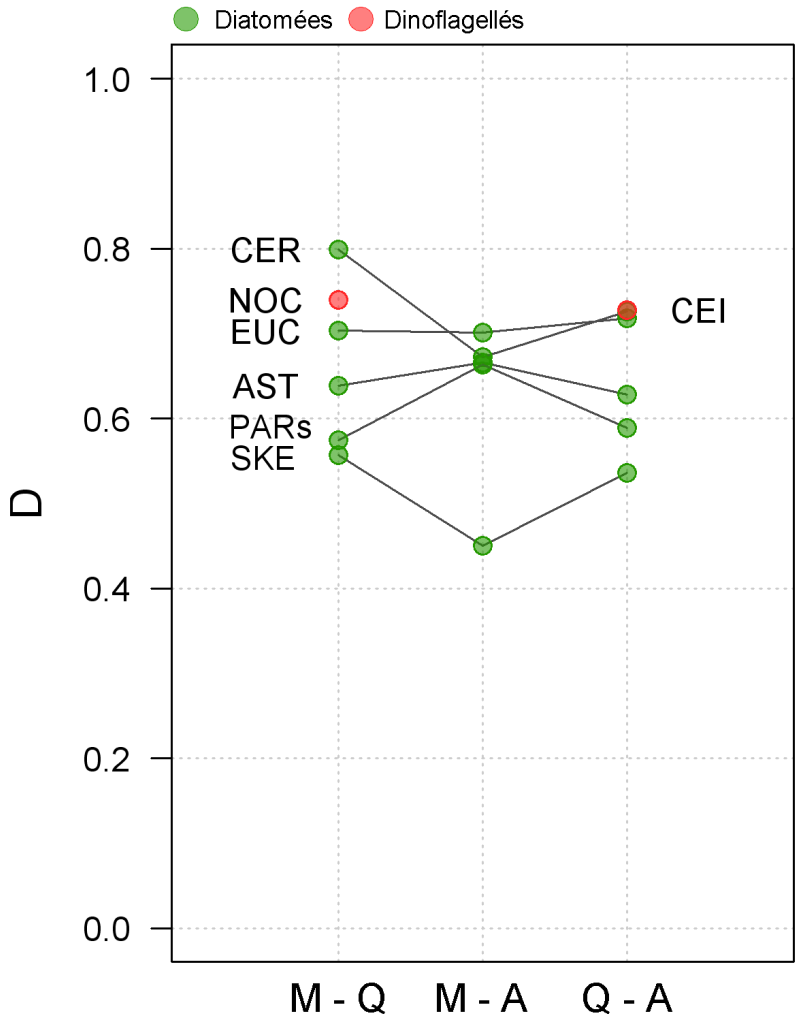

FIGURE 4.11 – Valeurs de chevauchement (D) de la niche réalisée de sept unités taxinomiques entre les trois zones géographiques : Manche (M), Quiberon (Q) et Bassin d'Arcachon (A). Il convient de considérer la non-pertinence des estimations effectuées de D par rapport aux espèces ayant un faible nombre d'occurrences sur une zone déterminée. C'est le cas de *Noctiluca scintillans* dans le Bassin d'Arcachon et de *Ceratium* en Manche.

la zone de la Manche et le Bassin d'Arcachon de 0,45. Les valeurs les plus similaires de D sont observées pour *Eucampia zodiacus* (EUC), où celles-ci varient entre 0,7 et 0,72. D'une part, des valeurs relativement faibles de D peuvent être le reflet d'un environnement qui diffère entre les zones. D'autre part, des valeurs faibles peuvent également résulter des différences entre la niche réalisée d'une unité taxinomique du fait, par exemple, des adaptations locales. À partir des valeurs de D entre les différentes zones géographiques, il est impossible de faire la part entre ces deux hypothèses. Afin d'appréhender ce sujet, une perspective d'analyse approfondie serait d'inclure les tests d'équivalence et de similarité entre niches, abordés par BROENNIMANN *et al.* (2012) et WARREN *et al.* (2011).

TABLE 4.6 – Contribution de chaque zone d'étude à l'estimation de la niche des unités taxinomiques. Cette contribution est calculée à partir de la région du noyeau de densité correspondant à 25% (cf. Chapitre 2). Total : nombre d'occurrences de l'unité taxinomique ; Manche, Quiberon, Arcachon : nombre d'occurrences par zone ; Manche (%), Quiberon (%) et Arcachon (%) : contribution en pourcentage. Les unités taxinomiques en gras correspondent aux diatomées.

Code	*Total*	Manche	Quiberon	Arcachon	Manche (%)	Quiberon (%)	Arcachon (%)
ALE	208	50	126	32	19.2	65.4	15.4
AST	709	305	125	279	44	13.1	42.9
BID	390	290	75	25	72.4	20.4	7.1
CEI	461	18	308	135	2.6	78.4	19
CER	518	140	166	212	28.7	41.1	30.2
CHA	1053	445	301	307	45	24	30.9
COS	483	179	297	7	29.8	69.4	0.8
DAC	350	51	128	171	10.5	41.9	47.7
DIC	528	142	235	151	19.7	47	33.3
DIP	400	147	190	63	33.3	52.5	14.1
DIT	667	284	308	75	39.2	41	19.9
EUC	270	138	68	64	40.3	35.8	23.9
GON	224	21	97	106	10.7	44.6	44.6
GUI	1090	465	370	255	40.8	38.5	20.8
GYM	1146	464	470	212	42.1	41.1	16.8
HET	350	52	211	87	18.8	56.5	24.7
KAT	263	222	23	18	87.5	7.8	4.7
LAU	324	166	109	49	46.9	40.7	12.3
LEP	918	247	446	225	28.8	47.2	24
NAV	723	320	341	62	46.1	47.8	6.1
NIT	1162	406	435	321	35.5	37.9	26.6
NOC	144	37	100	7	14.3	82.9	2.9
ODO	393	265	42	86	64.3	9.2	26.5
PARs	853	447	270	136	64.2	19.8	16
PHA	187	184	1	2	95.7	2.1	2.1
PLE	851	273	414	164	37.1	46.9	16
POL	188	84	90	14	40.4	51.1	8.5
PRO	801	199	421	181	30.7	52.8	16.6
PRP	1098	358	466	274	36.6	42.5	20.9
PSE	1115	454	409	252	38.3	41.2	20.6
RHI	1059	426	428	205	39.8	42.8	17.4
SCR	743	148	413	182	28	47.8	24.2
SKE	742	231	294	217	24.2	38.7	37.1
THP	976	419	362	195	39.5	34.2	26.3
THL	798	313	305	180	32.2	42.7	25.1

4.2.5 Apports de l'étude de la niche écologique à la relation entre le changement du phytoplancton et les variations du milieu

Les composantes biologiques d'un écosystème constituent souvent les meilleurs indicateurs de l'évolution de l'environnement. Nombre d'études montrent les variations observées sur les espèces, concernant leur abondance, leur distribution spatiale ainsi que leur phénologie (*e.g.* Edwards & Richardson 2004 ; Hernández-Fariñas *et al.* 2014 ; Klais *et al.* 2011 ; Wasmund *et al.* 2008). Cependant, il est souvent difficile d'associer ces modifications aux mécanismes impliqués. En utilisant une approche basée sur le concept de niche de Hutchinson, il a été possible de décrire les conditions sous lesquelles les différentes unités taxinomiques évoluent. Ceci permet de refléter le degré de concordance/discordance entre les conditions environnementales et les préférences environnementales d'un taxon, autrement dit, de s'interroger si les variations d'abondance observées d'un taxon répondent aux variations de l'environnement. Par exemple, une concentration relativement élevée en phosphate est favorable au développement de l'unité taxinomique *Coscinodiscus-Stellarima*. La diminution de l'abondance observée de cette unité taxinomique peut être liée à la diminution de la concentration en phosphate sur la Manche et l'Atlantique (cf. Chapitre 3, ONML 2013). D'autres unités taxinomiques, et plus particulièrement *Phaeocystis*, semblent adaptées à des conditions limitées en phosphore. *Phaeocystis* forme des efflorescences massives quand la concentration en phosphore est inférieure à 1 μmol L^{-1} (Veldhuis & Admiraal 1987). Sous ces conditions, cette unité a un avantage compétitif grâce à l'augmentation de l'activité enzymatique des phosphatases alcalines, ce qui leur donne la capacité d'utiliser un substrat riche en phosphore organique (Veldhuis & Admiraal 1987). Suite à la diminution de la concentration en phosphate dans la Manche, le niveau moyen de l'abondance de *Phaeocystis* n'a pas varié dans la Somme et aurait augmenté légèrement à Boulogne et à Dunkerque (voir Chapitre 3, page 108).

Des dinoflagellés tels que *Gymnodinium-Gyrodinium* et *Katodinium* évoluent sous de faibles concentrations en azote inorganique (0,8 μmol L^{-1}, Table 4.5). En Manche, l'abondance des dinoflagellés a augmenté significativement alors que la concentration en azote inorganique a diminué dans certaines zones (cf. Chapitre 3, ONML 2013). Sous ces conditions, ces organismes ont un avantage compétitif car ils seraient capables d'exploiter d'autres sources de sels nutritifs que celles de l'azote et du phosphore inorganique (Anderson *et al.* 2002 ; Cloern & Dufford 2005). Ainsi, l'existence de la mixotrophie au sein des microalgues montre que le phytoplancton ne fait pas partie d'un groupe homogène de producteurs primaires, et que l'effet des conditions telles que l'enrichissement en sels nutritifs sur ces organismes doit être approfondi sur la base des spécificités physiologiques caractéristiques de chaque taxon.

Les diatomées sont particulièrement sensibles à la disponibilité en silice du fait de la constitution de leur frustule. Les efflorescences des diatomées telles que *Skeletonema*, *Dactyliosolen* et *Coscinodiscus-Stellarima* sont associées à des concentrations en sili-

cates relativement élevées (Table 4.5) et par exemple, la diminution de l'apport en silicates depuis 1950, dans l'estuaire du Yangtze, a été accompagnée par une diminution de l'abondance de *Skeletonema costatum* de l'ordre de 33% durant les années 1980 et de 24% entre 2000 et 2002 (Li *et al.* 2007). Cependant, d'autres diatomées semblent particulièrement adaptées à des concentrations faibles en silicates. Par exemple, des diatomées faiblement silicifiées telles que *Rhizosolenia*, *Guinardia* et *Pseudo-nitzschia* peuvent se développer quand la concentration en silicates est de l'ordre de 1,3 μmol L^{-1} (Table 4.5, Guiselin 2010 ; Rousseau *et al.* 2002). Il a été observé que *Pseudo-nitzschia* se développe dans des conditions où les sels nutritifs sont potentiellement limités (Anderson *et al.* 2010). En raison de la faible exigence en silicates de cette diatomée, *Pseudo-nitzschia* est une espèce fortement compétitrice dans des conditions appauvries en silice suivant une efflorescence de diatomées (voir discussion Anderson *et al.* 2010). Par ailleurs, des résultats d'expérimentations indiquent une possible utilisation de sources organiques d'azote par *P. delicatissima* sous une faible disponibilité en nitrate et ammonium (Loureiro *et al.* 2009). Dans notre étude nous avons constaté une augmentation de l'abondance de *Pseudo-nitzschia* en Manche où le silice serait le principal élément pouvant limiter la croissance du phytoplancton (Guiselin 2010).

Ces résultats montrent le rôle de l'environnement structurant les communautés phytoplanctoniques et la diversité des conditions sous lesquelles celles-ci se développent. Ainsi, ces conditions spécifiques à chaque unité doivent être prises en compte afin de mieux appréhender l'effet des variations environnementales sur la structure des communautés phytoplanctoniques. L'approche de niche écologique permet également d'identifier des unités taxinomiques indicatrices des variations de l'environnement. L'apparition (ou disparition) de taxons se développant sous des conditions très spécifiques ou associées à une typologie des sites fournit des informations sur les caractéristiques et variations du milieu. D'autres taxons (*e.g. Skeletonema costatum*) sont emblématiques car ubiquistes, et la modification de leur abondance serait le reflet d'une variation majeure de leur environnement. Enfin, décrire la niche écologique des taxons potentiellement toxiques et/ou nuisibles est important pour une meilleure compréhension de leur évolution actuelle.

4.2.6 Conclusions et perspectives

Actuellement, nombreux sont les travaux faisant état de variations importantes de la structure et composition du phytoplancton dans les écosystèmes marins. Cependant, il est difficile de rassembler l'information sur les conditions de développement d'un ensemble d'espèces, afin de discerner l'influence des divers facteurs capables de les impacter, qu'ils soient climatiques ou d'origine anthropique. Aborder la relation entre les variations d'abondance des groupes phytoplanctoniques et les modifications du milieu à travers la niche écologique est une approche novatrice. En effet, les études font souvent appel à des méthodes plus traditionnelles (régressions, analyses de redondance,

etc.). Les analyses effectuées dans cette étude s'inscrivent dans le modèle de niche décrit par Hutchinson (1957). L'espace environnemental occupé par une unité taxinomique est représenté par n dimensions, *i.e.* chaque variable biotique ou abiotique conditionnant la présence de l'unité. Malgré le fait que toute caractérisation de la niche d'une unité taxinomique soit potentiellement incomplète, il a été possible de (i) caractériser les différentes unités taxinomiques par rapport à leur marginalité et tolérance, (ii) définir les conditions environnementales où elles évoluent et (iii) déterminer le rôle de divers facteurs environnementaux dans le développement de certains taxons du phytoplancton. De plus, l'approche méthodologique utilisée a permis d'aborder d'autres sujets comme l'influence de la résolution taxinomique dans la définition de la niche ainsi que les différences existant entre la niche réalisée d'un taxon selon la zone géographique.

Récemment, le concept de niche écologique a été utilisé afin d'étudier les variations d'abondance observées sur les espèces. Helaouët *et al.* (2013) étudient à l'aide d'une approche de niche le rôle de l'environnement, et principalement de la température de surface de la mer et de la disponibilité alimentaire, sur les fluctuations de l'abondance de deux copépodes marins, *Calanus finmarchicus* et *C. helgolandicus*. Ainsi, l'analyse de la variabilité interannuelle confrontée à la définition de la niche permettrait de caractériser comment différents taxons, marginaux ou non-marginaux, généralistes ou spécialistes, se situent par rapport à cette variabilité environnementale. Cette approche constitue une première étape vers la construction de modèles des réponses des taxons face aux différents scénarios des variations du milieu.

Dans ce chapitre, nous soulignons également la présence de taxons benthiques dans les assemblages pélagiques ainsi que les conditions environnementales sous lesquelles ceux-ci apparaissent dans la colonne d'eau. Nous approfondissons cet aspect dans le chapitre suivant en étudiant la contribution temporelle au phytoplancton des différentes formes de vie des microalgues.

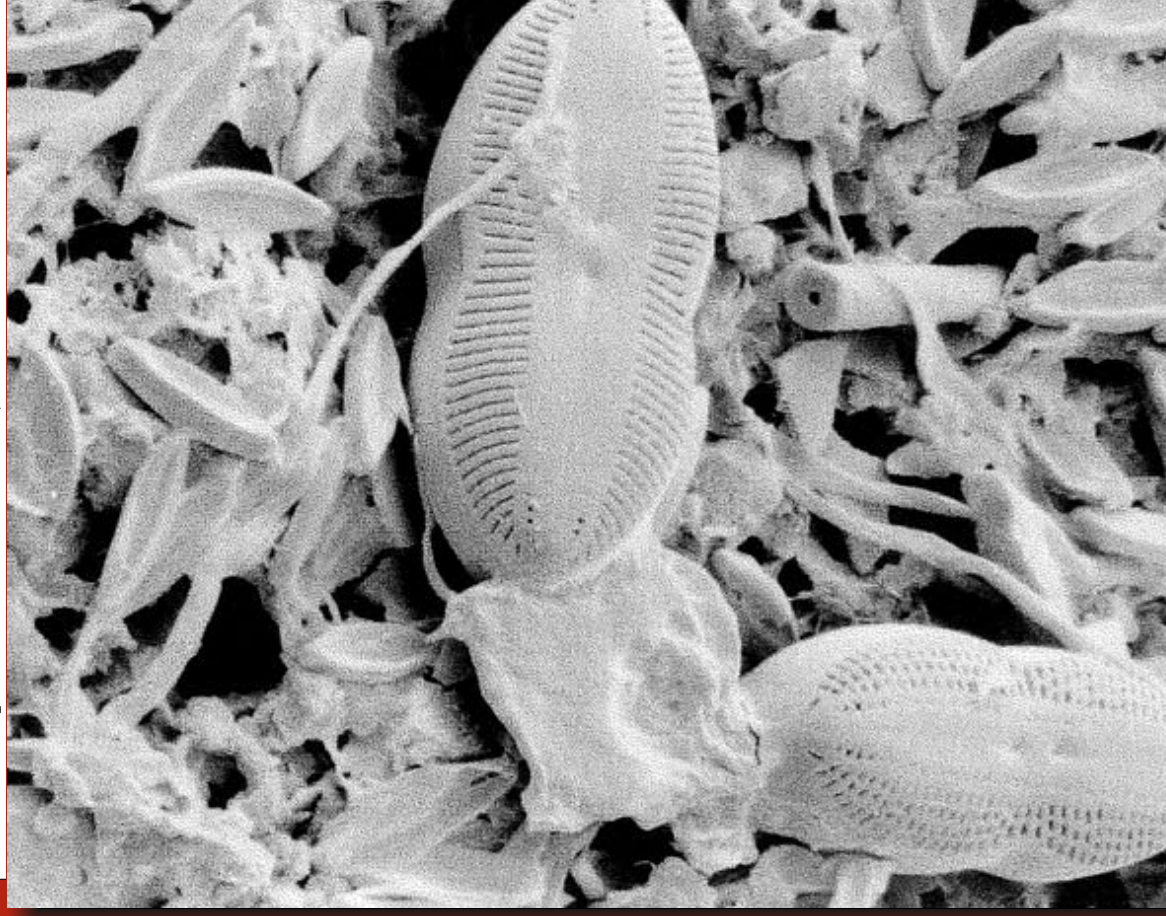

Photo : d'après Underwood et al., 2005

Chapitre 5

CONTENU DU CHAPITRE

Contribution temporelle des microalgues benthiques aux phytoplancton

– Ce chapitre présente l'article scientifique *Contribution of benthic microalgae life-forms to temporal variation of phytoplankton assemblages in a macrotidal system* à soumettre dans *Marine Ecology Progress Series*. L'article aborde la contribution aux assemblages phytoplanctoniques des différentes formes de vie des microalgues benthiques remises en suspension colonne d'eau. Il décrit des variations saisonnières distincte des espèces épipéliques, épipsammiques, haptobenthiques, épiphytes, et tychoplanctoniques, relatives au cycle saisonnier classique du phytoplancton en zone tempérée.

Contribution des microalgues benthiques aux assemblages phytoplanctoniques

5.1 Article 3 : Contribution de formes de vie des microalgues benthiques à la variation temporelle des assemblages de planctoniques dans un système macrotidal

Hernández-Fariñas, T., Ribeiro, L., Soudant, D., Belin, C., Bacher, C., Barillé, L. À soumettre dans *Marine Ecology Progress Series*.

Résumé

Contexte Dans les zones côtières, les phénomènes de remise en suspension des microalgues benthiques dans la colonne d'eau favorise le couplage entre les systèmes pélagique et benthique. Cependant, la quantification de la contribution des microalgues benthiques est souvent négligée lors de l'analyse des données issues des systèmes d'observation. La mise en suspension des microalgues benthiques dans la colonne d'eau est favorisée par des phénomènes physiques tels que le vent, les vagues et la marée. Les espèces que composent les microalgues benthiques ont différentes formes de vie et exploitent différents substrats. Ainsi, la composition et l'abondance des assemblages benthiques en suspension dans la colonne d'eau varient au cours du temps en fonction de leur forme de vie, leur relation avec le substrat et l'environnement physique.

Objectif Cette étude vise à analyser la contribution saisonnière des microalgues benthiques. Tout particulièrement, chaque unité taxinomique se voit associée à une forme de vie : planctonique, épipélique, épipsammique, haptobenthique, épiphyte, et tychoplanctonique, afin de déterminer les variations saisonnières de chacune des formes de vie identifiées.

Localisation Afin d'estimer la contribution des microalgues benthiques dans le phytoplancton, nous avons choisi de travailler avec deux séries temporelles situées sur le littoral Sud de la Bretagne (Océan Atlantique). Les différents substrats caractérisant chaque site d'étude permettent d'évaluer si des différences existent quant à la structure de la communauté benthique en suspension dans la colonne d'eau.

Échelle temporelle Période d'étude comprise entre 1995 et 2006.

Méthodes Afin d'explorer la variation temporelle de chaque forme de vie, une analyse d'auto-corrélation a été réalisée. De plus, l'utilisation des Modèles Linéaires

Dynamiques a permis de caractériser le signal saisonnier de chaque forme de vie. Une analyse de co-inertie relie la structure temporelle des unités taxinomiques aux variables environnementales.

Résultats L'analyse des séries temporelles des deux sites a montré que la contribution des microalgues benthiques au phytoplancton pouvait atteindre ponctuellement entre 60 et 80% de l'abondance des microalgues dans la colonne d'eau, notamment durant les périodes automnale et hivernale, quand l'abondance du phytoplancton est moindre. De plus, l'identification des différentes formes de vie des microalgues a permis de retracer leur évolution temporelle et de relier cette évolution aux variations de l'environnement physique (*e.g.* turbidité, température, salinité). Parmi les cinq formes de vies des microalgues benthiques identifiées, les groupes des épipsammiques, haptobenthiques et épipéliques ont été les plus abondantes. Le groupe des epipsammiques présente un signal saisonnier marqué, caractérisé par une abondance plus importante en hiver quand la turbulence est élevée. Les groupes des épipéliques et du tychoplancton ne présentent pas de variations saisonnières. Malgré une plus faible abondance des épiphytes, un signal saisonnier a pu être identifié impliquant les taxons *Licmophora* caractéristique de la période estivale et *Toxarium* de l'automne-hiver.

Conclusions principales Nos résultats montrent la contribution des microalgues benthiques dans les systèmes macrotidaux turbides, en particulier durant la saison hivernale, quand l'abondance du phytoplancton diminue. En plus du signal saisonnier du phytoplancton, la variation temporelle détectée dans la structure des assemblages pélagiques est en partie dérivée de la contribution de plusieurs formes de vie benthiques. En attribuant les différentes unités taxonomiques au sein des formes de vie, il a été également possible de déterminer que cette contribution est en partie tributaire des formes de vie benthiques spécifiques. En particulier, le groupe des épipsammiques était plus présent dans l'assemblage pélagique pendant la période d'automne-hiver dans des conditions hydrodynamiques plus importantes, tandis que d'autres, essentiellement les espèces épipéliques étaient présentes tout au long de l'année, car ces microalgues sont remises en suspension lors de chaque cycle de marée et ne suivent pas de tendance saisonnière.

Mots-clés phytoplancton, benthique, forme de vie, saisonnalité, épipsammique, épipélique, haptobenthique, Modèle Linéaire Dynamique, auto-corrélation, co-inertie.

Article 3

Contribution of benthic microalgae life-forms to temporal variation of phytoplankton assemblages in a macrotidal system

Hernández-Fariñas, T.
Ifremer/DYNECO-VIGIES

Ribeiro, L.
Universidade de Lisboa/Centro de Oceanografia
Soudant, D.
Ifremer/DYNECO-VIGIES
Belin, C.
Ifremer/DYNECO-VIGIES
Bacher, C.
Ifremer/DYNECO-BENTHOS
Barillé, L.
Université de Nantes/Mer Molécules Santé

Suspended marine benthic microalgae into the water column reflect the close relationship between the benthic and pelagic components of coastal ecosystems. In this study, two 12-year phytoplankton time-series was used to investigate the contribution of benthic microalgae to the pelagic system at two sites along the Atlantic French coast. Furthermore, all taxa identified were allocated into different life-forms in order to study their seasonal patterns. The highest contribution of benthic microalgae was observed during the winter period, reaching from 60 to 80% of the observed abundance in the water column. The epipsammic life-form was the most abundant within the benthic microalgae, dominant in the fall-winter period when the turbidity and the river flow were high. The epipelic life-form did not follow any seasonal pattern. The epiphytic diatom *Licmophora* was most commonly found during summer. As benthic microalgae were found in the water column throughout the year, the temporal variation detected in the structure of pelagic assemblages in a macrotidal ecosystem was in part derived from the contribution of several benthic life-forms.

5.1.1 Introduction

Marine benthic microalgae can be resuspended in the water column under the erosive action of tidal currents or wind-induced waves on bottom sediment (Admiraal 1984; Baillie & Welsh 1980; de Jonge & Van Beusekom 1995). This phenomenon contributes to a strong benthic-pelagic coupling (Ubertini *et al.* 2012), particularly in turbid macrotidal system where benthic microalgae has a major participation to the overall primary production (Underwood & Kromkamp 1999). It may represent up to 50% of the microalgae present in the water column, with significant consequences for food webs (de Jonge & Van Beuselom 1992; Kang *et al.* 2006). Benthic microalgae belong to various taxonomic groups with different life-forms, but diatoms are generally dominant (MacIntyre *et al.* 1996). In soft-bottom assemblages, diatoms are often divided into two groups, epipsammic species attached to sand grain and living in sandflats and free-living epipelic species dominating mudflats assemblages (Round 1965). Different life-forms colonize hard substrates or plants, respectively described as epilithic and epiphytic, but their contribution to planktonic assemblages after resuspension processes is seldom considered (Kasim & Mukai 2006).

Soft-bottom assemblages exhibit a strong temporal variability, and contrasting results have been obtained according to the methods used to assess the biomass and the latitude of the ecosystem. However, for north European estuaries a seasonal pattern with a summer maximum of the concentration of chlorophyll *a* in the top layers of sediments was identified using either sediment cores (*e.g.* de Jonge & Van Beusekom 1995) or remote-sensing time-series images (van der Wal *et al.* 2010). This seasonality is in general given by epipelic species, which are associated to the highest biomass compared to the epipsammic species (Méléder *et al.* 2007a). Temperature and hydrodynamism appear as strong drivers of the respective temporal dynamic of these two life-forms (Benyoucef *et al.* 2014; Méléder *et al.* 2007b). When detected in the water column after resuspension, the seasonality of benthic microalgae, more precisely of epipelic species, tend however to disappear (de Jonge & Van Beuselom 1992; Guarini *et al.* 2004), while no informa-

tion is available for the other life-forms. This clearly suggests that the temporal dynamic of benthic species is not synchronized when studied in their characteristic benthic habitat or when they are analyzed in the plankton. The seasonal signal of benthic life-forms contribution to the phytoplankton assemblages has been largely overlooked, while it may provide significant clues for trophic studies, water quality assessment or to understand toxic shellfish outbreaks related to phycotoxin-producing benthic species. For instance, several taxa of harmful benthic dinoflagellates have an epiphytic life-form, growing on macroalgae (Hoppenrath *et al.* 2014).

Time-series of phytoplankton diversity and abundance have been recently exploited to investigate the impact of climate change on spatial distribution-shift of the plankton through the ecological niche approach (Grüner *et al.* 2011; Irwin *et al.* 2012) or to analyze shift in assemblages composition (Klais *et al.* 2011). Phytoplankton is characterized by a marked seasonality with bloom periods in spring and fall at temperate latitudes (Cloern 1996), but long-term trends revealed distinct patterns among phytoplanktonic groups (Widdicombe *et al.* 2010). However, these time-series are not used to investigate the temporal dynamic of benthic contribution to phytoplanktonic assemblages, and the only work of Guarini *et al.* (2004) considered this process. Nevertheless, these authors analysed a five-year survey with a typology which did not include all the life-forms, such as the epipsammic species.

The main objective of this work is to analyze the seasonal contribution of benthic microalgae life-forms to phytoplankton using two 12-year time-series from the Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network (REPHY) implemented and managed by the French Research Institute for the Exploitation of the Sea (IFREMER) (Gailhard *et al.* 2002; Hernández-Fariñas *et al.* 2014). An autocorrelation analysis and a Dynamic Linear Model, previously used to analyze phytoplankton time-series (Guarini *et al.* 2004; Soudant *et al.* 1997, respectively), were applied to retrieve the seasonal component. Co-inertia analysis provided complementary information about the relationships between environmental variables and taxonomic units.

5.1.2 Materials and methods

5.1.2.1 Study area

The study was carried out at two bays from the French Atlantic coast between 1995 and 2006. Bourgneuf bay located south of the Loire estuary, has a maximum tidal amplitude of 6 m during spring tides. The bay extends over a total surface area of 340 km^2, of which 100 km^2 are intertidal areas with large mudflats (Barillé *et al.* 2010). An important aquaculture of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spreads over 10 km^2 of the intertidal zone, representing the sixth shellfish site in the country. The western part of the bay, protected from the Atlantic swell by Noirmoutier Island, is also characterized by the presence of seagrass meadows, mainly formed by *Zostera noltei* (Hornemann) (Barillé *et al.* 2010). The bay is also highly turbid, reaching concentrations of suspended particulate matter up to 1.5 g/L over mudflats during spring tides (Gernez *et al.* 2014). The sampling point of Bois de la Chaise is located at the north-end of Noirmoutier Island (Figure 5.1).

Le Croisic Bay, north of the Loire estuary, is a 700 hectares area of sand and fine sediments (Le Guerroué *et al.* 2003). The bay is connected to the ocean by a narrow channel. The tidal amplitude has a mean of 3.3 m, reaching 4.5 m during spring tides. The sampling point of Le Croisic is located on the immediate outside of the bay (Figure 5.1).

The principal river close to these sampling sites is the Loire river, with a mean annual flow of 931 m^3s^{-1}. Despite the proximity of the Loire estuary to Bourgneuf bay, it is influenced by the river to a lesser extent than Le Croisic given that, in the absence of strong external forcing, the river plume is propagated to the north and is confined along the coast (Lazure & Jegou 1998). However, the spreading of the river plume is highly dependent on winds and may be driven offshore or to the south when prevailing winds come from the North-West (Lazure & Jegou 1998).

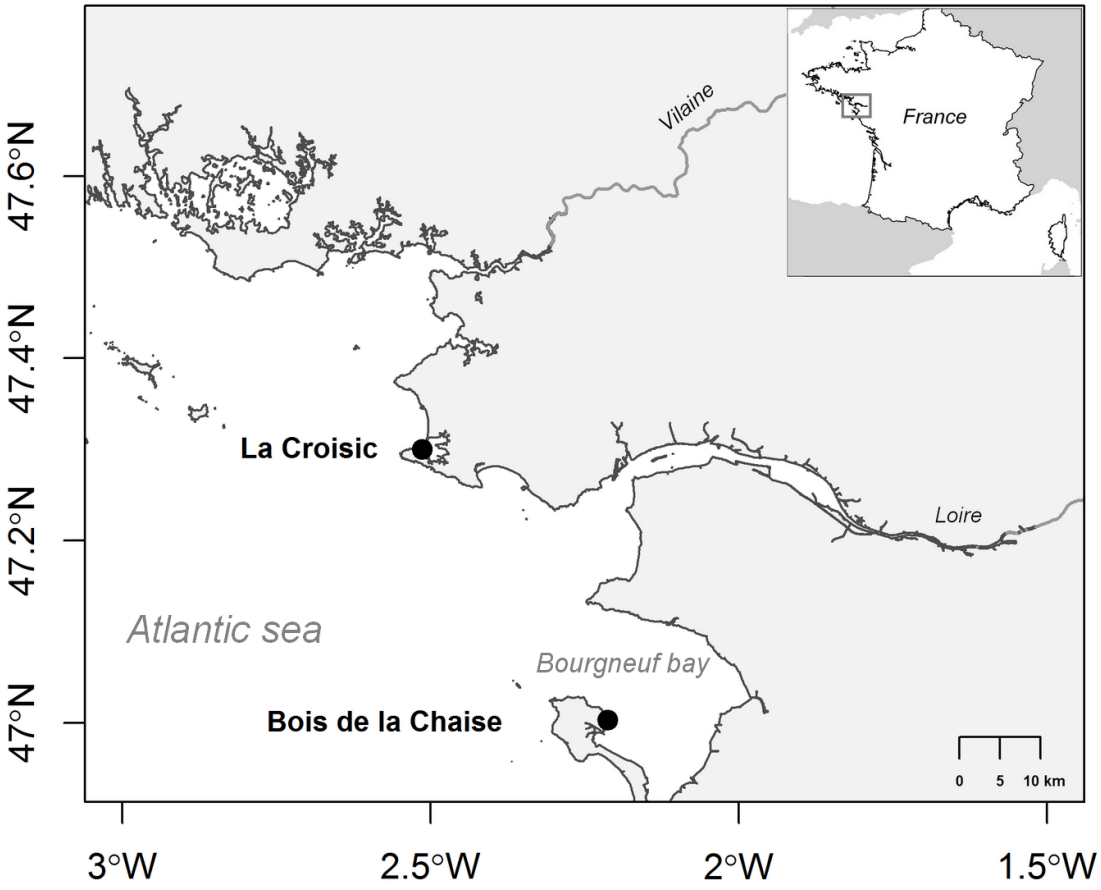

Figure 5.1: Location of the sampling stations from the REPHY network analyzed in this study.

5.1.2.2 Phytoplankton datasets

Sampling was undertaken within the French Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network (REPHY). Bimonthly samples were collected at sub-surface depth (between 0 and 1 m) at high tide and fixed with a Lugol's solution. Taxonomic identification and cell counting was performed by inverted microscopy (Utermöhl 1958). Within the REPHY identification procedure, all the microalgae with the following characteristic were identified: (i) cell size greater than 20 μm or (ii) lower than 20 μm but forming cell chains or colonies and (iii) harmful or potentially toxic species. Identification was performed at the lowest possible taxonomic level (from class to species). Nevertheless, due to changes on taxonomic classification, grouping species or genera into taxonomic units was considered necessary to guarantee the taxonomic homogeneity of the data in time and between the sampling sites. Hence, groups of species or genera are hereafter re-

ferred as *taxonomic unit*. The abundance was expressed in number of cells per litre.

Each taxonomic unit was associated to a life-form group. These life-forms were planktonic, tychoplanktonic, epipelic, epipsammic, haptobenthic and epiphytic (Table 5.1). Taxonomic units were associated to these groups according to the following life-form's definitions:

- plankton: strictly planktonic genera,
- tychoplankton: organisms that live mostly in a benthic environment but may also be found in the plankton,
- epipelic: taxa living in loose association with the sediment, that is, including (mainly larger) motile pennate diatoms, but also immotile taxa such as araphids and centric diatoms (Ribeiro *et al.* 2013),
- epipsammic: organisms "that live in close association (attached or free-living) with individual sediment particles" (Ribeiro *et al.* 2013), usually sand-grains,
- haptobenthic: taxa that live closely attached to, or growing on, submerged surfaces. In this case, it applies to genera that may live in different substrata (*e.g.* sand-grains, rocks, plants),
- epiphytic: organisms living in close association to plants, macrophytes or seagrass.

Table 5.1: Main taxonomic units of microalgae identified in the water column, ranked by family and their life-forms. Occurrence frequency in percentage. See Table D.1 for the complete list of taxa.

Class	Code	Included taxa	Life-form	Occurrence frequency
Bacillariophyceae	NAV	*Navicula, Fallacia, Haslea, Lyrella, Petroneis, Stauroneis*	Epipelic	91.27
	NIT	*Nitzschia, Hantzschia*	Epipelic	53.78
	PLE	*Pleurosigma, Gyrosigma*	Epipelic	75.29
	LIC	*Licmophora*	Epiphytic	35.58
	TOX	*Toxarium, Synedra*	Epiphytic	49.42
	PLA	*Plagiogramma*	Epipsammic	36.74
	RHA	*Raphoneis, Delphineis*	Epipsammic	15.32
	BID	*Biddulphia, Trigonium alternans*	Haptobenthic	29.82
	COCC	*Cocconeis*	Haptobenthic	22.57
	FRA	*Fragilaria*	Haptobenthic	18.62
	GRA	*Grammatophora*	Haptobenthic	71.99
	MEL	*Melosira*	Haptobenthic	70.18
	AST	*Asterionella, A. formosa, Asterionellopsis, A. glacialis, Asteroplanus, A. karianus*	Planktonic	28.83
	CER	*Cerataulina, C. pelagica*	Planktonic	37.73
	CHA	*Chaetoceros, C. danicus, C. curvisetus, C. debilis, C. pseudocurvisetus, C. socialis, C. socialis f. radians*	Planktonic	67.38
	COS	*Coscinodiscus, Stellarima*	Planktonic	82.87
	DIT	*Ditylum*	Planktonic	48.43
	GUI	*Guinardia, G. delicatula, G. striata*	Planktonic	43.82
	LAU	*Lauderia, Schroederella*	Planktonic	17.63
	LEP	*Leptocylindrus, L. danicus, L. curvatus, L. minimus*	Planktonic	70.18
	RHI	*Rhizosolenia, R. imbricata, R. styliformis, R. setigera, R. setigera f. pungens*	Planktonic	62.27
	SKE	*Skeletonema costatum*	Planktonic	56.51
	THL	*Thalassionema nitzschioides, Thalassiothrix, Lioloma*	Planktonic	52.72
	THP	*Thalassiosira, T. levanderi, T. minima, Porosira*	Planktonic	72.65
	NITL	*Nitzschia longissima*	Tychoplankton	69.85
	PSE	*Pseudo-nitzschia* spp	Planktonic	50.74
Dinophyceae	CEI	*Neoceratium furca, N. fusus, N. lineatum, N. minutum, N. tripos*	Planktonic	37.73
	DIN	*Dinophysis, D. caudata, D. acuminata, D. sacculus, D. acuta*	Planktonic	23.06
	GYM	*Gymnodinium, Gyrodinium*	Planktonic	55.85
	KAT	*Katodinium*	Planktonic	32.45
	PRO	*Prorocentrum, P. micans, P. arcuatum, P. gibbosum, P. balticum, P. cordatum*	Planktonic	56.34
	PRP	*Protoperidinium, P. depressum, P. bipes, P. steinii, P. pyriforme, Peridinium, P. quinquecorne*	Planktonic	79.90
	SCR	*Scrippsiella, Ensiculifera, Pentapharsodinium, Bysmatrum*	Planktonic	50.41
Chlorophyceae	SCE	*Scenedesmus*	Planktonic	18.62
Prasinophyceae	PYR	*Pyramimonas*	Planktonic	18.45
Dictyochophyceae	DIC	*Dictyocha*	Planktonic	28.67

5.1.2.3 Environmental datasets

Phytoplankton samples were accompanied by measurements of water temperature (°C), salinity, turbidity (NTU) and chlorophyll *a* (μg L^{-1}). The photosynthetically active radiation (PAR, W m^{-2}) was obtained with the ARPEGE model (Météo France) and the daily PAR was cumulated over four days preceding the phytoplankton sampling date. This time-lag was introduced to take into account the preceding conditions which are related to microalgal growth (Sabbe 1993). Additionally, precipitation data (mm, Météo France weather station of Pornic, 47.15°N, 2.05°O) and flow (m^3s^{-1}) of the Loire river were added to the analyses. As for PAR measurements, daily measures of precipitation and river flow were cumulated over four days before the phytoplankton sampling date.

5.1.2.4 Statistical analyses

Computations and graphical representations were carried out using the R software (R Core Team 2013) for statistical computing. For statistical analyses the *dlm* (Petris 2010) and *ade4* (Dray & Dufour 2007) packages were used respectively. For analyses, abundance data were log-transformed ($x = \log(x+1)$) to homogenize variances and environmental data were normalized.

The first step was to describe the contribution of benthic microalgae to the phytoplankton community. For this, a simple index was defined as the ratio of benthic microalgal abundance to the total abundance measured in the sample. The derived index reflects the relative contribution of benthic microalgae to the plankton, but it is also influenced by the seasonal dynamic of the life-form groups.

The second step was to analyse time-series to characterize the temporal variation of life-forms. To explore the seasonal dynamic of life-forms groups, an autocorrelation analysis was performed (ACF, Box and Jenkings 1974). In the ecological context, this tool is used to bring out periodic fluctuations in the abundance of biological systems. To estimate the ACF, the correlation coefficient is calculated between pairs of observations separated by a lag τ. For example, given

a time-series Y_t, the correlation coefficients at lag τ is calculated between pairs of values of Y_t and $Y_{t-\tau}$. The correlation coefficient at different lags are then plotted. In addition to the ACF, a Dynamic Linear Model (DLM) was used to further characterize seasonal patterns of life-forms. DLMs have several strengths. Firstly, these models take into account the temporal structure of the time-series and allow parameters to evolve in time, hence the "dynamic" term (Petris *et al.* 2009; Soudant *et al.* 1997). Secondly, DLMs are well tailored for monitoring data characteristics such as missing data, outliers or changes on sampling frequency (Hernández-Fariñas *et al.* 2014). The model used in this study has two components: a local linear trend (polynomial model of second order) and a factorial seasonal component that can evolve with time. The last one is based on a fortnightly time-step, representing the bimonthly sampling frequency. The examination of the standardized residuals allows detecting observations considered as outliers. Under the assumption of a normal distribution, 95% of the standardized residuals were within the range $\pm$ 1.96. Values standing outside this range may be suspected as outliers. These values were not excluded from the analysis and are treated by an intervention procedure. Thus, these values were characterized by a variance greater than for the rest of the time-series observations.

Finally, a co-inertia analysis was used to study the relationship between taxonomic units and environmental data at each sampling station. This is a multivariate method for coupling two tables, *i.e.* taxonomic unit abundance and quantitative environmental variables. A Monte-Carlo permutation test indicates if the environment and "phytoplankton" structure are significantly related, *i.e.* if a co-structure exists. Only taxonomic units with an occurrence frequency > 3 years were considered, *i.e.* a total of 62 taxonomic units. Since the PAR measures were available after 1996 this analysis was based on the data between 1996 and 2006.

