HAL
open science

Forçages anthropiques et environnementaux sur la dynamique interannuelle des communautés phyto- et zooplanctoniques côtières en Méditerranée Nord-Occidentale (Toulon, France)

Bruno Serranito

To cite this version:

Bruno Serranito. Forçages anthropiques et environnementaux sur la dynamique interannuelle des communautés phyto- et zooplanctoniques côtières en Méditerranée Nord-Occidentale (Toulon, France). Ecosystèmes. Université de Toulon, 2016. Français. NNT : 2016TOUL0017 . tel-01563389

HAL Id: tel-01563389

https://theses.hal.science/tel-01563389v1

Submitted on 17 Jul 2017

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

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

Université de Toulon
Laboratoire **PRO**cessus de **T**ransferts et d'**E**changes dans l'**E**nvironnement- **PROTEE** EA.3819
*Equipe d'**E**cologie et **B**iologie **MA**rines (EBMA)*
E.D. 548-Mer & Sciences

Forçages anthropiques et environnementaux sur la dynamique interannuelle des communautés phyto- et zooplanctoniques côtières en Méditerranée nord-occidentale (Toulon, France)

Réalisée par **Bruno SERRANITO**

Directeurs de thèse : **Jean-Louis Jamet** et **Lars Stemmann**
Co-encadrante : **Dominique Jamet**

Soutenue publiquement le 5 décembre 2016

Devant un Jury composé de :

Dr Fabrice NOT, Chargé de Recherches, Université Pierre et Marie Curie, Roscoff	Rapporteur
Pr Benoît SAUTOUR, Professeur des Universités, Université de Bordeaux, Arcachon	Rapporteur
Dr Maria-Grazia MAZZOCCHI, Senior scientist, Station, Station zoologique Anton Dohrn, Naples	Examinateur
Dr François CARLOTTI, Directeur de Recherches, Université Aix-Marseille, Marseille	Examinateur
Dr Stéphane GASPARINI, Maître de Conférences, Université Pierre et Marie Curie, Villefranche-sur-mer	Examinateur
Dr Dominique JAMET, Maître de Conférences, Université de Toulon, La Garde	Encadrant
Pr Lars STEMMANN, Professeur des Universités, Université Pierre et Marie Curie, Villefranche-sur-mer	Co-directeur
Pr Jean-Louis JAMET, Professeur des Universités, Université de Toulon, La Garde	Directeur

« Le hasard n'est que la mesure de notre ignorance »

H. Poincarré

« On ne peut comprendre l'homme en-dehors de la nature, et la nature est incompréhensible sans l'homme »

H. Wright

« L'adjectif qui me définit vraiment le mieux, c'est le plancton »

H. de Rinel, Kaamelott Livre VI

Remerciements

Mes remerciements s'adressent en premier lieu aux personnes constituant mon encadrement de thèse: Mme Dominique Jamet, Mr Lars Stemmann et Mr Jean-Louis Jamet, avec lequel est née une relation amicale au-delà des rapports professionnels convenus. Je les remercie pour la confiance qu'ils m'ont octroyée tout au long de ces 4 années de thèse, pour leurs conseils prodigués et leur indulgence de tous les instants.

Je tiens également à remercier les membres du jury de thèse, constitué de Mrs Fabrice Not et Benoît Sautour (rapporteurs), de Mme Maria-Grazia Mazzocchi, Mr François Carlotti et Mr Stéphanie Gasparini (examinateurs) qui ont accepté d'évaluer la qualité, et la pertinence de ces travaux.

J'adresse également mes remerciements au Parc National de Port-Cros pour avoir accepté de soutenir ce projet dans le cadre d'un partenariat socio-économique.

J'ai également une pensée à destination de Mme Anaïs Aubert co-auteur de l'article pour son aide précieuse dans l'élaboration de ce dernier mais également pour son amitié.

Je souhaite également remercier des membres titulaires et non titulaires du laboratoire PROTEE distribués au sein de différentes équipes pour m'avoir accueilli, pour leur bienveillance distribuée le temps de repas souvent animés, avec une pensée particulière pour Clément Coclet mon colocataire de bureau et Marie Mayer qui souhaite me supplanter.

Tout en ayant conscience que la production d'une thèse de doctorat se révèle être le fruit d'un cheminement hasardeux ponctué d'une multitude de rencontres décisives, les remerciements suivant vont se restreindre aux personnes ayant, au moins ponctuellement, permis à ces années de travaux de revêtir leurs actuels caractères.

Les premiers sont à destination des personnes constituant mon cocon familial. Mes parents d'abord qui, même si n'ayant pas toujours compris les tenants et aboutissants de ces travaux, ont toujours manifesté une foi inébranlable dans mes choix de vie. Ma sœur, Julien et la magnifique petite Lou, mais également mon papy et bien sûr Jacquot qui par son infatigable ardeur contre la maladie, adresse à chacun une grande leçon de vie.

Vient ensuite les personnes constituant mon cercle familial d'adoption, désignant ces personnes qui, le temps d'un mois voire de plusieurs années, ont su apporter bien plus qu'uniquement partager mon quotidien. Par ordre chronologique : Antonin, Willy, Clément, Gaëlle, Micka, Marie, Thibault, Stéphanie, Nico, Fanny, Jason, Chacha, Alex, Yvan, Emma, Sebastien, Pascale « mamounette » et Vincent (en espérant n'en avoir oublié aucun).

Dans un contexte plus actuel, j'adresse également des remerciements sincères à cette bande de joyeux drilles que sont les membres de « That's Not' Reggae » qui m'ont permis et me permettent encore de m'accomplir sur un plan artistique, essentiel à mon épanouissement personnel: Cécile (écriture), Jahlain (bass), « El Diablo » Jean (guitare), Ju (drum),

« Tonton » Nico (ténor sax), « Magic » Seb (clavier), Tess (alto sax), « Le Vince » (trombone), et notre Yannick (voix). Par ailleurs, cette aventure aurait certainement bénéficié de moins de saveurs sans l'existence d'un public de choix, rassemblé sous le terme générique des « rayons de sourires », qui derrière ce nom à consonance sectaire, définit une grande variété de personnes magnifiques.

Je remercie également Melle Pauline Gauffre-Autelin qui, poussée par un élan d'entraide mêlé à un soupçon de procrastination (…) m'a assisté dans les toutes dernières modifications du présent manuscrit. La libération va venir également pour toi prochainement.

De manière plus informelle, des remerciements sincères sont adressés à certains esprits éclairés et autres grands vulgarisateurs qui, à travers leurs écrits et leurs réflexions, ont su faire germer en moi cette culture de la curiosité, caractérisant la pierre angulaire de toute recherche scientifique. Il est possible de citer parmi ces derniers, les biologistes Richard Dawkins, le généticien Albert Jacquard, l'anthropologue Jared Diamond ou encore Henry Broch l'un des pères fondateurs de la zététique, mais également tous ceux dont ma mémoire quelque peu émoussée n'aura permis de rendre hommage. Il est possible d'ajouter à ces éminences grises certains anonymes, parmi lesquels figurent Mr Willy Barroy, compagnon de choix dans la production de discussions tardives aux tendances hermétiques, ou encore Mr Gérard Bogé qui, par ses visites impromptues et son amour des sciences et de la musique, a réussi à dénouer des réflexions parfois alambiquées.

Je souhaite également utiliser cette rubrique pour saluer tous les copains d'ici et d'ailleurs, à commencer par les amies du « pays » : Max, Loac, Bobby, Coco, Gery, Bastien et tous les autres, mais également ma « yaya Hortense » pour ce magnifique voyage initiatique, et ma chère amie Charlotte D.

Enfin, une pensée particulière est à destination de Flore. Il serait trop long et certainement également un peu laborieux d'afficher ici toute ma gratitude, mais sache que chaque moment passé à tes côtés m'a apporté d'inconditionnels bonheurs. Merci d'avoir partagé durant près de 4 ans toutes ces expériences, ces moments de joie, comme de détresse. Ils ont tous, à leurs manières, forgé la personne que je suis aujourd'hui. Indiscutablement il y a un petit peu de toi dans chacune des lignes de ce manuscrit.

Sommaire

Table des Figures 7
Liste des tableaux 12

Chapitre I Introduction générale et Etat de l'art *13*
Préambule 14
Le plancton 16
Généralités 16
Le Phytoplancton 18
Le zooplancton 20
Approche basée sur les traits 22
Le réseau trophique 26
Les forçages 30
Forçages climatiques 30
Les autres processus d'origines anthropiques 32
La surpêche 32
Apports en nutriments et eutrophisation 33
Les conséquences du forçage 36
Les conséquences du réchauffement climatique 36
Les changements de régimes 39
La Méditerranée 42
Généralités et intérêts 42
Variabilité climatique et impacts anthropiques en Méditerranée 44
Anthropisation en Méditerranée 46
Les séries temporelles 48
Le bassin nord-ouest méditerranéen 50
Variabilité à long terme du plancton en Méditerranée nord-occidentale. 51
Organisation et objectifs de la thèse. 53
Références 55

Chapitre II Présentation des sites et données utilisées *76*
Overview des sites « Petite Rade » et « Grande Rade » 77
Caractéristiques morphologiques et contexte anthropique 78
La circulation 78
Les paramètres abiotiques 79
Les nutriments 80
Les polluants 80
Données utilisées et stratégies d'échantillonnage 82
Les variables abiotiques 83
Le phytoplancton 84
Protocole d'échantillonnage 84
La sélection des espèces dominantes phytoplanctoniques et calcul de biovolume 86
Le zooplancton 89
Protocole d'échantillonnage 89
Détail des communautés zooplanctoniques 89
Stations de comparaison 91
Caractéristiques des autres stations 91
Les données 92
Références 93

Chapitre III Variabilité interannuelle phyto- et zooplanctonique en relation avec la variabilité des mélanges hivernaux en rade de Toulon sur la période 2005-2013 ____ *96*
Matériel et Méthodes ____ **99**
Les données utilisées ____ 99
Les données biologiques ____ 99
Les données abiotiques ____ 99
Analyses des données ____ 99
Calcul des anomalies mensuelles ____ 99
Détection des « shifts » ____ 100
Résultats ____ **102**
Résultats des paramètres au sein de la LaB ____ 102
Les températures de l'eau et de l'air ____ 102
La Salinité ____ 105
Les Précipitations cumulées ____ 107
L'indice de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) ____ 109
Les nutriments ____ 111
Le micro-phytoplancton ____ 112
Le méso-zooplancton ____ 114
Anomalies des autres stations de Méditerranée nord-occidentale ____ 116
Les paramètres abiotiques ____ 116
La « Chlorophylle a » ____ 119
Discussion ____ **120**
Discrimination des périodes 2005-2008 et 2009-2011 ____ 120
Comparaison avec les épisodes de mélanges verticaux identifiés en mer Ligure ____ 122
Divergences chez les différentes variables analysées ____ 124
Période 2012-2013 ____ 125
Dynamique du méso-zooplancton ____ 126
Conclusion ____ **126**
Références ____ **128**

Chapitre IV Successions interannuelles phytoplanctoniques et réponse des communautés zooplanctoniques ____ *133*

Partie 1 : Impact des précipitations sur la composition et la structure en taille des communautés phytoplanctoniques ____ **134**
Matériel et Méthodes ____ **137**
Elaboration des classes de taille ____ 137
Mise en évidence des successions phytoplanctoniques ____ 138
Résultats ____ **141**
Partitionnement de la série temporelle de la composition phytoplanctonique ____ 141
Evolution de la structure en taille des groupes taxonomiques phytoplanctoniques dominants ____ 144
Les Bacillariophycées ____ 145
Les Dinophycées ____ 145
Les autres flagellés ____ 145
Identification des assemblages d'espèces indicatrices ____ 147
Représentation des assemblages dans l'abondance phytoplanctonique ____ 149
Caractéristiques des assemblages phytoplanctoniques ____ 151
Discussion ____ **153**
Partitionnement de la série ____ 153
Caractérisation des changements ____ 155
Chez les Bacillariophycées ____ 155
Chez les Dinophycées ____ 156
Interprétation des moteurs du changement de la composition phytoplanctonique ____ 157

Partie 2 : Etude des interactions trophiques phyto- et zooplanctoniques en lien avec le changement de la structure phytoplanctonique **160**
Matériel et Méthodes **162**
Constitution des groupes fonctionnels phytoplanctoniques 162
Constitution des groupes fonctionnels zooplanctoniques 164
Mise en évidence des relations trophiques 166
Résultats **167**
Les groupes fonctionnels phytoplanctoniques 167
Les groupes fonctionnels zooplanctoniques 170
Interaction des groupes phyto- et zooplanctoniques 172
Discussion **174**
Interactions trophiques entre les différents groupes fonctionnels 174
Axe 1 : Situations rencontrées durant les années sèches. 174
Axe 2 : Interactions trophiques lors des périodes pluvieuses 175
Synthèse des interactions et fonctionnement supposés des printemps 176
Références **179**

Chapitre V Variabilité des communautés micro-phyto- et méso-zooplanctoniques en relation avec un gradient de pression anthropique ***187***

Partie I : évaluation de l'impact d'un degré différent de pression anthropique sur les communautés planctoniques **188**
Matériel et Méthodes **190**
Comparaison de la diversité 190
Impact du site sur les communautés micro-phyto- et méso-zooplanctoniques 190
Les résultats **192**
Le phytoplancton 192
Le zooplancton 199
Discussion **204**
References **207**

Partie II : Proposition d'indicateurs de pression anthropique en rade de Toulon, basée sur les séries temporelles de plancton (Serranito et al., 2016). **211**

Chapitre VI Conclusions et perspectives ***222***
Evolution des communautés micro-phyto- et zooplanctoniques au sein d'une zone côtière anthropisée de Méditerranée nord-occidentale sur la période 2005-2013. 223
Comment se caractérisent les modifications sur la structure des communautés et sur les interactions trophiques entre ces deux compartiments biologiques? 223
Les principaux vecteurs de changements sur le long terme des communautés planctoniques côtières 225
Quel poids peut-on donner à l'anthropisation du milieu sur les modifications de communautés observées ? 226
Références **228**

Annexes ***230***

Table des Figures

Figure I.1 : Fractions du spectre de taille des différents compartiments planctoniques. D'après Sieburth et al., (1978), enrichie des équivalences en volume cellulaire pour le phytoplancton (µm^3) (Ignatiades et al., 2015). . 17

*Figure I.2 :« Mandala de Margalef » (Margalef et al., 1979), identifiant les 4 principaux domaines d'environnement se différenciant par des conditions de turbulences et en nutriments différentes. La séquence principale (domaine I - domaine III), et les conditions favorables à l'émergence d'un bloom toxique (« HAB ») y sont représentées. Les deux nouveaux axes formés par la rotation du Mandala correspondent respectivement à la tendance de la population à s'éteindre dans l'environnement (A*N), et à la dimension minimale du patch que forment les organismes permettant leur persistance au sein du système (N/A) (Wyatt, 2014). 23*

Figure I.3 : Répartition des stratégies C-S-R selon un gradient de turbulence et de disponibilité en nutriments, et définie par la morphologie des cellules phytoplanctoniques (adapté de Reynolds, 2006). Le domaine « vide » correspond classiquement à un hiver et aux zones dites de « de fortes concentrations en nutriments et faible chlorophylle », associées par exemple à une limitation en fer (Cullen et al., 2002)..... 25

Figure I.4 : Vision schématique simplifiée de l'influence des conditions en nutriments sur les communautés de grosses (~10^{5}µm^3) et petites (<10^2 µm^3) cellules induisant différents transferts d'énergie à destination des niveaux trophiques supérieurs, et effets indirects des prédateurs sur la production primaire. Les flèches vers le bas (vers le haut) indiquent un effet direct négatif (positif). Les flèches pointillées précisent un effet indirect positif (+) ou négatif (-) sur la production primaire. La taille des flèches est proportionnelle à l'intensité de l'effet (Adapté de Stibor et al., 2004))..... 27

Figure I.5 : Projections de l'augmentation de la température de surface globale sur la période 2006-2100, et basées sur les changements observés entre 1986-2005, avec pour chaque scénario, l'incertitude (zone ombré) et la valeur moyenne (ligne centrale) d'après (IPCC, 2013)..... 31

Figure I.6 : Prédiction des effets de l'augmentation de la température de surface des océans sur le phytoplancton. a) Au sein des zones situées à faible latitude, le développement phytoplanctonique est typiquement limité en nutriments. Ainsi, l'augmentation de la température entraînant une augmentation de la stratification thermique, aboutirait à une limitation en nutriments et donc en un affaiblissement de la production phytoplanctonique. b) Chez les hautes latitudes au sein desquels la lumière demeure limitante, cette particularité conduirait en une réponse inverse. Ainsi, dans ce cas de figure, la réduction des mélanges liée à l'augmentation de la température conduirait en une concentration du phytoplancton dans les couches de surfaces où la lumière est d'avantage disponible, induisant ainsi en une augmentation de la production phytoplanctonique. Repris de Doney (2006). 37

Figure I.7 : Trois différentes réponses d'un écosystème lors de l'accentuation d'un stress : réponse progressive et linéaire (a), réponse abrupte lorsque la condition s'approche du point critique (b), ou pouvant présenter plusieurs états stables et deux seuils sur un même intervalle de condition (hystérésis) (c). Repris de Hughes et al., (2013)..... 40

Figure I.8 : Climatologie des concentrations moyennes en chlorophylle a de surface (mg/m^3) basée sur 10 années de données de couleur de l'eau (1997-2007). (repris d'Ortenzio & Ribera d'Alcalà, (2009))..... 42

Figure I.9 : Prévisions des anomalies annuelles (colonne de gauche), des mois d'hiver (colonne centrale), et des mois d'été (colonne de droite) de la température et des précipitations en Méditerranée (scénario A1B). Cette prévision est basée sur les différences entre les observations de la période 1980 et 1999 comparées aux prévisions de la période 2080-2099, issues de 21 modèles. La ligne inférieure correspond au nombre de modèles ayant précisé cette prévision (IPCC, 2007). 45

Figure I.10 : Carte localisant les principales séries temporelles planctoniques de long terme en Méditerranée, et le nom des stations d'échantillonnages correspondantes. En rouge, les stations conduites de manière indépendantes, et en vert les stations méditerranéennes issues du réseau SOMLIT..... 48

Figure II.1 : Localisation des stations de prélèvements de la Petite Rade « LiB » (S1) et de la Grade Rade « LaB » (S2). 77

Figure II.2 : Récapitulatif du suivi de la période 2005-2013 pour les différentes variables biologiques (identification et dénombrement des organismes phyto- et zooplanctoniques) et abiotiques (nutriments, température, salinité) au sein de la LaB et de la LiB. Les blocs verts désignent des données valides et les blocs noirs une absence de données ou des valeurs jugées suspectes et non retenues. 82

Figure II.3 : Composition moyenne des classes phytoplanctoniques principales au sein de la station S_2 (A) et S_1 (B), sur la période 2005-2013. 85

Figure II.4 : Composition moyenne du zooplancton sur la période 2005-2013 au sein des sites S_2 (Panneau supérieur) et S_1 (Panneau inférieur) et détails des communautés zooplanctoniques. (Pour les copépodes : les cyclopoïdes (marrons), les calanoïdes (rouges), les nauplii indifférenciés (orange) et les autres copépodes (rose)). (En pourcentage de l'abondance totale). 90

Figure II.5 : Carte de localisation des stations d'échantillonnage « Point B » et « SOFCOM » par rapport au site « LaB » de Toulon. 91

Figure III.1 : Anomalies mensuelles de la température de surface (3 m) au sein de la rade de Toulon chez les mois constitutifs des périodes de conditionnement pour chacune des années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 102

Figure III.2 : Série temporelle mensuelle de la température de surface (ligne noire), et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (Panneau supérieur). Détail de l'indice de changement de régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur). 103

Figure III.3 : Anomalies mensuelles de la température de l'air mesurées au sein de la station météorologique « Toulon », chez les mois constitutifs des périodes de conditionnement pour chacune des années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 104

Figure III.4 : Anomalies mensuelles de la salinité des mois constitutifs des périodes de conditionnement chez les années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 105

Figure III.5 : Série temporelle mensuelle de la salinité des eaux de surface de la rade de Toulon (ligne noire), et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur). 106

Figure III.6 : Anomalies mensuelles des précipitations cumulées (log-transformées) des mois constitutifs des périodes de conditionnement chez les années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 107

Figure III.7 : Série temporelle mensuelle des précipitations cumulées (ligne noire), et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date des changements significatifs (panneau inférieur). 108

Figure III.8 : Valeurs de l'indice NOA des mois constitutifs des périodes de conditionnement chez les années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 109

Figure III.9 : Série temporelle mensuelle de l'indice NOA (ligne noire) et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur) et détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date des changements significatifs. 110

Figure III.10 : Boîte à moustache (boxplot) des concentrations en nitrates ($N\text{-}NO_3^-$) et ortho-phosphates ($P\text{-}PO_4^{3-}$) dans la « LaB » au cours des printemps des années 2005, 2006, 2007, 2009 et 2010. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boites. Les limite des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quantile (Q3), tandis que les moustaches représentent les valeurs étendues équivalentes à 1.5 Q1 et Q3 (pour la moustache supérieure et inférieure, respectivement). Enfin le point rouge central défini la valeur moyenne de chaque distribution. 111*

Figure III.11 : Anomalies mensuelles de l'abondance micro-phytoplanctonique ($cell.l^{-1}$) log-transformées des printemps (janvier-mai) de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 112

Figure III.12: Boîte à moustache (boxplot) des abondances printanières (de janvier à mai) log-transformées du micro-phytoplancton total de la « LaB » pour les périodes 2005-2008, 2009-2011 et 2012-2013. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boîtes. Les limites des boites représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent les valeurs étendues équivalentes à 1.5 Q1 et Q3 (pour la moustache supérieure et inférieure, respectivement). Enfin, le point rouge central défini la valeur moyenne de chaque distribution..... 113*

Figure III.13 : Anomalies mensuelles de l'abondance méso-zooplanctonique ($ind.m^{-3}$) des printemps (janvier-mai) de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur). 114

Figure III.14 : Boîte à moustache (boxplot) des abondances printanières (de janvier à mai) du méso-zooplancton total de la « LaB » pour les périodes 2005-2008, 2009-2011 et 2012-2013. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent les valeurs étendues équivalentes à 1.5 Q1 et Q3 (pour la moustache supérieure et inférieure, respectivement) Enfin, le point rouge central défini la valeur moyenne de chaque distribution. 115*

Figure III.15: Evolution des anomalies normalisées de la salinité (A), des précipitations cumulées (B) et de la température (C), des périodes de conditionnement (d'octobre à mars) au sein des stations d'échantillonnage « SOFCOM » et « Point B ». Pour chaque station, le détail des anomalies mensuelles (« heatmaps » inférieures) et moyennes des anomalies calculées (panneaux supérieurs). 118

Figure III.16 : Evolution des anomalies normalisées des concentrations en « Chlorophylle a », au cours des printemps (de janvier à mai), au sein des stations « SOFCOM » et « Point B ».Pour chaque station, le détail des anomalies mensuelles (« heatmaps » inférieures) et moyennes des anomalies calculées (panneaux supérieurs). 119

Figure III.17: Récapitulatif des anomalies moyennes des conditions abiotiques et sur la production primaire, appartenant aux trois stations méditerranéennes : « SOFCOM », « PointB » et « LaB ». 121

Figure IV.1 . Distribution en taille des diatomées (vert), Dinophycées (rouges) et des autres flagellés (bleu) du listing des espèces phytoplanctoniques dominantes. Les classes de taille correspondent au logarithme décimal des volumes cellulaires calculés. Ainsi « <2 » pour les volumes inférieurs à $100\mu m^3$, « 2-3 » compris entre 10^2et 10^3 μm^3, « 3-4 » compris entre 10^3-10^4, « 4-5 » compris entre 10^4 et 10^5 et « >5 » supérieurs à 10^5 μm^3. 138

Figure IV.2 : Dendrogramme résultant du clustering chronologique appliqué à la matrice de distance d'abondance micro-phytoplanctonique (distance de Hellinger). Deux niveaux de partitionnement ont été selectionnés : premier niveau A (coupure= 45, ligne pointillée), le second niveau (coupure= 43, ligne tirets-longs), fractionnant la série en trois parties : A_1 (Branches bleues), B_2 (Branches rouges), B_3 (Branches jaunes). 140

*Figure IV.3 : Boxplot des abondances des classes phytoplanctoniques au cours des trois périodes identifiées. Les points jaunes représentent les valeurs d'abondances moyennes. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boîtes. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent 1.5 * l'espace interquartile. Les points noirs représentent, pour leur part, les valeurs d'abondances extrêmes. Pour une meilleure lisibilité, les valeurs extrêmes de la classe des Bacillariophycées, n'ont pas été représentées. 142*

*Figure IV.4 : Boxplot de la biomasse des classes phytoplanctoniques au cours des trois périodes identifiées. Les points jaunes représentent les valeurs d'abondances moyennes. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boîtes. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent 1.5 * l'espace interquartile. Les points noirs représentent, pour leur part, les valeurs d'abondances extrêmes. 143*

Figure IV.5 : Evolution du pourcentage des classes de taille sur la période 2005-2013, par classe d'organismes phytoplanctoniques. La ligne noire pointillée précise l'instant des changements de communautés. 144

Figure IV.6 : Variations de la contribution à la biomasse totale ($\mu m^3.l^{-1}$) des classes de tailles phytoplanctoniques chez les trois classes taxonomiques au cours des groupes d'années issus du partitionnement. 146

Figure IV.7 : Contribution à l'abondance totale des assemblages phytoplanctoniques A1 et A2 issus du partitionnement (A) sur l'ensemble de la série 2005-2013. 149

Figure IV.8 : Contribution à l'abondance totale des assemblages phytoplanctoniques B1, B2, B3 issue du partitionnement (B) sur l'ensemble de la série 2005-2013. 150

Figure IV.9 : Représentation des assemblages phytoplanctoniques des niveaux de partitionnement A dans l'abondance totale des différentes classes phytoplanctoniques combinant les différentes classes de taille avec la classe taxonomique: « diat » : diatomées, « dino »: Dinophycées et « flag » : autres flagellés. 151

Figure IV.10 : Représentation des assemblages phytoplanctoniques des niveaux de partitionnement B dans l'abondance totale des différentes classes phytoplanctoniques combinant les différentes classes de taille avec la classe taxonomique : « diat » : diatomées, « dino »: Dinophycées et « flag » : autres flagellés. 152

Figure IV.11 : Mise en évidence des changements significatifs des précipitations cumulées de Toulon (ligne noire) et résultats de l'approche STARS de détection de changements dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur). 153

Figure IV.12 : Mise en évidence des changements significatifs de la salinité (B) des eaux de surface de la rade de Toulon (ligne noire) et résultats de l'approche STARS de détection de changements dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur). 154

Figure IV.13 : Abondances relatives moyennes (%) des groupes fonctionnels phytoplanctoniques des printemps de la période 2005-2013. 167

Figure IV.14: Abondances moyennes ($cell.l^{-1}$) des groupes fonctionnels phytoplanctoniques des printemps de la période 2005-2013. 168

Figure IV.15 : Abondances relatives moyennes (%) des groupes trophiques zooplanctoniques au cours des printemps de la période 2005-2013. 170

Figure IV.16 : Abondances moyennes ($ind.m^{-3}$) des groupes trophiques zooplanctoniques au cours des printemps de la période 2005-2013. 171

*Figure IV.17 : Triplot de la RDA effectuée sur les abondances moyennes printanières (de février à mars) des groupes fonctionnels phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Les printemps ont été ordonnés sous la forme de points tandis que les variables réponses (rouge) et explicatives (bleu), ont été représentées sous la forme de vecteurs. Avec « **cop** » : groupe des **copépodes**, « **naup** » : groupe des **nauplii**, « **cil** » : groupe des **ciliés tintinnidés**, « **filt** » : groupe des **filtreurs**) pour les variables réponses et « **dino** » : Petites Dinophycées, « **DINO** » : Grandes Dinophycées , « **diat** » :Petites diatomées ; « **DIATc** » :Grandes diatomées coloniales, « **DIATs** » : Grande diatomées solitaires et « **flag** » : autres flagellés pour les variables explicatives. 173*

Figure IV.18 : Schéma récapitulatif de l'évolution des différents groupes fonctionnels phyto et zooplanctoniques retrouvés au cours des printemps 2005-2013 dépeignant deux types de situations principales. Dans le cas d'une

situation pluvieuse, les symboles (+) et (-) sont respectivement indicateurs d'un effet positif et négatif sur les abondances du groupe désigné. *178*

Figure V.1 : Séries temporelles mensuelles des abondances phytoplanctoniques (log(cell.l^{-1}+1)), de « S_1» (rouge) et « S_2 » (bleu) au cours de la période 2006-2013. ..... *192*

Figure V.2 : Contribution à l'abondance totale des espèces dites « exclusives » à la S_2 et la S_1. ..... *193*

Figure V.3 : Boxplot des valeurs de l'indice de régularité de Pielou (Evenness) portant les valeurs d'abondance mensuelles des communautés phytoplanctoniques de S_2 et S_1, sur la période 2005-2013. ..... *194*

Figure V.4 : Analyse en Coordonnées Principales (PCoa) des compositions phytoplanctoniques au sein des stations S_1 (rouge) et S_2 (bleu), et observées au cours des trois groupements d'années : 2005-2008 : « carré », 2009-2011 : « rond » et 2012-2013 : « triangle ». Les barycentres des observations des différentes rades ont été identifiées (point noirs « LaB » et « LiB » respectivement). *196*

Figure V.5 : Séries d'abondances des groupes fonctionnels micro-phytoplanctoniques au sein de S_2 et de S_1 au cours de la période 2005-2013. Pour chaque groupe la valeur de corrélation (r) et sa significativité ont été précisées (:<0.05 ; ** :<0.01 ; *** :<0.001).* *197*

*Figure V.6 : Boxplot des abondances relatives (%) des groupes fonctionnels micro-phytoplanctoniques au sein de S_1 et S_2. Avec les points centraux blancs :valeurs moyennes. Les lignes centrales de chacune des boîtes : valeurs médianes. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent 1.5 * l'espace interquartile. Les points noirs représentent les valeurs extrêmes.* *198*

Figure V.7 : Séries temporelles mensuelles des abondances zooplanctoniques (ind.m^{-3}), de la station S_1 (LiB, rouge) et de la station S_2 (LaB, bleu) au cours de la période 2006-2013. ..... *199*

Figure V.8 : Abondances relatives moyennes des groupes taxonomiques zooplanctoniques au sein de S_2 (LaB) et S_1 (LiB). *200*

FigureV.9 : Boxplot des valeurs de l'indice de régularité de Pielou (Evenness) portant sur les valeurs d'abondances mensuelles des communautés zooplanctoniques de S_2 et S_1, sur la période 2005-2013. ..... *201*

Figure V.10 : Analyse en Coordonnées Principales (PCoA) des compositions zooplanctonique de S_1 (LiB, rouge) et S_2 (LaB, bleue), et projection des facteurs « espèces » dont l'ajustement a été identifié comme significatif (p-value<0.05). Les barycentres des observations des différentes rades ont été identifiés (point noirs « LaB » et « LiB » respectivement). *203*

Figure VI.1 : Représentation schématique et description des traits propres à 7 MBFG, d'après Kruk & Segura, (2012). *224*

Liste des tableaux

Tableau I.1 : Systématique des principales classes phytoplanctoniques, nombre d'espèces estimées (d'après Guiry et al., 2012) et exemple de taxons représentatifs. _____ *19*

Tableau I.2 : Systématique des principaux groupes méta-zooplanctoniques (encadré supérieur) et proto-zooplanctoniques (encadré supérieur), issus de la classification de WORMS (2016). _____ *21*

Tableau I.3 : Récapitulatif des séries temporelles de long terme de plancton indépendante (a) et faisant parties du réseau SOMLIT (b) de Méditerranée. _____ *49*

Tableau II.1 : Classe, forme géométrique la plus proche, pourcentage moyen dans l'abondance totale et volume cellulaire calculé des espèces phytoplanctoniques selectionées. _____ *87*

Tableau II.2 : Formes géométriques utilisées pour le calcul des volumes cellulaires du phytoplancton. D'après Sun et al. (2003). _____ *88*

Tableau IV.1 : Tableau récapitulatif entre les classes de tailles et leur notation en log. _____ *137*

Tableau IV.2 : Tableau récapitulatif de la correspondance période-date, pour chaque niveau de partitionnement de la série (A et B). _____ *141*

*Tableau IV.3 : Récapitulatif des espèces micro-phytoplanctoniques associées aux différentes périodes issus des deux niveaux de partitionnement A et B, et de l'indice IndVal[9] associé. * : p-val<0.05 ; **: p-val<0.01 ; ***: p-val<0.001. Les couleurs correspondent à l'appartenance des espèces à la classe des Bacillariophycées (vert), des Dinophycées (rouge) et des autres flagellés (bleu).* _____ *147*

Tableau IV.4 : Espèces constituantes des groupes fonctionnels basés sur la classe de taille des Bacillariophycées et contribution moyenne des différents groupes taxonomiques constituants. _____ *162*

Tableau IV.5 : Espèces constituantes des groupes fonctionnels basés sur la classe de taille des Dinophycées et des autres flagellées, et contribution moyenne des différents groupes taxonomiques. _____ *163*

Tableau IV.6 : Espèces et groupes d'espèces constituant les groupes fonctionnels zooplanctoniques et contribution moyenne de ces derniers. _____ *165*

Tableau V.1 : Tableau récapitulatif des groupes phytoplanctoniques fonctionnels et de leurs abréviations utilisées dans cette étude. _____ *191*

Tableau V.2 : Résultats de l'analyse PERMANOVA sur la structure des communautés micro-phytoplanctoniques communes, utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis en relation avec l'influence de la rade : « Rade », des groupes d'années liées aux changements de communautés issue du chapitre IV : « Période », de trois échelles de temps différentes (« Années », « Mois », « Saisons »), et de leurs interactions. Avec df : degrés de liberté ; MS : moyenne de la somme des carrés ; Pseudo-F : valeurs de F issus de la procédure de permutation ; R^2 : Pourcentage de la variance expliqué et p-val : p-value obtenue pour 10'000 permutations. _____ *195*

Tableau V.3 : Résultats de l'analyse PERMANOVA sur la structure des communautés zooplanctoniques, utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis en relation avec l'influence de la rade : « Rade », des groupes d'années liées aux changements interannuels de communautés(chapitre IV) : « Période », de 3 échelles de temps différentes (« Années », « Mois », « Saisons », et de leur interactions. Avec df : degrés de liberté ; MS : moyennes de la somme des carrés ; Pseudo-F : valeurs de F issus de la procédure de permutation ; R^2 : Pourcentages de la variance expliqué et p-val : p-value obtenue pour 10'000 permutations. _____ *202*

Chapitre I Introduction générale et Etat de l'art

Préambule

Les écosystèmes marins jouent un rôle déterminant dans la structure, le fonctionnement et l'évolution de la planète, fournissant de ce fait quantités de services à l'humanité. Ces services s'illustrent à travers une multitude de contextes tels que, l'approvisionnement en nourriture à travers la pêche ou la production piscicole, le recyclage des nutriments, le support des activités récréatives en lien avec l'activité touristique lucrative, ou encore la régulation du climat (Doney *et al*., 2012). La valeur économique de l'ensemble de ces services a été estimée à environ 30 trillions d'euros par an en moyenne à l'échelle globale (Costanza *et al*., 1997). Pourtant, l'entrée au sein de l'anthropocène s'est accompagnée de nombreuses contraintes s'exerçant sur ces écosystèmes. En plus, de la variabilité naturelle du climat, l'ensemble des régions marines sont aujourd'hui directement impactées par les activités anthropiques, et près de 41% le sont par différents types de pression (Halpern *et al*., 2008). La détérioration des systèmes côtiers induites par ces processus implique d'importantes conséquences sur les sociétés humaines (Doney *et al.*, 2012).

Liées à leur situation particulière, les zones côtières sont particulièrement concernées par ces problématiques (Cloern *et al.*, 2016). Situées à l'interface entre les terres et la mer, ces écotones impliquent l'influence à la fois des processus climatiques s'appliquant aux territoires terrestres et marins. De plus, l'importante concentration des populations humaines et des activités qui y sont associées, fait peser un stress supplémentaire sur ces milieux.

Les organismes planctoniques constituent un compartiment écologique d'intérêt des zones côtières, caractérisant les premiers maillons trophiques ou encore le stade de dispersion pour une majorité d'espèces benthiques et de larves de poissons. Du fait de son espérance de vie limitée, la dynamique du plancton est étroitement liée aux changements de son environnement (Hays *et al*., 2005). En plus de son caractère ubiquiste, abondant et présentant un faible intérêt commercial, certains auteurs soulignent la capacité de ce compartiment biologique à amplifier les forçages hydro-climatiques apparaissant sur de larges échelles de temps (Taylor *et al*., 2002 ; Mackas & Beaugrand, 2010). De ce fait, le plancton est aujourd'hui considéré comme un bon indicateur de la perturbation du milieu, en relation avec le climat (Hays *et al*., 2005), mais également en lien avec d'autres processus anthropiques telle que l'eutrophisation (Garmendia *et al*., 2013 ; Höglander *et al.*, 2013).

En ce sens, l'usage de séries temporelles à long terme a permis de mettre en évidence de nombreux cas de changement du compartiment planctonique en lien avec différents types de forçages, sur une grande variété de régions marines. Toutefois, les méthodes communément utilisées pour approcher le fonctionnement du système (télédétection, biogéochimie) négligent la diversité des organismes, pourtant essentielle à une bonne compréhension des mécanismes conduisant à leurs dynamiques (Flynn *et al.*, 2013 ; Boyce *et al.*, 2015). Les approches basées sur les traits écologiques des espèces présentent, en ce sens, un grand intérêt, puisqu'elles permettent de regrouper des organismes présentant une fonction similaire dans l'écosystème

(Litchman *et al.*, 2007). Parmi ces traits, la taille et la morphologie du phytoplancton sont considérés comme des traits de choix, conditionnant, par exemple les successions des organismes associées à leurs stratégies de vie (Margalef, 1979 ; Reynolds, 2002) ou à leurs relations trophiques (Barnes *et al.*, 2011). Ainsi, bien que l'étude de ces relations intervenant pour les premiers niveaux trophiques permet d'accéder « à l'état de santé du système » (Chust *et al*., 2014), ces dernières souffrent encore d'une importante méconnaissance (D'alelio *et al.*, 2016).

Dans ce contexte de perturbation croissante pour le milieu marin et la nécessité de mieux comprendre la dynamique du plancton, la mer Méditerranée présente de nombreux atouts lui permettant d'être considérée comme modèle d'étude pour le suivi et la compréhension des processus affectant les écosystèmes marins (Béthoux *et al*., 1999). En particulier la région nord-occidentale qui est la plus concernée par les processus d'eutrophisation (Karydis & Kitsiou, 2012). Bien que le plancton fasse l'objet d'un suivi rigoureux au sein de certains bassins, la Méditerranée souffre encore d'un faible effort d'échantillonnage (Mazzocchi *et al.*, 2007) mais également d'un manque de travaux concernant l'évolution du plancton côtier, en particulier sur des échelles de temps interannuelles. Certaines études ont permis d'identifier sur la période 1980-2000, l'impact des mélanges verticaux, induits par des fluctuations du climat, prenant place au sein de la région nord-occidentale, comme l'un des moteurs dominants de la dynamique interannuelle du plancton (Garcia-Comas *et al*., 2011 ; Vandromme *et al*., 2011). Par ailleurs, la comparaison de 6 séries temporelles du bassin ouest Méditerranéen a montré une variabilité dans l'évolution des communautés planctoniques des sites en lien avec leurs caractéristiques propres, soulignant ainsi l'impact du contexte anthropique local (Berline *et al*., 2012). En ce sens, multiplier les sites d'études semble nécessaire pour conjecturer sur le rôle des différentes sources de perturbations sur les changements des écosystèmes côtiers.

Ce travail de thèse s'inscrit dans l'étude interannuelle des systèmes planctoniques côtiers en relation avec une forte empreinte anthropique au sein d'un site encore incomplètement étudié. Il s'est articulé autour des questions suivantes :

- **Comment ont évolué les communautés micro-phyto- et zooplanctoniques au sein d'une zone côtière anthropisée de Méditerranée nord-occidentale au cours de la dernière décennie ?**
- **Comment se caractérisent ces modifications sur la structure des communautés en se basant sur l'évolution de la nature et de la taille des organismes phytoplanctoniques ?**
- **Comment ces modifications du compartiment phytoplanctonique influencent le compartiment zooplanctonique à travers le prisme des interactions trophiques?**
- **Quels sont les principaux vecteurs de changement sur le long terme de ces communautés côtières?**
- **Quel poids peut-on donner à l'anthropisation du milieu sur les modifications de communautés observées ?**

Le plancton

Généralités

Le terme « plancton » introduit par l'océanographe et zoologiste Victor Hensen (Hensen, 1887), provenant du grec, « *plagktós* » signifiant « instable »/ « errance », désigne l'ensemble des organismes aquatiques incapables de lutter contre les courants, et par conséquent dérivant à leurs grés. Nonobstant cette caractéristique, certains organismes planctoniques disposent néanmoins de la capacité de se mouvoir en utilisant une nage active (ex : flagelles, péristaltisme…) ou en modifiant leur flottabilité (Hays *et al.*, 2005). En ce sens, le plancton s'oppose au necton constitué des organismes aquatiques capables de s'émanciper de la dynamique des masses d'eau.

A partir de cette définition générale, le plancton assimile une importante diversité d'organismes regroupant à la fois des virus (Virio-plancton), des procaryotes (bactéries et Archées) et des eucaryotes (protistes, animaux, végétaux et champignons). Concernant ces derniers, l'une des méthodes historiques de regroupement des organismes repose sur la caractérisation de leur mode de nutrition. Ainsi, le Phytoplancton constituant « le plancton végétal », correspond aux algues unicellulaires et intègre plus généralement les organismes autotrophes (ex : cyanobactéries). Pour les organismes hétérotrophes, une distinction a été établie entre les osmotrophes, dont le mécanisme de nutrition s'élabore à travers l'absorption de matière organique dissoute et les phagotrophes, par assimilation de matière organique particulaire. Les premiers ont été rassemblés au sein du « Bacterio-plancton », tandis que les seconds ont caractérisé le Zooplancton (« plancton animal ») (ICES, 2006).

Le plancton représente un maillon essentiel de la biosphère marine constituant ainsi la base du réseau trophique marin, clé du transfert de matière organique vers les niveaux trophiques supérieurs (Banse, 1995 ; Degerman, 2015), conditionnant par conséquent, le recrutement de la ressource halieutique (Cushing, 1996). Il occupe, de plus, un rôle majeur dans les cycles biochimiques globaux (Mackas & Beaugrand, 2010), notamment à travers la séquestration du carbone atmosphérique par le phytoplancton (Legendre & Rassoulzadegan, 1996), participant ainsi à la régulation du climat, (Falowski *et al*., 2004) ou encore à 50 % de la production d'oxygène présent dans l'atmosphère (Field *et al*., 1998).

L'importante diversité de taille du plancton a conduit très tôt les biologistes à entamer une classification des organismes (Schütt, 1892). La classification élaborée par Sieburth *et al.* (1978), basée sur la standardisation de la taille à travers une dimension unique des organismes (longueur ou équivalent du diamètre sphérique (ESD)) (Finkel *et al.*, 2010) et permettant leur regroupement au sein de au sein de 7 ordres de grandeurs, est encore de nos jours largement acceptée et utilisée (Figure I.1). Les préfixes utilisés dans cette classification caractérisent l'ordre de grandeur du poids humide des organismes (*nano*- pour nanogrammes, *micro*- pour microgrammes etc…) (ICES, 2006). Cependant, dans une étude récente, Ignatiades *et al.*, (2015) ont considéré que l'utilisation des volumes cellulaires phytoplanctoniques permettrait de mieux rendre compte de la complexité des formes cellulaires. Ces derniers ont ainsi

redéfini cette classification des organismes phytoplanctoniques en se basant sur le volume cellulaires.

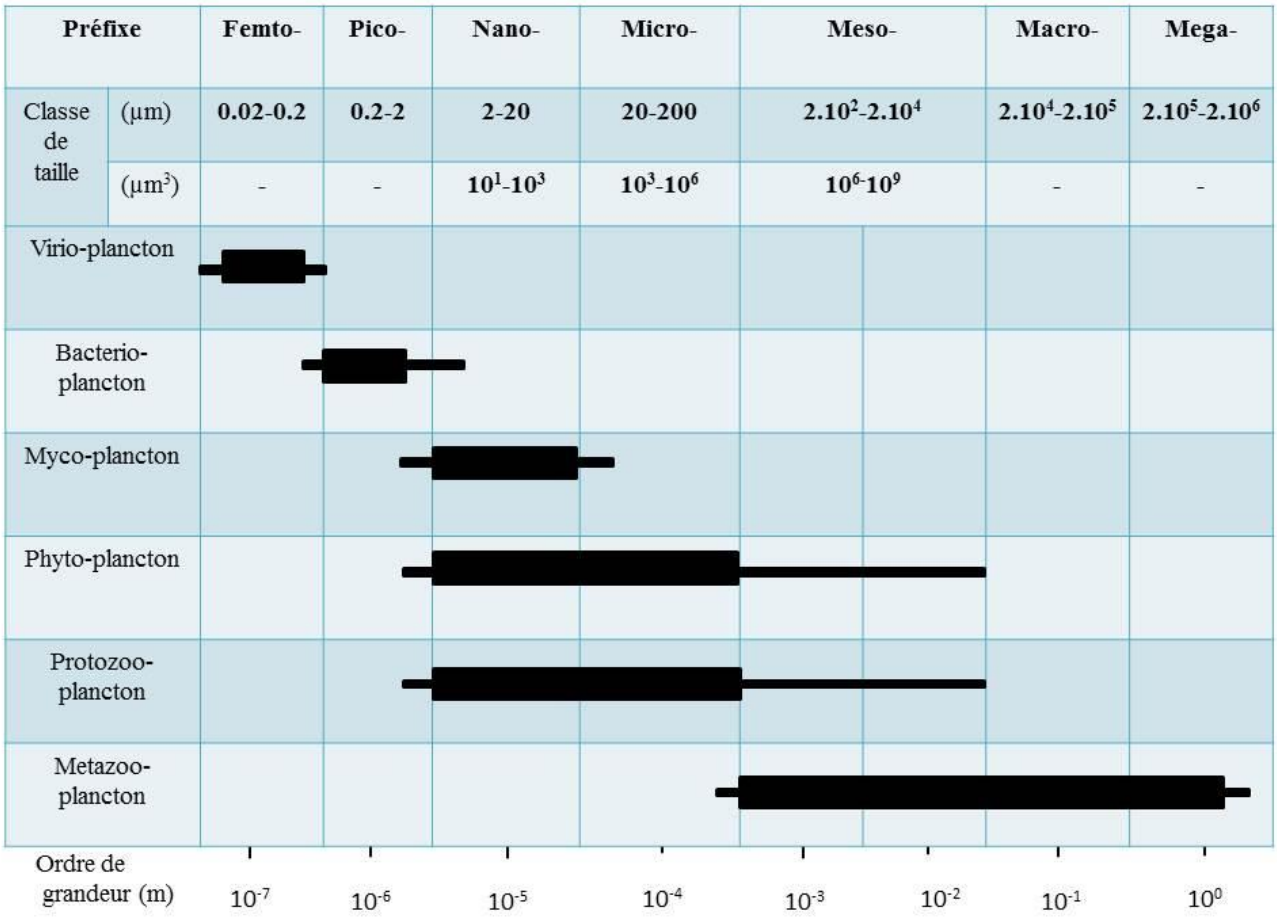


Figure I.1 : Fractions du spectre de taille des différents compartiments planctoniques. D'après Sieburth *et al.*, (1978), enrichie des équivalences en volume cellulaire pour le phytoplancton (μm^3) (Ignatiades *et al.*, 2015).

Le Phytoplancton

Le phytoplancton représente près de la moitié de la production primaire nette de la biosphère mais correspond seulement à 1% de la biomasse des plantes (Field *et al.*, 1998), décrivant un contraste frappant avec le fonctionnement des écosystèmes terrestres.

Cependant, comme suggéré précédemment, le phytoplancton est un ensemble composite d'organismes, reflétant l'histoire de la discipline de l'écologie planctonique. Les récents et constants progrès en biologie moléculaire ont conduit à supplanter la classification taxonomique jusque-là basée sur les caractères phénotypiques observés par microscopie. Cette classification dite phylogénétique, reposant sur le séquençage génétique et la microscopie électronique, tente de retracer l'histoire évolutive des espèces que l'on regroupe au sein de groupes monophylétiques nommés Clades (Reynolds, 2006). Ce changement de paradigme, associé à la découverte constante de nouvelles espèces (Guiry, 2012), a conduit en une réévaluation récurrente des connexions entre les différents groupes systématiques phylogénétiques (Reynolds *et al.*, 2006). En ce sens, alors que durant la fin du 20éme siècle, Sournia *et al*, (1991), et plus tard Tett & Barton (1995), estimaient le nombre d'espèces décrites compris entre 4000 et 5000, une récente relecture de la littérature propose plutôt un nombre proche de 30 000 noms d'espèces publiés, comme estimation basse, répartis à travers 15 *phyla* et 54 classes (Guiry, 2012). Toutefois, les perpétuels apports liés à l'usage de l'outil moléculaire semblent préciser la sous-évaluation actuelle du nombre d'espèces (de Vargas *et al.*, 2015).

Aussi, actuellement, les organismes phytoplanctoniques s'étendent à travers les domaines des bactéries et celui des eucaryotes. Les bactéries photosynthétiques, considérées comme pionnières de l'activité photosynthétique oxygénique sont largement représentées à travers la classe des cyanophyceae, apparue il y a environ 2,8 Ga (Hedges *et al*. 2001). Elles composent avec les pico-eucaryotes, dont la découverte est bien plus récente (Courties *et al.*, 1994), la classe de taille phytoplanctonique la plus petite : le pico-phytoplancton (<2µm) (Vaulot *et al*., 2004 ;Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Les cyanophyceae sont dominées par deux genres ubiquistes : les *Synechococcus* et les *Prochlorococcus*, se différenciant entre autre par rapport à la nature des photopigments utilisés (Raven, 1994). Bien que découverts plus tardivement, les *Prochlorococcus* sont aujourd'hui présentés comme les organismes les plus abondants sur Terre (Guiry, 2012), dominant en particulier au sein d'environnements particulièrement oligotrophes (Bec *et al*., 2011).

Les organismes eucaryotes photosynthétiques dominent au sein des classes de taille supérieures (nano- et micro-phytoplancton). Selon le modèle évolutif actuel, la capacité photosynthétique de ces organismes eucaryotes serait la résultante d'une endosymbiose entre une cyanobactérie et un protiste eucaryote (Reynolds, 2006).

A partir de la révision la plus récente de la classification des eucaryotes (Adl *et al.* ; 2005 ; Adl *et al.*, 2012), trois *phyla* issus du règne des *Chromista* (Clade toujours en controverse) intervenant de manière significative dans la diversité des eucaryotes peuvent être cités : les *Ochrophyta* dominés par la classe des *Bacillariophyceae* (diatomées), les *Myzozoa*

caractérisés en majorité par la classe des *Dinophyceae* (dinoflagellés) et dans une moindre mesure celui des *Haptophyta*, dont le principal représentant demeure les *Coccolithophycaea*. D'autres groupes tel que les *Cryptophyta* ou celui *Chlorophyta* appartenant au règne des *Plantae* sont aussi largement représentés (Guiry *et al*., 2012) (Tableau I.1).

Tableau I.1 : Systématique des principales classes phytoplanctoniques, nombre d'espèces estimées (d'après Guiry et al., 2012) et exemple de taxons représentatifs.

Domaine	Règne	Phylum	Classe	Exemple de taxons répandus	Nombre d'espèces estimées
Bacteria					
		Cyanophyta	*Cyanophyceae*	*Synecochoccus* spp. *Prochlorococcus* spp.	~3300
Eukaryota					
	Chromista				
		Ochrophyta	*Bacillariophyceae*	*Pseudonitzschia* spp. *Chaetoceros* spp. *Thalasionema* spp.	~8400
			Chrysophyceae	*Chromulina* spp.	~430
			Dictyophyceae	*Dictyocha* spp.	~50
		Myzozoa	*Dinophyceae*	*Ceratium* spp. *Gonyaulax* spp. *Gymnodinium* spp. *Dinophysis* spp.	~2200
		Haptophyta	*Coccolithophycaea*	*Phaeocystis* spp.	~2000
		Cryptophyta	*Cryptophyceae*	*Cryptomonas*	~800
	Plantae				
		Chlorophyta	*Chlorophyceae*	*Chlorella* spp.	~2300
	Excavata				
		Euglenozoa	*Euglenophyceae*	*Eutreptiella*	~1100

Là encore une distinction peut être réalisée entre les organismes nano-phytoplanctoniques et le micro-phytoplancton. Ainsi, les premiers se composent principalement des « nano-flagellés » (souvent caractérisés par des coccolithophores en Méditerranée) qui, à l'instar des classes de tailles inférieures, souffrent encore actuellement d'un manque de résolution taxonomique (Siokou-frangou *et al.*, 2010). Le micro-phytoplancton, pour sa part, est constitué en grande partie des diatomées (solitaires ou coloniales) et de grosses Dinophycées dont la taxonomie a fait l'objet d'une attention plus soutenue. D'autres groupes taxonomiques comme les euchlorophycées les euglenoïdées et les cryptophycées sont également représentatifs du micro-phytoplancton marin.