5.1.3 Results

5.1.3.1 Environmental parameters

Both areas have a temperate climate under the influence of Atlantic Ocean waters and are characterized by mild winters and summers (water temperature between 11 and 17.9 °C). The principal differences between both sites concerned the salinity and turbidity parameters (Figure 5.2). Given the influence of the Loire River flow (Figure 5.3), the salinity seasonal cycle at Le Croisic was characterized by substantially higher variability ranges. The lower salinities observed between January and Mars (median values 28.5 – 30.2) were influenced by preceding river run-off. The lowest salinities measured at Bois de la Chaise were observed during the same period, but median values ranged between 31.5 and 32. High negative correlation between salinity and river run-off were found for both sampling stations (Spearman correlation of -0.89 and -0.86 for Le Croisic and Bois de la Chaise respectively, $p < 0.001$) . There were also substantial differences in turbidity between both areas. The surface-water turbidity was generally below 7 NTU throughout the year at Le Croisic while it was above 15.5 NTU at Bois de la Chaise during the winter period. Concerning chlorophyll *a*, 80.8% of values were within the 0.5 – 10 μg L^{-1} range for both sites, but there were also some differences regarding the annual peak timing of this variable. While the median value was rather similar between sampling stations, the peak occurred later at Le Croisic (between May and June) and about one month earlier at Bois de la Chaise (between April and May, Figure 5.2). Median annual microalgal abundance was 40500 cells L^{-1} at Bois de la Chaise and 108375 cells L^{-1} at Le Croisic. Inter-annual variability was also observed, with three-fold variability of total abundance from year to year (Figure 5.2).

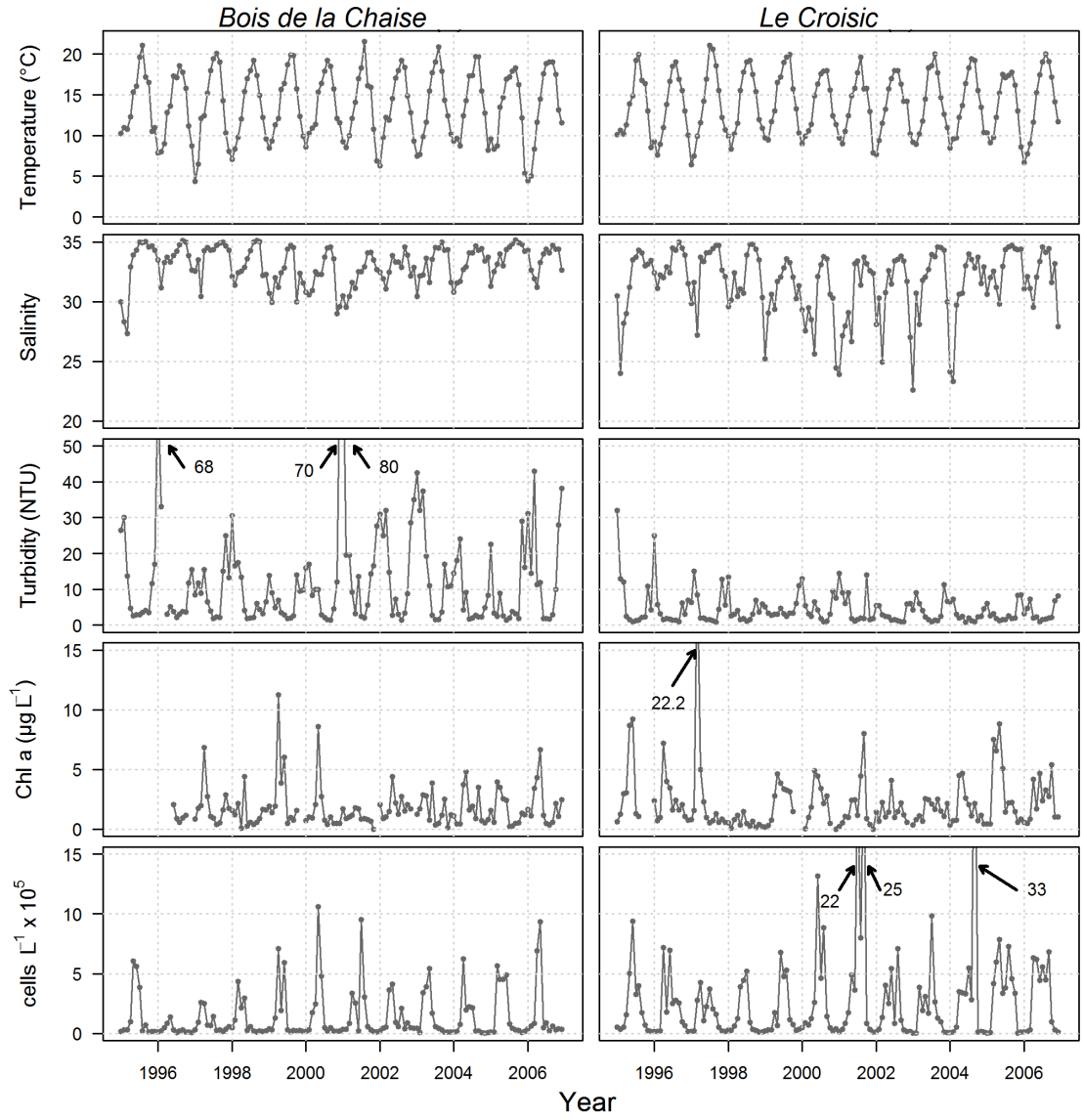

Figure 5.2: Temporal variation (1995 - 2006) of in-situ measures of water temperature (°C), salinity, turbidity (NTU), chlorophyll *a* (Chl a, μg L^{-1}) and 'phytoplankton' total abundance at Bois de la Chaise and Le Croisic sampling stations. For graphical representation data was aggregated to monthly values.

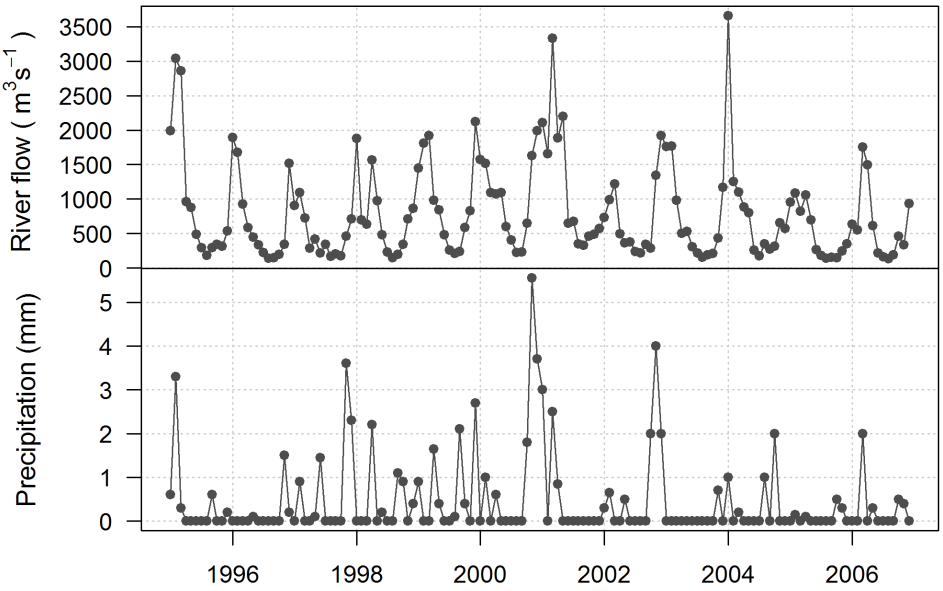

Figure 5.3: Loire river flow (m^3s^{-1}) and precipitation (mm) data. For graphical representation data was aggregated to monthly values.

5.1.3.2 Benthic microalgae contribution to phytoplankton

Eighty-two taxonomic units were identified within both sampling stations between 1995 and 2006. Mostly all taxonomic units belong to diatom (45) and dinoflagellate (27) groups. Other taxonomic units were distributed among the classes Chlorophyceae (2), Dictyochophyceae (1), Raphidophyceae (2), Chrysophyceae (1), Ebriophyceae (1), Prasinophyceae (1), Trebouxiophyceae (1) and Cyanophyceae (1). Both time-series showed a high seasonal pattern of the benthic contribution, which was much higher during winter. In Le Croisic the contribution of benthic microalgae could attain $\sim$ 60% of total abundance of cells in the water column, whilst in Bois de la Chaise this contribution could go up to $\sim$ 80% during the same period (Figure 5.4).

The median abundance of the planktonic life-form was the highest observed. These values were of 1.7 x 10^4 and 7.9 x 10^4 cells L^{-1} at Bois de la Chaise and Le Croisic respectively (Figure 5.5). For this group, the interquartile ranges from 5 x 10^3 to 3.4 x 10^5. Within benthic assemblages, the haptobenthic life-form showed the highest median value at both sites (1.2 x 10^3 and 3.2 x 10^3 cells L^{-1} for Bois de la Chaise and Le Croisic respectively) followed by the epipelic life-form (1.3 x

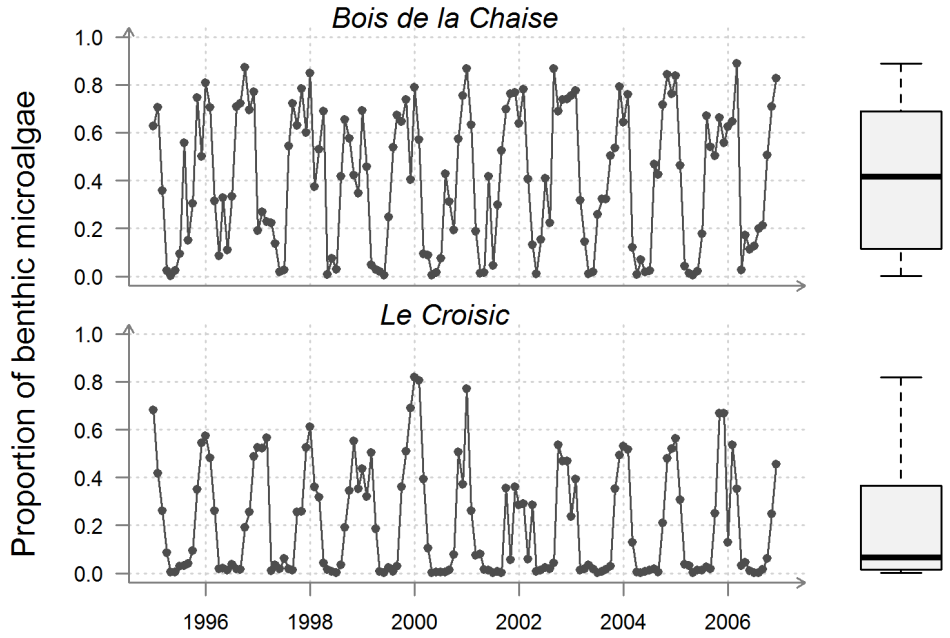

Figure 5.4: Proportion of benthic microalgae abundance to total abundance measured at both sampling stations. For graphical representation data was aggregated to month scale. Hence, monthly median values were represented. The box-and-whisker plot showed the median (horizontal line), the first and third quartile (box) and the last value within 1.5 times the interquartile distance (whisker) of the proportion of benthic microalgae recorded during the study period.

10^3 cells L^{-1}). The median abundance of epipsammic organisms was lower (600 cells L^{-1} at Bois de la Chaise) but it was also highly variable, ranging between 100 and 4.3 x 10^3 cells L^{-1} while this group showed lower abundances at Le Croisic (Figure 5.5). In terms of abundance the epiphytic and tychoplanktonic life-forms were the less important, seldom exceeding 10^3 cells L^{-1}.

Planktonic diatoms such as *Skeletonema* (SKE), *Leptocylindrus* (LEP), *Chaetoceros* (CHA) and dinoflagellates such as the unit formed by *Gymnodinium-Gyrodinium* (GYM) were the main taxonomic units contributing to the total microalgae abundance (Table 5.2). However, at Bois de la Chaise, the benthic genus *Plagiogramma* (PLA) had a median contribution of 4.6% to the total microalgae abundance. Four other units of benthic microalgae come to complete the list of the taxonomic units with a major contribution to the community. These were *Nitzschia* (NIT), *Melosira* (MEL), *Fragilaria* (FRA) and *Grammatophora* (GRA). At Le Croisic, major contributions corresponded to planktonic taxonomic units (Table 5.2). The genus *Nitzschia* (NIT) and *Melosira*

(MEL) were the principal units contributing to the benthic abundance in the water column, with a median contribution of 1%.

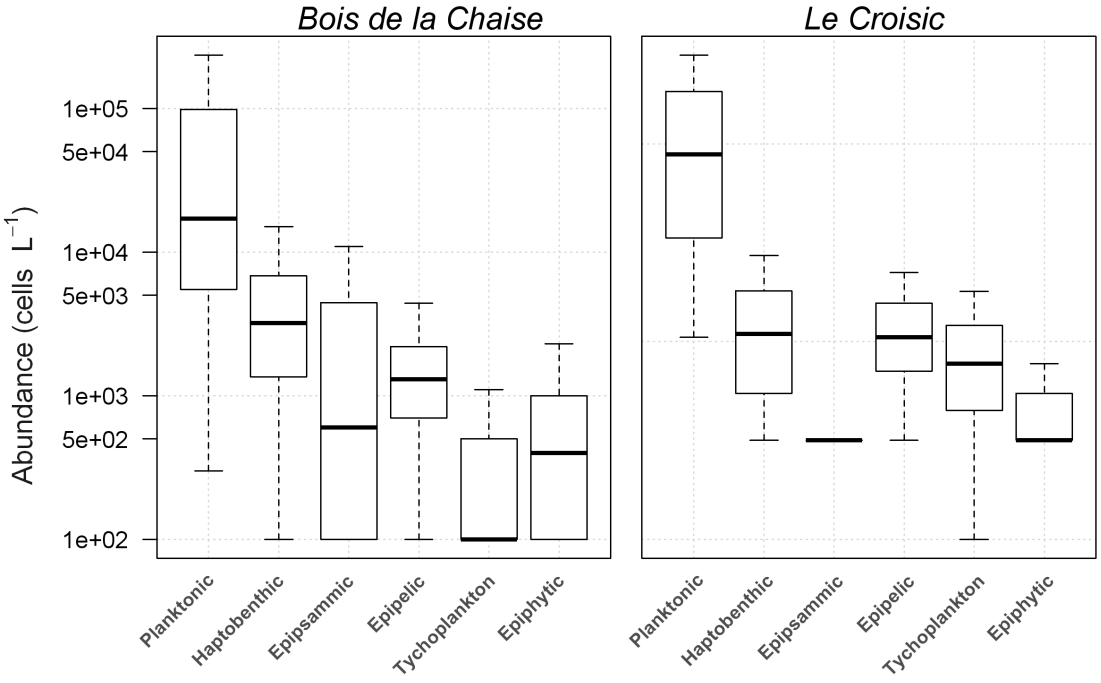

Figure 5.5: Box-and-whisker plot of the life-forms abundance between 1995 and 2012. Horizontal line denotes the median value, box represents first and third quartiles, and whisker represents last value within 1.5 times the interquartile distance. y-axis is on log-scale (base 10).

5.1.3.3 Seasonal patterns of microalgal life-forms

The yearly time-series and the corresponding autocorrelation function (ACF) for each of the six life-forms showed differences concerning the existence of periodic variations (Figure 5.6 and 5.7). The autocorrelation plot of the planktonic group started with a high correlation coefficient at lag $\tau = 1$ (corresponding to two weeks). This coefficient slowly decreased and became negative, reaching a maximum negative correlation at lag $\tau = 12$. The same behaviour, but in the opposite direction, was then observed until a lag time corresponding to one year. Such pattern is mainly driven by periodic changes in the time-series which indicates the existence of a seasonality.

Within benthic assemblages, the epipsammic life-form showed the most pronounced periodicity, especially at Bois de la Chaise where densities in samples

Table 5.2: Contribution in percentage of the main taxa to the phytoplankton community. Median, lower and upper quartile are indicated for both sampling stations. Grey colour indicates benthic life-forms. See Table 5.1 for taxa code and associated life-form.

Bois de la Chaise				Le Croisic			
Code	*Median*	*Quartile* 25%	*Quartile* 75%	Code	*Median*	*Quartile* 25%	*Quartile* 75%
SKE	19.5	10.8	33.3	LEP	24.3	12.6	29.6
CHA	8.9	5.2	16	CHA	12.8	9.1	26.7
LEP	6.6	4.7	12.6	PSE	6.8	5.6	9.2
THP	4.7	2.7	7.2	GYM	4.0	1.8	11.5
PLA	4.6	3.0	14	RHI	4.0	1.9	8.1
RHI	3.2	0.8	4.7	SKE	3.4	1.2	7.9
PSE	2.5	0.9	4.6	PRO	2.5	1.8	3.3
GUI	1.6	0.6	4.1	THP	1.9	1.4	3.0
AST	1.5	0.9	3.3	CER	1.6	0.7	3.6
NIT	1.5	1.1	2.4	NIT	1.0	0.6	1.6
CER	1.4	0.4	1.8	MEL	1.0	0.3	1.4
MEL	1.3	1.1	1.8	SCR	0.8	0.6	1.3
FRA	0.9	0.4	1.3	PRP	0.6	0.4	0.8
GRA	0.8	0.5	1.1	THL	0.6	0.3	0.7
COS	0.8	0.4	0.9	NAV	0.4	0.2	0.9

reached occasionally 10^5 cells L^{-1}. As the planktonic group, the epipsammic life-forms showed a periodic signal in the autocorrelation function. On the contrary, the ACF of epipelic life-forms rapidly decayed to zero and did not present any signs of periodicity. A similar pattern was observed for tychoplankton and epiphytic life-forms at Le Croisic. However, a periodicity was detected for the haptobenthic and epiphytic groups at Bois de la Chaise although less marked than the epipsammic group.

DLM was subsequently used to characterize the annual cycle of these life-forms. Due to the low abundance recorded for the tychoplankton group at Bois de la Chaise and the epipsammic group at Le Croisic, model results could not be exploited for these two life-forms. Despite the potential variability allowed by the DLM to assess seasonality, the estimated seasonality pattern of each life-form was constant across years, and therefore represented just for one year (Figure 5.8). The planktonic group showed a large seasonal component, but the signal differed at both sites. At Bois de la Chaise, a marked peak in abundance occurred around May while at Le Croisic the abundance reached its maximum during the spring but remained high up to the end of summer. The tempo-

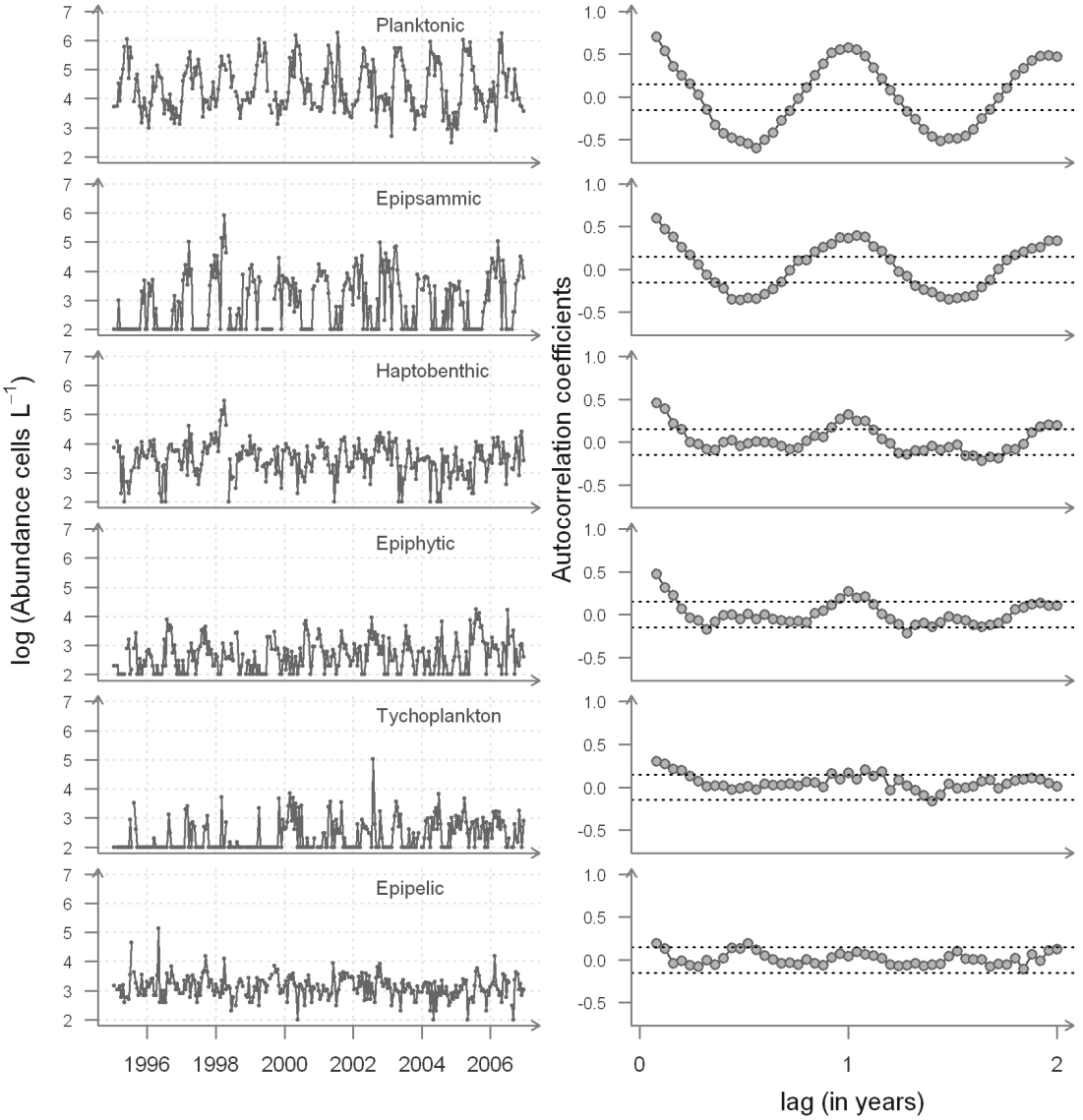

Figure 5.6: Time-series of the life-forms abundance (left panels) and the corresponding autocorrelation functions at Bois de la Chaise sampling station. For graphical representation the monthly median was calculated. The autocorrelation function was estimated based on log-transformed (base 10) abundance. Dotted lines on the autocorrelation functions represent the confidence interval.

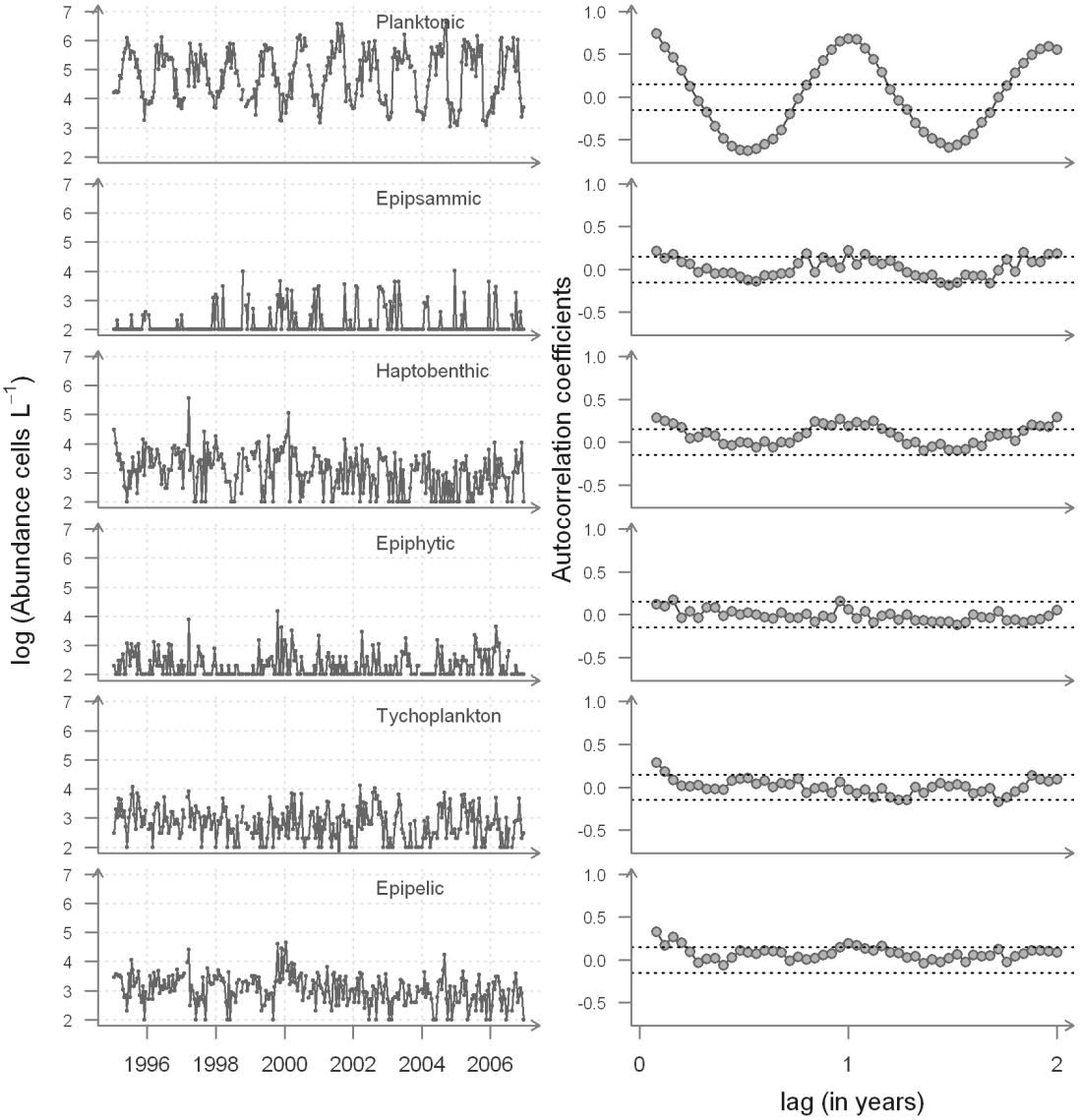

Figure 5.7: Time series of the life-forms abundance (left panels) and the corresponding autocorrelation functions at Le Croisic sampling station. For graphical representation the monthly median was calculated. The autocorrelation function was estimated based on log-transformed (base 10) abundance. Dotted lines on the autocorrelation functions represent the confidence interval.

ral contribution of benthic microalgae to the water column varied between life-forms. The epipsammic group had a marked seasonal pattern. Maximum levels of abundance were found during the fall-winter period. This pattern contrasts with the absence of seasonal variation in the abundance of epipelic species for both sites. This phenomenon was also observed within the tychoplankton life-form at Le Croisic. Concerning the haptobenthic group, the DLM results confirmed the seasonal signal detected by the ACF, but again it was less pronounced than with the epipsammic group. Based on DLM results, haptobenthic organisms were less abundant mainly during the spring-summer period. Finally, the epiphyte group showed the highest abundance during the summer but this signal was less clear at Le Croisic where an irregularity of the annual cycle was noted.

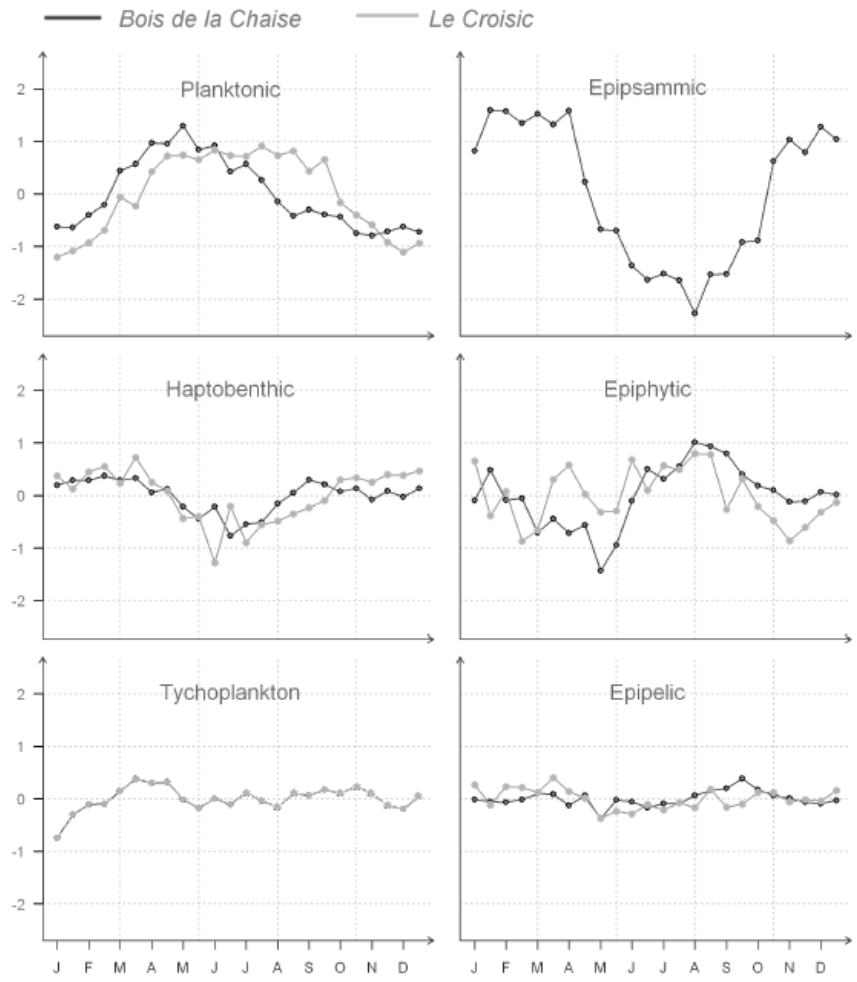

Figure 5.8: Seasonal component for each life-form resulting from the DLM model at Bois de la Chaise and Le Croisic stations.

5.1.3.4 Coupling environmental conditions to taxonomic units abundances

Results from the co-inertia analysis showed the relationship between the environmental conditions and the composition of microalgae community found in the water column (Figure 5.9). The correlation coefficient between both tables (environnment - microalgae) were 0.5 and 0.52 for Bois de la Chaise and Le Croisic respectively, and the Monte-Carlo test performed indicated that the co-structure between tables was highly significant ($p = 0.001$). The first two axes of the co-inertia analysis explained 96.1% of the variance.

The projection of samples described by the environmental datasets (Figure 5.9A) allowed to relate on a temporal scale the environmental variables (Figure 5.9B) and the occurrence of microalgal taxonomic units (Figure 5.9C). These samples projections emphasize the typical seasonal pattern in temperate areas. During the end of the fall and winter period (blue circles) the river flow and the turbidity reached their maxima (Figure 5.9A and B). These variables were opposed on the first axis to the water temperature and PAR measures, which values were high during the late spring and summer period (green and orange circles). The salinity was negatively correlated with turbidity and flow. The maximum concentration of chlorophyll *a* was mainly associated to the spring period (green circles). Finally, precipitation was positively related to the turbidity and flow, although this variable was represented to a lesser extent on the first and second axis of the analyses.

The specific composition of the microalgae community varied along this temporal gradient of environmental conditions (Figure 5.9C). Planktonic taxa were generally found throughout the year. Epipsammic taxa such as *Plagiogramma* (PLA), as well as haptobenthic taxa, mainly represented by *Melosira* (MEL) and *Fragilaria* (FRA), were highly and positively related to turbidity and river flow variables, characteristic of the winter period. Nevertheless, the relationship between *Grammatophora* (GRA, haptobenthic) and these environmental conditions was less evident. The analysis at Bois de la Chaise revealed a contrasting differ-

ence between the seasonal dynamic of two epiphitic taxonomic units. Indeed, *Licmophora* (LIC) was generally found during summer while *Toxarium* was observed in winter. Epipelic and tychoplanktonic taxa presented low scores on both axes, suggesting their presence over mostly all the year. Finally, the genus *Scenedesmus* (Chlorophyceae) was representative of the winter period and it is mainly associated to freshwater inputs. This taxonomic units was mainly observed at Le Croisic station.

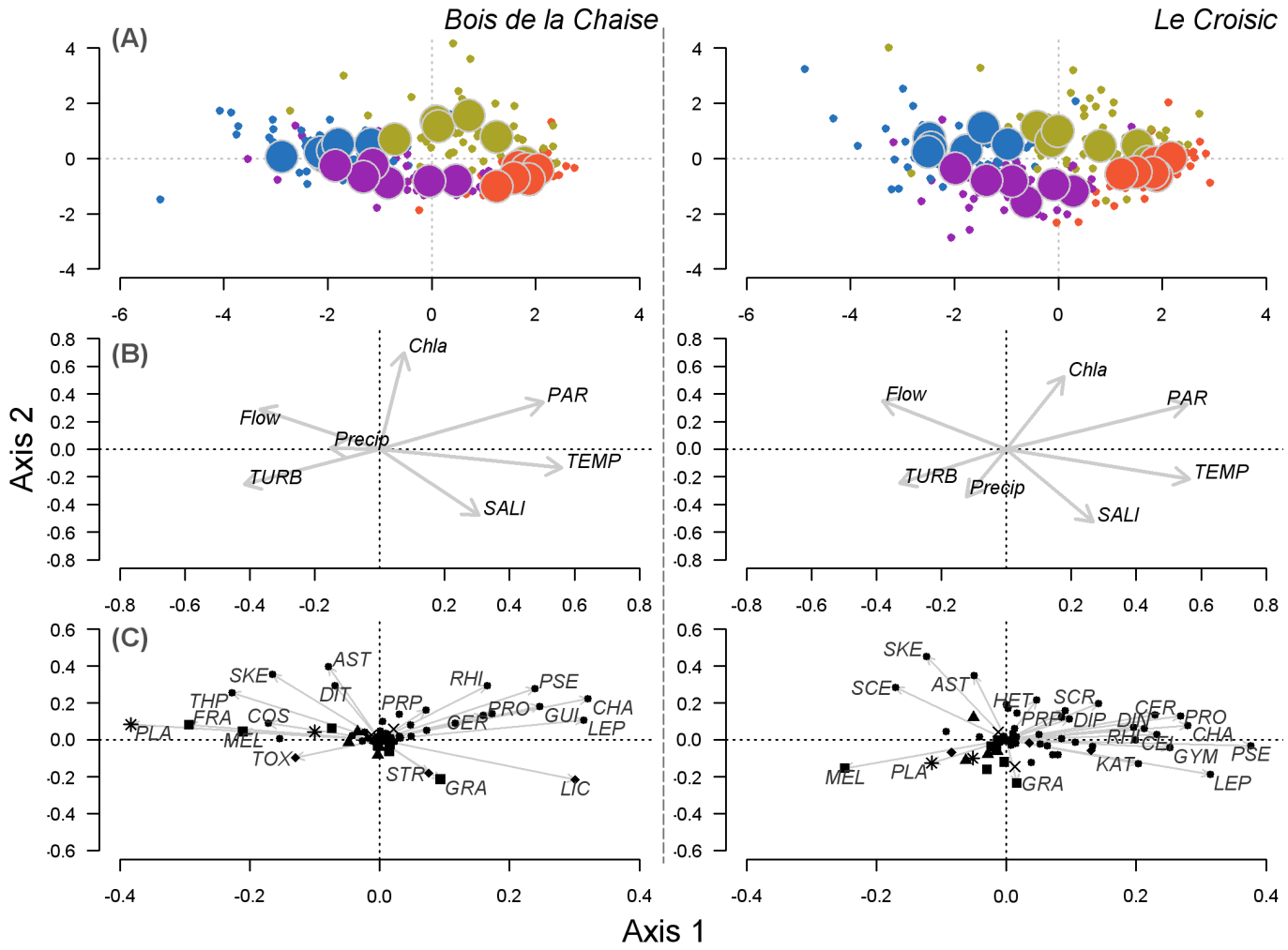

Figure 5.9: Results from the co-inertia analysis at Bois de la Chaise and Le Croisic. (A) Projection of samples described by the environmental datasets. Circles correspond to the barycentre (mean of samples position) of classes at a bimonthly frequency representing one year cycle. (B) Environmental variables projection. (C) Taxonomic unit projections. Symbols represents the different life-forms: planktonic •, tychoplanktonic x, epipsammic ∗, epipelic ▲, epiphytic ♦ and haptobenthic ■. Colour represent seasons (blue - winter, green - spring, orange - summer, violet -fall). Axis 1 and 2 represented respectively 82.8% and 13.3% of the total variance at Bois de la Chaise. At Le Croisic, axis 1 and 2 represented respectively 90.4% and 5.7% of the total variance.

5.1.4 Discussion

5.1.4.1 Benthic microalgae contribution to pelagic systems

The temporal contribution of benthic microalgae to the water column was investigated in a macrotidal system using two twelve-year time-series. Data from the Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network (REPHY) were previously analyzed to study spatio-temporal phytoplankton dynamics, but the benthic contribution to the pelagic community was barely described (Beliaeff *et al.* 2001; Gailhard *et al.* 2002). In the present study, the contribution of benthic microalgae abundance to the water-column assemblages reached up to 80% of the total abundance, especially during the winter period when the phytoplankton abundance was at its lowest level. Therefore, the seasonal structure and composition of the phytoplankton community was influenced by benthic taxa inputs. Similar results were observed by Guarini *et al.* (2004) within two French littoral macrotidal systems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay) where the benthic contribution to pelagic microalgal communities reached 84% during winter.

The resuspension of benthic microalgae is a well-known phenomenon in coastal areas (Admiraal 1984; Baillie & Welsh 1980; de Jonge 1985), related to sediment erosion due to wind-induced waves (de Jonge & Van Beusekom 1995; Demers *et al.* 1987) and tidal currents (Baillie & Welsh 1980). These physical forcings have however been observed for soft-bottom communities dominated by epipelic and epipsammic species, but different forces are likely to be involved for hard-bottom haptobenthic (epilithic) and epiphytic species. For the latter, extreme hydrodynamic events (storm) and/or the seasonal cycle of the plant on which their grow, may be stronger drivers of their resuspension. To get a better insight of the benthic species contribution to the water column and the underlying erosive mechanisms, benthic taxa were allocated into different life-forms (McIntire & Moore 1977), to discriminate their respective contributions based on seasonal patterns. The classical cycle of phytoplankton in temperate areas was used as a reference. In our study, five benthic life-forms were identified in the water

column, while only two (epipelic and epipsammic) are generally described in the abundant litterature dealing with soft-bottom sediments (*e.g.* Hamels *et al.* 1998; Sabbe 1993). It should nevertheless be kept in mind that these groups are not always sharply defined.

In intertidal areas, the composition of the microalgae benthic assemblages changes in relation with the different benthic landscapes (Ribeiro *et al.* 2013). Thus, the relative contribution of the different life-forms to the pelagic assemblages will also vary locally as a consequence of the benthic habitat availability. The differences in the sediment structure shape the abundance of life-forms: muddy sediments favor the epipelon/tychoplankton groups while the epipsammon is more commonly found in sandflats (Round 1965). Coastal areas with seaweed in rocky areas and seagrasses in soft-bottom sediments favor the presence of epiphytic and haptobenthic taxa. In Bourgneuf bay (Bois de la Chaise site), there are large mudflats colonized by epipelic species and coarser sediments (muddy sand to fine sand) dominated by epipsammic life-forms (Méléder *et al.* 2007a,b). In our study, the resuspended benthic assemblages of this area were dominated by epipelic and epipsammic life-forms, but also by haptobenthic life-forms such as *Melosira*. The latter are probably related to the presence of a large rocky zone with mediolittoral belts of pheophytes. The median abundance of epipelic assemblages in the water column was higher than for the epipsammic life-forms. However, the resuspended abundance of the epipsammic group was highly variable and the abundance of this life-form in the water column reached usually 4.3 x 10^3 cells L^{-1}. On the contrary, a lesser variation in the abundance of epipelic life-forms was observed. These patterns reflect distinct temporal dynamics associated to different resuspension drivers, that can be better understood by the subsequent seasonal analysis. The presence in the water column of some epiphytic taxa, although in relatively low abundance (*e.g. Licmophora*), confirms the importance of considering not only sediment-associated microalgae, but also species living in other substrates.

5.1.4.2 Seasonal signal of microalgae life-forms

A striking result of this study was the characterisation of different temporal dynamics associated to life-forms. Concerning phytoplankton, a spring maximum abundance was observed at both sites, but interestingly, at Le Croisic it lasted over the summer period to decline during the fall season. In temperate areas, this pattern in phytoplankton dynamic is associated to well-identified seasonal changes in mixing conditions, increase in nutrient, light availability and grazing (Winder & Cloern 2010). The higher influence of the Loire flow at Le Croisic (nutrients inputs) and/or the lower turbidity (higher irradiance) at this site, are probably related to the observed lasting summer abundance.

Concerning benthic groups, the analysis clearly revealed that life-forms had different temporal patterns. These patterns are interestingly uncoupled with the seasonal dynamics observed when sampling the benthos, as they are more a reflection of the relationship between specific life-forms, the substrate and the hydrodynamic conditions favouring their resuspension within the plankton. Indeed, the resuspended epipsammic life-forms showed a clear seasonal cycle in the water column which contrasts with the absence of seasonality commonly described when studied in the sediment (Méléder *et al.* 2007b; Ribeiro *et al.* 2013; Sabbe 1993). On the opposite, epipelic species colonizing mudflats at low tide are characterized by a seasonal variation (*e.g.* Brito *et al.* 2013; de Jonge & Van Beusekom 1995; Haubois *et al.* 2005; Murphy *et al.* 2009; van der Wal *et al.* 2010) that was not detected after their resuspension. Globally, the benthic contribution was higher during the winter period. During this season, the high hydrodynamism is responsible for the resuspension of heavier sand grains which explain the increase of the abundance of epipsammic taxonomic units in the water column. The lower abundance of this life-form observed during calmer conditions, typically during summer, reinforced this signal.

In Bourgneuf bay, lighter mud particles, and the associated epipelic life-forms, are regularly resuspended by tidal currents according to a forthnightly cycle with high concentrations every sping tides (Gernez *et al.* 2014). In fact, semi-diurnal

variations of suspended particulate matter and chlorophyll *a* above mudflats have an order of magnitude equivalent to their seasonal variations. This process explain why epipelon did not show a seasonal pattern in the water column.

The absence of seasonality of tychoplanktonic life-forms is consistent with the fact that they share a common habitat with epipelic species, with which they also share similar physiological reponses (Barnett *et al.* 2015). Indeed, tychoplankton can be abundant in mudflats (Trites *et al.* 2005). However, as a life-form it did not bring relevant information compared to the other groups. Tychoplankton is defined as temporarily suspended benthic organisms but this study reinforces the idea that most benthic microalgae, whatever their life-form, may be temporarily suspended in a dynamic macrotidal coastal system. The ambiguity of this definition, although inherent to its amphibious life (Barnett *et al.* 2015; Sabbe *et al.* 2010), is a constraint to exploit this life-form for ecological studies.

The seasonal pattern of the haptobethic group was comparable with that of epipsammic life-forms but there was an attenuation of the signal. In fact, this group includes taxonomic units like *Fragilaria* with species common in the epipsammon (Méléder *et al.* 2007a), while others can be epilithic (McIntire & Moore 1977). Nevertheless, *Melosira* seems to be the main driver of the seasonal signal. Among these taxonomic units, there are epilithic species that can dominate benthic microalgal assemblages (McIntire & Moore 1977; Moore & McIntire 2009). The same remarks can be done for the taxonomic unit *Grammatophora*. Haptobenthic cells can have a strong connection to the substratum through mucilage stalks (Fernandes & de Souza-Mosimann 2001). These taxa were positively correlated with winter variables (turbidity and river flow) which suggests that their resuspension occurs mainly during high hydrodynamic conditions. Their stronger connection to substrata may explain a lower resuspension compared to epipsammic life-forms, consistent with the lower winter signal observed for haptobenthic life-forms. It was expected that epiphyton would replicate the seasonal patterns of life-forms that grow attached to the substrate, and surge during the fall-winter period, under more dynamic conditions. However, this was

not the case and during this 12-year study, the main taxonomic unit was *Licmophora* mainly observed during summer. Moore & McIntire (2009) reported *Licmophora* as common epiphyte on *Zostera* leaves, found from spring to fall and rare in winter. In Bourgneuf Bay (Bois de la Chaise site) there is a large seagrass bed of *Zostera noltei* with the highest biomass and extension in summer (Barillé *et al.* 2010). The increase in substrate availability, following the growth season of seagrass leaves could be the main factor responsible for the increase in the abundance of epiphytic taxa such as *Licmophora* and to some extent *Grammatophora*. The boundary between epilithic and epiphytic life-forms is not always a clear-cut (McIntire & Moore 1977), and the genus *Grammatophora* was observed as a common epiphyte of *Z. noltei* leaves in Bourgneuf bay (M. Poulin; comm. pers.). Kasim & Mukai (2006) already mentioned the contribution of epiphytic species to phytoplanktonic assemblages. The analysis of the fate of these different life-forms in the water column, with their marked seasonal differences, should bring a finer understanding of the benthic-pelagic coupling in macrotidal areas.

5.1.4.3 Ecological consequences of the different life-form resuspension

Resuspension of microphytobenthos is strongly participating to benthic-pelagic coupling (Ubertini *et al.* 2012), with a well-known trophic contribution of benthic species for primary consumers (de Jonge & Van Beuselom 1992). Some of these consummers are not necessarily benthic dwellers. This is the case of off-bottom cultivated suspension-feeders like oysters (Kasim & Mukai 2006) but also planktivorous filter-feeders such as the atlantic anchoveta (Krumme *et al.* 2008), whose isotopic signature or gut content revealed respectively the assimilation and the ingestion of benthic microalgae. Kasim & Mukai (2006) have shown the importance of benthic diatom assemblages for oyster and clam aquaculture in Japan. In Bourgneuf bay, the diet of cultivated oysters *Crassostrea gigas* is characterized by a substantial utilization of microphytobenthos, with a mean annual value of 27% estimated from stable isotopes analyses (Decottignies *et al.* 2007). However, a stonger influence was detected in winter, consistent with the higher pro-

portion of resuspended benthic species observed in this study. To our knowledge, the winter availability of benthic diatoms for suspension-feeders, notably epipsammic/haptobenthic species, has not been addressed specifically, since studies gererally focus on spring growth and summer reproduction. During this period of low phytoplanktonic abundance common to all north European coastal zones, the energy gained from food by filter-feeders sometimes hardly balanced their basal metabolic costs (Alunno-Bruscia *et al.* 2011). However, haptobenthic/epipsammic species may not be suitable food sources for suspension-feeders since the most common species can form large chains (*e.g.* *Grammatophora*, *Melosira*, *Plagiogramma*) which may prevent their ingestion. Experiments based on suspension-feeders short-term physiological responses to monospecific diets (Barillé *et al.* 2003), could be a first step to assess their trophic interest and analyse the role of haptobenthic/epipsammic species in coastal food-webs.

A second ecological consequence is related to the epiphytic life-forms. In spite of the low abundance of this group, a seasonal signal was detected with a summer maximum. This result is consistent with the previously described temporal dynamics of epiphytes in temperate and tropical areas which showed a seasonality (Okolodkov *et al.* 2007; Vila *et al.* 2001). In our study, the main microalgae identified was the diatom *Licmophora*, known as a dominant genus in epiphytic assemblages (McIntire & Moore 1977). Several benthic dinoflagellates potentially producing toxins are epiphytic species (Hoppenrath *et al.* 2014) and can participate to these assemblages. This is the case of *Prorocentrum lima*, observed as epiphyte on macroalgae (MacKenzie *et al.* 2011), and detected but with low abundances in the REPHY network. The resuspension of these species and their transfer through food webs can have a strong impact in shellfish ecosystems, where cultivated bivalves can accumulate toxins and be responsible for human poisoning events (Hoppenrath *et al.* 2014). MacKenzie *et al.* (2011) indicated that the accessibility of toxic cells to elevated rack cultivated oyster was an important factor to assess the risk of bivalves contamination. This study showed that epiphytes are detected at the water surface during high tides and can therefore potentially reach shellfish cultures located at the vicinity of the sampling

point (oysters on racks and mussels on wood poles). It would be interesting to see if a genus like *Licmophora* could be an indicator of resuspension events involving co-occuring epiphytic (and epilithic) potentially toxic benthic dinoflagellates.

5.1.5 Conclusions

This study explored the temporal variations of different microalgae life-forms from a 12-year time-series measuring phytoplankton in a macrotidal systems. Our results outline the contribution of benthic microalgae in turbid macrotidal systems, particularly in winter months when the abundance of phytoplankton decreases. In addition to the seasonal signal of the phytoplankton, the temporal variation detected in the structure of pelagic assemblages in long-time series was in part derived from the contribution of several benthic life-forms. By allocating the different taxonomic units within life-forms, it was also possible to determine that this contribution was in part dependent on their specific benthic life-form. Particularly, the epipsammic group was more present in the pelagic assemblage during the fall-winter period under high hydrodynamic conditions, while other, mainly the epipelic life-form was present throughout the year, as they were easily re-suspended and do not follow a seasonal pattern.

5.1.6 Acknowledgements

We would like to thanks the many people involved in the REPHY monitoring network and other supporting programs. This research is part of a PhD Thesis funded by the Fondation de France and the IFREMER.

Photo : Alain Le Magueresse

Chapitre 6

Conclusions générales et perspectives

CONTENU DU CHAPITRE

– Ce chapitre présente les principales conclusions de cette étude permettant de situer les résultats obtenus dans un contexte plus large. Nous évoquons l'intérêt et les limites des diverses approches et méthodes d'analyse du phytoplancton utilisées afin de mieux définir les perspectives des travaux de recherche futurs.

Conclusions générales et perspectives

6.1 Variations des communautés phytoplanctoniques

Les analyses effectuées ont permis de répondre aux questions initialement posées dans ce travail, à savoir (i) l'évolution à long-terme des communautés phytoplanctoniques ainsi que les variations spatiales de cette évolution et (ii) l'influence des facteurs environnementaux sur les changements observés. Les résultats obtenus dans le chapitre 3 montrent que les changements de la communauté phytoplanctonique sont très divers et que les variations se sont produites à différentes échelles et niveaux d'organisation. Deux composantes du phytoplanton sont particulièrement étudiées : les diatomées et les dinoflagellés. Le changement de la proportion relative de ces classes a été mis en relation avec des variations majeures des conditions hydro-climatiques et de la disponibilité des sels nutritifs (*e.g.* Irigoien *et al.* 2002 ; Klais *et al.* 2011 ; Zhai *et al.* 2013, Table 6.1). Dans notre étude, l'analyse de l'évolution temporelle de ces deux classes en Manche et dans le sud de la Mer du Nord a conduit à identifier une augmentation de l'abondance des dinoflagellés notamment après 2001. Cette modification a été accompagnée des variations de la salinité, de la concentration en sels nutritifs et de l'indice climatique AMO (associé à la température de surface de la mer). Cette même approche a été utilisée sur l'ensemble du littoral français métropolitain, mais les variations temporelles au sein des deux classes sont très hétérogènes spatialement (cf. Chapitre 3) et par exemple, une tendance vers la diminution de l'abondance des dinoflagellés est observée entre 1995 et 2000 sur l'ensemble des lieux de surveillance à l'Est du littoral Méditerranéen.

Des analyses triadiques partielles ont permis par la suite d'étudier plus en détail les variations temporelles de la composition spécifique des assemblages phytoplanctoniques (Table 6.1). Les analyses effectuées à l'échelle du littoral français ont montré qu'il n'existe pas de typologie temporelle d'unités taxinomiques commune à l'ensemble des lieux de surveillance. À l'échelle des différentes zones du littoral, la typologie des années est globalement différente d'une zone à l'autre et implique souvent différentes unités taxinomiques. Néanmoins, il est intéressant de souligner des similitudes entre la typologie temporelle des zones de la Manche orientale-Mer du Nord, du Bassin d'Archachon et de la zone est de la Méditerranée, avec 2001 comme année clé. Les unités taxinomiques responsables de cette évolution ne sont cependant pas les mêmes. Ainsi, nous pouvons observer une augmentation significative de l'unité taxinomique *Gymnodinium-Gyrodinium* en Manche-Mer du Nord (Figure 3.17) et une diminution de celle-ci à l'est de la Méditerranée (Figure 3.17). Dans le Bassin d'Arcachon, d'autres unités taxinomiques sont responsables de la typologie temporelle et impliquent notamment la diatomée *Lithodesmium*. En 2001, Goberville *et al.* (2010) observent un changement abrupt de l'environnement des zones côtières du littoral français

en étudiant des données sur la circulation atmosphérique (intensité et direction du vent), les précipitations, la température et la concentration en sels nutritifs.

TABLE 6.1 – Exemples des variations du phytoplancton observées dans les zones côtières.

Zone	Exemples des taxons concernés/sens du changement	Facteurs évoqués	Référence
Mer Baltique (Golfe de Finlande)	↑ complexe *Biecheleria baltica* (*B. baltica*, *Gymnodinium corollarium*, *Scripsiella hangoei*), ↑ chrysophycées, ↑ chlorophycées, ↑ dinoflagellés, ↓ cryptophycées	température, stratification, concentration en sels nutritifs, variations hydro-climatiques	KLAIS *et al.* (2011) et SUIKKANEN *et al.* (2007)
Baie de narragansett (États-Unis) Baie de Calvi	↑ phytoplancton non siliceux (1986-1988)	concentration en silice	GOFFART *et al.* (2002)
Manche orientale-sud Mer du Nord	↑ *Gymnodinium-Gyrodinium*, ↑ *Pseudo-nitzschia*, ↓ *Melosira*, ↓ *Coscinodiscus-Stellarima*	concentration en sels nutritifs, AMO, salinité, co-structure phytoplancton-environnement : oui, co-structure phytoplancton-indices climatiques : oui	cette étude
Bretagne sud	↓ *Navicula*, ↓ *Coscinodiscus-Stellarima*	co-structure phytoplancton-environnement : oui, co-structure phytoplancton-indices climatiques : oui	cette étude
Pertuis-Charentais	↓ *Cocconeis*, ↓ *Skeletonema*	co-structure phytoplancton-environnement : oui, co-structure phytoplancton-indices climatiques : oui	cette étude
Bassin d'Arcachon	↓ *Cocconeis*, ↑ *Lithodesmium*	co-structure phytoplancton-environnement : oui, co-structure phytoplancton-indices climatiques : non	cette étude
Ouest-Mer Méditerranée	↓ *Ditylum*, ↓ *Skeletonema*, ↓ *Cocconeis*, ↓ *Navicula*, ↑ *Gonyaulax*	co-structure phytoplancton-environnement : oui, co-structure phytoplancton-indices climatiques : non	cette étude
Est-Mer Méditerranée	↓ *Gymnodinium-Gyrodinium*, ↓ *Navicula*, ↓ *Coscinodiscus-Stellarima*, ↑ *Pseudo-nitzschia*	zooplancton, température, co-structure phytoplancton-environnement : oui, co-structure phytoplancton-indices climatiques : oui	cette étude

Les analyses de co-inertie ont montré que l'évolution temporelle observée des assemblages phytoplanctoniques est également accompagnée par une évolution de l'environnement abiotique (Table 6.1). Cet environnement abiotique a été décrit par rapport aux trois variables disponibles sur l'ensemble des lieux de surveillance : la température, la salinité et la turbidité. Ces trois variables apparaissent comme structurant la typologie temporelle, mais leur contribution dépend de la zone géographique, par exemple, la température est une variable structurante à Villefranche mais l'est moins dans le Bassin d'Arcachon. L'évolution la plus similaire entre les différentes zones par rapport aux variations du milieu concerne la salinité. Cette variable semble augmenter dans la plupart des zones étudiées. Néanmoins, les variations des assemblages phytoplanctoniques ne sont peut-être pas le reflet d'une variation directe de la salinité, mais le reflet d'autres modifications concernant les précipitations et les apports en sels nutritifs des rivières.

Une hypothèse émise lors de l'analyse des résultats observées en Manche orientale et sud de la Mer du Nord fait référence à l'augmentation de l'abondance des dinoflagellés suite à la réduction des sels nutritifs. Cette réduction observée de 2001 à 2005 a pu être renforcée par la diminution des précipitations et son influence sur le débit des fleuves (Goberville *et al.* 2010). Il existe une forte corrélation entre les flux de nitrates en mer et les débits des fleuves, alors que pour les phosphates cette corrélation est nettement mois importante (voir Chapitre 3 - Section 1.3, ONML 2013). La diminution du phosphore s'explique plus par l'amélioration des performances des stations d'épuration, l'augmentation du nombre d'assainissements collectifs et par une moindre utilisation des engrais phosphatés en agriculture (ONML 2013). Une importante adaptation physiologique de nombreuses espèces de dinoflagellés est leur capacité à acquérir l'azote à travers l'ingestion de particules ou par l'absorption de composés organiques dissous (Anderson *et al.* 2002). Ces organismes mixotrophes peuvent donc prospérer dans des environnements où les sels nutritifs sont en faible concentration.

Les différents mécanismes évoqués dans les études portant sur les variations des assemblages phytoplanctoniques incluent la modification des apports en sels nutritifs, la température, la turbidité ou la variabilité climatique (exprimée par les indices climatiques) qui influencent le cycle de vie des populations (Table 6.1). Tout comme ces variables régulent la croissance du phytoplancton par des processus type « bottom-up », la prédation (régulation type « top-down ») est également un facteur de contrôle du phytoplancton. Malgré le réel intérêt que représente l'étude conjointe de l'évolution du phytoplancton et des prédateurs, aucune donnée de ce compartiment biologique n'était disponible. Néanmoins, Vandromme (2010) a étudié l'évolution sur le long-terme de la communauté du zooplancton à l'est du littoral français. Dans cette zone, un changement important de la communauté s'est opéré à partir des années 2000, où l'abondance du zooplancton a augmenté significativement. Ce changement est en adéquation avec la structure temporelle observée dans cette zone concernant le phytoplancton.

Les résultats ainsi obtenus montrent qu'il n'existe pas de schéma unique des va-

riations des assemblages phytoplanctoniques le long de la côte française. Cependant, ces communautés semblent répondre à des variations détectées sur les variables abiotiques et à de la variabilité climatique multidécennale (cf. Chapitre 3). Dans les zones côtières, nous observons donc la réponse intégrée des changements intervenant à grande échelle et à l'échelle locale. La réponse variée entre les différentes zones du littoral souligne une importante influence des facteurs locaux. Dans ces zones, ces facteurs comprennent l'altération des flux de sels nutritifs et des interactions trophiques (Winder & Cloern 2010). L'augmentation ou la réduction des apports en sels nutritifs peuvent provoquer un important changement de la biomasse phytoplanctonique et de la structure des assemblages (Goberville *et al.* 2010 ; Jeppesen *et al.* 2005). La diminution des apports en phosphates a été auparavant mise en relation avec la réduction de la biomasse du phytoplancton et l'augmentation d'espèces mixotrophes ou caractéristiques des zones meso-oligrotrophes (Anneville *et al.* 2005). L'introduction d'espèces non-indigènes ou la pression de pêche sur les grands prédateurs peuvent également affecter la dynamique du phytoplanton à travers la chaîne trophique (Cloern 1996 ; Frank *et al.* 2005). L'abondance et composition du zooplancton module la biomasse phytoplanctonique (Vandromme 2010). L'importance relative de ces facteurs diffère d'une zone à l'autre, ce qui pourrait expliquer les différentes réponses observées.

La question est de savoir si les modifications que nous avons observées sur les assemblages phytoplanctoniques font partie ou non d'un changement de régime écologique. Ce dernier est défini comme un changement abrupt sur plusieurs niveaux trophiques qui conduit à la reconfiguration rapide de l'écosystème dans des états alternatifs (Andersen *et al.* 2009). L'état d'un écosystème change quand la structure (*e.g.* structure en taille des communautés) et les fonctions essentielles de celui-ci (*e.g.* production primaire, transfert de matière dans le réseau trophique) sont fortement modifiées. Un écosystème est supposé être dans un état d'équilibre (Figure 6.1a, ligne continue) et retourne vers un état d'équilibre lorsqu'il subi une perturbation (Figure 6.1a, flèches). Lorsque les conditions environnementales sont modifiées (*e.g.* apport en sels nutritifs, température) et approchent un niveau critique (F_2), un faible changement des conditions peut porter le système vers un état d'équilibre alternatif (Figure 6.1b, depuis la branche supérieure vers l'inférieure), ce qui correspond à un changement abrupt du système. Restaurer l'état d'équilibre initial (depuis la branche inférieure vers la branche supérieure) ne pourra se produire que si les conditions précédentes sont rétablies suffisamment loin, au niveau du point F_1.

Dans les écosystèmes marins, plusieurs études illustrent ces changements de régime. Aux Caraïbes (Jamaïque), la pression de pêche sur des poissons herbivores et la réduction de l'abondance de l'oursin *Diadema antilliarum* due à un pathogène, a favorisé le passage d'un état caractérisé par une importante couverture des récifs coralliens (avant 1980) à une dominance de macroalgues (survenue début 1980) (deYoung *et al.* 2008 ; Scheffer *et al.* 2001). Dans le Pacifique Nord, il existe des évidences des changements de régime affectant différents niveaux (des poissons au zooplancton et phytoplancton) suite à des variations climatiques (deYoung *et al.* 2008 ; Ge-

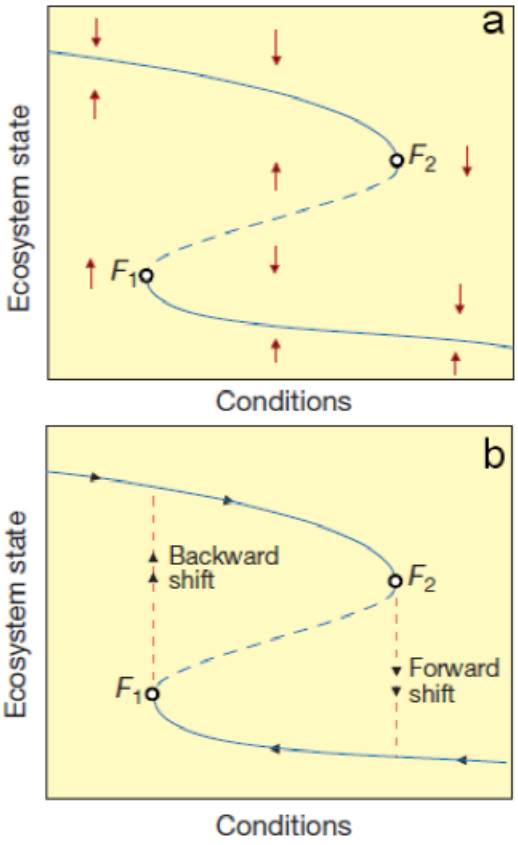

FIGURE 6.1 – Variations de l'état d'équilibre de l'écosystème suite à des modifications telles que l'apport en sels nutritifs ou l'augmentation de la température. (a) L'écosystème est supposée être à l'équilibre (ligne continue) et retourne vers un état d'équilibre (flèches) lorsqu'il subi une perturbation. (b) L'état du système évolue si les conditions environnementales sont modifiées (gauche vers la droite). Les flèches donnent le sens de l'évolution. Arrivée à un seuil (F_2) l'état du système change brusquement vers un autre état (de la branche supérieure vers la branche inférieure) séparé par un équilibre instable (ligne discontinue). Le retour à l'état initial (depuis la branche inférieure vers la branche supérieure) ne pourra se produire que si les conditions précédentes (droite vers la gauche) sont rétablies suffisamment loin (F_1). D'après SCHEFFER *et al.* (2001).

DALOF & SMITH 2001). L'examen de plusieurs indicateurs biologiques a également mis en évidence un changement de régime dans la Mer du Nord entre 1982 et 1988 (BEAUGRAND 2004). L'identification de ces changements abrupts du système suppose qu'à l'échelle temporelle, chacune des périodes (avant et après) soit composée par des années ayant des caractéristiques similaires. Dans notre étude, cette situation est particulièrement observée dans la Manche orientale-Mer du Nord après 2001 (limite en gris, Figure 6.2) alors que par exemple, à l'est de la Méditerranée, nous observons une évolution plus progressive de la structure de la communauté phytoplanctonique. Néanmoins, à l'intérieur de chaque état du système, il existe également une certaine variabilité liée à sa résilience. Celle-ci correspond au maximum de perturbation que l'écosystème peut supporter sans provoquer le passage à un autre état alternatif d'équilibre, *i.e.* la capacité d'un écosystème à retrouver son état initial après une perturbation. Les variations observées peuvent faire partie de la variabilité interannuelle

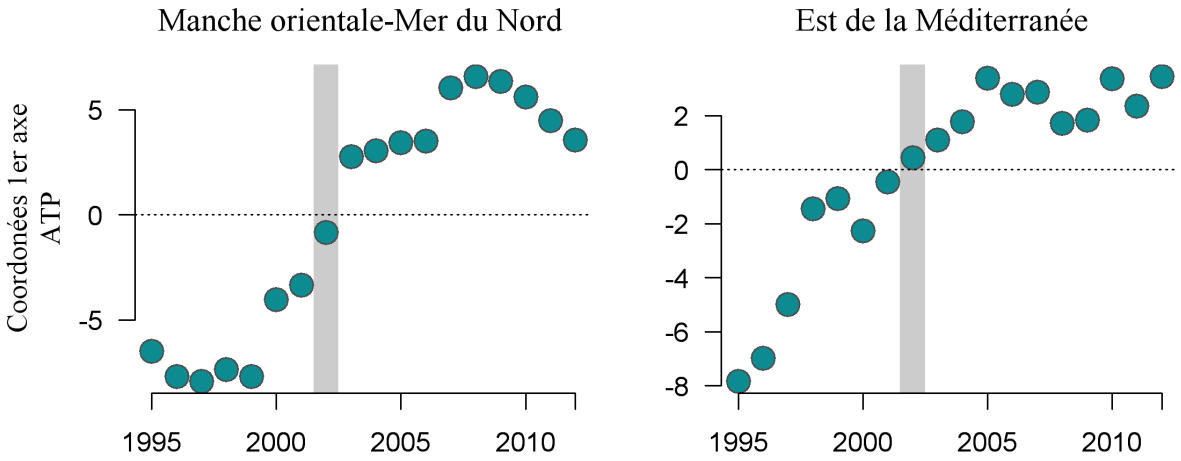

FIGURE 6.2 – Variations de la communauté phytoplanctonique dans la Manche orientale-Mer du Nord (à droite) et à l'est de la Méditerranée (à gauche) reflétée à travers les résultats de l'analyse triadique partielle (ATP). Répresentation des résultats obtenus dans le Chapitre 3 de cette thèse.

et il faudrait des séries temporelles plus longues pour (i) déterminer si le système continue à évoluer ou revient vers un état initial et (ii) documenter les sources de variabilité interannuelle à différentes échelles temporelles nécessaires à la compréhension des réponses des écosystèmes face à diverses perturbations. Afin de mesurer la résilience de l'écosystème, il serait nécessaire de quantifier l'intensité de la perturbation qui a conduit aux variations observées. De plus, il est difficile de détecter un changement de régime ou les conséquences sur l'écosystème sans analyser d'autres compartiments biologiques.

6.2 Niche écologique : intérêt, limites et perspectives

L'analyse de la composition spécifique de la communauté, *i.e.* au niveau des unités taxinomiques, a démontré que les évolutions temporelles des différentes unités au sein des groupes de dinoflagellés et de diatomées diffèrent (voir Chapitre 3). Ceci reflète la variation existante entre les unités taxinomiques quant aux conditions environnementales favorables à leur développement. Les approches utilisées pour l'étude des variations à long-terme des assemblages permettent de décrire les évolutions conjointes du phytoplancton et celle de l'environnement (cf. Chapitre 3). Cependant, la compréhension de ces changements du phytoplancton nécessite une étude plus détaillée de la relation spécifique entre les unités taxinomiques et leur environnement. Ceci nous a amené à utiliser une autre approche de l'étude de la diversité avec l'objectif de décrire l'environnement occupé par une unité taxinomique, *i.e.* sa niche écologique (cf. Chapitre 4). Dans notre étude, la niche est définie comme l'espace à n dimensions où l'unité taxinomique évolue, basé sur le concept de HUTCHINSON (1957). Cet espace en-

vironnemental que nous avons caractérisé représente la niche réalisée d'une unité et non sa niche fondamentale. Cette dernière est définie comme l'hypervolume à n dimensions favorable à la croissance dans l'absence de compétition ou d'autres interactions biotiques. Certains taxons peuvent occuper une grande partie de leur niche fondamentale tandis que d'autres vont occuper un espace inférieur. Ainsi, il est difficile de déterminer dans quelle mesure une espèce occupe sa niche fondamentale.

Le nombre d'études portant sur cette approche de niche écologique est plus réduit dans le domaine du phytoplancton (Table 6.2), et en général ces travaux visent à étudier la relation entre un taxon spécifique et les conditions où celui-ci évolue. Dans notre étude, l'espace a été caractérisé par le biais de trois paramètres : la marginalité, la tolérance et le degré de chevauchement entre deux unités. Ces paramètres permettent de fournir une indication sur la position de la niche d'une unité en ce qui concerne différents gradients environnementaux et la gamme de variations des conditions où cette unité est présente. L'aspect généraliste-spécialiste d'une unité taxinomique peut apporter une information supplémentaire sur des unités indicatrices de certaines conditions environnementales. Des unités taxinomiques telles que *Dactyliosolen* (principalement formée par l'espèce *D. fragilissimus*) ont été indicatrices dans cette étude de températures relativement élevés alors que d'autres comme *Ceratium* sont présentes quand les concentrations en sels nutritifs atteignent des niveaux relativement faibles. Une augmentation (ou diminution) de l'abondance de ces taxons peut donc être le reflet de modifications du milieu. De façon similaire, une unité taxinomique peut être absente d'un site mais apparaître si les conditions environnementales sont modifiées. Dans ce contexte, l'analyse de la contribution des différentes zones étudiées dans l'estimation de la niche d'une unité apporte l'information sur les taxons qui sont ubiquistes ou au contraire caractéristiques d'une zone spécifique. *Phaeocystis* est certainement un taxon d'intérêt, de par sa spécificité à une zone particulière, les conditions caractéristiques de son apparition et sa relation avec d'autres unités taxinomiques (les plus faibles chevauchements sont observés systématiquement entre paires de taxons incluant cette unité). D'autres unités taxinomiques ont été rencontrées sous une large gamme de conditions environnementales comme par exemple *Skeletonema*. Cette unité taxinomique, correspondant à une microalgue essentielle à l'aquaculture, peut être indicatrice de changements majeurs du système et de modifications des apports en sels nutritifs, principalement en silice. D'autres taxons ont un intérêt tout particulier car indicateurs des évènements toxiques causant des dommages à la conchyliculture, à la santé humaine et à l'écosystème de façon générale. La caractérisation des niches des unités telles que *Pseudo-nitzschia* participe à l'amélioration de notre compréhension de l'écologie de ces taxons et fournit un outil d'explication et de diagnostic des risques d'apparition d'espèces potentiellement toxiques.

Une perspective à cette analyse de description des conditions environnementales où les différentes unités taxinomiques évoluent est d'utiliser le cadre conceptuel de niche écologique comme méthode pour expliquer les variations d'abondances observées (Figure 6.3). Cette approche est déjà utilisée pour l'analyse des modifications d'abondance

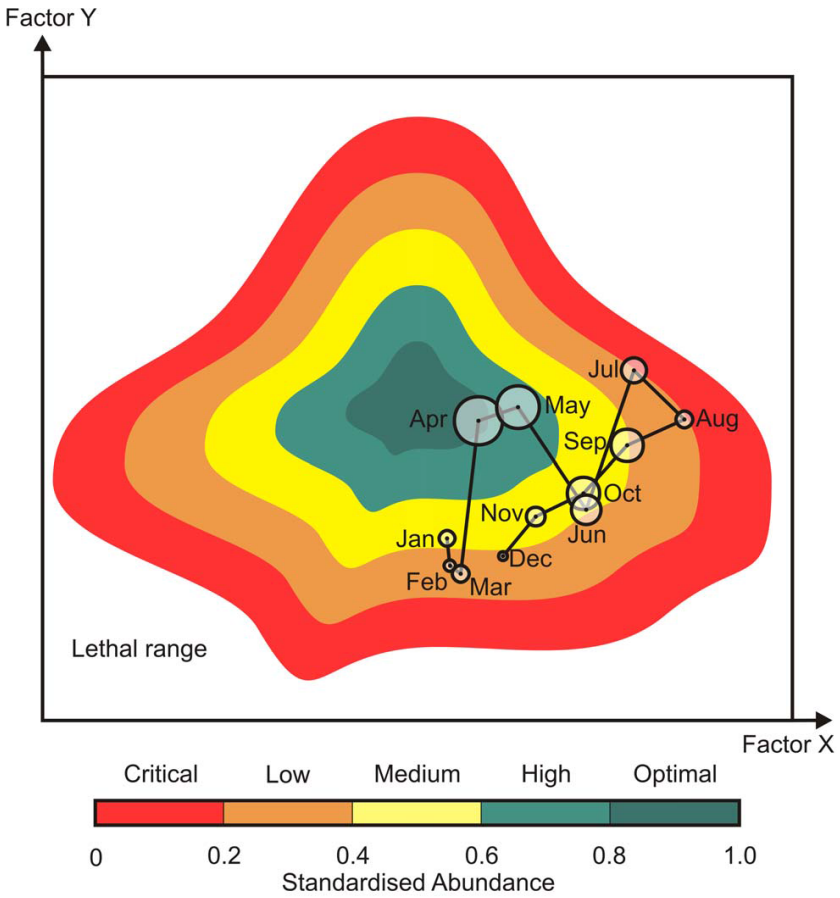

FIGURE 6.3 – Espace environnemental à deux dimensions occupé par un taxon fictif. Cet espace est construit à partir des valeurs standardisées de l'abondance du taxon (entre 0 et 1) en fonction de deux facteurs X et Y. Les valeurs de X et Y observées durant une année fictive (ligne noire) peuvent être superposées à cet espace et reliées aux variations d'abondance du taxon observées (cercles). Cette même procédure peut être envisagée afin d'étudier les variations inter-anuelles d'abondance d'un taxon. D'après HELAOUËT *et al.* (2013).

d'espèces du zooplancton, et a montré le réel intérêt de la niche écologique dans l'explication des mécanismes conduisant aux variations des populations (HELAOUËT *et al.* 2013). Dans cette étude, la niche de deux espèces du zooplancton est défini sur deux axes (température et indice de disponibilité alimentaire) à partir des abondances observées sur environ 3 millions d'échantillons recueillis dans le nord de l'océan Atlantique. Si les conditions environnementales d'une région sont connues pour une année donnée, il est possible de superposer la trajectoire de l'espèce dans l'espace de la niche (Figure 6.3, ligne noire) et de relier cette trajectoire à des changements de l'abondance (Figure 6.3, cercles). Cette procédure peut être envisagée afin d'étudier les variations inter-anuelles d'abondance d'un taxon.

Notre analyse a également des limites. En premier lieu, nous considérons l'abondance comme étant un facteur révélateur des conditions environnementales favorables au développement d'une espèce. Le concept de niche est défini comme la région environnementale où le taux de croissance de la population est positif (voir Cha-

pitre 1 Figure 1.8). Cependant, dans le cas du phytoplancton, le maximum d'abondance ne correspond pas nécessairement aux conditions optimales de croissance d'une population de microalgues. Cet aspect a été abordé par Grüner *et al.* (2011) en déterminant sur une série temporelle la période de croissance maximale d'une espèce phytoplanctonique, et en utilisant ces périodes pour caractériser les conditions environnementales de développement à travers une approche de niche écologique. Dans notre étude, la fréquence d'échantillonnage à raison d'une ou deux fois par mois ne permet pas de bien identifier ces périodes. De plus, bien que nous ayions exploré les caractéristiques phénologiques de certaines unités taxinomiques, cette approche se heurte également au manque de données ayant une fréquence suffisante pour caractériser leur phénologie de façon assez fine. Pour cela, il serait intéressant de sélectionner un certain nombre de lieux de surveillance et d'unités taxinomiques où d'autres données sont disponibles (résultat des campagnes par exemple). Des données ayant une fréquence d'échantillonnage plus adaptée permettraient d'étudier les caractéristiques phénologiques d'espèces du phytoplancton et d'intégrer les notions de taux de croissance dans l'approche de niche écologique.

Une autre hypothèse forte de notre étude est que nous ne prenons pas en considération les phénomènes d'adaptation. Plus spécifiquement les possibles adaptations ayant déjà eu lieu sont considérées dans l'estimation de la niche, mais afin de relier les changements d'abondance d'une unité taxinomique aux changements du milieu nous ne considérons pas la capacité adaptative d'une espèce, ce qui peut rendre l'explication des résultats plus délicate. Nous avons évoqué dans le Chapitre 4 l'intérêt de comparer à travers différents sites, l'espace environnemental occupé par une même unité taxinomique : les différences observées sont-elles le reflet des adaptations locales, des différentes souches ou simplement le reflet de l'hétérogénéité des conditions environnementales entre les différents sites ? La réponse à cette question peut nous aider à mieux comprendre les stratégies évolutives du phytoplancton, notamment dans un contexte de changements futurs. Plusieurs aspects doivent être considérés afin de répondre à cette question dont une meilleure résolution taxinomique, et l'intégration des notions de similarité et d'équivalence de la niche (Broennimann *et al.* 2012 ; Warren *et al.* 2011).

Dans le Chapitre 5, nous apportons une information complémentaire en ajoutant à l'analyse des caractéristiques écologiques des unités taxinomiques relatives à l'association au substrat. Les patrons temporels des différentes formes de vie sont abordés afin d'étudier leur contribution dans la colonne d'eau. Les microalgues benthiques peuvent être considérées comme des unités indicatrices de l'existence d'un type d'habitat, et apparaissent dans la colonne d'eau sous certaines conditions environnementales. Le lien entre l'habitat et la niche d'espèces de microalgues a été étudié auparavant (Heino & Soininen 2006). Selon ces auteurs, les diatomées attachées au substrat sont en général plus largement distribuées et plus tolérantes que les espèces non attachées. Enfin, les analyses effectuées dans le Chapitre 5 soulignent l'importance de considérer les caractéristiques du cycle de vie des organismes, dont vont dépendre les réponses à long-terme que nous observons dans le phytoplancton.

TABLE 6.2 – Synthèse des études portant sur la niche écologique du phytoplancton.

Nature des données	Objectif principal	Niveau d'organisation	Méthode utilisée	Variables incluses	Résultats principaux	Référence
Série temporelle sur une période de 38 ans sur un site à Helgoland, Mer du Nord	Déterminer l'espace environnemental occupé par une espèce	Niveau d'espèce	OMI pour calculer la marginalité et tolérance. Afin de comparer les résultats, ce calcul est effectué sur une base annuelle	Sels nutritifs (azote inorganique dissous, phosphates, silicates), température, salinité, profondeur de Secchi et irradiance	La niche écologique de l'espèce évolue au cours du temps : d'une niche plus spécialisée dans les années 1980 vers une niche plus généraliste à la fin des années 1990	GEBÜHR *et al.* (2009)
Série temporelle sur une période de 40 ans sur un site à Helgoland, Mer du Nord	Estimation de la niche réalisée de trois espèces du phytoplancton à travers deux approches différentes : OMI et ONE	Niveau espèce	Estimation de la niche par l'approche OMI et ONE. Cette dernière est basée sur les périodes de croissance maximale d'une espèce	Sels nutritifs (azote inorganique dissous, phosphates, silicates), température, salinité, profondeur de Secchi, irradiance, vitesse du vent et somme de l'abondance de 23 espèces du phytoplancton comme mesure de compétition inter et intraspécifique	Les deux analyses ont détecté les différences entre l'espace environnemental occupé par chaque espèce. Néanmoins, l'estimation de la niche basée sur les périodes de croissance maximale est écologiquement plus vraisemblable	GRÜNER *et al.* (2011)
Série temporelle sur une période de 60 ans sur 41 régions d'observation du réseau CPR dans l'Océan Nord-Atlantique	Décrire la probabilité d'occurrence des espèces vis-à-vis des différents gradients environnementaux et utiliser cette information pour caractériser la niche réalisée de chaque espèce	Niveau espèce, 119 espèces (69 dinoflagellés et 50 diatomées)	Modèles de Distribution d'espèces (données de présence)	Température de surface de la mer, salinité, phosphate, nitrate, silicate, PAR, atténuation de la lumière à 490 nm et profondeur de la couche de mélange	La niche réalisée peut être estimée à partir de la distribution de probabilité de présence de chaque espèce en fonction de chaque variable environnementale. Cette probabilité de présence se résume par une moyenne et un écart type définissant la niche réalisée sur un espace univarié. Bien que des variations soient observées entre les espèces, un signal fort séparant les groupes des diatomées et dinoflagellés a été retrouvé	IRWIN *et al.* (2012)
Observations acquises sur 47 sites dans des rivières du Nord de la Finlande	Occupation régionale d'espèces de microalgues et relation avec des paramètres comme tolérance et marginalité	107 diatomées au niveau de l'espèce	OMI	24 variables, dont variables caractéristiques de l'habitat : stabilité des fonds, profondeur, couverture forestière riveraine	L'occupation régionale de ces organismes est un reflet de la disponibilité de l'habitat, les espèces non-marginales ont tendance à occuper des espaces plus larges que ceux des espèces marginales	HEINO & SOININEN (2006)
Série temporelle sur une période de 14 ans sur 6 sites du littoral de la Manche orientale-sud de la Mer du Nord, et de l'Atlantique	Décrire l'espace environnemental occupé par différentes unités taxinomiques, et déterminer le rôle de l'environnement structurant la communauté	35 unités taxonomiques (chacune composée d'un ensemble d'espèces voir de genres	OMI afin de définir la marginalité et la tolérance et noyau de densité pour estimer le dégré de chevauchement entre deux unités taxinomiques	Sels nutritifs (azote inorganique dissous, phosphates, silicates), température, salinité, turbidité, irradiance, richesse et indice de dominance de Berger-Parker	Intégrer l'analyse OMI avec l'estimation du noyau de densité a fourni (i) des informations quantitatives sur la marginalité et la tolérance d'unités taxonomiques, (ii) le rôle des variables environnementales dans la structuration de la communauté et (iii) une mesure de l'espace environnemental partagé par deux unités taxinomiques. Les unités marginales ont les tolérances plus faibles. Cependant, parmi les taxons non-marginaux certains sont généralistes alors que d'autres sont plus spécialisés. Les unités marginales et spécialistes ont les plus faibles valeurs de chevauchement. L'analyse de la niche écologique dans le contexte de changements environnementaux ainsi que l'influence de la résolution taxinomique sont également discutées	Cette étude

6.3 Méthodes d'analyse : intérêt, limites et perspectives

L'intérêt des Modèles Linéaires Dynamiques a été mis en évidence en étudiant les séries temporelles sur le long-terme. Dans le Chapitre 3, ces modèles ont été utilisés afin de décrire l'évolution de deux principaux groupes du phytoplancton et des certaines unités taxinomiques. La dynamique saisonnière des différentes formes de vie est explorée dans le Chapitre 5. La possibilité de ces modèles de prendre en compte les caractéristiques inhérentes des séries issues des systèmes d'observation et de la surveillance s'est avérée être un réel avantage en comparaison avec d'autres méthodes (*e.g.* General Additive Models). En effet, les DLM permettent d'analyser des séries ayant des données manquantes, de prendre en compte la variabilité de la composante saisonnière, des données exceptionnelles et des changements des méthodes d'analyse. Toutes ces caractéristiques sont à prendre en compte dès lors que nous analysons des séries temporelles en écologie. L'utilisation de ces modèles dans notre contexte d'étude permet donc d'avoir un retour d'expérience sur les DLM.

Dans cette thèse, nous avons élaboré une stratégie d'analyse qui inclut l'utilisation des analyses triadiques partielles afin d'explorer la structure temporelle des assemblages phytoplanctoniques pour ensuite détailler l'évolution des unités taxinomiques clés de cette typologie temporelle avec l'utilisation des DLM (Chapitre 3). Un problème récurrent observé est le traitement des séries temporelles comportant un grand nombre d'absences d'un taxon spécifique. Dans ce cas, les modèles n'ont pas pu être validés. Une extension envisageable afin d'améliorer l'adéquation entre le modèle et les données phytoplanctoniques serait la prise en compte du caractère censuré des données par une limite de détection (100 cellules/L). Ceci concerne également les séries de sels nutritifs où les valeurs observées sont également censurées par une limite de détection de l'appareil de mesure. De plus, nous avons utilisé une transformation logarithmique des abondances phytoplanctoniques mais d'autres lois de distribution seraient mieux adaptées à ces données écologiques (*e.g.* distribution de Poisson).