- ***Les présents travaux de thèse, se sont concentrés sur l'évolution du compartiment micro-phytoplanctonique en incluant une partie du gros nano-phytoplancton (10^2-10^6 µm^3).***

Le zooplancton

Le zooplancton qui correspond au second niveau trophique dit des « consommateurs primaires », comprend plusieurs dizaines de milliers d'espèces si l'on inclut les organismes méroplanctoniques, c'est-à-dire présentant une phase planctonique au cours de leur cycle de vie. Ces organismes se répartissent au sein des protistes hétérotrophes (« Protozooplancton ») et des métazoaires (« Meta-zooplancton ») (ICES, 2006). Les premiers dominent les classes du nano- et du micro-zooplancton composées de nano-flagellés bactérivores (nano-zooplancton : 2-20 µm) et d'autres protistes hétérotrophes tels que les ciliés (micro-zooplancton : 20-200µm). On retrouve également au sein du micro-zooplancton certains métazoaires tels que les nauplii de copépodes, les rotifères et certaines larves méroplanctoniques. Le protozooplancton correspond classiquement aux premiers consommateurs de phytoplancton.

Le Métazooplancton est le plus diversifié au sein du méso-zooplancton. Cette classe de taille présentant deux ordres de grandeur (200 -2.10^4 µm) correspond traditionnellement au spectre de taille échantillonné avec les filets WP2 et Bongo (filets de maille 200µm et 330µm, respectivement) (ICES, 2006). Le Métazooplancton est dominé par le Sous-Embranchement des Crustacés que l'on oppose au Métazooplancton gélatineux. Le groupe des crustacés se compose de 8 ordres majeurs que sont les ostracodes, les cirripèdes, les amphipodes, les mysidés, les décapodes, les euphausiacés, les cladocères et les copépodes et domine au sein du méso-zooplancton marin. En effet, il a été montré que les copépodes comptaient pour près de 80% de la biomasse méso-zooplanctonique à l'échelle globale (Jonasdottir *et al.*, 1998). D'autres organismes tels que les chaetognathes, les ptéropodes et les larves de poissons participent également largement à cette classe de taille.

A l'inverse, les organismes « gélatineux » dominent au sein du macro et méga-zooplancton (2.10^4-2.10^5 et 2.10^5-2.10^6, respectivement), exception faite pour les appendiculaires que l'on retrouve en plus grand nombre au sein du méso-zooplancton. Les gélatineux incluent de nombreux groupes systématiques tel que des cnidaires (hydroméduses, scyphoméduses et siphonophores), des cténophores et des tuniciers (salpes, dolioles, pyrosomes et appendiculaires). Ces deux classes de taille sont caractérisées par une diversité spécifique plus faible que chez les autres classes de taille, et en particulier chez le méga-plancton qui ne comprend qu'une faible diversité d'organismes (scyphoméduses, siphonophores, chaîne de salpes ou encore les pyrosomes) (ICES, 2006). (Tableau I.2)

Tableau I.2 : Systématique des principaux groupes méta-zooplanctoniques (encadré supérieur) et proto-zooplanctoniques (encadré supérieur), issus de la classification de WORMS (2016).

Domaine	Règne	Phylum	Sous-Phylum	Classe	Sous classe	Ordre principaux	Sous ordres
Eukaryota							
	Animalia						
		Arthropoda					
			Crustacea	*Maxillopoda*			
					Copepoda	*Calanoida*	
						Cyclopoida	
						Harpacticoida	
						Monstrilloida	
					Cirripedia		
				Ostracoda			
				Malacostraca		*Amphipoda*	
						Mysida	
						Euphausiacea	
				Branchiopoda		*Diplostraca*	*Cladocera*
		Chaetognatha					
		Mollusca		*Gasteropoda*			
		Cnidaria					
				Hydrozoa		*Siphonophorae*	
				Scyphozoa			
		Ctenophora					
		Chordata	*Tunicata*	*Thaliaceae*		*Salpida*	
						Doliolida	
						Pyrosomida	
			Urochordata	*Appendicularia*			
	Chromista	*Haptophyta*		*Coccolithophycaea*			
		Ciliophora					

- ***L'usage d'un filet de maille à vide de 90µm utilisé pour le prélèvement des organismes zooplanctoniques, a dirigé l'attention de ces travaux de thèse sur le gros micro-zooplancton et le petit méso-zooplancton.***

Approche basée sur les traits

L'un des défis en écologie réside dans la prédiction de la structure et de la dynamique des communautés au sein d'un environnement en perpétuelle mutation (Edward *et al.*, 2013). Certains auteurs ont prétendu insondable la complexité des écosystèmes, due à l'intrication d'un important nombre de paramètres et de leurs interactions (Lawton, 1999 ; Simberloff, 2004), empêchant l'émergence de lois générales.

Soutenue par les travaux pionniers portant sur les plantes terrestres (Grime *et al.*, 1974), d'autres auteurs ont soutenu que l'utilisation d'une approche basée sur les « traits » écologiques permettrait d'expliquer l'organisation des communautés (McGill *et al.*, 2006 ; Westoby & Wright, 2006 ; Litchman *et al.*, 2007). Dès lors, le nombre croissant d'études intégrant cette approche basée sur les traits à différents niveaux d'organisation du système (Violle *et al.*, 2007), témoigne de l'intérêt pour cette discipline (Litchman & Klausmeier, 2008). C'est toutefois avec l'émergence de l' « écologie fonctionnelle » en tant que discipline (Calow, 1987), reposant sur la fonction écologique des organismes au sein d'un écosystème plutôt que sur un regroupement uniquement taxonomique (Pommerleau *et al.*, 2015), que l'approche basée sur les « traits » a pris une nouvelle dimension (Violle *et al.*, 2007).

En dépit de l'émergence de ces concepts, la notion de trait est restée sujette à confusion (Violle *et al.*, 2007). McGill *et al* (2006) ont défini les « traits » écologiques comme des propriétés mesurables des organismes conditionnant leurs performances individuelles. Cette notion n'est cependant pas nouvelle, puisque dans son ouvrage fondateur « De l'origine des espèces », Darwin (1859) proposait déjà que certaines caractéristiques des organismes permettraient d'approximer leur performance individuelle, nommée *fitness*, et par extension leur capacité d'adaptation à l'environnement.

L'une des critiques récurrentes de ce type d'approche réside dans la difficulté d'appréhender les traits caractérisant de manière optimale la niche des espèces (Litchman *et al.*, 2007 ; Litchman & Klausmeier, 2008). Parmi ces derniers, la taille est considérée depuis longtemps comme un trait de choix pour les écologues (Elton, 1927), puisque conditionnant de multiples processus intervenant sur différentes échelles allant de celle de l'organismes aux populations (Woodward *et al.*, 2005 ; Litchman & Klausmeier, 2008 ; Finkel *et al.*, 2010 ; Maranon, 2015).

Parce qu'il définit le premier niveau du réseau trophique marin et en considération de son importante variabilité de taille et de forme, l'étude de la taille du phytoplancton a fait l'objet d'un intérêt particulier (Finkel *et al.*, 2010). Ainsi, il a été montré que nombre de caractéristiques physiologiques et écologiques sont dépendantes de la taille suivant une relation allométrique de la forme :

$$R = aM^b$$

Avec R le caractère étudié, M la taille de l'organisme, a constante de normalisation dépendante du type d'organisme étudié et b l'exposant allométrique (Kleiber, 1934).

Cette relation conditionne entre autre le taux métabolique des organismes (Lopez-Urrutia *et al.*, 2006 ; Banavar *et al*., 2002), leur capacité d'absorption des nutriments (Grover *et al*., 1989 ; Aksnes & Egg, 1991) et de la lumière (Raven *et al*., 1984 ;Finkel *et al*., 2004), mais également les interactions trophiques (Hansen *et al*., 1994 ; Woodward *et al*., 2005 ; Boyce *et al*., 2015 ; Wirtz *et al*., 2012). En ce sens, la taille des organismes représente, un compromis évolutif qui promeut un avantage lors de certaines conditions environnementales (Wyatt, 2014). C'est pourquoi la condition trophique et physique du milieu est certainement l'un des moteurs les plus important de la diversité morphologique du phytoplancton (Naselli-Flores *et al.*, 2007 ; Maranon, 2015).

Cette situation entre traits morphologiques et conditions trophiques du milieu fut pour la première fois évoquée par Lewis (1976) qui identifia la valeur sélective des conditions environnementales sur la morphologie du phytoplancton. Peu après, les travaux séminaux de Margalef (1978), relièrent des morphotypes définis sous le nom de « life-form », aux conditions physiques du système caractérisés par la turbulence et les concentrations en nutriments inorganiques. Ces travaux, qui posèrent les bases solides d'un paradigme de l'écologie planctonique, aboutirent en un modèle conceptuel connut sous le terme de « mandala de Margalef ». Ce dernier est représenté sous la forme d'une matrice en 2 x 2, caractérisant 4 domaines distincts, permettant de décrire les variations temporelles et spatiales de la composition phytoplanctonique (Figure I.2).

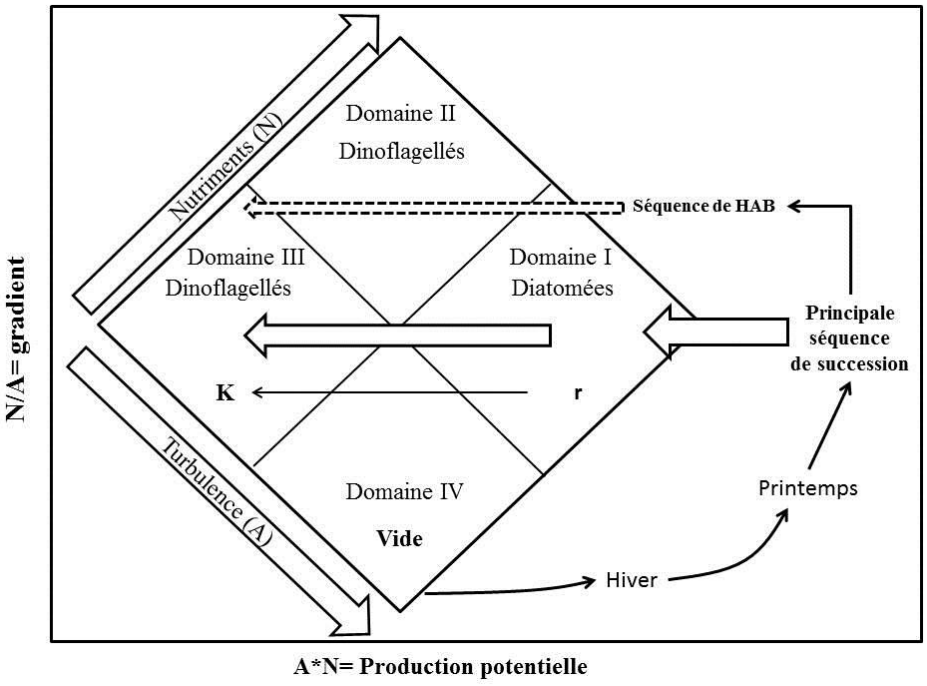


Figure I.2 :« Mandala de Margalef » (Margalef *et al.*, 1979), identifiant les 4 principaux domaines d'environnement se différenciant par des conditions de turbulences et en nutriments différentes. La séquence principale (domaine I - domaine III), et les conditions favorables à l'émergence d'un bloom toxique (« HAB ») y sont représentées. Les deux nouveaux axes formés par la rotation du Mandala correspondent respectivement à la tendance de la population à s'éteindre dans l'environnement (A*N), et à la dimension minimale du patch que forment les organismes permettant leur persistance au sein du système (N/A) (Wyatt, 2014).

Dans la version initiale de Margalef, 1978, le mandala décrivait une séquence de succession selon un gradient allant initialement d'un système turbulent et riche en nutriments (Domaine I) à un système peu turbulent mais oligotrophe (Domaine III). Cette séquence principale, intègre la succession dans la dominance d'organismes à stratégie r (fort taux de croissance, petites cellules, durée de vie limitée…), vers celle des organismes à stratégie K (taux de croissance plus long, grosses cellules, espérance de vie plus importante, …). Ce motif correspond à la séquence saisonnière classique retrouvée au sein des écosystèmes tempérés. Cette dernière décrit la succession des blooms printaniers dominés par les diatomées vers la stratification estivale dominée par les Dinophycées. Plus tard des ajouts furent entrepris par Margalef *et al*. (1979) et permirent de décrire des conditions favorables à l'émergence de blooms toxiques (HAB) liés à de fortes concentrations en nutriments et à une faible turbulence (domaines II). Le domaine IV caractérisé par de faibles concentrations en nutriments et une forte turbulence est considéré comme trop rude pour être attribué à une forme de vie phytoplanctonique. Ce domaine sobrement nommé « vide » correspond classiquement aux hivers ou aux zones dites de « fortes concentrations en nutriments et faible chlorophylle », associées par exemple aux régions limitantes en fer (Cullen *et al*., 2002). Le modèle de Margalef promeut ainsi une base de réflexion pour déterminer les origines de la variabilité spatiale des assemblages phytoplanctoniques (Smayda & Reynolds, 2001).

Plus tard, inspiré par les travaux de Grime (1979), Reynolds (2002) proposa un modèle regroupant les organismes phytoplanctoniques à travers 3 stratégies primordiales : 1) Coloniales-invasives, 2) Tolérantes au Stress et 3) Rudérales (C-S-R), caractérisant leur fonction écologique. Ce modèle reprend le concept où la turbulence et la disponibilité en nutriments déterminent la structure des assemblages, mais se propose de s'émanciper de la proximité phylogénétique des différentes espèces pour ne conserver que la proximité morphologique. Ainsi, les organismes regroupés sous la stratégie C sont caractérisés par une petite taille, un rapport Surface/Volume (S/V) important et une croissance rapide. Les organismes de stratégie R sont de forme allongée et présentent un fort rapport S/V, leur octroyant un avantage au sein des milieux turbulents limités en lumière. Enfin la stratégie S regroupe les grandes cellules présentant un faible rapport S/V, adapté aux milieux oligotrophes et souvent associé à la mixotrophie (Reynolds, 2006). L'évaluation de la stratègie s'effectue au travers de la position de l'organisme au sein du diagramme (Figure I.3), dont les coordonnées sont définies par le rapport S/V, considéré comme descripteur des caractéristiques physiologiques des organismes (Naselli-Flores *et al*., 2007) et de la Dimension Linéaire Maximale (MLD) (Reynolds, 2006).

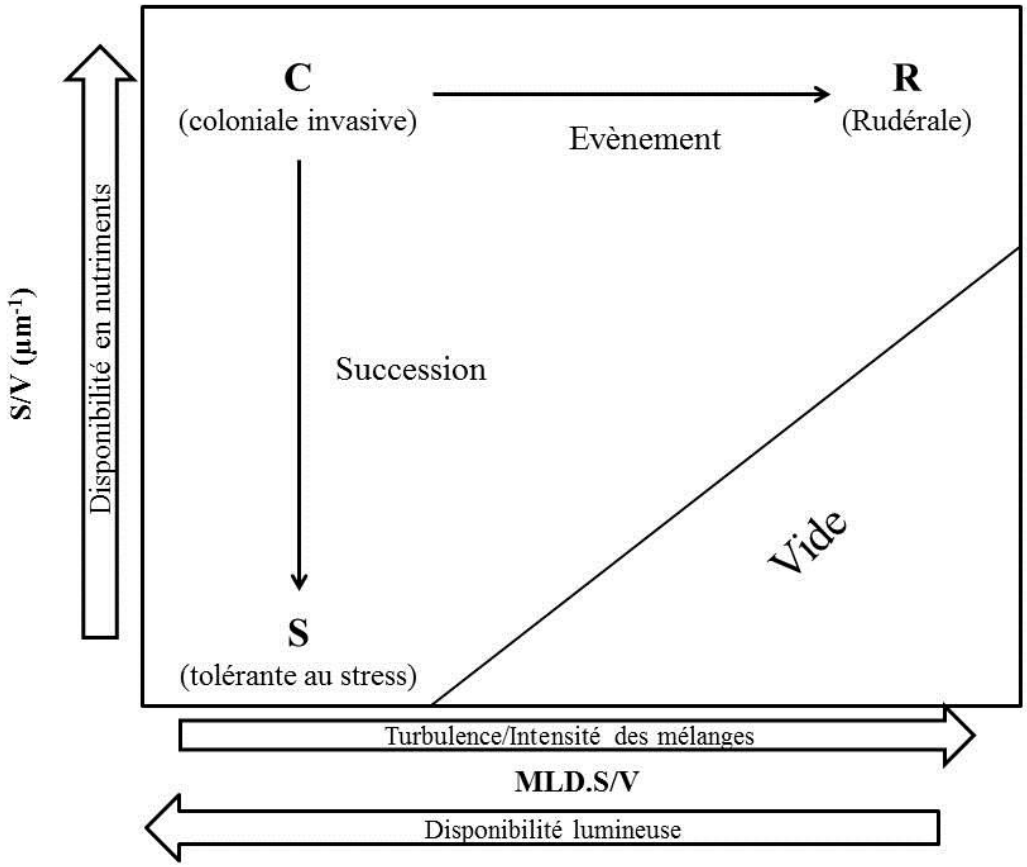


Figure I.3 : Répartition des stratégies C-S-R selon un gradient de turbulence et de disponibilité en nutriments, et définie par la morphologie des cellules phytoplanctoniques (adapté de Reynolds, 2006). Le domaine « vide » correspond classiquement à un hiver et aux zones dites de « de fortes concentrations en nutriments et faible chlorophylle », associées par exemple à une limitation en fer (Cullen *et al.*, 2002).

- ***Au sein des présents travaux, la caractérisation des modifications des communautés phytoplanctoniques en lien avec les modifications du milieu, a été abordée à travers l'usage du biovolume cellulaire comme trait fonctionnel.***

Le réseau trophique

Le réseau trophique demeure l'une des caractéristiques fondamentales d'un écosystème définissant l'intéraction entre les organismes à travers le couple « prédateurs-proies » ou encore appelé « consommateurs/ressources » (Paine, 1980, Petchey *et al*., 2010). Une autre formulation précise que les réseaux trophiques représentent le flux d'énergie se transférant des producteurs primaires vers les prédateurs supérieurs à travers les différents niveaux (Odum, 1968). Dans ce contexte trophique, la taille est également un trait d'intérêt conditionnant le comportement de nutrition, et également la voie de transfert d'énergie le long du réseau trophique planctonique (Sommer *et al*., 2002 ; Barnes *et al.*, 2011). Ainsi, la vision classique présente deux principales voies de transfert, conditionnées par la nature de son niveau primordial (Legendre & Rassoulzadegan, 1995), permettant l'acheminement du flux d'énergie à destination des copépodes qui constitue en milieu marin le principal lien trophique entre la production primaire et les niveaux trophiques supérieurs (Jonasdottir *et al*., 1998 ; Turner, 2004 ; Costalago *et al.*, 2015).

Le premier type de réseau prénommé « classique » ou « herbivore », repose sur un premier niveau (production primaire) dominé par des organismes micro-phytoplanctoniques autotrophes (en particulier des diatomées), permettant un transfert direct vers le méso-zooplancton (copépodes) (Fenchel, 1988).

Bien que son appellation soit sujette à la critique (Flynn *et al.*, 2013), le second type de réseau trophique nommé « réseau trophique microbien », repose sur les fractions de taille les plus petites du phytoplancton (intégrant le nano- et le pico-plancton), regroupant des organismes autotrophes mais également des bactéries hétérotrophes détritivores intervenant dans les processus de recyclage des nutriments. Dû à la taille de cette production primaire le transfert vers le zooplancton est effectué par les flagellés hétérotrophes et les ciliés formant le micro-zooplancton eux même consommés par les copépodes (Azam *et al.*, 1983).

Bien que ces deux modes de transfert coexistent au sein des systèmes marins, il a été montré lors d'expériences en mésocosmes que les conditions en nutriments influent sur la dominance de la nature du réseau (Stibor *et al.*, 2004). Ainsi, les réseaux basés sur les petites classes de taille (« boucle microbienne ») seraient associés à des conditions oligotrophes ou fortement influencés par des apports en matière organique allochtone (Azam *et al*., 1983 ; Fenchel *et al.*, 1988 ; Legendre & Rassoulzadegan, 1995), avantagées par un rapport S/V plus important. A l'inverse, les classes de taille plus importantes (classes de tailles intermédiaires) qui présentent un meilleur compromis entre absorptions et biosynthèses (Marañón *et al.*, 2015) domineraientt au sein des systèmes riches en nutriments (Degerman, 2015) (Figure I.4).

Considérant que chaque niveau trophique supplémentaire implique une perte d'énergie liée aux processus physiologiques des organismes, il a été montré que les réseaux basés sur la boucle microbienne présentent une efficacité de transfert plus faible que les systèmes reposant sur un réseau trophique « classique » (Berglund *et al*. 2007).

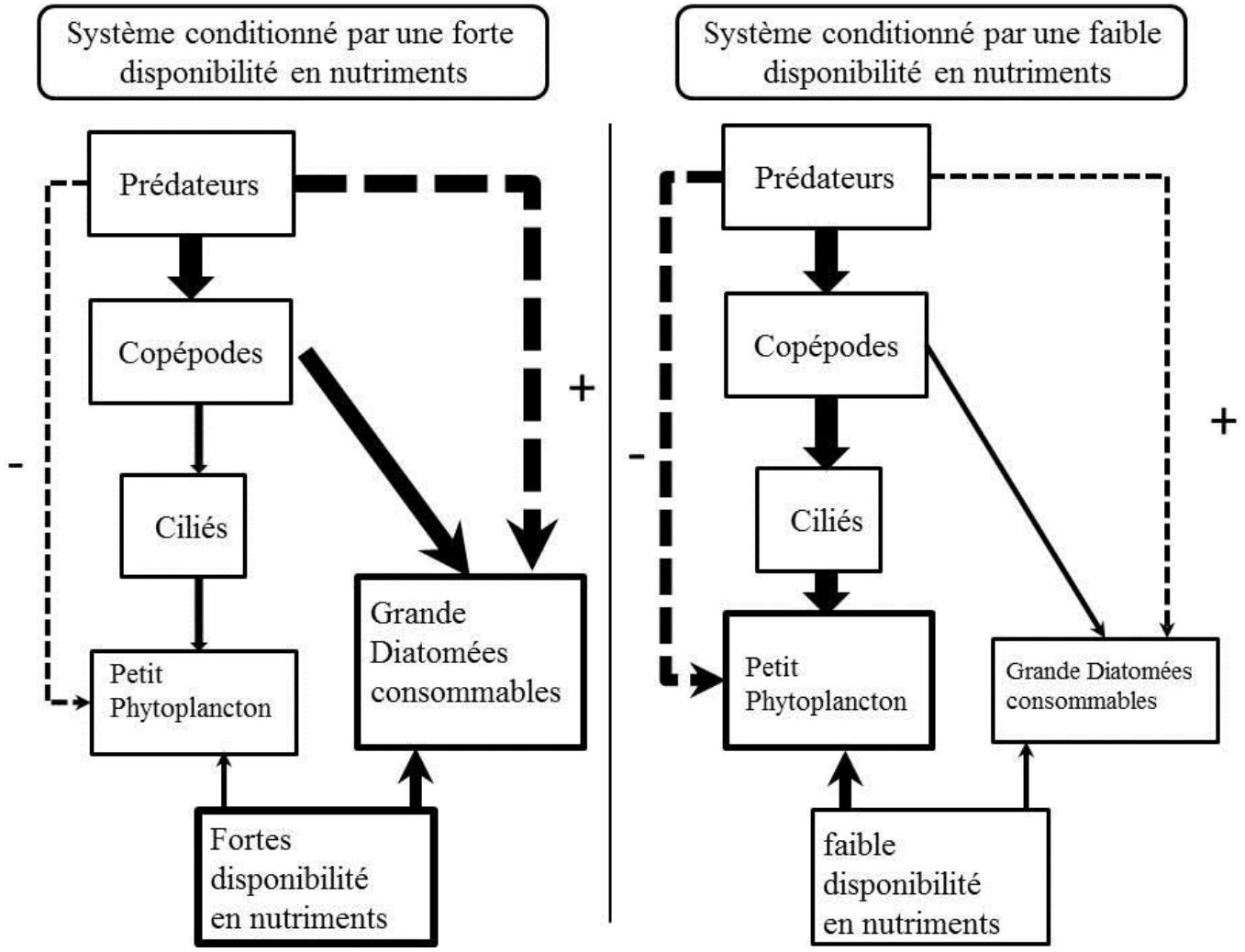


Figure I.4 : Vision schématique simplifiée de l'influence des conditions en nutriments sur les communautés de grosses (~10^5µm^3) et petites (<10^2 µm^3) cellules induisant différents transferts d'énergie à destination des niveaux trophiques supérieurs, et effets indirects des prédateurs sur la production primaire. Les flèches vers le bas (vers le haut) indiquent un effet direct négatif (positif). Les flèches pointillées précisent un effet indirect positif (+) ou négatif (-) sur la production primaire. La taille des flèches est proportionnelle à l'intensité de l'effet (Adapté de Stibor *et al.*, 2004)).

Parallèlement aux enjeux liés à la taille, certains auteurs ont souligné également l'importance de la nature taxonomique du phytoplancton, dans le conditionnement de la réponse trophique. Ainsi, des études produites au début des années 1990 ont montré que les diatomées pouvaient présenter un effet délétère sur la *fitness* des copépodes et en particulier sur le succès des pontes (Chaudron *et al*., 1996 ;Starr *et al.*, 1999 ; Miralto *et al*., 1999 ; Ianora *et al*., 2003 ; Li *et al*., 2008). Ces résultats, aujourd'hui connus sous le terme « paradoxe copépode-diatomée » (Ban *et al*., 1997), ont ainsi, défié le modèle simplifié du réseau « classique » reposant en particulier sur l'interaction diatomées-copépodes censé être le plus productif (Cushing, 1989). Deux hypothèses principales ont été avancées pour expliquer cette relation. La première envisage la faible valeur nutritionnelle des diatomées amenant ainsi des carences importantes pour les copépodes et induisant ainsi un plus faible rendement des pontes. La seconde hypothèse, s'est intéressée au caractère « toxique » émanant de certaines diatomées (Ianora *et al*., 2003) et en particulier lié à la production d'aldéhyde qui est supposée présenter une forme de toxicité (Miralto *et al.*, 1999).

En revanche, ces travaux ont contrasté avec des observations *in situ*, ne présentant aucune relation négative avec le succès des pontes de copépodes chez 12 régions marines dominées par les communautés en diatomées (Irigoien *et al.*, 2002). De même, aucune différence dans le succès des pontes chez le copépode *Eurytemora affinis* n'a été observé après modification d'une dominance des diatomées (*Chaetoceros* spp. ; *Skeletonema marinoi* et *Thalassiosira baltica*) vers des communautés de Dinophycées (*Biecheleria baltica*, *Gymnodinium corrolarium*) (Vehmaa *et al.*, 2012). Ces auteurs précisent cependant, que la production d'œufs est supérieure chez les copépodes ayant reçu un régime à base de Dinophycées, allant dans le sens d'une préférence trophique des copépodes pour le micro-zooplancton (ciliés et Dinophycées) (Kleppel *et al.*, 1993). Ces différences entre les résultats obtenus en laboratoire et ceux *in situ* semblent trouver leur origine dans la complexité des assemblages naturels (Vehmaa *et al*., 2012). Ainsi, en milieu naturel, les copépodes peuvent opérer leur prédation sur d'autres organismes comme les ciliés. En ce sens, l'absence de relation entre le succès des pontes de copépodes et les concentrations en diatomées pourrait être le reflet d'une stratégie d'évitement (Irigoien *et al*., 2002). D'autres auteurs critiquent également la vision simplifiée consistant à considérer les intéractions trophiques à travers le prisme « phyto et zooplancton » en omettant le caractère mixotrophe de certains organismes (Flynn *et al.*, 2013). La mixotrophie, qui caractérise les organismes capables d'autotrophie et d'hétérotrophie, est un trait largement répandu chez les protistes et tout particulièrement chez les Dinophycées (Jeong *et al.*, 2010 ; Hartmann *et al*., 2012). Dans la littérature, les organismes mixotrophes sont tour à tour associés soit au phytoplancton, soit au micro-zooplancton (20-200µm). Ces derniers peuvent alors être considérés à la fois au sein de la production primaire et secondaire (Mitra *et al.*, 2016). Par ailleurs, une récente étude de modélisation a précisé l'importance des organismes mixotrophes dans les flux de carbone le long du réseau trophique, en précisant que la mixotrophie améliore de près de 35% le transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs (Ward & Follows, 2016). Pourtant un manque de connaissance relatif au processus et au comportement de mixotrophie reste encore aujourd'hui important (Mitra & Flynn, 2010).

Ainsi, bien que les traits fonctionnels tels que la taille, présentent un réel intérêt dans la compréhension de la structure du réseau trophique, une récente méta-analyse portant sur 51 études réalisées à partir de données de terrain, soulignent que près de 78% d'entre elles, n'évaluent les interactions trophiques planctoniques qu'à travers le couple « phytoplancton-zooplancton » correspondant respectivement aux organismes autotrophes et hétérotrophes. Cette proportion diminue à 88% dans le cas des études réalisées à macro-échelle (Boyce *et al.*, 2015). Ces auteurs estiment ainsi que dans près de 80% des cas, il n'existe aucun lien direct entre les compartiments phytoplanctoniques et zooplanctoniques analysés, ce qui induit dés lors des problèmes dans l'interprétation des résultats. L'une des raisons demeure en lien avec les méthodes et les instruments de mesure les plus utilisés. Ainsi, l'abondance phytoplanctonique est aujourd'hui largement acquise à travers des mesures indirectes (chlorophylle *a*, couleur de l'eau…) issues de la télédétection qui permet une estimation de la production primaire sur d'importantes échelles spatiales et temporelles, particulièrement efficace pour le suivi des tendances à long-terme (McQuatters-Gollop *et al*., 2015). Cependant ces méthodes négligent la diversité morphologique et en taille des communautés en

regroupant plusieurs ordres de grandeur (entre 1 et 1000µm) (Boyce *et al.*, 2015). De même, l'utilisation de filets contraint un échantillonnage partiel des classes de taille du zooplancton. En ce sens, les filets les plus utilisés (200 et 330µm), induisent un sous échantillonnage du micro-zooplancton (20-200µm) pourtant considéré comme le plus important brouteur de phytoplancton, dont la consommation varie entre 60 et 75% de la production primaire journalière (Landry & Calbet, 2004). Ainsi, à l'instar des espèces du genre *Oithona* qui semble correspondre au métazoaire le plus abondant sur terre (Gallienne & Robbins, 2001), l'écologie des petits copépodes (<1mm), de leurs larves (*nauplii*) et leur rôle dans les interactions trophiques entre phyto et zooplancton reste très mal connu (Turner, 2004). Récemment un effort a été porté sur les traits fonctionnels chez différents genres de copépodes représentatifs de la mer Méditerranée (Benedetti *et al.*, 2015). Cette étude a permis de rendre compte de l'importante diversité de stratégies de prédation, de reproduction, et de régime alimentaire de ces derniers.

Ainsi au regard de l'intérêt des interactions trophiques régnant au sein du plancton sur la dynamique et les prévisions des systèmes marins, les connaissances actuelles s'avèrent largement insuffisantes (D'Alelio *et al*., 2016). Les exemples cités précédemment soulignent ainsi la nécessité d'une meilleure résolution taxonomique, pour étudier les interactions phyto- et zooplanctoniques, notamment en lien avec les forçages climatiques (Vehmaa *et al*., 2012).

- ***Dans cette optique, l'étude de la réponse de groupes fonctionnels zooplanctoniques aux modifications des communautés phytoplanctoniques a été réalisée au sein de nos travaux, permettant de souligner les affinités trophiques entre ces deux compartiments***.

Les forçages

Forçages climatiques

La variabilité du climat demeure l'un des vecteurs de perturbation des écosystèmes marins les plus importants, en influençant l'écologie de nombreuses espèces marines (McGowan *et al*., 1998 ; Bakun, 2010). La variabilité naturelle du climat trouve principalement son origine dans des phénomènes astronomiques (variation de l'excentricité de la terre, activité solaire …). A l'échelle des hémisphères, cette dernière est appréhendée à travers des indices des principaux modes climatiques tels que l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) ou encore l'Oscillation Austral/ El Ninõ (ENSO) opérant respectivement au sein de la région Nord-Atlantique et dans le Pacifique-Sud. L'implication de ces oscillations s'étend sur des échelles temporelles pluriannuelles voire décennales (Appenzeller *et al.*, 2000) et conditionne le climat de larges régions. Par exemple, en Europe, l'influence de la NAO est importante, puisqu'elle conditionne non seulement la température, le taux de précipitations, la vitesse et la nature des vents (Hurrel, 1995), mais également les caractéristiques des masses d'eau et donc les principaux courants marins (Alheit, 2009). Cette dernière est mesurée par la différence de pression atmosphérique entre l'anticyclone des Açores et la dépression Islandaise. Une forte NAO (phase positive) va conduire en une augmentation des vents d'ouest, induisant un hiver plus doux et pluvieux dans les régions nord de l'Europe, et plus froid et sec en Méditerranée, tandis qu'une phase négative de NAO, va aboutir à une inversion de ces caractéristiques (Appenzeller *et al.*, 2000 ; Lopez-Moreno *et al*., 2011). L'influence de la NAO sur les écosystèmes marins s'effectue principalement à travers les échanges de flux de chaleur entre l'atmosphère et l'océan contrôlant la température et les mélanges des couches supérieures (Alheit *et al.*, 2005).

Parallèlement, dans un contexte où les êtres humains dominent la planète (Vitousek *et al.*, 1997), caractérisant l'entrée du monde dans l'anthropocène (Barnosky *et al.*, 2014), cette variabilité climatique est également largement influencée par les activités anthropiques. Cette activité implique en premier lieu les émissions de gaz à effet de serre dans l'atmosphère tel que le CO_2 puisque ces effets sont multiples, omniprésents et portant sur des échelles spatiales globales et sur des échelles temporelles importantes (Doney *et al*., 2012). Le 4ème rapport du GIEC (groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat publié en 2007 (IPCC, 2007) puis le 5ème en 2014 (IPCC, 2014) ont précisé avec une quasi-certitude (~95%), le lien entre les émissions de CO_2 issues de l'activité humaine comme origine du réchauffement observé depuis le début de l'ère industriellle. Ces effets majeurs les plus directs demeurent l'augmentation de la température, dont les prédictions successives se sont montrées de plus en plus alarmantes (IPCC, 2014) et l'augmentation de l'acidité au sein des océans (Doney *et al*., 2009 ; IPCC, 2014).

L'acidification des océans est définie comme étant le processus augmentant l'acidité des eaux par absorption du CO_2 atmosphérique (Mostafa *et al.*, 2016). Une étude récente précise une diminution du pH des océans de près de 0,1 depuis l'ère préindustrielle, correspondant à une

augmentation de 26% de la concentration des ions H^+ (IPCC, 2014). L'une des conséquences les plus envisagées réside dans la diminution des stocks en carbonates (CO_3^{2-}) nécessaires à la survie d'un nombre important d'organismes possédant une structure calcaire tel que certains coraux, les coccolithophores ou encore certains mollusques gastéropodes (Hoffman *et al.*, 2010).

Concernant le réchauffement, parmi les 4 scénarios présentés dans ce dernier rapport, le plus pessimiste (RCP8.5) semble également le plus probable puisque correspondant à la tendance des émissions actuelles. L'objectif des « 2°C » envisagé au cours des accords de Paris ne semble accessible qu'à travers le scénario le plus ambitieux (RCP2.6), impliquant une réduction drastique des émissions en CO_2. Les conséquences prédites de ce réchauffement sont multiples, impliquant en premier lieu une augmentation de la température de surface des eaux (SST) (Bindoff *et al.*, 2007). Ainsi, et en dépit d'une grande variabilité spatiale, les eaux de surface ont montré également une augmentation de leur température constatée à diverses latitudes, avec une augmentation de la SST moyenne de 0,74 ± 0,18°c au cours du siècle précèdent, et prédisant une augmentation comprise entre 1,4° et 4° au cours de XXIème siècle (Trenberth & Ambenje., 2006) (Figure I.5).

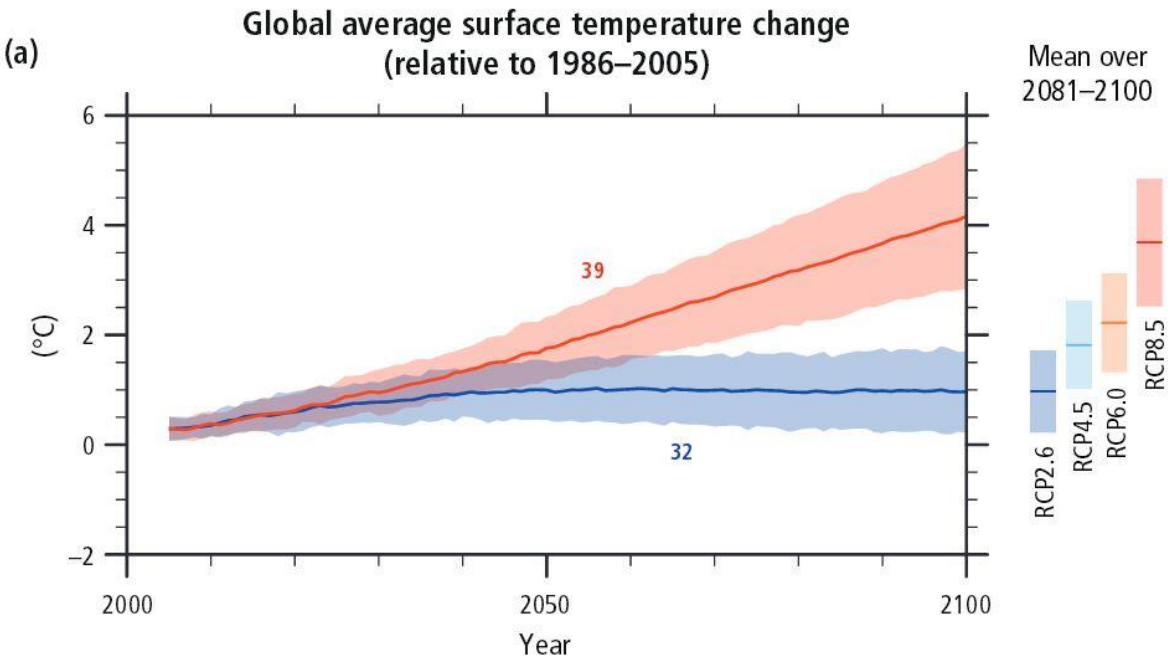


Figure I.5 : Projections de l'augmentation de la température de surface globale sur la période 2006-2100, et basées sur les changements observés entre 1986-2005, avec pour chaque scénario, l'incertitude (zone ombré) et la valeur moyenne (ligne centrale) d'après (IPCC, 2013).

Cette augmentation de la température présente d'importants effets directs et indirects sur la physiologie des organismes, influençant leur taux métabolique, leur taille, leur rendement photosynthétique et respiratoire, pouvant conduire à des changements aux niveaux des populations et des communautés (Doney *et al.*, 2012). Comme vu précédemment, les performances physiologiques définissent en premier lieu l'*optimum* d'une espèce

conditionnant sa *fitness* et sa tolérance au changement du milieu. Ce type de mécanisme peut conduire en une acclimatation ou une adaptation pour les espèces les plus tolérantes (plasticité phénotypique), et promouvoir la migration voire la disparition des espèces les plus sensibles au bénéfice d'espèces plus aptes (Parmesan *et al.*, 2006 ; Litchman *et al.*, 2012). L'augmentation de la température promeut également d'autres processus perturbateurs du milieu marin, tels que l'augmentation du niveau de la mer, l'augmentation de la stratification des océans, la fonte des glaciers, mais également une modification des précipitations et des vents, induisant à leur tour une altération de la circulation méridienne de retournement (Meridional Overtuning Circulation), et des upwellings côtiers (IPCC, 2014 ; Doney *et al.*, 2012 ; Bopp *et al.*, 2013 ; Barton *et al.*, 2016).

Les autres processus d'origines anthropiques

D'autres forçages anthropiques sans lien avec cette augmentation du CO_2 peuvent être cités tels que la surpêche ou les processus d'eutrophisation comme d'importants perturbateurs du milieu marin (Cloern *et al.*, 2016). Ces différents facteurs de stress induisent des perturbations modifiant la dynamique, la structure et la fonction des écosystèmes marins.

La surpêche

La surpêche a fait l'objet de nombreux rapports, depuis les années 1990 (Hilborn, 2007), faisant état de l'effondrement des stocks de poissons au cours du prochain siècle (Worms *et al.*, 2006). Elle demeure l'une des perturbations d'origine anthropique sur les zones côtières les plus anciennes ayant conduit à l'extinction de nombreux grands vertébrés (Jackson *et al.*, 2001).

En ce sens, une récente étude a estimé une augmentation de la surexploitation des stocks piscicoles entre 1950 et 2000, avec aujourd'hui un taux de capture au moins deux fois supérieur à celui conseillé pour maintenir la régénération de la ressource (Coll *et al*., 2008). Des résultats concernant le déclin de nombreuses espèces de poissons autrefois abondantes sont nombreux, parmi lesquelles le cas de la morue (*Gadus morhua*) en mer Baltique (Casini *et al*., 2008) du maquereaux (*Scomber scomber*) et du merlu européen (*Merluccius merluccius*) en Atlantique (Damalas *et al.*, 2015). Il a été montré que la surexploitation des hauts niveaux trophiques et la suppression des supers prédateurs affectait la biodiversité (Worms *et al.*, 2006) et conduisait à la restructuration du réseau par effet de cascade trophique (Scheffer *et al*., 2005 ; Casini *et al*., 2008). Par ailleurs, ce type de déstructuration augmente la sensibilité des systèmes côtiers aux autres perturbations (Jackson *et al*., 2001). Au sein de cette activité, on peut également citer, le chalutage des milieux benthiques qui participe à ces processus en dégradant les habitats benthiques et déstructurant la topographie (Thrush et Dayton, 2002).

Apports en nutriments et eutrophisation

L'enrichissement en nutriments représente l'un des forçages les plus importants des écosystèmes côtiers (Cloern *et al.*, 2016). En particulier les apports en nitrates (N) et phosphates (P) inorganiques provenant du lessivage des sols ou du rejet des eaux usées (Nixon 1995 ; Carpenter *et al*., 2005 ; Carstensen *et al.*, 2011). La plupart de ces apports ont pu être reliés aux activités agricoles (usage important d'intrants chimiques, production animale…) ou industrielles, et dont le transfert s'effectue par les eaux de ruissellement (Mee, 1992 ; Nixon, 1995). C'est pourquoi, les conséquences liées aux apports en nutriments se rencontrent préférentiellement au sein des régions côtières fortement urbanisées et accueillant une activité agricole soutenue sur le bassin versant (Howarth & Marino, 2006).

Ainsi, l'augmentation des apports en N au sein des rivières côtières des Etats-Unis a été estimée entre 5 et 14 fois au-dessus du niveau naturel (Jaworski *et al.*, 1997). Les phosphates ont pour leur part augmenté au sein des systèmes estuariens entre 2 et 6 fois depuis 1900 (Conley, 2000). De même une augmentation de la quantité en nutriments et en matière organique a été observée en mer Baltique au cours du XXème siècle (Larsson *et al.*, 1985). Cette dernière reçoit chaque année environ 1,36 Mt de N et 59 kt de P. Ces apports sont pourvus à travers les rivières (Stalnacke, 1996), mais également à travers les dépôts atmosphériques, qui ont également présenté une augmentation de leur concentration en nutriments inorganiques de 50 à 200% au cours des 50 dernières années (Paerl, 1997). Ainsi, certains auteurs suggèrent une augmentation par 3 des concentrations en N et P dissous au sein des fleuves mondiaux entre 1960 et 1990 (Ludwig *et al.*, 2010).

Cet enrichissement en nutriments peut conduire à la mise en place d'un processus d'eutrophisation. Largement influencées par les avancées en limnologie, pour qui les questions liées à l'eutrophisation ont suscité un intérêt pionnier à partir des années 1960 (Cloern *et al*., 2001), les premières définitions le décrivait comme *« un processus d'augmentation de l'enrichissement organique d'un écosystème, généralement à travers une augmentation des apports en nutriments* » (Nixon, 1995). Cette augmentation de biomasse impliquait également pour conséquence la mise en place de conditions hypoxiques provoquées à la suite de la dégradation aérobie de cette matière organique (Harding & Perry, 1997)

Toutefois, bien que des exemples de lien entre les apports en nutriments et conditions d'hypoxie à travers l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique existent en milieu marin (Cartensen, *et al.*, 2014), cette relation linéaire s'avère largement moins répandue qu'en milieu dulçaquicole (Borum, 1996). Par ailleurs, il a été montré que ces phénomènes d'hypoxie peuvent être attribués à une réduction de la solubilité de l'oxygène causée par le réchauffement global (Keeling *et al*., 2010) ou être également liés à la stratification des eaux et à la courantologie (Conley *et al*., 2002 ; Cartensen *et al*., 2014).

Ainsi, l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique n'est pourtant pas une conséquence obligatoire liée à un enrichissement en nutriments**.** Au cours de la dernière décennie, de plus en plus d'études ont fait état de floraisons d'espèces phytoplanctoniques potentiellement

toxiques dont certains cas de marées rouges au sein d'écosystèmes côtiers, reconnus sous l'appellation de HAB (« Harmful Algal Bloom ») (Smayda *et al*., 2008). Bien que l'origine de ces phénomènes demeure multiple (eaux de ballasts, changements du climat…) (Smayda & Reynolds, 2001), son lien avec l'enrichissement anthropique en nutriments du milieu est de plus en plus évoqué (Anderson *et al.*, 2002 ; Smayda *et al.*, 2008 ; Heisler *et al.*, 2008).

Par-delà l'enrichissement quantitatif en nutriments, certains auteurs ont soupçonné l'importance de la composition de ces derniers sur les changements de communautés (Cloern *et al*., 2001; Smayda *et al*., 2008), liée à la variabilité physiologique des espèces phytoplanctoniques impliquant de nombreuses stratégies dans l'utilisation des nutriments (Anderson *et al.*, 2002 ; Heisler *et al*., 2008). Par exemple les diatomées présentent une sensibilité accrue aux fluctuations de la silice, nécessaire pour la constitution de leur frustule (Anderson *et al.*, 2002). En ce sens, il a été observé que les diatomées prolifèrent au sein d'un environnement décrivant un rapport N/Si =1 (Redfield *et al.* 1963). Une diminution de ce rapport favoriserait la dominance d'espèces non diatomées nécessitant de plus faibles valeurs de Si (Officer & Ryther 1980 ; Conley *et al*. 1993). Ainsi, de nombreuses études ont identifié un changement de communauté au bénéfice des flagellés, lié à une réduction en silicate ou à la suite d'importants apports anthropiques (principalement en N et P) (Weber & Deutch., 2010 ; Martiny et *al.*, 2014). Par exemple, une importante restriction des apports en silicates à la suite de la création d'un barrage sur le Danube au début des années 1970, a été observée en Méditerranée, induisant une diminution du rapport Si/N de 42 à 4,8. Cette modification du rapport Si/N a ainsi conduit à un changement des communautés phytoplanctoniques dominées par les diatomées vers des espèces non siliceuses (Dinophycées et cocolithophoridées) (Karydis et Kitsiou, 2012). Par ailleurs, reposant sur des études en mésocosmes, certains auteurs ont précisé un seuil de concentration en silicates permettant la subsistance de la domination des diatomées (Egg & Aksnes, 1992 ; Fouillaron *et al*., 2007).

Indépendamment de la concentration en Si, d'autres études ont également souligné l'influence du rapport N/P sur la modification des communautés. Ainsi, vers la fin des années 1980 une diminution de rapport N/P (passant de 20/1 à 10/1) a également conduit à un changement des diatomées vers les Dinophycées dans la zone portuaire de Hong-Kong (Hodgkiss & Ho, 1997). Ces changements de communautés ont pu être reliés à des modifications de l'intensité et de la durée des blooms et dont certains ont présenté un caractère toxique. L'un des exemples, de ces évènements de HAB correspond à l'augmentation des floraisons de flagellés du genre *Phaeocystis* spp. au sein de la mer de Wadden. Cette augmentation a pu être reliée à une diminution du rapport N/P inférieure à la valeur critique de 16 (Riegman *et al*., 1993).

Par ailleurs, certains auteurs ont étendu ces observations aux apports en nutriments organiques. Ainsi, dans la baie de Cheasapeake (Ouest Atlantique), l'augmentation de la concentration en urée (N organique) liée à l'utilisation d'engrais, a été identifiée comme moteur d'importants blooms de l'espèce de Dinophycée (*Prorocentrum minimum*), présentant une toxicité potentielle (Glibert *et al.*, 2001). Cette dernière étude a par ailleurs, mis en perspective le déclenchement de ces blooms avec un important rapport en carbone organique dissous (DOC/DON). Ces observations sur le terrain de l'influence de la matière organique

sur les organismes ont pu être validées au sein de mésocosmes. En ce sens, il a été montré que la croissance de certaines Dinophycées potentiellement toxiques tel que *Alexandrium minutum* (Fagerberg *et al.*, 2009), *Alexandrium Tamasense* (Gagnon *et al.*, 2005) ou *Prorocentrum minitum* (Heil, 2005), était stimulée par l'ajout de matière organique dissoute.

- ***Les régions côtières marines sont directement soumises à ces différents types de perturbations. En ce sens, leur étude est aujourd'hui nécessaire pour permettre de mieux appréhender les changements futurs.***

Les conséquences du forçage

L'ensemble de ces forçages d'origine naturelle ou anthropique et leurs effets présentent des interactions fortes (Feyrer *et al.*, 2015). L'intrication de ces processus peut aboutir à des effets cumulatifs, synergiques ou antagonistes (Crain *et al.*, 2008), ce qui rend laborieux l'attribution de changements observés au sein des écosystèmes à un unique moteur (Parmesan *et al*., 2006 ; Conversi *et al*., 2014). De plus, en raison de la grande variabilité de traits biologiques caractérisant les stratégies d'histoires de vie des espèces, l'impact de ces forçages sur les écosystèmes planctoniques dévoilent un nombre important de situations. L'usage des séries temporelles à long-terme est aujourd'hui considéré comme le meilleur moyen d'isoler les signaux de faible fréquence, relatifs au réchauffement graduel du climat (Doney *et al.*, 2012 ; Boyce *et al.*, 2010a).

Les conséquences du réchauffement climatique

Ainsi une tendance sur le long terme de la biomasse phytoplanctonique, de la biogéographie et de la phénologie de certains groupes planctoniques observés à l'échelle globale a pu être présentée comme conséquence du réchauffement climatique.

Modifications de la biomasse et de la composition phytoplanctonique

Dans un article publié dans la revue *Nature*, Boyce *et al.* (2010a) ont suggéré une perte alarmante de prêt de 1% de la biomasse phytoplanctonique par année, liée à une modification majeure dans la circulation océanique et d'une stratification accrue des eaux océaniques. Cette tendance à la diminution de la production primaire globale, a confirmé celle observée par mesure de couleur de l'eau au cours de la décennie 2000 (Behrenfeld *et al.*, 2006). Cette publication reçu un accueil mitigé de la part de la communauté scientifique qui souleva plusieurs biais méthodologiques chez les travaux de Boyce et son équipe (Mackas, 2011 ; Rykaczewski & Dunne, 2011). Par ailleurs certains contradicteurs ont présenté des tendances issues de plusieurs séries temporelles suggérant une augmentation de la biomasse phytoplanctonique au cours du XXéme siècle (McQuatters-Gollop *et al* ., 2011 ; Saba *et al*., 2010). Boyce et son équipe ont par la suite confirmé leurs conclusions, en précisant une grande variabilité spatiale dans les tendances observées (Boyce *et al*., 2010b ; Boyce *et al*., 2014). Toutefois, l'absence de consensus sur le sujet témoigne de la difficulté de prédire l'évolution globale de systèmes complexes largement influencés par les conditions régionales. En effet, un même processus affecte de manière différente la production primaire à travers l'apport en nutriments. Ainsi dans les zones tropicales et de moyennes latitudes, où l'oligotrophie limite la production primaire, le réchauffement des eaux va accentuer la stratification thermique et ainsi limiter les apports en nutriments dont le principal mécanisme réside dans les mélanges verticaux (Doney, 2006). A l'inverse, dans les régions situées à hautes latitudes, les intenses mélanges verticaux entrainent les organismes phytoplanctoniques à des profondeurs importantes rendant limitants les apports en lumière. Chez ces dernières, la réduction des mélanges résultant du réchauffement des eaux et des apports en eaux douces, vont permettre d'accroitre la productivité des organismes phytoplanctoniques (Figure I.6).