Les DLM sont capables d'intégrer des informations exogènes afin de prendre en compte des modifications des méthodes d'analyse (*e.g.* changement pour une méthode de mesure plus précise). Deux méthodes ont été utilisées afin d'identifier ces changements. La première concerne l'utilisation *a priori* des informations disponibles de la position dans la série où les changements ont eu lieu. La seconde est l'utilisation des méthodes statistiques afin d'identifier des points de changement. Cette dernière a l'avantage d'identifier des changements qui ne sont pas forcément connus *a priori*. Néanmoins, un nombre important de points de changements sont souvent identifiés par ces méthodes statistiques et il faut prendre une décision sur la vraisemblance de ces interventions, notamment d'un point de vue écologique. Nous considérons cette étape comme l'une des plus délicates de l'analyse, et à notre avis, un travail d'analyse des séries temporelles, effectué de manière conjointe avec les experts, est nécessaire.

Ce processus d'intervention est également utilisé pour l'analyse des données exceptionnelles. Ces données sont considérées comme des valeurs ayant une variance d'observation plus importante, et dans ce contexte, l'avantage est qu'elles ne sont pas écartées de l'analyse. Néanmoins, nous pouvons nous interroger sur le caractère exceptionnel d'un nombre relativement important de valeurs et si au contraire elles sont le reflet d'un phénomène écologiquement intéressant. Malgré ces limites, les analyses effectuées ont permis d'approfondir les connaissances sur ces modèles dans le cadre d'analyses des séries temporelles issues des systèmes d'observations. Les problématiques rencontrées permettent d'émettre de possibles pistes d'amélioration.

Enfin, les différentes méthodes statistiques utilisées dans cette étude sont principalement descriptives et de ce fait il est difficile d'établir des relations causales. Une alternative consiste à utiliser une approche de modélisation mécaniste (*e.g.* à partir des traits fonctionnels) qui garantit une meilleure compréhension des processus liés à la dynamique du phytoplancton.

6.4 Autres approches complémentaires dans l'étude du phytoplancton

Face à l'évolution des conditions environnementales, les systèmes d'observation fournissent des éléments nécessaires à l'évaluation des impacts sur les systèmes biologiques. Les travaux présentés dans cette thèse mettent en évidence les variations à long-terme des communautés phytoplanctoniques à partir des données recueillies dans le cadre du REPHY. Cependant, bien que de nombreuses questions posées aient pu être étudiées, notamment celles concernant les évolutions à long-terme, la comparaison inter-sites et les notions de niche écologique, d'autres analyses nécessitant une distribution temporelle plus importante (notamment une fréquence d'échantillonnage plus élevée) et une résolution plus fine des jeux de données (*e.g.* résolution taxinomique), n'ont pu être effectuées.

6.4.1 Phénologie et résolution temporelle

Comme évoqué dans le Chapitre 1, les changements au sein du phytoplancton ne concernent que leur abondance, et des modifications importantes ont été observées au niveau de leur phénologie (Edwards & Richardson 2004 ; Guinder *et al.* 2010 ; Winder & Schindler 2004b), constituant un aspect important de l'étude écologique du phytoplancton. Des critères phénologiques tels que la date de début des efflorescences et la durée de celles-ci sont souvent utilisés afin d'étudier l'effet des variations hydroclimatiques sur le cycle de vie des organismes (*e.g.* Walters *et al.* 2013 ; Winder & Schindler 2004b). Toutefois, l'identification correcte de ces périodes nécessite d'avoir des ensembles de données à haute fréquence temporelle. Un échantillonnage à raison

de deux fois par mois, voire une fois par mois, comme c'est le cas dans le cadre du REPHY, peut entraîner une imprécision sur la définition de ces périodes. Ainsi, une fréquence d'échantillonnage faible en ce qui concerne le phytoplancton représente une source potentiellement importante de variations lors de l'évaluation de ces paramètres.

Face à l'intérêt résultant des études phénologiques, l'une des stratégies d'optimisation du REPHY concerne une fréquence d'échantillonnage mieux adaptée à cet enjeu. De plus, des nouvelles technologies permettent également le suivi à haute fréquence et de manière automatique des paramètres biologiques et physico-chimiques. Des systèmes de mesure *in situ* à haute fréquence appelés stations Marel sont aujourd'hui mises en place sur le littoral fran¸cais, comme par exemple à Boulogne-sur-Mer. Ces stations mesurent les paramètres température de l'eau, salinité, oxygène dissous, fluorescence (chlorophylle), turbidité, pH, humidité relative et radiation disponible pour la photosynthèse (PAR), ceci toutes les 20 minutes. Les concentrations en sels nutritifs (nitrates, silicates et phosphates) sont quant à elles mesurées toutes les 12 heures (voir Lefebvre *et al.* 2012b). Durant une année, la station MAREL à Boulogne-sur-Mer collecte plus de 26 000 mesures par paramètre. À titre d'exemple, ceci représente environ le nombre de mesures acquises pendant dix ans par le système d'observation du phytoplancton de Helgoland, une des plus longues séries de données au niveau mondial.

6.4.2 Structure des communautés et nouvelles méthodes d'identification

La composition spécifique du phytoplancton est une variable qui influence la compréhension des processus qui affectent les organismes. Il est possible de coupler les systèmes à haute fréquence et des techniques telles que la cytométrie en flux afin d'obtenir une mesure de la composition spécifique du phytoplancton, tout en gardant une résolution temporelle assez fine. La cytométrie en flux utilise les signaux optiques émis par les particules, liés aux dimensions de celles-ci, à leur structure interne, ou à l'autofluorescence de certaines cellules (Guiselin 2010). Une fois traités, ces signaux permettent d'obtenir des groupes fonctionnels, et dans certains cas, une différenciation entre les espèces (basées sur des profils optiques bien identifiés). L'un des réels avantages par rapport aux données acquises actuellement dans le cadre du REPHY est la prise en compte de deux groupes supplémentaires cruciaux pour l'étude de la diversité de la communauté phytoplanctonique : le nanoplancton et le picoplancton. En revanche, la cytométrie en flux ne permet pas actuellement de différencier entre les différentes espèces des diatomées, et seuls trois groupes sont différenciés sur la base de leur contenu pigmentaire (Guiselin 2010). Ces analyses par cytométrie en flux vont faire partie des nouveaux paramètres mesurés dans le cadre du REPHY, à partir de 2015, et seront réalisées sur quelques lieux de surveillance dans un premier temps.

D'autres méthodes envisagées dans le REPHY viennent compléter l'analyse de la

composition du phytoplancton. L'analyse pigmentaires par HPLC permet d'obtenir une distribution des groupes phytoplanctoniques par l'étude de leurs pigments biomarqueurs (Jeffrey *et al.* 1997). Cette méthode a par exemple l'avantage d'avoir une bonne résolution sur toutes les classes de taille du phytoplancton et une bonne reproductibilité, mais il est impossible de déterminer les espèces.

Les améliorations en cours dans les techniques d'observation du microphytoplancton utilisées dans le cadre du REPHY permettent d'ores et déjà d'automatiser et d'homogénéiser ces observations. En effet, un nouvel outil couple une numérisation des cellules de phytoplancton effectuée par le matériel FlowCam à une reconnaissance des taxons par le logiciel ZooPhytoImage, via un set d'apprentissage évolutif. Cet outil FlowCAM peut être couplé à un système de cytométrie en flux (Sieracki *et al.* 1998). Les résultats s'approchent de ceux obtenus par un observateur humain, avec l'avantage d'avoir un gain considérable de temps, des informations supplémentaires (telles que les dimensions des cellules, les biovolumes), ainsi qu'une possibilité de revenir sur les résultats grâce au stockage et à l'archivage informatique des images.

6.4.3 Vers une approche fonctionnelle de la diversité

La caractérisation des taxons par rapport à leurs traits a été soulignée comme un élément clé dans la compréhension des réponses des organismes du phytoplancton aux modifications environnementales (voir Figure 1.7 - Chapitre 1). Cet aspect a été également évoqué lors de l'analyse de la niche écologique des unités taxinomiques, et notamment utilisé dans l'analyse des formes de vie des taxons en suspension dans la colonne d'eau, bien que dans ce contexte, seule la relation avec le substrat ait été prise en compte. L'approche par traits biologiques n'a pas été complètement étudiée lors de ce travail, d'une part du fait du manque d'information sur les traits de vie de nombreuses espèces du phytoplancton, et d'autre part, au cas où cette information serait disponible, la résolution taxinomique des données n'aurait pas permis une association fiable entre les unités taxinomiques et les informations rencontrées dans la littérature.

L'importance pour la communauté scientifique d'avoir une base électronique concernant les traits du phytoplancton a été soulignée auparavant par Litchman *et al.* (2010). Une telle base de données permettrait principalement (i) un développement substantiel des approches basées sur les traits biologiques pour une meilleure compréhension de l'écologie du phytoplancton, (ii) la caractérisation de la diversité fonctionnelle et (iii) l'explication et/ou la prévision de la réorganisation de la communauté face aux changements globaux. La compilation de traits morphologiques, comportementaux et écologiques peut être facilement obtenue grâce aux observations par microscopie ou bien en utilisant l'outil FlowCAM/ZooPhytoImage décrit précédemment. Cet exercice est en revanche plus difficile pour les caractères physiologiques, peu compilés, dispersés dans la bibliographie et mesurés pour un ensemble restreint d'espèces. À titre d'exemple, Litchman *et al.* (2010) proposent une caractérisation des espèces par rapport à leur taille, forme, demande en silice, motilité, capacité à fixer l'azote, phagotro-

phie, taux de croissance, toxicité, type de toxines, capacité à former des kystes, acquisition des sels nutritifs, type de reproduction, type de paroi cellulaire, présence de mucilage, symétrie, préférence d'habitat (eau douce, saumâtre, ou marine), histoire de vie (pélagique versus benthique) et résistance à la prédation.

Une résolution taxinomique assez fine pourrait être utilisée afin de déduire les valeurs de traits à partir des informations disponibles dans la littérature. Dans ce contexte, l'analyse au niveau de la génétique apporterait une information précise de la taxinomie des organismes. Cependant, ces analyses demandent des compétences en génétique et en bio-informatique complexes et coûteuses. Dans le cadre du REPHY, des échantillonnages sont effectués sur deux lieux de surveillance pour une analyse par *metabarcoding*, mais à l'heure actuelle ce type d'analyse n'est pas considéré comme un paramètre routinier dans le futur REPHY.

6.4.4 Intégration des données environnementales et écologiques

Dans le présent travail, la relation entre les variations spécifiques de la communauté phytoplanctonique et celles du milieu a été étudiée. À cet égard, l'une des principales contraintes rencontrées a été la disponibilité des données environnementales, notamment en ce qui concerne les concentrations en sels nutritifs, nécessaires à l'interprétation des résultats concernant le phytoplancton. Hormis les données acquises dans le cadre de réseaux régionaux spécifiquement dédiés, une grande partie des séries temporelles de sels nutritifs ont été acquises depuis 2007, *i.e.* depuis la mise en place du programme de surveillance relatif à la Directive Cadre sur l'Eau. La fréquence et la période d'échantillonnage ne permettent pas toujours de faire le lien entre les sels nutritifs et les variations à long-terme du phytoplancton. Un suivi annuel avec une fréquence d'échantillonnage plus élevée est envisagé dans le cadre du REPHY sur des lieux stratégiques pour l'étude du phytoplancton. Cette démarche initiée dans le cadre du REPHY inclut également la possibilité d'échanger des données (*e.g.* zooplancton) avec d'autres systèmes d'observation (*e.g.* SOMLIT).

Tout au long de cette thèse, les différents mécanismes décrits dans la littérature et intervenant dans la réorganisation des communautés du phytoplancton ont été soulignés. Parmi les variables physiques analysées, la stabilité de la colonne d'eau joue un rôle important dans les changements observés sur le phytoplancton, en particulier dans des zones où la stratification intervient durant des périodes spécifiques au cours de l'année (*e.g.* océans, lacs, zones côtières avec faibles courants de marée). En effet, la date de début de la stratification de la colonne d'eau est utilisée pour expliquer des changements phénologiques du phytoplancton ainsi que des variations de la structure de taille des communautés (Winder & Hunter 2008 ; Winder & Schindler 2004b). Irwin *et al.* (2012) évoquent cette variable comme étant le facteur le plus important dans la définition de niches d'espèces du phytoplancton. Néanmoins, cette variable n'est pas toujours mesurée, et d'autres variables considérées comme étant des proxys de la stratification sont souvent utilisées. Par exemple, l'augmentation de la

température de surface de la mer devrait augmenter la stratification verticale (Goberville *et al.* 2010) et affecter le phytoplancton (Edwards & Richardson 2004). Dans les zones côtières fortement influencées par les débits de rivières, il faut considérer non seulement l'effet de la stratification thermique mais également celui de la stratification haline. Tout ceci souligne l'intérêt pour les réseaux d'observation de considérer des paramètres supplémentaires, et de mieux organiser la collecte des données hydrologiques complémentaires.

6.5 Axes futurs de recherche

Un des défis majeurs de l'étude des évolutions à long-terme des communautés phytoplanctoniques est de pouvoir identifier la part de la variabilité liée aux processus naturelles de celle d'origine anthropique (Beaugrand & Goberville 2010). Disposer d'un état de référence permettrait de quantifier l'influence des processus naturels et anthropiques. Cependant, l'influence des activités humaines sur la biodiversité remonte bien avant la mise en place des réseaux d'observation, empêchant ainsi la détermination d'un état de référence initial. Il est en revanche possible de définir des états de référence relatifs ou opérationnels (Beaugrand & Goberville 2010). Dans ce contexte, la disponibilité de données du phytoplancton acquises à long terme est une condition préalable fondamentale à l'étude des réponses spatio-temporelles de ce compartiment biologique face au variations de l'environnement. Minimiser les lacunes existantes au niveau de la période et de la fréquence d'échantillonnage, de la résolution taxinomique et des paramètres environnementaux, permettrait d'améliorer la détection des réponses des taxons du phytoplancton aux changements environnementaux ainsi que les interprétations et projections découlant des analyses effectuées.

L'étude des différentes facettes de la biodiversité comme outils d'approfondissement des connaissances sur la dynamique du phytoplancton s'est avérée pertinente, mais nous avons également souligné la nécessité d'intégrer d'autres aspects de la diversité. En particulier, la question des variations phénologiques des espèces reste à évaluer. Le cycle saisonnier du phytoplancton est fortement relié au climat, ce qui fait de la phénologie un indicateur biologique sensible aux variations climatiques. Un aspect souligné à plusieurs occasions concerne l'intégration des traits biologiques dans l'analyse du phytoplancton, un aspect qui peut être envisagé pour l'estimation de la niche écologique. Ces approches permettrons d'aller vers la sélection de taxons indicateurs des changements environnementaux. Intégrer à ces démarches la génétique des populations aiderait à élucider les mécanismes d'adaptation. Enfin, une approche intégrée de plusieurs composantes de l'écosystème doit être prise en compte pour mieux appréhender l'état écologique du système et de son évolution. La mise en œuvre de ces axes de recherche nécessite une évolution des dispositifs d'observation, comme celle engagée par le REPHY.

Bibliographie

Admiraal, W. (1984). The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. *Prog Phycol Res.*, 3, 269–322.

AlgaeBASE (2014). Database on information of algae, Available from `http://www.algaebase.org/`.

Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A. *et al.* (2011). A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *Journal of Sea Research*, 66, 340 –348.

Alves de Souza, C., González, M. T. & Iriarte, J. L. (2008). Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research*, 30, 1233–1243.

Aminot, A & Kérouel, R (2004). Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses, Rapport IFREMER, Paris, 336 pp.

Aminot, A & Kérouel, R (2007). Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines. Méthodes en flux continu, Rapport IFREMER, Paris, 188 pp.

Amzil, Z, Fresnel, J, Le Gal, D & Billard, C (2001). Domoic acid accumulation in French shellfish in relation to toxic species of *Pseudo-nitzschia multiseries* and *P. pseudodelicatissima*. *Toxicon*, 39, 1245–1251.

Andersen, J. H., Schlüter, L. & Ærtebjerg, G. (2006). Coastal eutrophication : recent developments in definitions and implications for monitoring strategies. *Journal of Plankton Research*, 28, 621–628.

Andersen, T., Carstensen, J., Hernández-García, E. & Duarte, C. M. (2009). Ecological thresholds and regime shifts : approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 49–57.

Anderson, C. R., Sapiano, M. R., Prasad, M. B. K., Long, W., Tango, P. J., Brown, C. W. & Murtugudde, R. (2010). Predicting potentially toxigenic *Pseudo-nitzschia* blooms in the Chesapeake Bay. *Journal of Marine Systems*, 83, 127 –140.

Anderson, D., Glibert, P. & Burkholder, J. (2002). Harmful algal blooms and eutrophication : Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25, 704–726.

Anneville, O., Gammeter, S. & Straile, D. (2005). Phosphorus decrease and climate variability : mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. *Freshwater Biology*, 50, 1731–1746.

Anneville, O., Ginot, V., Druart, J.-C. & Angeli, N. (2002). Long-term study (1974–1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva : a multitable approach. *Journal of Plankton Research*, 24, 993–1008.

Araújo, M. B. & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33, 1677–1688.

Bady, P., Dolédec, S., Dumont, B. & Fruget, J.-F. (2004). Multiple co-inertia analysis : a tool for assessing synchrony in the temporal variability of aquatic communities. *Comptes rendus biologies*, 327, 29–36.

Baillie, P. W. & Welsh, B. L. (1980). The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelic algae in an estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 10, 165 –180.

Barillé, L., Haure, J., Pales-Espinosa, E. & Morançais, M. (2003). Finding new diatoms for intensive rearing of the pacific oyster (*Crassostrea gigas*) : energy budget as a selective tool. *Aquaculture*, 217, 501 –514.

Barillé, L., Robin, M., Harin, N., Bargain, A. & Launeau, P. (2010). Increase in seagrass distribution at Bourgneuf Bay (France) detected by spatial remote sensing. *Aquatic Botany*, 92, 185 –194.

Barnett, A., Méléder, V., Blommaert, L., Lepetit, B., Gaudin, P., Vyverman, W. *et al.* (2015). Growth form defines physiological photoprotective capacity in intertidal benthic diatoms. *The ISME Journal*, 9, 32–45.

Beardall, J. & Raven, J. (2004). The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology. *Phycologia*, 43, 31–45.

Beardall, J. & Stojkovic, S. (2006). Microalgae under global environmental change : implications for growth and productivity, populations and trophic flow. *Science Asia*, 32, 1–10.

Beardall, J., Stojkovic, S. & Larsen, S. (2009). Living in a high CO2 world : impacts of global climate change on marine phytoplankton. *Plant Ecology & Diversity*, 2, 191–205.

Beaugrand, G. (2004). The North Sea regime shift : evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography*, 60, 245–262.

Beaugrand, G. (2009). Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 56, 656–673.

Beaugrand, G. & Goberville, E. (2010). Conséquences des changements climatiques en milieu océanique. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, Hors série 8.

Beisel, J.-N., Usseglio-Polatera, P., Thomas, S. & Moreteau, J.-C. (1998). Stream community structure in relation to spatial variation : the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, 389, 73–88.

Beliaeff, B., Gros, P., Belin, C., Raffin, B., Gailhard, I. & Durbec, J.-P. (2001). 'Phytoplankton events' in French coastal waters during 1987–1997. *Oceanologica Acta*, 24, 425 –433.

Belin, C. & Neaud-Masson, N. (2012). Cahier de Procédures REPHY 2013, Rapport IFREMER, 81 pp.

Benyoucef, I., Blandin, E., Lerouxel, A., Jesus, B., Rosa, P., Méléder, V. *et al.* (2014). Microphytobenthos interannual variations in a north-European estuary (Loire estuary, France) detected by visible-infrared multispectral remote sensing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 136, 43 –52.

Bertrand, F. & Maumy-Bertrand, M. (2010). Using Partial Triadic Analysis for depicting the temporal evolution of spatial structures : assessing phytoplankton

structure and succession in a water reservoir. *Case Studies in Business, Industry and Government Statistics*, 4, 23–43.

Blanc, L. & Beaudou, D. (1998). Stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 348, 23–45.

Blanc, L. (2002). Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux, examen d'une relation. 270 pp. Thèse de doct. Université de Lyon I.

Blanchet, A., Chevalier, C., Gaffet, J.-D. & Hamon, D. (2004). *Bionomie benthique subtidale en Baie de Douarnenez*. Rapp. tech. IFREMER, 52 pp + Annexes.

Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S. & Gehlen, M. (2005). Response of diatoms distribution to global warming and potential implications : A global model study. *Geophysical Research Letters*, 32, 1–4.

Bopp, L., Monfray, P., Aumont, O., Dufresne, J.-L., Treut, H. L., Madec, G. *et al.* (2001). Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 81–99.

Borkman, D. G. & Smayda, T. (2009). Multidecadal (1959–1997) changes in *Skeletonema* abundance and seasonal bloom patterns in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Journal of Sea Research*, 61, 84–94.

Bouchet, J.-M., Deltreil, J.-P., Manaud, F, Maurer, D & Trut, G (1997). *Étude intégrée du Bassin d'Arcachon. Volume 1*. Rapp. tech. IFREMER, 349 pp.

Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. (2010). Global phytoplankton decline over the past century. *Nature*, 466, 591–596.

Bozec, Y.-M., Doledec, S. & Kulbicki, M. (2005). An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs : chaetodontid fishes in New Caledonia. *Journal of Fish Biology*, 66, 966–982.

Breton, E., Rousseau, V., Parent, J.-Y., Ozer, J. & Lancelot, C. (2006). Hydroclimatic modulation of diatom/*Phaeocystis* blooms in nutrient-enriched Belgian coastal waters (North Sea). *Limnology and oceanography*, 51, 1401–1409.

Briceño, H. & Boyer, J. (2010). Climatic controls on phytoplankton biomass in a sub-tropical estuary, Florida Bay, USA. *Estuaries and Coasts*, 33, 541–553.

Brito, A. C., Benyoucef, I., Jesus, B., Brotas, V., Gernez, P., Mendes, C. R. *et al.* (2013). Seasonality of microphytobenthos revealed by remote-sensing in a South European estuary. *Continental Shelf Research*, 66, 83 –91.

Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T. & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 701–709.

Broennimann, O. & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions : both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4, 585–589.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G. *et al.* (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 481–497.

Brylinski, J., Brunet, C., Bentley, D., Thoumelin, G. & Hilde, D. (1996). Hydrography and phytoplankton biomass in the Eastern English Channel in spring 1992. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 507–519.

Bœuf, G, Béné, C, Carvahlo, G, Cury, P, David, B, Desbruyères, D *et al.* (2010). *Biodiversité en environnement marin*. Rapp. tech. IFREMER, 139 pp.

Cardinale, B. J., Bennett, D. M., Nelson, C. E. & Gross, K. (2009). Does productivity drive diversity or vice versa ? A test of the multivariate productivity–diversity hypothesis in streams. *Ecological Society of America*, 90, 1227–1241.

Carneiro, F. M., Bini, L. M. & Rodrigues, L. C. (2010). Influence of taxonomic and numerical resolution on the analysis of temporal changes in phytoplankton communities. *Ecological Indicators*, 10, 249 –255.

Cassie, R. M. (1969). Multivariate analysis in ecology. *Proceedings of the New Zeland Ecological Society*, 16, 53–57.

Cerino, F., Orsini, L., Sarno, D., Dell'Aversano, C., Tartaglione, L. & Zingone, A. (2005). The alternation of different morphotypes in the seasonal cycle of the toxic diatom *Pseudo-nitzschia galaxiae*. *Harmful Algae*, 4, 33–48.

Cesmat, L. (2006). Étude des processus hydrodynamiques et écophysiologiques de la dynamique d'une algue invasive : *Valonia aegagropila* (C. Agardh) dans la lagune de Salses-Leucate. 238 pp. Thèse de doct. France : Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languédoc.

Chapelle, A (1991). Modélisation d'un écosysteme marin côtier soumis a l'eutrophisation : la baie de Vilaine (sud Bretagne). Étude du phytoplancton et du bilan en oxygène. 201 pp. Thèse de doct. France : Université Paris VI.

Chessel, D., Dufour, A. B. & Thioulouse, J. (2004). The ade4 package-I- One-table methods. *R news*, 4, 5–10.

Chiba, S., Batten, S., Sasaoka, K., Sasai, Y. & Sugisaki, H. (2012). Influence of the Pacific Decadal Oscillation on phytoplankton phenology and community structure in the western North Pacific. *Geophysical Research Letters*, 39, 1–6.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35, 523–531.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001). A further biodiversity index applicable to species lists : variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 265–278.

Cleland, E. E., Chiariello, N. R., Loarie, S. R., Mooney, H. A. & Field, C. B. (2006). Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 13740–13744.

Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A. & Schwartz, M. D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 357 –365.

Cloern, J. E. (1996). Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems : A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics*, 34, 127–168.

Cloern, J. E. & Dufford, R. (2005). Phytoplankton community ecology : principles applied in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 285, 11–28.

Cloern, J. E. & Jassby, A. D. (2008). Complex seasonal patterns of primary producers at the land–sea interface. *Ecology Letters*, 11, 1294–1303.

Cloern, J. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223–253.

Colas, S. (2011). *Le littoral : chiffres-clés*. Rapp. tech. 40 pp. Commissariat général au développement durable. Service de l'observation et des statistiques.

Collos, Y., Bec, B., Jauzein, C., Abadie, E., Laugier, T., Lautier, J. *et al.* (2009). Oligotrophication and emergence of picocyanobacteria and a toxic dinoflagellate in Thau lagoon, southern France. *Journal of Sea Research*, 61, 68 –75.

Colwell, R. K. (2009). Biodiversity : Concepts, Patterns and Measurement. In : *The Princeton Guide to Ecology* (éds. Levin, S. A. ; Carpenter, S. R. ; Godfray, H. C. J. ; Kinzig, A. P. ; Loreau, M. ; Losos, J. B. *et al.*). Princeton University Press, p. 257–263.

Conrad Lamon III, E., Carpenter, S. R. & Stow, C. A. (1998). Forecasting PCB concentrations in Lake Michigan salmonids : a dynamic linear model approach. *Ecological Applications*, 8, 659–668.

Cottingham, K. L. & Carpenter, S. R. (1998). Population, community and ecosystem variates as ecological indicators : phytoplankton responses to whole-lake enrichment. *Ecological Applications*, 8, 508–530.

Culhane, A. C., Perrière, G. & Higgins, D. G. (2003). Cross-platform comparison and visualisation of gene expression data using co-inertia analysis. *BMC Bioinformatics*, 4, 1–15.

Cullen, J. J., Franks, P. J., Karl, D. M. & Longhurst, A (2002). Physical influences on marine ecosystem dynamics. In : *The Sea* (éds. Robinson, A. R. ; McCarthy, J. J. & Rothschild, B. J.). John Wiley et Sons, New York, p. 297–336.

Cury, P. M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J. M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S. *et al.* (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 338 –346.

Cushing, D. H. (1996). The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 24, 455–464.

Dale, B (2001). The sedimentary record of dinoflagellate cysts : looking back into the future of phytoplankton blooms. *Scientia Marina*, 65, 257–272.

David, V., Ryckaert, M., Karpytchev, M., Bacher, C., Arnaudeau, V., Vidal, N. *et al.* (2012). Spatial and long-term changes in the functional and structural phytoplankton communities along the French Atlantic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108, 37–51.

Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646 –655.

de Jonge, V. N. & Van Beusekom, J. E. E. (1995). Wind- and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnology and oceanography*, 40, 766–778.

de Jonge, V. (1985). The occurrence of 'epipsammic' diatom populations : A result of interaction between physical sorting of sediment and certain properties of diatom species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 21, 607 –622.

de Jonge, V. & Van Beuselom, J. (1992). Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the EMS estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research*, 30, 91 –105.

Decottignies, P., Beninger, P. G., Rincé, Y. & Riera, P. (2007). Trophic interactions between two introduced suspension-feeders, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*, are influenced by seasonal effects and qualitative selection capacity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342, 231 –241.

Demers, S., Therriault, J.-C., Bourget, E. & Bah, A. (1987). Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment : Wind influence. *Limnology and Oceanography*, 32, 327–339.

deYoung, B., Barange, M., Beaugrand, G., Harris, R., Perry, R. I., Schefer, M. & Werner, F. (2008). Regime shifts in marine ecosystems : detection, prediction and management. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 402–409.

Diaz, R. J. & Rosenberg, R. (2008). Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321, 926–929.

Dickman, E. M., Newell, J. M., González, M. J. & Vanni, M. J. (2008). Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 18408–18412.

Dijkstra, H. A., Te Raa, L., Schmeits, M. & Gerrits, J. (2006). On the physics of the Atlantic Multidecadal Oscillation. *Ocean Dynamics*, 56, 36–50.

Dolédec, S. & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis : An alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31, 277–294.

Dolédec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis : a new method. *Ecology*, 81, 2914–2927.

Done, T, Whetton, P, Jones, R, Berkelmans, R, Lough, J, Skirving, W & Wooldridge, S (2003). *Global climate change and coral bleaching on the Great Barrier Reef.* Rapp. tech. 49 pp. Final Report to the State of Queensland Greenhouse Taskforce through the Department of Natural Resources et Mines : Townsville.

Doney, S. C. (2006). Oceanography : Plankton in a warmer world. *Nature*, 444, 695–696.

Dray, S & Dufour, A. (2007). The ade4 package : implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22.

Dray, S., Chessel, D. & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological tables. *Ecology*, 84, 3078–3089.

Dray, S., Dufour, A. B. & Chessel, D. (2007). The ade4 package II : Two-table and K-table methods. *R news*, 7, 47–52.

Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H. *et al.* (2003). The response of marine ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *American Geophysical Union*, 134, 211–234.

Duarte, C., Augusti, S & Canfield Jr., D. E. (1990). Size plasticity of freshwater phytoplankton : implications for community structure. *Limnology and Oceanography*, 35, 1846–1851.

Dufrêne, M. & Legendre, P (1997). Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366.

Duong, T. (2007). ks : Kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R. *Journal of Statistical Software*, 21, 1–16.

Durant, J. M., Anker-Nilssen, T. & Stenseth, N. C. (2003). Trophic interactions under climate fluctuations : the Atlantic puffin as an example. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 270, 1461–1466.

Edwards, M., John, A., Johns, D. & Reid, P. (2001). Case history and persistence of the non-indigenous diatom *Coscinodiscus wailesii* in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81, 207–211.

Edwards, M, Leterme, S. C., Svendsen, E & Richardson, A. J. (2006). Regional climate change and harmful algal blooms in the northeast Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 51, 820–829.

Edwards, M, Beaugrand, G, Helaouët, P, Alheit, J & S, C. (2013). Marine ecosystem response to the Atlantic Multidecadal Oscillations. *PLoS ONE*, 8, e57212.

Edwards, M. & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881–884.

Eilertsen, H. C., Sandberg, S & Tøllefsen, H (1995). Photoperiodic control of diatom spore growth : a theory to explain the onset of phytoplankton blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 116, 303–307.

Enfield, D. B., Mestas-Nuñez, A. M. & Trimble, P. J. (2001). The Atlantic Multidecadal Oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental U.S. *Geophysical Research Letters*, 28, 2077–2080.

Eppley, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull*, 70, 1063–1085.

Ernoult, A., Freiré-Diaz, S., Langlois, E. & Alard, D. (2006). Are similar landscapes the result of similar histories ? *Landscape Ecology*, 21, 631–639.

Falkowski, P. G. & Raven, J. A. (2007). *Aquatic Photosynthesis*. 488 pp. Princeton University Press.

Fallesen, G., Andersen, F. & Larsen, B. (2000). Life, death and revival of the hypertrophic Mariager Fjord, Denmark. *Journal of Marine Systems*, 25, 313 –321.

Fernandes, L. F. & de Souza-Mosimann, R. M. (2001). The marine epilithic diatom *Melosira brandinii* sp. nov. (Bacillariophyta) from Elephant Island, Antarc-

tic Peninsula, with comments on some related species. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 49, 1–12.

Fernández de Puelles, M. L. & Molinero, J. C. (2013). Increasing zooplankton variance in the late 1990s unveils hydroclimate modifications in the Balearic Sea, Western Mediterranean. *Marine Environmental Research*, 86, 76 –80.

Ferraro, S. P. & Cole, F. A. (1995). Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the southern california bight macrobenthos—revisited. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 14, 1031–1040.

Ferreira, J. G., Andersen, J. H., Borja, A., Bricker, S. B., Camp, J., da Silva, M. C. *et al.* (2011). Overview of eutrophication indicators to assess environmental status within the European Marine Strategy Framework Directive. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93, 117 –131.

Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281, 237–240.

Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V. & Raven, J. A. (2009). Phytoplankton in a changing world : cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 1–19.

Fisher, N. S., Graham, L. B., Carpenter, E. J. & Wurster, C. F. (1973). Geographic differences in phytoplankton sensitivity to PCBs. *Nature*, 241, 548–549.

Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 12, 42–58.

Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S. & Leggett, W. C. (2005). Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, 308, 1621–1623.

Freund, J., Grüner, N., Brüse, S. & Wiltshire, K. (2012). Changes in the phytoplankton community at Helgoland, North Sea : lessons from single spot time series analyses. *Marine Biology*, 159, 2561–2571.

Gaertner, J. C. (2000). Seasonal organization patterns of demersal assemblages in the Gulf of Lions (north-western Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80, 777–783.

Gailhard, I, Gros, P., Durbec, J., Beliaeff, B, Belin, C, Nézan, E & Lassus, P (2002). Variability patterns of microphytoplankton communities along the French coasts. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 39–50.

Geange, S. W., Pledger, S., Burns, K. C. & Shima, J. S. (2011). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 175–184.

Gebühr, C., Wiltshire, K. H., Aberle, N., van Beusekom, J. E. & Gerdts, G. (2009). Influence of nutrients, temperature, light and salinity on the occurrence of *Paralia sulcata* at Helgoland Roads, North Sea. *Aquatic Biology*, 7, 185–197.

Gedalof, Z. & Smith, D. J. (2001). Interdecadal climate variability and regime-scale shifts in Pacific North America. *Geophysical Research Letters*, 28, 1515–1518.

Gernez, P., Barillé, L., Lerouxel, A., Mazeran, C., Lucas, A. & Doxaran, D. (2014). Remote sensing of suspended particulate matter in turbid oyster-farming ecosystems. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 119, 7277–7294.

Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P. & Chardy, P. (2008). Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76, 642–656.

Glémarec, M., Le Bris, H. & Le Guellec, C. (1987). Modifications des écosystèmes des vasières cotières du sud-Bretagne. In : *Long-Term Changes in Coastal Benthic Communities* (éds. Heip, C. ; Keegan, B. & Lewis, J.). Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, p. 159–170.

Gómez, F & Souissi, S (2010). The diatoms *Odontella sinensis*, *Coscinodiscus wailesii* and *Thalassiosira punctigera* in the European Atlantic : recent introductions or overlooked in the past ? *Fresenius Environmental Bulletin*, 19, 1424–1433.

Goberville, Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P. & Somlit Team (2010). Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, 408, 129–147.

Goffart, A., Hecq, J.-H. & Legendre, L. (2002). Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades : a response to changing climate ? *Marine Ecology Progress Series*, 236, 45–60.

Gohin, F. (2011). Annual cycles of chlorophyll-*a*, non-algal suspended particulate matter, and turbidity observed from space and *in-situ* in coastal waters. *Ocean Science*, 7, 705–732.

Gohin, F & Oger-Jeanneret, H (2009). *Réseaux de surveillance dans les masses d'eau côtières : optimisation de la stratégie d'échantillonnage par utilisation des images satellites*. Rapp. tech. IFREMER, 66 pp.

Goldenberg, S. B., Landsea, C. W., Mestas-Nuñez, A. M. & Gray, W. M. (2001). The recent increase in atlantic hurricane activity : causes and implications. *Science*, 293, 474–479.

Goodall, D. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany*, 2, 304–324.

Gotelli, N. & Graves, G. (1996). *Null Models in Ecology*. 368 pp. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

Gourdol, L., Hissler, C., Hoffmann, L. & Pfister, L. (2013). On the potential for the Partial Triadic Analysis to grasp the spatio-temporal variability of groundwater hydrochemistry. *Applied Geochemistry*, 39, 93–107.

Greenstreet, S. P., Spence, F. E. & McMillan, J. A. (1999). Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas : patterns in fishing effort, diversity and community structure. V. Changes in structure of the North Sea groundfish species assemblage between 1925 and 1996. *Fisheries Research*, 40, 153 –183.

Grinnell, J. (1904). The origin and distribution of the chest-nut-backed chickadee. *The Auk*, 21, 364–382.

Grüner, N., Gebühr, C., Boersma, M., Feudel, U., Wiltshire, K. H. & Freund, J. A. (2011). Reconstructing the realized niche of phytoplankton species from environmental data : fitness versus abundance approach. *Limnol. Oceanogr. Methods*, 9, 432–442.

Grossel, H. (2006). *Manuel d'observation et de dénombrement du phytoplancton marin. Document de méthode REPHY*. 43 pp.

Guarini, J.-M., Gros, P., Blanchard, G., Richard, P. & Fillon, A. (2004). Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *Journal of sea research*, 52, 241–258.

Guillaud, J.-F. & Bouriel, L. (2007). Relation concentration-débit et évolution temporelle du nitrate dans 25 rivières de la région Bretagne (France). *Revue des Sciences de l'Eau*, 20, 213–226.

Guinder, V. A., Popovich, C. A., Molinero, J. C. & Perillo, G. M. (2010). Long-term changes in phytoplankton phenology and community structure in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Marine Biology*, 157, 2703–2716.

Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.

Guiselin, N. (2010). Étude de la dynamique des communautés phytoplanctoniques par microscopie et cytométrie en flux, en eaux côtières de la Manche orientale. 237 pp. Thèse de doct. France : Université du Littoral Côte d'Opale.

Hallegraeff, G. M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32, 79 –99.

Hallegraeff, G. M. (2010). Ocean climate change, phytoplankton community responses and harmful algal blooms : a formidable redictive challenge. *Journal of Phycology*, 46, 220–235.

Hamels, I., Sabbe, K., Muylaert, K., Barranguet, C., Lucas, C., Herman, P. & Vyverman, W. (1998). Organisation of microbenthic communities in intertidal Estuarine flats, a case study from the Molenplaat (Westerschelde estuary, The Netherlands). *European Journal of Protistology*, 34, 308 –320.

Hare, S. R. & Mantua, N. J. (2000). Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography*, 47, 103–145.

Harley, C. D. G., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S. *et al.* (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9, 228–241.

Hashioka, T. & Yamanaka, Y. (2007). Ecosystem change in the western North Pacific associated with global warming using 3D-NEMURO. *Ecological Modelling*, 202, 95 –104.

Haubois, A.-G., Sylvestre, F., Guarini, J.-M., Richard, P. & Blanchard, G. (2005). Spatio-temporal structure of the epipelic diatom assemblage from an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 385–394.

Hawkins, S. J., Southward, A. J. & Genner, M. J. (2003). Detection of environmental change in a marine ecosystem—evidence from the western English Channel. *Science of The Total Environment*, 310, 245–256.

Hays, G. C., Richardson, A. J. & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 337–344.

Heino, J. & Soininen, J. (2006). Regional occupancy in unicellular eukaryotes : a reflection of niche breadth, habitat availability or size-related dispersal capacity ? *Freshwater Biology*, 51, 672–685.

Helaouët, P, Beaugrand, G & Edwards, M (2013). Understanding long-term changes in species abundance using a niche-based approach. *PLoS ONE*, 8, e79186.

Hengl, T., Sierdsema, H., Radović, A. & Dilo, A. (2009). Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records : combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging. *Ecological Modelling*, 220, 3499–3511.

Hernández-Fariñas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A. & Bacher, C. (2014). Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 71, 821–833.

Hinder, S. L., Hays, G. C., Edwards, M., Roberts, E. C., Walne, A. W. & Gravenor, M. B. (2012). Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change. *Nature Climate Change*, 2, 271–275.

Hirzel, A. H. & Le Lay, G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1372–1381.

Hoppenrath, M., Murray, S. A., Chomérat, N. & Horiguchi, T., éds. (2014). *Marine benthic dinoflagellates - unveiling their worldwide biodiversity.* 276 pp. Schweizerbart Science Publishers. Stuttgart, Germany.

Hurlbert, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity : A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 577–586.

Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the North Atlantic Oscillation : regional temperatures and precipitation. *Science*, 269, 676–678.

Hurrell, J. W. & Deser, C. (2009). North Atlantic climate variability : the role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems*, 78, 28–41.

Husson, B., Hernández-Fariñas, T., Le Gendre, R., Schapira, M. & Chapelle, A (in prep.). Two decades of seasonal dynamics and interannual variability of *Pseudo-nitzschia* spp. blooms along the English Channel/Atlantic French coast and relationships to king scallops (*Pecten maximus*) contamination by domoic acid.,

Hutchinson, G. E. (1961). The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, 95, 137–145.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.

Ibañez, F, Fromentin, J.-M & Castel, J (1993). Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse des séries chronologiques en océanographie. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Sciences de la vie*, 316, 745–748.

Ignatiades, L. (1994). Species dominance and niche breadth in bloom and non-bloom phytoplankton populations. *Oceanologica Acta*, 17, 89–96.

IPCC (1992). *Climate change 1992 : The supplementary report to the IPCC scientific assessment. Intergovernmental Panel on Climate Change*. Sous la dir. d'Houghton, J. T. ; Callander, B. A. ; & Varney, S. K. 200 pp. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA.

IPCC (2007). *Climate Change 2007 : Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Sous la dir. de Parry, M. ; Canziani, O. ; Palutikof, J. ; van der Linden, P. & Hanson, C. 976 pp. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

IPCC (2013). *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Sous la dir. de TF, S. ; Qin, D ; Plattner, G.-K. ; Tignor, M ; Allen, S. ; Boschung, J *et al.* 1535 pp. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA.

Irigoien, X., Harris, R. P., Head, R. N. & Harbour, D. (2000). North Atlantic Oscillation and spring bloom phytoplankton composition in the English Channel. *Journal of Plankton Research*, 22, 2367–2371.

Irigoien, X., Harris, R. P., Verheye, H. M., Joly, P., Runge, J., Starr, M. *et al.* (2002). Copepod hatching success in marine ecosystems with high diatom concentrations. *Nature*, 419, 387–389.