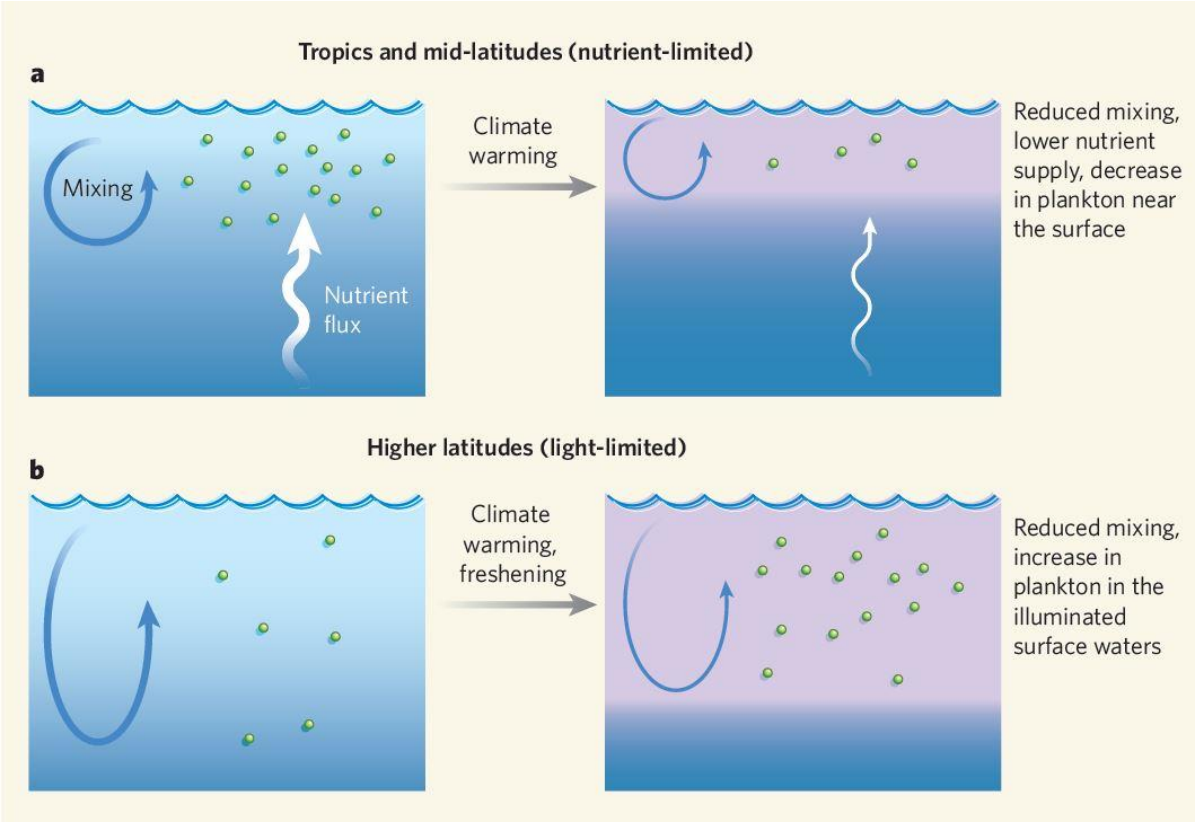


Figure I.6 : Prédiction des effets de l'augmentation de la température de surface des océans sur le phytoplancton. a) Au sein des zones situées à faible latitude, le développement phytoplanctonique est typiquement limité en nutriments. Ainsi, l'augmentation de la température entraînant une augmentation de la stratification thermique, aboutirait à une limitation en nutriments et donc en un affaiblissement de la production phytoplanctonique. b) Chez les hautes latitudes au sein desquels la lumière demeure limitante, cette particularité conduirait en une réponse inverse. Ainsi, dans ce cas de figure, la réduction des mélanges liée à l'augmentation de la température conduirait en une concentration du phytoplancton dans les couches de surfaces où la lumière est d'avantage disponible, induisant ainsi en une augmentation de la production phytoplanctonique. Repris de Doney (2006).

Modifications de la distribution spatiale

La migration de population d'espèces tempérées vers de plus hautes latitudes a également été présentée comme conséquence de l'augmentation de la température (Parmesan *et al.*, 2006). Une étude réalisée sur environ 1600 espèces appartenant à différents groupes fonctionnels et taxonomiques incluant les mammifères et les oiseaux, a précisé une modification de la distribution spatiale chez près de 60% d'entre elles, observée aux cours des 20 à 140 dernières années (Parmesan & Yohe, 2003). Cet effet est conditionné par l'*optimum* de température des espèces, définissant la niche écologique réalisée c'est-à-dire l'intervalle thermique permettant un taux de croissance positive, trait particulièrement important chez les espèces ectothermes (Thomas *et al.*, 2012). Il a été montré que cette variation de la biogéographie concernait également les organismes planctoniques et en particulier le phytoplancton.

Ainsi, une étude récente a observé entre 1951 et 2000 en Atlantique-Nord, un décalage vers le nord estimé à un taux médian de 12,9 km.décennie^{-1}, du cœur de la niche écologique réalisée chez près de 80% des 87 taxons de diatomées et Dinophycées analysés (Barton *et al.*,

2016). Cette migration reste cohérente avec l'augmentation de la température observée. Par ailleurs, ces auteurs soulignent également une seconde migration plus importante vers l'est dont les causes résultent de l'association de plusieurs processus. Cette dernière, observée chez près de 90% de taxons étudiés, fut estimée à 42,7 km.dec^{-1}. Même si les taux de diatomées et de Dinophycées concernés par cette migration sont identiques (~65%), les auteurs soulignent un taux plus important chez les secondes (8,5 et 20,9 km.dec^{-1}, respectivement). Il a, par exemple, été montré que plusieurs espèces appartenant au genre *Ceratium*, participant activement à la production primaire aux sein des eaux tropicales et tempérées, présentent un élargissement de leur aire de répartition (Hays *et al.*, 2005). Ces résultats sont cohérents avec des prédictions antérieures basées sur la modélisation de la niche écologique réalisée des espèces, ayant également suggérées une sensibilité plus importante des espèces tropicales (Thomas *et al.*, 2012). La modification de la biogéographie d'organismes zooplanctoniques a également fait l'objet de rapports. Par exemple, en Atlantique Nord, une extension vers le nord de l'occurrence d'espèces de copépodes tempérées, de plus de 10° de latitude, s'est accompagnée d'une diminution du nombre d'espèces d'eaux froides, au cours de la seconde moitié du XXème siècle (Beaugrand *et al.*, 2002). En Méditerranée, plusieurs études font état de l'augmentation de l'aire de répartition d'espèces de copépodes initialement associées à des eaux chaudes (régions sud Méditerranéennes) et retrouvées au nord du bassin nord-ouest Méditerranéen (mer Ligure) (Bianchi & Morri, 1993).

Changements dans la phénologie

Une des autres conséquences largement reportée dans la littérature et associée aux changements climatiques globaux se retrouve dans l'altération de la phénologie des espèces. La phénologie se définie comme l'étude des phénomènes naturels périodiques en lien avec le cycle de vie des organismes (Ji *et al*., 2010). En ce sens, la variabilité phénologique représente une différence dans la répétabilité du motif saisonnier.

Une étude estime que sur près de 1600 espèces, environ 59% ont montré un changement de leur phénologie ou de leur distribution au cours des 20 dernières années (Parmesan & Yohe, 2003). Là encore, le plancton n'échappe pas à cette tendance. L'un des points cruciaux demeure le timing des efflorescences saisonnières nommées « blooms », à partir duquel va découler une succession d'espèces phytoplanctoniques et de prédateurs (Edwards & Richardson, 2004). Comme vu précédemment, ces phénomènes et leur déclenchement sont étroitement liés aux conditions du milieu (Margalef, 1978 ; Edwards & Richardson, 2004 ; Lewandowska & Sommer, 2010 ; Kahru *et al*., 2011).

Basé sur des mesures de la chlorophylle *a*, effectuées entre 1997 et 2009, une étude précise ainsi une tendance significative de 11% de la précocité des blooms phytoplanctoniques au sein de régions arctiques (Khadru *et al.*, 2011). Une précocité des blooms a également été identifiée au sein des zones boréales et du Pacifique Nord, tandis que l'Atlantique Nord a présenté une tendance à l'émergence de blooms plus tardifs. D'autres auteurs ont également évalué une modification du déclenchement des blooms printaniers en Atlantique Nord, en lien avec le changement de phase de la NAO (Zhai *et al.*, 2013).

Toutefois, le niveau de la réponse est dépendant de la communauté observée. Ainsi, en mer du Nord, Edwards et Richardson (2004) ont observé entre 1958-1980 et 1981-2002 une modification dans le timing du cycle annuel chez la majorité des Dinophycées et chez le zooplancton (méroplancton, copépodes et flagellés) mais aucune chez les communautés de diatomées. La mise en place d'une stratification thermique anticipée, a été citée comme probable responsable de cette précocité. Cette différence argumente dans le sens de la différence de traits écologiques discriminant les communautés. Par exemple, les Dinophycées présentent une forte dépendance à la température (Ji *et al*., 2010).

Ce type de modification dans le timing de production des différents organismes peut aboutir à une altération du réseau trophique, à travers la désynchronisation du cycle de la ressource et celui de ses consommateurs, précipitant ainsi le déclin de ces derniers. Par exemple, le déclin des larves de morues (*Gadus morhua*) en mer du Nord, pourrait également trouver son origine dans la précocité des copépodes, observée depuis plusieurs décennies qui a pu être corrélée à la température (Beaugrand *et al*., 2003).

Les changements de régimes

Par-delà les effets pouvant être attribués au seul réchauffement global, de nombreuses études ont fait état de changements brutaux observés au sein des écosystèmes, les modifiant d'un état stable vers un autre dit « alternatif », et connus sous l'appellation de changement de régime (*«regime shift »*) (Conversi *et al.*, 2014).

Bien qu'aucune définition ne fasse actuellement consensus (Steele *et al.*, 2004), certains les désignent comme des « *changements dramatiques, et abrupts de la structure des communautés persistant dans le temps et incluant des espèces structurales clés* » (Conversi *et al.*, 2014). Cette définition a le mérite de ne pas inclure un lien obligatoire avec le forçage climatique comme ça a pu être le cas au sein de précédentes publications (deYoung *et al*., 2004), puisque des changements de régime peuvent survenir sous les effets d'un grand nombre de perturbations différentes (Rocha *et al.*, 2016). D'autres auteurs y intègrent une influence sur de grandes échelles spatiales (deYoung *et al*., 2004) et sur de « multiples niveaux trophiques » (deYoung *et al*. 2004 ; Cury & Shannon, 2004).

Issue de travaux théoriques, une typologie des différents types de changements de régime induits par un stress extérieur a été réalisée (Scheffer *et al*., 2001 ; Scheffer & Carpenter, 2003 ; Hughes *et al.*, 2013) (Figure I.7). La réponse peut alors être linéaire, ou abrupte lorsque le changement s'effectue de manière brutale au-delà d'une valeur seuil, parfois nommée « niveau critique » ou « point de changement » (Friberg *et al*., 2011). Un troisième cas concerne la présence d'une hystérésis, qui décrit la propriété du système à conserver un état, même après cessation de la cause qui en est à l'origine. On parlera dés lors de « changement discontinu ». Ce dernier, se caractérise par une trajectoire différente de la variable observée, si le stress est croissant ou décroissant, faisant intervenir deux valeurs seuils différentes (Conversi *et al*., 2014).

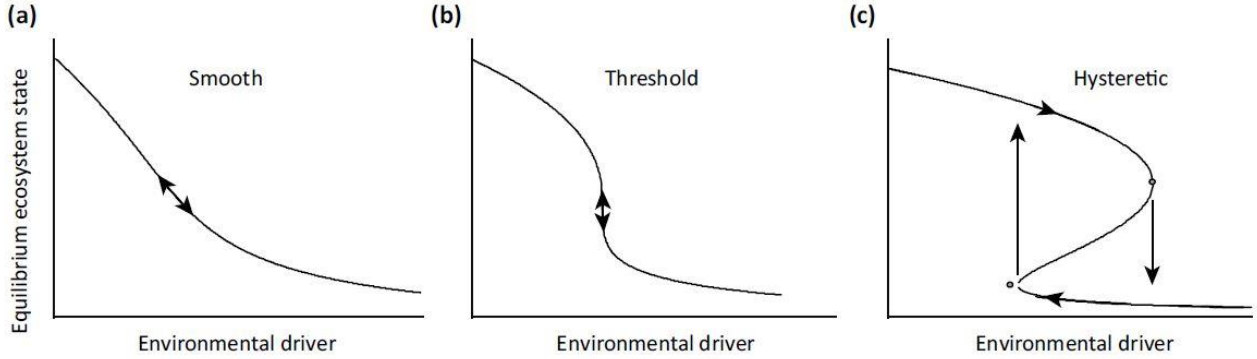


Figure I.7 : Trois différentes réponses d'un écosystème lors de l'accentuation d'un stress : réponse progressive et linéaire (a), réponse abrupte lorsque la condition s'approche du point critique (b), ou pouvant présenter plusieurs états stables et deux seuils sur un même intervalle de condition (hystérésis) (c). Repris de Hughes *et al*., (2013).

L'importance des potentiels effets écologiques et économiques que ce type de mécanisme peut occasionner, est aujourd'hui devenue un sujet central au cœur des problématiques de gestion du milieu marin (Levin *et al*., 2009). Cet intérêt a eu pour conséquence, l'augmentation des études visant à comprendre les mécanismes, l'identification, et la prédictibilité de ce type de phénomènes. L'augmentation par 12 du nombre de publications sur le sujet entre 1999 à 2006 en est la plus claire manifestation (Andersen *et al*., 2009). Toutefois, leur prédictibilité reste et demeure très complexe puisqu'elle implique de nombreuses causes d'origine naturelle et anthropique, dont les influences sont difficiles à séparer (deYoung *et al*., 2008 ; Peters *et al*., 2007). Cependant, parce qu'ils représentent des facteurs clés contrôlant la croissance phytoplanctonique, l'apport en nutriments, la température et la lumière, sont considérés comme les plus importants moteurs de ces changements (Karydis & Kitsiou, 2012).

Ainsi, depuis quelques années, le nombre de rapports faisant état de changement de régime chez les écosystèmes marins ne cesse d'augmenter dans des régions très diverses, et en particulier sur la période 1970-1990 (Megrey *et al*., 2009 ; Beaugrand *et al*., 2014). Les principales origines demeurent en lien avec un forçage hydro-climatique du milieu, lui-même conditionné par un changement de phase d'indicateur de variabilité du climat tel que la NAO (Reid & Edwards 2001 ; Reid *et al*, 2003 ; Beaugrand & Reid 2003 ; Alheit *et al*., 2005 ; Conversi *et al*., 2010) ou de l'Oscillation Décennale du Pacifique (PDO) (Hare & Mantua, 2000 ; Mackas *et al*., 2007), influençant les conditions trophiques du milieu.

D'autres soulignent également l'effet combiné de ces forçages climatiques, de la surpêche et du réchauffement comme origine de la diminution des stocks de morues (*Gadus morhua*), au bénéfice de petits clupéidés tels que le sprat (*Sprattus sprattus*), observée en mer Baltique à partir de fin 1980 (Möllmann & Dieckmann, 2012). Enfin, d'autres encore mettent en évidence l'implication de processus d'eutrophisation dans un changement de régime du système (Karydis & Kitsiou, 2012).

La plupart de ces études se basent sur des modifications importantes du macro-zooplancton ou chez des communautés de poissons à forte valeur commerciale (Beaugrand *et al.,* 2014 ; Alheit *et al.,* 2005). Toutefois, le rôle des premiers niveaux trophiques (modifications de communautés du phytoplancton et du micro-zooplancton) est souvent négligé dans les processus de changement de régime. Pourtant il semble que celui-ci soit fondamental pour mieux comprendre et prédire ces changements catastrophiques. Par exemple, Uye (1994) a observé une modification des communautés de copépodes au profit des copépodes de petite taille (*Oithona davisae*) à la suite d'une intensification de l'eutrophisation de la baie de Tokyo, pourtant dominée par les copépodes de grande taille 40 ans auparavant (*Acartia omorii*, *Paracalanus* spp.). Ce changement qui a conduit au déclin des poissons planctonivores au profit de plancton gélatineux, a pu être imputé à la différence de nature de la composition phytoplanctonique qui régnait au sein des deux systèmes.

- ***Les travaux engagés dans cette thèse, se sont focalisés sur l'évolution interannuelle des communautés du micro-phytoplancton et du micro- et méso-zooplancton dans l'idée d'appréhender de potentiels changements liés à la modification des conditions du milieu.***

La Méditerranée

Généralités et intérêts

Comme sa racine étymologique le suggère, la mer Méditerranée (littéralement « au milieu des terres ») est l'une des plus grandes mers intercontinentales semi-fermée du monde ; Cette dernière se caractérise par une ouverture à l'ouest sur l'océan Atlantique par le Détroit de Gibraltar et au sud par le canal de Suez (Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Sa superficie, d'environ 3M de km^2 (sans la superficie de la mer Noire), est communément subdivisée en deux bassins, l'occidental et l'oriental séparés par le seuil siculo-tunisien. Cette formation géomorphologique peu profonde fait office de véritable barrière physique, entraînant une isolation relative des écosystèmes propres aux deux bassins (Durrieu de Madron *et al.*, 2011).

Les concentrations en nutriments et en chlorophylle *a* mesurées, rangent la Méditerranée parmi les bassins oligotrophes, voire ultra-oligotrophes (Siokou-Frangou *et al.*, 2011). Toutefois cette oligotrophie n'est pas spatialement uniforme et présente un gradient prononcé de décroissance de la concentration en chlorophylle *a*, orienté ouest-est (d'Ortenzio & Ribera d'Alcalà, 2009 ; Siokou-Frangou *et al.*, 2011) (Figure I.8).

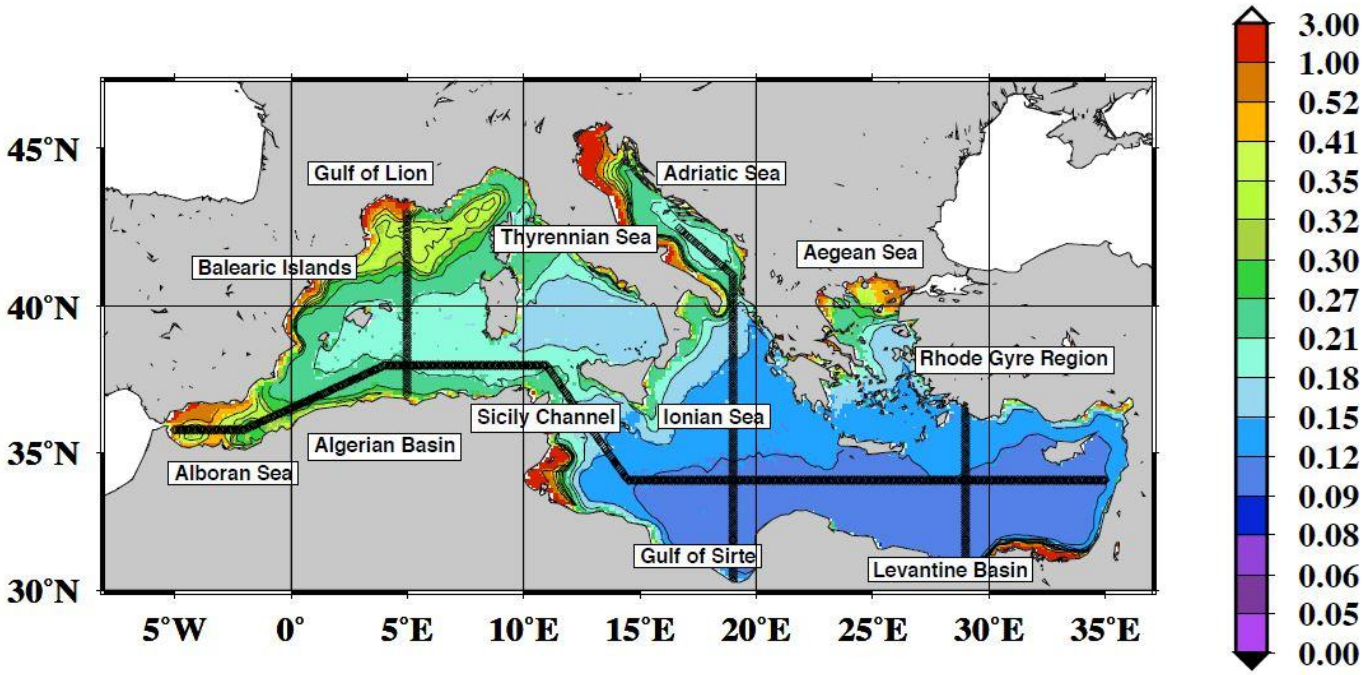


Figure I.8 : Climatologie des concentrations moyennes en chlorophylle *a* de surface (mg/m^3) basée sur 10 années de données de couleur de l'eau (1997-2007). (repris d'Ortenzio & Ribera d'Alcalà, (2009)).

La région méditerranéenne correspond à l'un des 25 « hotspot » de diversité les plus importants du monde, caractérisée par l'un des plus forts niveaux d'endémisme (près de 25% des espèces). De plus, elle accueille un taux compris entre 4% à 18% de la diversité marine mondiale repartie sur 0,8% de la surface marine globale (Lopez-Moreno *et al.*, 2011 ; Durrieu de Madron *et al.*, 2011). Désignée historiquement comme le berceau de la civilisation

occidentale, la sédentarisation des populations humaines autour du bassin méditerranéen est très ancienne (Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Au cours du dernier siècle, la démographie des régions côtières méditerranéennes a connu une augmentation importante. Aujourd'hui près de 150 M de personnes vivent sur le pourtour méditerranéen (FAO, 2014), faisant peser une pression anthropique de plus en plus importante sur les écosystèmes marins (Durrieu de Madron *et al.*, 2011).

La situation semi-fermée du bassin méditerranéen, limitant considérablement les échanges avec l'océan, associée à un climat favorisant une évaporation importante et une faible pluviométrie, accroît le déséquilibre entre les gains d'eaux douces, liés aux précipitations, et leurs pertes (Siokou-Frangou *et al*., 2010). Ce déficit a été estimé à environ 0,9 m.année^{-1} (Bethoux *et al.*, 2002). Cette caractéristique définissant les bassins de concentration entraîne une circulation générale thermo-haline de type anti-estuarienne, où l'apport des eaux atlantiques moins denses viennent compenser la perte des eaux salées, créant ainsi une circulation de surface dominante orientée ouest-est localisée au sud du bassin et une circulation des eaux intermédiaires orientée est-ouest localisée au nord.

Les processus hydrodynamiques qui la caractérisent (circulation thermohaline, processus de formation d'eaux profondes…), ont conduit certains auteurs à caractériser la Méditerranée d'océan miniature (Béthoux *et al.*, 1999). Par ailleurs, sa situation géomorphologique associée au faible temps de résidence des masses d'eau comparé à celui d'un océan (~70 ans), la rendent plus sensible aux fluctuations de l'environnement (Durrieu de Madron *et al.*, 2011) et en particulier à l'eutrophisation (Karydis & Kitsiou, 2012). En ce sens, elle représente un atout important dans la compréhension et le suivi des changements et des perturbations agissant au sein d'une grande variété de régions océaniques.

Variabilité climatique et impacts anthropiques en Méditerranée

Dans son dernier rapport portant sur le climat, le GIEC a considéré la région méditerranéenne comme un « hotspot » climatique, caractérisant les régions présentant les réponses les plus fortes et robustes face au changement global (IPCC, 2013). En ce sens, il semble que l'augmentation de la SST soit plus marquée en Méditerranée en comparaison de la moyenne mondiale et en particulier durant les étés (Magnan *et al.*, 2009). Récemment, une augmentation annuelle moyenne de la SST oscillant entre 0,24°C et 0,51°C par décennie a été identifiée depuis 1982, et des prévisions allant jusqu'à une augmentation de 2,6°C pour le siècle en cours ont été présentées (Shaltout & Omstedt, 2014).

Les précipitations des régions méditerranéennes pourraient également être impactées par les changements globaux (IPCC, 2013) (Figure I.9). Même si ces prédictions restent encore sujet à controverse, le dernier rapport du GIEC précise que la fréquence et l'intensité des évènements de sècheresse sont susceptibles d'augmenter en Méditerranée, avec paradoxalement une recrudescence des évènements de pluies extrêmes (IPCC, 2013 ; Giorgi & Lionello, 2008). En ce sens, certains scénarios prévoient une diminution des précipitations de -4% à -27% (pour les régions nord et sud, respectivement), d'ici la fin du siècle (Magnan *et al*., 2009 ; Travers *et al*., 2010). Une nouvelle fois, ces prédictions sont supportées par des tendances observées. Ainsi, les évènements de pluies torrentielles auraient augmenté d'un facteur 4 entre 1951 et 1995 autour du bassin occidental (Italie et Espagne) mais pas dans le bassin oriental (Chypre et Israël). Le tout associé à une diminution des précipitations moyennes (Alpert *et al*., 2002).

De même, une tendance significative de la réduction des précipitations annuelles totales a été observée sur la majorité des régions méditerranéennes entre 1901 et 2009 (Philandras *et al*., 2011). Toutefois, il a été montré que les précipitations et la SST suivaient une variabilité décennale largement influencée par la NAO et l'AMO (Xoplaki *et al*., 2004 ; Mariotti *et al*., 2012), augmentant ainsi la confusion entre processus naturels et ceux d'origine anthropique.

Ces changements vont influer sur les processus de surface tels que la stratification thermique, la profondeur de la couche de mélange ou la formation d'eaux denses, perturbant ainsi l'apport de nutriments dans la couche euphotique et sa stœchiométrie (Durrieu de Madron *et al*., 2011). Les projections climatiques suggèrent par ailleurs une diminution de la fréquence et de l'intensité des processus de formation de ces eaux denses, impactant de ce fait l'export de carbone dans les eaux profondes, et la fertilisation des eaux de surfaces. (Auger *et al*., 2014). En ce sens, l'un des scénarios présente ainsi une tendance vers une oligotrophie prononcée, pouvant induire des changements vers des communautés présentant des conditions de subsistance en nutriments plus faibles (Barale *et al*., 2008 ; Durrieu de Madron *et al*., 2011).

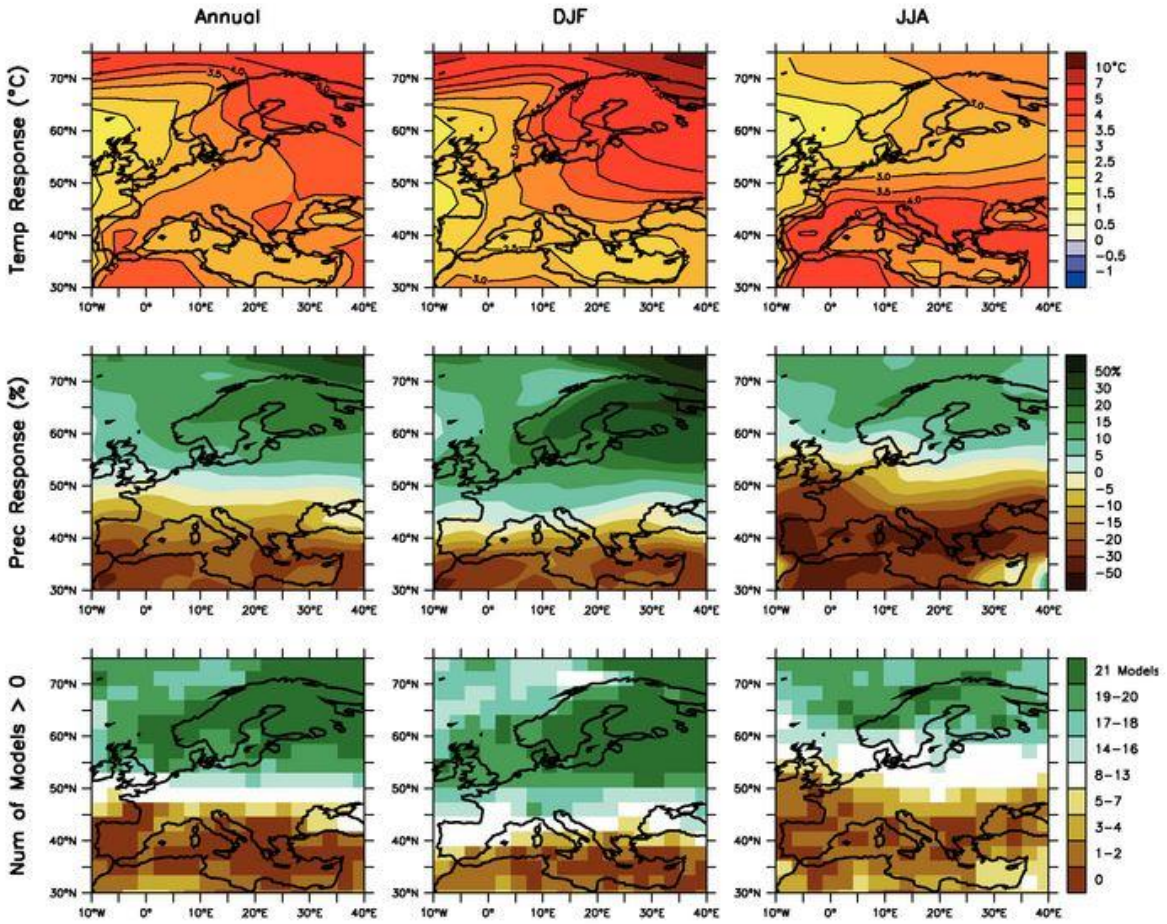


Figure I.9 : Prévisions des anomalies annuelles (colonne de gauche), des mois d'hiver (colonne centrale), et des mois d'été (colonne de droite) de la température et des précipitations en Méditerranée (scénario A1B). Cette prévision est basée sur les différences entre les observations de la période 1980 et 1999 comparées aux prévisions de la période 2080-2099, issues de 21 modèles. La ligne inférieure correspond au nombre de modèles ayant précisé cette prévision (IPCC, 2007).

Anthropisation en Méditerranée

Tandis que plusieurs études ont montré que le bassin méditerranéen présentait une bonne qualité des eaux (UNEP/FAO/WHO, 1996 ; Krom *et al.*, 2010). Les régions du nord du bassin méditerranéen, qui concentrent une grande partie du ruissellement, sont particulièrement touchées par les processus d'eutrophisation (Karydis & Kitsiou, 2012). Ceci s'explique par la présence de nombreux cours d'eau, dont le Rhône est le plus grand représentant (en moyenne 1700 $m^3.s^{-1}$). Par exemple, il a été montré que ces cours d'eau jouaient également un rôle significatif dans la fertilisation des écosystèmes côtiers à l'échelle locale (Estrada *et al.*, 1966). Par exemple, le flux charrié au milieu marin par le Rhône a été estimé à 76.10^3 et $8,4.10^3$ tonnes.ans^{-1}, respectivement pour l'azote et le phosphore (Coste *et al.*, 1985). Ainsi certains auteurs estiment à près de 50% la quantité de production primaire attribuée aux apports terrigènes dans le Golfe du Lion (Moutin *et al.*, 1999). Influence d'autant plus importante que le Courant Nord semble faire office de barrière, isolant les régions côtières des influences du large (Qiu *et al.*, 2010 ; Poulain *et al.*, 2010). D'autres auteurs précisent également l'importance des apports en nutriments d'origine atmosphérique et notamment des apports d'origine Saharienne (Guerzoni *et al.*, 1999). D'après ces derniers, les apports en nitrates et phosphates issus de ce transport sont comparables à ceux fournis par les cours d'eau. Toutefois, leurs effets sur la production semblent négligeables en comparaison des processus de méso-échelle, excepté au sein des zones oligotrophes stables et durant les périodes de stratification.

Les apports en nitrate et phosphate liés aux activités humaines, ont présenté une augmentation de 0.5% par an depuis les années 60 (Bethoux *et al.*, 2002). Toutefois, à la suite de l'interdiction de phosphate dans la fabrication des détergents, appliquée au début des années 1990, une tendance à la diminution du rapport N/P a été observée au sein des eaux du Rhône (Ludwig *et al.*, 2010). Par ailleurs, aucune tendance n'est observable pour la silice (Bethoux *et al.*, 2002), ce qui tend à modifier le rapport N/P/Si. Toutefois, les conséquences d'un changement de la stœchiométrie des eaux méditerranéennes sur les interactions trophiques, pouvant émaner de différents types de forçages, sont encore très mal connues (Krom *et al.*, 2010).

L'autre conséquence de cette anthropisation accentuée du pourtour Méditerranéen se retrouve dans l'augmentation des apports en contaminants métalliques et organiques au sein des zones côtières. En ce sens, certains auteurs ont ainsi souligné une augmentation des concentrations au sein de la zone euphotique de 6% par an pour le Zn et le Pb et de 2% par an pour le Cd et le Cu sur la période 1960-1983 (Bethoux *et al.*, 1999). De plus, les concentrations en mercure (Hg), beaucoup plus importantes comparées à l'Océan Atlantique, sont particulièrement concernées par des processus de bioaccumulation et bioamplification.

Au regard de ces perturbations croissantes, une volonté de gestion et de suivi des environnements marins, émanant de la commission européenne a conduit à la mise en place de la Directive Cadre Sur le Milieu Marin (DCSMM) adopté le 17 juin 2008 et visant à atteindre et maintenir un « bon état écologique » à l'horizon 2020 (Directive 2008/56/CE).

Bien que cette notion reste sujette à débat (Tett *et al.*, 2013), l'une des définitions généralistes la désigne comme l'état des eaux marines « *tel que celles-ci conservent la diversité écologique et le dynamisme d'océans et de mers qui soient propres, en bon état sanitaire et productifs et que l'utilisation du milieu marin soit durable, sauvegardant ainsi le potentiel de celui-ci aux fins des utilisations et activités des générations actuelles et à venir* » (Brun & Soudant, 2015). En France, cette directive s'applique aux territoires littoraux métropolitains regroupés au sein de 4 sous-régions marines dont la Méditerranée nord-occidentale.

L'un des axes de cette directive concerne le développement d'indicateurs permettant l'évaluation de l'état écologique des milieux. En ce sens, sa sensibilité aux modifications du milieu, confère au plancton un rôle d'indicateur aux perturbations de son environnement, souligné par de nombreux auteurs (Beaugrand *et al*., 2005 ; Rombouts *et al*., 2013 ; Tett *et al*., 2013). Toutefois, peu d'indicateurs basés sur ce compartiment biologique sont aujourd'hui à disposition des gestionnaires (Garmendia *et al*., 2013).

Le suivi en parallèle de deux sites impactés par un degré différent d'anthropisation a permis, aux cours de nos travaux, la prospection d'indicateurs de pression anthropique du milieu marin méditerranéen basés sur le plancton.

Les séries temporelles

Les séries temporelles (ou séries chronologiques) planctoniques à long-terme demeurent d'excellents outils pour étudier le lien entre les écosystèmes marins et les forçages environnementaux (Ducklow *et al*., 2009; Doney *et al*., 2012). Cependant, ce type d'outils nécessite un investissement humain et financier conséquent sur le long terme. C'est une des raisons expliquant leur faible nombre à l'heure actuelle (Ducklow *et al*. 2009). Ainsi, alors que certaines régions telles que les régions du nord de l'Atlantique et de la mer du Nord jouissent d'un suivi important (Parmesan, 2006), d'autres régions comme la Méditerranée, ne font l'objet d'un suivi que par un nombre limité de longues séries temporelles, toutes situées en zones côtières (Mazzocchi *et al*., 2007) (Figure I.10).

En 2014, la base de données (COPEPOD) (Coastal & Oceanic Plankton Ecology, Production & Observation Database) ne comptabilise que 8 stations sur l'ensemble de la Méditerranée. Ces dernières sont situées principalement dans la partie nord-occidentale, et sont pour la plupart conduites par des programmes indépendants (Tableau I.3a). Ce listing de stations indépendantes peut être complété par des stations intégrant des réseaux d'observation des milieux côtiers sur le long terme tel que le Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT). Créé en 1995 et labélisé en 1996, ce réseau promeut l'homogénéisation du suivi de paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques liés à la production primaire, permettant l'étude comparée des différentes façades du littoral français. Ce réseau comptait en 2015, 15 stations dont trois sont situées en Méditerranée (Banyuls-sur-mer, Marseille et Villefranche-sur-mer) (Tableau I.3b ; Figure I.10).

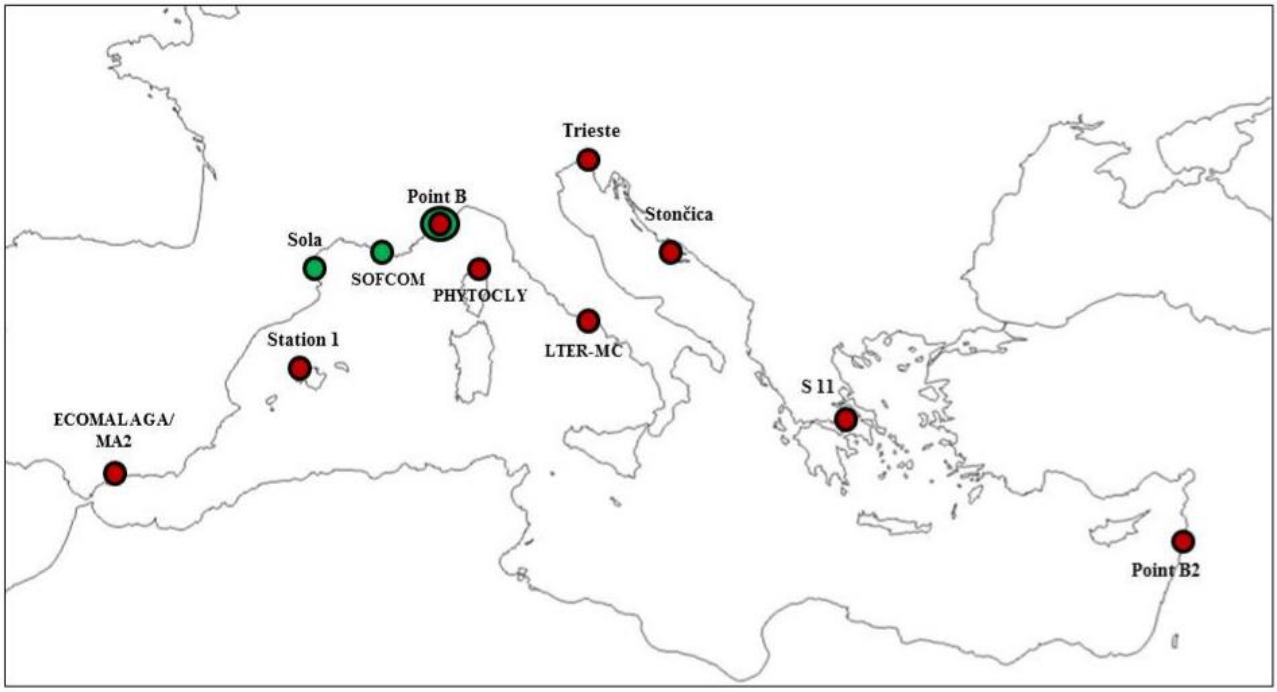


Figure I.10 : Carte localisant les principales séries temporelles planctoniques de long terme en Méditerranée, et le nom des stations d'échantillonnages correspondantes. En rouge, les stations conduites de manière indépendantes, et en vert les stations méditerranéennes issues du réseau SOMLIT.

Tableau I.3 : Récapitulatif des séries temporelles de long terme de plancton indépendante (a) et faisant parties du réseau SOMLIT (b) de Méditerranée.

a

Nom Station	Localisation	Variables suivis	Couverture temporelle	Fréquence de l'échantillonnage (jours)
Point B *Villefranche-sur-mer*	Lat :43°40'58.80"; Long : 7°19'1.2" mer Ligure	Zooplancton Température, Salinité	1966-aujourd'hui	7
LTER-Mare Chiara *Golfe de Naples*	Lat :40°48'28.80"; Long : 14°15'0" mer Tyrrhénienne	Zooplancton Copépodes Phytoplancton Température, Salinité	1984-aujourd'hui Interruption entre 1991 1995	15 jusqu'en 1991 puis 7 depuis 1995
Station 1 *Majorque*	Lat : 39°28'35.4" Long :2°25'37.92" mer des Baléares	Zooplancton Chlorophylle a Température Salinité	1994-aujourd'hui	10
Golfe de Trieste	Lat :45°42'3.6"; Long :2°25'37.92" Mer Adriatique nord	Zooplancton Copépodes	1970-2011 Interruption 1981-1986	30
Saronikos 11(S11) *Golfe de Saronikos*	Lat : 37°52'21.35" Long :23°38'17.88" mer Egée	Chlorophylle a Zooplancton	1989-aujourd'hui	15
Stončica *L'île de Vis*	Lat : 43°2' 38.40"; Long : 16°17'6" mer Adriatique centrale	Zooplancton Bacterioplancton	1959-Aujourd'hui	30
PHYTOCLY *Baie de Calvi*	Lat : 42°34'50.88" Long :8°43'42.6" mer Ligure	Chlorophylle a Nutriments	1979-aujourd'hui	1/ 7/ 15/ 30 (Préférentiellement Entre février et mai)
ECOMALAGA *(Rade de Malaga)* puis **Station MA2** *(Rade de Malaga)*	Lat :36°41'45.6" Long : 4°24' 20.88" puis Lat : 36°42'15.98" Long :4°24'34.99" mer d'Alboran	Zooplancton Copepodes Température Salinité	1992-2000 puis 2010-aujourd'hui	90
Point B2 *(Au large de Batroun)*	Lat :34°14 Long :35°36 Bassin Levantin	Zooplancton Copépodes Phytoplancton Temperature Salinité	2000-2013	30

b

Nom Station	Localisation	Variables suivis	Couverture temporelle	Fréquence l'échantillonnage (jours)
Sola Banyuls	42°29'30 3°08'700 E	Chlorophylle a Nutriments (NO_2^-, NO_3^-, PO_4^{3-}, SiO_4…) Paramètre physico-chimique (Température, Salinité, PH…)	1997-aujourd'hui	7
SOFCOM Marseille	43°14'30 5°17'30 E		1994-aujourd'hui	15
Point B Villefranche-sur-mer	43°41'00 N 7°19' 00E		1991-aujourd'hui	7

- ***Bien que non référencées, les séries temporelles de Toulon font partie des plus anciennes de Méditerranée. Ces travaux de thèse, proposent pour la première fois de les utiliser dans l'étude de la variabilité interannuelle.***

Le bassin nord-ouest méditerranéen

Le bassin nord-occidental est la partie la plus septentrionale du bassin occidental comprise entre 2°E et 10°E de longitude et entre 39°N et 45°N de latitude. Elle baigne ainsi les côtes principalement françaises incluant la Corse, mais également italiennes et espagnoles avec entre autre la Sardaigne et les Baléares, respectivement.

Cette région est soumise à un forçage atmosphérique important lié notamment à la présence de deux vents froids et secs venus du nord, le Mistral et la Tramontane, générés par les massifs montagneux des Pyrénées, du Massif Central et des Alpes (Millot, 1989). Ces vents ont pour effet d'augmenter l'évaporation et de diminuer la température des eaux de surface, induisant au cours des hivers une densification de ces dernières, participant ainsi à la formation des eaux denses. Cette caractéristique associée à la topographie accidentée et à la circulation cyclonique du bassin est l'une des rares du monde à accueillir des processus de convection profonde (Marshall & Schott, 1999 ; Herrmann *et al.*, 2010). Préalablement identifiés au sein de golfe du Lion et liés à la présence du plateau continental (MEDOC-group, 1970), ces importants processus de mélanges ont été par la suite également décrits en mer Ligure lors d'évènements de vents extrêmement forts (Sparnocchia *et al*., 1995 ; Marty & Chiaverinni, 2010). Ces phénomènes sont les principaux mécanismes permettant le renouvellement des nutriments dans la zone euphotique à travers la mise en place de mélanges intenses et donc soutenant la production primaire la plus importante de Méditerranée (Bosc *et al.*, 2004 ; d'Ortenzio & Ribera d'Alcalà, 2009). Cette production principalement caractérisée par une efflorescence printanière dominée par des diatomées, présente une importante variabilité interannuelle due à l'instabilité de ces processus de méso-échelle (Auger *et al*., 2014 ; Mayot *et al*., 2015).

Par ailleurs, le bassin est soumis à une circulation cyclonique permanente caractérisée par l'influence directe du Courant Nord. Ce courant géostrophique qui correspond à la branche nord de la circulation générale méditerranéenne, trouve son origine à la jonction des Courants Ouest et Est Corse au sein du bassin Liguro-Provençal (Sammari *et al.*, 1995 ; Guihou *et al.*, 2013). Ce dernier, s'écoulant le long du talus continental de la mer Ligure jusqu'en mer des Baléares, présente une grande variabilité saisonnière mais également des instabilités, génératrices de méandres et d' « eddies » de méso-échelles (Alberola *et al*., 1995 ;Guihou *et al*., 2013). En mer Ligure, ces instabilités ont pu être associées à une augmentation de la biomasse phytoplanctonique, suggérant leur participation dans la fertilisation des eaux à travers les effets de pompage (Casella *et al.*, 2012) ou de cisaillement (Taupier-Letage *et al.*, 2003).

Variabilité à long terme du plancton en Méditerranée nord-occidentale.

La plupart des études sur l'évolution à long-terme du plancton au sein de la région nord-occidentale se sont concentrées sur la période 1980-2000. Ces dernières font état de deux principaux changements des communautés planctoniques, se produisant respectivement à la fin des années 1980, et au début des années 2000, directement en lien avec la variabilité du climat, suggérant une variabilité quasi-décennale de celle-ci.

Ainsi, certaines études ont révélé des changements pluriannuels des caractéristiques climatiques et hydrologiques apparus au début des années 1980, décrivant principalement une augmentation de la température des eaux, une diminution des précipitations et de la vitesse des vents moyens (Trigo & Davies, 2000 ;Vargas-Yanez *et al*., 2008). Ces modifications ont par ailleurs été mis en relation avec un changement de phase de la NAO (Tsimplis & Josey, 2001 ; Garcia-Comas *et al.*, 2011). Issues de séries temporelles à long-terme, d'autres études ont mis en lumière un changement de régime chez le plancton en lien avec ces modifications de l'environnement. Ainsi, en rade de Villefranche-sur-mer, l'augmentation de la température à conduit au déclenchement de l'augmentation du plancton gélatineux carnivore (hydroméduses et chaetognathes). Cette modification a été suivie de la diminution des stocks de copépodes, observée dans la seconde moitié de la décennie 1980, suggérant ainsi une modification des interactions trophiques vers un contrôle de type « top-down » (Molinero *et al*., 2005, Molinero *et al*., 2008). Par ailleurs, Conversi *et al*., (2010) ont permis d'identifier ce changement synchrone des communautés zooplanctoniques au sein de différents bassins de l'ouest méditerranéen (mer Ligure, mer Adriatique) intervenant en 1987 en relation avec la NAO, et en concomitance avec d'autres changements de régime observés dans l'hémisphère nord. Dans le même temps, une autre comparaison de six séries temporelles zooplanctoniques de Méditerranée sur la période 1957-2006, a permis d'identifier un changement synchrone chez les sites de Villefranche-sur-mer (mer Ligure), Naples (mer Tyrrhénienne) et Trieste (mer Adriatique), intervenant au cours de la même période (Berline *et al*., 2010). Ce changement incluait une corrélation significative avec la température. De même, en baie de Calvi (sud du bassin Ligure), un important déficit en nutriments a été observé durant les printemps de la décennie 1990, lié à une réduction des mélanges verticaux depuis 1988, en comparaison de la décennie précédente (Goffard *et al.*, 2002). Ce changement s'est soldé par une diminution des blooms phytoplanctoniques associés à un changement de la domination des diatomées par d'autres communautés non siliceuses. Ces résultats sont venus supporter les observations de la concentration en chlorophylle *a* issues de la mesure de la couleur de l'eau, qui précisèrent une diminution de la production primaire de 12 % dans les régions ouest de la Méditerrannée entre 1998 et 2001, également attribuée à une diminution des mélanges hivernaux (Bosc *et al.*, 2004).

Plus tard, une tendance similaire aux observations de Molinero et de ses collègues (2005, 2008) a été identifiée chez différents groupes zooplanctoniques (Garcia-Comas *et al*., 2011). Ces auteurs ont souligné, par ailleurs, une nouvelle réaugmentation du zooplancton au début des années 2000. Parallèlement, un motif cohérent fut rapporté en mer des Baléares avec une diminution puis une réaugmentation du zooplancton entre 1995 et 1998 et à partir de 2000

respectivement (Fernandez de Puelles, 2007). Ce changement a pu être une nouvelle fois relié à un changement de phase de la NAO influençant les mélanges verticaux à travers une modification de la température, des vents et des précipitations (Fernandez de Puelles & Molinero, 2008). L'hypothèse de l'influence d'un conditionnement sec et froid durant la période hivernale sur l'intensité des mélanges verticaux préalablement suggérés (Garcia-comas *et al*., 2010 ; Molinero *et al*., 2008; Goffart *et al*., 2002), fut confirmée par Vandromme *et al*., (2010) qui identifia ce changement intervenant en 2000 chez plusieurs groupes zooplanctoniques avec une modification de la densité phytoplanctonique en lien avec une modification de l'environnement (nutriments, salinité et température). Ces résultats furent également supportés, par ceux issus de la campagne DYFAMED qui confirma la présence d'importants mélanges hivernaux des masses d'eau sur la période 1999-2006 (Marty & Chiavérini, 2010). Ces épisodes ayant pour conséquence d'augmenter les apports en nutriments en surface furent à l'origine d'intenses blooms phytoplanctoniques.

Par ailleurs, d'autres processus à l'origine de la variabilité du plancton furent identifiés au sein de certaines zones côtières de Méditerranée nord-occidentale. Ainsi, au sein de la zone côtière Barcelonaise (mer des Baléares), zone fortement urbanisée, une étude identifia le ruissellement comme principale source de nutriments durant les années 2003 et 2004 (Arin *et al*., 2013). Les auteurs précisèrent que la quantité des nutriments liée aux phénomènes de convection était plus importante que les apports liés au ruissellement. Enfin, Goffart *et al.*, (2015) ont souligné également le rôle clé de l'intensité des hivers (caractérisée par le nombre et la durée des épisodes de vent, et en relation avec la température de l'eau) sur l'intensité des blooms printaniers en baie de Calvi.

- ***La rade de Toulon étant ouverte sur le bassin Ligure, l'hypothèse de la variabilité des mélanges verticaux évoqués précédemment comme moteur de la dynamique interannuelle planctonique a été considérée, aux cours de ces travaux.***

Organisation et objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse, réalisée en partenariat socio-économique avec le parc naturel de Port-Cros, s'inscrit dans la compréhension de l'évolution interannuelle des écosystèmes planctoniques côtiers soumis à des contraintes d'origine anthropique et naturelle.

Ces travaux de thèse reposent sur l'utilisation des séries temporelles de la rade de Toulon comptant parmi les plus anciennes de Méditerranée. Une présentation du détail de ces séries temporelles ainsi qu'une revue du contexte des sites dont elles sont issues, ont été réalisés dans le **chapitre II**. Ces dernières présentent deux particularités majeures. La première réside dans le suivi simultané de deux sites, dont la situation spatiale les soumet à un degré différent d'impact anthropique lié en particulier à la condition en nutriments, à l'hydrodynamisme et à la pollution métallique et organique. La seconde, concerne le suivi conjoint de l'abondance et de la composition taxonomique fine des communautés micro-phyto- et zooplanctoniques, offrant l'opportunité d'étudier les interactions entre ces deux niveaux trophiques clés des systèmes marins.

Cet objectif global a été abordé à travers deux principaux axes, exploitant les particularités de ces séries temporelles: le premier qui a été abordé dans les **chapitres III et IV**, s'est concentré sur l'évaluation de la dynamique temporelle du site de la Grande Rade (« LaB ») au cours de la période 2005-2013. Le second, développé dans le **chapitre V**, s'est efforcé de se concentrer sur l'impact de l'anthropisation du milieu côtier sur la composition des communautés phyto- et zooplanctoniques.

Le **chapitre III**, s'est évertué à déterminer le moteur de la dynamique interannuelle des compartiments phyto- et zooplanctoniques sur la période 2005-2013. De précédents travaux, ont suggéré le rôle fondamental des mélanges verticaux se produisant en hiver en mer Ligure sur la variabilité interannuelle du zooplancton en lien avec l'intensité des efflorescences printanières. Une évaluation des anomalies des variables marquant la présence de ces phénomènes a ainsi été réalisée au sein de la Grande Rade de Toulon, impactée par les eaux du large. Ce suivi a également été réalisé pour 2 autres stations côtières bordant la mer Ligure dans le but d'estimer la variabilité liée aux processus locaux.
Une évaluation plus fine de l'impact lié aux changements de régime des précipitations et de la salinité, sur des communautés planctoniques a été réalisée dans le **chapitre IV**. Dans cette optique, une première partie de ce chapitre s'est focalisée sur la variation de la structure en taille et de la composition des communautés phytoplanctoniques, trait fonctionnel lié entre autre aux conditions en nutriments du système.
Dans la seconde partie du chapitre, la réponse de groupes fonctionnels zooplanctoniques en lien avec ces changements de communautés phytoplanctoniques a été étudiée.

Le **chapitre V**, a considéré l'importance de la pression anthropique comme acteur de la modification des communautés planctoniques. Ce but a été poursuivi dans une première partie consistant en une évaluation des différences en termes de diversité, et d'abondance des différents groupes d'organismes phyto- et zooplanctoniques, entre les deux sites (Petite et

Grande Rade). En parallèle, l'impact du site, de la saison et des groupes d'années « sèches » et « humides » issues des chapitres précédents sur la variabilité de la composition phyto- et zooplanctonique, a été étudié.
Reposant sur ces résultats et en accord avec les objectifs fixés par la Directive Cadre Sur le Milieu Marin (MSFD : 2008/56/EC) visant à établir un « bon statut écologique » des eaux marines à l'horizon 2020, une proposition d'indicateur de pression anthropique basée sur l'abondance relative des différentes familles de copépodes a été réalisée dans une seconde partie de ce **chapitre V**. Cette recherche d'indicateurs liés à l'anthropisation a fait l'objet d'une publication (Serranito *et al*. 2016) parue dans la revue *Continental Shelf Research*.