Irwin, A. J., Nelles, A. M. & Finkel, Z. V. (2012). Phytoplankton niches estimated from field data. *Limnology and oceanography*, 57, 787–797.

Ito, S, Rose, K., Miller, A., Drinkwater, K, Overland, K. B. J., Sundby, S *et al.* (2010). Ocean ecosystem responses to future global change scenarios : a way forward. In : *Marine Ecosystems and Global Change* (éds. Barange, M ; Werner, R ; Field, J & Hofmann, E). Oxford University Press. New York, p. 287–322.

James, N. A. & Matteson, D. S. (2013). *ecp : An R package for nonparametric multiple change point analysis of multivariate data*. Rapp. tech. 31 pp. Cornell University.

Jeffrey, S., Mantoura, R., Wright, S. & International Council of Scientific Union (1997). *Phytoplankton Pigments in Oceanography : Guidelines to Modern Methods*. Monographs on oceanographic methodology. 661 pp. UNESCO Publishing.

Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J. P., Havens, K., Anneville, O., Carvalho, L. *et al.* (2005). Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50, 1747–1771.

Jetz, W., McPherson, J. M. & Guralnick, R. P. (2012). Integrating biodiversity distribution knowledge : toward a global map of life. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 151 –159.

Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M. & Eagle, J. V. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 8251–8253.

Kahru, M., Brotas, V, Manzano-Sarabia, M & Mitchell, B. G. (2011). Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic ? *Global Change Biology*, 17, 1733–1739.

Kang, C.-K., Lee, Y.-W., Choy, E. J., Shin, J.-K., Seo, I.-S. & Hong, J.-S. (2006). Microphytobenthos seasonality determines growth and reproduction in intertidal bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 315, 113–127.

Kasim, M. & Mukai, H. (2006). Contribution of benthic and epiphytic diatoms to clam and oyster production in the Akkeshi-ko estuary. *Journal of Oceanography*, 62, 267–281.

Kehagias, A. (2004). A hidden Markov model segmentation procedure for hydrological and environmental time series. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 18, 117–130.

Kerr, R. A. (2000). A North Atlantic climate pacemaker for the centuries. *Science*, 288, 1984–1985.

Kiefer, D. A. & Cullen, J. J. (1991). Phytoplankton growth and light absorption as regulated by light, temperature, and nutrients. *Polar Research*, 10, 163–172.

Kimura, T, Mizokami, A & Hashimoto, T (1973). The red tide that caused severe damage to the fishery resources in Hiroshima Bay : outline of its occurrence and environmental conditions. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 19, 82–96.

Klais, R., Tamminen, T., Kremp, A., Spilling, K. & Olli, K. (2011). Decadal-scale changes of dinoflagellates and diatoms in the anomalous Baltic Sea spring bloom. *PLoS ONE*, 6, e21567.

Klais, R., Tamminen, T., Kremp, A., Spilling, K., An, B. W., Hajdu, S. & Olli, K. (2013). Spring phytoplankton communities shaped by interannual weather variability and dispersal limitation : Mechanisms of climate change effects on key coastal primary producer. *Limnology and Oceanography*, 58, 753–762.

Koslow, J. A. & Couture, J. (2013). Ocean sciences : Follow the fish. *Nature*, 502, 163–164.

Kremp, A., Godhe, A., Egardt, J., Dupont, S., Suikkanen, S., Casabianca, S. & Penna, A. (2012). Intraspecific variability in the response of bloom-forming marine microalgae to changed climate conditions. *Ecology and Evolution*, 2, 1195–1207.

Kruk, C., Huszar, V. L. M., Peeters, E. T. H. M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M. *et al.* (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55, 614–627.

Krumme, U., Keuthen, H., Barletta, M., Saint-Paul, U. & Villowck, W. (2008). Resuspended intertidal microphytobenthos as major diet component of planktivorous atlantic Anchoveta *Engraulis edentulus* (Engraulidae) from Equatorial mangrove creeks. *ECOTROPICA*, 14, 121–128.

Lair, N. (2005). Abiotic vs. biotic factors : lessons drawn from rotifers in the Middle Loire, a meandering river monitored from 1995 to 2002, during low flow periods. In : *Rotifera X* (éds. Herzig, A. ; Gulati, R. ; Jersabek, C. & May, L.). Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, p. 457–472.

Lassus, P, Maggi, P, Proniewski, F, Truquet, P & Nizard, G (1991). *Distribution verticale de* ***Dinophysis*** *spp au cours d'un cycle de 48 heures dans le Pont d'Antifer (Normandier)*. Rapp. tech. IFREMER, 28 pp.

Lavit, C., Escoufier, Y., Sabatier, R. & Traissac, P. (1994). The ACT (STATIS method). *Computational Statistics and Data Analysis*, 18, 97–119.

Lazure, P. & Jegou, A.-M. (1998). 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica Acta*, 21. International Conference on Oceanography of the Bay of Biscay, 165 –177.

Le Guerroué, P., Cariou, G., Poupon, E. & Merlin, F. X. (2003). Recovery of sunken and buried oil in coastal water during the Erika spill. *International Oil Spill Conference*, 551–558.

Le Pape, O. & Menesguen, A. (1997). Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. *Journal of Marine Systems*, 12, 171 –186.

Lees, K., Pitois, S., Scott, C., Frid, C. & Mackinson, S. (2006). Characterizing regime shifts in the marine environment. *Fish and Fisheries*, 7, 104–127.

Lefebvre, A, Belin, C, Camus, P, Gernez, C, Gohin, F, Ménesguen, A *et al.* (2012a). *La Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM – 2008/56/EU). Caractéristiques du Bon État Écologique (BEE)*. Rapp. tech. IFREMER, 51 pp.

Lefebvre, A., Guiselin, N., Barbet, F. & Artigas, F. L. (2011). Long-term hydrological and phytoplankton monitoring (1992–2007) of three potentially eutrophic systems in the eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 68, 2029–2043.

Lefebvre, A., Rousseeuw, K. & Caillault, E. (2012b). *Valorisation des données d'une surveillance à haute fréquence en zone côtière sous influence anthropique (Boulogne-sur-Mer). Bilan de l'année 2011*. Rapp. tech. IFREMER, 36 pp.

Lefebvre, K. A., Bargu, S., Kieckhefer, T. & Silver, M. W. (2002). From sanddabs to blue whales : the pervasiveness of domoic acid. *Toxicon*, 40, 971–977.

Legendre, P & Legendre, L (1998). *Numerical Ecology*. 2nd english ed, 870 pp. Elsevier. Amsterdam.

Legendre, P, Dallot, S & Legendre, L (1985). Succession of species within a community : chronological clustering, with applications to marine and freshwater zooplankton. *American Naturalist*, 125, 257–288.

Lekve, K., Stenseth, N. C., Gjøsæter, J. & Dolédec, S. (2002). Species richness and environmental conditions of fish along the Norwegian Skagerrak coast. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 757–769.

Lemoine, N. & Böhning-Gaese, K. (2003). Potential impact of global climate change on species richness of long-distance migrants. *Conservation Biology*, 17, 577–586.

Leonard, D., Clarke, K. R., Somerfield, P. J. & Warwick, R. M. (2006). The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessments. *Journal of Environmental Management*, 78, 52 –62.

LER (2013a). *Qualité du Milieu Marin Littoral. Bulletin de la surveillance 2012. Département Morbihan.* Rapp. tech. IFREMER, 127 pp.

LER (2013b). *Qualité du Milieu Marin Littoral Bulletin de la surveillance 2012. Départements : Gironde, Landes, Pyrénées Atlantiques.* Rapp. tech. IFREMER, 127 pp.

Leterme, S. C., Seuront, L. & Edwards, M. (2006). Differential contribution of diatoms and dinoflagellates to phytoplankton biomass in the NE Atlantic Ocean and the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 312, 57–65.

Leterme, S. C., Edwards, M., Seuront, L., Attrill, M. J., Reid, P. C. & John, A. W. G. (2005). Decadal basin-scale changes in diatoms, dinoflagellates, and phytoplankton color across the North Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 50, 1244–1253.

Lewandowska, A. & Ulrich, S. (2010). Climate change and the spring bloom : a mesocosm study on the influence of light and temperature on phytoplankton and mesozooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 405, 101–111.

Li, M., Xu, K., Watanabe, M. & Chen, Z. (2007). Long-term variations in dissolved silicate, nitrogen, and phosphorus flux from the Yangtze River into the East China Sea and impacts on estuarine ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 3 –12.

Li, W. K. W., Morán, X. A. G. & O'Brien, T. D. (2011). *Towards an ecological status report for phytoplankton and microbial plankton in the North Atlantic.* Rapp. tech. ICES Document CM/2011/B : 02, 10 pp.

Lilly, E. L., Kulis, D. M., Gentien, P. & Anderson, D. M. (2002). Paralytic shellfish poisoning toxins in France linked to a human-introduced strain of *Alexandrium catenella* from the western Pacific : evidence from DNA and toxin analysis. *Journal of Plankton Research*, 24, 443–452.

Litchman, E. & Klausmeier, C. A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 615–639.

Litchman, E., Steiner, D. & Bossard, P. (2003). Photosynthetic and growth responses of three freshwater algae to phosphorus limitation and daylength. *Freshwater Biology*, 48, 2141–2148.

Litchman, E., Klausmeier, C. A., Schofield, O. M. & Falkowski, P. G. (2007). The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities : scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, 10, 1170–1181.

Litchman, E., Tezanos Pinto, P. de, Klausmeier, C. A., Thomas, M. K. & Yoshiyama, K. (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*, 653, 15–28.

Litchman, E., Edwards, K. F., Klausmeier, C. A. & Thomas, M. K. (2012). Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 235–248.

Lobo, J. M. (2001). Avant-propos. In : *Métodos para medir la biodiversidad. Manuales y Tesis SEA, vol.1* (éd. Moreno, C.). Zaragoza, p. 7.

Lods-Crozet, B., Castella, E., Cambin, D., Ilg, C., Knispel, S. & Mayor-Simeant, H. (2001). Macroinvertebrate community structure in relation to environmental variables in a Swiss glacial stream. *Freshwater Biology*, 46, 1641–1661.

Lohbeck, K. T., Riebesell, U. & Reusch, T. B. H. (2012). Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification. *Nature Geoscience*, 5, 346–351.

Loureiro, S., Jauzein, C., Garcés, E., Collos, Y., Camp, J. & Vaqué, D. (2009). The significance of organic nutrients in the nutrition of *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae). *Journal of Plankton Research*, 31, 399–410.

Lyautey, E., Jackson, C., Cayrou, J., Rols, J.-L. & Garabétian, F. (2005). Bacterial community succession in natural river biofilm assemblages. *Microbial Ecology*, 50, 589–601.

MacIntyre, H. L., Geider, R. J. & Miller, D. C. (1996). Microphytobenthos : The ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries*, 19, 186–201.

MacKenzie, L. A., Selwood, A. I., McNabb, P. & Rhodes, L. (2011). Benthic dinoflagellate toxins in two warm-temperate estuaries : Rangaunu and Parengarenga Harbours, Northland, New Zealand. *Harmful Algae*, 10, 559–566.

Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. 179 pp. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Magurran, A. E., Baillie, S. R., Buckland, S. T., Dick, J. M., Elston, D. A., Scott, E. M. *et al.* (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring : assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 574 –582.

Margalef, R (1997). *Our Biosphere*. Sous la dir. de Kinne, O. T. 10. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, 176 pp.

Margalef, R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1, 493–509.

Marshall, H. G., Lacouture, R. V., Buchanan, C. & Johnson, J. M. (2006). Phytoplankton assemblages associated with water quality and salinity regions in Chesapeake Bay, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69, 10–18.

McIntire, C & Moore, W (1977). Marine littoral diatoms–Ecological considerations. In : *The biology of diatoms* (éd. Werner, D). Botanical Monographs. Blackwell, Oxford, p. 333–371.

Menzel, A. (2003). Plant phenological anomalies in Germany and their relation to air temperature and NAO. *Climatic Change*, 57, 243–263.

Metaxas, A & Scheibling, R. E. (1996). Top-down and bottom-up regulation of phytoplankton assemblages in tidepools. *Marine Ecology Progress Series*, 145, 161–177.

Michel, S., Vandermeirsch, F. & Lorance, P. (2009). Evolution of upper layer temperature in the Bay of Biscay during the last 40 years. *Aquatic Living Resources*, 22, 447–461.

Micheli, F. & Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8, 391–400.

Mieleitner, J., Borsuk, M., Bürgi, H.-R. & Reichert, P. (2008). Identifying functional groups of phytoplankton using data from three lakes of different trophic state. *Aquatic Sciences*, 70, 30–46.

Miettinen, A., Koç, N. & Husum, K. (2013). Appearance of the Pacific diatom *Neodenticula seminae* in the northern Nordic Seas — An indication of changes in Arctic sea ice and ocean circulation. *Marine Micropaleontology*, 99, 2 –7.

Millenium Ecosystem Assessment (2005a). *Ecosystems and Human Well-being : Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC, 100 pp.

Millenium Ecosystem Assessment (2005b). *Ecosystems and Human Well-being : Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC, 155 pp.

Méléder, V, Barillé-Boyer, A. L., Baud, J. P., Barillé, L, Cognie, B & Rosa, P (2001). Modélisation de l'affinage de l'huître *Crassostrea gigas* alimentée avec la diatomée *Skeletonema costatum*. *Aquat Living Resour*, 14, 1–16.

Méléder, V., Rincé, Y., Barillé, L., Gaudin, P. & Rosa, P. (2007a). Spatio-temporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay,France). *Journal of Phycology*, 43, 1177–1190.

Méléder, V., Barillé, L., Rincé, Y., Morançais Michèle Rosa, P. & Gaudin, P. (2007b). Spatio-temporal changes in microphytobenthos structure analysed by pigment composition in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). *Marine Ecology Progress Series*, 297, 83–99.

Ménesguen, A, Aminot, A, Belin, C, Chapelle, A, Guillaud, J.-F., Joanny, M *et al.* (2001). *L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France*. Rapp. tech. IFREMER, 59 pp.

Moestrup, O., Akselman, R, Cronberg, G, Elbraechter, M, Fraga, S, Halim, Y *et al.* (2009). *IOC-UNESCO Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae*. Available online at http ://www.marinespecies.org/HAB.

Montes-Hugo, M., Doney, S. C., Ducklow, H. W., Fraser, W., Martinson, D., Stammerjohn, S. E. & Schofield, O. (2009). Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the Western Antarctic Peninsula. *Science*, 323, 1470–1473.

Moore, W. & McIntire, C. (2009). Spatial and Seasonal Distribution of Littoral Diatoms in Yaquina Estuary, Oregon (USA). *Botanica Marina*, 20, 99–110.

Mosser, J. L., Fisher, N. S. & Wurster, C. F. (1972). Polychlorinated biphenyls and DDT alter species composition in mixed cultures of algae. *Science*, 176, 533–535.

Mouillot, D., Stubbs, W., Faure, M., Dumay, O., Tomasini, J. A., Wilson, J. B. & Chi, T. D. (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits : a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, 145, 345–353.

Murphy, R., Tolhurst, T., Chapman, M. & Underwood, A. (2009). Seasonal distribution of chlorophyll on mudflats in New South Wales, Australia measured by

field spectrometry and PAM fluorometry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84, 108 –118.

Muylaert, K., Gonzales, R., Franck, M., Lionard, M., van der Zee, C., Cattrijsse, A. *et al.* (2006). Spatial variation in phytoplankton dynamics in the Belgian coastal zone of the North Sea studied by microscopy, HPLC-CHEMTAX and underway fluorescence recordings. *Journal of Sea Research*, 55, 253–265.

Nagai, S., Hori, Y., Manabe, T. & Imai, I. (1995). Restoration of cell size by vegetative cell enlargement in *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 34, 533–535.

Nehring, S (1998a). Non-indigenous phytoplankton species in the North Sea : supposed region of origin and possible transport vector. *Arch. Fish. Mar. Res.*, 46, 181–194.

Nehring, S. (1998b). Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea : biological indicators of climatic changes ? *ICES Journal of Marine Science*, 55, 818–823.

Nicholls, K. H. (2011). Detection of regime shifts in multi-species communities : the Bay of Quinte phytoplankton example. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 416–426.

Nixon, S. W., Fulweiler, R. W., Buckley, B. A., Granger, S. L., Nowicki, B. L. & Henry, K. M. (2009). The impact of changing climate on phenology, productivity, and benthic–pelagic coupling in Narragansett Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82, 1 –18.

Noy-Meir, I. & Whittaker, R. (1977). Continuous multivariate methods in community analysis : Some problems and developments. *Vegetatio*, 33, 79–98.

Nézan, E, Piclet, G & Grossel, H (1997). *Guide pratique à l'usage des analystes du Réseau National de Surveillance du phytoplancton*. Rapp. tech. IFREMER, 31 pp.

O'Brien, T. D., Li, W. K. W., Anxelu, X. & Morán, X. A. G. (2012). *ICES Phytoplankton and Microbial Plankton Status Report 2009/2010*. Rapp. tech. ICES Cooperative Research Report. Special Issue No. 313.

Ogi, M., Tachibana, Y. & Yamazaki, K. (2003). Impact of the wintertime North Atlantic Oscillation (NAO) on the summertime atmospheric circulation. *Geophysical research letters*, 30, 1–4.

Okolodkov, Y., Campos-Bautista, G., Gárate-Lizárraga, I., González-González, J., Hoppenrath, M. & Arenas, V (2007). Seasonal changes of benthic and epiphytic dinoflagellates in the Veracruz reef zone, Gulf of Mexico. *Aquatic Microbial Ecology*, 47, 223–237.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B. *et al.* (2012). *vegan : Community Ecology Package*. R package version 2.049.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B. *et al.* (2013). *vegan : Community Ecology Package*. R package version 2.0-9.

Olenina, I., Wasmund, N., Hajdu, S., Jurgensone, I., Gromisz, S., Kownacka, J. *et al.* (2010). Assessing impacts of invasive phytoplankton : The Baltic Sea case. *Marine Pollution Bulletin*, 60, 1691 –1700.

ONML (2013). *Pression des activités humaines terrestres et maritimes. Evolution des principaux Flux de Nutriments a la Mer*. Rapp. tech. Observatoire National de la Mer et du Littoral, 6 pp.

OSPAR (2008). *Eutrophication Status of the OSPAR Maritime Area. Second OSPAR Integrated Report*. Rapp. tech. 107 pp.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.

Pate, E., Ndiaye-Faye, N., Thioulouse, J., Villenave, C., Bongers, T., Cadet, P. & Debouzie, D. (2000). Successional trends in the characteristics of soil nematode communities in cropped and fallow lands in Senegal (Sonkorong). *Applied Soil Ecology*, 14, 5–15.

Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 149–158.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.

Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78, 419–433.

Peterson, A. T. (2009). Shifting suitability for malaria vectors across Africa with warming climates. *BMC Infectious Diseases*, 9, 1–6.

Peterson, G., Allen, C. R. & Holling, C. S. (1998). Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*, 1, 6–18.

Petris, G. (2010). An R package for dynamic linear models. *Journal of Statistical Software*, 36, 1–16.

Petris, G., Petrone, S. & Campagnoli, P (2009). *Dynamic Linear Models with R*. 180 pp. Springer New York.

Philandras, C. M., Nastos, P. T., Kapsomenakis, J., Douvis, K. C., Tselioudis, G. & Zerefos, C. S. (2011). Long term precipitation trends and variability within the Mediterranean region. *Natural Hazards and Earth System Science*, 11, 3235–3250.

Pradervand, J.-N., Pellissier, L., Randin, C. & Guisan, A. (2014). Functional homogenization of bumblebee communities in alpine landscapes under projected climate change. *Climate Change Responses*, 1 1, 1–10.

Puillat, I., Lazure, P., Jegou, A.-M., Lampert, L. & Miller, P. (2006). Mesoscale hydrological variability induced by northwesterly wind on the French continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, 70, 15–26.

R Core Team, R (2012). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.

R Core Team, R (2013). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.

Rabalais, N. N., Díaz, R. J., Levin, L. A., Turner, R. E., Gilbert, D. & Zhang, J. (2010). Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences*, 7, 585–619.

Rabalais, N. N., Turner, R. E., Díaz, R. J. & Justić, D. (2009). Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 1–10.

Racault, M.-F., Quéré, C. L., Buitenhuis, E., Sathyendranath, S. & Platt, T. (2012). Phytoplankton phenology in the global ocean. *Ecological Indicators*, 14, 152 –163.

Reid, P. C., Johns, D. G., Edwards, M., Starr, M., Poulin, M. & Snoeijs, P. (2007). A biological consequence of reducing Arctic ice cover : arrival of the Pacific diatom *Neodenticula seminae* in the North Atlantic for the first time in 800 000 years. *Global Change Biology*, 13, 1910–1921.

Reynolds, C. S. (1988). Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In : *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton* (éd. Sandgren, C.). Cambridge University Press, 388–433.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecolology of phytoplankton*. 535 pp. Cambridge University Press, London.

Ribeiro, L., Brotas, V., Rincé, Y. & Jesus, B. (2013). Structure and diversity of intertidal benthic diatom assemblages in contrasting shores : a case study from the Tagus estuary. *Journal of Phycology*, 49, 258–270.

Richardson, A. J. & Schoeman, D. S. (2004). Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 305, 1609–1612.

Rincé, Y & Paulmier, G (1986). Données nouvelles sur la distribution de la diatomée marine *Coscinodiscus wailesii* Gran et Angst (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 25, 73–79.

Robinson, G. A., Budd, T. D., John, A. W. G. & Reid, P. C. (1980). *Coscinodiscus nobilis* (Grunow) in continuous plankton records, 1977-1978. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60, 675–680.

Rochelle-Newall, E., Chu, V., Pringault, O., Amouroux, D., Arfi, R., Bettarel, Y. *et al.* (2011). Phytoplankton distribution and productivity in a highly turbid, tropical coastal system (Bach Dang Estuary, Vietnam). *Marine Pollution Bulletin*, 62, 2317–2329.

Rodionov, S. N. (2004). A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophysical Research Letters*, 31, 1–4.

Rodwell, M. J., Rowell, D. P. & Folland, C. K. (1999). Oceanic forcing of the wintertime North Atlantic Oscillation and European climate. *Nature*, 398, 320–323.

Rolland, A., Bertrand, F., Maumy, M. & Jacquet, S. (2009). Assessing phytoplankton structure and spatio-temporal dynamics in a freshwater ecosystem using a powerful multiway statistical analysis. *Water Research*, 43, 3155 –3168.

Romero, E., Garnier, J., Lassaletta, L., Billen, G., Gendre, R., Riou, P. & Cugier, P. (2013). Large-scale patterns of river inputs in southwestern Europe : seasonal and interannual variations and potential eutrophication effects at the coastal zone. *Biogeochemistry*, 113, 481–505.

Ross, G. J. (2012). *cpm : Sequential Parametric and Nonparametric Change Detection*. R package version 1.0.

Ross, O. N. & Sharples, J (2007). Phytoplankton motility and the competition for nutrients in the thermocline. *Marine Ecology Progress Series*, 347, 21–38.

Rossi, J. (2003). The spatio-temporal pattern of a tropical earthworm species assemblage and its relationship with soil structure. *Pedobiologia*, 47, 497–503.

Round, F. E. (1965). The epipsammon : a relatively unknown freshwater algal association. *Br. phycol. Bull.*, 2, 456–462.

Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G. (1990). *The Diatoms : Biology & Morphology of the Genera*. 760 pp. Cambridge University Press.

Rousseau, V., Leynaert, A., Daoud, N. & Lancelot, C. (2002). Diatom succession, silicification and silicic acid availability in Belgian coastal waters (Southern North Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 236, 61–73.

Roweis, S. (1998). EM Algorithms for PCA and SPCA. In : *Proceedings of the 1997 Conference on Advances in Neural Information Processing Systems 10*. NIPS '97. MIT Press. Denver, Colorado, USA, p. 626–632.

Sabbe, K, Vanelslander, B, Ribeiro, L, A. Witkiwski, A, Muylaert, K & Vyverman, W (2010). A new genus, *Pierrecomperia* Gen. Nov., a new species and two new combinations in the marine diatom family Cymatosiraceae. *Life and Environment*, 60, 243–256.

Sabbe, K. (1993). Short-term fluctuations in benthic diatom numbers on an intertidal sandflat in the Westerschelde estuary (Zeeland, The Netherlands). In : *Twelfth International Diatom Symposium* (éd. van Dam, H.). Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, p. 275–284.

Sabbe, K., Vyverman, W. & Muylaert, K. (1999). New and little-known *Fallacia* species (Bacillariophyta) from brackish and marine intertidal sandy sediments in Northwest Europe and North America. *Phycologia*, 38, 8–22.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.

Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. & Weissing, F. (2003). Why plankton communities have no equilibrium : solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491, 9–18.

Schleuter, D, Daufresne, M, Massol, F & Argillier, C (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.

Schlüter, M. H., Merico, A, Wiltshire, K. H., Greve, W & Storch, H. von (2008). A statistical assessment analysis of climate variability and ecosystem response in the German Bight. *Ocean Dynamics*, 58, 169–186.

Schmid, B. (1984). Niche width and variation within and between populations in colonizing species (*Carex flava* group). *Oecologia*, 63, 1–5.

Schoener, T. W. (1968). The Anolis Lizards of Bimini : Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology*, 49, 704.

Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. *Ecology*, 51, 408–418.

Sellner, K., Doucette, G. & Kirkpatrick, G. (2003). Harmful algal blooms : causes, impacts and detection. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 30, 383–406.

Siano, R. (2007). The phytoplankton of the Campania coast : an ecological and taxonomic study. 246 pp. Thèse de doct. Italy : University of Messina.

Siegel, D. A., Doney, S. C. & Yoder, J. A. (2002). The North Atlantic spring phytoplankton bloom and Sverdrup's critical depth hypothesis. *Science*, 296, 730–733.

Sieracki, C. K., Sieracki, M. E. & Yentsch, C. S. (1998). An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 168, 285–296.

Simon, N., Cras, A.-L., Foulon, E. & Lemée, R. (2009). Diversity and evolution of marine phytoplankton. *Comptes Rendus Biologies*, 332, 159 –170.

Smayda, T. J. (2002). Adaptive ecology, growth strategies and the global bloom expansion of dinoflagellates. *Journal of Oceanography*, 58, 281–294.

Smayda, T. J. & Reynolds, C. S. (2001). Community assembly in marine phytoplankton : application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *Journal of Plankton Research*, 23, 447–461.

Sommer, U. & Lengfellner, K. (2008). Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. *Global Change Biology*, 14, 1199–1208.

Sommer, U. & Lewandowska, A. (2011). Climate change and the phytoplankton spring bloom : warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. *Global Change Biology*, 17, 154–162.

Soudant, D., Beliaeff, B. & Thomas, G. (1997). Dynamic linear Bayesian models in phytoplankton ecology. *Ecological Modelling*, 99, 161–169.

Soudant, D. (1997). Application de modèles dynamiques bayésiens aux séries temporelles de *Dinophysis* à Antifer (Normandie, France). Université Paris 7, France, 123 pp. Thèse de doct.

Sournia, A., Chrdtiennot-Dinet, M.-J. & Ricard, M. (1991). Marine phytoplankton : how many species in the world ocean ? *Journal of Plankton Research*, 13, 1093–1099.

Stachowicz, J. J., Terwin, J. R., Whitlatch, R. B. & Osman, R. W. (2002). Linking climate change and biological invasions : Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 15497–15500.

Stacklies, W., Redestig, H., Scholz, M., Walther, D. & Selbig, J. (2007). pcaMethods—a bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. *Bioinformatics*, 23, 1164–1167.

Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K. S. *et al.* (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices : the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 270, 2087–2096.

Struski, C. & Bacher, C. (2006). Preliminary estimate of primary production by phytoplankton in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66, 323 –334.

Suikkanen, S., Laamanen, M. & Huttunen, M. (2007). Long-term changes in summer phytoplankton communities of the open northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 580–592.

Sutton, R. T. & Hodson, D. L. R. (2005). Atlantic Ocean forcing of North American and European summer climate. *Science*, 309, 115–118.

Ter Braak, C. (1986). Canonical correspondence analysis : A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167–1179.

Tett, P. & Barton, E. (1995). Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea ? *Journal of Plankton Research*, 17, 1693–1704.

Thackeray, S. J., Jones, I. D. & Maberly, S. C. (2008). Long-term change in the phenology of spring phytoplankton : species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology*, 96, 523–535.

Thioulouse, J. (2011). Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables : A comparison of several methods. *The Annals of Applied Statistics*, 5, 2300–2325.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C. *et al.* (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.

Thomas, M. K., Kremer, C. T., Klausmeier, C. A. & Litchman, E. (2012). A global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science*, 338, 1085–1088.

Thornton, D. C. O., Dong, L. F., Underwood, G. J. C. & Nedwell, D. B. (2002). Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne Estuary (UK). *Aquatic Microbial Ecology*, 27, 285–300.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 8245–8250.

Thuiller, W., Gassó, N., Pino, J. & Vilà, M. (2012). Ecological niche and species traits : key drivers of regional plant invader assemblages. *Biological Invasions*, 14, 1963–1980.

Tierney, L., Rossini, A. J., Li, N. & Sevcikova, H. (2013). *snow : Simple Network of Workstations*. R package version 0.3-13.

Tilman, D (2001). Functional diversity. In : *Encyclopedia of Biodiversity (Vol. 3)* (éd. Levin, S. A.). Academic Press, San Diego, p. 109–120.

Tilman, D. & Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.

Tilman, D., Kilham, S. S. & Kilham, P. (1982). Phytoplankton community ecology : the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 349–372.

Tomas, C. R. (1997). *Identifying Marine Phytoplankton*. 858 pp. Academic Press, San Diego.

Trenberth, K., Jones, P., Ambenje, P, Bojariu, R, Easterling, D, Tank, A. K. *et al.* (2007). Observations : Surface and Atmospheric Climate Change. In : *Climate Change 2007 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (éds. Solomon, S ; Qin, D ; Manning, M ; Chen, Z ; Marquis, M ; Averyt, K. *et al.*). Oxford University Press. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA, p. 236–336.

Trigo, R. M., Pozo-Vázquez, D., Osborn, T. J., Castro-Díez, Y., Gámiz-Fortis, S. & Esteban-Parra, M. J. (2004). North Atlantic Oscillation influence on precipitation, river flow and water resources in the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology*, 24, 925–944.

Trigo, R. M., Osborn, T. J. & Corte-Real, J. M. (2002). The North Atlantic Oscillation influence on Europe : climate impacts and associated physical mechanisms. *Climate Research*, 20, 9–17.

Trites, M., Kaczmarska, I., Ehrman, J., Hicklin, P. & Ollerhead, J. (2005). Diatoms from two macro-tidal mudflats in Chignecto Bay, Upper Bay of Fundy, New Brunswick, Canada. *Hydrobiologia*, 544, 299–319.

Ubertini, M., Lefebvre, S., Gangnery, A., Grangeré, K., Le Gendre, R. & Orvain, F. (2012). Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem : consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. *PLoS ONE*, 7, e44155.

Underwood, G. & Kromkamp, J. (1999). Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. In : *Estuaries* (éds. Nedwell, D. & Raffaelli, D.). Advances in Ecological Research. Academic Press, p. 93 –153.

Underwood, G., Perkins, R., Consalvey, M., Hanlon, A., K.Oxborough, Baker, N. & Paterson, D. (2005). Patterns in microphytobenthic primary productivity : Species-specific variation in migratory rhythms and photosynthetic efficiency in mixed-species biofilms. *Limnology and Oceanography*, 50, 755–767.

Underwood, G., Phillips, J. & Saunders, K. (1998). Distribution of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients. *European Journal of Phycology*, 33, 173–183.

Underwood, G. J. C. (1994). Seasonal and Spatial Variation in Epipelic Diatom Assemblages in the Severn Estuary. *Diatom Research*, 9, 451–472.

Utermöhl, H (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Internationale Ver. Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9, 1–38.

van der Wal, D., Wielemaker-van den Dool, A. & Herman, P. (2010). Spatial synchrony in intertidal benthic algal biomass in temperate coastal and estuarine ecosystems. *Ecosystems*, 13, 338–351.

Vandromme, P., Stemmann, L., Berline, L., Gasparini, S., Mousseau, L., Prejger, F. *et al.* (2011). Inter-annual fluctuations of zooplankton communities in the Bay of Villefranche-sur-mer from 1995 to 2005 (Northern Ligurian Sea, France). *Biogeosciences*, 8, 3143–3158.

Vandromme, P. (2010). Évolution décennale du zooplancton dans la Mer Ligure en relation avec les fluctuations environnementales. De l'imagérie à la modélisation basée en taille. 276 pp. Thèse de doct. France : Université Pierre et Marie Curie, Paris IV.

Vehmaa, A., Larsson, P., Vidoudez, C., Pohnert, G., Reinikainen, M. & Engström-Öst, J. (2011). How will increased dinoflagellate :diatom ratios affect copepod egg production ? — A case study from the Baltic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 401, 134 –140.

Veldhuis, M. & Admiraal, W. (1987). Influence of phosphate depletion on the growth and colony formation of *Phaeocystis pouchetii*. *Marine Biology*, 95, 47–54.

Vested, H. J., Tessier, C., Christensen, B. B. & Goubert, E. (2013). Numerical modelling of morphodynamics—Vilaine Estuary. *Ocean Dynamics*, 63, 423–446.

Vila, M., Garcés, E. & Masó, M. (2001). Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecology*, 26, 51–60.

Villéger, S, Miranda, J. R., Hernández, D. F. & Mouillot, D (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20, 1512–1522.

Wallace, R. B., Baumann, H., Grear, J. S., Aller, R. C. & Gobler, C. J. (2014). Coastal ocean acidification : the other eutrophication problem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 148, 1 –13.

Walters, A. W., Sagrario, M. D. L. A. G. & Schindler, D. E. (2013). Species- and community-level responses combine to drive phenology of lake phytoplankton. *Ecology*, 94, 2188–2194.

Ward, E. J., Chirakkal, H., González-Suárez, M., Aurioles-Gamboa, D., Holmes, E. E. & Gerber, L. (2010). Inferring spatial structure from time-series data : using multivariate state-space models to detect metapopulation structure of California sea lions in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 47, 47–56.

Warren, D. L., Glor, R. E. & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism : quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868–2883.

Warren, R., Price, J., Fischlin, A., de la Nava Santos, S. & Midgley, G. (2011). Increasing impacts of climate change upon ecosystems with increasing global mean temperature rise. *Climatic Change*, 106, 141–177.

Warton, D. I. & Hui, F. K. C. (2011). The arcsine is asinine : the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92, 3–10.

Warwick, R. (1988). The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, 19, 259 – 268.

Warwick, R. & Clarke, K. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Journal of Applied Ecology*, 129, 301–305.

Wasmund, N. & Uhlig, S. (2003). Phytoplankton trends in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60, 177–186.

Wasmund, N., Nausch, G. & Matthäus, W. (1998). Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea—spatio-temporal development and long-term trends. *Journal of Plankton Research*, 20, 1099–1117.

Wasmund, N., Göbel, J. & Bodungen, B. v. (2008). 100-years-changes in the phytoplankton community of Kiel Bight (Baltic Sea). *Journal of Marine Systems*, 73, 300 –322.

Wasmund, N., Tuimala, J., Suikkanen, S., Vandepitte, L. & Kraberg, A. (2011). Long-term trends in phytoplankton composition in the western and central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*, 87, 145–159.

Weijerman, M., Lindeboom, H. & Zuur, A. F. (2013). Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 21–39.

Weithoff, G. (2003). The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology ? *Freshwater Biology*, 48, 1669–1675.

Wernberg, T., Russell, B. D., Moore, P. J., Ling, S. D., Smale, D. A., Campbell, A. *et al.* (2011). Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400, 7–16.

West, M & Harrison, J (1997). *Bayesian Forecasting and Dynamic Models*. 680 pp. Springer Series in Statistics. New York.

Weyhenmeyer, G. A. (2001). Warmer winters : are planktonic algal populations in Sweden's largest lakes affected ? *AMBIO : A Journal of the Human Environment*, 30, 565–571.

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.

Widdicombe, C. E., Eloire, D., Harbour, D., Harris, R. P. & Somerfield, P. J. (2010). Long-term phytoplankton community dynamics in the Western English Channel. *Journal of Plankton Research*, 32, 643–655.

Wiltshire, K. H. & Dürselen, C.-D. (2004). Revision and quality analyses of the Helgoland Reede long-term phytoplankton data archive. *Helgoland Marine Research*, 58, 252–268.

Wiltshire, K. H., Malzahn, A. M., Wirtz, K., Greve, W., Janisch, S., Mangelsdorf, P. *et al.* (2008). Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics : an analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnology and Oceanography*, 53, 1294–1302.

Winder, M. & Cloern, J. E. (2010). The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365, 3215–3226.

Winder, M. & Hunter, D. A. (2008). Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing. *Oecologia*, 156, 179–192.

Winder, M. & Schindler, D. E. (2004a). Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, 85, 2100–2106.

Winder, M. & Schindler, D. E. (2004b). Climatic effects on the phenology of lake processes. *Global Change Biology*, 10, 1844–1856.

Winder, M., Berger, S., Lewandowska, A., Aberle, N., Lengfellner, K., Sommer, U. & Diehl, S. (2012). Spring phenological responses of marine and freshwater plankton to changing temperature and light conditions. *Marine Biology*, 159, 2491–2501.

WoRMS (2014). World Register of Marine Species. *Available from http ://www.marinespecies.org at VLIZ*,

Zhai, L., Platt, T., Tang, C., Sathyendranath, S. & Hernández Walls, R. (2011). Phytoplankton phenology on the Scotian Shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 68, 781–791.

Zhai, L., Platt, T., Tang, C., Sathyendranath, S. & Walne, A. (2013). The response of phytoplankton to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 93, 159 – 168.

Ziveri, P., Passaro, M., Incarbona, A., Milazzo, M., Rodolfo-Metalpa, R. & Hall-Spencer, J. M. (2014). Decline in coccolithophore diversity and impact on coccolith morphogenesis along a natural CO2 gradient. *The Biological Bulletin*, 226, 282–290.

Annexes

Information supplémentaire : Article 1

TABLE A.1 – Assigned codes and taxonomic groups of phytoplankton taxa identified along the French Coast of the English Channel and the southern Bight of the North Sea between 1992 and 2011. Gray lines pointed to main taxonomic units analysed in this study.

Group	*Code*	*Species*	*Family*
Diatoms	*AchnG*	*Achnanthes* sp	Achnanthaceae
Diatoms	*Actinoc*	*Actinocyclus* sp	Hemidiscaceae
Diatoms	*Actinop*	*Actinoptychus* sp., *A. senarius*, *A. campanulifer*	Heliopeltaceae
Diatoms	*AsteAsteAste*	*Asterionella* sp, *Asterionella formosa*, *Asterionellopsis* sp, *Asterionellopsis glacialis*, *Asteroplanus*, *Asteroplanus karianus*	Fragilariaceae
Diatoms	*Attheya*	*Attheya armata*	Attheyaceae
Diatoms	*BacillaG*	*Bacillaria* sp, *B. paxillifera*	Bacillariaceae
Diatoms	*Bacteri*	*Bacteriastrum* sp	Chaetocerotaceae
Diatoms	*Belloro*	*Bellerochea* sp	Bellerocheaceae
Diatoms	*BiddulpG*	*Biddulphia* sp, *B. alternans*, *B. rhombus*	Biddulphiaceae
Diatoms	*Ceratul*	*Cerataulina* sp, *C. pelagica*	Hemiaulaceae
Diatoms	*ChaetocG*	*Chaetoceros* sp, *C. compressus*, *C. curvisetus*, *C. debilis*, *C. pseudocurvisetus*, *C. danicus*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. lorenzianus*, *C. densus*, *C. impressus*, *C. didymus*, *C. didymus var. protuberans*, *C. rostratus*, *C. socialis*, *C. socialis f. radians*	Chaetocerotaceae
Diatoms	*Corethr*	*Corethron* sp, *C. pennatum*	Corethraceae
Diatoms	*CoscStel*	*Coscinodiscus* sp, *Stellarima* sp, *C. radiatus*, *C. marginatus*	Coscinodiscaceae
Diatoms	*Cylindr*	*Cylindrotheca closterium*	Bacillariaceae
Diatoms	*Dactyli*	*Dactyliosolen fragilissimus*	Rhizosoleniaceae
Diatoms	*Diplone*	*Diploneis* sp	Diploneidaceae
Diatoms	*Ditylum*	*Ditylum* sp, *D. brightwellii*	Lithodesmiaceae
Diatoms	*EucaClim*	*Eucampia* sp, *E. zodiacus*, *Climacodium*	Hemiaulaceae
Diatoms	*FragilaG*	*Fragilaria* sp	Fragilariaceae
Diatoms	*Grammat*	*Grammatophora* sp	Striatellaceae
Diatoms	*Guinard*	*Guinardia* sp, *G. delicatula*, *G. flaccida*, *G. striata*	Rhizosoleniaceae
Diatoms	*Helicot*	*Helicotheca*	Lithodesmiaceae
Diatoms	*LaudSchr*	*Lauderia* sp, *Schroederella* sp	Lauderiaceae + Skeletonemataceae
Diatoms	*Leptocy*	*Leptocylindrus* sp, *L. danicus*, *L. curvatulus*, *L. minimus*	Leptocylindraceae

Continued on next page

Table A.1 – continued from previous page

Group	*Code*	*Species*	*Family*
Diatoms	*Licmoph*	*Licmophora*	Licmophoraceae
Diatoms	*LithodeG*	*Lithodesmium*	Lithodesmiaceae
Diatoms	*MelosirG*	Melosira sp	Melosiraceae
Diatoms	*Meunier*	Meuniera sp, M. membranacea	Naviculaceae
Diatoms	*NaviFallHaslLyrePetr*	Navicula sp, N. pelagica, Fallacia sp, Haslea sp, Lyrella sp, Petroneis sp	Naviculaceae + Sellaphoraceae + Lyrellaceae
Diatoms	*NitzHant*	Nitzschia sp, N. longissima, Hantzschia	Bacillariaceae
Diatoms	*Odontel*	Odontella sp, O. aurita, O. granulata, O. mobiliensis, O. regia, O. sinensis	Triceratiaceae
Diatoms	*Paralia*	*Paralia sulcata*	Paraliaceae
Diatoms	*PlagBrock*	Plagiogramma sp, Brockmanniella brockmannii	Plagiogrammaceae + Cymatosiraceae
Diatoms	*Plagiogmop*	*Plagiogrammopsis* sp, *P. vanheurckii*	Cymatosiraceae
Diatoms	*PleuGyro*	*Pleurosigma* sp, *Gyrosigma*	Pleurosigmataceae
Diatoms	*PodoHyal*	*Podosira* sp, *P. stelligera*, *Hyalodiscus* sp	Hyalodiscaceae
Diatoms	*Probosc*	*Proboscia indica*	Rhizosoleniaceae
Diatoms	*Pseunitz*	*Pseudo-nitzschia, P. americana, P. delicatissima, P. pungens, P. seriata*	Bacillariaceae
Diatoms	*RhapDelp*	*Rhaphoneis* sp, *Delphineis* sp	Rhaphoneidaceae
Diatoms	*RhizosoG*	Rhizosolenia sp, R. hebetata, R. imbricata, R. styliformis, R. robusta, R. setigera, R. pungens	Rhizosoleniaceae
Diatoms	*Skeleto*	*Skeletonema costatum*	Skeletonemaceae
Diatoms	*Stauron*	*Stauroneis*	Stauroneidaceae
Diatoms	*Stephan*	*Stephanopyxis*	Stephanopyxidaceae
Diatoms	*Surirel*	*Surirella*	Surirellaceae
Diatoms	*SyneToxa*	Synedra sp, Toxarium sp	Fragilariaceae + Toxariaceae
Diatoms	*ThalPoro*	*Thalassiosira* sp, *T. angulata, T. antarctica, T. levanderi, T. minima, T. nordenskioeldii, T. rotula, T. gravida, Porosira* sp	Thalassiosiraceae
Diatoms	*ThalThalLiol*	*Thalassionema* sp, *Thalassionema nitzschioides, Thalassiothrix* sp, *Lioloma* sp	Thalassionemataceae
Dinoflagellates	*Akashiw*	*Akashiwo sanguinea*	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*Alexand*	*Alexandrium* sp, *A. minutum, A. ostenfeldii*	Gonyaulacaceae
Dinoflagellates	*Amphidi*	*Amphidinium* sp., *A. crassum*	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*Ceratiu*	*Ceratium* sp, *C. minutum, Neoceratium furca, N. fusus, N. lineatum*	Ceratiaceae
Dinoflagellates	*Cochlod*	*Cochlodinium* sp	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*DinophyG*	*Dinophysis* sp, *D. acuminata*, *D. sacculus*	Dinophysiaceae
Dinoflagellates	*DiploDiploDiploZygaOble*	*Diplopsalis* sp, *Diplopelta* sp, *Diplopsalopsis* sp, *Zygabikodinium* sp, *Oblea* sp	Protoperidiniaceae

Continued on next page

Table A.1 – continued from previous page

Group	*Code*	*Species*	*Family*
Dinoflagellates	*DissPyro*	*Pyrocystis* sp	Pyrocystaceae
Dinoflagellates	*GonyaulG*	*Gonyaulax* sp	Gonyaulacaceae
Dinoflagellates	*GymnGyro*	*Gymnodinium* sp, *Gyrodinium* sp, *Gyrodinium spirale*	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*Heteroc*	*Heterocapsa, H. niei, H. rotundata, H. triquetra*	Peridiniida incertae sedis
Dinoflagellates	*Karenia*	*Karenia* sp, *K. mikimotoi*	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*Karlodi*	*Karlodinium, K. veneficum*	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*Katodin*	*Katodinium* sp	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*Micraca*	*Micracanthodinium* sp	Cladopyxidaceae
Dinoflagellates	*NoctiluG*	*Noctiluca scintillans*	Noctilucaceae
Dinoflagellates	*Oxyphys*	*Oxyphysis* sp	Amphisoleniaceae
Dinoflagellates	*Peridinie*	*Peridiniella* sp	Cladopyxidaceae
Dinoflagellates	*Phalacr*	*Phalacroma rotundatum*	Dinophysiaceae
Dinoflagellates	*PolykriG*	*Polykrikos* sp, *P. schwarzii*	Polykrikaceae
Dinoflagellates	*Pronoct*	*Pronoctiluca*	Protodiniferaceae
Dinoflagellates	*ProroceG*	*Prorocentrum* sp, *P. micans, P. arcuatum, P. gibbosum, P. cordatum, P. blaticum, P. triestinum*	Prorocentraceae
Dinoflagellates	*Protoce*	*Protoceratium*	Gonyaulacaceae
Dinoflagellates	*ProtPeri*	*Protoperidinium* sp, *P. bipes, P. depressum, P. minutum, Peridinium* sp	Peridiniaceae + Protoperidiniaceae
Dinoflagellates	*PyrophaG*	*Pyrophacus* sp	Pyrophacaceae
Dinoflagellates	*ScriEnsiPentaBysm*	*Scrippsiella* sp, *Ensiculifera* sp, *Pentapharsodinium* sp, *Bysmatrum* sp	Peridiniaceae
Dinoflagellates	*Spatulo*	*Spatulodinium pseudonoctiluca*	Kofoidiniaceae
Dinoflagellates	*Torodin*	*Torodinium* sp	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*TriceraG*	*Triceratium* sp, *T. favus*	Gymnodiniaceae
Dinoflagellates	*WarnNemaNema*	*Warnowia* sp, *Nematodinium* sp, *Nematopsides* sp	Warnowiaceae
Chlorophytes	*Ankistr*	*Ankistrodesmus* sp	Selenastraceae
Chlorophytes	*Crucige*	*Crucigenia* sp	Trebouxiophyceae incertae sedis
Chlorophytes	*Pediast*	*Pediastrum* sp	Hydrodictyaceae
Chlorophytes	*Pyramim*	*Pyramimonas*	Pyramimonadaceae
Chlorophytes	*Scenede*	*Scenedesmus* sp, *S. communis*	Scenedesmaceae
Cyanobacteria	*Microcy*	*Microcystis* sp	Microcystaceae
Euglenids	*Eugleni*	*Euglena* sp	Euglenaceae
Euglenids	*Eutreptie*	*Eutreptiella* sp	Eutreptiaceae
Haptophyta	*Chrysoc*	*Chrysochromulina* sp	Prymnesiaceae
Haptophyta	*Phaeocy*	*Phaeocystis* sp	Phaeocystaceae
Silicoflagellates	*DictyocG*	*Dictyocha* sp, *D. speculum*	Dictyochaceae
Raphidophytes	*ChattonG*	*Chattonella*	Chattonellaceae
Raphidophytes	*Heteros*	*Heterosigma* sp, *H. akashiwo*	Chattonellaceae
Ebridian flagellates	*Ebria*	*Ebria tripartita*	Ebriaceae

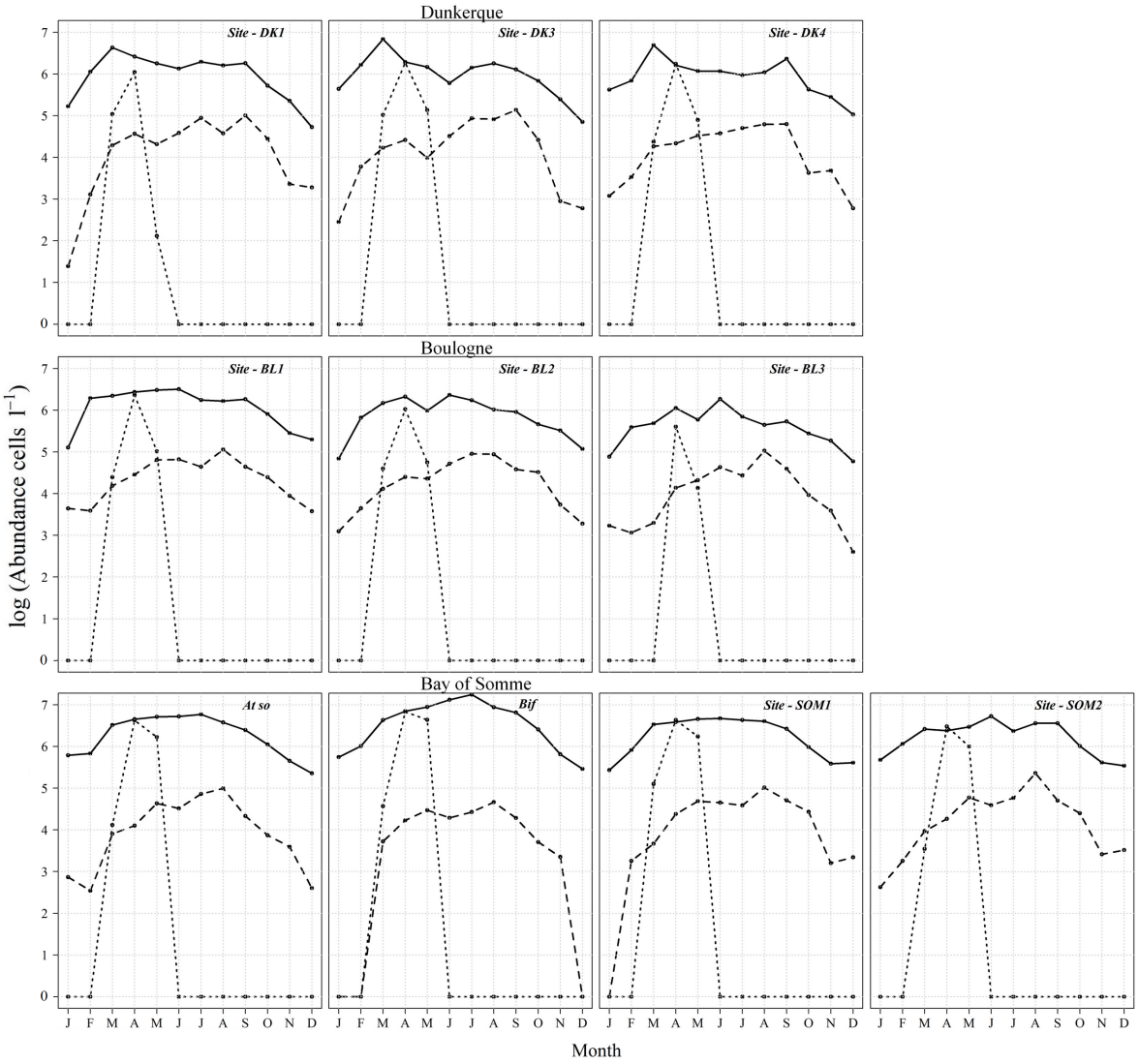

FIGURE A.1 – Median monthly abundance of the main phytoplankton taxonomic groups at ten stations along the French Coast of the English Channel and the southern Bight of the North Sea between 1992 and 2011.

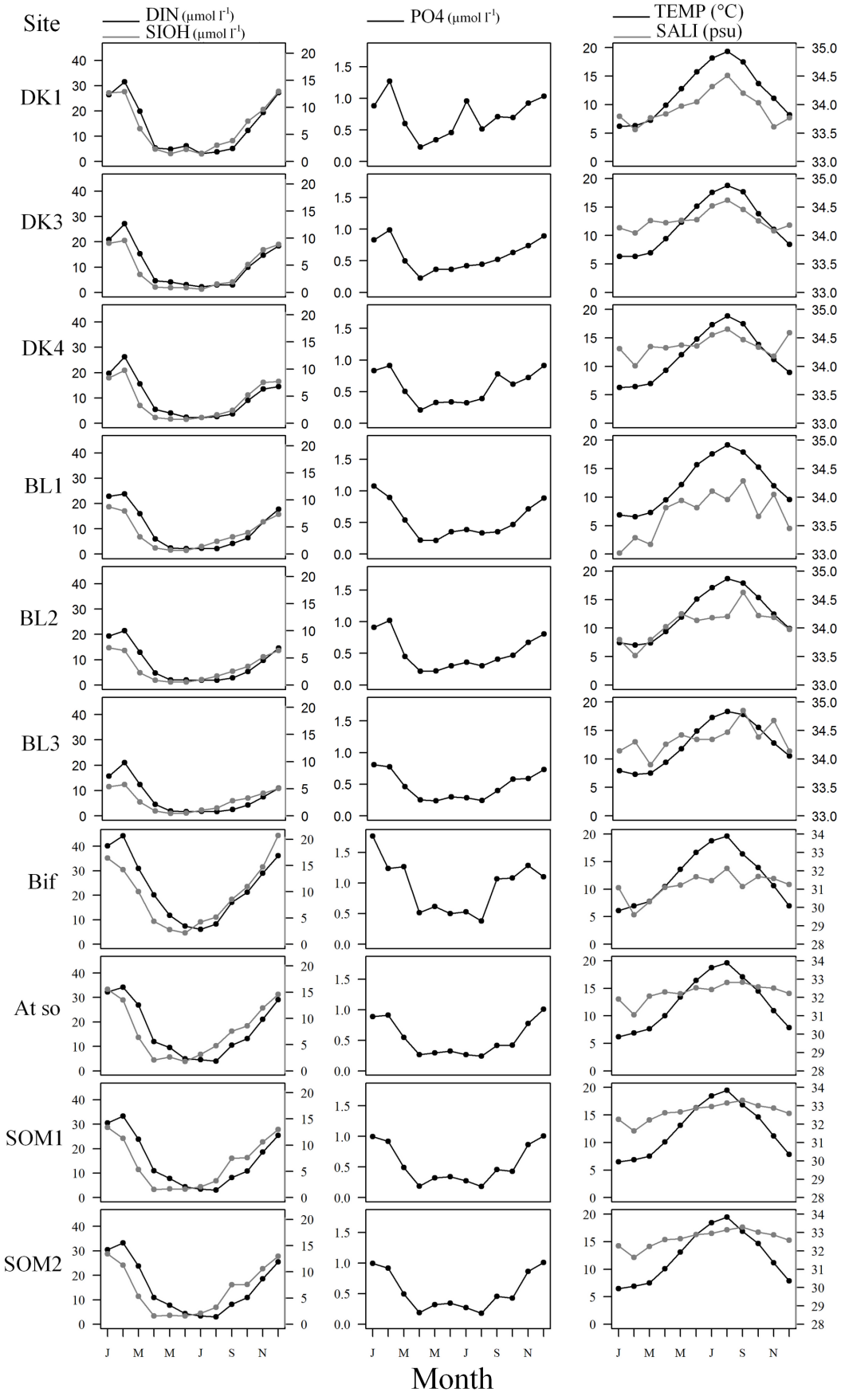

FIGURE A.2 – Seasonal patterns of environmental variables at ten stations along the French Coast of the English Channel and the southern Bight of the North Sea between 1992 and 2011. Abbreviations of environmental variables : DIN(dissolved inorganic nitrogen), SIOH (silicate), PO4 (phosphates), TEMP (temperature), SALI (salinity). Left and right scales for black and gray lines respectively.

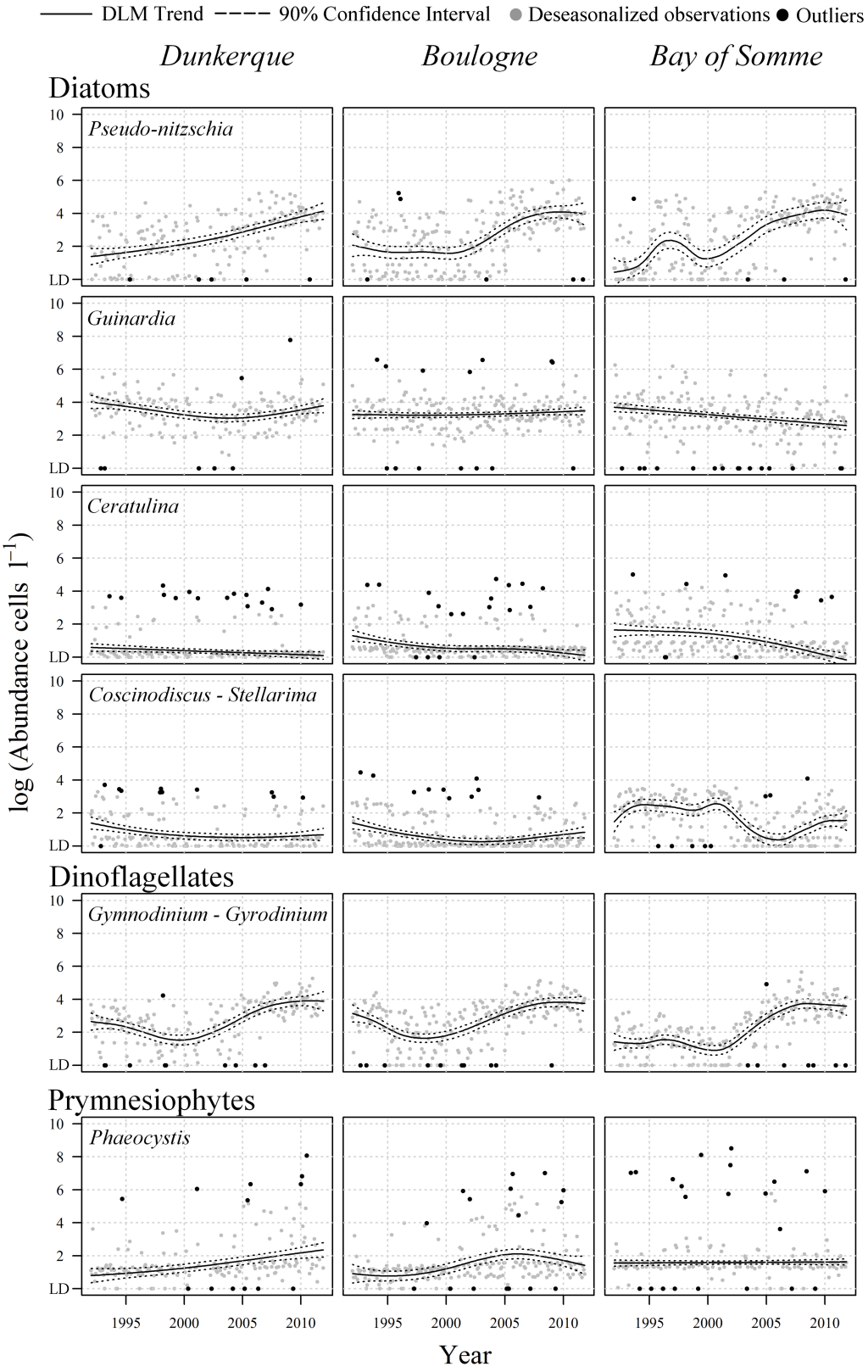

FIGURE A.3 – Long term trend in the abundance of six taxonomic units over the sampling period at Dunkerque, Boulogne and the Bay of Somme. Solid black lines and dotted lines represent trends and 90% confidence interval respectively, as predicted by the Dynamic Linear Model. Gray and dark dots correspond to deseasonalized observations and outliers respectively. LD (detection limit).

Analyses à l'échelle du littoral français

B.1 Contexte hydrologique

Une variabilité inter-annuelle marquée caractérise le débit des principales rivières dans les zones d'étude (Figure B.1). Globalement, l'année 2001 a été caractérisée par des débits relativement plus forts alors que durant l'année suivante ceux-ci ont été en moyenne plus faibles (*e.g.* Loire, Leyre, Rhône). De forme similaire, l'année 2005 présente des débits plus faibles (*e.g.* Vilaine, Charente, Loire, Leyre). Plus particulièrement la Somme présente des périodes d'augmentation et de diminution du débit. Néanmoins, depuis 2004 les débits mensuels de cette rivière sont plus faibles que ceux enregistrés durant les années 1995, 2001–2003.

L'évolution temporelle des températures enregistrées est montrée dans la Figure B.2. Globalement, l'année 2003 a été caractérisée par des températures estivales plus élevées, mais d'autres années ont également enregistré des valeurs élevées durant cette période comme par example l'année 2006. L'hiver de 2006-2007 a été caractérisé par des températures relativement plus faibles principalement en Manche et dans l'Ouest et Sud de la Bretagne.

La salinité est caractérisée par une importante variabilité inter-annuelle au cours de la période analysée (Figure B.3). Néanmoins, sur certains lieux de surveillance celle-ci semble augmenter (*e.g.* Somme, Teychan, Anse de Carteau). La turbidité a également montré de fortes variations inter-annuelles et varie fortement en fonction du lieux de surveillance (Figure B.4).

1. Ces séries répresentent les données extraites de Quadrige2 et réportées à l'unité de mesure NTU (voir page 68). Dans les Modèles Dynamiques Linéaires nous avons tenu compte du passage entre la mesure FNU-Formazin Nephelometric Units et NTU-Nephelometric Turbidity Unit à travers une intervention (voir Chapitre 2).

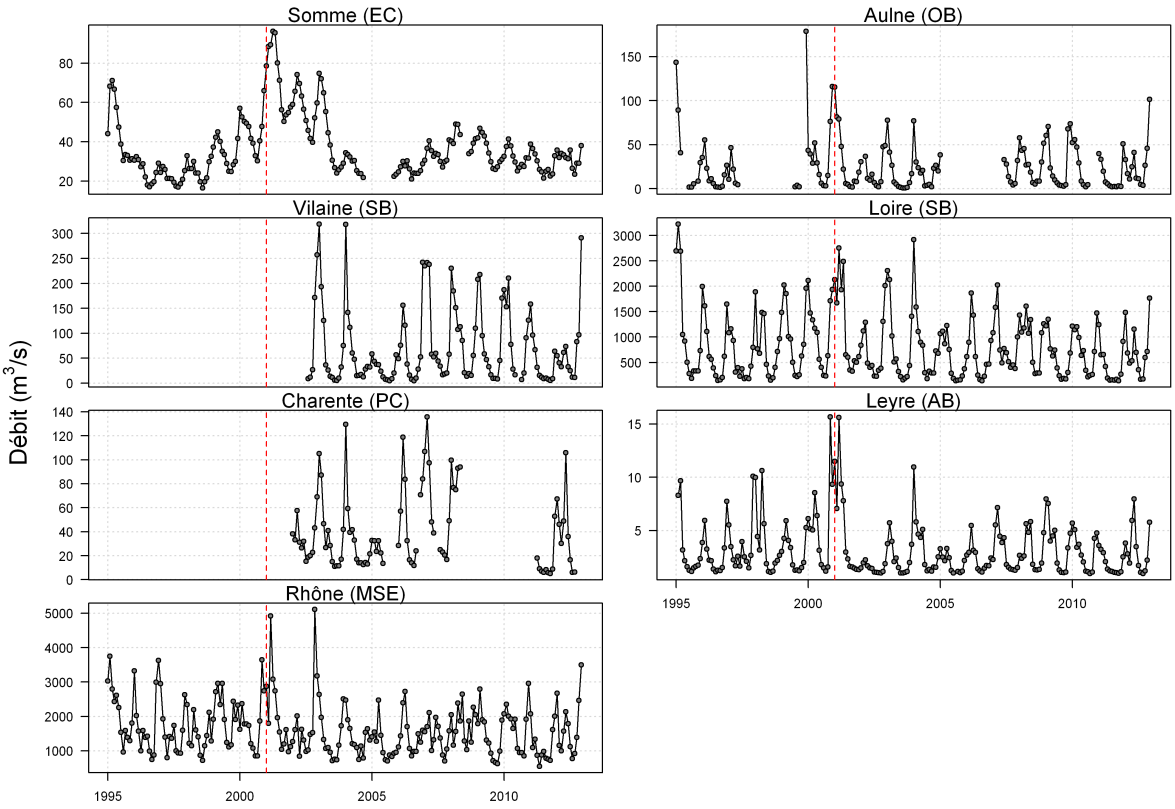

FIGURE B.1 – Variation temporelle des débits de rivières au cours de la période 1995 – 2012. Pour cette représentation, les données ont été agrégées mensuellement (moyenne). Les discontinuités observées correspondent aux données manquantes. Ces données ont été recueillies et mises à disposition gratuitement par le CDOCO dans le cadre du projet et des programmes qui contribuent à Previmer –`http://www.previmer.org`. La ligne rouge représente l'année 2001.

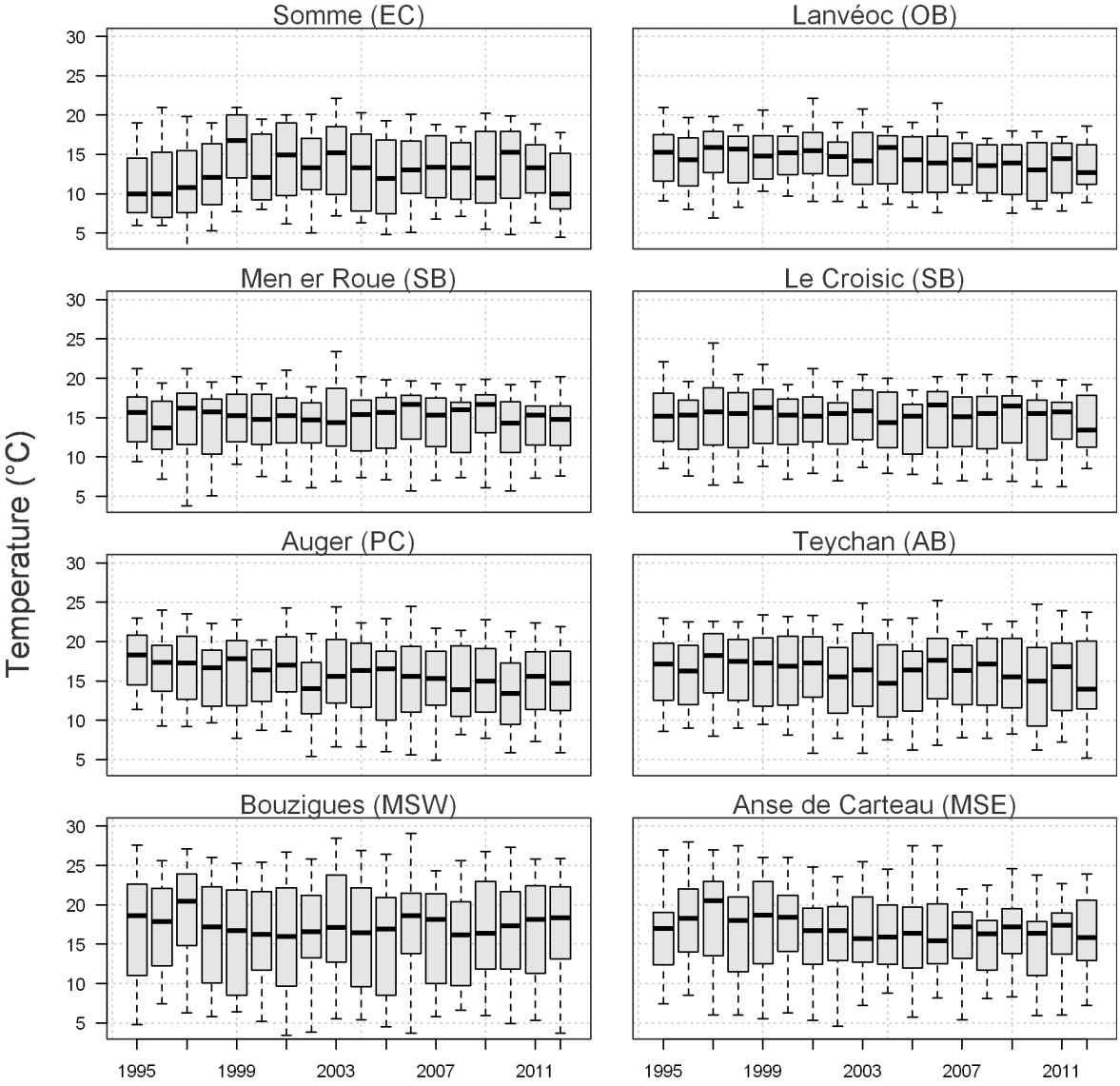

FIGURE B.2 – Boîtes de dispersion représentant les données mensuelles de température pour différents lieux de surveillance au cours de la période 1995 – 2012.

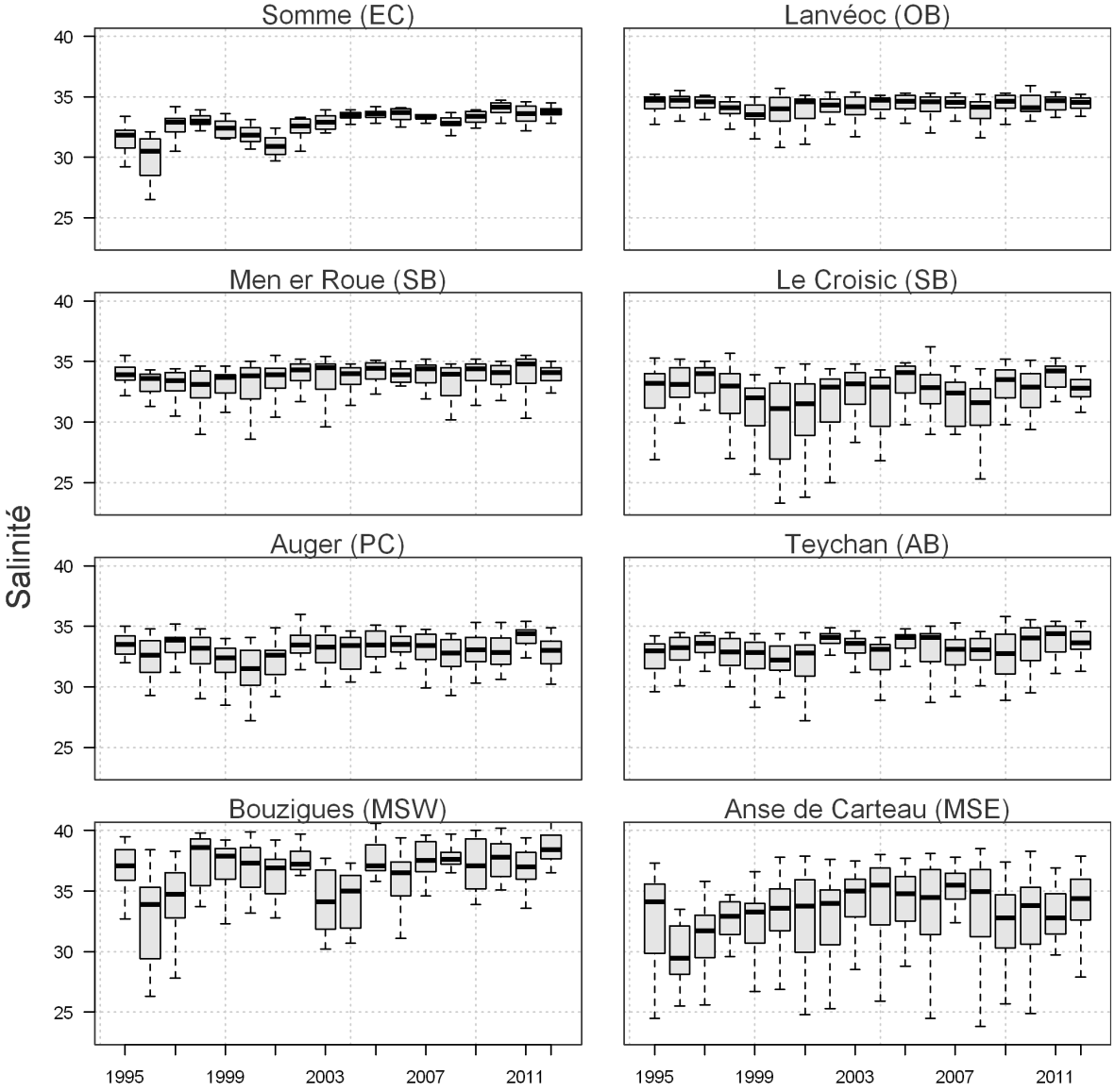

FIGURE B.3 – Boîtes de dispersion représentant les données mensuelles de salinité pour différents lieux de surveillance au cours de la période 1995 – 2012.

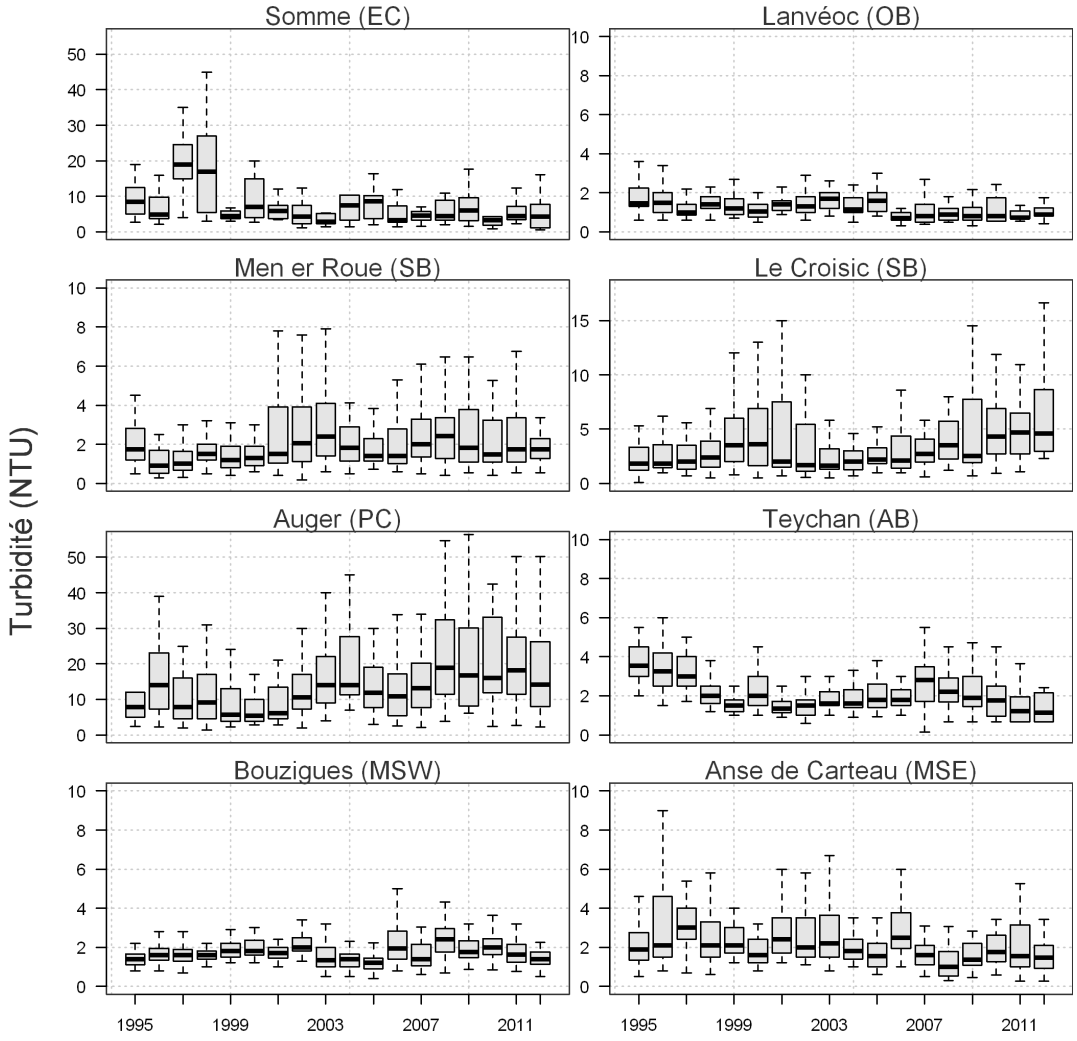

FIGURE B.4 – Boîtes de dispersion représentant les données mensuelles de turbidité pour différents lieux de surveillance au cours de la période 1995 – 2012. [1]

B.2 Unités taxinomiques utilisées dans l'analyse (ATP)

TABLE B.1 – Unités taxinomiques recontrées sur le littoral français. Les unités soulignées ont été utilisées dans l'analyse (ATP) des variations temporelles sur le long terme de la communauté phytoplanctonique. Les codes des unités taxinomiques ainsi que celui des familles est renseigné.

Phylum	Famille	Code famille	Code unité	Genres, espèces inclus
Chlorophyta	Chlorellaceae	CHLOR	ACTIN	Actinastrum
Chlorophyta	Chlorodendraceae	CHLOROD	TETRA	*Tetraselmis*, *Prasinocladus*
Chlorophyta	Halosphaeraceae + Pterospermataceae	HALPTE	PACH	*Pachysphaera*, *Pterosperma*
Chlorophyta	Hydrodictyaceae	HYDROD	PEDI	*Pediastrum*
Chlorophyta	Pyramimonadaceae	PYRAM	HALOS	*Halosphaera*
Chlorophyta	Pyramimonadaceae	PYRAM	PYR	*Pyramimonas, P. longicauda*
Chlorophyta	Scenedesmaceae	SCENED	SCE	*Scenedesmus*
Chlorophyta	Selenastraceae	SELEN	ANKIS	*Ankistrodesmus*
Chlorophyta	Trebouxiophyceae incertae sedis	TREBOU	CRUCI	*Crucigenia*
Cyanobacteria	Merismopediaceae	MERIS	MERIS	Merismopedia
Cyanobacteria	Microcystaceae	MICROCYS	MICROC	Microcystis
Cyanobacteria	Nostocaceae	NOSTO	ANAB	Anabaena
Cyanobacteria	Oscillatoriaceae	OSCILLA	OSCILL	Oscillatoria
Euglenozoa	Euglenaceae	EUGL	EUG	*Euglena, Eutreptia, Eutreptiella*
Haptophyta	Phaeocystaceae	PHAEO	PHA	*Phaeocystis*
Haptophyta	Prymnesiaceae	PRYMNE	CHRY	*Chrysochromulina*
Haptophyta	Prymnesiaceae	PRYMNE	PRYM	*Prymnesium*
Myzozoa	Amphidomataceae	AMPHIDO	AMPHIDO	Amphidoma
Myzozoa	Ceratiaceae	CERAT	CEI	*Ceratium, Neoceratium tripos, N. furca, N. fusus, N. lineatum, N. minutum, N. macroceros*
Myzozoa	Ceratocoryaceae	CERATO	CERATO	*Ceratocorys*
Myzozoa	Cladopyxidaceae	CLADOP	MIC	*Micracanthodinium*
Myzozoa	Cladopyxidaceae	CLADOP	PALA	*Palaeophalacroma*
Myzozoa	Cladopyxidaceae	CLADOP	PER	*Peridiniella*
Myzozoa	Dinophysiaceae	DINOP	DIN	*Dinophysis, D. acuminata, D. acuta, D. caudata, D. fortii, D. norvegica, D. sacculus, D. tripos, Phalacroma, P. rapa, P. rotundata*
Myzozoa	Dinophysiaceae	DINOP	MET	*Metaphalacroma*
Myzozoa	Dinophysiaceae	DINOP	ORN	*Ornithocercus*
Myzozoa	Dinophysiaceae	DINOP	SINO	*Sinophysis*
Myzozoa	Goniodomataceae	GONIO	GONIO	*Goniodoma*, *Goniodoma polyedricum*
Myzozoa	Gonyaulacaceae	GONYAU	ALE	*Alexandrium, A. affine, A. andersonii, A. catenella, A. insuetum, A. leei, A. margalefii, A. minutum, A. ostenfeldii, A. pseudogonyaulax, A. tamarense, A. tamutum*
Myzozoa	Gonyaulacaceae	GONYAU	AMY	*Amylax, A. triacantha, A. buxus*
Myzozoa	Gonyaulacaceae	GONYAU	GON	*Gonyaulax, G. grindleyi, G. spinifera, G. verior, Protoceratium*
Myzozoa	Gonyaulacaceae	GONYAU	LIN	*Lingulodinium polyedrum*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	LEPI	*Lepidodinium*, *L. chlorophorum*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	AKA	*Akashiwo*, *Akashiwo sanguinea*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	AMPHI	*Amphidinium, A. carterae, A. operculatum, A. crassum*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	COCH	*Cochlodinium*

Continue dans la page suivante

Table B.1 – continuation de la page précédente

Phylum	Famille	Code famille	Code unité	Genres, espèces inclus
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	GYM	*Gymnodinium, G. catenatum, G. impudicum, Gyrodinium, G. spirale*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	KAR	*Karenia, K. brevis, K. papilionacea, K. mikimotoi*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	KARLO	*Karlodinium*, *Karlodinium veneficum*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	KAT	*Katodinium, K. glaucum*
Myzozoa	Gymnodiniaceae	GYMN	TOR	*Torodinium, T. robustum*
Myzozoa	Kofoidiniaceae	KOFOI	SPATULO	*Spatulodinium*, *Spatulodinium pseudonoctiluca*
Myzozoa	Noctilucaceae	NOCTIL	NOC	*Noctiluca, N. scintillans*
Myzozoa	Ostreopsidaceae	OSTREOP	COOLI	*Coolia*
Myzozoa	Ostreopsidaceae	OSTREOP	OST	*Ostreopsis*
Myzozoa	Oxyrrhinaceae	OXYRR	OXYR	*Oxyrrhis*, *Oxyrrhis marina*
Myzozoa	Oxytoxaceae	OXYTO	AMPHIDINIO	*Amphidiniopsis*
Myzozoa	Oxytoxaceae	OXYTO	OXY	*Oxytoxum*, *Corythodinium*
Myzozoa	Oxytoxaceae	OXYTO	THEC	*Thecadinium*
Myzozoa	Peridiniida incertae sedis	PERI	ADEN	*Adenoides*
Myzozoa	Peridiniida incertae sedis	PERI	HET	*Heterocapsa, H. niei, H. rotundata, H. triquetra*
Myzozoa	Podolampadaceae	PODOL	BLEP	*Blepharocysta*
Myzozoa	Podolampadaceae	PODOL	PODL	*Podolampas*
Myzozoa	Polykrikaceae	POLYK	POL	*Polykrikos, P. schwarzii*
Myzozoa	Prorocentraceae	PROROCEN	MES	*Mesoporos*
Myzozoa	Prorocentraceae	PROROCEN	PRO	*Prorocentrum, P. balticum, P. compressum, P. cordatum, P. gracile, P. lima, P. mexicanum, P. rhathymum, P. micans, P. arcuatum, P. gibbosum, P. triestinum*
Myzozoa	Protodiniferaceae	PROTODIN	PRON	*Pronoctiluca*
Myzozoa	Protoperidiniaceae + Peridiniaceae	PROTOPERIN	DIP	*Diplopsalis, Diplopelta, Diplopsalopsis, Preperidinium, Oblea*
Myzozoa	Protoperidiniaceae + Peridiniaceae	PROTOPERIN	KRYP	*Kryptoperidinium foliaceum*
Myzozoa	Protoperidiniaceae + Peridiniaceae	PROTOPERIN	PRP	*Archaeperidinium minutum, Peridinium, P. quinquecorne, Protoperidinium, P. bipes, P. conicum, P. depressum, P. diabolum, P. longipes, P. divergens, P. obtusum, P. pentagonum, P. latissimum, P. punctulatum, P. steinii, P. pyriforme*
Myzozoa	Protoperidiniaceae + Peridiniaceae	PROTOPERIN	SCR	*Ensiculifera, Scrippsiella, Pentapharsodinium, Bysmatrum*
Myzozoa	Pyrocystaceae	PYROC	DISS	*Dissodinium, Pyrocystis*
Myzozoa	Pyrocystaceae	PYROC	PYRO	*Pyrophacus*
Myzozoa	Pyrophacaceae	PYROP	FRAGILI	*Fragilidium*
Myzozoa	Warnowiaceae	WARNOW	WARNW	*Warnowia, Nematodinium, Nematopsides*
Myzozoa	non renseigné	non renseigné	PSELIO	*Pseliodinium*
Ochrophyta	Achnanthaceae	ACHNAN	ACH	*Achnanthes*
Ochrophyta	Asterolampraceae	ASTEROL	ASTERO	*Asteromphalus*
Ochrophyta	Attheyaceae	ATTH	ATT	*Attheya, A. armata*
Ochrophyta	Aulacodiscaceae	AULACODIS	AULAC	Aulacodiscus
Ochrophyta	Bacillariaceae	BACIL	BACI	*Bacillaria, B. paxillifera*
Ochrophyta	Bacillariaceae	BACIL	NIT	*Ceratoneis closterium, Cylindrotheca, C. gracilis, Nitzschia, N. longissima, Hantzschia*