Enfin, une synthèse des principaux résultats ainsi que la proposition de perspectives associées à chacune des thématiques abordées, ont été réalisées au sein du **chapitre VI**, permettant d'apporter des éléments de réponse aux principales questions portées au cours de ces travaux de thèse.

Références

Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Farmer, M.A., Andersen, R.A., Anderson, O.R., Barta, J.R., Bowser, S.S., Brugerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C.E., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., Mccourt, R.M., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel, F.W., Taylor, M.F.J.R., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 52, 399–451. doi:10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x

Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A., Spiegel, F.W., 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 59, 429–514. doi:10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x

Aksnes, D.L., Egge, J.K., 1991. A theoretical model for nutrient uptake in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 70, 65–72.

Alberola, C., Millot, C., Font, J., 1995. On the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern Current during the PRIMO-0 experiment in the western Mediterranean-sea. *Oceanologica Acta* 18, 163–192.

Arin, L., Guillén, J., Segura-Noguera, M., Estrada, M., 2013. Open sea hydrographic forcing of nutrient and phytoplankton dynamics in a Mediterranean coastal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133, 116–128. doi:10.1016/j.ecss.2013.08.018

D'Alelio, D., Montresor, M., Mazzocchi, M.G., Margiotta, F., Sarno, D., Ribeira d'Alcalà, M., 2016. Plankton food-webs: to what extent can they be simplified? *Advances in Oceanography and Limnology* 7. doi:10.4081/aiol.2016.5646

Alheit, J., Mollmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V., Wasmund, N., 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal of Marine Science* 62, 1205–1215. doi:10.1016/j.icesjms.2005.04.024

Alheit, J., 2009. Consequences of regime shifts for marine food webs. *International Journal of Earth Sciences* 98, 261–268. doi:10.1007/s00531-007-0232-9

Alpert, P., 2002. The paradoxical increase of Mediterranean extreme daily rainfall in spite of decrease in total values. *Geophysical Research Letters* 29. doi:10.1029/2001GL013554

Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful Algal Blooms and Eutrophication: Nutrient Sources, Composition and Cosequences. *Estuaries* 25, 704–726.

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. doi:10.1016/j.tree.2008.07.014

Appenzeller, C., Stocker, T.F., Schmittner, A., 2000. Natural climate variability and climate change in the North-Atlantic European region; chance for surprise? *Integrated Assessment* 1, 301–306.

Auger, P.A., Ulses, C., Estournel, C., Stemmann, L., Somot, S., Diaz, F., 2014. Interannual control of plankton communities by deep winter mixing and prey/predator interactions in the NW Mediterranean: Results from a 30-year 3D modeling study. *Progress in Oceanography* 124, 12–27. doi:10.1016/j.pocean.2014.04.004

Azaml, F., Fenche12, T., Field, J.G., Gra, J.S., Meyer-Rei15, L.A., Thingstad, F., 1983. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology Progress Series* 10, 257–263.

Bakun, A., 2010. Linking climate to population variability in marine ecosystems characterized by non-simple dynamics: Conceptual templates and schematic constructs. *Journal of Marine Systems* 79, 361–373. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.008

Banavar, J.R., Damuth, J., Maritan, A., Rinaldo, A., 2002. Supply–demand balance and metabolic scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 10506–10509.

Banse, K., 1995. Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production I. Biomass and production. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 52, 265–277.

Ban, S., Burns, C., Castel, J., Chaudron, Y., Christou, E., Escribano, R., Fonda Umani, S., Gasparini, S., Guerrero Ruiz, F., Hoffmeyer, M., Ianora, A., Kang, H.-K., Laabir, M., Lacoste, A., Miralto, A., Ning, X., Poulet, S., Rodriguez, V., Runge, J., Shi, J., Starr, M., Uye, S., Wang, Y., 1997. The paradox of diatom-copepod interactions. *Marine Ecology Progress Series* 157, 287–293.

Barale, V., Jaquet, J.-M., Ndiaye, M., 2008. Algal blooming patterns and anomalies in the Mediterranean Sea as derived from the SeaWiFS data set (1998–2003). *Remote Sensing of Environment* 112, 3300–3313. doi:10.1016/j.rse.2007.10.014

Barnes, C., Irigoien, X., De Oliveira, J.A.A., Maxwell, D., Jennings, S., 2011. Predicting marine phytoplankton community size structure from empirical relationships with remotely sensed variables. *Journal of Plankton Research* 33, 13–24. doi:10.1093/plankt/fbq088

Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Dirzo, R., Fortelius, M., Stenseth, N.C., 2014. Translating science for decision makers to help navigate the Anthropocene. *The Anthropocene Review* 1, 160–170. doi:10.1177/2053019614533670

Barton, A.D., Irwin, A.J., Finkel, Z.V., Stock, C.A., 2016. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 2964–2969. doi:10.1073/pnas.1519080113

Beaugrand, G., 2002. Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science* 296, 1692–1694. doi:10.1126/science.1071329

Beaugrand, G., Brander, K., Alistair Lindley, J., Souissi, S., Reid, P., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426, 661–664.

Beaugrand, G., 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES Journal of Marine Science* 62, 333–338. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.002

Beaugrand, G., Conversi, A., Chiba, S., Edwards, M., Fonda-Umani, S., Greene, C., Mantua, N., Otto, S.A., Reid, P.C., Stachura, M.M., Stemmann, L., Sugisaki, H., 2014. Synchronous marine pelagic regime shifts in the Northern Hemisphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370, 1-16. doi:10.1098/rstb.2013.0272

Beaugrand, G., Reid, P.C., 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9, 801–817.

Bec, B., Collos, Y., Souchu, P., Vaquer, A., Lautier, J., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V., Laugier, T., 2011. Distribution of picophytoplankton and nanophytoplankton along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Aquatic Microbial Ecology* 63, 29–45. doi:10.3354/ame01480

Behrenfeld, M.J., O'Malley, R.T., Siegel, D.A., McClain, C.R., Sarmiento, J.L., Feldman, G.C., Milligan, A.J., Falkowski, P.G., Letelier, R.M., Boss, E.S., 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444, 752–755. doi:10.1038/nature05317

Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.-D., 2015. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 0, 1-8. doi:10.1093/plankt/fbv096

Berglund, J., Müren, U., B\a amstedt, U., Andersson, A., 2007. Efficiency of a phytoplankton-based and a bacterial-based food web in a pelagic marine system. *Limnology and Oceanography* 52, 121–131.

Berline, L., Siokou-Frangou, I., Marasović, I., Vidjak, O., Fernández de Puelles, M.L., Mazzocchi, M.G., Assimakopoulou, G., Zervoudaki, S., Fonda-Umani, S., Conversi, A., Garcia-Comas, C., Ibanez, F., Gasparini, S., Stemmann, L., Gorsky, G., 2012. Intercomparison of six Mediterranean zooplankton time series. *Progress in Oceanography* 97, 76–91. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.011

Béthoux, J.P., Gentili, B., Morin, P., Nicolas, E., Pierre, C., Ruiz-Pino, D., 1999. The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. *Progress in Oceanography* 44, 131–146.

Béthoux, J.P., Morin, P., Ruiz-Pino, D.P., 2002. Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 2007–2016.

Bianchi, C.N., Mori, C., 1993. Range extension of warm-water species in the northern Mediterranean: Evidence for Climatic fluctuations? *Porcupine Newsletter* 7, 156–159.

Bopp, L., Resplandy, L., Orr, J.C., Doney, S.C., Dunne, J.P., Gehlen, M., Halloran, P., Heinze, C., Ilyina, T., Séférian, R., Tjiputra, J., Vichi, M., 2013. Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: projections with CMIP5 models. *Biogeosciences* 10, 6225–6245. doi:10.5194/bg-10-6225-2013

Borum, J., 1996. Shallow waters and land/sea boundaries, in: Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems. Ed. the American Geophysical Union, pp. 179–203.

Bosc, E., Bricaud, A., Antoine, D., 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations: Mediterranean Sea biomass and production. *Global Biogeochemical Cycles* 18, 1–17. doi:10.1029/2003GB002034

Boyce, D.G., Lewis, M.R., Worm, B., 2010. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466, 591–596. doi:10.1038/nature09268

Boyce, D.G., Lewis, M.R., Worm, B., 2010. Does blending of chlorophyll data bias temporal trends ? *Nature* 472, 591–596.

Boyce, D.G., Frank, K.T., Leggett, W.C., 2015. From mice to elephants: overturning the "one size fits all" paradigm in marine plankton food chains. *Ecology Letters* 18, 504–515. doi:10.1111/ele.12434

Brun, M., Soudant, D., 2015. Synthèse bibliographique relative à la notion d'indicateur dans le contexte de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM). Rapport IFREMER. pp. 68.

Casini, M., Lovgren, J., Hjelm, J., Cardinale, M., Molinero, J.-C., Kornilovs, G., 2008. Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 1793–1801. doi:10.1098/rspb.2007.1752

Calow, P., 1987. Towards a Definition of Functional Ecology. *Functional Ecology* 1, 57-61. doi:10.2307/2389358

Carpenter, S.R., 2005. Eutrophication of aquatic ecosystems: bistability and soil phosphorus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 10002–10005.

Carstensen, J., Sánchez-Camacho, M., Duarte, C.M., Krause-Jensen, D., Marbà, N., 2011. Connecting the Dots: Responses of Coastal Ecosystems to Changing Nutrient Concentrations. *Environmental Science & Technology* 45, 9122–9132. doi:10.1021/es202351y

Carstensen, J., Andersen, J.H., Gustafsson, B.G., Conley, D.J., 2014. Deoxygenation of the Baltic Sea during the last century. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 5628–5633.

Costalago, D., Garrido, S., Palomera, I., 2015. Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines *Sardina pilchardus* of Atlantic and Mediterranean waters: ecological implications. *Journal of Fish Biology* 86, 1348–1362. doi:10.1111/jfb.12645

Chaudron, Y., Poulet, S.A., Laabir, M., Ianora, A., Miralto, A., 1996. Is hatching success of copepod eggs diatom density-dependent? *Marine Ecology Progress Series* 144, 185–193.

Chust, G., Allen, J.I., Bopp, L., Schrum, C., Holt, J., Tsiaras, K., Zavatarelli, M., Chifflet, M., Cannaby, H., Dadou, I., Daewel, U., Wakelin, S.L., Machu, E., Pushpadas, D., Butenschon, M., Artioli, Y., Petihakis, G., Smith, C., Garçon, V., Goubanova, K., Le Vu, B., Fach, B.A., Salihoglu, B., Clementi, E., Irigoien, X., 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 20, 2124–2139. doi:10.1111/gcb.12562

Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine ecology progress series* 210, 223–253.

Cloern, J.E., Abreu, P.C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., Greening, H., Johansson, J.O.R., Kahru, M., Sherwood, E.T., Xu, J., Yin, K., 2016. Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global Change Biology* 22, 513–529. doi:10.1111/gcb.13059

Coll, M., Libralato, S., Tudela, S., Palomera, I., Pranovi, F., 2008. Ecosystem Overfishing in the Ocean. *PLoS ONE* 3, 1–10. doi:10.1371/journal.pone.0003881

Conley, D.J., Schelske, C.L., Stoermer, E.F., 1993. Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 101, 179–192.

Conley, D.J., St\a alnacke, P., Pitkänen, H., Wilander, A., 2000. The transport and retention of dissolved silicate by rivers in Sweden and Finland. *Limnology and Oceanography* 45, 1850–1853.

Conley, D.J., Humborg, C., Rahm, L., Savchuk, O.P., Wulff, F., 2002. Hypoxia in the Baltic Sea and basin-scale changes in phosphorus biogeochemistry. *Environmental Science &Technology* 36, 5315–5320.

Conversi, A., Fonda Umani, S., Peluso, T., Molinero, J.C., Santojanni, A., Edwards, M., 2010. The Mediterranean Sea Regime Shift at the End of the 1980s, and Intriguing Parallelisms with Other European Basins. *PLoS ONE* 5, e10633. doi:10.1371/journal.pone.0010633

Conversi, A., Dakos, V., Gardmark, A., Ling, S., Folke, C., Mumby, P.J., Greene, C., Edwards, M., Blenckner, T., Casini, M., Pershing, A., Mollmann, C., 2014. A holistic view of marine regime shifts. Philosophical Transactions of the Royal Society B: *Biological Sciences* 370, 1-8. doi:10.1098/rstb.2013.0279

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Faber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R.V., Paruelo, J., others, 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.

Courties, C., Vaquer, A., Trouseiller, M., Lautier, J., Chrétiennot-Dinet, M.J., Neveux, J., Machado, C., Claustre, H., 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370, 255.

Crain, C.M., Kroeker, K., Halpern, B.S., 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters* 11, 1304–1315. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x

Cullen, J.J., Franks, P.J., Karl, D.M., Longhurst, A., 2002. Physical influences on marine ecosystem dynamics, in: Biological-Physical Interactions in the Sea, The Sea The Global Coastal Ocean. Ed. Harvard Univ. Press, Cambridge. pp. 298-336

Cury, P., Shannon, L., 2004. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Progress in Oceanography* 60, 223–243. doi:10.1016/j.pocean.2004.02.007

Cushing, D.H., 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research* 11, 1–13.

Cushing, D.H. 1996. Excellence in ecology: Book 7. Towards a science of recruitment in fish populations. Ecology Institute, Germany, pp. 175.

Damalas, D., Maravelias, C.D., Osio, G.C., Maynou, F., Sbrana, M., Sartor, P., 2015. "Once upon a Time in the Mediterranean" Long Term Trends of Mediterranean Fisheries Resources Based on Fishers' Traditional Ecological Knowledge. *PloS ONE* 10, e0119330.

Darwin, C. 1859. On the origin of species. Ed. John Murray. London.

Degerman, R., 2015. Response of marine food webs to climate-induced changes in temperature and inflow of allochthonous organic matter. Thèse de Doctorat (PhD), Umeå University. pp. 28

de Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J., Mahe, F., Logares, R., Lara, E., Berney, C., Le Bescot, N., Probert, I., Carmichael, M., Poulain, J., Romac, S., Colin, S., Aury, J.-M., Bittner, L., Chaffron, S., Dunthorn, M., Engelen, S., Flegontova, O., Guidi, L., Horak, A., Jaillon, O., Lima-Mendez, G., Luke, J., Malviya, S., Morard, R., Mulot, M., Scalco, E., Siano, R., Vincent, F., Zingone, A., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Kandels-Lewis, S., Tara Oceans Coordinators, Acinas, S.G., Bork, P., Bowler, C., Gorsky, G., Grimsley, N., Hingamp, P., Iudicone, D., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Raes, J., Sieracki, M.E., Speich, S., Stemmann, L., Sunagawa, S., Weissenbach, J., Wincker, P., Karsenti, E., Boss, E., Follows, M., Karp-Boss, L.,

Krzic, U., Reynaud, E.G., Sardet, C., Sullivan, M.B., Velayoudon, D., 2015. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* 348, 1-12. doi:10.1126/science.1261605

deYoung, B., Harris, R., Alheit, J., Beaugrand, G., Mantua, N., Shannon, L., 2004. Detecting regime shifts in the ocean: Data considerations. *Progress in Oceanography* 60, 143–164. doi:10.1016/j.pocean.2004.02.017

deYoung, B., Barange, M., Beaugrand, G., Harris, R., Perry, R.I., Scheffer, M., Werner, F., 2008. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 402–409. doi:10.1016/j.tree.2008.03.008

deYoung, B., Barange, M., Beaugrand, G., Harris, R., Perry, R.I., Scheffer, M., Werner, F., 2008. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 402–409. doi:10.1016/j.tree.2008.03.008

Doney, S.C., 2006. Plankton in a warmer world. *Nature* 444, 695–696.

Doney, S.C., Fabry, V.J., Feely, R.A., Kleypas, J.A., 2009. Ocean Acidification: The Other CO_2 Problem. *Annual Review of Marine Science* 1, 169–192. doi:10.1146/annurev.marine.010908.163834

Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science* 4, 11–37. doi:10.1146/annurev-marine-041911-111611

d'Ortenzio, F., Ribera d'Alcalà, M., 2009. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. *Biogeosciences* 6, 139–148.

Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., 2011. Corrigendum to "Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean". *Progress in Oceanography* 91, 593–594.

Edwards, K.F., Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2013. Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology Letters* 16, 56–63. doi:10.1111/ele.12012

Edwards, M., Richardson, A.J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 881–884.

Egge, J.K., Aksnes, D.L., 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine Ecology Progress Series* 83, 281–289.

Elton. C.S., 1927. Animal ecology. Ed. Sidgwick & Jackson, London.

FAO., 2014 Global Production Statistics 1950–2012. FAO-Fisheries and Aquaculture Information and Statistics Service.

Fagerberg, T., Carlsson, P., Lundgren, M., 2009. A large molecular size fraction of riverine high molecular weight dissolved organic matter (HMW DOM) stimulates growth of the harmful dinoflagellate Alexandrium minutum. *Harmful Algae* 8, 823–831. doi:10.1016/j.hal.2009.02.002

Falkowski, P.G., 2004. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science* 305, 354–360. doi:10.1126/science.1095964

Fenchel, T., 1988. Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 19–38.

Fernández de Puelles, M.L., Alemany, F., Jansá, J., 2007. Zooplankton time-series in the Balearic Sea (Western Mediterranean): Variability during the decade 1994–2003. *Progress in Oceanography* 74, 329–354. doi:10.1016/j.pocean.2007.04.009

Fernandez de Puelles, M.L.F., Molinero, J.C., 2008. Decadal changes in hydrographic and ecological time-series in the Balearic Sea (western Mediterranean), identifying links between climate and zooplankton. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65, 311–317.

Feyrer, F., Cloern, J.E., Brown, L.R., Fish, M.A., Hieb, K.A., Baxter, R.D., 2015. Estuarine fish communities respond to climate variability over both river and ocean basins. *Global Change Biology* 21, 3608–3619. doi:10.1111/gcb.12969

Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. and Falkowski, P., 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281, 237–240.

Finkel, Z.V., Irwin, A.J., Schofield, O., 2004. Resource limitation alters the 3/4 size scaling of metabolic rates in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 273, 269–279.

Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, A., Rees, T.A.V., Raven, J.A., 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32, 119–137. doi:10.1093/plankt/fbp098

Flynn, K.J., Stoecker, D.K., Mitra, A., Raven, J.A., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Graneli, E., Burkholder, J.M., 2013. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35, 3–11. doi:10.1093/plankt/fbs062

Fouillaron, P., Claquin, P., L'Helguen, S., Huonnic, P., Martin-Jézéquel, V., Masson, A., Longphuirt, S.N., Pondaven, P., Thouzeau, G., Leynaert, A., 2007. Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: A mesocosm experiment in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351, 188–198. doi:10.1016/j.jembe.2007.06.009

Friberg, N., Bonada, N., Bradley, D.C., Dunbar, M.J., Edwards, F.K., Grey, J., Hayes, R.B.,Hildrew, A.G., Lamouroux, N., Trimmer, M., Woodward, G., 2011. Biomonitoring of human impacts in freshwater ecosystems: the good, the bad, and the ugly. *Advances in Ecological Research* 44, 1–68.

Garmendia, M., Borja, Á., Franco, J., Revilla, M., 2013. Phytoplankton composition indicators for the assessment of eutrophication in marine waters: Present state and challenges within the European directives. *Marine Pollution Bulletin* 66, 7–16. doi:10.1016/j.marpolbul.2012.10.005

Gagnon, R., Levasseur, M., Weise, A.M., Fauchot, J., Campbell, P.G.C., Weissenboeck, B.J., Merzouk, A., Gosselin, M., Vigneault, B., 2005. Growth stimulation of Alexandrium tamarense (Dinophyceae) by humic substances from the manicouagan river (Eastern Canada). *Journal of Phycology* 41, 489–497. doi:10.1111/j.1529-8817.2005.00077.x

Gallienne and Robins, 2001. Is Oithona the most Important Copepod in the World's Oceans. *Journal of plankton Research* 23, 1421–1432.

García-Comas, C., Stemmann, L., Ibanez, F., Berline, L., Mazzocchi, M.G., Gasparini, S., Picheral, M., Gorsky, G., 2011. Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? *Journal of Marine Systems* 87, 216–226.doi:10.1016/j.jmarsys.2011.04.003

Garmendia, M., Borja, Á., Franco, J., Revilla, M., 2013. Phytoplankton composition indicators for the assessment of eutrophication in marine waters: Present state and challenges within the European directives. *Marine Pollution Bulletin* 66, 7–16. doi:10.1016/j.marpolbul.2012.10.005

Giorgi, F., Lionello, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63, 90–104. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005

Glibert, P.M., Magnien, R., Lomas, M.W., Alexander, J., Tan, C., Haramoto, E., Trice, M., Kana, T.M., 2001. Harmful algal blooms in the Chesapeake and coastal bays of Maryland, USA: Comparison of 1997, 1998, and 1999 events. *Estuaries* 24, 875–883.

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.

Goffart, A., Hecq, J.-H., Legendre, L., 2015. Drivers of the winter–spring phytoplankton bloom in a pristine NW Mediterranean site, the Bay of Calvi (Corsica): A long-term study (1979–2011). *Progress in Oceanography* 137, 121–139. doi:10.1016/j.pocean.2015.05.027

Guihou, K., 2013. Etude de la dynamique du Courant Nord au large de Toulon, à l'aide de modèle, observations in-situ et données satellites. Thèse de Doctorat (PhD). Université de Toulon. pp. 200.

Guihou, K., Marmain, J., Ourmières, Y., Molcard, A., Zakardjian, B., Forget, P., 2013. A case study of the mesoscale dynamics in the North-Western Mediterranean Sea: a combined data–model approach. *Ocean Dynamics* 63, 793–808. doi:10.1007/s10236-013-0619-z

Guiry, M.D., 2012. How many species of algae are there? *Journal of Phycology* 48, 1057–1063. doi:10.1111/j.1529-8817.2012.01222.x

Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26–30.

Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Ed. John Wiley and Sons, Chichester.

Grover, J.P., 1989. Influence of cell shape and size on algal competitive ability. *Journal of Phycology* 25, 402–405.

Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H., Madin, E.M., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319, 946–948. doi:10.1126/science.1151084

Hansen, B., Bjornsen, P.K., Hansen, P.J., 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology Oceanography* 39, 395–403.

Harding, L.W., Perry, E.S., 1997. Long-term increase of phytoplankton biomass in Chesapeake Bay, 1950-1994. *Marine Ecology Progress Series* 157, 39–52.

Hare, S.R., Mantua, N.J., 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in oceanography* 47, 103–145.

Hartmann, M., Grob, C., Tarran, G.A., Martin, A.P., Burkill, P.H., Scanlan, D.J., Zubkov, M.V., 2012. Mixotrophic basis of Atlantic oligotrophic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 5756–5760. doi:10.1073/pnas.1118179109

Hays, G.C., Richardson, A.J., Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 337–344. doi:10.1016/j.tree.2005.03.004

Hedges, S.B., Chen, H., Kumar, S., Wang, D.Y., Thompson, A.S., Watanabe, H., 2001. A genomic timescale for the origin of eukaryotes. *BMC Evolutionary Biology* 1, 1:4.

Heil, C.A., 2005. Influence of humic, fulvic and hydrophilic acids on the growth, photosynthesis and respiration of the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller. *Harmful Algae* 4, 603–618. doi:10.1016/j.hal.2004.08.010

Heisler, J., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Anderson, D.M., Cochlan, W., Dennison, W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A., Humphries, E., Lewitus, A., Magnien, R., Marshall, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., Suddleson, M., 2008. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae* 8, 3–13. doi:10.1016/j.hal.2008.08.006

Hensen V., 1887. Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. V. Bericht, Ed. Jahrgang, Parey, Berlin. pp. 107.

Herrmann, M., Sevault, F., Beuvier, J., Somot, S., 2010. What induced the exceptional 2005 convection event in the northwestern Mediterranean basin? Answers from a modeling study. *Journal of Geophysical Research* 115. 1-19. doi:10.1029/2010JC006162

Hofmann, E.E., 2010. Plankton functional group models - An assessment. *Progress in Oceanography* 84, 16–19. doi:10.1016/j.pocean.2009.09.002

Höglander, H., Karlson, B., Johansen, M., Walve, J., Andersson, A., 2013. Overview of coastal phytoplankton indicators and their potential use in Swedish waters. *WATER Reports* 5, pp. 84.

Hodgkiss, I.J., Ho, K.C., 1997. Are changes in N:P ratios in coastal waters the key to increased red tide blooms? *Hydrobiologia* 352, 141–147.

Howarth, R.W., Marino, R., 2006. Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnology and Oceanography* 51, 364–376.

Hilborn, R., 2007. Reinterpreting the State of Fisheries and their Management. *Ecosystems* 10, 1362–1369. doi:10.1007/s10021-007-9100-5

Hughes, T.P., Linares, C., Dakos, V., van de Leemput, I.A., van Nes, E.H., 2013. Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. *Trends in ecology & evolution* 28, 149–155.

Hurrell, J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 276–279.

Ianora, A., Poulet, S.A., Miralto, A., 2003. The effects of diatoms on copepod reproduction: a review. *Phycologia* 42, 351–363.

ICES, 2006., zooplankton methodology manual, Reprinted. Ed. Elsevier Acad. Press, San Diego. pp. 707.

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. Cambridge University, Press. Cambridge, Ed. UK. International Council for the Exploration of the Sea, Harris, R. pp. 976.

IPCC, 2014., Climate Change 2014 : 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 T.F, Stocker ; Qin, D; Plattner, G.-K. ; Tignor, M;Allen, S. ; Boschung, J. Cambridge University Press. Cambridge,United Kingdom et New York, NY, USA. pp. 1535.

Ignatiades, I., 2015. Redefinition of cell size classification of phytoplankton– a potential tool for improving the quality and assurance of data interpretation. Mediterranean Marine Science17, 56–64.

Irigoien, X., Roger P. Harris, Hans M. Verheye, Joly, P., Runge, J., Starr, M., Pond, D., Campbell, R., Shreeve, R., Ward, P., Smith, A.H., Dam, H.G., Peterson, W., Tirelli, V., Koski, M., Smith, T., Harbour, D., Davidson, R., 2002. Copepod hatching success in marine ecosystems with high diatom concentrations. *Nature* 419, 387–389. doi:10.1038/nature01072

Jackson, J.B.C., 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637. doi:10.1126/science.1059199

Jaworski, N.A., Howarth, R.W., Hetling, L.J., 1997. Atmospheric deposition of nitrogen oxides onto the landscape contributes to coastal eutrophication in the northeast United States. *Environmental Science & Technology* 31, 1995–2004.

Jonasdottir, S., Kiørboe, T., Tang, K.W., St. John, M., Visser, A., Saiz, E., Dam, H.G., 1998. Role of diatoms in copepod production: good, harmless or toxic? *Marine Ecology-Progress Series* 172, 305–308.

Jeong, H.J., Yoo, Y.D., Kim, J.S., Seong, K.A., Kang, N.S., Kim, T.H., 2010. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Science Journal* 45, 65–91. doi:10.1007/s12601-010-0007-2

Ji, R., Edwards, M., Mackas, D.L., Runge, J.A., Thomas, A.C., 2010. Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions. *Journal of Plankton Research* 32, 1355–1368. doi:10.1093/plankt/fbq062

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. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02312.x

Karydis, M., Kitsiou, D., 2012. Eutrophication and environmental policy in the Mediterranean Sea: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 184, 4931–4984. doi:10.1007/s10661-011-2313-2

Keeling, R.F., Körtzinger, A., Gruber, N., 2010. Ocean Deoxygenation in a Warming World. *Annual Review of Marine Science* 2, 199–229. doi:10.1146/annurev.marine.010908.163855

Kleiber, M., 1932. Body size and metabolism. *A journal of agricultural science* 6, 316–353.

Kleppel, G.S., 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology-Progress Series* 99, 183–183.

Krom, M.D., Emeis, K.-C., Van Campellen, P., 2010. Why is the Eastern Mediterranean phosphorus limited? *Progress in Oceanography* 85, 236–244.

Lawton, J.H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84, 177–192.

Landry, M., Calbet, A., 2004. Microzooplankton production in the oceans. *ICES Journal of Marine Science* 61, 501–507. doi:10.1016/j.icesjms.2004.03.011

Larsson, U., Elmgren, R., Wulff, F., 1985. Eutrophication and the Baltic Sea: Causes and consequences. *Ambio* 14, 7–14.

Legendre, L., Rassoulzadegan, F., 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia* 41, 153–172. doi:10.1080/00785236.1995.10422042

Legendre, L., Rassoulzadegan, F., 1996. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control. *Marine Ecology Progress Series* 145, 179–193.

Levin, P.S., Fogarty, M.J., Murawski, S.A., Fluharty, D., 2009. Integrated Ecosystem Assessments: Developing the Scientific Basis for Ecosystem-Based Management of the Ocean. *PLoS Biology* 7, e1000014. doi:10.1371/journal.pbio.1000014

Lewandowska, A., Sommer, U., 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.

Lewis, W.M., 1976. Surface/volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science* 192, 885–887.

Li, J., Sun, S., Li, C., Zhang, Z., Pu, X., 2008. Effects of different diets on the reproduction and naupliar development of the copepod Acartia bifilosa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 355, 95–102. doi:10.1016/j.jembe.2007.12.005

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. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01117.x

Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 615–639. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549

Litchman, E., Edwards, K., Klausmeier, C., Thomas, M., 2012. Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change. *Marine Ecology Progress Series* 470, 235–248. doi:10.3354/meps09912

López-Urrutia, Á., San Martin, E., Harris, R.P., Irigoien, X., 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 8739–8744.

López-Moreno, J.I., Vicente-Serrano, S.M., Morán-Tejeda, E., Lorenzo-Lacruz, J., Kenawy, A., Beniston, M., 2011. Effects of the North Atlantic Oscillation (NAO) on combined temperature and precipitation winter modes in the Mediterranean mountains: Observed

relationships and projections for the 21st century. *Global and Planetary Change* 77, 62–76. doi:10.1016/j.gloplacha.2011.03.003

Ludwig, W., Bouwman, A.F., Dumont, E., Lespinas, F., 2010. Water and nutrient fluxes from major Mediterranean and Black Sea rivers: Past and future trends and their implications for the basin-scale budgets: river discharges to the Mediterranean. *Global Biogeochemical Cycles* 24, 1–14. doi:10.1029/2009GB003594

Mackas, D.L., Beaugrand, G., 2010. Comparisons of zooplankton time series. *Journal of Marine Systems* 79, 286–304. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.11.030

Mackas, D.L., Batten, S., Trudel, M., 2007. Effects on zooplankton of a warmer ocean: Recent evidence from the Northeast Pacific. *Progress in Oceanography* 75, 223–252. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.010

Mackas, D.L., 2011. Does blending of chlorophyll data bias temporal trend? *Nature* 472, 591–596. doi:10.1038/nature09951

Magnan, A., Garnaud, B., Billé, R., Gemenne, F., Hallegatte, S., 2009. La Méditerranée au futur: Des impacts du changement climatique aux enjeux de l'adaptation. Rapport de l'Institut du Développement Durable et des Relations Internationales. pp. 43.

Marañón, E., 2015. Cell Size as a Key Determinant of Phytoplankton Metabolism and Community Structure. *Annual Review of Marine Science* 7, 241–264. doi:10.1146/annurev-marine-010814-015955

Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta* 1, 493–509.

Margalef, R., Estrada, M., Blasco, D., 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. Ed. Taylor, D.L., Selinger, H.H., Elsevier, p. 89–94.

Marshall, J., Schott, F., 1999. Open ocean convection: observations, theory, and models. *Reviews of Geophysics* 37, 1–64.

Martiny, A.C., Vrugt, J.A., Lomas, M.W., 2014. Concentrations and ratios of particulate organic carbon, nitrogen, and phosphorus in the global ocean. *Scientific Data* 1, 1-7. doi:10.1038/sdata.2014.48

Marty, J.C., Chiavérini, J., 2010. Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences. *Biogeosciences* 7, 2117–2128. doi:10.5194/bg-7-2117-2010

Mayot, N., D'Ortenzio, F., Ribera d'Alcalà, M., Lavigne, H., Claustre, H., 2015. Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites. *Biogeosciences Discussions* 12, 14941–14980. doi:10.5194/bgd-12-14941-2015

Mazzocchi, M.G., Christou, E.D., Capua, I.D., Fernández de Puelles, M., Fonda-Umani, S., Molinero, J.C., Nival, P., Siokou-Frangou, I., 2007. Temporal variability of Centropages typicus in the Mediterranean Sea over seasonal-to-decadal scales. *Progress in Oceanography* 72, 214–232. doi:10.1016/j.pocean.2007.01.004

McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002

McQuatters-Gollop, A., Reid, P.C., Edwards, M., Burkill, P., Castellani, C., Batten, S., Gieskes, W., Beare, D., Bidigare, R., Head, E., Johnson, R., Kahru, M., Koslow, J., Pena, M., 2011. Is there a decline in marine phytoplankton? *Nature* 472, E6-E7.

McQuatters-Gollop, A., Edwards, M., Helaouët, P., Johns, D.G., Owens, N.J.P., Raitsos, D.E., Schroeder, D., Skinner, J., Stern, R.F., 2015. The Continuous Plankton Recorder survey: How can long-term phytoplankton datasets contribute to the assessment of Good Environmental Status? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 162, 88–97. doi:10.1016/j.ecss.2015.05.010

McGowan, J.A., Cayan, D.R.,. Dorman, L.M.,1998.Climate-ocean variability and ecosystem repsonse in the Northeast Pacific. *Science* 281, 210-217.

MEDOC-group, 1970. Observation of formation of deep water in the Mediterranean sea. *Nature* 227, 1037–1040.

Mee, L.D., 1992. The Black Sea in crisis: a need for concerned international action. *Ambio* 21, 278-286.

Megrey, B.A., Link, J.S., Hunt, G.L., Moksness, E., 2009. Comparative marine ecosystem analysis: Applications, opportunities, and lessons learned. *Progress in Oceanography* 81, 2–9. doi:10.1016/j.pocean.2009.04.002

Millot, C., 1989. La circulation générale en Méditerranée occidentale : Aperçu de nos connaissances et projets d'études. *Annales de Géographie* 98, 497–515. doi:10.3406/geo.1989.20925

Miralto, A., Barone, G., Romano, G., Poulet, S.A., Ianora, A., Russo, G.L., Buttino, I., Mazzarella, G., Laabir, M., Cabrini, M., Giacobbe, M.G., 1993. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature* 402, 173–176.

Mitra, A., Flynn, K.J., Tillmann, U., Raven, J.A., Caron, D., Stoecker, D.K., Not, F., Hansen, P.J., Hallegraeff, G., Sanders, R., Wilken, S., McManus, G., Johnson, M., Pitta, P., Våge, S., Berge, T., Calbet, A., Thingstad, F., Jeong, H.J., Burkholder, J., Glibert, P.M., Granéli, E., Lundgren, V., 2016. Defining Planktonic Protist Functional Groups on Mechanisms for Energy and Nutrient Acquisition: Incorporation of Diverse Mixotrophic Strategies. *Protist* 167, 106–120. doi:10.1016/j.protis.2016.01.003

Mitra, A., Flynn, K.J., 2010. Modelling mixotrophy in harmful algal blooms: More or less the sum of the parts? *Journal of Marine Systems* 83, 158–169. doi:10.1016/j.jmarsys.2010.04.006

Molinero, J.C., Ibanez, F., Nival, P., Buecher, E., Souissi, S., 2005. North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. *Limnology and Oceanography* 50, 1213–1220.

Molinero, J.C., Casini, M., Buecher, E., 2008. The influence of the Atlantic and regional climate variability on the long-term changes in gelatinous carnivore populations in the northwestern Mediterranean. *Limnology and Oceanography* 53, 1456–1467.

Möllmann, C., Diekmann, R., 2012. Marine Ecosystem Regime Shifts Induced by Climate and Overfishing: a review for the northern Hemisphere. Ed. Advances in Ecological Research, Elsevier, 303–347.

Mostofa, K.M.G., Liu, C.-Q., Zhai, W., Minella, M., Vione, D., Gao, K., Minakata, D., Arakaki, T., Yoshioka, T., Hayakawa, K., Konohira, E., Tanoue, E., Akhand, A., Chanda, A., Wang, B., Sakugawa, H., 2016. Reviews and Syntheses: Ocean acidification and its potential impacts on marine ecosystems. *Biogeosciences* 13, 1767–1786. doi:10.5194/bg-13-1767-2016

Naselli-Flores, L., Padisák, J., Albay, M., 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia* 578, 157–161. doi:10.1007/s10750-006-2815-z

Nixon, S.W., 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41, 199–219. doi:10.1080/00785236.1995.10422044

Officer, C.B., Ryther, J.H., 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 3, 83–91.

Paine, R.., 1980. Food Webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *The journal of animal ecology* 49, 666–685.

Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual *Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.

Paerl, H.W., 1997. Coastal eutrophication and harmful algal blooms: Importance of atmospheric deposition and groundwater as "new" nitrogen and other nutrient sources. *Limnology and oceanography* 42, 1154–1165.

Petchey, O.L., Brose, U., Rall, B.C., 2010. Predicting the effects of temperature on food web connectance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 2081–2091. doi:10.1098/rstb.2010.0011

Peters, D.P.C., Bestelmeyer, B.T., Turner, M.G., 2007. Cross–Scale Interactions and Changing Pattern–Process Relationships: Consequences for System Dynamics. *Ecosystems* 10, 790–796. doi:10.1007/s10021-007-9055-6

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. doi:10.5194/nhess-11-3235-2011

Pomerleau, C., Sastri, A.R., Beisner, B.E., 2015. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research* 37, 712–726. doi:10.1093/plankt/fbv045

Odum, E.P., 1968. Energy flow in ecosystems: a historical review. *American Zoologist* 8, 11–18.

Raven, J.A., 1984. A cost-benefit analysis of photon absorption by photosynthetic unicells. *New Phytologist* 98, 593–625.

Raven, J.A., 1994. Why are there no picoplanktonic O2 evolvers with volumes less than 10- 19 m^3? *Journal of Plankton Research* 16, 565–580.

Reid, P.C., Edwards, M., Beaugrand, G., Skogen, M., Stevens, D., 2003. Periodic changes in the zooplankton of the North Sea during the twentieth century linked to oceanic inflow. *Fisheries Oceanography* 12, 260–269.

Reid, P.C., Edwards, M., 2001. Long-term changes in the pelagos, benthos and fisheries of the North Sea. *Senckenbergiana maritima* 31, 107–115.

Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater, Ed. The Sea. Hill MN. pp. 26-77.

Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 417–428.

Reynolds, C.S., 2006. Ecology of phytoplankton. Ed. Cambridge University Press, Cambridge; New York. pp. 550.

Riegman, R., Noordeloos, A.A., Cadée, G.C., 1992. Phaeocystis blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea. *Marine Biology* 112, 479–484.

Rocha, J., Yletyinen, J., Biggs, R., Blenckner, T., Peterson, G., 2014. Marine regime shifts: drivers and impacts on ecosystems services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370, 1-12. doi:10.1098/rstb.2013.0273

Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.-C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M.C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine ecosystem health: Case studies of indicators using direct observations and modelling methods. *Ecological Indicators* 24, 353–365. doi:10.1016/j.ecolind.2012.07.001

Rykaczewski, R. R. and Dunne, J. P. 2010. Enhanced nutrient supply to the California Current Ecosystem with global warming and increased stratification in an earth system model, *Geophysical Research Letters*, 37, L21606, doi:10.1029/2010GL045019

Saba, V.S., Friedrichs, M.A.M., Carr, M.-E., Antoine, D., Armstrong, R.A., Asanuma, I., Aumont, O., Bates, N.R., Behrenfeld, M.J., Bennington, V., Bopp, L., Bruggeman, J., Buitenhuis, E.T., Church, M.J., Ciotti, A.M., Doney, S.C., Dowell, M., Dunne, J., Dutkiewicz, S., Gregg, W., Hoepffner, N., Hyde, K.J.W., Ishizaka, J., Kameda, T., Karl, D.M., Lima, I., Lomas, M.W., Marra, J., McKinley, G.A., Mélin, F., Moore, J.K., Morel, A., O'Reilly, J., Salihoglu, B., Scardi, M., Smyth, T.J., Tang, S., Tjiputra, J., Uitz, J., Vichi, M., Waters, K., Westberry, T.K., Yool, A., 2010. Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades: A case study at BATS and HOT: modeling marine primary productivity. *Global Biogeochemical Cycles* 24, 1-21, doi:10.1029/2009GB003655

Sammari, C., Millot, C., Prieur, L., 1995. Aspects of the seasonal and mesoscale variabilities of the Nothern current in the western Mediterranean Sea inferred from the PROLIG-2 and PROS-6 experiments. *Deep Sea Research I* 42, 893–917.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.

Scheffer, M., Carpenter, S., de Young, B., 2005. Cascading effets of overfishing marine systems. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 577–579. doi:10.1016/j.tree.2005.08.007

Scheffer, M., Carpenter, S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 648–656. doi:10.1016/j.tree.2003.09.002

Schütt, F. (1892). Das Pflanzenleben der Hochsee. *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung* 1A, 243-324.

Serranito, B., Aubert, A., Stemmann, L., Rossi, N., Jamet, J.L., 2016. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series. *Continental Shelf Research*. doi:10.1016/j.csr.2016.01.016

Shaltout, M., Omstedt, A., 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia* 56, 411–443. doi:10.5697/oc.56-3.411

Sieburth, J.M., Smetacek, V., Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartiments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23, 1256–1263.

Simberloff, D. (2004) Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist* 163, 787–799

Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M.G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543–1586. doi:10.5194/bg-7-1543-2010

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.

Smayda, T.J., 2008. Complexity in the eutrophication–harmful algal bloom relationship, with comment on the importance of grazing. *Harmful Algae* 8, 140–151. doi:10.1016/j.hal.2008.08.018

Sommer, U., Stibor, H., Katechakis, A., Sommer, F., Hansen, T., 2002. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiologia* 484, 11–20.

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.

Sparnocchia, S., Picco, P., Manzella, G.M.R., Ribotti, A., Copello, S., Brasey, P., 1995. Intermediate water formation in the Ligurian Sea. *Oceanologica Acta* 18, 151–162.

Starr, M., Runge, J.A., Therriault, J.-C., 1999. Effects of diatom diets on the reproduction of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus*. *Sarsia* 84, 379–389.

Stalnacke, P., Grimvall, A., Sundblad, K., Tonderski, A., 1999. Estimation of riverine loads of nitrogen and phosphorus to the Baltic Sea, 1970–1993. *Environmental Monitoring and Assessment* 58, 173–200.

Steele, J.H., 2004. Regime shifts in the ocean: reconciling observations and theory. *Progress in Oceanography* 60, 135–141. doi:10.1016/j.pocean.2004.02.004

Stibor, H., Vadstein, O., Diehl, S., Gelzleichter, A., Hansen, T., Hantzsche, F., Katechakis, A., Lippert, B., Løseth, K., Peters, C., Roederer, W., Sandow, M., Sundt-Hansen, L., Olsen, Y., 2004. Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs: Trophic cascades in marine plankton. *Ecology Letters* 7, 321–328. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00580.x

Taylor, A.H., Allen, J.I., Clark, P.A., 2002. Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature* 416, 629–632.

Taupier-Letage, I., Piazzola, J., Zakardjian, B., 2013. Les îles d'Hyères dans le système de circulation marine et atmosphérique de la Méditerranée. *Scientific Reports of the Port-Cros National Park* 27, 29–52.

Tett, P., Barton, E.D., 1995. Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea? *Journal of Plankton Research* 17, 1693–1704.

Tett, P., Gowen, R., Painting, S., Elliott, M., Forster, R., Mills, D., Bresnan, E., Capuzzo, E., Fernandes, T., Foden, J., Geider, R., Gilpin, L., Huxham, M., McQuatters-Gollop, A., Malcolm, S., Saux-Picart, S., Platt, T., Racault, M., Sathyendranath, S., van der Molen, J., Wilkinson, M., 2013. Framework for understanding marine ecosystem health. *Marine Ecology Progress Series* 494, 1–27. doi:10.3354/meps10539

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. doi:10.1126/science.1224836

Thrush, S.F., Dayton, P.K., 2002. Disturbance to Marine Benthic Habitats by Trawling and Dredging: Implications for Marine Biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 449–473. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150515

Turner, J.T., 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoolological Studies* 43, 255–266.

Travers, A., Elrick, C., Kay, R., 2010. Background Paper: Climate Change in Coastal Zones of the Mediterranean. Rapport de "Priority Actions Programme". pp. 121.

Trenberth, K.E., P.D. Jones, P. Ambenje, R. Bojariu, D. Easterling, A. Klein Tank, D. Parker, F. Rahimzadeh, J.A. Renwick, M. Rusticucci,B. Soden and P. Zhai, 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 [ed. Solomon, S.,D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller]. Ed. Cambridge University Press, Cambridge, United,Kingdom and New York, NY, USA. pp. 102.

Trigo, I.F., Davies, T.D., 2000. Decline in Mediterranean rainfall caused by weakening of Mediterranean cyclones. *Geophysical Research Letters* 27, 2913–2916.

Tsimplis, M.N., Josey, S.A., 2001. Forcing of the Mediterranean Sea by atmospheric oscillations over the North Atlantic. *Geophysical Research Letters* 28, 803–806.

UNEP/FAO/WHO. 1996. Assessment of the state of eutrophication in the Mediterranean sea. Ed. MAP Technical Reports Series n° 106. UNEP, Athens, pp. 391.

Uye, S., 1994. Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia* 292–293, 513–519. doi:10.1007/BF00229979

Vandromme, P., Stemmann, L., Berline, L., Gasparini, S., Mousseau, L., Prejger, F., Passafiume, O., Guarini, J.M., Gorsky, G., 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.

Vargas-Yáñez, M., Jesús García, M., Salat, J., García-Martínez, M.C., Pascual, J., Moya, F., 2008. Warming trends and decadal variability in the Western Mediterranean shelf. *Global and Planetary Change* 63, 177–184. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.001

Vaulot, D., Le Gall, F., Marie, D., Guillou, L., Partensky, F., 2004. The Roscoff Culture Collection (RCC) a collection dedicated to marine picoplankton.pdf. *Nova Hedwigia* 79, 49–70.

Vehmaa, A., Kremp, A., Tamminen, T., Hogfors, H., Spilling, K., Engstrom-Ost, J., 2012. Copepod reproductive success in spring-bloom communities with modified diatom and dinoflagellate dominance. *ICES Journal of Marine Science* 69, 351–357. doi:10.1093/icesjms/fsr138

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J., 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 227, 494–449.

Ward, B.A., Follows, M.J., 2016. Marine mixotrophy increases trophic transfer efficiency, mean organism size, and vertical carbon flux. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 2958–2963. doi:10.1073/pnas.1517118113

Weber, T.S., Deutsch, C., 2010. Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature* 467, 550–554. doi:10.1038/nature09403

Westoby, M. & Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 261–268.

Wirtz, K., 2012. Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey. *Marine Ecology Progress Series* 445, 1–12. doi:10.3354/meps09502

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A., Warren, P.H., 2005. Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution* 20, 402–409.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314, 787–790. doi:10.1126/science.1132294

Wyatt, T., 2014. Margalef's mandala and phytoplankton bloom strategies. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 101, 32–49. doi:10.1016/j.dsr2.2012.12.006

Xoplaki, E., Gonzalez-Rouco, J.F., Luterbacher, J., Wanner, H., 2004. Wet season Mediterranean precipitation variability: influence of large-scale dynamics and trends. *Climate Dynamics* 23. doi:10.1007/s00382-004-0422-0

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. doi:10.1016/j.dsr2.2013.04.009

Chapitre II Présentation des sites et données utilisées

Overview des sites « Petite Rade » et « Grande Rade »

La rade de Toulon (Lat. 43° 05’ 10’’ N ; Long. 05° 57’ 30’’ E), est une baie côtière située à proximité de la ville de Toulon (ca. 430 000 habitants en comprenant l’agglomération), possédant un bassin versant d’une superficie totale de 180 km^2. La rade de Toulon est divisée en deux sections, séparées par une digue construite en 1882 (d’une longueur de 1,4 km et d’une largeur de 3m) (Figure II.1). La liaison entre les deux rades s’effectue par l’intermédiaire de deux passes, une petite située au nord de la digue (passe nord, 30 m de large et 10m de profondeur) et surtout par une grande passe (passe sud, environ 1km de large et d’une profondeur maximale de 30 m) située au sud, par lequel passe le chenal de navigation.

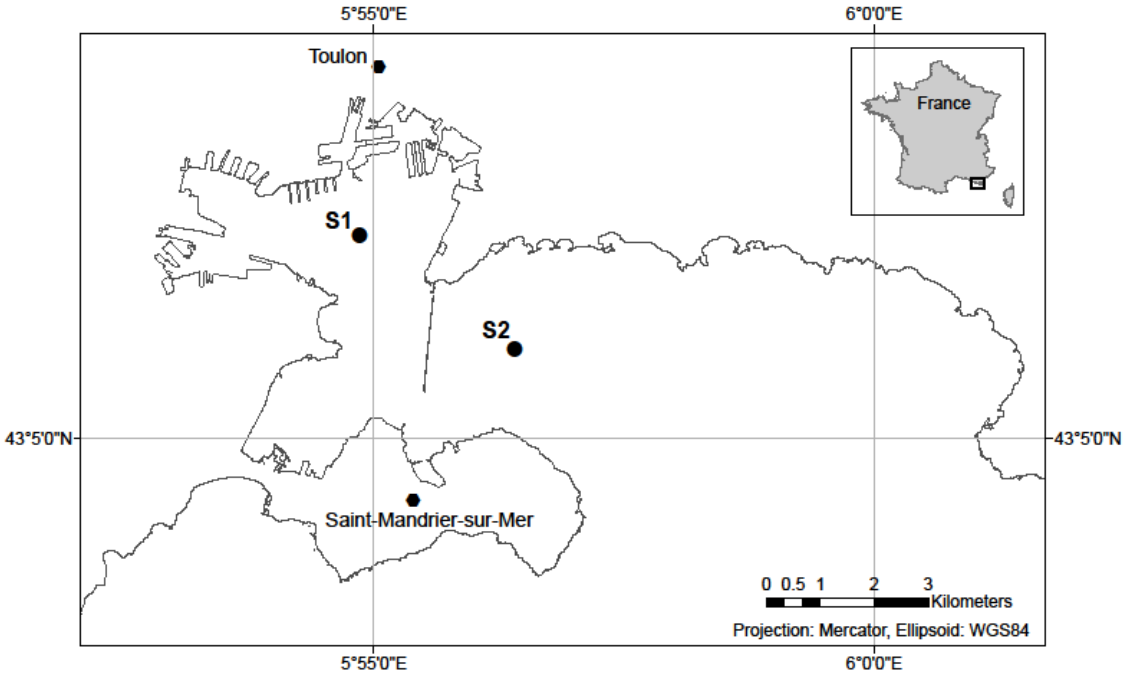


Figure II.1 : Localisation des stations de prélèvements de la Petite Rade « LiB » (S1) et de la Grade Rade « LaB » (S2).

Cette partie à pour but de rendre compte des principaux points de divergences dans le fonctionnement des deux rades de Toulon. Cette revue s’est organisée autour de 4 domaines principaux : le contexte anthropique, la circulation, les paramètres abiotiques et la pollution.

Caractéristiques morphologiques et contexte anthropique

La section ouest de la rade de Toulon, nommée « Petite Rade » (Little Bay, **LiB**) (stations de prélèvement S_1 :43° 06'. 30' N; 05° 55'' 00'' E) est semi-fermée et marquée par une importante activité anthropique. Celle-ci se caractérise par la présence d'un port commercial et de plaisance, d'un arsenal militaire et de chantiers navals dans sa partie nord (port de Toulon et de la Seyne-sur-mer) et d'une activité aquacole, conchylicole et de plaisance au sud (baie du Lazaret et Saint-Mandrier). Sa superficie a été estimée de 9,8 km² pour une profondeur moyenne de 15 m (Dang *et al*., 2014 b), contenant un volume d'environ 92 millions de m^3. La LiB est sous l'influence du Las, rivière de 8 km, prenant sa source au barrage de Dardennes (nord de Toulon) et se jetant dans la partie nord de la rade. Cette dernière, caractérisée par un régime à dominante nival, caractérisant une alternance entre les périodes de hautes et de basses eaux, possède un débit oscillant entre 35 et 1.10^3 $m^3.h^{-1}$ en période de crue (période représentant 85% des apports totaux de la rivière). Dû aux effets du Las, les couches sédimentaires de surface de la LiB sont composées en majorité de particules fines (< 63µm) (jusqu'à 60% en sortie du Las) (Dufresne *et al*., 2014). Dans la Petite Rade, les particules fines (< 63µm) sont dominantes (représentant en sortie du Las près de 60% de vase (<63µm)) dans les couches sédimentaires de surface. Facilement mobilisables, celles-ci ont également pour propriété de piéger les contaminants et les radio-nucléides (Dufresne *et al*., 2014).
A l'ouest de la digue, la « Grande Rade » (Large Bay, **LaB**) (station de prélèvement S_2 : Lat. 43°05' 45'' N ; Long. 05°56' 30'' E), présentant une superficie d'environ 42,2 km^2 pour une profondeur comprise entre 5 et 30 m, est ouverte sur le large dans sa partie sud. La granulométrie sédimentaire de surfaces y est retrouvée plus importante que dans la LiB. (entre 20 et 60% de vases) (Arnaud & Charmasson, 2000). La LaB est soumise aux apports de l'Eygoutier (15km), rivière traversant des zones résidentielles, commerciales, industrielles et agricoles. Son régime hydrologique torrentielle, qui se rapproche de celui du Las, a présenté un débit moyen de 10 $m^3.h^{-1}$ durant la période sèche et jusqu'à 4.10^3 $m^3.h^{-1}$ lors de certaines crues (Nicolau, 2005 ; Nicolau *et al*., 2006).

La circulation

La situation enclavée de la rade de Toulon, associée aux faibles apports réguliers en eaux douces, ainsi qu'à la faible amplitude des marées, aboutissent en une circulation limitée (Pougnet *et al*., 2014). Le temps de rétention moyen des eaux a été estimé entre 3 et 6 jours dans la cas de la LiB (Duffa *et al*., 2011) et de 1 à 2 jours dans la LaB (Jouan *et al*., 2001), révélant ainsi une nette différence dans l'hydrodynamisme des deux rades.

La modélisation de l'hydrodynamisme de la rade, a montré que la circulation était fortement corrélée avec les épisodes de vent (Dufresne *et al*., 2014). Les deux vents dominants : Mistral (ouest nord-ouest) et le Vent d'Est (est), soufflent tous deux environ 40% du temps (Jouan *et al*., 2001) et affectent directement l'hydrodynamisme de la rade (Millot *et al*., 1981). Ces épisodes de vent sont définis par des vitesses supérieures à $5m.s^{-1}$ et dont l'activité

s'étale sur des périodes de 5-6 jours pour le Vent d'Est et d'environ 3 jours pour le Mistral (Dufresne *et al*., 2014).

Ainsi, les épisodes de Mistral vont accélérer les eaux de surface en sortie de rade et augmenter par compensation les rentrées d'eaux du large en profondeur (Tessier *et al*., 2012), créant ainsi des « upwellings » côtiers dans la zone sud de la LaB (Dufresne *et al*., 2014). A l'inverse, le Vent d'Est va, quant à lui, augmenter les apports hauturiers dans la LaB et à fortiori le transfert au sein de la LiB, entraînant les échanges les plus importants au sein de la rade (entre 30 et 40 $cm.s^{-1}$). Cette rentrée d'eau va aboutir à une inversion de la courantométrie entre la surface et le fond. Ces courants suivant alors la bathymétrie (chenal de navigation), jusqu'à la sortie de la rade. (Rossi, 2008 ; Dufresne *et al*., 2014). De plus, ces événements entraînent une remise en suspension des sédiments mobilisables notamment dans les secteurs de faibles profondeurs. (Tessier *et al*., 2012).

En dehors des périodes de vent ($<5m.s^{-1}$), la circulation est beaucoup moins active. Seul le courant Liguro-Provençal constant génère une circulation cyclonique dans la LaB, de l'ordre de quelques $cm.s^{-1}$ (Tessier *et al*., 2012 ; Dufresne *et al*., 2014).

Les paramètres abiotiques

Différentes études ont souligné l'absence de différences significatives (p-val>0.05) de la température, de la salinité, des valeurs d'oxygène dissous et du pH entre les eaux de surface (0-10m) des deux rades (LiB et LaB).

Ainsi au cours du cycle annuel 1999-2000, les températures ont varié entre 10,4 en février et un maximum de 20,8°C en octobre (Jamet *et al*., 2001). De même, au cours de la période 1995-2010, puis plus récemment au cours de la période 2002-2013 la température des eaux a oscillé entre 15,6 et 15°C et 17,54 et 17°C, respectivement chez la LiB et la LaB, ne dévoilant pas de différence significative (Bandeira *et al*., 2013 ; Serranito *et al*., 2016). Toutefois lors d'une étude précédente, Richard & Jamet (2001), ont constaté la présence d'une différence très faible mais significative (p-val<0.05) entre les températures hivernales relevées au sein de la LiB (~13,2 °C) et celles de la LaB (13,6 °C).

Au cours du cycle annuel de 2006, la salinité a présenté une variation entre 37,8 et 38,4 dans les deux rades. Pour autant les deux signaux n'ont pu être corrélés. Cette absence de corrélation peut être expliquée par la morphologie semi-fermée de la LiB, agissant comme un bassin de rétention peu propice aux mélanges, et donc fortement impacté lors de pluies abondantes (diminuant la salinité), et à une plus importante évaporation au cours de l'été (augmentant la salinité). Ces effets sont dilués dans la LaB, par les échanges avec le large (Rossi, 2008). De même, la salinité n'a présenté aucune différence significative dans les deux rades, oscillant entre 37,5 et 38,6 au cours de la série 2002-2013 (Serranito *et al*., 2016).

Pour l'oxygène les valeurs minimales ont été retrouvées au cours de l'été du cycle annuel 1999-2000 (61 %), liées à la forte activité respiratoire des organismes hétérotrophe et à la stratification thermique. A l'inverse, le maximum de saturation en oxygène (111%) a été

identifié au cours du printemps, en relation avec la forte activité photosynthétique phytoplanctonique (Jamet *et al*., 2001).

Enfin le pH a montré une très faible variation, oscillant entre 8,2 et 8,4 au cours du cycle annuel 1999-2000. (Jamet *et al*., 2001)

Les nutriments

Les concentrations en nutriments (nitrates et orthophosphates) ont présenté des différences significatives entre les rades. Ainsi, entre septembre 1999 et septembre 2000, la LiB a montré les valeurs les plus importantes et une plus grande variabilité temporelle (en moyenne 97nM et 133nM, respectivement pour NO_3^- et $P\text{-}PO_4^{3-}$) que dans la LaB (5,5µM et 9µM, respectivement) (Bogé *et al*., 2006). Ce constat a été confirmé pour les nitrates entre mars et septembre 2006 (1,57 et 0,70 µM, respectivement pour la LiB et la LaB). Cette tendance a toutefois été inversée lors d'évènements pluvieux importants (Rossi & Jamet, 2009).

Les concentrations en orthophosphates retrouvées au sein des deux rades ont affiché une corrélation significative ($r=0.93$, $p\text{-val}<0.01$), présentant un motif saisonnier clair avec un maximum en fin de l'été dans les deux rades (~0.20 µM dans les deux rades) (Rossi & Jamet, 2009). A la différence des orthophosphates, les motifs saisonniers décrits par les concentrations en nitrates n'ont pu être corrélés. Au sein de la LiB, les concentrations en nitrates ont pu être opposées à la salinité, précisant l'importance des évènements pluvieux dans l'augmentation en nutriments. Cette relation n'apparaît pas dans la LaB, suggérant une autre source dans l'approvisionnement des nitrates (Rossi & Jamet, 2009). Enfin, Nicolau *et al*.,(2006), ont précisé l'augmentation des nitrates et de la silice dissoute en lien avec l'activité de l'Eygoutier, en présentant les valeurs maximales durant l'hiver, suivant les importantes précipitations (10 $mg.l^{-1}$ et 3500 $\mu g.l^{-1}$, respectivement pour NO_3^- et Si) et minimales au cours de la période la plus sèche de l'année (entre 1 $mg.l^{-1}$ et 250 $\mu g.l^{-1}$, respectivement), soulignant ainsi, le rôle probable de ce dernier dans des processus d'eutrophisation.

Les polluants

Plusieurs études ont fait état de l'extrême contamination de la LiB de Toulon par de multiples contaminants métalliques (Tessier *et al*., 2011 ; Cossa *et al*, 2014 ; Dang *et al* ., 2014a), organométalliques (Pougnet *et al*., 2014), mais également organiques (Tessier, 2012) notamment contenus dans les sédiments.

Ainsi parmi l'ensemble des Eléments Traces Métalliques (ETM) mesurés sur l'ensemble de la rade, les concentrations en mercure (Hg) piégées entre 0 et 5 cm dans les sédiments, ont présenté le gradient le plus fort entre les deux rades. Ainsi, c'est dans la LiB que les concentrations retrouvées ont été les plus élevées (6 $\mu g.g^{-1}$ au niveau du site S_1), et en particulier dans les zones les plus enclavées, au nord de la LiB, où elle représente près de 34 fois le seuil d'une contamination potentielle définie par la législation française (0.8 $\mu g.g^{-1}$). Ce qui représente une contamination équivalente à celle observée à proximité d'une industrie minière. Dans la LaB, les concentrations, bien qu'inférieures à celles de la LiB, présentent

tout de même de fortes valeurs suggérant une contamination à proximité du site S_2 (~1 µg.g^{-1}) (Tessier *et al*., 2012, Dang *et al*., 2014a). Les éléments en Cuivre (Cu), Plomb (Pb) et Zinc (Zn) ont également montré une contamination au sein de la LiB (~100 ; ~200 ; ~250 µg.g^{-1} à proximité du site S_1, respectivement), mais pas dans la LaB, au sein de laquelle les concentrations sont inférieures aux seuils (60, 114 et ~60 µg.g^{-1}, respectivement pour le Pb, Zn et la Cu).

Nicolau *et al*. (2006, 2012) ont également souligné le rôle de la rivière l'Eygoutier dans les apports importants en composés particulaires (Cu, Zn…) et dissous (Pb…) en période de crues, liés en grande partie à l'écoulement dans le bassin urbain de Baseille (Toulon-Est). (>40; >1400; >24 µg.l^{-1} durant un épisode de crue, respectivement pour le Pb, Zn, Cu).

Par ailleurs, le dosage du Cu et du Pb ont permis d'identifier de plus importantes concentrations aux seins des organismes (bactéries, phytoplancton et zooplancton) de la LiB (entre 0.62 et 2.82 µg Cu l^{-1},et entre 0.16 et 19 µg Pb l^{-1}), comparés à ceux de la LaB (entre 0.23 et 2.11 µg Cu l^{-1}, et entre 0.09 et0.76 µg Pb l^{-1}) (Rossi, 2008). Les profils de concentrations de ces contaminants ont suggéré une origine historique liée aux bombardements, aux sabordages de navires durant la seconde guerre mondiale, mais également contemporaines (Chantiers navals, traffic, relargage d'eaux usées, industries…). La distribution des concentrations en Cu, Pb, Zn et Hg en direction de la LaB suit le chenal de navigation. Cette distribution suggère que leur présence au sein de la LaB, serait due au relargage des sédiments (« clapage ») résultant du dragage de la LiB (Tessier *et al*., 2011).

La LaB, mais surtout la LiB, montrent également une contamination en composés organo-métalliques, en particulier les TBT (Tributylétains) et des produits issus de leurs dégradations (DBT et MBT), dont l'origine est liée à l'utilisation de peintures « antifooling » (Pougnet *et al*., 2014). Le gradient de contamination reprend celui préalablement décrit par les ETM, présentant les sites les plus contaminés au niveau des chantiers navals (TBT : 2,7 ng.g^{-1} ; DBT : 1,8 ng.g^{-1} et MBT 1 ng.g^{-1}) et les concentrations les plus faibles vers la sortie de la LaB (TBT <0.5 ng.g^{-1}, DBT <0.5 ng g−1 and MBT 0.5 ng g^{-1}). D'autres composés organiques comme les HAP (Hydrocarbure Aromatique Polycyclique) et les PCB (PlyChloroBiphényles) ont présenté également une contamination de la LiB au sein des parties les plus enclavées (max 2 et 35 µg.g^{-1}) (Tessier 2012). Les premiers sont principalement liés au déversement de pétrole en mer, et aux activités maritimes, tandis que les seconds tiennent leur origine dans l'utilisation de ces polluants dans un grand nombre de produits électroménagers. Cette contamination de la LiB trouve également une explication dans son hydrodynamisme limité (en particulier les zones les plus enclavées du nord), favorable à la sédimentation et l'accumulation des polluants (Pougnet *et al*., 2012).

Données utilisées et stratégies d'échantillonnage

Débutées en 1995, les séries temporelles zooplanctoniques des rades de Toulon reposant sur une fréquence d'échantillonnage mensuelle, font partie des séries les plus anciennes de Méditerranée. Ce suivi du zooplancton s'est accompagné de celui de variables physico-chimiques de l'eau (température, salinité, pH…) et plus ponctuellement par celui des nutriments (NO_3^- et PO_4^{3-}). Le suivi des communautés phytoplanctoniques a, pour sa part, été amorcé à partir de 2002, avec toutefois la présence d'une étude pionnière portant sur l'hiver 1997 (Despiau *et al.*, 1997).

Par ailleurs, bien que débutées en 1995, la période 1995-2004 a présenté une importante hétérogénéité dans l'identification des organismes et d'importants hiatus dans le suivi de l'échantillonnage. Aussi la période 2005-2013 constituant la période la plus homogène en termes de suivi et de résolution taxonomique a été sélectionnée comme le matériau de base de ce travail de thèse (Figure II.2).

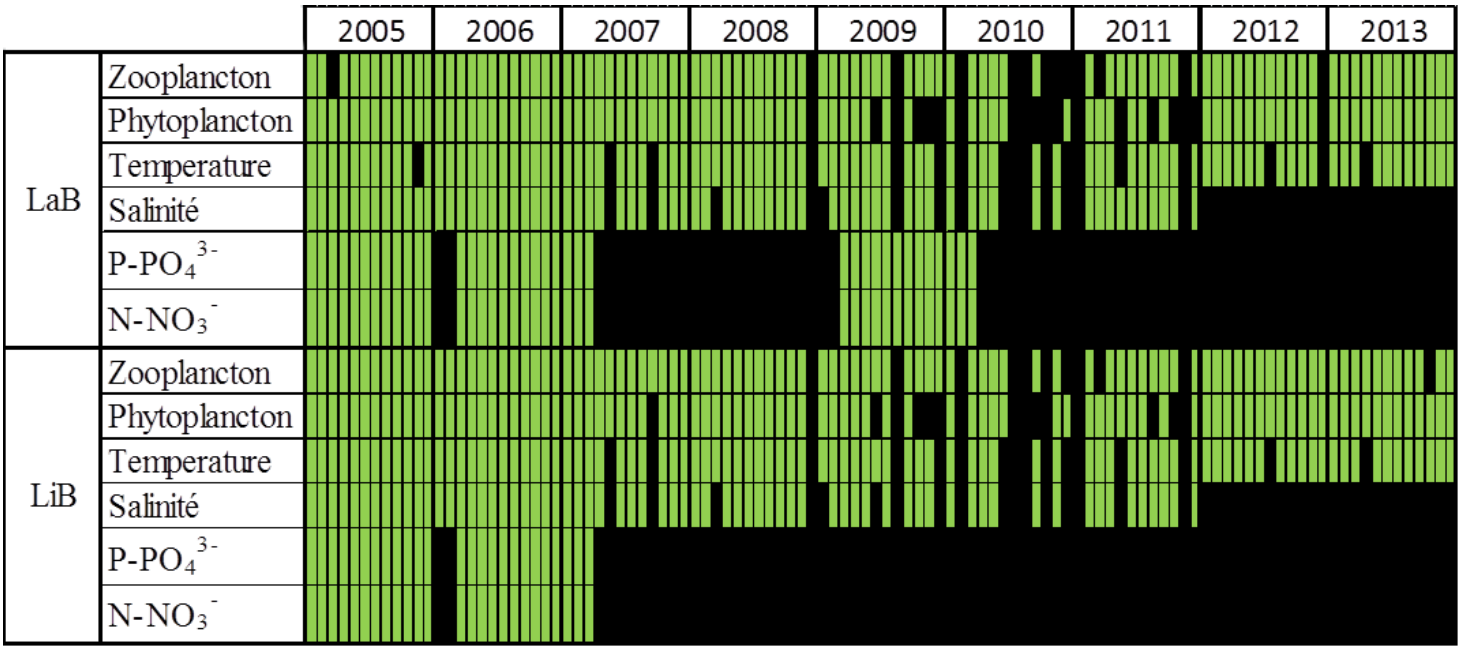


Figure II.2 : Récapitulatif du suivi de la période 2005-2013 pour les différentes variables biologiques (identification et dénombrement des organismes phyto- et zooplanctoniques) et abiotiques (nutriments, température, salinité) au sein de la LaB et de la LiB. Les blocs verts désignent des données valides et les blocs noirs une absence de données ou des valeurs jugées suspectes et non retenues.

Les variables abiotiques

La mesure de la température (°C) et de la salinité de l'eau fut réalisée mensuellement en surface et aux profondeurs de 3, 5 et 10 m au sein des sites S_1 (LiB) et S_2 (LaB). Ces valeurs observées à différentes profondeurs n'ayant présenté aucune différence significative (p-val>0,1), ont été moyennées, intégrant ainsi les différentes profondeurs. Ces mesures furent successivement effectuées avec la sonde, WTW LF 197 (2005-2011), puis dans un second temps à l'aide de la sonde multi-paramètres Hydrolab Quanta (2012-2013). Toutefois, à la suite d'un problème de calibration de la sonde, les données de salinité ont dû être complétées de mesures *in situ* réalisées par l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER (IFREMER) dans le cadre du Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des phytotoxines (REPHY) initié en 1984. Issue de la base de données QUADRIGE, ces données ont concerné le suivi de paramètres hydrologiques réalisé à une profondeur comprise entre 0 et 1m sur la période 2005-2013, au sein du site de la baie du Lazaret (43° 05'15'' N, 05° 53' 34'' E).

Dans le **chapitre III**, les mesures des nutriments réalisées au cours des années 2005, 2006 et 2007 pour le site S_2 ont été utilisées. Pour les nitrates ($N\text{-}NO_3^-$), le dosage a été effectué selon la méthode colorimétrique de Wood *et al.*, (1967), modifiée par Le Poupon (1994), présentant une précision de ± 0.1 $\mu mol.l^{-1}$. Les ortho-phosphates ($P\text{-}PO_4^{3-}$) ont également été dosés par une méthode colorimétrique (Murphy & Riley, 1962), reposant sur le dosage de la réduction du complexe silicomolybdique. A ces dosages en nutriments obtenus au sein du site S_2, ont été associées des mesures mensuelles de NO_3^- et PO_4^{3-} réalisées par l'IFREMER au sein du « Cap de Carqueiranne » baignant la LaB (43°4'44'' N; 5°57'17'' E), entre mars 2009 et mars 2010. Ces mesures ont été réalisées en utilisant la méthode spectrophotométrique décrite par Aminot & Kérouel (2007), employant l'autoanalyseur « Seal AA3 ».

Des données mensuelles des précipitations et de températures de l'air de la région Toulonnaise ont également été obtenues pour la période 2005-2013, provenant de la station météorologique de la ville de Toulon (43° 06' 33'' N, 05° 56' 03''). De même, les valeurs mensuelles de l'indice de la NAO issues des relevés de « Météo-France » ont été utilisées au cours du **chapitre III** (https://donneespubliques.meteofrance.fr/).

Le phytoplancton

Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage du phytoplancton, effectué à une profondeur de 3 m, a nécessité le prélèvement de 5 et 10 litres pour les sites S_1 (LiB) et S_2 (LaB) respectivement, dans le but d'obtenir une quantité d'organismes suffisamment représentative. Ces échantillons d'eau ont par la suite, été concentrés par filtration inverse (Dodson & Thomas, 1964) dans un volume final de 100 ml et fixé dans une solution de Lugol (0,3%), afin de concentrer un nombre important de cellules. Bien que cette méthode de fixation présente l'intérêt de colorer les cellules pour une meilleure observation, elle a pour inconvénient de dissoudre la structure calcaire des coccolithophores, qui ont été, par conséquent, non considérés dans ce travail de thèse. Les échantillons ont ensuite été traités suivant la méthode d'Utermöhl (1958) et Lund et al. (1958), préconisant la sédimentation des échantillons (100 mL) au sein d'une colonne durant 24 heures.

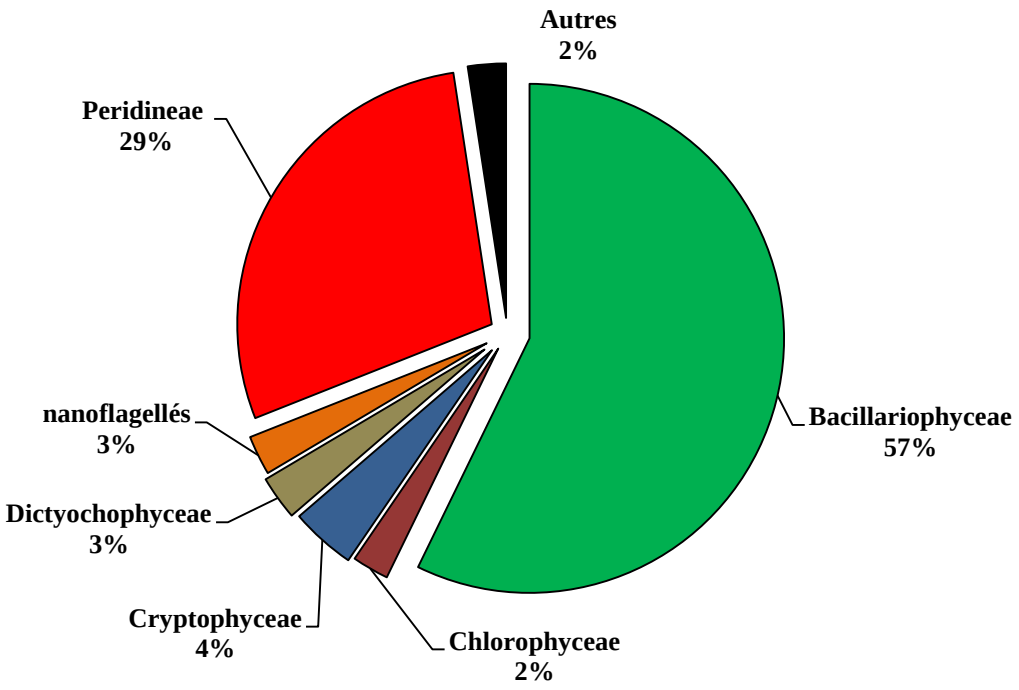
Le comptage et l'identification des organismes phytoplanctoniques ont été réalisés en utilisant une cellule à champs sous microscopie inversée à contraste de phase (Leica DMI 4000B), et sous un grossissement de 400. Conformément à la méthode précédemment citée (Utermöhl, 1958), un minimum de 20 champs et de 100 cellules a fait l'objet d'un comptage par échantillon. Pour chaque échantillon, la densité des cellules a été calculée d'après la formule suivante :

$$N_i = \left(\frac{n_i}{nc} . nc_{tot}\right) \Big/ V$$

Avec N_i l'abondance phytoplanconique du groupe taxonomique i (cell.L^{-1}), n_i nombre de cellules comptées de i, nc nombre de champs comptés, nc_{tot} nombre total de champs sur une cellule, et V volume d'eau filtré (L).

L'identification des cellules phytoplanctoniques réalisée au niveau de l'espèce si possible, a résulté en un listing de près de 428 et 247 groupes taxonomiques (comprenant le genre, l'espèce et autres groupes supérieurs) au sein des sites S_2 et S_1, respectivement. Ces derniers ont pu être regroupés sous 15 classes différentes, dont les plus importantes en termes d'abondance sont les Bacillariophyceae, les Peridineae, les Chlorophyceae, les Cryptophyceae, les Dictyophyceae et le groupe de nanoflagellés (Figure II.3).

A



B

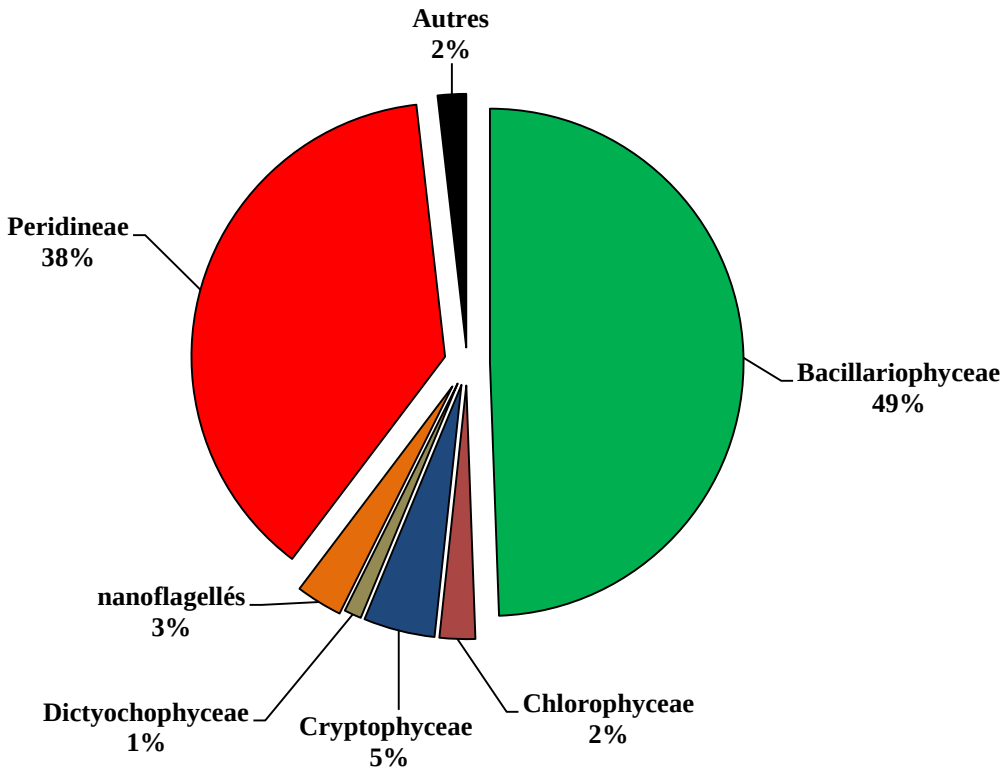


Figure II.3 : Composition moyenne des classes phytoplanctoniques principales au sein de la station S_2 (A) et S_1 (B), sur la période 2005-2013.

La sélection des espèces dominantes phytoplanctoniques et calcul de biovolume

Dans le cadre des **chapitre IV** et **V**, un intérêt particulier a été porté sur les communautés phytoplanctoniques dominantes et leurs biovolumes. Dans cette optique, une sélection de ces dernières a été réalisée, permettant ainsi de s'affranchir des espèces rares ou occasionnelles. L'objectif à atteindre ici, était de trouver un compromis entre un nombre d'espèces le plus restreint possible, tout en étant suffisamment important pour représenter au mieu l'évolution des communautés micro-phytoplanctoniques. Cette sélection a été élaborée à partir de deux critères:

1) La représentation des espèces dans l'abondance totale :

La sélection des espèces dominantes implique, une représentation significative de celles-ci dans l'abondance totale. Bien qu'il n'existe pas de seuil absolu permettant de définir ce critère, la littérature, plutôt anecdotique sur le sujet, propose typiquement des seuils compris entre 2 et 10 % de représentation dans l'abondance totale, pour au moins une date de la série (Alvez De Souza *et al*., 2008 ; Mazzocchi *et al.*, 2011). Dans cette étude, nous avons choisi le seuil empirique de 5% de contribution minimum dans un échantillon.

2) Ocurrence des espèces :

Cette notion reflète la présence des espèces au cours de la série et trouve son intérêt dans l'élimination des espèces dites occasionnelles ou ponctuelles. A l'instar du critère de représentation, il n'existe aucune méthode reconnue, ni même proposée permettant la mise en place du critère d'occurrence. Dans cette étude, une présence minimale d'au moins 6 mois (consécutifs ou non) a été appliquée, correspondant dans les jeux de données utilisés à un seuil d'occurrence supérieur à 0,058.

A l'issue de cette sélection en deux temps, 56 espèces dominantes au sein des deux rades ont été conservées, dont 29 Bacillariophycées (diatomées), 23 Dinophycées et 4 autres flagellés (Tableau II.1).

Pour chacune de ces espèces, les volumes cellulaires ont été établis en se référant au calcul du volume de la forme géométrique la plus proche décrit par Sun *et al*., (2003) , Hillebrand *et al.*(1999) et Vadrucci *et al*.., (2013) (Tableau II.2) et reposant sur les dimensions cellulaires des espèces répertoriées par Tomas (Tomas, 1997).

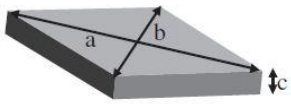
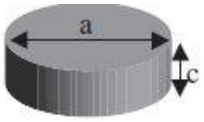
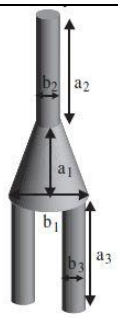
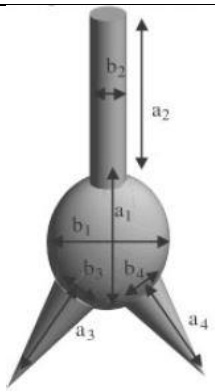
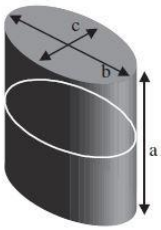
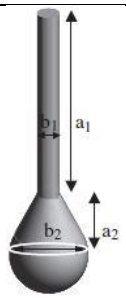
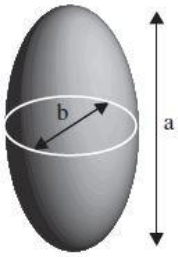
Enfin la biomasse ($\mu m^3.l^{-1}$) des espèces dominantes (B_i) a ainsi été calculée à partir des abondances des (N_i) et de leurs biovolumes respectifs (V_i) avec l'opération suivante :

$$B_i = N_i * V_i$$

Tableau II.1 : Classe, forme géométrique la plus proche, pourcentage moyen dans l'abondance totale et volume cellulaire calculé des espèces phytoplanctoniques selectionées.

Espèce	Classe	Forme géométrique	% Abondance moyenne	Volume (μm^3)
Chlorella spp.	Autres Flagellés	Sphère	2,2	523,6
Dictyocha spp.	Autres Flagellés	Sphère	2,8	3451,5
Hillea fusiformis	Autres Flagellés	Sphère	4,1	268,1
Nanoflagellates spp.	Autres Flagellés	Sphère	2,5	33,5
Actinoptychus spp.	Bacillariophycées	Cylindre	1,1	24052,8
Asterionellopsis glacialis	Bacillariophycées	Cône + demi-sphère	0,4	14034
Bacteriastrum delicatulum	Bacillariophycées	Cylindre	0,6	6283,2
Chaetoceros affinis	Bacillariophycées	Cylindre ovale	2,1	1893,6
Chaetoceros curvisetus	Bacillariophycées	Cylindre ovale	1,6	3738,5
Chaetoceros danicus	Bacillariophycées	Cylindre ovale	1,4	3349,5
Chaetoceros decipiens	Bacillariophycées	Cylindre ovale	2,1	9483,8
Chaetoceros radicans	Bacillariophycées	Cylindre	0,2	1987,7
Chaetoceros simplex	Bacillariophycées	Cylindre ovale	0,1	968
Chaetoceros spp.	Bacillariophycées	Cylindre ovale	4	210,3
Coscinodiscus spp.	Bacillariophycées	Cylindre	1,5	174137,8
Cyclotella spp.	Bacillariophycées	Cylindre	6	908,1
Cylindrotheca closterium	Bacillariophycées	Ellipsoïde de révolution	2,2	234,3
Dactyliosolen fragilissimus	Bacillariophycées	Cylindre	1,6	12073,9
Guinardia flaccida	Bacillariophycées	Cylindre	1,8	93984,5
Guinardia spp.	Bacillariophycées	Cylindre	1,4	13599
Guinardia striata	Bacillariophycées	Cylindre	0,2	24850,5
Leptocylindrus danicus	Bacillariophycées	Cylindre	4,5	1305,6
Licmophora gracilis	Bacillariophycées	Parallélépipède	0,7	26325
Navicula spp.	Bacillariophycées	Parallélépipède	0,5	5351
Nitzschia spp.	Bacillariophycées	Cylindre	0,5	565,5
Pseudonitzschia delicatissima	Bacillariophycées	Parallélépipède	10,6	106,5
Pseudonitzschia seriata	Bacillariophycées	Parallélépipède	1,5	2693,8
Rhizosolenia spp.	Bacillariophycées	Sphère	1,7	37993
Skeletonema costatum	Bacillariophycées	Cylindre	0,9	287,7
Thalasiosira spp.	Bacillariophycées	Cylindre	0,3	9220
Thalassionema bacillare	Bacillariophycées	Cylindre	0,8	3577,9
Thalassionema frauenfeldii	Bacillariophycées	Cylindre	1,2	616,3
Thalassionema nitzschioides	Bacillariophycées	Cylindre	2,8	1380,7
Achradina spp.	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	1,3	43474,5
Alexandrium minutum	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	0,5	8453,9
Amphidinium spp.	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	0,3	4751,2
Ceratium furca	Dinophycées	Cône +3 Cylindres	1,9	28589,3
Ceratium fusus	Dinophycées	Ellipsoïde + 2 Cône + Cylindre	0,5	4908,7
Ceratium pentagonum	Dinophycées	Cône+ demie sphère +Cylindre	0,2	598415,2
Dinophysis acuminata	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	0,2	12388,3
Goniodoma spp.	Dinophycées	Sphère	0,3	206491,8
Gonyaulax spinifera	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,1	142826,3
Gonyaulax spp.	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,2	138472,4
Gymnodinium spp.	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	13,5	4147
Prorocentrum arcuatum	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	1,7	33775
Prorocentrum compressum	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	0,2	9602,8
Prorocentrum gracile	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	0	8743,7
Prorocentrum micans	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	1,7	25377,6
Protoperidinium depressum	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,1	542991,3
Protoperidinium divergens	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,3	84823
Protoperidinium oceanicum	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,1	735132,7
Protoperidinium pallidum	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,1	108766,7
Protoperidinium pellucidum	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,2	23876,1
Protoperidinium spp.	Dinophycées	Cône + demi-sphère	0,4	149370,7
Oxytoxum sp.	Dinophycées	Ellipsoïde de révolution	0,5	14876,4
Scrippsiella spp.	Dinophycées	Cylindre	0,8	5964,1

Tableau II.2 : Formes géométriques utilisées pour le calcul des volumes cellulaires du phytoplancton. D'après Sun et al. (2003).

Forme géométrique	Formule du volume	Forme géométrique	Formule du volume
Sphère	$V = \frac{\pi}{6}.a^3$	Parallélépipède 	$V = \frac{1}{2}.a.b.c$
Cylindre 	$V = \frac{\pi}{4}.a^2.c$	Cône + 3 cylindres 	$V = \frac{\pi}{4}a^2.b_2^2 + \frac{\pi}{2}.a_3.b_3^2 + \frac{\pi}{12}.a_1.(b_1^2 + b_1.b_2 + b_2^2)$
Cône + demi-sphère	$V = \frac{\pi}{4}.a.b^2$	Ellipsoïde + 2 cônes + cylindre 	$V = \frac{\pi}{4}.a_2.b_2^2 + \frac{\pi}{12}.(a_3 + a_4).b_2^2 + \frac{\pi}{6}.a_1.b_1.b_2$
Cylindre ovale 	$V = \frac{\pi}{4}.a.b.c$	Cône + demie -sphère + cylindre 	$V = \frac{\pi}{3}.(a_1 + a_2).b_1^2 + \frac{\pi}{4}.(a_2 + b_2).b_2^2 + \frac{\pi}{12}.a_2.b_1.b_2$
Ellipsoïde de révolution 	$V = \frac{\pi}{6}.b^2.a$		

Le zooplancton

Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage du zooplancton a considéré une estimation intégrée de la colonne d'eau située entre 0 et 10 m, par réalisation de traits verticaux effectués à l'aide d'un filet en nylon caractérisé par une maille de 90µm (ouverture circulaire de 50cm de diamètre et d'une longueur de 2,5 m, selon Apstein), équipé d'un volumètre électronique. Chaque échantillon présentant un volume final de 250 mL a été fixé en utilisant une solution contenant du Formaldéhyde (CH_2O) à 5% et du Carbonate de Calcium ($CaCO_3$) afin de tamponner la solution.

Pour l'identification et la quantification des organismes zooplanctoniques, chaque échantillon a ensuite été fragmenté en aliquots d'1 mL en utilisant une pipette de Hensen pour réaliser le comptage. L'opération fut renouvelée jusqu'à compter un nombre minimum de 250 organismes identifiés si possible jusqu'à l'espèce (en particulier pour les cladocères et copépodes). Cette opération a été effectuée sous microscope inversé à contraste de phase (Leica DMI 4000B). Enfin, la densité zooplanctonique a ainsi pu être estimée en utilisant la formule suivante :

$$N_{ij} = (n_i . V_j)/L$$

Avec N_{ij}, abondance du groupe taxonomique i au sein de l'échantillon j (ind.m^{-3}), n_i nombre d'organismes de i, V_j volume de l'échantillon j utilisé pour le comptage (mL) et L le volume filtrés de l'échantillon (m^3).

Détail des communautés zooplanctoniques

La mise en place de séries temporelles inclut une évolution dans la résolution de la détermination taxonomique des espèces. Ainsi, fin 2013, près de 147 et 150 groupes taxonomiques différents, compilant à la fois des classes, des genres, des espèces voire également le sexe de ces dernières, ont été distingués au sein des sites S_2 et S_1, respectivement. Toutefois cette résolution n'étant pas uniforme dans le temps, un regroupement au sein de 47 groupes temporellement homogènes a été effectué. De ces derniers, les copépodes ont représenté en moyenne environ 80% des organismes présents au sein des échantillons (Figure II.4).

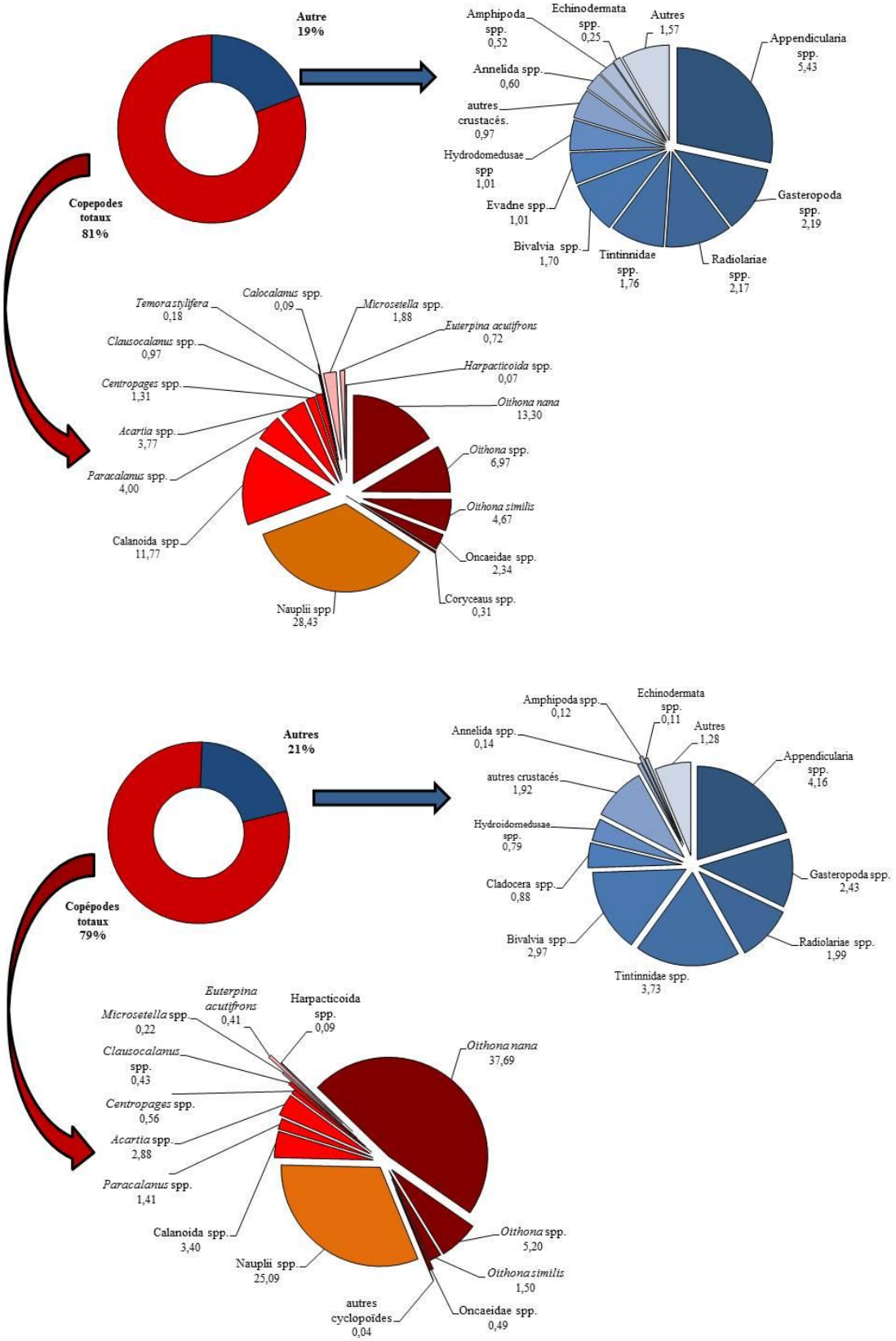


Figure II.4 : Composition moyenne du zooplancton sur la période 2005-2013 au sein des sites S_2 (Panneau supérieur) et S_1 (Panneau inférieur) et détails des communautés zooplanctoniques. (Pour les copépodes : les cyclopoïdes (marrons), les calanoïdes (rouges), les nauplii indifférenciés (orange) et les autres copépodes (rose)). (En pourcentage de l'abondance totale).

Stations de comparaison

Au cours du **chapitre III**, les résultats provenant de la LaB de Toulon ont été comparés aux mesures de « Chlorophylle *a* » et aux conditions hydrologiques présentent au sein de stations côtières bordant le bassin Ligure issues du réseau SOMLIT INSU-CNRS : le « **Point B** » (Villefrance-sur-Mer, 06) et la station « **SOFCOM** » (Marseille, 13) (Figure II.5).

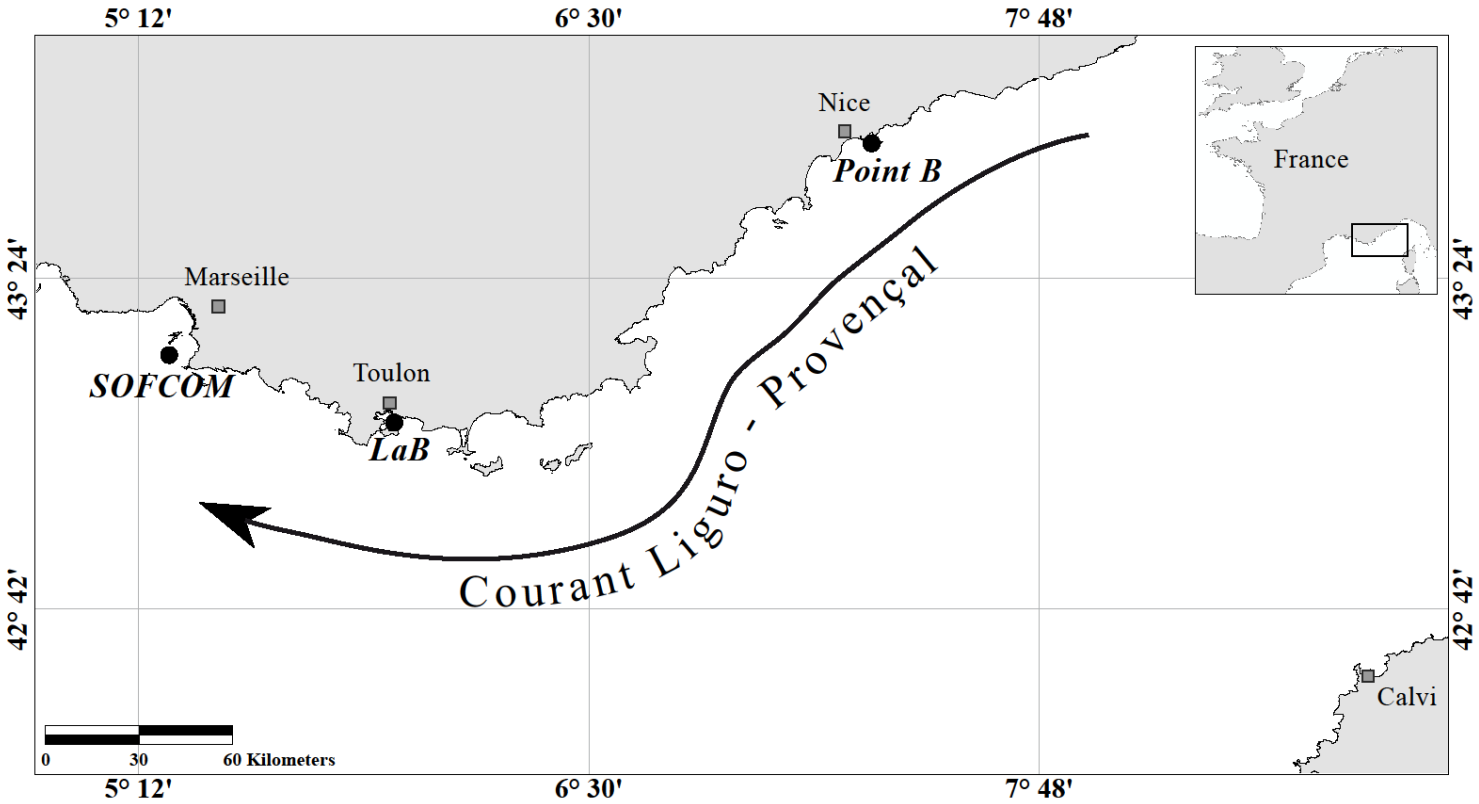


Figure II.5 : Carte de localisation des stations d'échantillonnage « Point B » et « SOFCOM » par rapport au site « LaB » de Toulon.

Caractéristiques des autres stations

La station d'échantillonnage du « **Point B** » (43°41.10 N ; 7°19.00 E) est située en rade de Villefranche-sur-mer (Riviera française), à proximité de la ville de Nice (~340 000 habitants) et du canyon sous-marin du Var (2000m). Ce site bénéficie à la fois des apports des rivières côtières locales (la Var, le Paillon et la Roya), mais reste cependant largement impacté par les apports du large et notamment par des filaments du courant Ligure, pénétrant dans la rade par l'est et dont la circulation est dépendante des vents d'est dominants dans la région. Par ailleurs, des phénomènes d'upwellings côtiers liés à la bathymétrie de la rade peuvent apparaitre, lors d'évènement de vents soutenus. La station du « **Point B** » est échantillonnée de manière hebdomadaire depuis mai 1957.

La « **SOFCOM**» (« Station d'Observation Frioul du Centre Océanologique de Marseille » : 43°14.30 N ; 05°17.00 E), située en rade de Marseille (~850 000 habitants) se caractérisée par

une profondeur de 60 m et fait l'objet d'un échantillonnage bimensuellement depuis mars 1994. La rade de Marseille, fortement anthropisée est soumise aux apports du Rhône, et des eaux usées (émissaires de « Cortiou »), identifiés comme principales sources de pollution (PCB), mais également par les crues des rivières locales (l'Aygalades et l'Huveneau) et par la circulation générale de la Méditerranée nord-occidentale. A ce titre, la « SOFCOM » est assujettie à la pluviométrie locale, dictant le régime hydrométrique des cours d'eau locaux. Par ailleurs, le fonctionnement du site est également fortement impacté par la nature et l'intensité des vents dominants. Ainsi, le Mistral, va provoquer la mise en place d'upwellings côtiers, augmentant les concentrations en nutriments, et aura pour effet de dissiper les apports du Rhône vers le large, limitant leur impact sur la rade de Marseille. A l'inverse, le Vent d'Est induit la mise en place de downwellings, induisant une diminution des concentrations en nutriments de surface et de la production primaire, et permet également d'augmenter l'infiltration du panache des émissaires de Cortiou au sein de la rade.

Les données

Sur la période 2005-2013, la température et la salinité de surface des stations SOMLIT ont été acquises par une sonde CTD (Condictivity Temperature Depth) « SBE19 plus » présentant une précision au centième de degré pour la température et au centième d'unité pour la salinité.

La « Chlorophylle *a* », qui correspond à un indicateur de la biomasse phytoplanctonique, a été mesurée mensuellement en surface en suivant la méthode préconisée par Billy *et al.* (2015), consistant en une mesure de la fluorescence émise par l'excitation des photopigments chlorophylliens. Dans le cadre de cette étude les données biologiques (« Chlorophylle *a* ») et abiotiques (température et salinité) issues du réseau SOMLIT ont été moyennées mensuellement.

A l'instar du site de la rade de Toulon, des données météorologiques permettant d'appréhender les conditions environnementales locales de ces stations ont été recueillies. Ainsi la température moyenne de l'air et les précipitations mensuelles cumulées issues des mesures de « Météo-France » pour les stations de « Marseille-OBS » (43°18'18'' N ; 5° 23'36'' E) et « Nice-Rimiez » (43°44'18'' N ; 7°16'42'' E), correspondant aux stations météorologiques les plus proches des sites du « Point B » et de « SOFCOM » respectivement, ont été utilisées.

Références

Aminot A., Kérouel R., 2007. Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines : méthodes en flux continu. Ed. Ifremer, Méthodes d'analyse en milieu marin, pp. 188.

Arnaud M., Charmasson S. 2000. Etude radioecologique de l'environnement marin de l'aire toulonnaise – Etude du compartiment sédimentaire. Campagne SIAT, IPSN/DPRE/SERNAT 2000-27.

Bandeira, B., Jamet, J.-L., Jamet, D., Ginoux, J.-M., 2013. Mathematical convergences of biodiversity indices. *Ecological Indicators* 29, 522–528. doi:10.1016/j.ecolind.2013.01.028

Billy, I., Oriol, L., Mousseau, L., Passafiume, O., 2015. Détermination de la chlorophylle *a* par fluorimétrie. Protocole SOMLIT. pp. 14

Bogé, G., Jean, N., Jamet, J.-L., Jamet, D., Richard, S., 2006. Seasonal changes in phosphatase activities in Toulon Bay (France). *Marine Environmental Research* 61, 1–18. doi:10.1016/j.marenvres.2005.03.002

Cossa, D., Garnier, C., Buscail, R., Elbaz-Poulichet, F., Mikac, N., Patel-Sorrentino, N., Tessier, E., Rigaud, S., Lenoble, V., Gobeil, C., 2014. A Michaelis–Menten type equation for describing methylmercury dependence on inorganic mercury in aquatic sediments. *Biogeochemistry* 119, 35–43. doi:10.1007/s10533-013-9924-3

Dang, D.H., Tessier, E., Lenoble, V., Durrieu, G., Omanović, D., Mullot, J.-U., Pfeifer, H.-R., Mounier, S., Garnier, C., 2014. Key parameters controlling arsenic dynamics in coastal sediments: An analytical and modeling approach. *Marine Chemistry* 161, 34–46. doi:10.1016/j.marchem.2014.02.005

Dang, D.H., Lenoble, V., Durrieu, G., Mullot, J.-U., Mounier, S., Garnier, C., 2014. Sedimentary dynamics of coastal organic matter: An assessment of the porewater size/reactivity model by spectroscopic techniques. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 151, 100–111. doi:10.1016/j.ecss.2014.10.002

Despiau, S., Gourdeau, J., Jamet, D., Geneys, C., Jamet, J.-L., 2002. Seawater DMS in a perturbed coastal ecosystem. Hydrobiologia 489, 107–115.

Dodson, A.N., Thomas, W.H., 1964. Concentrating plankton in a gentle fashion. *Limnology and Oceanography* 9, 455–456.

Duffa, C., Dufois, F., Coudray, S., 2011. An operational model to simulate post-accidental radionuclide transfers in Toulon marine area: preliminary development. *Ocean Dynamics* 61, 1811–1821. doi:10.1007/s10236-011-0429-0

Dufresne, C., Duffa, C., Rey, V., 2014. Wind-forced circulation model and water exchanges through the channel in the Bay of Toulon. *Ocean Dynamics* 64, 209–224. doi:10.1007/s10236-013-0676-3

Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollingher, U., Zohary, T., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of phycology* 35, 403–424.

Jamet, J.L., Jean, N., Boge, G., Richard, S., Jamet, D., 2005. Plankton succession and assemblage structure in two neighbouring littoral ecosystems in the north-west Mediterranean Sea. *Marine Freshwater Research*. 56, 69–83. doi:10.1071/MF04102

Jouan, M., Garreau, P., Raillard, O., 2001. Elaboration d'une plate-forme de modelisation en Méditerranée: application à la Rade de Toulon. Rapport IFREMER. pp. 53.

Le Poupon, C. 1994. Automatisation d'un procédé d'analyse de l'azote organique dissous après minéralisation en conditions réductrices. Thèse de Doctorat (PhD), Université du Sud Toulon-Var, pp. 182.

Lund, J.W.G., Kipling, C., Le Cren, E.D., 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11, 143–170.

Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische unde Amgewandte Limnologie*. 9:1-38.

Millot, C., Broyard, R., Metais, O., Tine, J., 1981. Les oscillations propres de la rade de Toulon. *Oceanologica Acta* 4, 259–262.

Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chimica Acta* 31–36.

Nicolau, R., 2005. Caractérisation et quantification des transfert dus aux petites rivières côtieres mediterranéennes.Thèse de Doctorat (PhD). Université de Toulon-Var. pp. 198.