Continue dans la page suivante

Table B.1 – continuation de la page précédente

Phylum	Famille	Code famille	Code unité	Genres, espèces inclus
Ochrophyta	Bacillariaceae	BACIL	PSE	*Pseudo-nitzschia, P. americana, P. australis, P. delicatissima, P. fraudulenta, P. multistriata, P. pseudodelicatissima, P. pungens, P. seriata, P. subpacifica*, *Pseudo-nitzschia*, complexe seriata, groupe des effilées (multiseries + pungens), *Pseudo-nitzschia*, complexe seriata, groupe des larges (australis + fraudulenta + seriata + subpacifica), *Pseudo-nitzschia*, groupe des larges asymétriques (australis + seriata + subpacifica), *Pseudo-nitzschia*, groupe des larges symétriques (fraudulenta), *Pseudo-nitzschia*, groupe des sigmoïdes (multistriata)
Ochrophyta	Bellerocheaceae	BELLO	BEL	*Bellerochea*
Ochrophyta	Catenulaceae	CATEN	AMPHO	*Amphora*
Ochrophyta	Chaetocerotaceae	CHAETO	BACT	*Bacteriastrum*
Ochrophyta	Chaetocerotaceae	CHAETO	CHA	*Chaetoceros, C. affinis, C. curvisetus, C. debilis, C. pseudocurvisetus, C. danicus, C. decipiens, C. lorenzianus, C. densus, C. castracanei, C. didymus, C. protuberans, C. fragilis, C. wighamii, C. lorenzianus, C. peruvianus, C. rostratus, C. socialis, C. socialis f. radians, C. subtilis, C. wighamii*
Ochrophyta	Chattonellaceae	CHATTO	CHATT	*Chattonella*
Ochrophyta	Chattonellaceae	CHATTO	FIB	*Fibrocapsa, F. japonica*
Ochrophyta	Chattonellaceae	CHATTO	HETS	*Heterosigma, H. akashiwo*
Ochrophyta	Cocconeidaceae	COCCON	COCC	*Cocconeis*
Ochrophyta	Corethraceae	CORET	COR	*Corethron, C. pennatum*
Ochrophyta	Coscinodiscaceae	COSCINO	COS	*Coscinodiscus, Stellarima, C. oculus-iridis, C. radiatus, C. marginatus, C. wailesii*
Ochrophyta	Cymatosiraceae + Plagiogrammaceae	CYMPLA	CAMPY	*Campylosira*, *Campylosira cymbelliformis*
Ochrophyta	Cymatosiraceae + Plagiogrammaceae	CYMPLA	PLAG	*Plagiogrammopsis*, *Plagiogrammopsis vanheurckii*
Ochrophyta	Cymatosiraceae + Plagiogrammaceae	CYMPLA	PLA	*Brockmanniella, B. brockmannii, Plagiogramma*
Ochrophyta	Dictyochaceae	DICT	DIC	*Dictyocha, D. fibula, D. speculum*
Ochrophyta	Dinobryaceae	DINOB	DINOB	*Dinobryon*
Ochrophyta	Diploneidaceae	DIPLO	DIPLO	*Diploneis*
Ochrophyta	Entomoneidaceae	ENTOM	ENT	*Entomoneis*
Ochrophyta	Fragilariaceae + Toxariaceae	FRATOX	AST	*Asterionella, Asterionellopsis, Asteroplanus, Asterionella formosa, Asterionellopsis glacialis, Asteroplanus karianus*
Ochrophyta	Fragilariaceae + Toxariaceae	FRATOX	FRA	*Fragilaria*
Ochrophyta	Fragilariaceae + Toxariaceae	FRATOX	SYN	*Synedra, Toxarium*
Ochrophyta	Gomphonemataceae	GOMPH	GOMP	*Gomphonema*, *Gomphoneis*
Ochrophyta	Heliopeltaceae	HELIOP	ACTP	*Actinoptychus, A. senarius, A. campanulifer*
Ochrophyta	Hemiaulaceae	HEMIAUL	CER	*Cerataulina, C. pelagica*
Ochrophyta	Hemiaulaceae	HEMIAUL	EUC	*Eucampia, Climacodium, E. zodiacus*
Ochrophyta	Hemiaulaceae	HEMIAUL	HEM	*Hemiaulus*
Ochrophyta	Hemidiscaceae	HEMIDIS	ACT	*Actinocyclus*

Continue dans la page suivante

Table B.1 – continuation de la page précédente

Phylum	Famille	Code famille	Code unité	Genres, espèces inclus
Ochrophyta	Hyalodiscaceae	HYALO	POD	*Podosira, Hyalodiscus, P. stelligera*
Ochrophyta	Lauderiaceae + Melosiraceae + Paraliaceae	LAUMEPA	LAU	*Lauderia, Schroederella, L. annulata, Schroederella*
Ochrophyta	Lauderiaceae + Melosiraceae + Paraliaceae	LAUMEPA	MEL	*Melosira*
Ochrophyta	Lauderiaceae + Melosiraceae + Paraliaceae	LAUMEPA	PAR	*Paralia sulcata*
Ochrophyta	Leptocylindraceae	LEPTO	LEP	*Leptocylindrus, L. danicus, L. curvatus, L. minimus*
Ochrophyta	Licmophoraceae	LICM	LIC	*Licmophora*
Ochrophyta	Lithodesmiaceae	LITHOD	DIT	*Ditylum, D. brightwellii*
Ochrophyta	Lithodesmiaceae	LITHOD	HEL	*Helicotheca*
Ochrophyta	Lithodesmiaceae	LITHOD	LIT	*Lithodesmium, L. undulatum*
Ochrophyta	Naviculaceae + Sellaphoraceae + Lyrellaceae	NAVIC	MEU	*Meuniera, M. membranacea*
Ochrophyta	Naviculaceae + Sellaphoraceae + Lyrellaceae	NAVIC	NAV	*Haslea, H. wawrikae, Navicula, N. gregaria, N. cryptocephala, N. pelagica, Fallacia, Lyrella, Petroneis*
Ochrophyta	Naviculaceae + Sellaphoraceae + Lyrellaceae	NAVIC	TRACH	*Trachyneis*
Ochrophyta	Pedinellaceae	PEDINE	APEDI	*Apedinella radians*
Ochrophyta	Pedinellaceae	PEDINE	PSEPED	*Pseudopedinella*
Ochrophyta	Pinnulariaceae	PINNU	PINN	*Pinnularia*
Ochrophyta	Plagiotropidaceae	PLAGIOT	PLAGIOT	*Plagiotropis*
Ochrophyta	Pleurosigmataceae	PLEURO	DONKI	*Donkinia*
Ochrophyta	Pleurosigmataceae	PLEURO	PLE	*Gyrosigma, Pleurosigma*
Ochrophyta	Pleurosigmataceae	PLEURO	TOXO	*Toxonidea*
Ochrophyta	Rhabdonemataceae	RHABDO	RHAB	*Rhabdonema*
Ochrophyta	Rhaphoneidaceae	RHAPHO	RHA	*Delphineis, Rhaphoneis*
Ochrophyta	Rhizosoleniaceae	RHIZOSO	DAC	*Dactyliosolen, D. fragilissimus*
Ochrophyta	Rhizosoleniaceae	RHIZOSO	GUI	*Guinardia, G. delicatula, G. flaccida, G. striata*
Ochrophyta	Rhizosoleniaceae	RHIZOSO	RHI	*Neocalyptrella robusta, Proboscia, P. alata, P. indica, Rhizosolenia, R. hebetata, R. imbricata, R. styliformis, R. setigera, R. setigera f. pungens*
Ochrophyta	Skeletonemaceae	SKELETO	DET	*Detonula, Detonula pumila*
Ochrophyta	Skeletonemaceae	SKELETO	SKE	*Skeletonema, S. costatum*
Ochrophyta	Stauroneidaceae	STAURO	STAU	*Stauroneis*
Ochrophyta	Stephanodiscaceae	STEPHANO	CYCLOT	*Cyclotella*
Ochrophyta	Stephanopyxidaceae	STEPHANOP	STEP	*Stephanopyxis*
Ochrophyta	Striatellaceae	STRIATE	GRAM	*Grammatophora, G. serpentina*
Ochrophyta	Striatellaceae	STRIATE	STR	*Striatella*
Ochrophyta	Surirellaceae	SURIRE	SUR	*Surirella*
Ochrophyta	Thalassionemataceae	THALASSIONE	THL	*Thalassionema, T. nitzschioides, Thalassiothrix, Lioloma*

Continue dans la page suivante

Table B.1 – continuation de la page précédente

Phylum	Famille	Code famille	Code unité	Genres, espèces inclus
Ochrophyta	Thalassiosiraceae	THALASSIOSI	THP	*Porosira, Thalassiosira, T. angulata, T. anguste-lineata, T. antarctica, T. gravida, T. levanderi, T. minima, T. nordenskioeldii, T. punctigera, T. rotula, T. gravida, T. subtilis*
Ochrophyta	Biddulphiaceae + Triceratiaceae	TRICERA	ODOBID	*Biddulphia, B. rhombus, Odontella, O. aurita, O. granulata, O. mobiliensis, O. regia, O. sinensis, Trigonium alternans*
Ochrophyta	Triceratiaceae	TRICERA	TRI	*Triceratium, T. favus*
Protozoa incertae sedis	Ebriaceae	EBRIA	EBR	*Ebria, E. tripartita*
Protozoa incertae sedis	Ebriopsidaceae	EBRIOP	HERM	*Hermesinum*
Streptophyta	Closteriaceae	CLOST	CLOSTER	*Closterium*
Streptophyta	Desmidiaceae	DESM	STAURAS	*Staurastrum*

B.3 Valeurs de l'indice IndVal calculé sur l'ensemble d'unités taxinomiques

TABLE B.2 – Valeurs de l'indice IndVal calculé sur l'ensemble des unités taxinomiques à partir des différentes zones du littoral français. Chaque valeur est exprimée en pourcentage, variant en conséquence entre 0 et 100%. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

Phylum	Code	EC	OB	SB	PC	AB	MSW	MSE
Chlorophyta	ACTIN	0	0	0	1,49	0	0	1,72
Chlorophyta	ANKIS	0,45	1,46	0,33	0	0	0	0
Chlorophyta	CRUCI	0	0	0	2,78	0	0	0
Chlorophyta	HALOS	0	1,85	0	0,46	0	0	0
Chlorophyta	PACH	0	2,17	0	0,31	0	0	0
Chlorophyta	PEDI	3,15	0	13,8	3,96	0	0	0,05
Chlorophyta	PYR	5,21	0,5	18,52	31,82	0	0	0,08
Chlorophyta	SCE	12,77	1,14	7,33	15,52	0,56	0	7,5
Chlorophyta	TETRA	0	0	0,2	8,35	0	0	0
Cyanobacteria	ANAB	0	0	0	1,57	0	0	0,81
Cyanobacteria	MERIS	0	0,52	0,63	0,13	2,33	0	0,14
Cyanobacteria	MICROC	0	0	0	5,56	0	0	0
Cyanobacteria	OSCILL	0	1,6	0,5	0,05	0	0	19,32
Euglenozoa	EUG	8,14	16,68	8,71	16,6	17,78	9,25	13,54
Haptophyta	CHRY	0,14	6,89	4,46	1,97	4,23	0	14,03
Haptophyta	PHA	64,88	8,58	0,85	0,48	0,59	0	0,04
Haptophyta	PRYM	0	0	0	4,17	0	0	0
Myzozoa	ADEN	0	1,76	0,51	0	0	0	0
Myzozoa	AKA	0,33	0	0,31	0,62	0,48	9,13	2,51
Myzozoa	ALE	5,93	17,61	15,32	10,33	16,03	11,54	3,49
Myzozoa	AMPHIDINIO	0	2,78	0	0	0	0	0
Myzozoa	AMPHI	9,95	21,57	3,91	19,31	1,13	0	19,25
Myzozoa	AMPHIDO	0	12,59	3,49	0	2,41	0	0
Myzozoa	AMY	0	13,56	15,09	0,2	1,37	0	0,03
Myzozoa	BLEP	0	0,33	0	0,84	0	0	8,83
Myzozoa	CEI	1,91	16,46	18,18	15,72	16,93	10,65	13,73
Myzozoa	CERATO	0	0	0	0	5,56	0	0
Myzozoa	COCH	0	2,33	2,41	12,09	1,7	0,5	0
Myzozoa	COOLI	0	0	0	2,2	0	0	10,13
Myzozoa	DIN	0,69	16,02	19,19	12,54	17,35	12,44	17,39
Myzozoa	DIP	12,14	19,29	20	3,07	18	0,54	11,58
Myzozoa	DISS	11,55	18,17	2,38	3,19	0,79	0	0,08
Myzozoa	FRAGILI	0	0,64	0,04	0,92	10,2	0	2,15
Myzozoa	GONIO	0	0	0,04	0,04	19,33	0	6,02
Myzozoa	GON	1,54	19,23	15,58	7,87	19,84	7,65	8,14
Myzozoa	GYM	15,49	13,62	15,81	16	13,69	14,1	11,08
Myzozoa	HET	1,53	17,36	15,39	16,16	17,02	9,51	10,03
Myzozoa	KAR	0,01	20,12	20,06	6,77	20,83	1,99	17,92
Myzozoa	KARLO	6,46	4,11	0,55	0	0	0	0
Myzozoa	KAT	16,15	22,96	8,54	19,98	2,49	4,6	0,98
Myzozoa	KRYP	0	3,03	4,28	1,11	0,19	0,51	4,9
Myzozoa	LEPI	0	33,51	24,4	10,6	0,46	0	0
Myzozoa	LIN	0	0	0,19	1,16	9,22	0	38,28
Myzozoa	MES	0	7,62	0,41	0	1,69	0	0

Continue dans la page suivante

Table B.2 – suite de la page précédente

Phylum	Code	EC	OB	SB	PC	AB	MSW	MSE
Myzozoa	MET	0	5,56	0	0	0	0	0
Myzozoa	MIC	0,04	47,93	3	0	0	0	0
Myzozoa	NOC	10,05	4,16	24,44	23,29	3,95	0	0
Myzozoa	ORN	0	0	0	0	0	0	7,41
Myzozoa	OST	0	0	0	3,5	0	0,51	27,97
Myzozoa	OXYR	0	0,2	0,25	7,18	0	0,22	2,15
Myzozoa	OXY	0	10,63	2,39	7,12	0,95	20,54	17,49
Myzozoa	PALA	0	0	0,48	1,3	0	0	3,82
Myzozoa	PERID	0	17	0,03	0	0	0	13,94
Myzozoa	PODL	0	0	0	0	0	9,81	0,22
Myzozoa	POL	5,99	11,53	16,22	18,39	3,61	7,56	0,39
Myzozoa	PRONOC	0	20,66	6,24	0,6	4,43	0	8,07
Myzozoa	PRO	13,89	14,77	15,44	15,41	12,71	14,51	13
Myzozoa	PRP	12,06	13,94	14,52	15,91	15,1	14,06	13,18
Myzozoa	PSELIO	0	1,33	0	0	0	0	12,68
Myzozoa	PYRO	1,37	2,1	3,62	3,91	3	0	1,43
Myzozoa	SCR	7,43	15,39	14,74	15,83	14,85	15,16	13,36
Myzozoa	SINO	0	2,78	0	0	0	0	0
Myzozoa	SPATULO	0,68	1,76	0	0	0	0	0
Myzozoa	THEC	0	0	0	0	5,56	0	0
Myzozoa	TOR	2,05	21,85	6,25	24,65	25,6	0	2,97
Myzozoa	WARNW	0	24,99	6,12	17,8	3,78	0	0
Ochrophyta	ACH	0,02	11,27	3,35	0,25	33,76	0,56	7
Ochrophyta	ACT	0,19	0,5	0	0,85	0	0	34,03
Ochrophyta	ACTP	0,72	2,54	0,36	66,74	0	0	0,02
Ochrophyta	AMPHO	0	9,16	6,18	2,24	2,09	0	8,85
Ochrophyta	APEDI	0	3,25	1,01	3,57	0	0	0
Ochrophyta	AST	17,36	2,76	10,78	16,19	21,33	13,88	10,21
Ochrophyta	ASTERO	0	10,58	0,69	0,31	2,38	0	0,63
Ochrophyta	ATT	1,96	39,67	0,57	0	0,29	0	0
Ochrophyta	AULAC	0	0	0	0	5,56	0	0
Ochrophyta	BACI	11,26	0,33	2,02	38,8	2,44	0,16	0,17
Ochrophyta	BACT	0,38	3,5	8,22	14,85	20,73	9,31	5,1
Ochrophyta	BEL	6,78	0	0,9	0,49	0	0	0
Ochrophyta	CAMPY	0	0	0	0	16,67	0	0
Ochrophyta	CER	12,47	15,8	16,94	13,97	15,14	14,18	7,58
Ochrophyta	CHA	14,71	14,69	13,09	14,31	14,82	15,3	13,07
Ochrophyta	CHATT	0,88	0	0	1,46	0	0	0
Ochrophyta	COCC	0	7,74	1,93	1,15	24,61	30,52	11,03
Ochrophyta	COR	1,09	9,76	3,15	0,31	35,6	0	0,02
Ochrophyta	COS	18,34	5,85	16,44	20,44	4,38	15,13	4,02
Ochrophyta	CYCLOT	0	0,32	3,58	2,64	0	0	0,14
Ochrophyta	DAC	4,91	17,06	8,33	13,2	17,44	15,81	13,94
Ochrophyta	DET	0	5,29	3,67	2,58	0,87	0	0
Ochrophyta	DIC	10,37	15,91	15,78	15,26	14,92	8,93	14,01
Ochrophyta	DINOB	0	52,07	2,83	0	2,18	0	0,86
Ochrophyta	DIPLO	15,1	12,09	5,3	16,66	20,48	0,02	1,65
Ochrophyta	DIT	18,99	10,49	15,87	15,75	15,07	11,75	5,35
Ochrophyta	DONKI	0	24,35	0,51	0	0	0	0
Ochrophyta	ENT	0	18,57	2,69	2,97	1,02	0	8,9
Ochrophyta	EUC	18,7	9,11	13,02	15,11	15,33	10,12	2,19
Ochrophyta	FIB	0	5,76	1,47	9,71	0	0	0,08

Continue dans la page suivante

Table B.2 – suite de la page précédente

Phylum	Code	EC	OB	SB	PC	AB	MSW	MSE
Ochrophyta	FRA	0,12	10,11	4,8	17,22	0,26	0	0
Ochrophyta	GOMP	0	2,78	0	0	0	0	0
Ochrophyta	GRAM	0	12,26	13,5	11,57	18,41	20,27	5,46
Ochrophyta	GUI	18,11	14,91	14,06	14,6	15,11	12,23	10,24
Ochrophyta	HEL	6,96	0,28	0,32	15,48	37,02	0	0
Ochrophyta	HEM	0	1,54	0,34	0,76	12,66	35,08	24,67
Ochrophyta	HETS	2,72	4,02	0,95	5,34	42,58	0	0,02
Ochrophyta	LAU	19,56	10,54	16,02	17,1	13,36	11,41	1,48
Ochrophyta	LEP	13,68	14,29	15,63	14,69	15,05	13,4	13
Ochrophyta	LIC	1,54	13,98	9,94	2,64	16,42	20,89	18,69
Ochrophyta	LIT	0,22	2,05	6,63	41,26	19,62	0	0
Ochrophyta	MEL	4,02	5,9	0,2	19,4	13,35	10,89	0,85
Ochrophyta	MEU	44,26	3,91	0,5	5,92	7,06	0	0
Ochrophyta	NAV	15,67	14,12	13,72	15,95	9,68	15,29	13,38
Ochrophyta	NIT	15,15	13,76	13,22	13,7	15,88	15,9	12,4
Ochrophyta	ODOBID	23,11	3,9	14,05	19,13	18,71	5,32	2,49
Ochrophyta	PAR	19,96	17,97	18,85	20,66	19,15	0	0,06
Ochrophyta	PINN	0	2,78	0	0	0	0	0
Ochrophyta	PLA	20,12	17,69	11,51	24,69	0,1	0	0
Ochrophyta	PLAG	12,23	0,22	1,46	0,07	0	0	0
Ochrophyta	PLAGIOT	0	23,23	0,91	0	0	0	0
Ochrophyta	PLE	13,34	13,35	14,81	16,16	14,22	14,4	12,18
Ochrophyta	POD	3,31	11,61	2,6	11,93	0	0	0
Ochrophyta	PSEPED	0	0,99	0	2,04	0	0	9,61
Ochrophyta	PSE	14,68	14,3	14,93	12,35	13,98	15,89	13,34
Ochrophyta	RHAB	0	4,65	1,2	0	0	0	0,29
Ochrophyta	RHA	53,53	2,22	3,58	15,47	0	0	0
Ochrophyta	RHI	17,98	13,68	15,65	13,8	14,14	14,45	10,11
Ochrophyta	SKE	13,9	13,03	14,31	15,29	13,83	15,49	13,62
Ochrophyta	STAU	0,04	1,48	3,19	18,77	12,04	0,07	0
Ochrophyta	STEP	8,34	0,19	0,03	0	10,16	0	0
Ochrophyta	STR	0	6,55	3,66	0	11,87	12,2	21,46
Ochrophyta	SUR	0	0,36	0,45	43,1	0	0	0,21
Ochrophyta	SYN	1,16	10,52	5,64	29,08	0	0	7,2
Ochrophyta	THP	16,43	14,29	15,06	14,98	14,61	13,04	10,18
Ochrophyta	THL	16,18	14,09	13,64	13,82	14,8	14,44	12,63
Ochrophyta	TOXO	0	2,78	0	0	0	0	0
Ochrophyta	TRACH	0	0	1,39	0	0	0	0
Ochrophyta	TRI	0,04	0,86	2,49	9,78	8,93	0	0,05
Protozoa incertae sedis	EBR	0	3,95	1,99	5,7	0,17	24,45	6,68
Protozoa incertae sedis	HERM	0	0	0	1,53	0	0	10,74
Streptophyta	CLOSTER	0	2,78	0	0	0	0	0
Streptophyta	STAURAS	0	0,93	0	0	3,7	0	0

B.4 Intrastructure de l'ATP

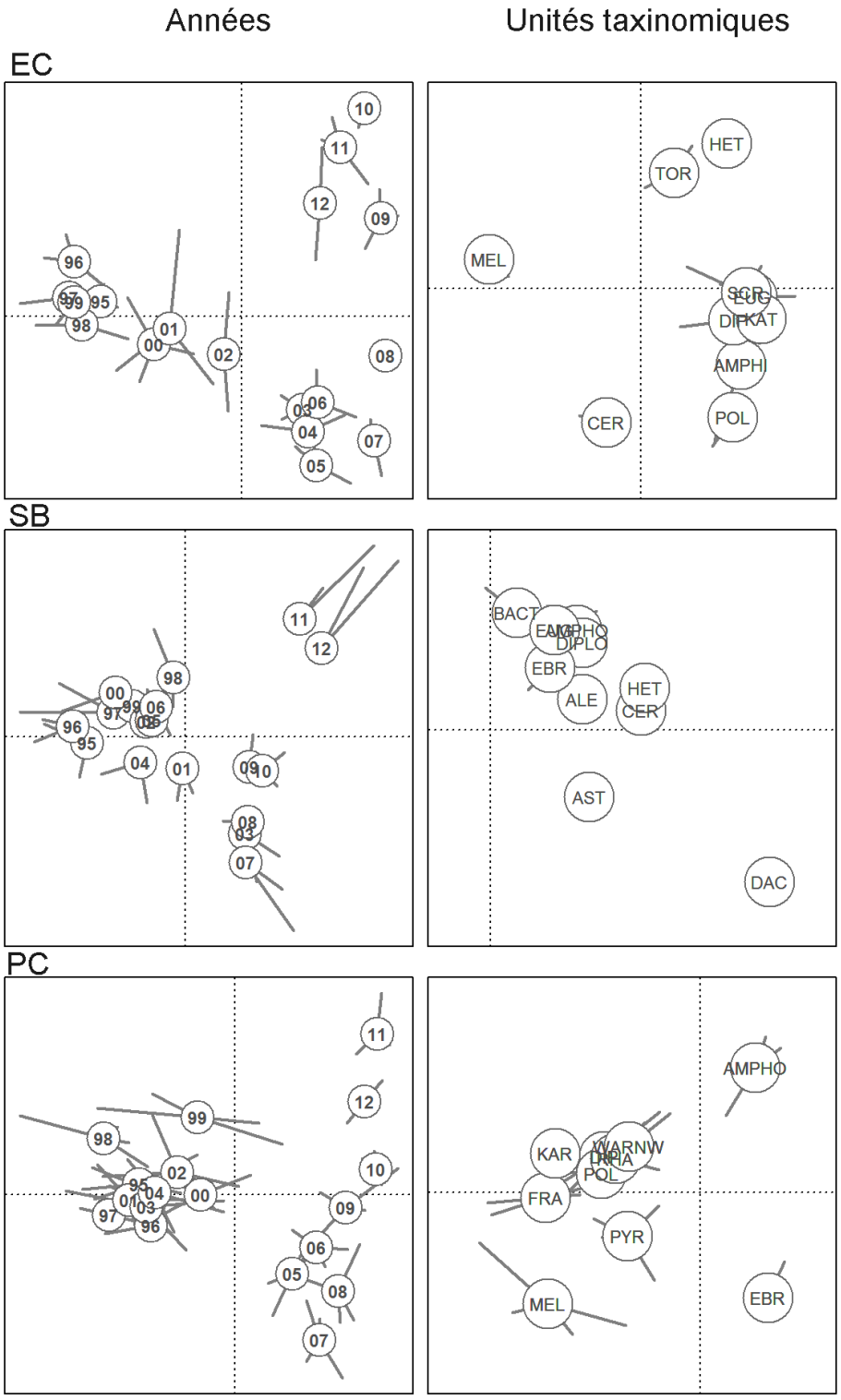

FIGURE B.5 – Intrastructure de l'ATP. Projection des lignes-années et colonnes-unités taxinomiques dans les axes 1 et 2 du compromis respectif pour les zones de l'est de la Manche et sud de la Mer du Nord (b) sud de Bretagne et (c) Pertuis Charentais. Les coordonnées sont reliées aux centres de classes (années ou unités taxinomiques). Pour une meilleure visibilité, seules dix unités taxinomiques ayant des fortes coordonnées sur l'axe 1 ou 2 sont représentées.

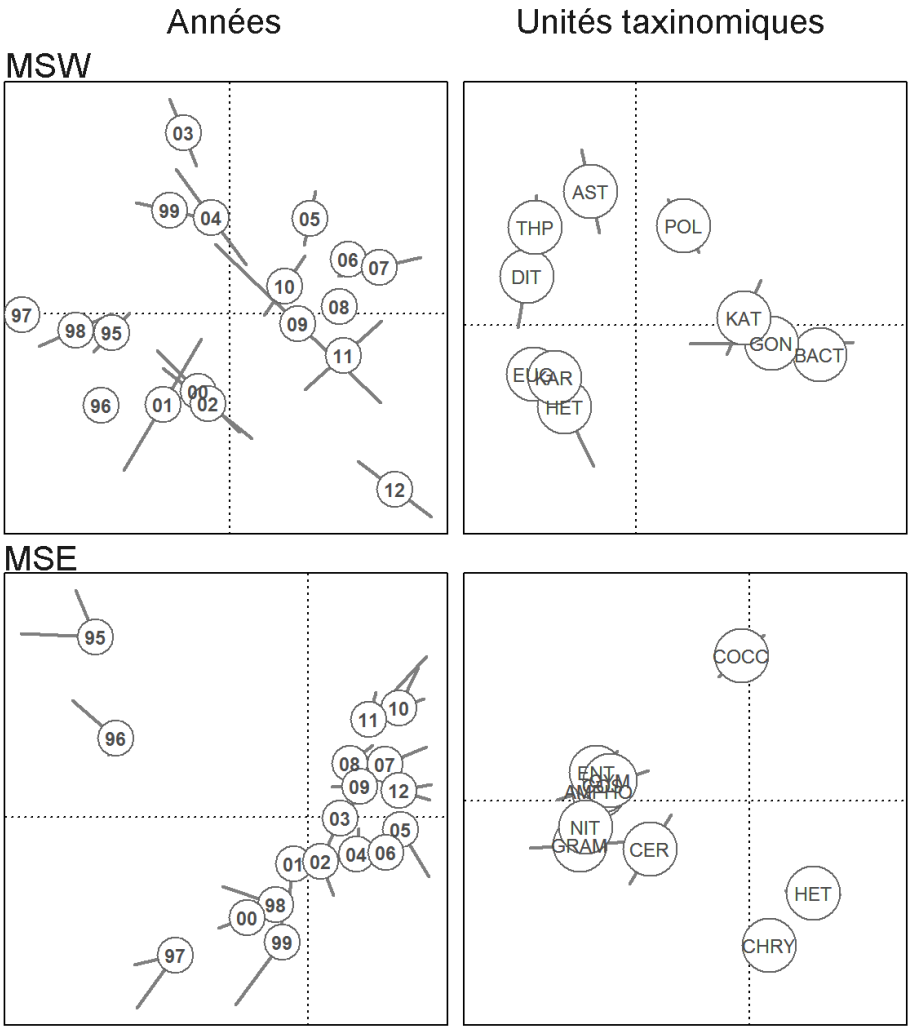

FIGURE B.6 – Intrastructure de l'ATP. Projection des lignes-années et colonnes-unités taxinomiques dans les axes 1 et 2 du compromis respectif pour les zones de l'ouest de la Méditerranée et de l'est de la Méditerranée. Les coordonnées sont reliées aux centres de classes (années ou unités taxinomiques). Pour une meilleure visibilité, seule dix unités taxinomiques ayant des fortes coordonnées sur l'axe 1 ou 2 sont représentées.

B.5 Robustesse des structures temporelles associées au phytoplancton

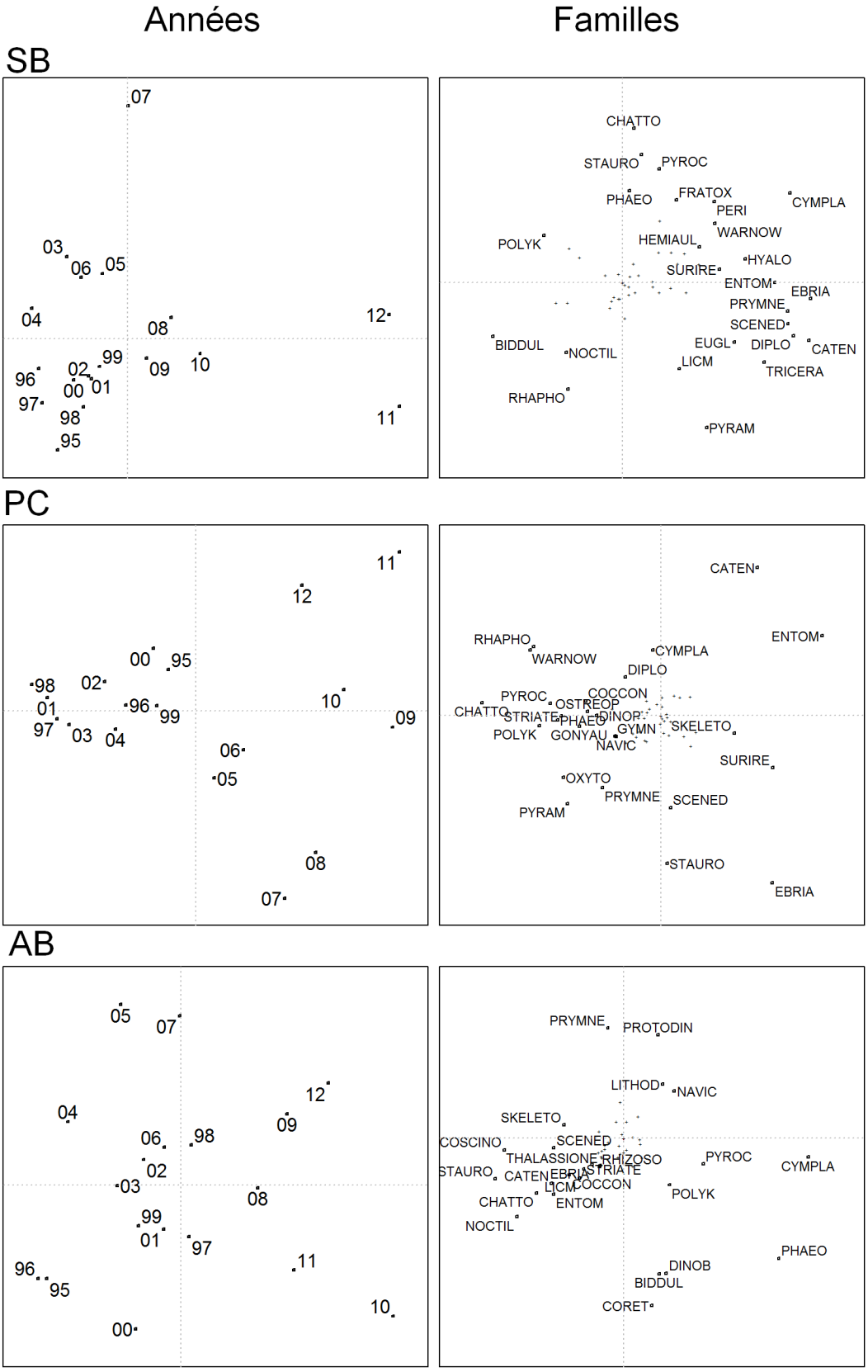

FIGURE B.7 – ATP réalisée à partir des données du phytoplancton agrégées au niveau de la famille. Les projections des lignes-années et colonnes-familles dans les axes 1 et 2 du compromis pour les zones du sud de la Bretagne (SB), le Pertuis-Charentais (PC), et le Bassin d'Arcachon (AB). Voir Table B.1 pour les codes des familles.

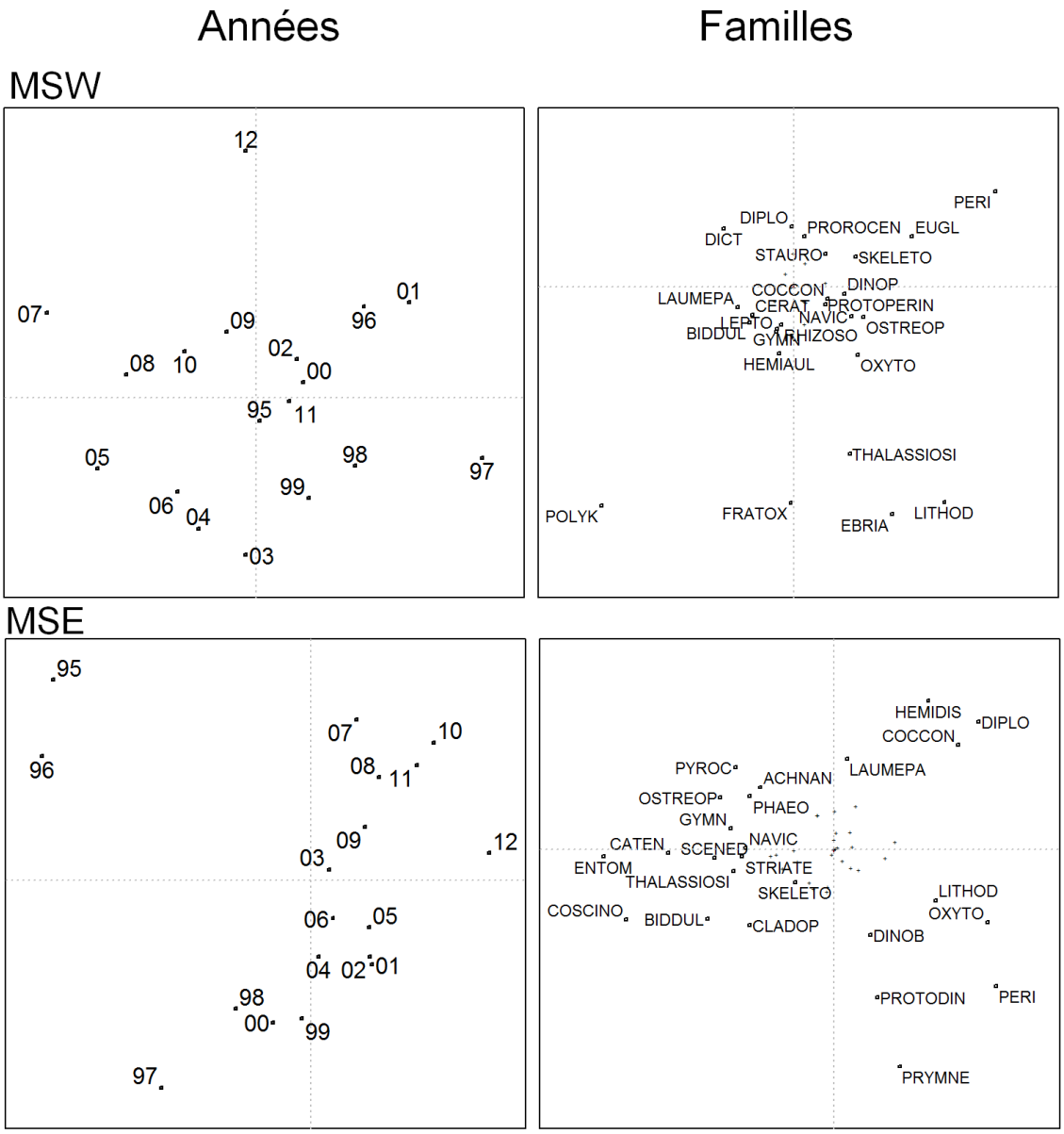

FIGURE B.8 – ATP réalisée à partir des données du phytoplancton agrégées au niveau de la famille. Les projections des lignes-années et colonnes-familles dans les axes 1 et 2 du compromis pour les zones de l'ouest (MSW) et de l'est (MSE) de la Méditerranée. Voir Table B.1 pour les codes des familles.