Nicolau, R., Galera-Cunha, A., Lucas, Y., 2006. Transfer of nutrients and labile metals from the continent to the sea by a small Mediterranean river. *Chemosphere* 63, 469–476. doi:10.1016/j.chemosphere.2005.08.025

Nicolau, R., Lucas, Y., Merdy, P., Raynaud, M., 2012. Base flow and stormwater net fluxes of carbon and trace metals to the Mediterranean sea by an urbanized small river. *Water Research* 46, 6625–6637. doi:10.1016/j.watres.2012.01.031

Pougnet, F., Schäfer, J., Dutruch, L., Garnier, C., Tessier, E., Dang, D.H., Lanceleur, L., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Blanc, G., 2014. Sources and historical record of tin and butyl-tin species in a Mediterranean bay (Toulon Bay, France). *Environmental Science and Pollution Research* 21, 6640–6651. doi:10.1007/s11356-014-2576-6

Richard, S., Jamet, J.-L., 2001. An unusual distribution of Oithona nana Griesbrecht (1892) (Crustacea: Cyclopoida) in a bay: the case of Toulon bay (France, Mediterranean sea). *Journal of Coastal Research* 17, 957–963.

Rossi, N., 2008. Écologie des communautés planctoniques méditerranéennes et étude des métaux lourds (Cuivre, Plomb, Cadmium) dans différents compartiments de deux écosystèmes côtiers (Toulon, France). Thèse de Doctorat (PhD), Université du Sud Toulon-Var. pp. 227.

Rossi, Jamet, 2009. Structure and Succession of plankton Communities in Two Mediterranean Neighbouring Coastal Ecosystems (Toulon Bays, France), in: New Oceanography Research Development. Ed. Nova Science Publishers, pp. 1–14.

Serranito, B., Aubert, A., Stemmann, L., Rossi, N., Jamet, J.L., 2016. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series. *Continental Shelf Research*. doi:10.1016/j.csr.2016.01.016

Sun, J., 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25, 1331–1346. doi:10.1093/plankt/fbg096

Tessier, E., Garnier, C., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Arnaud, M., Raynaud, M., Mounier, S., 2011. Study of the spatial and historical distribution of sediment inorganic contamination in the Toulon bay (France). *Marine Pollution Bulletin* 62, 2075–2086. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.07.022

Tessier, E., 2012. Diagnostic de la contamination sédimentaire par les métaux/métalloïdes dans la Rade de Toulon et mécanismes contrôlant leur mobilité. Thèse de Doctorat (PhD). Université de Toulon-Var. pp. 292.

Vadrucci, M.R., Mazziotti, C., Fiocca, A., 2013. Cell biovolume and surface area in phytoplankton of Mediterranean transitional water ecosystems: methodological aspects. *Transitional Waters Bulletin* 7, 100–123.

Wood, E.D., Armstrong, F.A.J., Richards, F.A., 1967. Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *Journal Marine Biology Association United Kingdom* 47, 23–31.

Chapitre III Variabilité interannuelle phyto- et zooplanctonique en relation avec la variabilité des mélanges hivernaux en rade de Toulon sur la période 2005-2013

Peu de séries temporelles à long-terme sont disponibles sur la Méditerranée et c'est l'une des causes du nombre restreint d'études portant sur l'impact du climat sur la variabilité planctonique (Mazzocchi *et al*., 2007). Les séries les plus anciennes et les plus nombreuses concernent la partie nord-occidentale du bassin méditerranéen, les autres parties étant peu ou pas étudiées à long terme (Ouba, 2015).

Ces séries ont permis d'identifier l'influence de la variabilité du climat sur l'évolution du plancton Méditerranéen sur des échelles de temps pluridécennales. Dans un premier temps, des études ont mis en évidence une modification des propriétés des masses d'eau dans les années 1980 en relation avec la NAO (Oscillation Nord Atlantique) à travers la modification de la température de l'eau, du taux de précipitations et de la vitesse des vents, impactant la circulation et la densification des eaux au sein du bassin nord-ouest méditerranéen (Trigo *et al*., 2000 ; Vargas-Yanez *et al*., 2010). D'autres auteurs identifièrent un changement de régime du zooplancton en rade de Villefranche-sur-mer intervenant fin 1980, soulignant ainsi le rôle de ces modifications hydrologiques sur la diminution des abondances du zooplancton (Molinero *et al*., 2005 ; Molinero *et al*., 2008). D'autres études ont permis de dévoiler le déclenchement synchrone de changement de régimes similaires au sein de différentes régions méditerranéennes (Conversi *et al*., 2010) et plus récemment à l'échelle de l'hémisphère Nord (Beaugrand *et al*., 2014), conjecturant ainsi sur la nature climatique des processus intervenant sur d'importantes échelles spatiales, à l'origine de ces changements. Plus tard, l'identification d'un nouveau changement brutal en rade de Villefranche-sur-mer, caractérisé par une augmentation des abondances observées chez plusieurs groupes d'organismes zooplanctoniques au début de la décennie 2000 ont suggéré d'intégrer ce changement dans un contexte d'une variabilité quasi-décennale plutôt qu'un processus isolé (Garcia-Comas *et al*., 2011). En parallèle, un déficit en nutriment durant les printemps de la décennie 1990, couplé à une réduction de l'intensité des efflorescences printanières fut observé en baie de Calvi (Goffart *et al*., 2002). Le lien entre ces observations biologiques et l'augmentation de la température des eaux associées à une diminution de la salinité et des vents ont privilégié l'hypothèse d'une réduction des mélanges verticaux au sein de la mer Ligure comme processus responsable de ces changements des communautés planctoniques.

Ces processus de transports verticaux opérant au sein des masses d'eau initiés par la densification des eaux de surface, n'apparaissent qu'au sein de quelques bassins dans le monde (Marshall & Schott, 1999). Du fait de sa topographie et de l'influence de vents froids venus du nord, la région nord-occidentale de la Méditerranée se trouve être particulièrement propice à la mise en place de ces mélanges, qui prennent place au sein du Golfe du Lion (Medoc Group, 1970), mais également en mer Ligure (Sparnocchia *et al*, 1995). Ces processus sont à l'origine de remontés des nutriments provenant des couches profondes participant à la fertilisation des couches de surfaces, et permettant ainsi de supporter une floraison phytoplanctonique importante.

Ainsi, au cours de la décennie 2000, plusieurs études ont révélé la présence de mélanges verticaux intenses durant les hivers 2004, 2005 et 2006 dans le Golfe du Lion (Font *et al*., 2006 ; Schroeder *et al*., 2010 ; Herrmann *et al*., 2010), et au sein de la mer Ligure (Skliris *et al*., 2007 ; Zunino *et al*., 2010 ; Marty & Chiavérini, 2010), présentés comme conséquences

d'un déficit en eaux douces. Ces importants mélanges ont été à l'origine d'une importante production phytoplanctonique principalement conduite à travers un intense bloom printanier (Marty et Chiavérini, 2010).

Les travaux de Vandromme *et al.* (2010) ont permis de statuer sur le rôle de ces mélanges, en observant une concomitance entre les hivers froids et peu pluvieux observés sur la période 2000-2005, caractérisés par des eaux de surface riches en nutriments, et l'augmentation des abondances zooplanctoniques. Ainsi, selon le modèle présenté par ces auteurs, les mélanges hivernaux demeurent le moteur de la dynamique interannuelle du phyto- et du zooplancton au sein du bassin Ligure. Ces évènements apparaissent à la suite d'une densification des eaux de surface qui trouve ses racines dans un refroidissement suffisant des eaux, couplé à une diminution significative du régime pluviométrique. Vandromme *et al*. (2011) ont précisé également l'importance d'un pré-conditionnement automnal de la masse d'eau, caractérisé par une intensification des vents et une diminution des précipitations, dans la mise en place de ces mélanges. Ces conditions peuvent être approchées à travers la température hivernale, la pluviométrie et la salinité reflétant le processus de densification des eaux.

La rade de Toulon, qui possède un caractère particulièrement enclavé est à la fois soumise à une forte pression d'anthropique, liée à sa proximité avec la ville de Toulon, et aux influences du courant profond Liguro-Provençale orienté nord-est sud-ouest induit par son ouverture sur le large (Rossi et Jamet, 2008). Ce qui, par conséquent, permet de supposer l'impact des mélanges hivernaux prenant place en mer Ligure, sur les communautés planctoniques de la rade.

Ainsi, l'objectif principal de ce chapitre, a été d'évaluer, si ces mélanges hivernaux décrits par Vandromme, Garcia-Comas et leurs collègues, intervenant en mer Ligure (Garcia-Comas *et al*., 2011; Vandromme *et al*., 2011), permettent d'expliquer la variabilité interannuelle du compartiment micro-phytoplanctonique et méso-zooplanctonique de la rade de Toulon sur la période 2005-2013. Cette question a été appréhendée à travers l'étude de l'évolution des communautés planctoniques du site de la LaB (S_2), le plus susceptible d'être impacté par les apports du large.

Ce but a été poursuivi à travers:

- L'évaluation d'une signature des mélanges verticaux profonds opérant en mer Ligure pour la première fois en rade de Toulon et sur la période 2005-2013, réalisée à travers les variations interannuelles concomitantes de différents paramètres hydrographiques, météorologiques, climatiques, identifiés comme indicateurs de ces phénomènes.
- L'évaluation de l'impact de ces phénomènes de convection sur la dynamique interannuelle des densités micro-phytoplanctoniques et méso-zooplanctoniques en rade de Toulon.
- La comparaison de l'évolution de ces paramètres au sein de deux sites marins côtiers également sous l'influence du courant Liguro-Provençal.

Matériel et Méthodes

Les données utilisées

Les données biologiques

La variabilité interannuelle du développement printanier phytoplanctonique de la période 2005-2013 a été étudiée, en utilisant, les abondances totales mensuelles du micro-phytoplancton pour les mois de janvier à mai au sein de la LaB (S_2). L'évolution de phytoplancton de Toulon a été comparée à celle de la biomasse phytoplanctonique des stations « SOFCOM » et du « Point B », estimée par les valeurs moyennes mensuelles des concentrations en « Chlorophylle *a* », issus du réseau de Service d'Observation en Milieu LITtoral (« SOMLIT »)

Pour le site « LaB », la réponse du méso-zooplancton a été également étudiée en utilisant les abondances du méso-zooplancton total durant les même mois (de janvier à mai) pour chacune des années de la période 2005-2013.

Les données abiotiques

Pour chacun des sites, la signature des mélanges verticaux a été appréhendée à travers l'évolution interannuelle de la température des eaux de surface, de la salinité et des précipitations locales des trois stations côtières. Pour les stations « SOFCOM » et « Point B », les données de salinité, température ont été fournies par le réseau « SOMLIT », INSU-CNRS. Ces données ont été complétées par les données de précipitations cumulées de « météo France » provenant respectivement des stations météorologiques de « Toulon », (43° 06' 33'' N, 05° 56' 03'') « Marseille-OBS » (43°18'18'' N ; 5° 23'36'' E) et « Nice-Rimiez » (43°44'18'' N ; 7°16'42'' E).

Enfin, l'évolution des nutriments au sein de la LaB a été observée en utilisant les données de concentrations en nitrates ($N\text{-}NO_3^-$) et des ortho-phosphates ($P\text{-}PO_4^{3-}$) pour les mois disponibles de la période janvier à juin des années 2005, 2006, 2007, 2009 et 2010 (voir Figure II.2 du **chapitre II**).

Analyses des données

Calcul des anomalies mensuelles

L'analyse s'est concentrée sur la période de conditionnement dite « période froide » associant les mois d'hivers (de janvier à mars) aux mois de l'automne de l'année précédente (d'octobre à décembre) représentant le pré-conditionnement au phénomène de mélanges verticaux (Bethoux *et al*., 1998, 2002).

La mise en évidence de changements dans les périodes de conditionnement a été approchée à travers le calcul des anomalies mensuelles normalisées :

Dans un premier temps, une année moyenne a été calculée pour chaque variable biologique (abondances phyto- et zooplanctoniques et « Chlorophylle *a* ») et abiotique (température, salinité et précipitations cumulées) réalisant une moyenne interannuelle ($\bar{X}$) pour chacun des mois (X_j).

$$\bar{X} = \frac{\sum_{j=1}^{n} X_j}{n}$$

Avec *n* le nombre d'années de la série suivie.

Dans un second temps, la différence de chacune des valeurs de la série (X_i) avec la valeur du mois correspondant dans cette année moyenne ($\bar{X}$) a été réalisée. Enfin, chacune de ces différences a été réduite par division avec l'écart-type (σ_j) obtenu pour chacun des mois moyens :

$$A_i = \frac{X_i - \bar{X}}{\sigma_j}$$

Enfin, une moyenne annuelle de ces anomalies mensuelles a été réalisée pour définir le comportement moyen de chaque année. Les valeurs manquantes ont été marquées par des rectangles noirs et n'ont pas été considérées lors de cette moyenne.

Cette mesure d'anomalies s'est vue complétée par une recherche de changements brutaux dans la moyenne pour tenter de les intégrer dans un processus interannuelle.

Détection des « shifts »

Pour chacune de ces variables explorées, la méthode STARS (Rodionov, 2004 ; Rodionov et Overland, 2005), a été appliquée pour détecter des changements brutaux et significatifs dans la moyenne au cours des séries temporelles mensuelles.

Cette approche repose sur l'évaluation de la moyenne par ajouts successifs de données, de manière à détecter une déviation significative de celle-ci par rapport à la valeur précédente. L'évaluation de la moyenne s'opère à travers une fenêtre glissante de largeur convenue et se décompose en deux étapes. Durant la première étape, la détection d'une variation suffisante de la moyenne sera marquée comme point de changement potentiel.

Le paramétrage de l qui correspond à la demie-largeur de la fenêtre glissante centrée sur c ([c-l ; c+ l]) définit par conséquent, la durée minimale du régime. Une faible valeur de l, peut filtrer les changements trop faibles de la moyenne. Inversement, une valeur de l trop importante réduit la différence de moyenne entre deux régimes successifs, ayant pour effet d'augmenter l'incertitude du point de changement (Rodionov, 2004).

Dans l'objectif d'identifier des régimes significatifs à l'échelle interannuelle et en tenant compte de la donnée disponible, la largeur de la fenêtre l fut définie empiriquement pour détecter des régimes s'étalant au minimum sur une année et demie, soit une périodicité d'au moins 20 mois. La valeur de l, ainsi fixée, va permettre de déterminer la différence ($diff$) entre la moyenne du nouveau régime ($\bar{x}_{new}$) correspondant à la moyenne de l'intervalle (c-l,c), et la moyenne du régime courant ($\bar{x}_{cur}$), qui se trouve être statistiquement significative selon le test t de Student :

$$diff = \bar{x}_{new} - \bar{x}_{cur} = t\sqrt{2\sigma_l^2/_l}$$

Avec t, la valeur de la loi de « student » pour une probabilité de p=0,01, avec $2l - 2$ degré de liberté.

Ce test suppose l'égalité des variances moyennes σ_l^2 des deux régimes testés. Pour chaque nouvelle valeur ajoutée, on calcule la moyenne $\bar{x}_{R1}$ correspondant à une estimation du premier régime permettant de calculer la valeur seuil théorique $\bar{x}'_{R2}$ définie par :

$$\bar{x}'_{R2} = \bar{x}_{R1} \pm diff$$

Pour chaque nouvelle valeur de c, la moyenne $\bar{x}_{R2}$ correspondante sera jugée statistiquement significative si elle excède l'intervalle de $\bar{x}'_{R2}$ (supérieur à $\bar{x}_{R1} + diff$ ou inférieur à $\bar{x}_{R1} - diff$) et sera ainsi considérée comme potentiel « point de rupture » nommé j.

Dans un second temps, les observations successivement ajoutées seront utilisées pour affirmer ou infirmer cette hypothèse. L'hypothèse de déviation de la moyenne du régime sera testée en utilisant le « Régime Shift Index », définit pour chaque observation c par :

$$RSI_c = \sum_{i=c}^{c+m} \frac{X_i^*}{l\sigma_l}, \qquad m = 0,1,\dots,l-1$$

σ_l est l'écart-type moyen de la fenêtre glissante, et X_i^* représente la différence entre la moyenne x_i à tester et la valeur seuil théorique calculée précédemment $\bar{x}'_{R2}$. Le RSI_c va ainsi correspondre à la somme cumulée des anomalies normalisées. Une valeur négative de RSI_c à l'observation j attestera de l'acceptation de l'hypothèse nulle H0. A l'inverse une valeur positive indiquera la présence d'un changement de régime au point j au niveau de probabilité p. Le point p servira dès lors de nouveau point de référence sur lequel l'hypothèse d'un nouveau changement de la moyenne sera basée.

Résultats

Résultats des paramètres au sein de la LaB

Les températures de l'eau et de l'air

Sur la période 2005-2013, la température a présenté une importante variabilité, sans préciser un motif clair de succession entre les années à anomalies positives et négatives (Figure III.1).

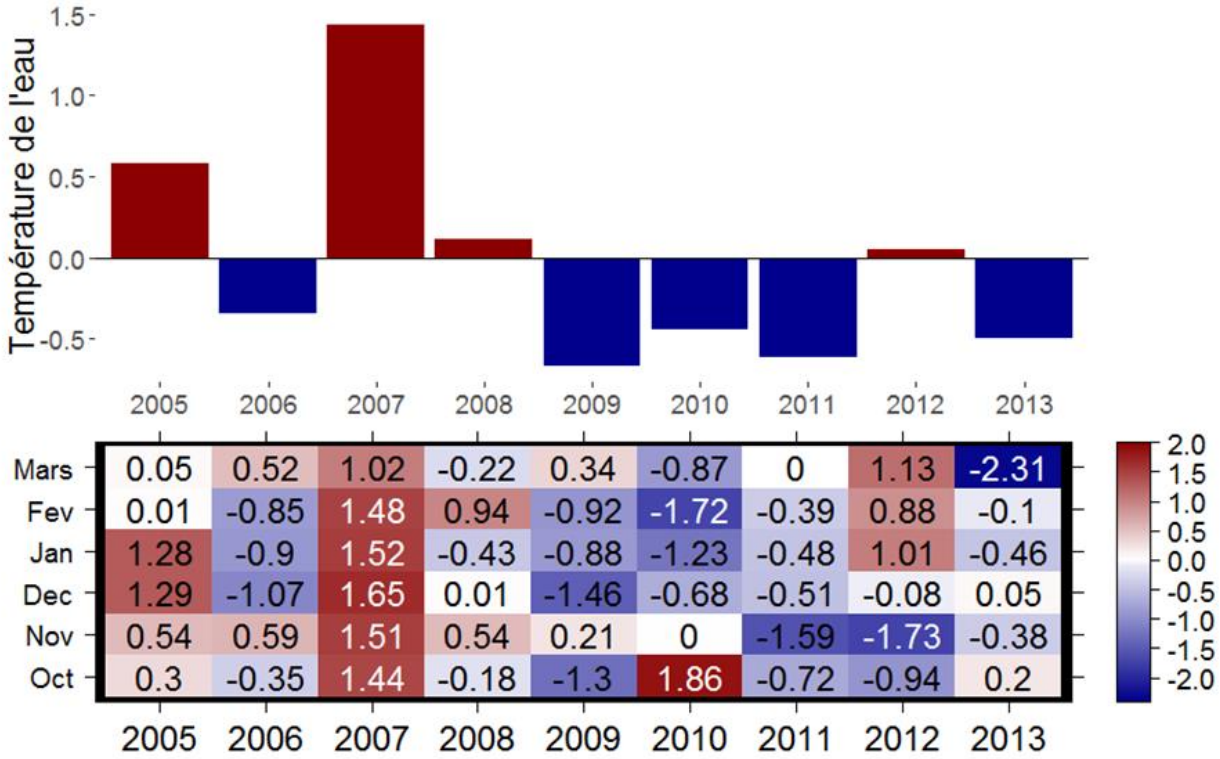


Figure III.1 : Anomalies mensuelles de la température de surface (3 m) au sein de la rade de Toulon chez les mois constitutifs des périodes de conditionnement pour chacune des années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

Cependant, excepté pour 2006, des températures supérieures aux valeurs mensuelles moyennes ont été retrouvées sur la période 2005-2008 et en particulier en 2007, définissant l'année la plus chaude (+1.52, +0.68 et 0.18, au cours de 2007, 2005 et 2008, respectivement). Cette dernière se caractérisant ainsi, par la présence d'anomalies positives sur l'ensemble de sa période de conditionnement. L'année 2006, a présenté pour sa part, en moyenne des températures inférieures aux températures moyennes de saison, localisées chez les mois de décembre (2005) (-1.07), janvier et février (2006) (-0.9 et -0.85, respectivement).

A l'inverse, il est également possible de noter que les années 2009, 2010 et 2011 sont toutes trois caractérisées par des anomalies de température négatives sur l'ensemble de leur période de conditionnement (-0.87, -0.36 et -0.74, respectivement).

Enfin, une opposition dans les anomalies a été observée entre les années 2012 et 2013. Ainsi l'automne 2011 (octobre à décembre) conditionnant l'année 2012 a présenté des températures inférieures aux valeurs moyennes mensuelles (-0.92 en moyenne), tandis que l'hiver 2012 (janvier à mars) a été caractérisé par des températures supérieures (+1, en moyenne), résultant en une anomalie moyenne positive de faible amplitude (+0.05). L'année 2013, en revanche a été caractérisée par des anomalies de température négatives chez la plupart des mois constituant sa période de conditionnement (-0.50 en moyenne).

Conformément aux anomalies observées, aucun changement significatif de la moyenne n'a été détecté dans la série mensuelle de température, par l'application de la méthode STARS (Figure III.2).

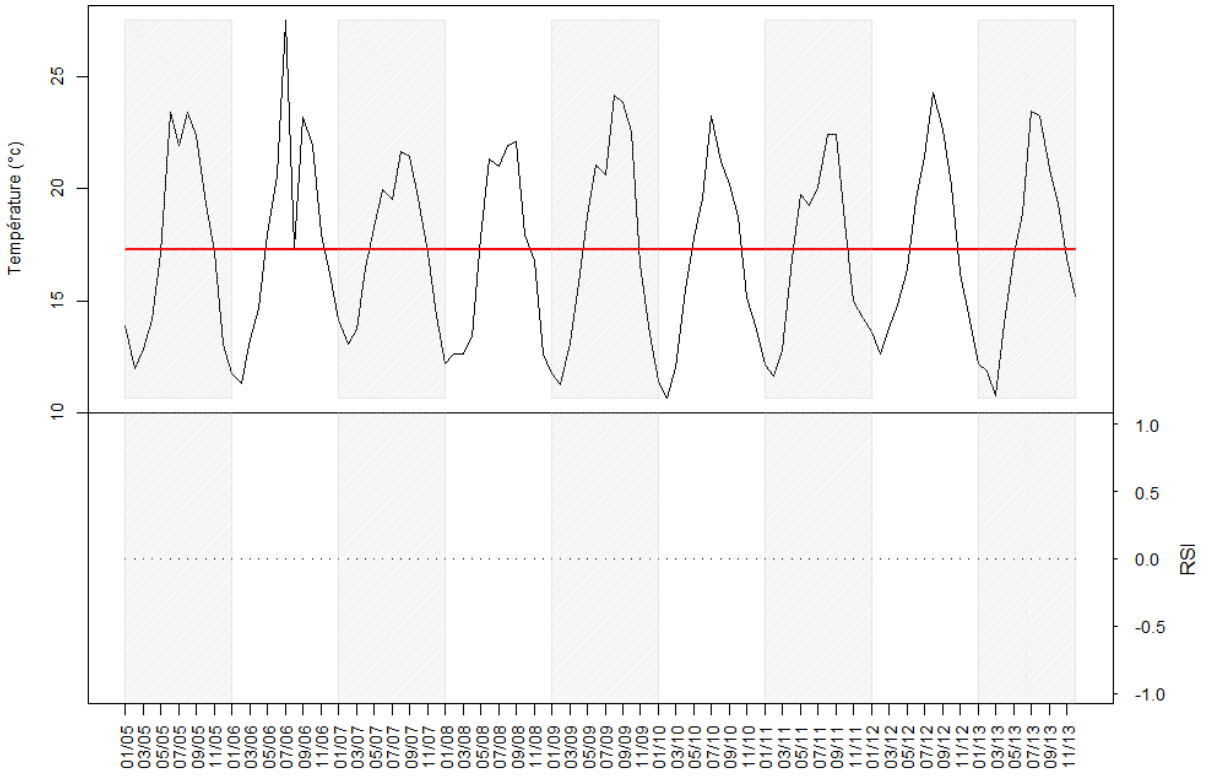


Figure III.2 : Série temporelle mensuelle de la température de surface (ligne noire), et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (Panneau supérieur). Détail de l'indice de changement de régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur).

La température de l'air des périodes de conditionnement des années 2005 à 2013 a présenté des anomalies très proches de celles définies précédemment avec la température des eaux de surface (Figure III.3). On y retrouve ainsi, l'année 2007 caractérisée par les températures

saisonnières les plus élevées (+1.46 en moyenne). De même, les années 2008 et 2012 se démarquent par des températures supérieures aux valeurs moyennes (+0.15 et 0.58, respectivement). Celles-ci se sont opposées au groupement d'années 2009 à 2011 et 2013 qui ont été caractérisées par de plus faibles températures (-0.29 ; -0.42, -0.60 et -0.19 pour 2009, 2010, 2011 et 2013, respectivement). Seule la période de conditionnement de 2005 a affiché une différence avec la température de surface en présentant des valeurs inférieures à la moyenne (-0.34 en moyenne).

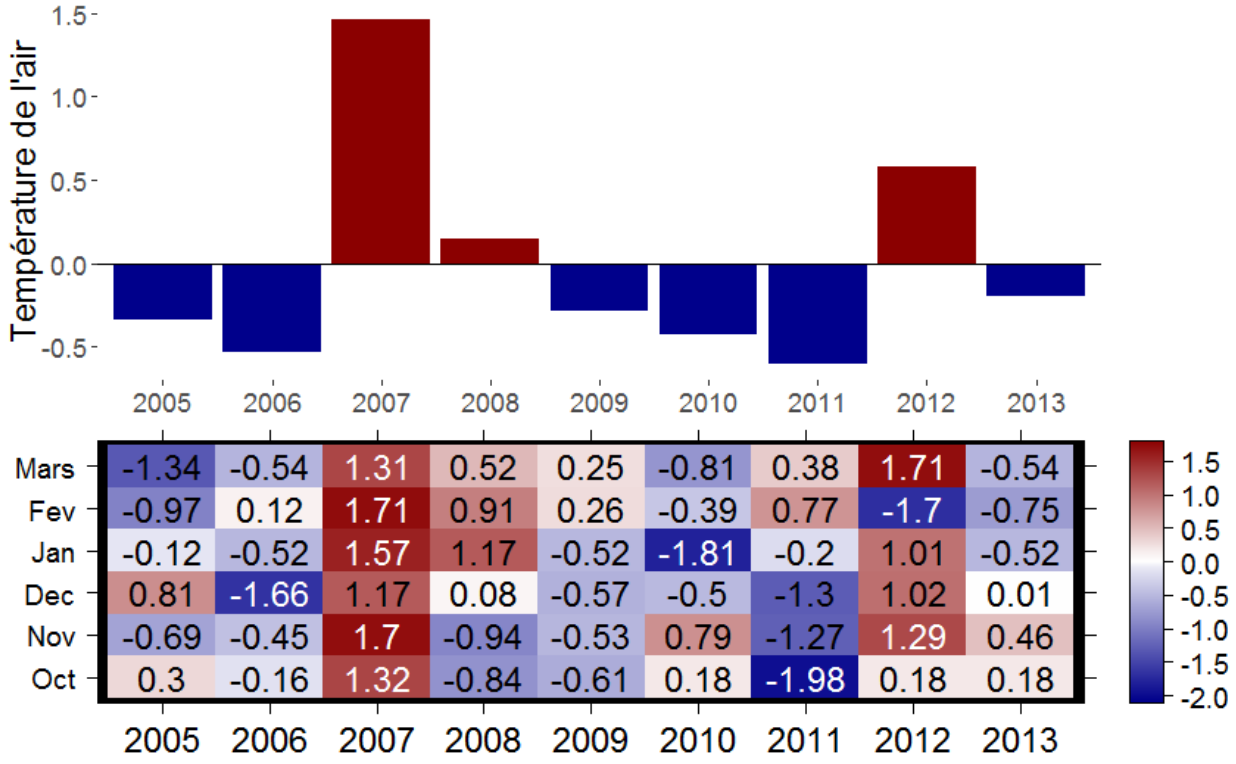


Figure III.3 : Anomalies mensuelles de la température de l'air mesurées au sein de la station météorologique « Toulon », chez les mois constitutifs des périodes de conditionnement pour chacune des années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

La Salinité

La salinité a présenté un changement brutal des anomalies moyennes mettant en évidence une opposition entre les groupements d'années 2005-2008 et 2009-2013 (Figure III.4).

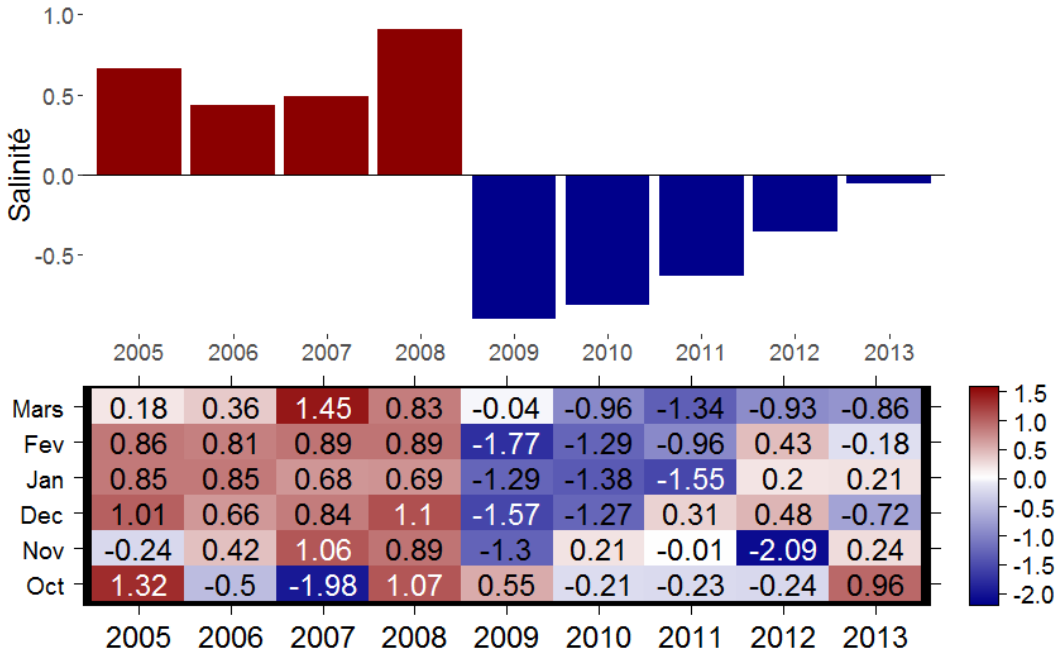


Figure III.4 : Anomalies mensuelles de la salinité des mois constitutifs des périodes de conditionnement chez les années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

Ainsi, les périodes de conditionnement du groupement d'années 2005-2008 ont été caractérisées en moyenne par des salinités supérieures aux valeurs saisonnières (+0.66, +0.43, +0.49 et + 0.91 respectivement chez 2005, 2006, 2007, 2008). Ces anomalies positives moyennes ont résulté de valeurs de salinité supérieures aux valeurs moyennes mensuelles chez la quasi-totalité des mois de leurs périodes de conditionnement, excepté en novembre 2004, octobre 2005 et 2006 (-0.24, -0.5 et -1.98, respectivement).

Ce premier groupement d'années a été opposé au groupe d'années 2009-2012, caractérisé par des anomalies moyennes négatives de salinité (-0.90, -0.82, -0.64, -036 et chez 2009, 2010, 2010, 2011, 2012 et 2013, respectivement). Le détail des anomalies mensuelles a permis de visualiser deux types de situations ayant conduit à ces anomalies moyennes négatives. Ainsi les anomalies présentées par les années 2009, 2010 et 2011 résultent de la succession d'anomalies mensuelles portant sur la période hivernale (globalement de novembre à février). A l'inverse, pour l'année 2012, l'anomalie moyenne observée découle d'un évènement ponctuel défini par l'importante anomalie de salinité observée en novembre (2011) (-2.09).

Enfin la période de conditionnement de l'année 2013, se définit par une anomalie moyenne de salinité (-0.06), résultant de la présence d'anomalies mensuelles successivement positives et négatives.

Ce changement dans les anomalies, observé entre les périodes 2005-2008 et 2009-2011 a été corroboré par la détection d'un changement de régime survenant en novembre 2008 (RSI=-0.83), caractérisé par une diminution de la salinité moyenne (de 37.6 à 35.1) (Figure III.5). L'application de la méthode STARS a également permis d'identifier un second changement de régime de plus faible intensité (RSI=+0.73), détecté en avril 2011, précisant une réaugmentation de la salinité moyenne (de 35.1 à 37.3) pour la période 2012-2013.

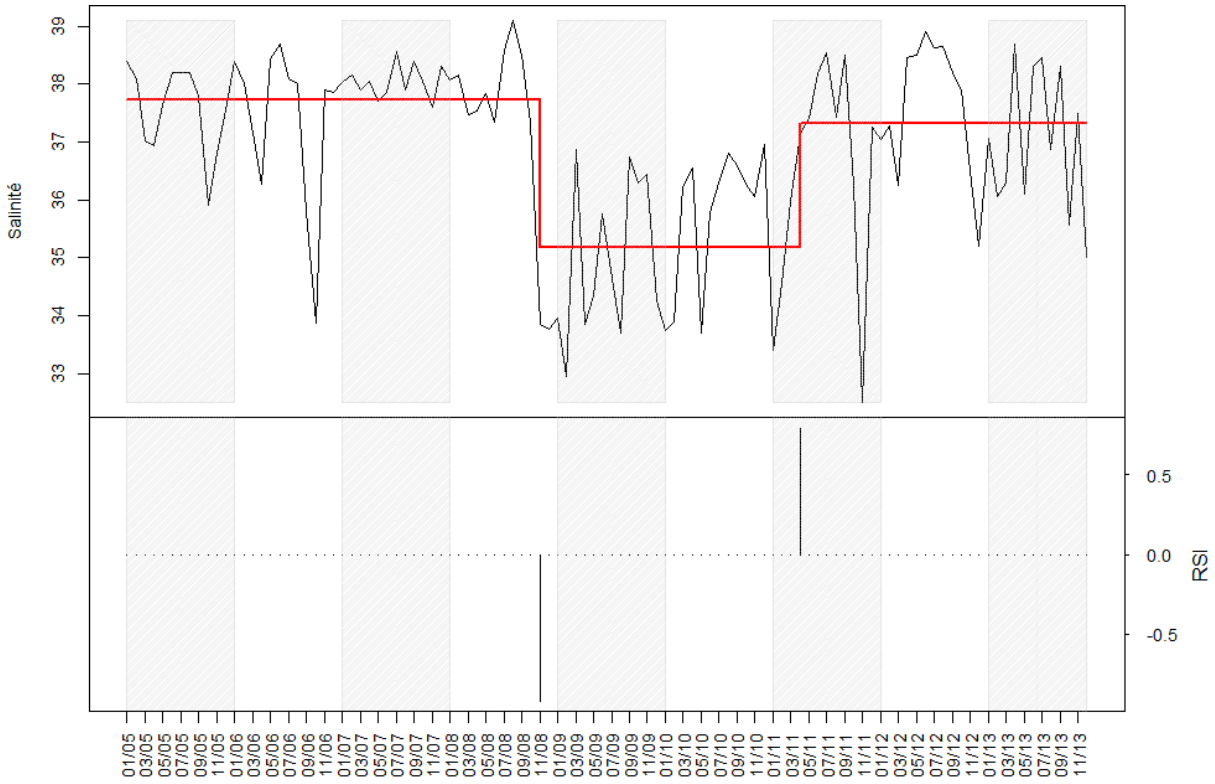


Figure III.5 : Série temporelle mensuelle de la salinité des eaux de surface de la rade de Toulon (ligne noire), et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur).

Les Précipitations cumulées

A l'instar de la salinité, les anomalies moyennes des précipitations cumulées de la station météorologique de Toulon ont décrit un changement brutal intervenant à partir de fin 2008 (Figure III.6).

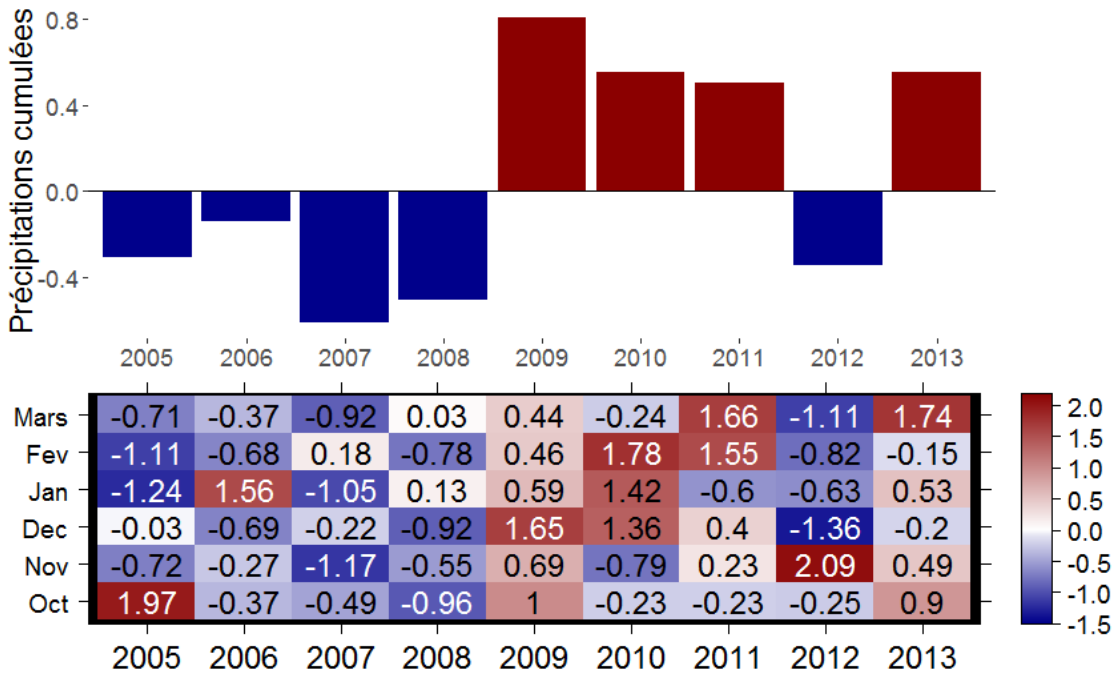


Figure III.6 : Anomalies mensuelles des précipitations cumulées (log-transformées) des mois constitutifs des périodes de conditionnement chez les années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

Ainsi, les années 2005 à 2008, sont caractérisées en moyenne par des précipitations inférieures aux valeurs moyennes (-0.31, -0.14, -0.61 et -0.51 pour 2005, 2006, 2007, 2008, respectivement), résultant d'anomalies négatives sur la majeure partie des mois de leur période de conditionnement.

Une nouvelle fois, ce premier groupement d'années s'oppose au groupe d'année 2009-2011, définie par des périodes de conditionnement plus pluvieuses que la moyenne (+0.81, +0.55, +0.50, pour 2009, 2010 et 2011, respectivement).

Enfin, 2012 et 2013 ont présenté des comportements antagonismes. Alors que l'année 2012 a été définie par une diminution moyenne des précipitations (-0.35) causée par des anomalies négatives de précipitations au cours de l'hiver 2011-2012, l'année 2013 fut définie par une augmentation des précipitations moyennes (+0.55), résultant principalement du fort évènement pluvieux observé en mars 2013 (+1,74).

Le calcul du RSI de la méthode STARS a permis de mettre en exergue le changement suggéré par les variations de la nature des anomalies observées entre 2008 et 2009 (Figure III.7). Ce changement fut caractérisé par une augmentation des précipitations moyennes par 2 (de 37.3 à 74.7 mm). De même, la deuxième inversion observée entre les anomalies moyennes de 2011 et 2012, a également été soulignée par la détection d'un second changement dans la moyenne opérant au cours du printemps 2011. Ce second « shift » a été défini par une diminution des précipitations cumulées moyennes par rapport à la période 2009-2011 (de 74.7 à 50.1 mm).

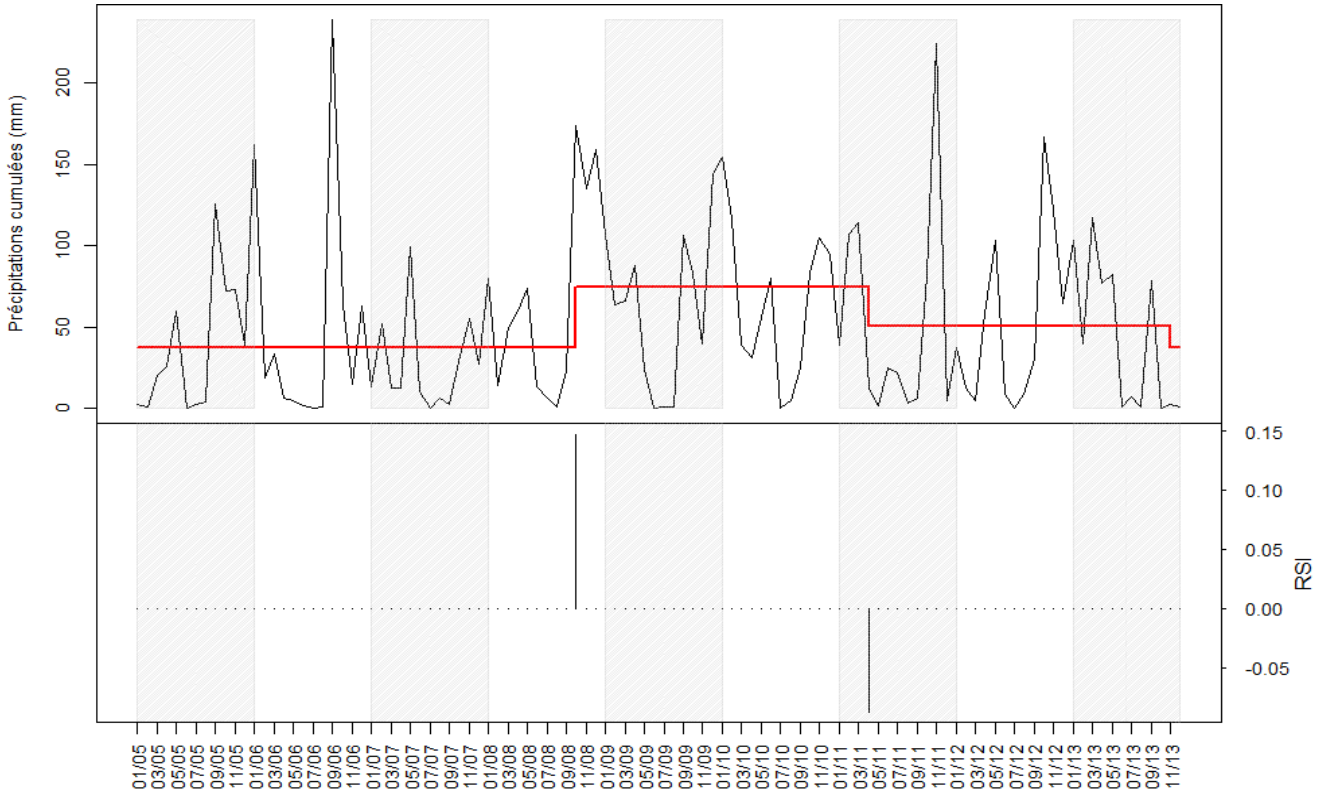


Figure III.7 : Série temporelle mensuelle des précipitations cumulées (ligne noire), et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date des changements significatifs (panneau inférieur).

L'indice de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO)

Sur la période 2005-2013, la période de conditionnement de 2010 a été caractérisée par la valeur moyenne de l'indice NAO la plus faible de la série (-1.16), principalement située durant le mois de décembre 2009 (-1.93) et février 2010 (-1.98). Les périodes de conditionnement de 2011 et 2013, ont également été marquées par une NAO globalement négative (-0.65 et -0.72, respectivement) (Figure III.8)

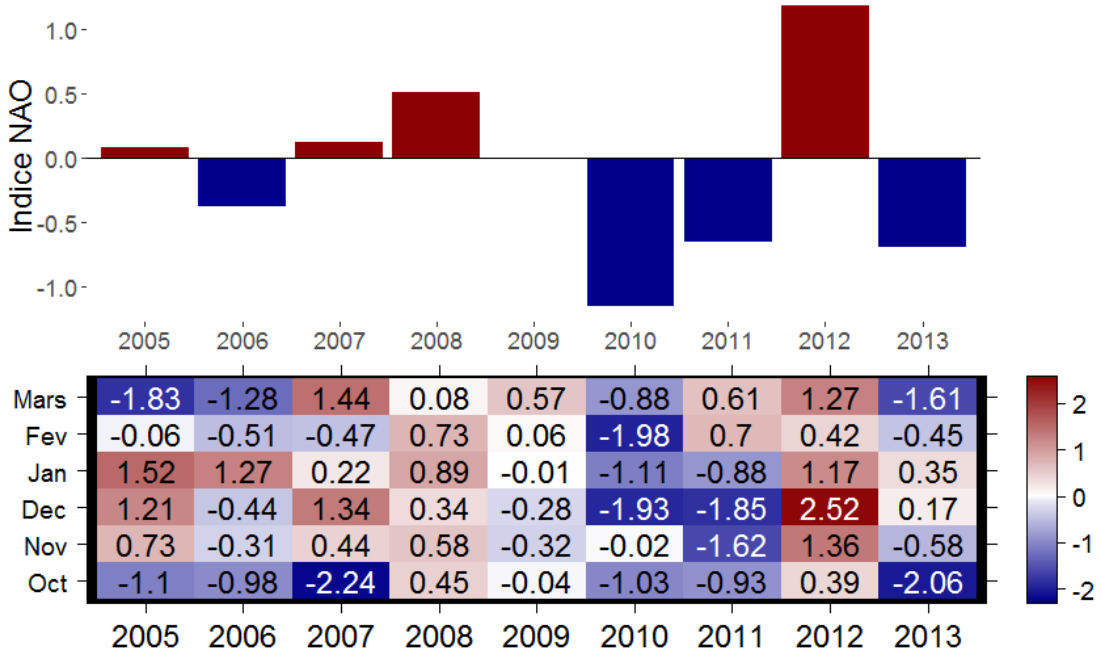


Figure III.8 : Valeurs de l'indice NOA des mois constitutifs des périodes de conditionnement chez les années de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

A l'inverse, l'année 2012 a été contrastée par une NAO moyenne positive, la plus importante (+1.19) de la série. L'année 2009 est en revanche caractérisée par l'absence de phase de NAO, résultant de la compensation entre un indice négatif en automne 2008 (-0.21) et positif au cours de l'hiver 2009 (+0.21).

Les années 2005, 2007 et 2008 ont présenté une NAO moyenne positive (+0.07, +0.12 et 0.51, respectivement), suggérant une certaine homogénéité de phase sur la période 2005-2008, excepté pour 2006 qui a été caractérisée par une phase moyenne de NAO négative (-0.37).

L'application de la méthode STARS a permis d'appuyer le changement de phase observé à partir de 2010, en détectant une diminution significative dans la moyenne de l'indice NAO en novembre 2009, passant de -0.15 à -0.81 (Figure III.9). Un second changement a été identifié

en septembre 2011 (de -0.81 à +0.03) soulignant là encore l'alternance de phase observée entre les années 2011 et 2012.

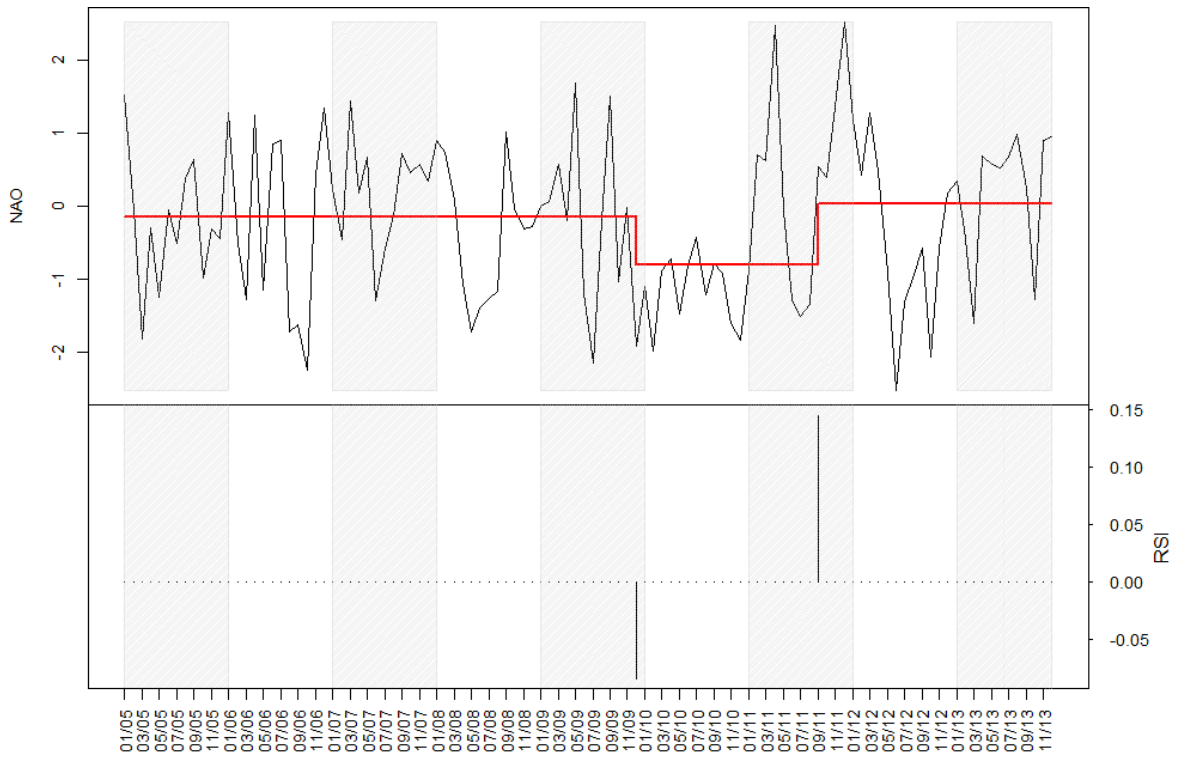


Figure III.9 : Série temporelle mensuelle de l'indice NOA (ligne noire) et résultats de l'approche STARS de détection de changement dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur) et détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date des changements significatifs.

Les nutriments

Les distributions des concentrations en nitrates ($N\text{-}NO_3^-$) et des ortho-phosphates ($P\text{-}PO_4^{3-}$) de la « LaB » ont décrit une importante variabilité interannuelle, sans présenter de cohérence avec les groupements d'années précedemment discriminés par la salinité et les précipitations cumulées (Figure III.10).

Ainsi, les concentrations en nitrates ont été maximales au cours du printemps 2007 (5,2 ±1,9 µmol.l^{-1}). Les autres printemps dont les concentrations moyennes ont varié entre 1,57 et 0,29 µmol.l^{-1} (en 2010 et 2009, respectivement) n'ont présenté aucune différence significative au test non paramétrique de Kruskall-Wallis (p-val = 0.12)

De même les concentrations en ortho-phosphates ont présenté leur maximum au cours du printemps 2005 (0,16 ± 0,87 µmol.l^{-1}). En dehors de ce printemps, aucune différence significative n'a pu être identifiée entre les printemps des autres années, qui ont présenté des valeurs moyennes de concentration comprises entre 0,03 (en 2006 et 2010) et 0,05 µmol.l^{-1} en 2009.