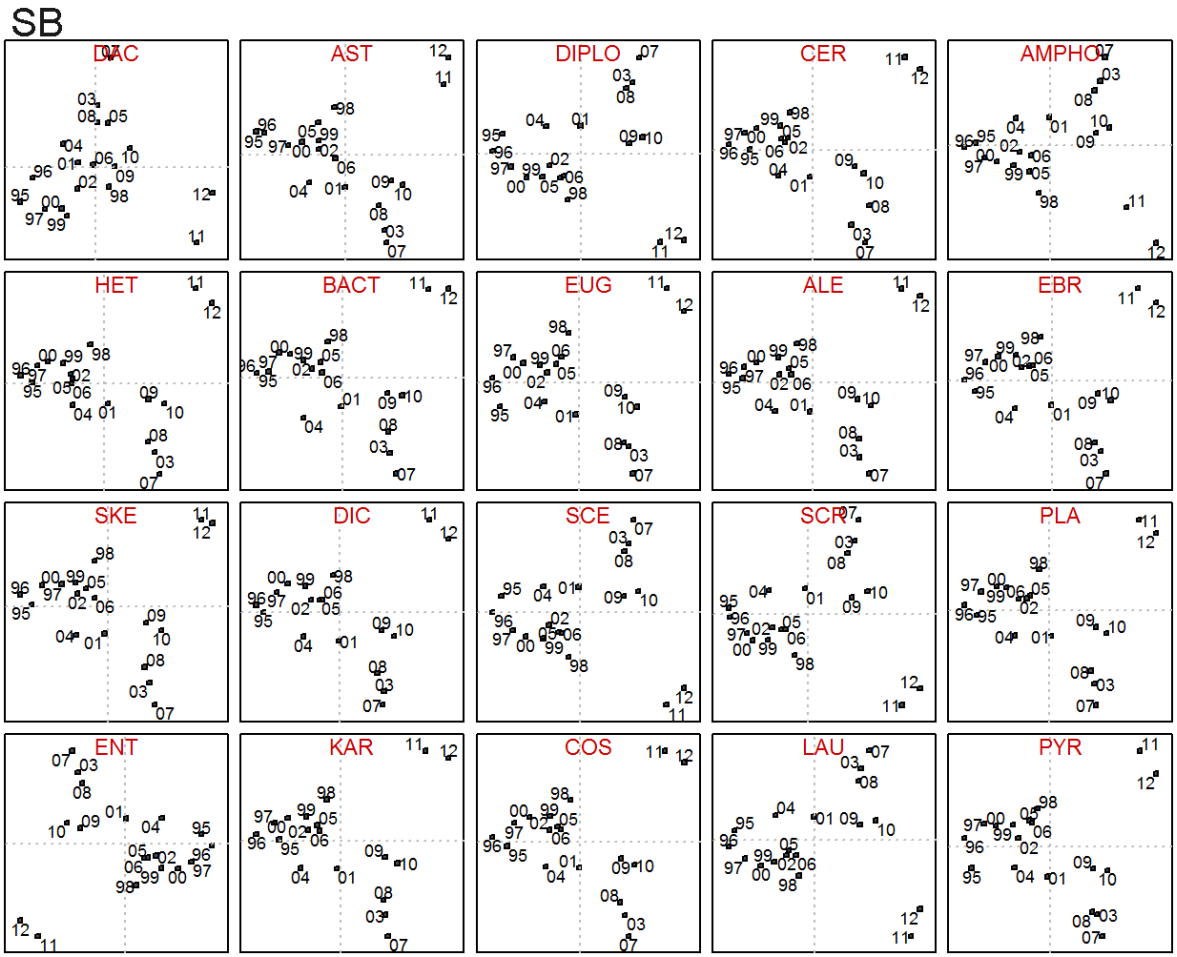

FIGURE B.9 – Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Les unités enlevées correspondent à celles ayant des coordonnées élevées dans l'axe 1 ou 2 de l'analyse. Zone – sud de Bretagne. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

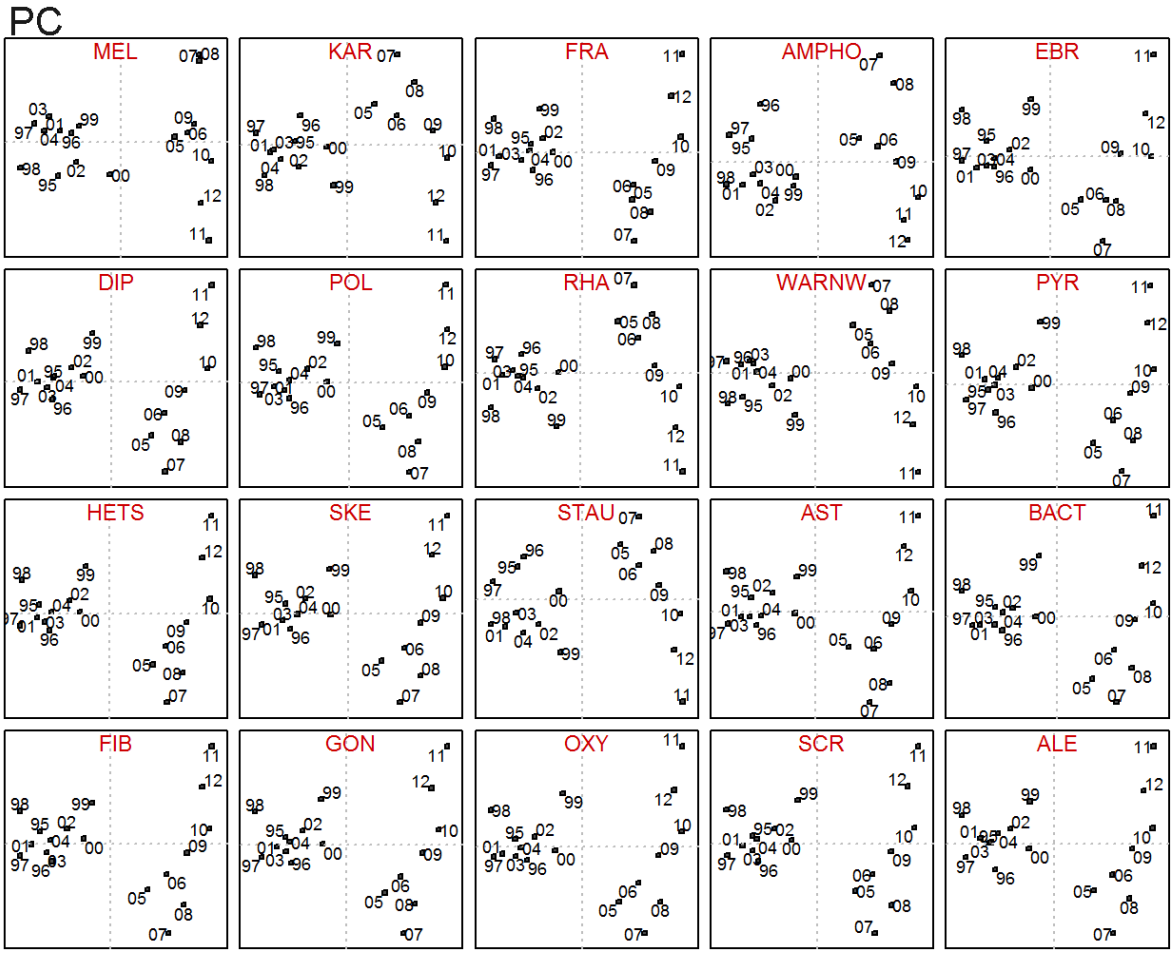

FIGURE B.10 – Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Les unités enlevées correspondent à celles ayant des coordonnées élevées dans l'axe 1 ou 2 de l'analyse. Zone – Pertuis-Charentais. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

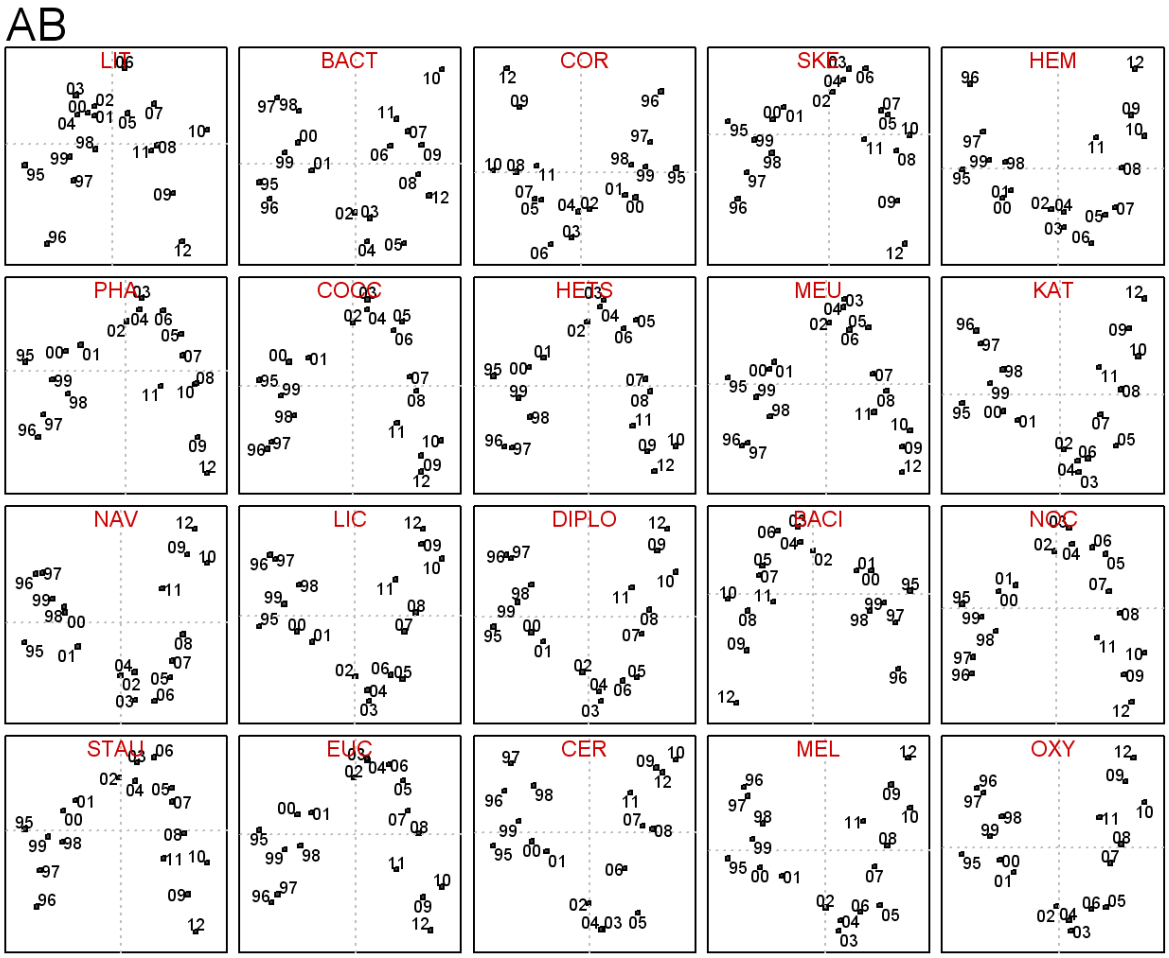

FIGURE B.11 – Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Les unités enlevées correspondent à celles ayant des coordonnées élevées dans l'axe 1 ou 2 de l'analyse. Zone – Bassin d'Arcachon. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

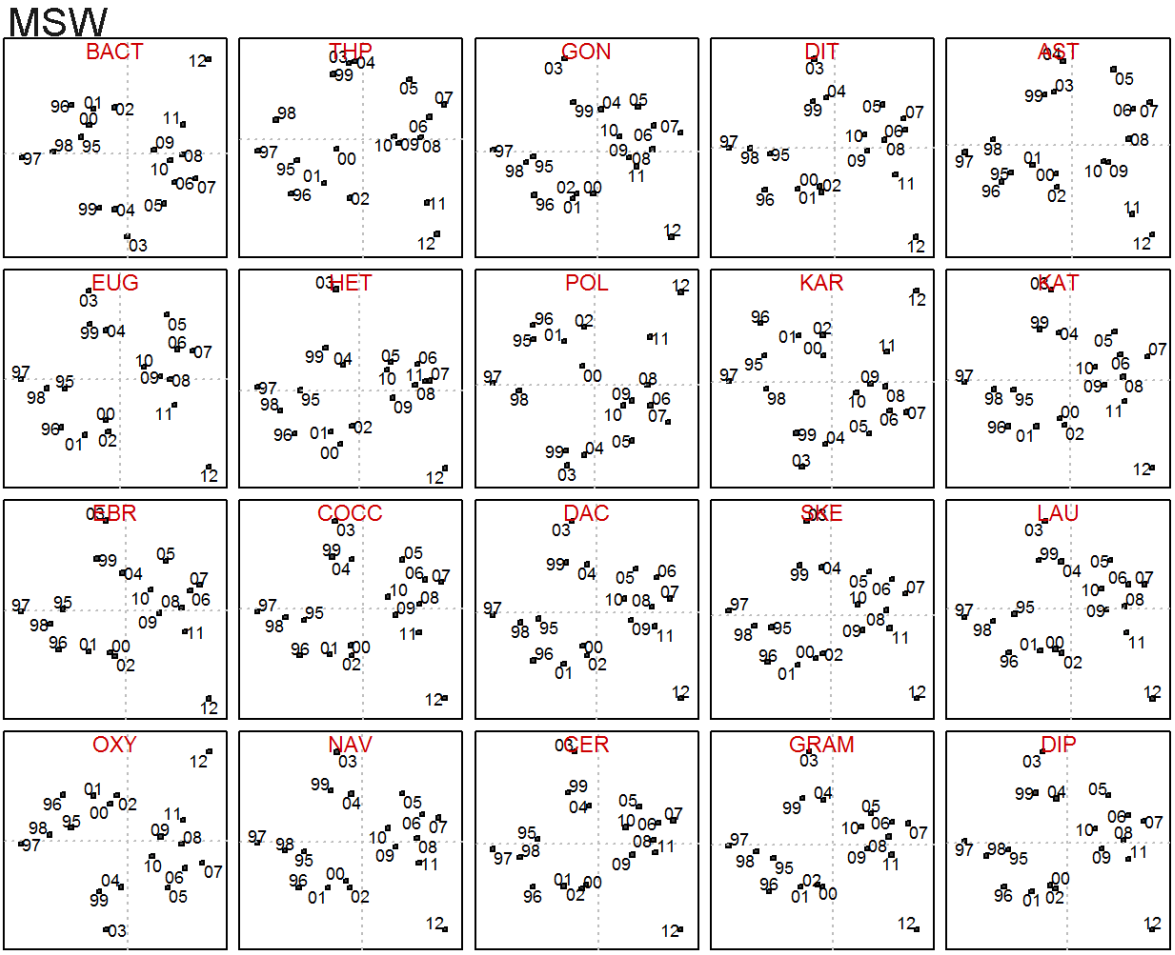

FIGURE B.12 – Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Les unités enlevées correspondent à celles ayant des coordonnées élevées dans l'axe 1 ou 2 de l'analyse. Zone – ouest de la Méditerranée. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

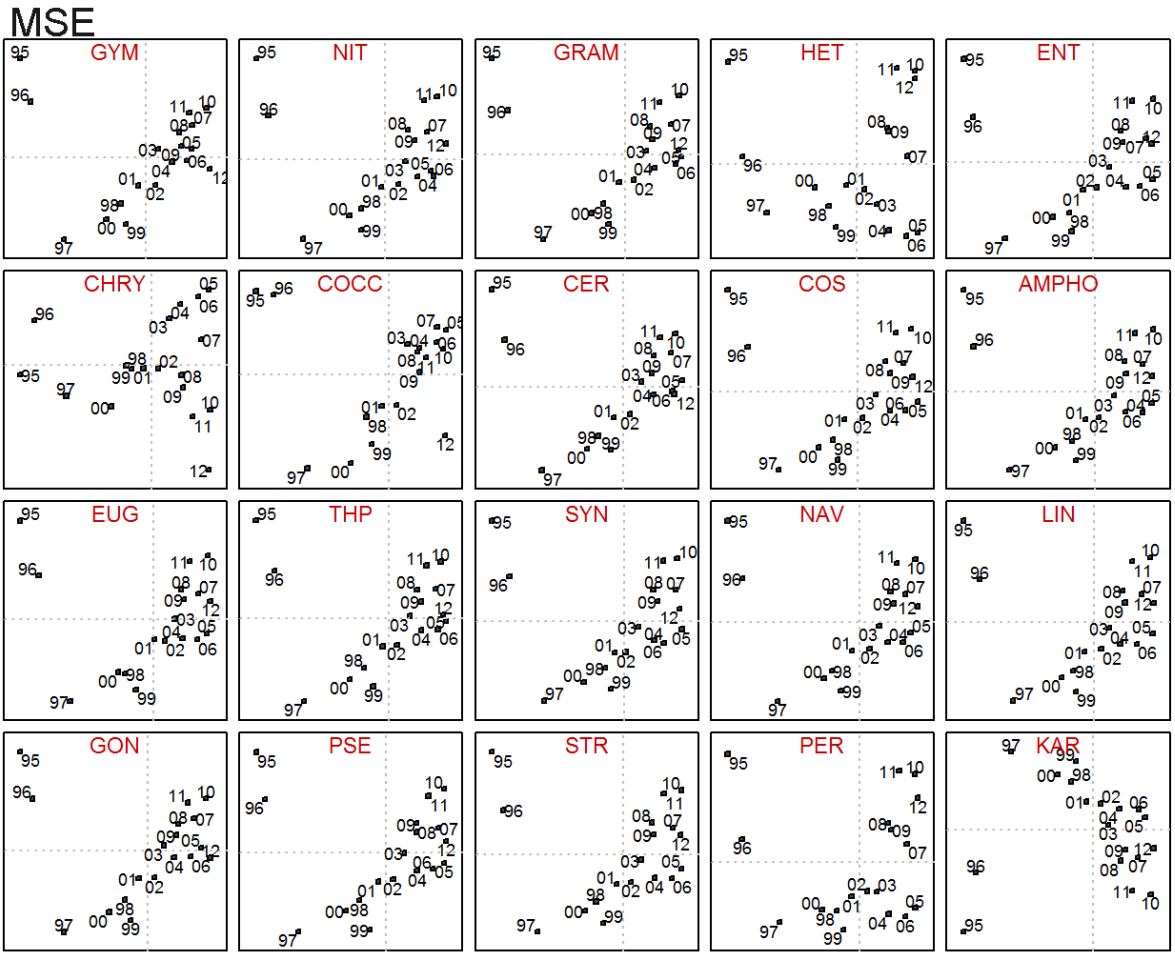

FIGURE B.13 – Résultats des ATP réalisées en enlevant à chaque analyse une unité taxinomique (code identifié en rouge). Les unités enlevées correspondent à celles ayant des coordonnées élevées dans l'axe 1 ou 2 de l'analyse. Zone – est de la Méditerranée. Voir Table B.1 pour les codes des unités taxinomiques.

Information supplémentaire : Article 2

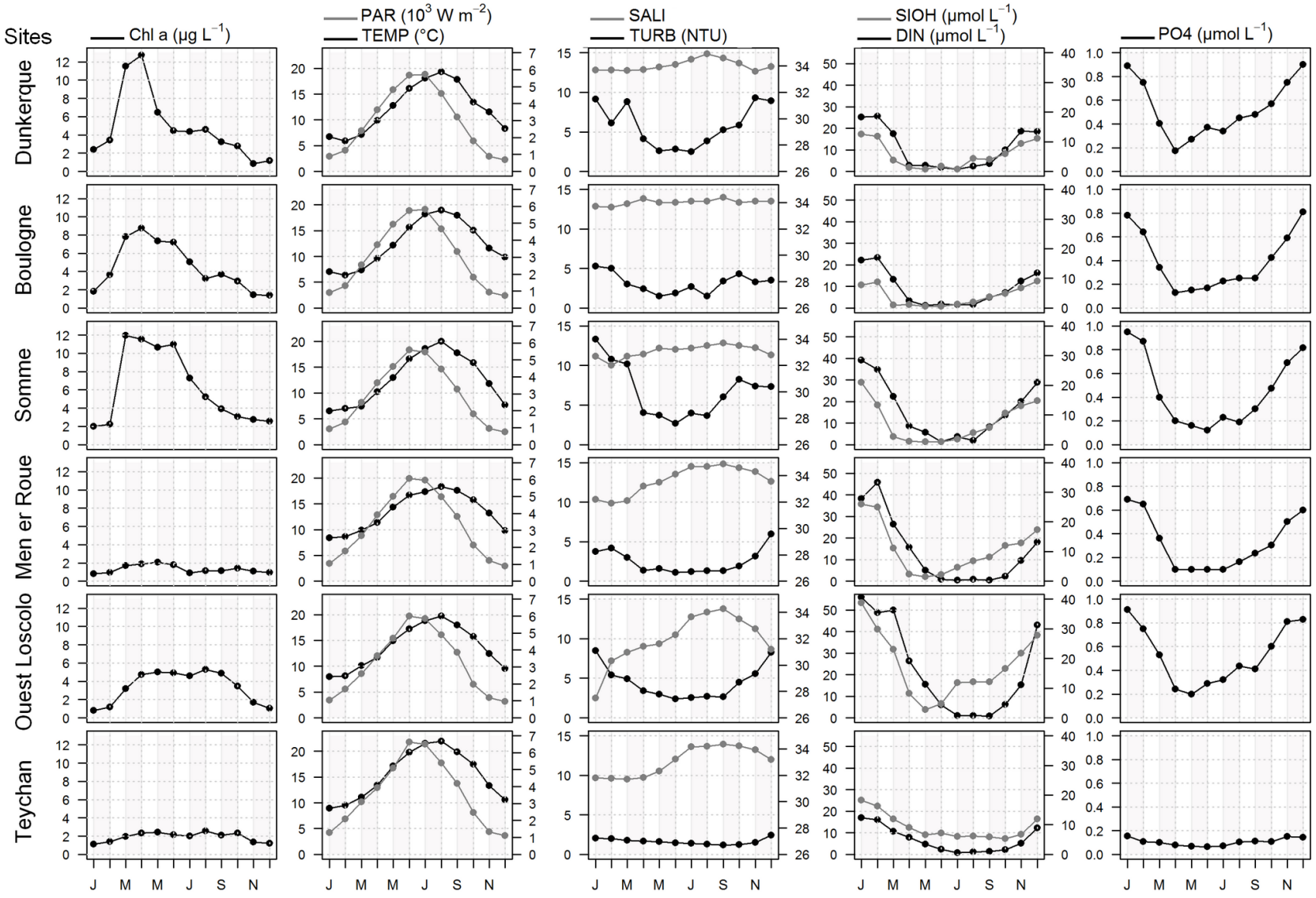

FIGURE C.1 – Seasonal patterns of environmental variables at six sampling sites along the French coast of the English Channel, the Southern Bight of the North Sea and the Atlantic Ocean. Each dot represents the median value for each month between 1999 and 2012. Abbreviations of environmental variables : Chl a (chlorophyll a), PAR (photosynthetically active radiation), TEMP (water temperature), SALI (salinity), TURB (turbidity), SIOH (silicates), DIN (dissolved inorganic nitrogen), PO4 (phosphates). Left and right scales for black and gray lines, respectively.

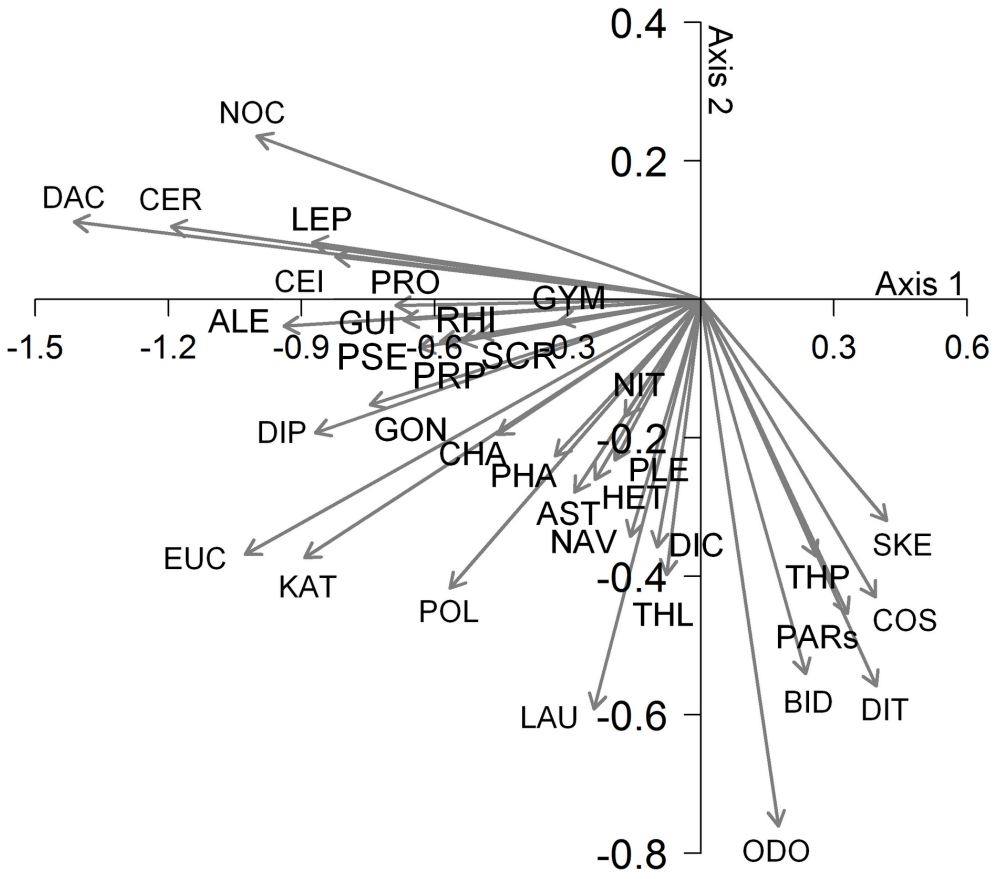

FIGURE C.2 – Weighted average position of the 35 phytoplankton units considered in this study for the Outlying Mean Index analysis (OMI). Niche positions are proportional to the OMI index for each taxonomic unit (see Table 4.4). First and second axes of the OMI analysis represent 85.1% of the explained variance. For codes corresponding to the taxa, see Table 4.1.

Table C.1: Observed niche overlap between each phytoplankton taxonomic pair. For codes of phytoplankton units refer to Table 1 in the main text. Results of the similarity test are also highlighted. Rejection or not of the null hypothesis on both directions (P-value < 0.05) is represented by red color and acceptation by blue color. Black values represent tests where the null hypothesis could not be rejected on both directions.

	ALE	*AST*	*BID*	*CEI*	*CER*	*CHA*	*COS*	*DAC*	*DIC*	*DIP*	*DIT*	*EUC*	*GON*	*GUI*	*GYM*	*HET*	*KAT*	*LAU*	*LEP*	*NAV*	*NIT*	*NOC*	*ODO*	*PARs*	*PHA*	*PLE*	*POL*	*PRO*	*PRP*	*PSE*	*RHI*	*SCR*	*SKE*	*THP*	*THL*
ALE	1																																		
AST	0.79	1																																	
BID	0.64	0.73	1																																
CEI	0.87	0.83	0.63	1																															
CER	0.84	0.73	0.56	0.85	1																														
CHA	0.82	0.88	0.77	0.83	0.76	1																													
COS	0.63	0.74	0.87	0.64	0.54	0.77	1																												
DAC	0.80	0.67	0.52	0.79	0.87	0.71	0.50	1																											
DIC	0.73	0.83	0.80	0.74	0.64	0.86	0.81	0.61	1																										
DIP	0.87	0.81	0.68	0.86	0.82	0.85	0.66	0.78	0.77	1																									
DIT	0.63	0.77	0.83	0.65	0.54	0.77	0.89	0.49	0.82	0.66	1																								
EUC	0.78	0.73	0.69	0.75	0.76	0.81	0.63	0.75	0.73	0.84	0.61	1																							
GON	0.80	0.84	0.60	0.85	0.77	0.79	0.62	0.71	0.73	0.79	0.65	0.70	1																						
GUI	0.86	0.84	0.71	0.85	0.82	0.89	0.69	0.77	0.78	0.89	0.69	0.84	0.77	1																					
GYM	0.84	0.89	0.76	0.85	0.76	0.93	0.76	0.71	0.84	0.86	0.77	0.79	0.79	0.90	1																				
HET	0.76	0.82	0.70	0.78	0.68	0.82	0.76	0.63	0.83	0.77	0.76	0.70	0.80	0.75	0.83	1																			
KAT	0.72	0.70	0.66	0.69	0.70	0.76	0.61	0.70	0.71	0.79	0.59	0.86	0.63	0.80	0.75	0.64	1																		
LAU	0.70	0.84	0.84	0.73	0.64	0.83	0.83	0.58	0.83	0.76	0.86	0.71	0.71	0.78	0.81	0.77	0.68	1																	
LEP	0.87	0.78	0.65	0.87	0.86	0.84	0.63	0.84	0.73	0.88	0.62	0.83	0.76	0.89	0.85	0.75	0.78	0.70	1																
NAV	0.74	0.81	0.85	0.72	0.66	0.87	0.83	0.63	0.88	0.79	0.81	0.78	0.69	0.81	0.85	0.77	0.76	0.84	0.77	1															
NIT	0.80	0.88	0.78	0.81	0.72	0.92	0.80	0.67	0.87	0.82	0.80	0.76	0.78	0.84	0.92	0.84	0.72	0.82	0.80	0.88	1														
NOC	0.87	0.76	0.59	0.86	0.86	0.78	0.58	0.83	0.67	0.86	0.58	0.76	0.78	0.83	0.80	0.71	0.70	0.67	0.86	0.69	0.76	1													
ODO	0.63	0.75	0.90	0.64	0.56	0.77	0.86	0.51	0.82	0.68	0.86	0.67	0.61	0.70	0.75	0.71	0.64	0.86	0.63	0.83	0.78	0.59	1												
PARs	0.67	0.77	0.90	0.66	0.57	0.80	0.90	0.53	0.85	0.69	0.87	0.68	0.64	0.72	0.80	0.75	0.66	0.84	0.67	0.88	0.82	0.61	0.90	1											
PHA	0.67	0.69	0.61	0.66	0.67	0.68	0.62	0.59	0.61	0.67	0.62	0.64	0.62	0.73	0.70	0.59	0.61	0.68	0.66	0.64	0.65	0.67	0.61	0.61	1										
PLE	0.81	0.87	0.79	0.81	0.73	0.92	0.80	0.68	0.84	0.82	0.79	0.77	0.77	0.86	0.93	0.82	0.73	0.81	0.82	0.88	0.94	0.76	0.78	0.83	0.68	1									
POL	0.79	0.82	0.76	0.76	0.72	0.86	0.72	0.70	0.80	0.83	0.71	0.80	0.75	0.84	0.84	0.78	0.76	0.81	0.80	0.84	0.84	0.75	0.75	0.76	0.67	0.84	1								
PRO	0.87	0.83	0.68	0.88	0.82	0.87	0.68	0.78	0.80	0.91	0.68	0.81	0.82	0.88	0.88	0.81	0.76	0.76	0.89	0.80	0.85	0.84	0.68	0.71	0.66	0.86	0.83	1							
PRP	0.87	0.85	0.72	0.87	0.80	0.92	0.72	0.75	0.82	0.89	0.72	0.82	0.80	0.91	0.94	0.82	0.77	0.78	0.89	0.84	0.89	0.83	0.72	0.75	0.68	0.90	0.84	0.91	1						
PSE	0.86	0.85	0.71	0.85	0.81	0.90	0.70	0.76	0.78	0.89	0.70	0.83	0.78	0.95	0.91	0.76	0.79	0.79	0.88	0.81	0.85	0.83	0.71	0.73	0.74	0.87	0.85	0.88	0.91	1					
RHI	0.86	0.85	0.72	0.85	0.81	0.90	0.70	0.76	0.79	0.89	0.70	0.83	0.77	0.95	0.91	0.76	0.78	0.78	0.89	0.82	0.86	0.83	0.71	0.73	0.73	0.88	0.84	0.89	0.92	0.95	1				
SCR	0.86	0.85	0.67	0.90	0.81	0.87	0.70	0.75	0.79	0.86	0.71	0.76	0.84	0.85	0.89	0.85	0.70	0.74	0.86	0.78	0.87	0.83	0.67	0.72	0.64	0.86	0.79	0.91	0.91	0.85	0.86	1			
SKE	0.66	0.80	0.80	0.69	0.58	0.79	0.87	0.53	0.84	0.67	0.87	0.62	0.69	0.70	0.78	0.82	0.59	0.80	0.65	0.81	0.84	0.61	0.82	0.85	0.58	0.82	0.73	0.71	0.74	0.70	0.71	0.75	1		
THP	0.69	0.82	0.84	0.71	0.60	0.82	0.88	0.55	0.88	0.72	0.89	0.66	0.70	0.74	0.82	0.83	0.64	0.85	0.68	0.86	0.87	0.64	0.85	0.90	0.62	0.85	0.77	0.75	0.78	0.75	0.75	0.77	0.91	1	
THL	0.74	0.84	0.86	0.74	0.66	0.87	0.86	0.61	0.87	0.77	0.84	0.74	0.71	0.80	0.86	0.81	0.70	0.87	0.75	0.91	0.89	0.69	0.85	0.89	0.64	0.89	0.83	0.79	0.83	0.80	0.81	0.79	0.84	0.88	1

Information supplémentaire : Article 3

TABLE D.1 – Taxonomic units identified in the water column between 1995 and 2006 (included). Freq. : occurrence frequency in percentage.

Class	*Code*	*Included taxa*	*Life-form*	*Reference*	*Freq.*
Bacillariophyceae	BACI	*Bacillaria, B. paxillifera*	Epipelic	Round et al. (1990)	2.97
	DIPLO	*Diploneis sp*	Epipelic	Round et al. (1990)	5.44
	NAV	*Navicula sp, Fallacia sp, Haslea sp, Lyrella sp, Petroneis sp, Stauroneis sp*	Epipelic	Round et al. (1990)	91.27
	NIT	*Nitzschia sp, Hantzschia sp*	Epipelic	Round et al. (1990)	53.38
	PLE	*Pleurosigma sp, Gyrosigma sp*	Epipelic	Round et al. (1990)	75.29
	SUR	*Surirella*	Epipelic	Round et al. (1990)	0.66
	LIC	*Licmophora sp*	Epiphytic	Round et al. (1990)	35.58
	STR	*Striatella*	Epiphytic	Round et al. (1990)	16.14
	TOX	*Toxarium, Synedra*	Epiphytic	Round et al. (1990)	49.42
	PLA	*Plagiogramma sp*	Epipsammic	Round et al. (1990)	36.74
	RHA	*Rhaphoneis, Delphineis*	Epipsammic	Round et al. (1990)	15.32
	ACH	*Achnanthes*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	9.88
	AMP	*Amphora sp*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	14.83
	BID	*Biddulphia, Trigonium alternans*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	29.82
	COCC	*Cocconeis sp*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	22.57
	FRA	*Fragilaria sp*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	18.62
	GRA	*Grammatophora sp*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	71.99
	MEL	*Melosira sp*	Haptobenthic	Round et al. (1990)	70.18
	ACTINO	*Actinocyclus*	Planktonic	Round et al. (1990)	2.31
	AST	*Asterionella, A. formosa, Asterionellopsis, A. glacialis, Asteroplanus, A. karianus*	Planktonic	Round et al. (1990)	28.83
	BACT	*Bacteriastrum*	Planktonic	Round et al. (1990)	5.11
	BEL	*Bellerochea*	Planktonic	Round et al. (1990)	9.88
	CER	*Cerataulina sp, C. pelagica*	Planktonic	Round et al. (1990)	37.73
	CHA	*Chaetoceros sp, C. danicus, C. curvisetus, C. debilis, C. pseudocurvisetus, C. socialis, C. socialis f. radians*	Planktonic	Tomas (1997)	67.38
	COR	*Corethron pennatum*	Planktonic	Algaebase	0.99
	COS	*Coscinodiscus, Stellarima*	Planktonic	Round et al. (1990)	82.87
	CYC	*Cyclotella*	Planktonic	Round et al. (1990)	0.66
	DAC	*Dactyliosolen fragilissimus*	Planktonic	Round et al. (1990)	1.81
	DET	*Detonula*	Planktonic	Round et al. (1990)	1.48
	DIT	*Ditylum sp*	Planktonic	Round et al. (1990)	48.43
	EUC	*Eucampia sp, Climacodium sp*	Planktonic	Round et al. (1990)	12.69
	GUI	*Guinardia sp, G. delicatula, G. striata*	Planktonic	Tomas (1997)	43.82
	HEL	*Helicotheca*	Planktonic	Round et al. (1990)	4.12

Continued on next page

Table D.1 – continued from previous page

Class	*Code*	*Included taxa*	*Life-form*	*Reference*	*Freq.*
	LAU	*Lauderia sp, Schroederella sp*	Planktonic	Round et al. (1990)	17.63
	LEP	*Leptocylindrus sp, L. danicus, L. curvatus, L. minimus*	Planktonic	Round et al. (1990), Algaebase	70.18
	LIT	*Lithodesmium*	Planktonic	Round et al. (1990)	3.79
	RHI	*Rhizosolenia, R. imbricata, R. styliformis, R. setigera, R. setigera f. pungens*	Planktonic	Round et al. (1990)	62.67
	SKE	*Skeletonema costatum*	Planktonic	Round et al. (1990)	56.51
	THL	*Thalassionema nitzschioides, Thalassiothrix, Lioloma*	Planktonic	Round et al. (1990)	52.72
	THP	*Thalassiosira, T. levanderi, T. minima, Porosira*	Planktonic	Round et al. (1990)	72.65
	TRI	*Triceratium favus*	Planktonic	Round et al. (1990)	0.49
	NITL	*Nitzschia longissima*	Tychoplankton	Tomas (1997)	69.85
	ODO	*Odontella sinensis, O. mobiliensis, O. regia, O. aurita, O. granulata*	Tychoplankton	Tomas (1997)	10.05
	PAR	*Paralia sulcata*	Tychoplankton	Round et al. (1990)	0.66
	PSE	*Pseudo-nitzschia spp*	Planktonic	Tomas (1997)	50.74
Dinophyceae	AKA	*Akashiwo, A. sanguinea*	Planktonic	Daugbjerg et al	0.49
	ALE	*Alexandrium, A. affine, A. minutum, A. ostenfeldii, A. tamarense*	Planktonic	Tomas (1997)	6.92
	AMPHI	*Amphidinium sp, A. crassum*	Planktonic	Tomas (1997), Algaebase	2.64
	AMY	*Amylax, A. triacantha, A. buxus*	Planktonic	Tomas (1997)	1.65
	CEI	*Neoceratium furca, N. fusus, N. lineatum, N. minutum, Ceratium, C. tripos*	Planktonic	Tomas (1997)	25.37
	COCH	*Cochlodinium sp*	Planktonic	Tomas (1997)	0.33
	DIN	*Dinophysis sp, D. caudata, D. acuminata, D. sacculus, D. acuta*	Planktonic	Tomas (1997)	23.06
	DIP	*Diplopsalis, Diplopelta, Diplopsalopsis, Preperidinium, Oblea*	Planktonic	Tomas (1997)	13.67
	DISS	*Dissodinium sp, Pyrocystis sp*	Planktonic	Tomas (1997)	0.66
	GON	*Gonyaulax*	Planktonic	Tomas (1997)	4.94
	GYM	*Gymnodinium, Gyrodinium*	Planktonic	Tomas (1997)	55.85
	HET	*Heterocapsa triqueta*	Planktonic	Tomas (1997)	20.76
	KAR	*Karenia mikimotoi*	Planktonic	Algaebase	11.04
	KAT	*Katodinium*	Planktonic	Tomas (1997)	32.45
	KRY	*Kryptoperidinium foliaceum*	Planktonic	Algaebase	0.99
	LEPI	*Lepidodinium chlorophorum*	Planktonic	Algaebase	3.62
	LIN	*Lingulodinium polyedrum*	Planktonic	Tomas (1997)	0.16
	NOC	*Noctiluca scintillans*	Planktonic	Tomas (1997)	8.57
	POL	*Polykrikos sp*	Planktonic	Tomas (1997)	13.84
	PRO	*Prorocentrum sp, P. micans, P. arcuatum, P. gibbosum, P. balticum, P. cordatum*	Planktonic	Tomas (1997)	56.34

Continued on next page

Table D.1 – continued from previous page

Class	*Code*	*Included taxa*	*Life-form*	*Reference*	*Freq.*
	PROl	*Prorocentrum lima, P. gracile*	Haptobenthic	Tomas (1997)	0.49
	PRONOC	*Pronoctiluca sp*	Planktonic	Tomas (1997)	2.31
	PRP	*Protoperidinium sp, P. depressum, P. bipes, P. steinii, P. pyriforme, Peridinium sp, P. quinquecorne*	Planktonic	Tomas (1997)	79.90
	PYRO	*Pyrophacus*	Planktonic	Tomas (1997)	1.15
	SCR	*Scrippsiella sp, Ensiculifera sp, Pentapharsodinium sp, Bysmatrum sp*	Planktonic	Tomas (1997)	50.41
	TOR	*Torodinium*	Planktonic	Tomas (1997)	5.11
	WAN	*Warnowia, Nematodinium, Nematopsides*	Planktonic	Tomas (1997)	2.64
Trebouxiophyceae	ACTINAS	*Actinastrum*	Planktonic	Algaebase	0.16
Chlorophyceae	PED	*Pediastrum sp*	Planktonic	Algaebase	15.49
Chlorophyceae	SCE	*Scenedesmus*	Planktonic	Algaebase	18.62
Chrysophyceae	DINOB	*Dinobryon*	Planktonic	Tomas (1997)	0.16
Ebriophyceae	EBR	*Ebria tripartita*	Planktonic	Tomas (1997)	0.33
Raphidophyceae	HETS	*Heterosigma akashiwo*	Planktonic	Tomas (1997)	1.15
	CHATT	*Chattonellasp*	Planktonic	Tomas (1997)	0.16
Prasinophyceae	PYR	*Pyramimonas*	Planktonic	Tomas (1997)	18.45
Cyanophyceae	MICR	*Microcystis*	Planktonic	Algaebase	0.16
Dictyochophyceae	DIC	*Dictyocha*	Planktonic	Tomas (1997)	28.67

Résumé

Les zones côtières sont des systèmes dynamiques exposés à l'effet des variations climatiques et des impacts anthropiques influençant la diversité des communautés. Dans ces écosystèmes, le phytoplancton joue un rôle important de par sa place comme producteur primaire et intègre les effets des changements globaux et des variations de la qualité des eaux côtières. L'objectif général de ce travail a été d'étudier les variations à long-terme de la diversité des communautés phytoplanctoniques en eaux côtières à différentes échelles et niveaux d'organisation. Les données recueillies par le Réseau d'Observation et de la Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines de l'IFREMER ont permis d'examiner, dans un première partie, les variations temporelles des assemblages sur deux décennies à l'échelle du littoral français et la relation avec les variations de l'environnement. Les tendances observées ne sont en général pas identiques dans les différentes zones du littoral, soulignant une forte composante locale ou régionale, caractéristique des écosystèmes côtiers. La seconde partie porte sur les conditions favorables à la présence de certaines unités du phytoplancton. La niche écologique des unités a été caractérisée par leur marginalité, leur tolérance et leur degré de chevauchement, apportant des informations sur des unités indicatrices des conditions environnementales spécifiques. Enfin, la contribution des taxons benthiques aux assemblages phytoplanctoniques a été analysée à partir de leur forme de vie et de la dynamique temporelle de leur remise en suspension.

Mots clés : variation temporelle, niche écologique, forme de vie, modèle dynamique linéaire, méthode multi-tableaux

Abstract

Coastal areas are highly-dynamic systems exposed to the effect of climate variations and human impacts, influencing the community diversity. In these ecosystems, the phytoplankton constitutes the base of food webs and integrates the effects of global changes and quality variations of coastal waters. In this context, the general objective of this study was to assess the long-term changes in the diversity of phytoplankton communities in coastal waters at different scales and levels of organization. Firstly, the data collected by the Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network from the IFREMER was examined to study the temporal variations of the assemblages within the last two decades along the French coast and to assess the relationship with the modifications in their environment. Generally, long-term trends are not identical across the different coastal zones, noting that these changes may have a strong local or regional component which is a characteristic of coastal ecosystems. The second part focuses on the study of environmental conditions favorable to the presence of a number of phytoplankton units. The ecological niche of these units was characterized by their marginality, their tolerance and their degree of overlap, providing information about taxon indicator of specific environmental conditions. Finally, the contribution of benthic taxa to phytoplankton assemblages has been analyzed using their life-forms and the temporal dynamic of their resuspention in the water column.

Key words: temporal variation, ecological niche, life-forms, dynamic linear model, multi-table analysis