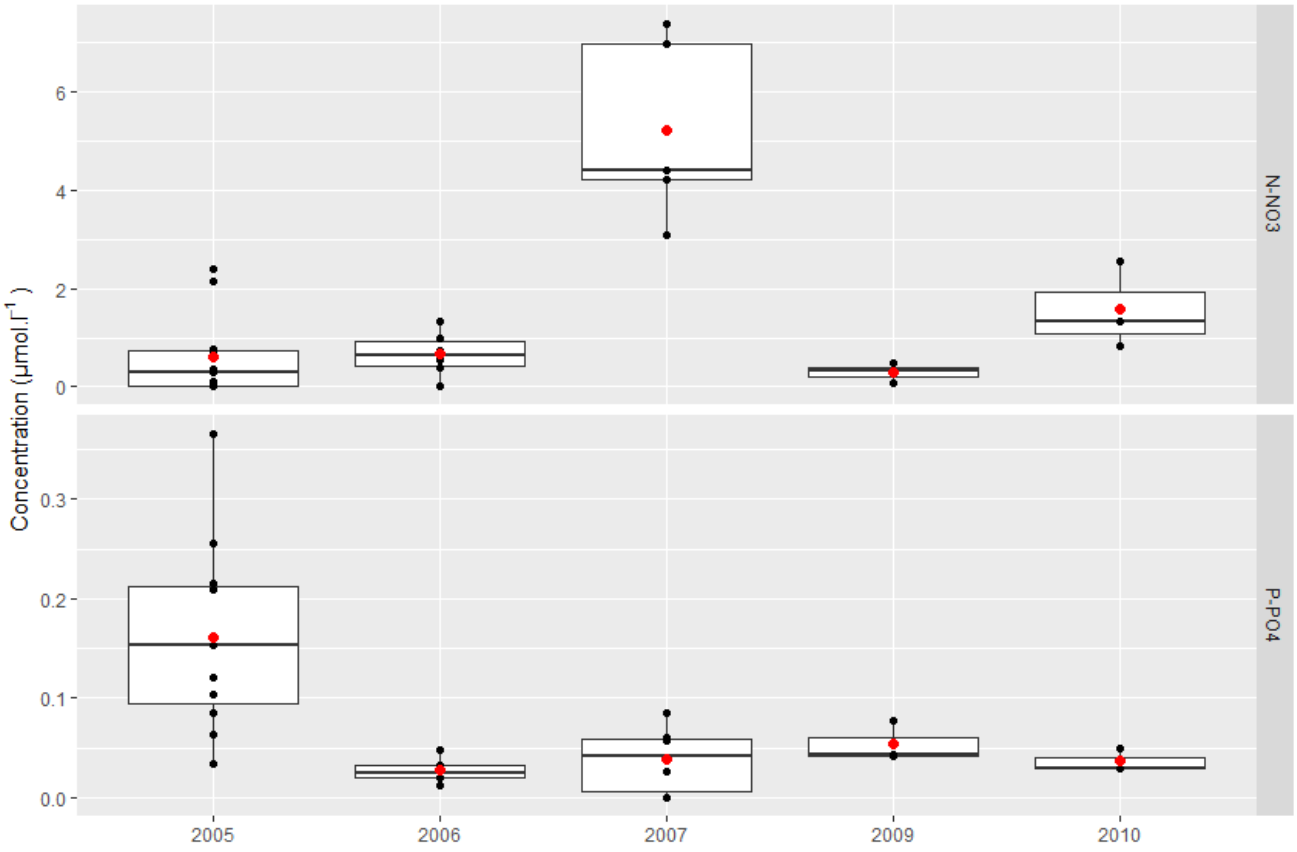


Figure III.10 : Boîte à moustache (boxplot) des concentrations en nitrates ($N\text{-}NO_3^-$) et ortho-phosphates ($P\text{-}PO_4^{3-}$) dans la « LaB » au cours des printemps des années 2005, 2006, 2007, 2009 et 2010. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boites. Les limite des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quantile (Q3), tandis que les moustaches représentent les valeurs étendues équivalentes à 1.5* Q1 et Q3 (pour la moustache supérieure et inférieure, respectivement). Enfin le point rouge central défini la valeur moyenne de chaque distribution.

Le micro-phytoplancton

Le calcul des anomalies moyennes de l'abondance micro-phytoplanctonique a permis de distinguer les deux mêmes périodes, que celles discriminées précédemment par la salinité et les précipitations cumulées (Figure III.11).

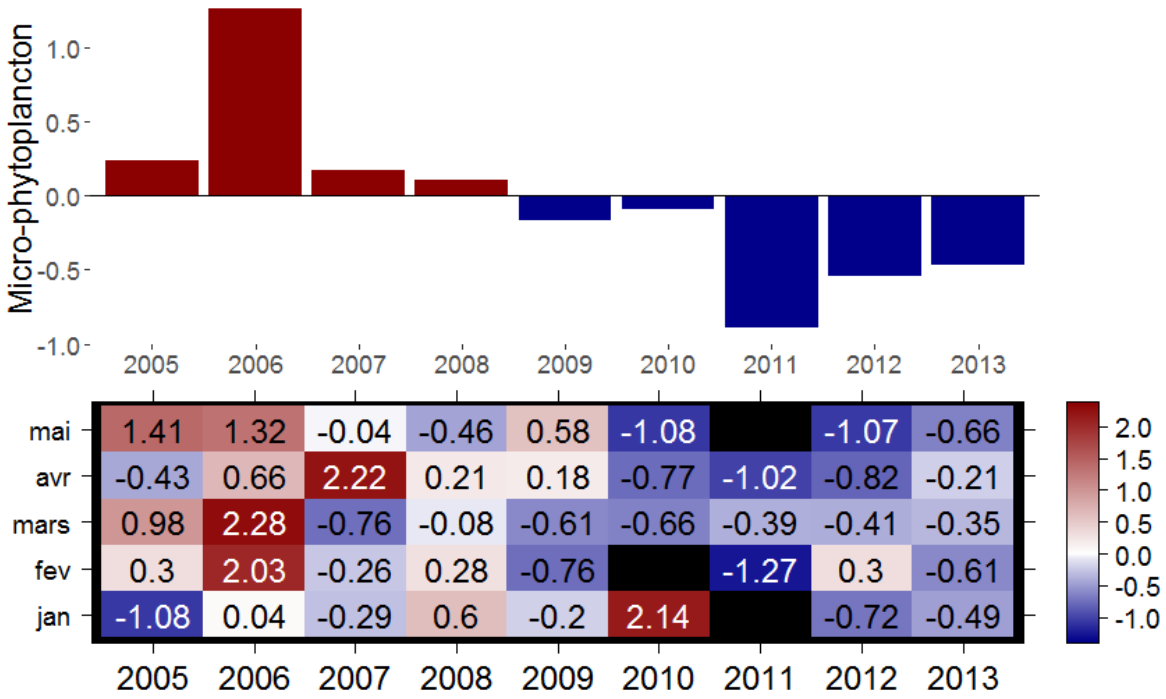


Figure III.11 : Anomalies mensuelles de l'abondance micro-phytoplanctonique (cell.l^{-1}) log-transformées des printemps (janvier-mai) de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

Le premier groupement d'années caractérisant la période 2005-2008 a présenté des anomalies moyennes positives (+0.24, +0.17 et +0.11, pour 2005, 2007 et 2008 respectivement) et en particulier au cours du printemps 2006 (+1.26), résultant entre autres, des mois de février (+2.03) et mars (+2.28) les plus abondants de la série.

Cette première période a contrasté avec le groupement d'années 2009-2013, caractérisé par de faibles abondances relatives au cours des printemps et tout particulièrement chez les années 2011 à 2013 (-0.89, -0.54 et -0.46 pour, 2011, 2012 et 2013, respectivement). Ces anomalies moyennes sont révélatrices d'anomalies mensuelles importantes, particulièrement localisées en février et avril 2011 (-1.27 et -1.02, respectivement) et mai 2012 (-1.07). En outre, l'absence de valeur en mai et janvier 2011 est également responsable de l'anomalie moyenne négative de 2011, la plus importante de la série.

Le test de rang de Mann-Withney-Wilcoxon a permis de mettre en exergue des différences significatives (p-val<0.01) de l'abondance totale entre la période 2005-2008, caractérisée par

une moyenne de $8{,}5.10^{3} \pm 13{,}7.10^{4}$ cell.l^{-1} et la période 2009-2011 (~$2{,}2.10^{3} \pm 2{,}4.10^{4}$ cell.l^{-1}) (Figure III.12). De même, la période 2005-2008 a présenté une différence significative (p-val<0.01), avec la période 2012-2013 ($2{,}6.10^{-3} \pm 5.10^{-2}$ cell.l^{-1}). En revanche aucune différence n'a été identifiée entre les abondances de 2009-2011 et celles de 2012-2013 (p-val=0.54).

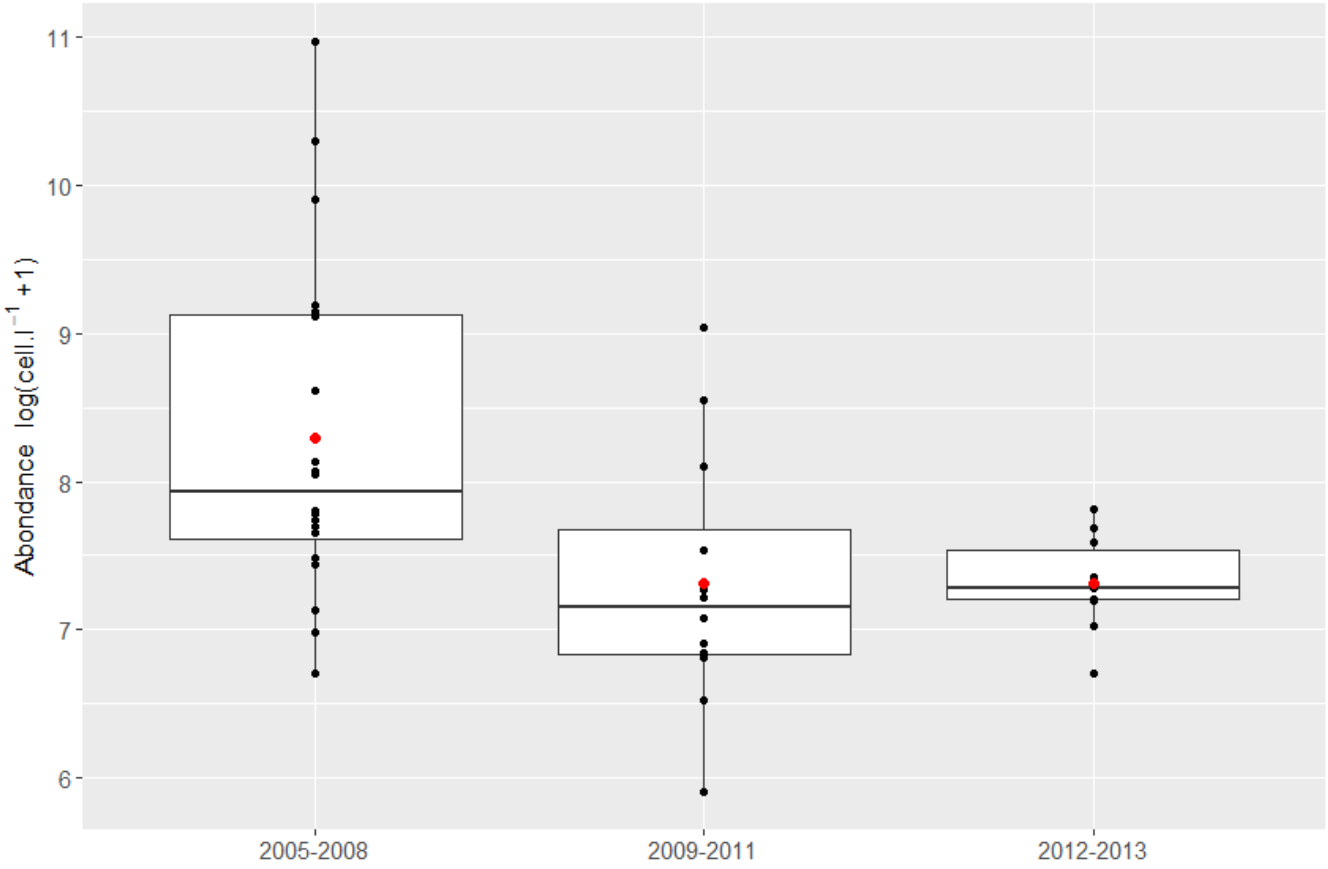


Figure III.12: Boîte à moustache (boxplot) des abondances printanières (de janvier à mai) log-transformées du micro-phytoplancton total de la « LaB » pour les périodes 2005-2008, 2009-2011 et 2012-2013. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boîtes. Les limites des boites représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent les valeurs étendues équivalentes à 1.5* Q1 et Q3 (pour la moustache supérieure et inférieure, respectivement). Enfin, le point rouge central défini la valeur moyenne de chaque distribution.

Le méso-zooplancton

Les anomalies annuelles moyennes de l'abondance méso-zooplanctonique totale ont présenté une dynamique bien différente de celles observées avec le micro-phytoplancton (Figure III.13).

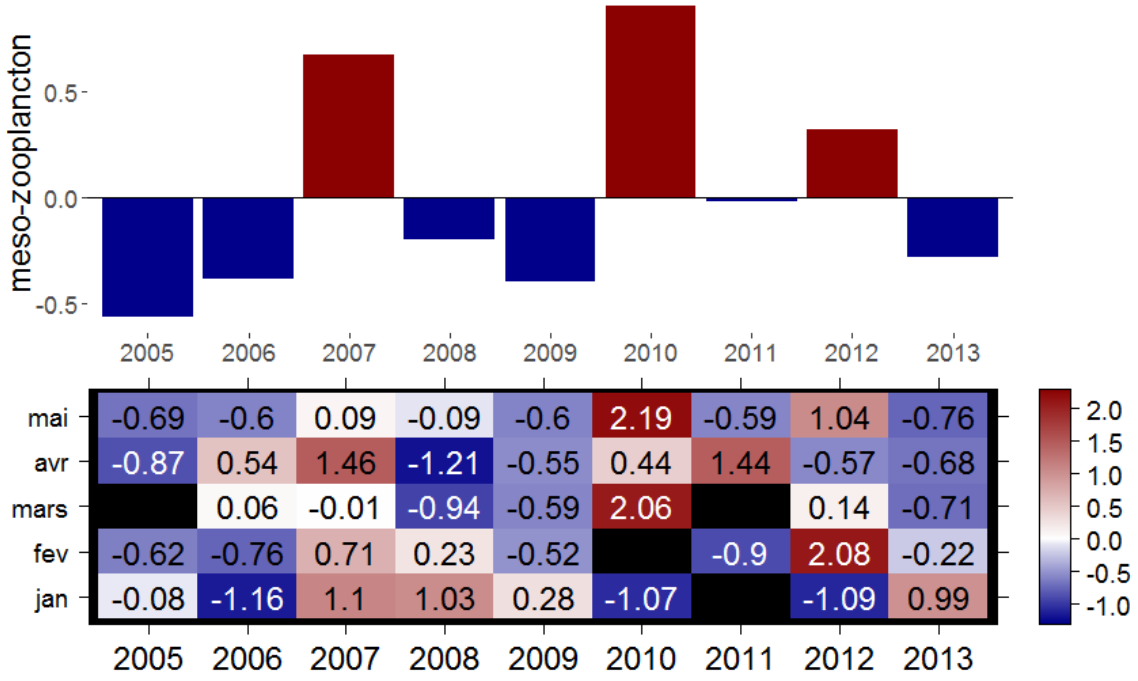


Figure III.13 : Anomalies mensuelles de l'abondance méso-zooplanctonique (ind.m^{-3}) des printemps (janvier-mai) de la période 2005-2013 (panneau inférieur), et moyennes des anomalies calculées pour chaque année (panneau supérieur).

Ainsi, la période 2005-2008 n'a pas présenté d'uniformité dans les anomalies annuelles moyennes des abondances zooplanctoniques. En effet, seul le printemps de 2007 est caractérisé par une anomalie moyenne positive (+0.67) dont la plus forte anomalie mensuelle positive se retrouve au cours du mois d'avril (+1.46), contrastant avec les années 2006 (-0.38) et 2008 (-0.2) et particulièrement avec 2005 définie par l'anomalie moyenne négative la plus importante (-0.56).

De la même manière, aucune tendance homogène des anomalies moyennes n'a été observée sur la période 2009-2011. Ainsi, les années 2009 et 2011 ont été définies par des anomalies moyennes négatives (-0.39 et -0.02, respectivement), ceci en dépit de la présence d'une anomalie positive durant le mois d'avril 2011 (+1.44). A l'inverse, le printemps 2010, se caractérise par l'anomalie moyenne positive la plus importante de la série (+0.90).

Cette hétérogénéité dans le sens des d'anomalies observées au sein des périodes, a été soulignée par une similarité des distributions d'abondances totales entre les périodes 2005-2008 et 2009-2011 (Figure III.14). En effet, les périodes 2005-2008, et 2009-2011 ont affiché des abondances moyennes très proches ($1{,}5.10^4 \pm 6{,}9.10^3$ ind.m^{-3} et $1.9.10^4 \pm 1{,}4.\ 10^4$ ind.m^{-3},

respectivement). Cette proximité dans les distributions a été validée par l'absence de différences significatives entre leurs moyennes respectives, résultant du test de rang de Mann-Withney-Wilcoxon (p-val > 0.05).

La période 2012-2013 présente également une opposition entre les anomalies moyennes de 2012 et 2013. La première a ainsi été définie, par un printemps présentant une anomalie moyenne positive (+0.32), tandis que la seconde a été caractérisée par une anomalie moyenne négative, de faible intensité (-0.28). Cette différence se retrouve à travers l'important écart à l'abondance moyenne présentée durant cette période ($1.6.10^4 \pm 1.10^4$ ind.m^{-3}) (Figure III.14). Là encore, l'absence d'une tendance interannuelle chez le méso-zooplancton se traduit par l'absence de différences dans les abondances moyennes de la période 2012-2013 avec les deux autres périodes (p-val > 0.05).

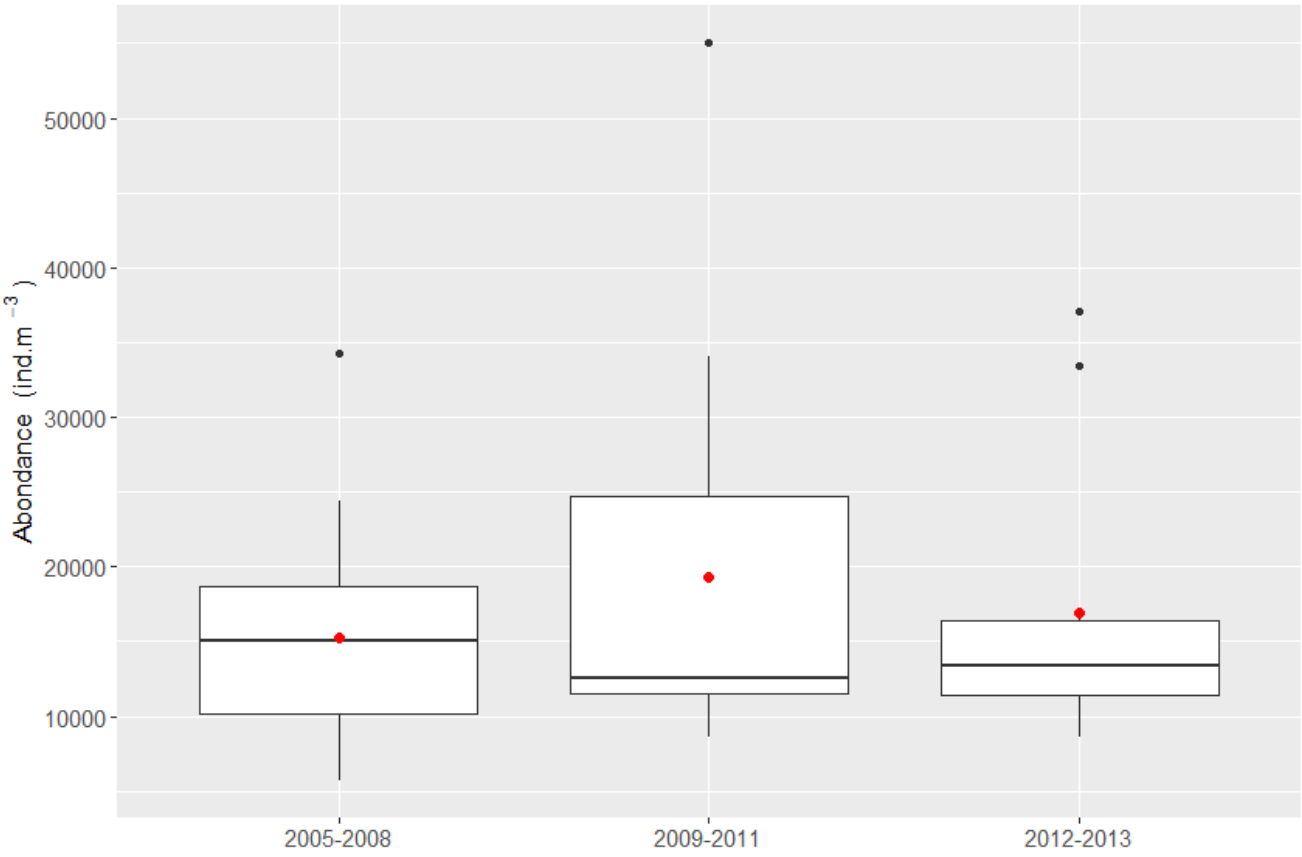


Figure III.14 : Boîte à moustache (boxplot) des abondances printanières (de janvier à mai) du méso-zooplancton total de la « LaB » pour les périodes 2005-2008, 2009-2011 et 2012-2013. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent les valeurs étendues équivalentes à 1.5* Q1 et Q3 (pour la moustache supérieure et inférieure, respectivement) Enfin, le point rouge central défini la valeur moyenne de chaque distribution.

Anomalies des autres stations de Méditerranée nord-occidentale

Les paramètres abiotiques

Les anomalies moyennes de salinité et des précipitations cumulées observées pour les stations « Point B » et « SOFCOM », ont présenté des motifs quasi similaires à ceux de la « LaB » (Figure III.15 A & B). Ainsi, les périodes de conditionnement des années 2005 à 2008 ont été caractérisées par des salinités supérieures aux valeurs moyennes (+0.61 et +0.62 en moyenne au sein de « SOFCOM » et « Point B », respectivement). De même, cette même période a été caractérisée par de faibles précipitations moyennes dans les deux sites (-0.36 et -0.53, respectivement).

Cette première période s'oppose ici aussi, aux années 2009, 2010 et 2011 caractérisées au sein des deux stations, par des salinités inférieures aux valeurs moyennes. (-0.75 et -0.94 en moyenne pour les stations « SOFCOM» et du « Point B », respectivement) et par des précipitations relativement plus abondantes (+0.80 et +0.53, respectivement) (Figure III.15 A).

Toutefois, une inversion des anomalies a été observée entre les périodes de conditionnement des années 2012 et 2013. Aussi, la salinité a présenté en 2012, des valeurs inférieures et supérieures respectivement au sein de « SOFCOM » et du « Point B ». En revanche, les précipitations cumulées enregistrées à Marseille et Nice ont été en moyenne toutes les deux inférieures à la moyenne (-0.33 et -0.59, au sein de « SOFCOM » et du « Point B », respectivement) (Figure III.15 B). Chez « SOFCOM » le détail des anomalies de salinité a permis d'identifier les anomalies de novembre et décembre 2011 (-1.15 et -1.72) comme principales responsables des différences observées entre les 2 stations. Aussi, ces deux anomalies de salinité, ainsi que les importantes précipitations survenues au cours du même mois de novembre 2011 (+1.58), suggèrent une sensibilité accrue de la salinité de la rade de Marseille aux précipitations locales.

Une même opposition a pu également être soulignée entre les anomalies de salinité des deux sites durant la période de conditionnement de 2013 (+0.26 et -0.1 en moyenne pour les stations « SOFCOM » et du « Point B », respectivement). Cette différence dans l'anomalie moyenne a était induite par l'anomalie négative de salinité observée au cours du mois de mars 2013 correspondant à un pic de précipitation identifié à Nice (~260 mm). En dehors de celle-ci, la moyenne des anomalies de la période de conditionnement de 2013 au « Point B » aurait été comparable à celle observée chez la station « SOFCOM ». (0.20 et 0.28 pour les stations « SOFCOM » et du « Point B », respectivement). Les précipitations relativement importantes enregistrées sur la même période à Nice (+0.83), ont suggéré un découplage de la salinité et des précipitations locales au sein de la station du « Point B ». L'absence de données exploitable des précipitations marseillaises en 2013 ne permet cependant pas d'identifier le lien existant entre la salinité et les précipitations au sein de la station « SOFCOM » en 2013.

A l'instar des températures observées en rade de Toulon, la température de l'eau des sites « SOFCOM » et « Point B » n'a pas présenté d'anomalies moyennes identiques s'étendant sur

plusieurs années successives. Toutefois, les deux sites ont exposé des analogies en particulier concernant les anomalies les plus importantes (Figure III.15 C). C'est ainsi que les périodes de conditionnement de 2006 et 2007 ont été caractérisées, en moyenne, par des températures respectivement inférieures (-0.47 et -0.98) et supérieures (+1.66 et +1.83 chez les stations « SOFCOM » et « Point B », respectivement) aux températures moyennes. Il est également possible de noter, une similarité chez les tendances des années 2008 (-0.58 et -0.32), 2011 (-0.31 et -0.60) et 2013 (-0.29 et -0.09), présentant des anomalies moyennes négatives et 2012 des anomalies positives (+0.44 et +0.37, chez les stations « SOFCOM » et « Point B », respectivement).

A l'inverse, les températures des années 2005 et 2010 ont présenté des anomalies inverses entre les deux sites. La période de conditionnement de 2005 a ainsi été définie en moyenne par des températures inférieures à la moyenne au sein de la station « SOFCOM », et supérieures au « Point B » (-0.3 et +0.22, respectivement). Idem, pour l'année 2010 (-0.34 et +0.24 pour « SOFCOM » et le « Point B », respectivement).

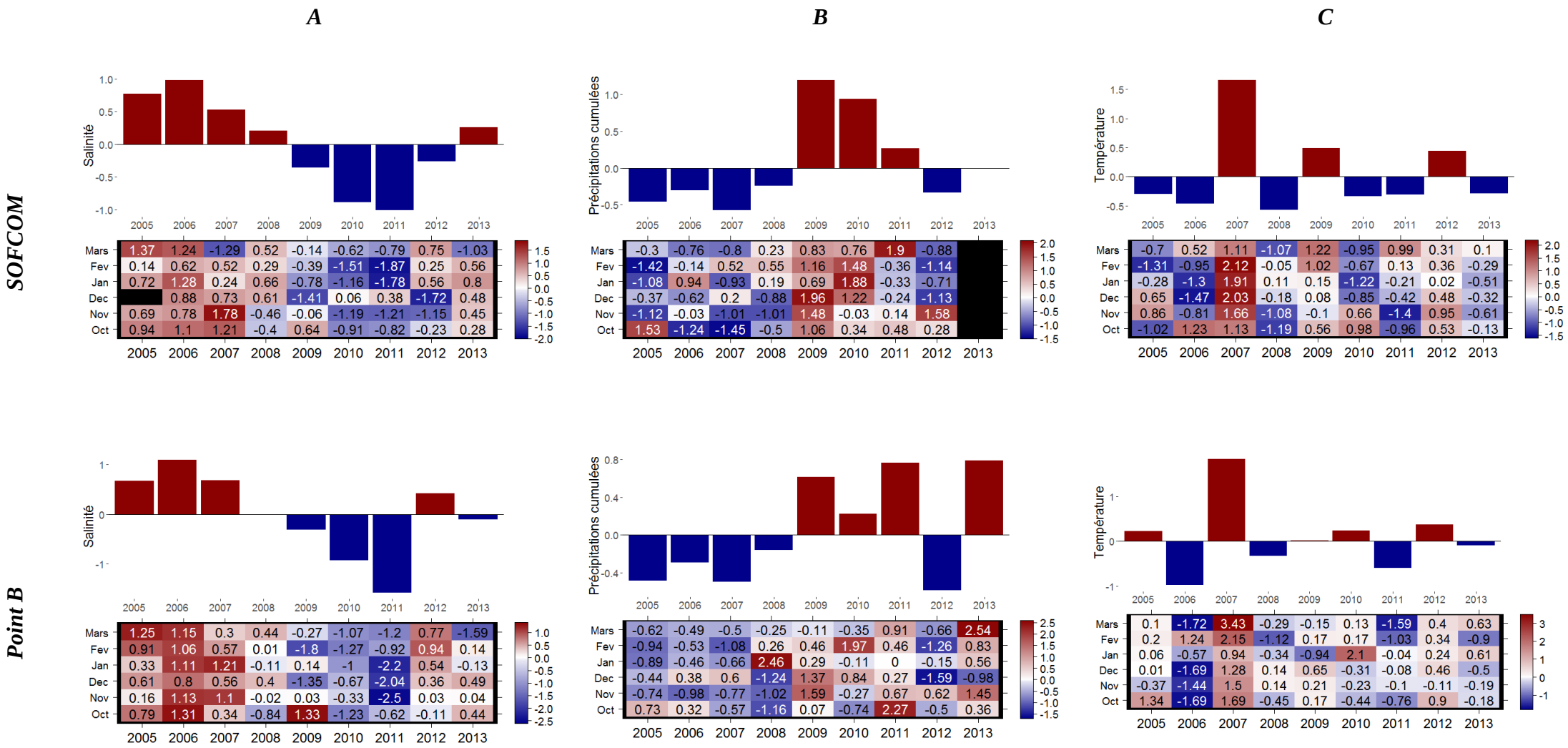


Figure III.15: Evolution des anomalies normalisées de la salinité (A), des précipitations cumulées (B) et de la température (C), des périodes de conditionnement (d'octobre à mars) au sein des stations d'échantillonnage « SOFCOM » et « Point B ». Pour chaque station, le détail des anomalies mensuelles (« heatmaps » inférieures) et moyennes des anomalies calculées (panneaux supérieurs).

La « Chlorophylle a »

Les anomalies des concentrations en « Chlorophylle *a* », ont permis d'identifier que les biomasses de la production primaire étaient relativement plus importantes au cours des printemps 2006 (0,48 et 0.64), 2007(+0.44 et 0.49) et 2008 (0.73 et 0.53, au sein des stations « SOFCOM » et au « Point B », respectivement), au sein des deux stations méditerranéennes (Figure III.16). De même, les printemps 2009 (-0 .27 et -0.58), 2011 (-0.13 et -0.87) et 2012 (-1.09 et -0.34, au sein des stations « SOFCOM » et au « Point B », respectivement) ont été caractérisés par de faibles biomasses phytoplanctoniques. En revanche, les printemps 2005 et 2010 ont présenté des anomalies positives au sein de la station « SOFCOM » (+0.03 et +0.31, respectivement), tandis qu'au « Point B » la biomasse phytoplanctonique a été identifiée comme inférieure aux valeurs moyennes (-0.81 et 0.11). De même, le printemps 2013, a présenté des concentrations en « Chlorophylle *a* » relativement fortes identifiées au « Point B » (+0.76), et relativement faibles pour « SOFCOM » (-0.21).

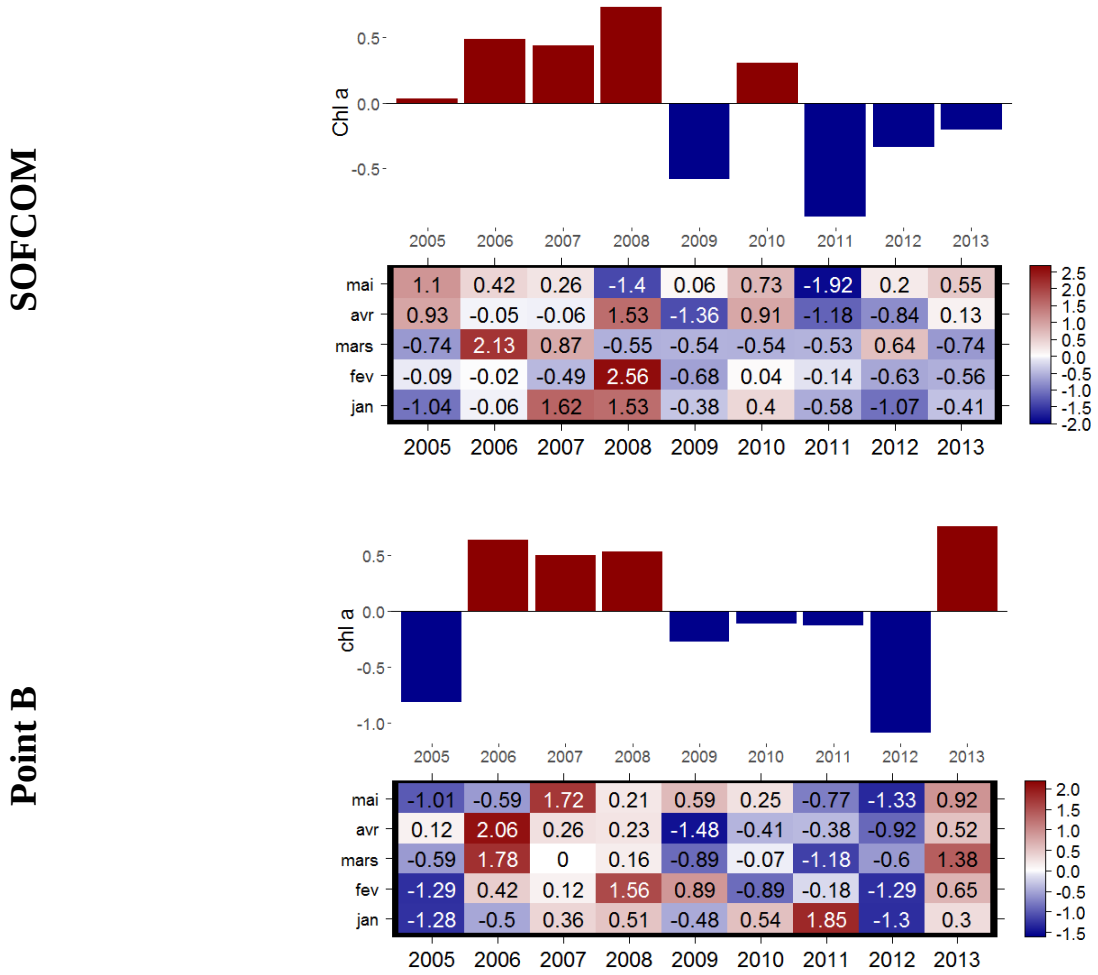


Figure III.16 : Evolution des anomalies normalisées des concentrations en « Chlorophylle *a* », au cours des printemps (de janvier à mai), au sein des stations « SOFCOM » et « Point B ».Pour chaque station, le détail des anomalies mensuelles (« heatmaps » inférieures) et moyennes des anomalies calculées (panneaux supérieurs).

Discussion

Discrimination des périodes 2005-2008 et 2009-2011

L'analyse des anomalies des périodes de conditionnement des paramètres abiotiques au sein de la rade de Toulon ont permis de souligner un synchronisme dans les changements de phase entre les anomalies de salinité et celles des précipitations cumulées. Un premier motif de changement a ainsi discriminé le groupement d'années 2005-2008, caractérisé par une forte salinité associée à une faible pluviométrie, du groupement 2009-2011, défini par une diminution de la salinité liée à une augmentation des précipitations. Les changements abrupts de la moyenne détectés par la méthode STARS, intervenant fin 2008, ont permis d'intégrer ces changements d'anomalies des périodes de conditionnement dans une dynamique interannuelle. Par ailleurs, cette opposition entre les anomalies de salinité et celles des précipitations locales a également pu être constatée au sein des autres sites suivis (« Point B » et « SOFCOM »), résultant en une discrimination des deux mêmes périodes. Cette uniformité dans les variations des précipitations cumulées observées au sein des stations des 3 grandes villes voisines (Marseille, Toulon, Nice) suggèrent une homogénéité des conditions météorologiques dans les zones côtières de la région PACA (Figure III.17).

Dans la « LaB », les anomalies moyennes de la densité phytoplanctonique totale des printemps permettent également de discriminer ces deux groupes d'années. La période 2005-2008 se caractérisant par des anomalies moyennes positives contrastant avec la période 2009-2011 qui décrit d'importantes anomalies négatives. Un motif de variation comparable des anomalies de concentration en « Chlorophylle *a* », a été également identifié au sein des stations « SOFCOM » et « Point B ». Cette tendance moyenne est toutefois plus contrastée chez ces dernières avec la présence d'anomalies inverses contraire à la tendance des différentes périodes : 2005 pour le « Point B » et 2010 chez la station « SOFCOM » (Figure III.17).

Ces résultats semblent suggérer la mise en place de phénomènes de mélange hivernaux en Méditerranée nord-occidentale durant la période 2005-2008 conduisant à une augmentation de la disponibilité en nutriments dans la couche de surface durant les hivers. Nos résultats permettent également d'opposer cette période aux hivers 2009-2011, qui suppose une absence ou une diminution de l'intensité des mélanges hivernaux et amenant à de faibles abondances phytoplanctoniques printanières.

Cette hypothèse n'est que très peu soutenue par les concentrations en nitrates et phosphates, au cours des printemps des années 2005, 2006, 2007, 2009 et 2010. En effets, à l'exception du printemps 2007 (pour les nitrates) et 2005 (pour les ortho-phosphates), ces concentrations n'ont pas présenté de différence significative entre les années supposées plus riches en nutriment (2005 à 2007) et celles supposées d'avantage oligotrophes (2009 et 2010). Dans le cas des années 2005 et 2006, les floraisons phytoplanctoniques observées au cours des printemps laissent supposer une importante absorption en nutriment pouvant expliquer les relatives faibles concentrations en nitrates et ortho-phosphates retrouvées au cours de ces

printemps. En l'absence de résultats identifiant ce type de floraison en 2009 et 2010, les faibles concentrations retrouvées au cours de ces printemps, suggèrent un manque d'apport en nutriments appuyant notre hypothèse.

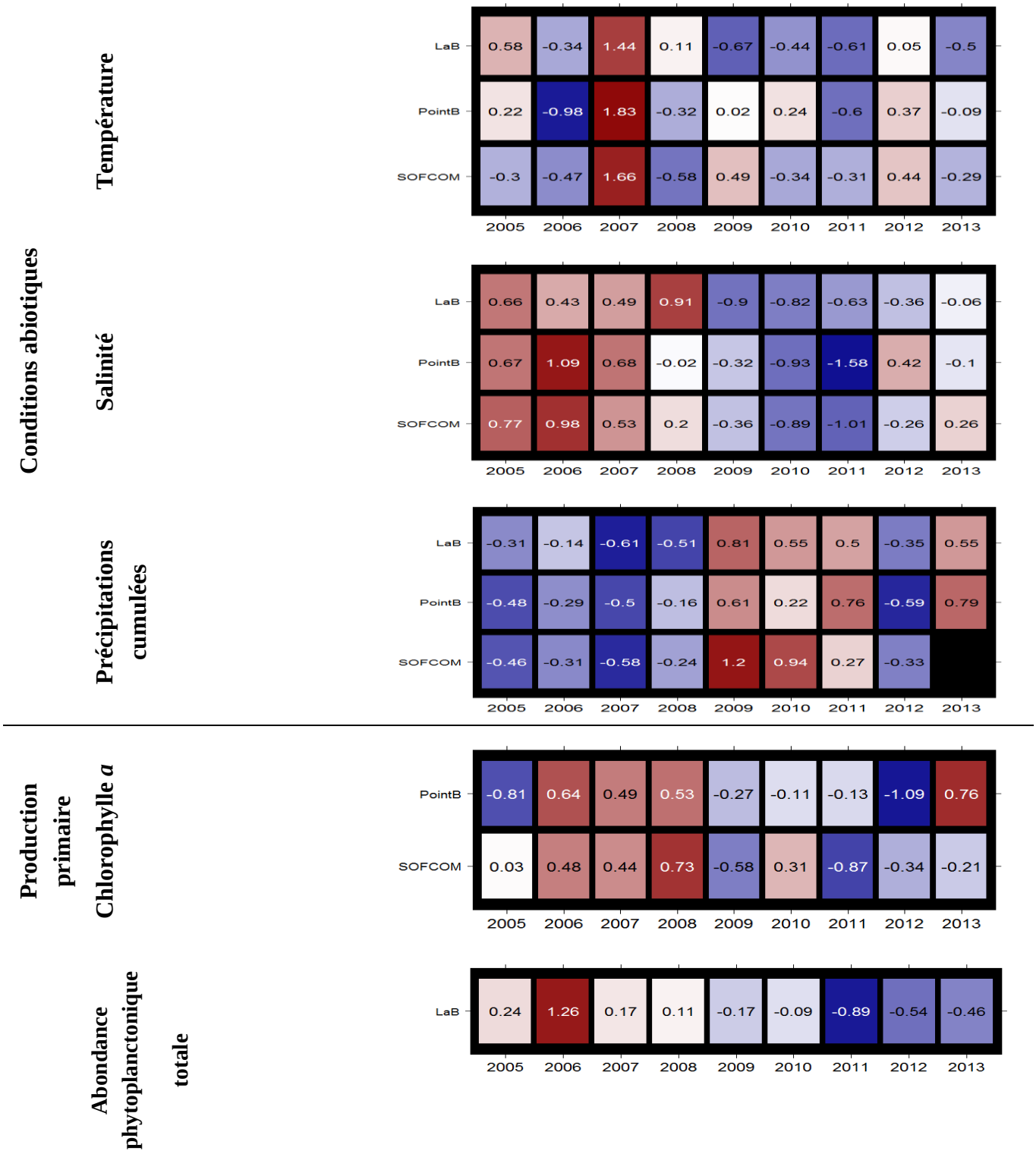


Figure III.17: Récapitulatif des anomalies moyennes des conditions abiotiques et sur la production primaire, appartenant aux trois stations méditerranéennes : « SOFCOM », « PointB » et « LaB ».

Comparaison avec les épisodes de mélanges verticaux identifiés en mer Ligure

Nos résultats suggérant que les hivers de la période 2005-2008 ont été impactés par des mélanges verticaux, sont partiellement supportés par des observations réalisées en mer Ligure.

Ainsi, la mise en place d'un mélange intense au cours de l'hiver 2005-2006 a préalablement fait l'objet de plusieurs rapports dans la littérature. Marty et Chiavérinni (2010) ont rapporté au cours de la campagne DYFAMED portant sur la période 1995-2007, une augmentation importante des nutriments dans les couches de surface en relation avec des changements abrupts de la température et de la salinité relatifs à un intense mélange survenu au cours de l'hiver 2005-2006. Cet important phénomène de convection rapporté en mer Ligure (Heimburger *et al*., 2013 ; Goffart *et al*., 2015) mais également dans le Golfe du Lion (Schroeder *et al*., 2010 ; Puig *et al*. 2013), a été défini comme présentant un caractère particulièrement extrême. De même, en accord avec nos résultats présentés, l'année 2008 a également été décrite comme accueillant un mélange hivernal particulièrement important en mer Ligure (Heimbürger *et al*., 2013 ; Goffart *et al*., 2015). Le manque d'apports en eaux douces, lié à une faible pluviométrie du bassin nord-ouest méditerranéen entre 2003 et 2005, fut évoqué comme moteur principal responsable de la mise en place de ces phénomènes (Marty et Chiavérinni, 2010). Cette hypothèse est supportée par les faibles précipitations locales au cours des périodes de conditionnement chez les 3 sites et par la mise en évidence d'un faible régime pluviométrique au cours de la période 2005-2008 (méthode STARS).

Cependant d'autres résultats présentent des différences avec des travaux portant sur les mélanges hivernaux en mer Ligure. Ainsi, les résultats obtenus pour l'année 2007 s'opposent à la mise en évidence de l'absence de mélanges profonds au sein de plusieurs études réalisées en mer Ligure. Ainsi, Herrmann *et al*., (2009) ont précisé une absence de mélange profond au cours de l'année 2007 en Méditerranée nord-occidentale à partir d'observations satellitaires et de simulations portant sur la période 1994-2007. De même, dans la partie sud du bassin Ligure (en baie de Calvi), cette même année a présenté une faible valeur du « Winter Intensity Index », associées à de faibles concentrations en « Chlorophylle *a* ».(Goffart *et al*., 2015). Le « WII » définie comme « proxy » de l'intensité des mélanges hivernaux correspond au produit du nombre de jour durant lesquelles la température de l'eau est inférieure à 13,5°c et du nombre de coup de vent durant la période hivernale. Enfin, le point DYFAMED (Dynamique des Flux Atmosphériques en MEDiterranée), situé à environ 50 km au large de Nice, a présenté une « Mix Layer Depth » (MLD) peu profonde au cours de l'hiver 2007, caractéristique de faibles évènements de convection (Heimbürger *et al*., 2013). Ces derniers ont, toutefois, précisé des concentrations en « Chlorophylle *a* » durant le mois d'avril 2007 équivalentes à celles observées en avril 2005 (~1.7 $mg.m^{-3}$). En parallèle, une absence de convection durant l'hiver 2007 a été soulignée au sein de l'aire MEDOC (Golfe du Lion) (Schroeder *et al*., 2010). Ainsi, ces résultats contrastent avec nos résultats caractérisant l'hiver 2007 par des conditions de salinité et de pluviométrie proches de celle observées en 2005, 2006 et 2008, et par des valeurs d'abondances phytoplanctoniques et de concentrations en « Chlorophylle *a* » parmi les plus élevées de la période 2005-2013, chez les trois sites suivis.

De même, l'hiver 2010 a été identifié en baie de Calvi, comme rigoureux, caractérisé par un fort « WII » et associé à des valeurs importantes de « Chlorophylle *a* » (Goffart *et al*., 2015). Aussi, un important phénomène de convection a été identifié au cours de l'hiver 2010 dans le Golfe du Lion en Méditerranée nord-occidentale (Puig *et al*., 2013). Cependant les trois sites ont présenté en contradiction, la période de conditionnement de 2010 comme l'une des moins salées et des plus humides. Ces conditions ont pu être associées à de relativement faibles abondances micro-phytoplanctoniques et concentrations en « Chlorophylle a » au cours du printemps 2010, respectivement chez les sites « LaB » et du « Point B ». En revanche, le printemps de cette même année a été définie par des concentrations relativement élevées en « Chlorophylle *a* » chez la station « SOFCOM ».

La difficulté à identifier une dynamique commune aux écosystèmes planctoniques côtiers de Méditerranée a déjà été mise en évidence par la comparaison de séries temporelles zooplanctoniques (Berline *et al*., 2012). Cette dernière étude a, entre autre, précisé le rôle dominant des conditions locales sur l'évolution des communautés zooplanctoniques. Ainsi, l'origine des différences de diagnostique énoncées précédemment pourrait se retrouver dans la variabilité de conditions locales affectant la dynamique interannuelle. D'autres auteurs ont souligné l'impact des instabilités du courant Ligure, génératrices de tourbillons aux abords des environnements côtiers, et capables de produire une importante variabilité spatiale de la distribution des floraisons printanières (Casella *et al*., 2014). L'influence de ces structures a par ailleurs été rapportée au large de Nice (Bethoux, 1988 ; Sammari *et al*., 1995), de Marseille (Alberola et Millot, 2003 ; Forget *et al*., 2008) et de Toulon (Taupier-Letage *et al*., 2013; Guihou *et al*., 2013). Par ailleurs, les résultats d'une modélisation de ces structures associées à des données altimétriques, a permis d'en identifier un nombre important au cours de l'année 2010 (riche en « Chlorophylle *a* »), par rapport à 2009 (Casella *et al*., 2014). Le nombre élevé de ces « eddies » pourrait être responsable des surprenantes concentrations en « Chlorophylle *a* », retrouvées au sein de la station « SOFCOM » durant le printemps 2010. Cette variabilité inter-site peut également être expliquée par d'autres facteurs locaux tels que les vents dont les influences ont pu être précisés en rade de Toulon (Dufresne *et al*., 2014), de Marseille (Pinazo *et al*., 2013) et de Villefranche-sur-mer (Nival *et al*., 1975 ;Gomez et Gorsky, 2003). En modifiant l'hydrodynamisme des rades, ces derniers sont capables de moduler les apports liés au Courant Nord, et d'induire des upwellings côtiers chez chacun de ces sites, lors d'épisodes de forte intensité.

Divergences chez les différentes variables analysées

Nos résultats ont présenté une absence d'homogénéité des anomalies de température de l'eau, avec celles présentées par la salinité et les précipitations, discriminant les périodes 2005-2008 et 2009-2011.

Ainsi, la température a décrit une quasi-alternance de périodes de conditionnement chaudes et froides chez les trois sites étudiés. Seul l'hiver 2006, l'un des plus froids de la série, a présenté une cohérence avec le groupement d'années 2005-2008 caractérisé par les autres variables analysées et par la littérature comme témoin d'un important mélange en mer Ligure (Marty et Chiavérinni, 2010). Pourtant, la température est présentée au sein de précédents travaux portant sur les mélanges verticaux, comme étant un paramètre incontournable lié à la densification des eaux de surface et, de surcroît, un indicateur de la remonté des eaux profondes associées à ces phénomènes au même titre que la salinité (Goffard *et al*., 2002 ; Vargas-Yanez *et al*., 2010 ; Borghini *et al*., 2014). Ce défaut de lien entre la salinité et la température pourrait être, dans notre cas, lié à la sensibilité accrue aux conditions météorologiques locales comme sa dépendance aux phénomènes de coups de vents, fréquents en rades de Toulon (Dufresne *et al*., 2014). Cette hypothèse est, dans cette étude, supportée par la similarité des anomalies présentées par la température de l'air de la station météorologique « Toulon » et la température de l'eau au site « LaB » (Figure III.3). Cette sensibilité aurait pour effet de modifier les propriétés thermiques des masses d'eau et, par conséquent, la signature d'événements de mélanges verticaux. Par ailleurs, la salinité a été à plusieurs reprises, considérée comme paramètre clé dans la mise en place et le témoignage d'une densification des eaux de surfaces en Méditerranée (Skliris *et al*., 2007 ; Somot *et al*., 2006). En ce sens, une corrélation significative entre la salinité et la concentration en chlorophylle a, a également été mise en évidence en mer Ligure (Goffart *et al*., 2002).

Un lien entre l'indice NAO, qui correspond aux variations de pression atmosphérique entre les Açores et l'Islande, et le contexte météorologique local a été souligné en Méditerranée. cet indice fut, par exemple, désigné comme jouant un rôle dans la formation des eaux profondes dans le bassin est méditerranéen (Eastern Mediterranean Transient) et susceptible de l'être également dans l'ouest méditerranéen. (Tsimplis et Josey, 2001) en impactant la température, les précipitations et la couverture nuageuse (Trigo *et al*., 2000). Nos résultats ont montré que la dynamique présentée par la NAO ne suit pas exactement celle de la salinité et des précipitations ayant permis la distinction des groupes d'années 2005-2008 et 2009-2011. En particulier, l'hiver 2009 qui représente l'année du changement le plus brutal chez la salinité et les précipitations cumulées au sein de la rade de Toulon, est caractérisé par une NAO nulle durant la période conditionnement. Un changement significatif de la moyenne de la NAO a toutefois été identifié à partir de l'hiver 2010, caractérisant les hivers 2010 et 2011 d'une phase négative, pouvant être relié à une augmentation des précipitations. Cette relation asymétrique entre la NAO et le climat méditerranéen a auparavant été soulignée. Ainsi, alors que les années 1980 étaient le témoin d'une corrélation entre les fortes valeurs de la NAO des hivers, et les années marquées par des mélanges verticaux intenses en mer Ligure, cette relation ne put, de nouveau, être établie à partir du début des années 1990 (Garcià-Comas *et*

al., 2011). Les variations de l'emplacement du centre de pression, ont ainsi été désignées, comme responsables supposées de la relation non stationnaire liant la NAO, les précipitations et la température (Vicente-Serrano & Lopez-Moreno, 2008 ; Béranova & Huth., 2007 ; 2008).

Période 2012-2013

Au sein de la rade de Toulon, un second changement, moins marqué, dans la moyenne de la salinité et des précipitations a été identifié par la méthode STARS. Ce changement a permis de souligner le contraste entre le groupement d'années 2009-2011, peu salé et pluvieux, et la période 2012-2013, qui ont présenté en moyenne une augmentation de la salinité et une diminution des précipitations. Cependant, ce changement n'a été que partiellement suivi par les anomalies des périodes de conditionnement véhiculé par la salinité et les précipitations cumulées chez les 3 stations. Ce qui suggère un décrochage entre la tendance saisonnière et la tendance interannuelle pour ce groupe d'années. Par ailleurs, tandis que les anomalies de précipitations sont globalement identiques entre les trois sites, celles de la salinité, ont présenté d'importantes différences, suggérant une diminution de l'impact des précipitations locales sur la salinité des eaux.

Concernant la production primaire, ce nouveau changement n'a pu être appuyé par la présence de différence significative entre les densités printanières micro-phytoplanctoniques entre la période 2009-2011 et 2012-2013, en rade de Toulon. De la même manière, les anomalies de concentrations en « Chlorophylle *a* » des stations « SOFCOM » et « Point B », n'ont présenté aucune homogénéité au sein de ce groupe d'années, en particulier au sein de la rade de Villefranche-sur-mer, qui a dévoilé successivement les anomalies de concentrations en « Chlorophylle *a* » la plus faibles (2012) et la plus fortes (2013). Ainsi, les faibles anomalies de température et de salinité observées au cours de ces deux années pour les trois sites contrastent avec les deux groupements d'années observés précédemment. Ce contraste pourrait ainsi soutenir l'idée d'un conditionnement interannuelle dû au manque d'apport d'eau douce sur la période 2003-2005 (Marty et Chiavérinni, 2010) et se poursuivant jusqu'en 2008, sur la fertilisation des eaux du bassin Ligure.

A notre connaissance, aucune étude portant sur l'intensité des mélanges hivernaux en Méditerranée nord-occidentale ne traite de la période 2012-2013, ne permettant pas de discuter outre mesure ces résultats. D'une manière générale, davantage d'études semblent nécessaires pour discuter les résultats obtenus, pouvant permettre de valider l'importance de la météorologie sur le changement observé entre 2008 et 2009.

Dynamique du méso-zooplancton

A la différence du micro-phytoplancton, l'abondance totale du méso-zooplancton n'a pas décrit de correspondance avec les groupements d'années réalisés précédemment, au sein de la rade de Toulon. En effet, la période 2005-2008 a été plutôt caractérisée par des anomalies négatives de l'abondance méso-zooplanctonique, pourtant caractérisée par une intensification de la production phytoplanctonique. Durant cette période, seule l'année 2007 a décrit une anomalie moyenne positive. L'année 2009, qui voit intervenir le changement de régime le plus brutal, se voit caractérisée par l'anomalie négative la plus importante de la période 2005-2013, témoignant d'une réponse cohérente du compartiment méso-zooplanctonique face à une modification des conditions trophiques du milieu. En revanche l'abondance méso-zooplanctonique totale du printemps de 2010 qui est caractérisée par des conditions proche de 2009, a défini l'abondance printanière la plus importante de la série.

Un comportement similaire du méso-zooplancton a également été rapporté par Vandromme *et al*. (2011) qui décrivit une importante variabilité interannuelle de ce compartiment biologique au sein de périodes délimitées par un changement brutal de régime en mer Ligure. Une modification des groupes fonctionnels dominants, pondérant différemment l'abondance totale, a été supposée, en réponse à l'intensité des blooms et des assemblages phytoplanctoniques. En effet, les traits fonctionnels tels que les préférences trophiques, les techniques de prédation ou encore le taux de croissance et la physiologie des espèces, permettent de mieux déterminer leurs fonctions au sein des écosystèmes (Violle *et al*., 2007). Il est par exemple, maintenant avéré que la composition en taille du phytoplancton impacte sous la forme d'une cascade trophique, la composition zooplanctonique (Sommer, 2008 ; Berline *et al*., 2012). L'évaluation de la dynamique interannuelle des différents groupes taxonomiques méso-zooplanctoniques suivis, permettraient d'approfondir la réponse du zooplancton à travers la mise en évidence de liens trophiques particuliers. D'autres investigations, concernant la modification des assemblages d'espèces phyto- et zooplanctoniques, semblent nécessaire pour tenter d'identifier une cohérence des communautés relatives aux modifications des abondances totales phytoplanctoniques liées aux changements de conditions du milieu.

Conclusion

Notre étude, basée sur des séries temporelles d'une durée de 9 ans, a permis de mettre en évidence, une cohérence dans les changements de la salinité et du régime pluviométrique local chez trois sites côtiers du bassin Ligure sur la période 2005-2011.

Cette discrimination de groupes d'années a également été suivie par une modification de l'abondance totale micro-phytoplanctonique, au sein de la rade de Toulon, et partiellement retrouvée dans la variation des concentrations en « Chlorophylle *a* » en rade de Marseille et de Villefranche-sur-mer.

2 groupes d'années, ont ainsi pu être discriminés au sein des stations « LaB », « SOFCOM » et « Point B », décrivant un fonctionnement commun de la zone côtière nord du bassin Ligure:

- La période 2005-2008 caractérisée par des périodes de conditionnement salées et sèches pour les trois sites étudiés s'inscrit dans une dynamique interannuelle. Ces conditions abiotiques furent favorables à l'émergence des productions primaires les plus importantes de la série, à travers d'importants blooms printaniers. Le manque d'apport en eaux douces apparu depuis 2003 et se poursuivant jusqu'en 2008, favorable à l'émergence d'épisodes de mélanges verticaux a été suggéré comme moteur de cette dynamique.
- La période 2009-2011, a été définie par une brusque baisse de la salinité à partir de l'automne 2008, et d'une recrudescence des événements pluvieux. Ce qui suggère l'arrêt du conditionnement lié aux faibles précipitations sur la mise en place des mélanges verticaux en mer Ligure. Cette hypothèse est soutenue par une diminution de la production primaire printanière au sein des trois sites.

Les années 2012 et 2013, sont caractérisées par une variabilité inter-sites de la réponse de la salinité et de la production primaire, et par une atténuation de la relation entre la salinité et des précipitations locales.

A la différence du modèle suivi (Vandromme *et al*., 2011 ; Garcia-Comas *et al*., 2011), la température hivernale, marqueur de l'intensité des phénomènes de convections, n'a pu être mise que partiellement en relation avec une intensitifaction des blooms printaniers. Ainsi, seul l'évènement de mélange extrême établit en 2006 en mer Ligure, a pu relier d'importantes abondances et biomasses phytoplanctoniques à une période de conditionnement froide.

De même le méso-zooplancton, a également décrit, une variabilité interannuelle indépendante de la dynamique des mélanges hivernaux et de celles de l'abondance micro-phytoplanctonique printanière. Ces derniers résultats pourraient indiquer que l'intensité du changement de régime intervenant au cours de la période 2005-2013, sont d'une intensité inférieure aux changements observés en fin 1980 et début 2000 (Converti *et al*., 2010 ; Vandromme *et al*., 2011 ; Garcia-Comas *et al*., 2011 ; Berline *et al*., 2012). De même, les changements observés apparaissent sur une échelle de temps relativement restreinte, au regard des autres études sur le sujet. Ce qui pourrait permettre de supposer l'existence d'une dynamique interannuelle de moyen terme, incluse au sein des changements observés à l'échelle décennale (Garcia-Comas *et al*., 2011).

Références

Albérola, C., Millot, C., 2003. Circulation in the French mediterranean coastal zone near Marseilles: the influence of wind and the Northern Current. *Continental Shelf Research* 23, 587–610. doi:10.1016/S0278-4343(03)00002-5

Alheit, J., Mollmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V., Wasmund, N., 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. ICES *Journal of Marine Science* 62, 1205–1215. doi:10.1016/j.icesjms.2005.04.024

Beaugrand, G., Ibanez, F., 2004. Monitoring marine plankton ecosystems.II: Long-Term changes in North Sea Calanoid copepods in relation to hydro-climatic variability. Marine ecology Progress series 284, 35–47.Beaugrand, G., 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES Journal of Marine Science* 62, 333–338. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.002

Beaugrand, G., Conversi, A., Chiba, S., Edwards, M., Fonda-Umani, S., Greene, C., Mantua, N., Otto, S.A., Reid, P.C., Stachura, M.M., Stemmann, L., Sugisaki, H., 2014. Synchronous marine pelagic regime shifts in the Northern Hemisphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370, 20130272–20130272. doi:10.1098/rstb.2013.0272

Beranová, R., Huth, R., 2007. Time variations of the relationships between the NorthAtlantic Oscillation and European winter temperature and precipitation. *Studia Geophysica et Geodaetica* 51, 575–590.

Berline, L., Siokou-Frangou, I., Marasović, I., Vidjak, O., Fernández de Puelles, M.L., Mazzocchi, M.G., Assimakopoulou, G., Zervoudaki, S., Fonda-Umani, S., Conversi, A., Garcia-Comas, C., Ibanez, F., Gasparini, S., Stemmann, L., Gorsky, G., 2012. Intercomparison of six Mediterranean zooplankton time series. *Progress in Oceanography* 97-100, 76–91. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.011

Béthoux, J.-P., Prieur, L., Bong, J.-H., 1988. Le courant Ligure au large de Nice. Oceanologica Acta 59–67.Borghini, M., Bryden, H., Schroeder, K., Sparnocchia, S., Vetrano, A., 2014. The Mediterranean is becoming saltier. *Ocean Science* 10, 693–700. doi:10.5194/os-10-693-2014

Casella, E., Tepsich, P., Couvelard, X., Caldeira, R.M.A., Schroeder, K., 2014. Ecosystem dynamics in the Liguro-Provençal Basin: the role of eddies in the biological production. *Mediterranean Marine Science* 15, 274–286.

Conversi, A., Fonda Umani, S., Peluso, T., Molinero, J.C., Santojanni, A., Edwards, M., 2010. The Mediterranean Sea Regime Shift at the End of the 1980s, and Intriguing Parallelisms with Other European Basins. *PLoS ONE* 5, e10633. doi:10.1371/journal.pone.0010633

Dufresne, C., Duffa, C., Rey, V., 2014. Wind-forced circulation model and water exchanges through the channel in the Bay of Toulon. *Ocean Dynamics* 64, 209–224. doi:10.1007/s10236-013-0676-3

Font, J., Puig, P., Salat, J., Palanques, A., Emelianov, M., others, 2007. Sequence of hydrographic changes in NW Mediterranean deep water due to the exceptional winter of 2005. *Scientia Marina* 71, 339–346.

Fromentin, J.-M., Planque, B., 1996. Calanus and environment in the eastern North Atlantic. 2. Role of the North Atlantic Oscillation on Calanus finmarchicus and C. helgolandicus. *Marine Ecology Progress Series* 134, 11–118.

García-Comas, C., Stemmann, L., Ibanez, F., Berline, L., Mazzocchi, M.G., Gasparini, S., Picheral, M., Gorsky, G., 2011. Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? *Journal of Marine Systems* 87, 216–226. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.04.003

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.

Goffart, A., Hecq, J.-H., Legendre, L., 2015. Drivers of the winter–spring phytoplankton bloom in a pristine NW Mediterranean site, the Bay of Calvi (Corsica): A long-term study (1979–2011). Progress in Oceanography 137, 121–139. doi:10.1016/j.pocean.2015.05.027Gómez, F., Gorsky, G., 2003. Annual microplankton cycles in Villefranche Bay, Ligurian Sea, NW Mediterranean. *Journal of Plankton Research* 25, 323–339.

Guihou, K., Marmain, J., Ourmières, Y., Molcard, A., Zakardjian, B., Forget, P., 2013. A case study of the mesoscale dynamics in the North-Western Mediterranean Sea: a combined data–model approach. *Ocean Dynamics* 63, 793–808. doi:10.1007/s10236-013-0619-z

Hays, G.C., Richardson, A.J., Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. Trends in Ecology and Evolution 20, 337–344. doi:10.1016/j.tree.2005.03.004Hare, S.R., Mantua, N.J., 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in oceanography* 47, 103–145.

Heimbürger, L.-E., Lavigne, H., Migon, C., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Coppola, L., Miquel, J.-C., 2013. Temporal variability of vertical export flux at the DYFAMED time-series station (Northwestern Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography* 119, 59–67.

Landry, M.R., Ohman, M.D., Goericke, R., Stukel, M.R., Tsyrklevich, K., 2009. Lagrangian studies of phytoplankton growth and grazing relationships in a coastal upwelling ecosystem off Southern California. *Progress in Oceanography* 83, 208–216. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.026

Mackas, D.L., Beaugrand, G., 2010. Comparisons of zooplankton time series. Journal of Marine Systems 79, 286–304. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.11.030Mackas, D.L., Pepin, P., Verheye, H., 2012. Interannual variability of marine zooplankton and their environments: Within- and between-region comparisons. *Progress in Oceanography* 79, 286-304. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.002

Mackas, D.L., Batten, S., Trudel, M., 2007. Effects on zooplankton of a warmer ocean: Recent evidence from the Northeast Pacific. *Progress in Oceanography* 75, 223–252. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.010

Marty, J.C., Chiavérini, J., 2010. Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences. *Biogeosciences* 7, 2117–2128. doi:10.5194/bg-7-2117-2010

Marshall, J., Schott, F., 1999. Open ocean convection: observations, theory, and models. *Reviews of Geophysics* 37, 1–64.

Mazzocchi, M.G., Christou, E.D., Capua, I.D., Fernández de Puelles, M., Fonda-Umani, S., Molinero, J.C., Nival, P., Siokou-Frangou, I., 2007. Temporal variability of Centropages typicus in the Mediterranean Sea over seasonal-to-decadal scales. *Progress in Oceanography* 72, 214–232. doi:10.1016/j.pocean.2007.01.004

Molinero, J.C., Casini, M., Buecher, E., 2008. The influence of the Atlantic and regional climate variability on the long-term changes in gelatinous carnivore populations in the northwestern Mediterranean. *Limnology and Oceanography* 53, 1456–1467.

Megrey, B.A., Link, J.S., Hunt, G.L., Moksness, E., 2009. Comparative marine ecosystem analysis: Applications, opportunities, and lessons learned. *Progress in Oceanography* 81, 2–9. doi:10.1016/j.pocean.2009.04.002

Nival, P., Malara, G. and Charra, R. (1975) Evolution du plancton de la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971).I. Hydrologie, sels nutritifs, chlorophylle. *Vie Milieu* 25, 231–260.

Overland, J., Rodionov, S., Minobe, S., Bond, N., 2008. North Pacific regime shifts: Definitions, issues and recent transitions. *Progress in Oceanography* 77, 92–102. doi:10.1016/j.pocean.2008.03.016

Pinazo, C., Fraysse, M., Doglioli, A., Faure, V., Pairaud, I., Petrenko, A., Thouvenin, B., Tronczynski, J., Verney, R., Yohia, C., 2013. MASSILIA: Modélisation de la baie de MArSeILLe: influence des apports Anthropiques de la métroplole sur l'écosystème marin. pp. 136.

Puig, P., Madron, X.D. de, Salat, J., Schroeder, K., Martín, J., Karageorgis, A.P., Palanques, A., Roullier, F., Lopez-Jurado, J.L., Emelianov, M., Moutin, T., Houpert, L., 2013. Thick bottom

nepheloid layers in the western Mediterranean generated by deep dense shelf water cascading. *Progress in Oceanography* 111, 1–23. doi:10.1016/j.pocean.2012.10.003

Reid, P.C., de Fatima Borges, M., Svendsen, E., 2001. A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research* 50, 163–171.

Reid, P.C., Edwards, M., Beaugrand, G., Skogen, M., Stevens, D., 2003. Periodic changes in the zooplankton of the North Sea during the twentieth century linked to oceanic inflow. *Fisheries Oceanography* 12, 260–269.

Richardson, A.J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 65, 279–295.Rodionov, S.N., 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts: ALGORITHM FOR TESTING REGIME SHIFTS. *Geophysical Research Letters* 31, 279-295. doi:10.1029/2004GL019448

Rodionov, S., Overland, J.E., 2005. Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem. *ICES Journal of Marine Science* 62, 328–332. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.013

Rossi, N., Jamet, J.L., 2008. In situ heavy metals (copper, lead and cadmium) in different plankton compartments and suspended particulate matter in two coupled Mediterranean coastal ecosystems (Toulon Bay, France). *Marine pollution bulletin* 56, 1862–1870.

Sammari, C., Millot, C., Prieur, L., 1995. Aspects of the seasonal and mesoscale variabilities of the Nothern current in the western Mediterranean Sea inferred from the PROLIG-2 and PROS-6 experiments. *Deep Sea Research I* 42, 893–917.

Serranito, B., Aubert, A., Stemmann, L., Rossi, N., Jamet, J.L., 2016. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series. *Continental Shelf Research* 121, 3-12. doi:10.1016/j.csr.2016.01.016

Schroeder, K., Josey, S.A., Herrmann, M., Grignon, L., Gasparini, G.P., Bryden, H.L., 2010. Abrupt warming and salting of the Western Mediterranean Deep Water after 2005: Atmospheric forcings and lateral advection. *Journal of Geophysical Research* 115,1-18. doi:10.1029/2009JC005749

Skliris, N., Sofianos, S., Lascaratos, A., 2007. Hydrological changes in the Mediterranean Sea in relation to changes in the freshwater budget: A numerical modelling study. *Journal of Marine Systems* 65, 400–416. doi:10.1016/j.jmarsys.2006.01.015

Sommer, U., 2008. Trophic Cascades in Marine and Freshwater Plankton. International *Review of Hydrobiology* 93, 506–516. doi:10.1002/iroh.200711039

Somot, S., Sevault, F., Déqué, M., 2006. Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model. *Climate Dynamics* 27, 851–879. doi:10.1007/s00382-006-0167-z

Sparnocchia, S., Picco, P., Manzella, G.M.R., Ribotti, A., Copello, S., Brasey, P., 1995. Intermediate water formation in the Ligurian Sea. *Oceanologica Acta* 18, 151–162.

Taupier-Letage, I., Piazzola, J., Zakardjian, B., 2013. Les îles d'Hyères dans le système de circulation marine et atmosphérique de la Méditerranée. *Scientific Reports of the Port-Cros National Park* 27, 29–52.

Trigo, I.F., Davies, T.D., 2000. Decline in Mediterranean rainfall caused by weakening of Mediterranean cyclones. *Geophysical Research Letters* 27, 2913–2916.

Tsimplis, M.N., Josey, S.A., 2001. Forcing of the Mediterranean Sea by atmospheric oscillations over the North Atlantic. *Geophysical Research Letters* 28, 803–806.

Vargas-Yáñez, M., Moya, F., García-Martínez, M.C., Tel, E., Zunino, P., Plaza, F., Salat, J., Pascual, J., López-Jurado, J.L., Serra, M., 2010. Climate change in the Western Mediterranean Sea 1900–2008. *Journal of Marine Systems* 82, 171–176. doi:10.1016/j.jmarsys.2010.04.013

Vandromme, P., Stemmann, L., Berline, L., Gasparini, S., Mousseau, L., Prejger, F., Passafiume, O., Guarini, J.M., Gorsky, G., 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.

Vicente-Serrano, S.M., López-Moreno, J.I., 2008. Nonstationary influence of the North Atlantic Oscillation on European precipitation. *Journal of Geophysical Research* 113. doi:10.1029/2008JD010382

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Zunino, P., Vargas-Yáñez, M., Moya, F., García-Martínez, M.C., Plaza, F., 2009. Deep and intermediate layer warming in the western Mediterranean: Water mass changes and heaving. *Geophysical Research Letters* 36, 1-5. doi:10.1029/2009GL039578.

Chapitre IV Successions interannuelles phytoplanctoniques et réponse des communautés zooplanctoniques

Partie 1 : Impact des précipitations sur la composition et la structure en taille des communautés phytoplanctoniques

La notion de « trait fonctionnel » définie une caractéristique morphologique, physiologique voire phénologique, d'un organisme conditionnant sa *fitness* à travers des mécanismes tel que la survie, la reproduction ou le taux de croissance (Violle *et al.*, 2007). L'intérêt des traits fonctionnels réside dans leur capacité à résumer l'information de systèmes biologiques complexes, permettant d'appréhender leurs fonctionnements et dans une plus large mesure, de définir la niche écologique des espèces (Litchman *et al.*., 2007). Les traits fonctionnels ont été depuis longtemps utilisés dans l'analyse du fonctionnement des écosystèmes végétaux terrestres (Grime, 1974). C'est naturellement que son usage s'est rèpandu aux fonctionnements des systèmes aquatiques et notamment aux systèmes planctoniques marins (Follows *et al.*, 2007 ; Litchman & Klausmeier, 2008). Le phytoplancton a bénéficié de l'utilisation des traits fonctionnels en écologie de milieux dulçaquicoles (Reynolds 2002 ; Padisak *et al*., 2009) et plus récemment en milieux marins (Mouillot *et al*., 2006 ; Litchman *et al.*, 2007; Barton, 2011).

Le phytoplancton se révèle être un excellent indicateur des modifications de l'environnement et en particulier celles liées aux apports en nutriments (Officer & Ryther, 1980 ; Spatharis et Tsiris 2010). Parmi la multitude de traits envisagés, la taille cellulaire demeure un paramètre clé descriptif, non seulement de la physiologie des associations d'espèces tel que : la consommation en nutriments (Ochoa *et al.*, 2010), l'aspect trophique (Naselli-Flores *et al.*, 2007 ; Metaxatos & Ignatiades, 2011), mais également comme descripteur des modifications climatiques à travers la modélisation (Finkel *et al.*, 2010) ou encore comme indicateur universel de l'état écologique des systèmes (Spatharis et Tsiris 2010). Des travaux pionniers avaient préalablement identifié l'importance de traits morphologiques associés à la taille, comme descripteur de stratégies écologiques. C'est ainsi que Margalef (1978) a permis l'émergence d'un modèle dans lequel les concentrations en nutriments et la turbulence sont les facteurs principaux conditionnant la composition spécifique phytoplanctonique. Ce modèle, basé sur des morphotypes simplifiés, discrimine les espèces au sein de deux stratégies de croissance primaire (*r* et K) prédisant, ainsi, une séquence de successions annuelles d'assemblages phytoplanctoniques. Le « Mandala de Margalef » s'est vu être validé au sein de plusieurs systèmes marins tempérés, à travers l'alternance saisonnière diatomées-Dinophycées. Cependant, ce modèle simplifié a échoué dans la prédiction de la prolifération de certaines espèces sous des conditions particulières (euthrophisation) (Smayda et Reynold, 2001). Plus tard, Reynolds et ses collègues (Reynolds 1996 ; Reynolds *et al.*. 2002) ont proposé une approche voisine de celle décrite par Margalef (1978) mais impliquant le regroupement des espèces au sein de trois types de stratégies adaptatives primaires : le système C-S-R (« Colonial », « Stress-tolerant », « Ruderal »). L'une des distinctions les plus importantes réside dans l'absence de lien entre la nature phylogénétique des espèces et leurs caractérisations au sein de groupes fonctionnels basés sur les propriétés morphologiques des espèces. En parallèle, Sommer *et al*., (1986) ont proposé, pour les écosystèmes lacustres tempérés, un modèle élaboré par le groupement écologique du plancton (Plankton Ecological Group model) . Il décrit les facteurs responsables du motif de variation annuel du phyto- et du zooplancton dans les lacs en milieu tempérés, à travers 24 étapes séquentielles. Ce modèle fut ensuite largement utilisé pour décrire les mêmes motifs en milieu marin (Sommer *et al*., 2012).

Récemment, l'utilisation de types fonctionnels planctoniques (« Planktonic Functionnal Type », PFT), hérité de l'application de traits fonctionnels, a permis la mise en place d'un modèle de succession intégrant, une large part du spectre de taille du plancton (du pico-plancton au méso-zooplancton) (Romagnan *et al.*, 2015). Depuis une dizaine d'années, les avancées majeures réalisées en télédétection et d'autres méthodes bio-optiques ont conduit à une meilleure compréhension de l'évolution de la composition en taille phytoplanctonique sur de larges échelles spatiales et temporelles (Barnes *et al.*., 2011 ; Brewin *et al.*, 2011). Cependant, ces méthodes ne permettent pas de mettre en évidence l'évolution des tailles avec une succession d'assemblages taxonomiques, ceci induit une perte d'informations quant à la nature de cette modification (Ignatiades *et al.*, 2015). Les caractéristiques des assemblages phytoplanctoniques semblent pourtant essentielles à la compréhension des interactions avec le zooplancton.

Cette étude se propose d'analyser les modifications des communautés phytoplanctoniques et les réponses printanières du zooplancton en milieu Méditerranéen côtier anthropisé de la « LaB » de Toulon, en relation avec les changements de la salinité associés aux précipitations, mis en évidence dans le **chapitre III**. L'objectif a pu être étayé à travers :

- L'identification des principaux changements interannuels des assemblages d'espèces phytoplanctoniques au cours de la période 2005-2013 et des espèces indicatrices associées.
- L'exploration de la modification en tailles des trois groupes taxonomiques dominants phytoplanctoniques.

Matériel et Méthodes

Elaboration des classes de taille

Les volumes cellulaires des espèces phytoplanctoniques ont été établis en se référant au calcul du volume de la forme géométrique la plus proche décrit par Hillebrand *et al.* (1999) et d'autres sources de la littérature (Sun, 2003 ; Vadrucci *et al*., 2013) et basé sur les dimensions cellulaires répertoriées par Tomas (Tomas, 1997) (voir **Chapitre II**).

L'ensemble du spectre en taille des espèces d'intérêts s'est étendu de 33µm^3 pour les groupes des nano-flagellés à 7,3.10^5 µm^3 pour la plus grosse Dinophycées *Protoperidinium oceanicum*.

Dans un premier temps, l'évolution en taille des communautés dominantes a été étudiée à travers le regroupement des organismes au sein de 5 classes de taille représentant des intervalles du logarithme décimal de leur volume cellulaire (Tableau IV.1):

Tableau IV.1 : Tableau récapitulatif entre les classes de tailles et leur notation en log.

Classe de tailles (µm^3)	**Log classe de taille et dénomination**
<10^2	<2
10^2 et 10^3	2-3
10^3 et 10^4	3-4
10^4 et 10^5	4-5
>10^5	>5

Les assemblages préalablement constitués ont ainsi été décrits et comparés à travers l'utilisation de ces classes de taille, combinées à la classe taxonomique de l'organisme, pour un total de 10 groupes fonctionnels (Figure IV.1).

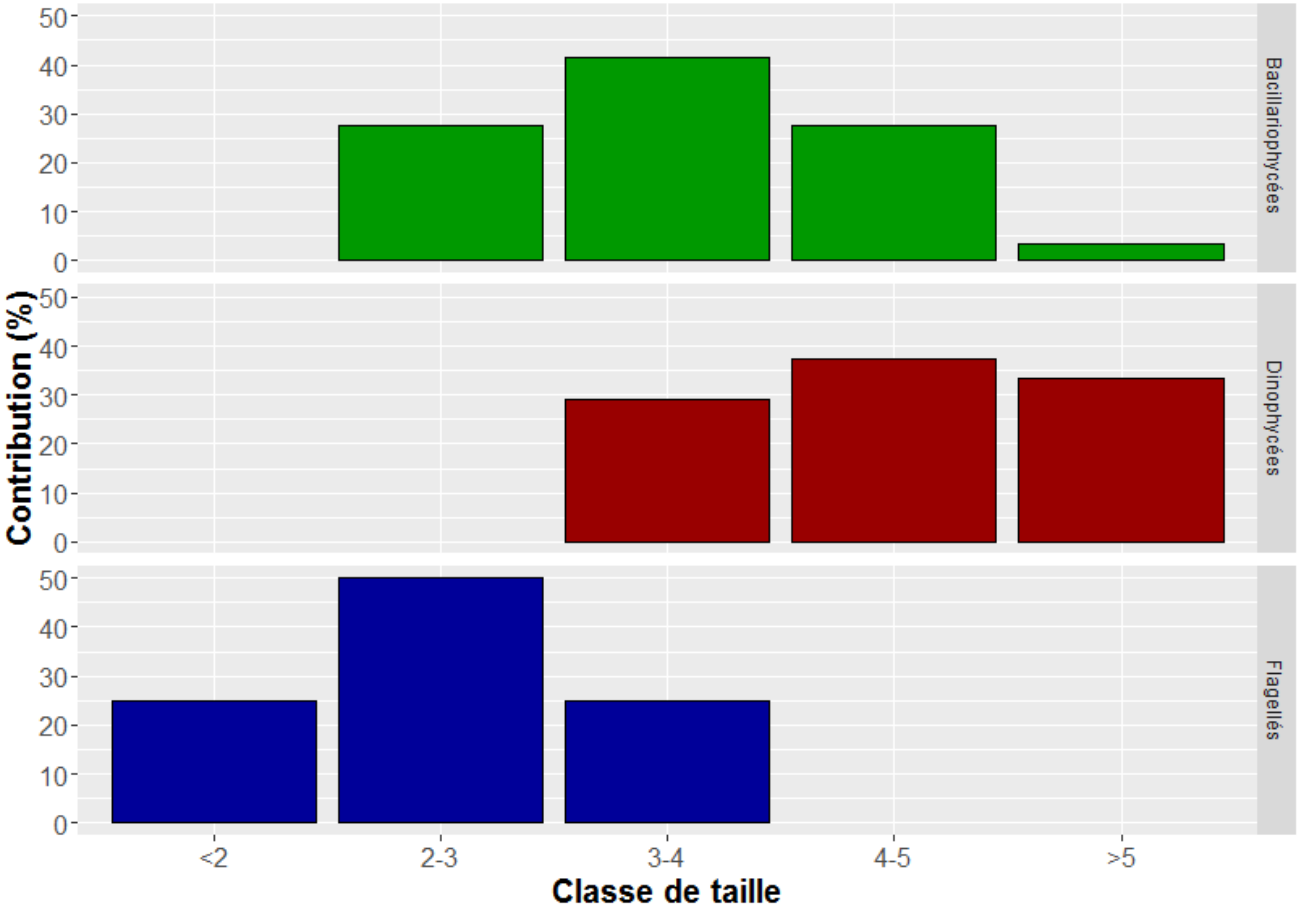


Figure IV.1 . Distribution en taille des diatomées (vert), Dinophycées (rouges) et des autres flagellés (bleu) du listing des espèces phytoplanctoniques dominantes. Les classes de taille correspondent au logarithme décimal des volumes cellulaires calculés. Ainsi « <2 » pour les volumes inférieurs à 100µm^3, « 2-3 » compris entre 10^{2}et 10^3 µm^3, « 3-4 » compris entre 10^3-10^4, « 4-5 » compris entre 10^4 et 10^5 et « >5 » supérieurs à 10^5 µm^3.

Mise en évidence des successions phytoplanctoniques

La caractérisation des principales successions d'espèces a été opérée en utilisant un « clustering » chronologique hiérarchique (Legendre & Legendre, 1985). Cette méthode se basant sur une matrice de dissimilarités d'espèces, contraint le regroupement de dates avec les dates adjacentes (suivantes ou précédentes), permettant l'identification de périodes homogènes. La mesure de dissimilarité entre les dates a été réalisée en utilisant la distance de Hellinger (Legendre & Legendre, 1998), qui est une métrique permettant de donner un faible poids aux espèces rares (Legendre & Gallagher, 2001):

$$D_{Hel}(date_1, date_2) = \sqrt{\sum_{i=1}^{I}\left(\sqrt{\frac{y_{1i}}{y_{1+}}} - \sqrt{\frac{y_{2i}}{y_{2+}}}\right)^2}$$

Avec y_{1i} abondance de l'espèce i au cours de la date 1, et y_{1+} somme de l'ensemble des abondances de la date 1.

Les espèces indicatrices ont été prospectées en utilisant la version améliorée de l'Indicator Value Index (IndVal) (De Carceres *et al.*, 2010).

L'IndVal Index, méthode élaborée par Dufrêne et Legendre (1997) permet d'assigner une mesure d'affinité pour chaque espèce avec un groupement de date, dans le but d'en extraire les espèces indicatrices. Cette mesure résulte du produit de deux composantes, nommées « Spécificité » (A_{ij}) et « Fidélité » (B_{ij}) :

$$IndVal_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

La Spécificité (A_{ij}) représente l'abondance relative d'une espèce au sein d'une période donnée, correspondant au rapport de l'abondance de l'espèce i au sein du groupe de date j, à l'abondance de i au sein de l'ensemble de la série.

$$A_{jk} = \frac{Nesp_{ij}}{Nesp_i}$$

La Fidélité (B_{ij}) représente la fréquence d'occurrence d'une espèce au sein d'une période, ce qui correspond au ratio du nombre d'observations de la présence de i au sein de la période j et du nombre totale de date de la période j.

$$B_{ij} = \frac{Ndates_{ij}}{Ndates_j}$$

Ainsi, l'affinité de l'espèce pour une période particulière sera indiquée par une valeur de l'IndVal proche de 1.

Plus récemment, De Carcéres *et al.* (2009) ont soulevé l'effet de groupe de tailles différentes sur la quantité A. Par conséquent, l'usage d'un nouveau facteur nommé A^g qui se définit par le ratio de l'abondance moyenne de l'espèce au sein de la période choisie et de la somme de l'abondance moyenne de la même espèce chez l'ensemble des périodes, a été préconisé.

$$A_{ij}^g = \frac{A_{jk}}{\sum_{j=1}^{J} \frac{Nesp_{ij}}{Ndates_j}}$$

Ce nouveau facteur a amené au calcul d'un nouvel indice IndVal nommé IndVal^g.

La significativité de chaque indice IndVal^g, c'est-à-dire la probabilité que la valeur d'association soit due au hasard, a ensuite été évaluée en réalisant 1000 permutations aléatoires des données d'abondances au sein de l'ensemble des dates. Seuls les indices significatifs ont été conservés (p-val<5%).

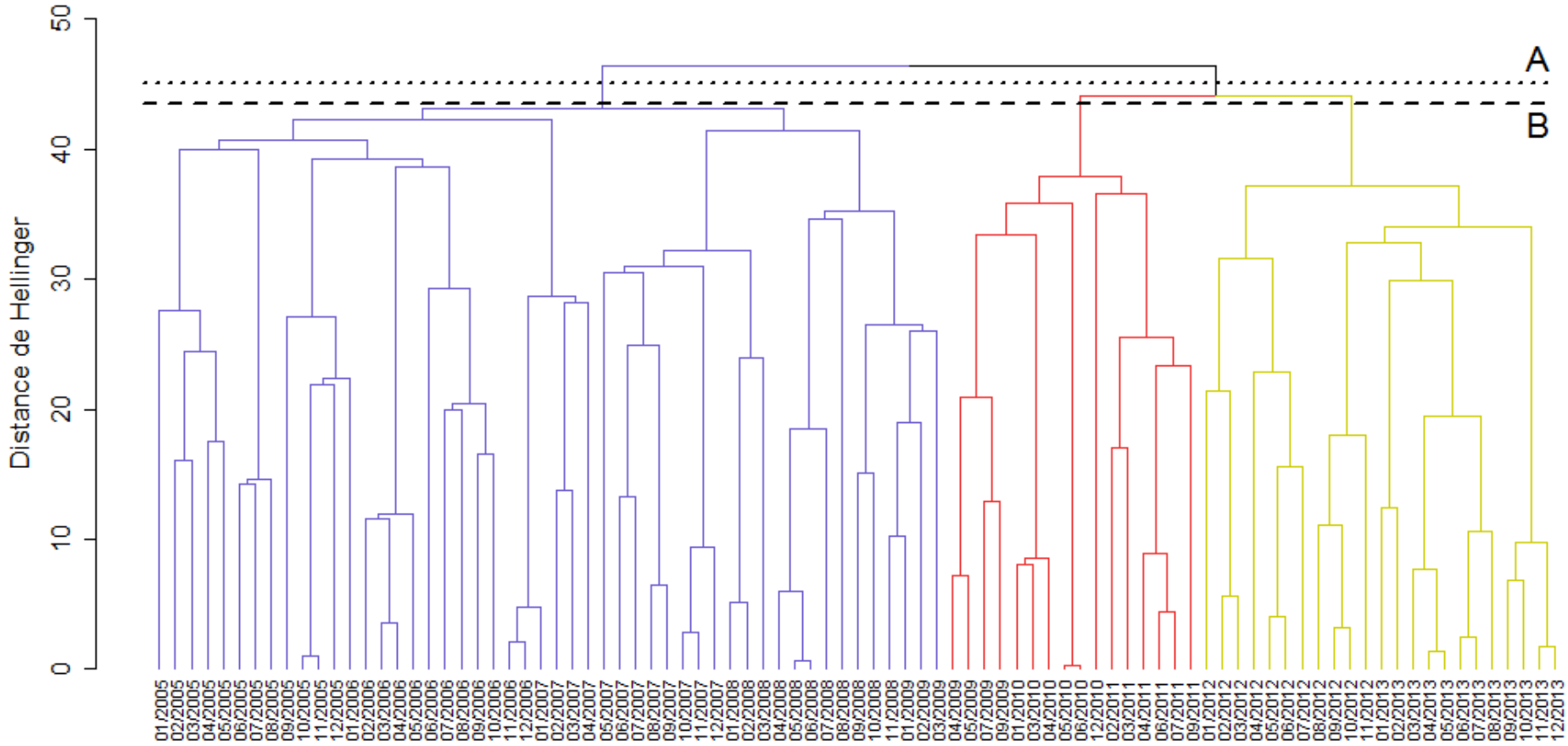


Figure IV.2 : Dendrogramme résultant du clustering chronologique appliqué à la matrice de distance d'abondance micro-phytoplanctonique (distance de Hellinger). Deux niveaux de partitionnement ont été selectionnés : premier niveau A (coupure= 45, ligne pointillée), le second niveau (coupure= 43, ligne tirets- longs), fractionnant la série en trois parties : A_1 (Branches bleues), B_2 (Branches rouges), B_3 (Branches jaunes).

Résultats

Partitionnement de la série temporelle de la composition phytoplanctonique

La méthode de clustering chronologique appliquée à la matrice de dissimilarité des abondances micro-phytoplanctoniques a permis d'identifier deux principaux niveaux de partitionnement (A ; coupe=45 et B ; coupe=43). Le premier niveau a permis de diviser la série 2005-2013 en deux périodes de taille quasiment identique : la première période s'étendant de janvier 2005 à mars 2009 (A_1) et la seconde d'avril 2009 à décembre 2013 (A_2) (Figure IV.2). Le second niveau a partitionné la seconde période (A_2), en B_2 (d'avril 2009 à octobre 2011) et B_3 pour les années 2012-2013 (Tableau IV.2).

Les niveaux de partitionnement A et B vont correspondre au premier et second changement dans la composition phytoplanctonique, respectivement.

Tableau IV.2 : Tableau récapitulatif de la correspondance période-date, pour chaque niveau de partitionnement de la série (A et B).

Niveau partitionnement	N° Période	Correspondance des dates
A	1	Janvier 2005-Mars 2009
	2	Avril 2009 -Décembre 2013
B	1	Janvier 2005-Mars 2009
	2	Avril 2009- Septembre 2011
	3	Janvier 2012-Décembre 2013

Evolution des abondances et biovolumes des classes de tailles phytoplanctoniques

En moyenne, les Bacillariophycées dominent quantitativement le micro-phytoplancton au cours des différentes périodes**,** avec en moyenne des abondances de $2.10^3 \pm 7.10^3$ cell.l^{-1}. Les Dinophycées ont été le deuxième contributeur de l'abondance totale avec en moyenne 587 $\pm$ 447 cell.l^{-1} au cours de la période 2005-2013 (Figure IV.3). Enfin en dépit de variations dans la distribution des abondances des différentes périodes, aucune différence significative n'a été détectée par le test de Kruskall-Wallis (p-val=0.01) chez ces deux classes phytoplanctoniques. Le groupe des autres flagellés a, pour sa part, présenté les plus faibles abondances avec en moyennes 311 $\pm$ 315 ind.l^{-1}. Une diminution significative des autres flagellés a été identifiée entre les périodes A_1 et A_2, passant en moyenne de 348 $\pm$ 288 ind.l^{-1} au cours de la première période à 191$\pm$ 357 ind.l^{-1}, durant la seconde période. La période A_3 présente une ré-augmentation moyenne des autres flagellés (315 $\pm$ 400 ind.l^{-1}). Cette absence de différence significative dans les distributions des classes des Bacillariophycées et des Dinophycées a été

soutenue par une absence de différence significative entre les abondances totales des 3 périodes.

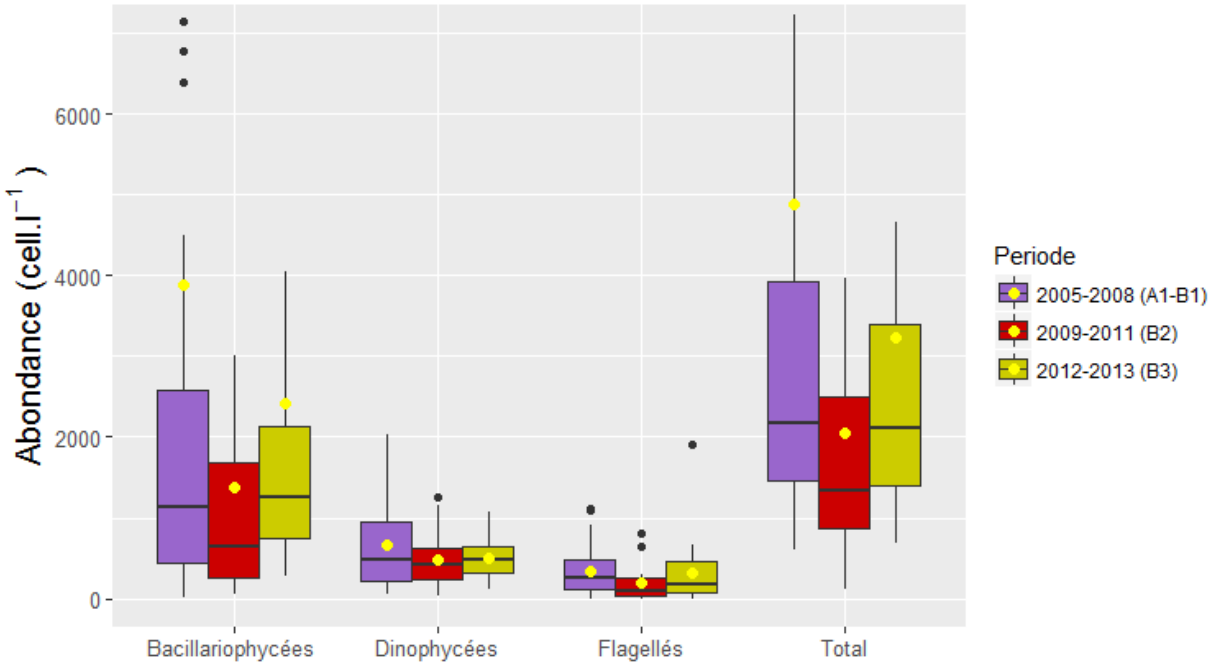


Figure IV.3 : Boxplot des abondances des classes phytoplanctoniques au cours des trois périodes identifiées. Les points jaunes représentent les valeurs d'abondances moyennes. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boîtes. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent 1.5 * l'espace interquartile. Les points noirs représentent, pour leur part, les valeurs d'abondances extrêmes. Pour une meilleure lisibilité, les valeurs extrêmes de la classe des Bacillariophycées, n'ont pas été représentées.

Du point de vue de la biomasse, la dominance des diatomées s'est avérée beaucoup plus contrastée. Ainsi, les périodes B_1 et B_2, ont été caractérisées par une dominance en moyenne des Dinophycées dans la biomasse micro-phytoplanctonique ($1{,}7.10^7 \pm 1.10^7$ et $1{,}4.10^7 \pm 1{,}7.10^7$ µm^3.l^{-1}) (Figure IV.4). La biomasse des diatomées a dominé au cours de la période B_3 (2012-2013) ($2{,}1.10^7 \pm 2.10^7$ ind.l^{-1}). Ces dernières ont présenté une différence significative de la biomasse entre cette dernière période et les deux précédentes ($7{,}3.10^6 \pm 8{,}5.10^6$ et $1{,}7.10^7 \pm 3.10^7$ µm^3.l^{-1}, durant B_2 et B_1, respectivement). La biomasse moyenne des Dinophycées n'a présenté aucune différence entre les trois périodes. Les autres flagellés ont été caractérisées par les plus faibles valeurs de biomasse moyenne sur la période 2005-2013 ($2{,}8.10^5 \pm 4{,}7.10^5$ µm^3.l^{-1}). A l'instar des abondances, une diminution significative de la biomasse a été observée entre les périodes 2005-2008 (en moyenne $1{,}2.10^5 \pm 2{,}3.10^5$ µm^3.l^{-1}) et 2009-2013 ($3{,}3.10^5 \pm 5{,}8.10^5$ et $2{,}6.10^5 \pm 2{,}5.10^5$ µm^3.l^{-1}, respectivement pour les périodes B_1 et B_3).

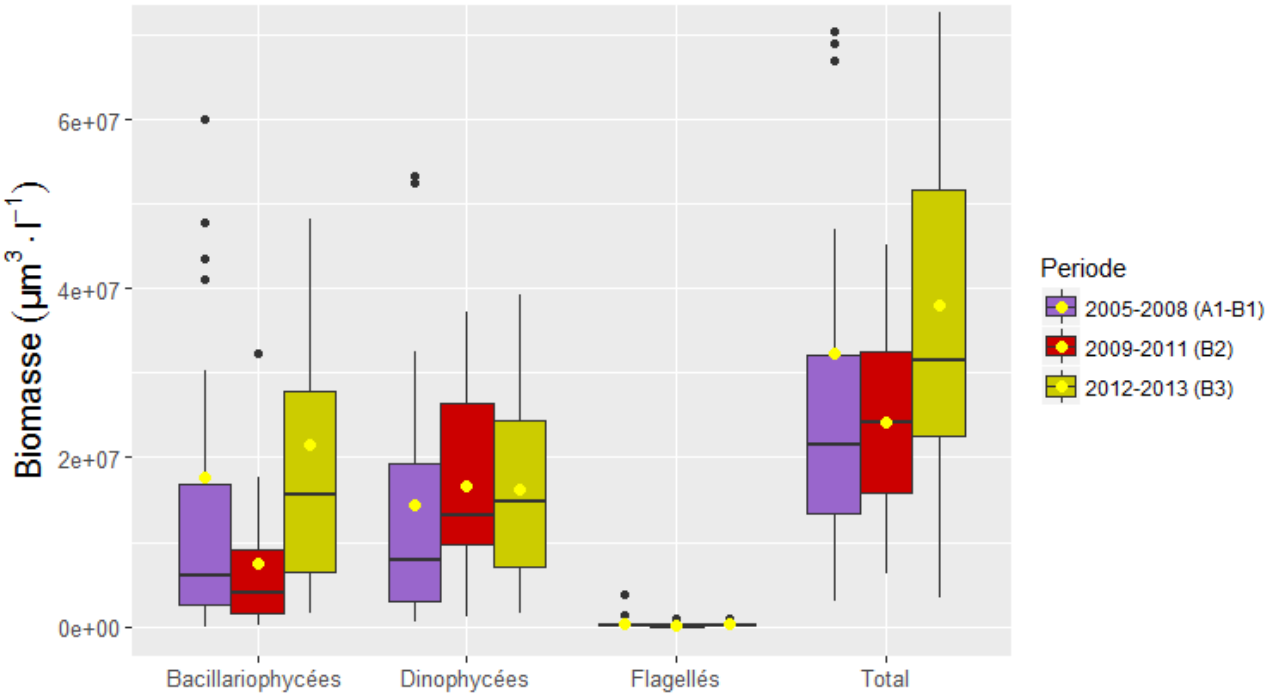


Figure IV.4 : Boxplot de la biomasse des classes phytoplanctoniques au cours des trois périodes identifiées. Les points jaunes représentent les valeurs d'abondances moyennes. Les médianes des distributions sont représentées par la ligne centrale de chacune des boîtes. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent 1.5 * l'espace interquartile. Les points noirs représentent, pour leur part, les valeurs d'abondances extrêmes.

Evolution de la structure en taille des groupes taxonomiques phytoplanctoniques dominants

Une modification de la composition en taille chez les différentes classes taxonomiques des espèces sélectionnées a été observée sur la période 2005-2013 (Figure IV.5).

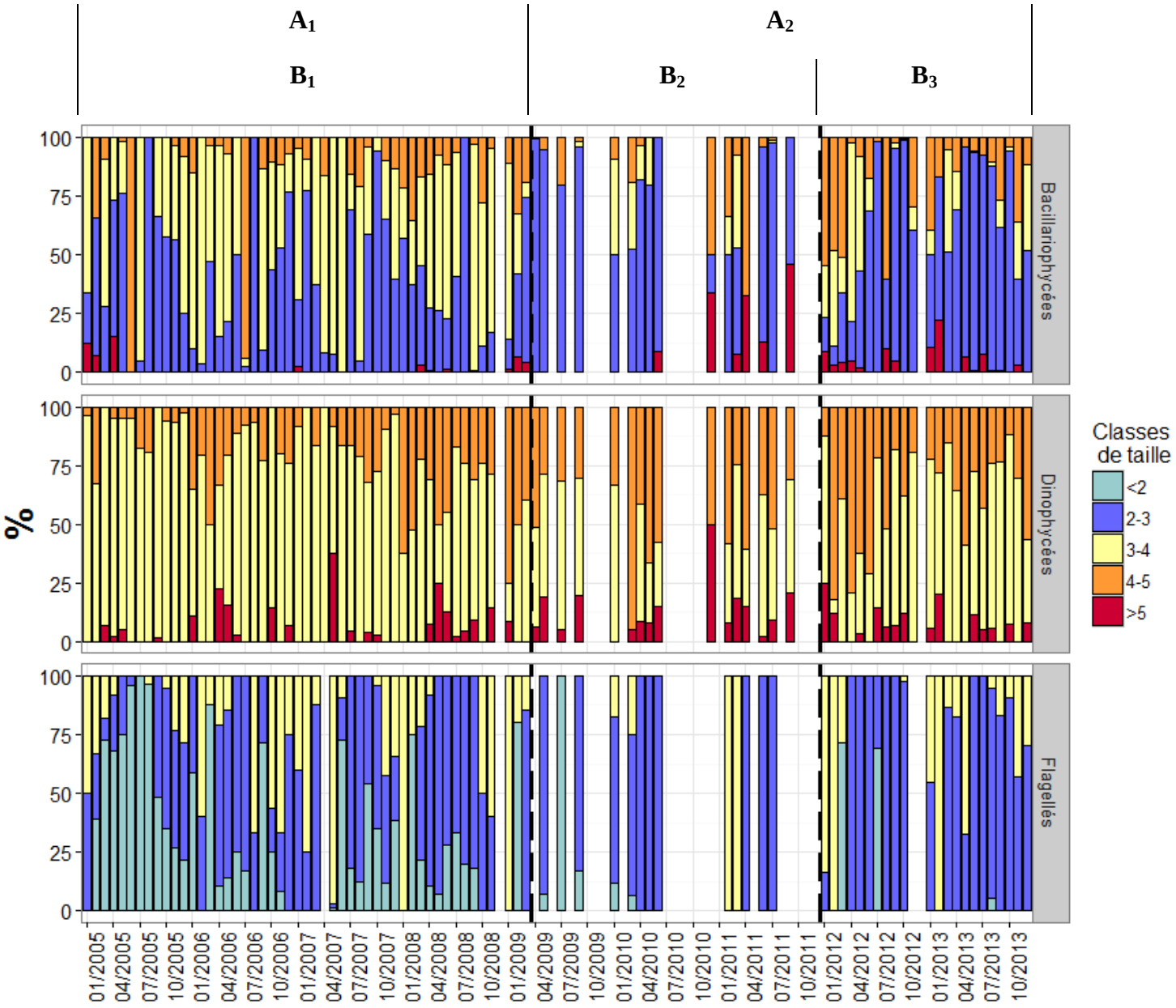


Figure IV.5 : Evolution du pourcentage des classes de taille sur la période 2005-2013, par classe d'organismes phytoplanctoniques. La ligne noire pointillée précise l'instant des changements de communautés.

Les Bacillariophycées

Les Bacillariophycées (ou diatomées) ont été caractérisées sur l'ensemble de la série 2005-2013 par une dominance dans l'abondance totale des classes de taille « 2-3 » et « 3-4 » (49,7 et 32,3% en moyenne, respectivement) (Figure IV.5). Ces dernières ont présenté une modification significative (p-val<0.01) de leur représentation à partir du premier niveau de partitionnement A. Ainsi la représentation des diatomées dont le biovolume est compris entre 10^3-10^4 µm^3 est passée de 46,8% en moyenne de l'abondance totale durant la période A_1 à 13,2% au cours de la période A_2. De la même manière, la classe « 2-3 » a présenté une augmentation significative de sa représentation entre la période A_1 et A_2 (passant de 39,5% à 62,8% en moyenne, respectivement). Par ailleurs, aucune différence n'a été observée chez les grandes classes de taille, moins représentées (14,6% et 3,2% en moyenne, pour les classes « 4-5 » et « >5 », respectivement). En revanche, la représentation des différentes classes de taille au sein de la biomasse des Bacillariophycées ont permis de mettre en exergue une variation significative de la moyenne des classes de taille « 3-4 » et « >5 » entre la période 2005-2008 (A_1 -B_1) et 2009-2013 (B_2 et B_3) (Figure IV.6). Cette variation a été caractérisée par une diminution des diatomées dont le biovolume été compris entre 10^3 et 10^4 µm^3 (passant en moyenne de 37,8% à 8,2 %), et par une augmentation importante des cellules supérieures à 10^5 µm^3 (8,5% et 34,4%, au cours des périodes 2005-008 et 2009-2013). Les autres classes de taille de Bacillariophycées n'ont présenté aucune différence significative dans leur représentation dans la biomasse totale.

Les Dinophycées

Les Dinophycées ont été, pour leur part, représentées en premier lieu par les espèces dont le biovolume est compris entre 10^3 et 10^4 µm^3 (63,3%), et entre 10^4 et 10^5 µm^3 (30,2%). Les espèces les plus grosses (« > 10^5 »), n'ont représenté en moyenne que 6,4% (Figure IV.5). A l'instar des Bacillariophycées, une variation de la représentation en taille des communautés de Dinophycées a été observée entre les périodes 2005-2008 et 2009-2011, correspondant au premier changement de la composition phytoplanctonique (niveau A). Cette modification a été caractérisée par une diminution significative (p-val<0.01) de la représentation de la classe de taille « 3-4 » (passant de 74% en moyenne durant la période A_1 à 49,3% durant la période A_2) au bénéfice des classes de tailles plus grandes (« 4-5 » et « > 5 »), qui ont présenté une augmentation de leur représentation au cours de la période A_2 (de 21,4 à 41,7% et de 4,4 à 9%, respectivement). Une même diminution significative de la représentation dans la biomasse totale des Dinophycées de la classe « 3-4 » a été observée entre les périodes 2005-2008 et 2009-2013 (Figure IV.6).

Les autres flagellés

Enfin les autres flagellés ont également montré une évolution de leur taille. Ainsi, les abondances des espèces les plus petites (biovolumes inférieurs à 10^2 µm^3), qui sont représentés à 31,3% en moyenne au cours de la période A_1, ont diminué significativement pour atteindre 8% en moyenne au cours de la période A_2. Une diminution significative des

proportions des petites classes de tailles (<10^2µm ^{3}), a également été identifiée au sein de la biomasse des flagellées entre la période 2005-2011 et 2012-2013 (~6,6 % au cours des périodes 2005-2009 et 2009-2011 et 1 % au cours de 2012-2013). Cette diminution des petites classes de taille s'est réalisée au bénéfice des espèces dont le biovolume était compris entre 10^2 et 10^3 µm^3 (44,1% et 68,8%, respectivement durant la période A_1 et A_2). Les classes de taille les plus importantes (« 3-4 ») n'ont pas présenté de différence entre les différentes périodes identifiées.

De même pour l'ensemble des classes étudiées, aucune différence significative de la représentation des classes de taille des Bacillariophycées, n'a pu être identifiée entre les périodes B_2 et B_3.

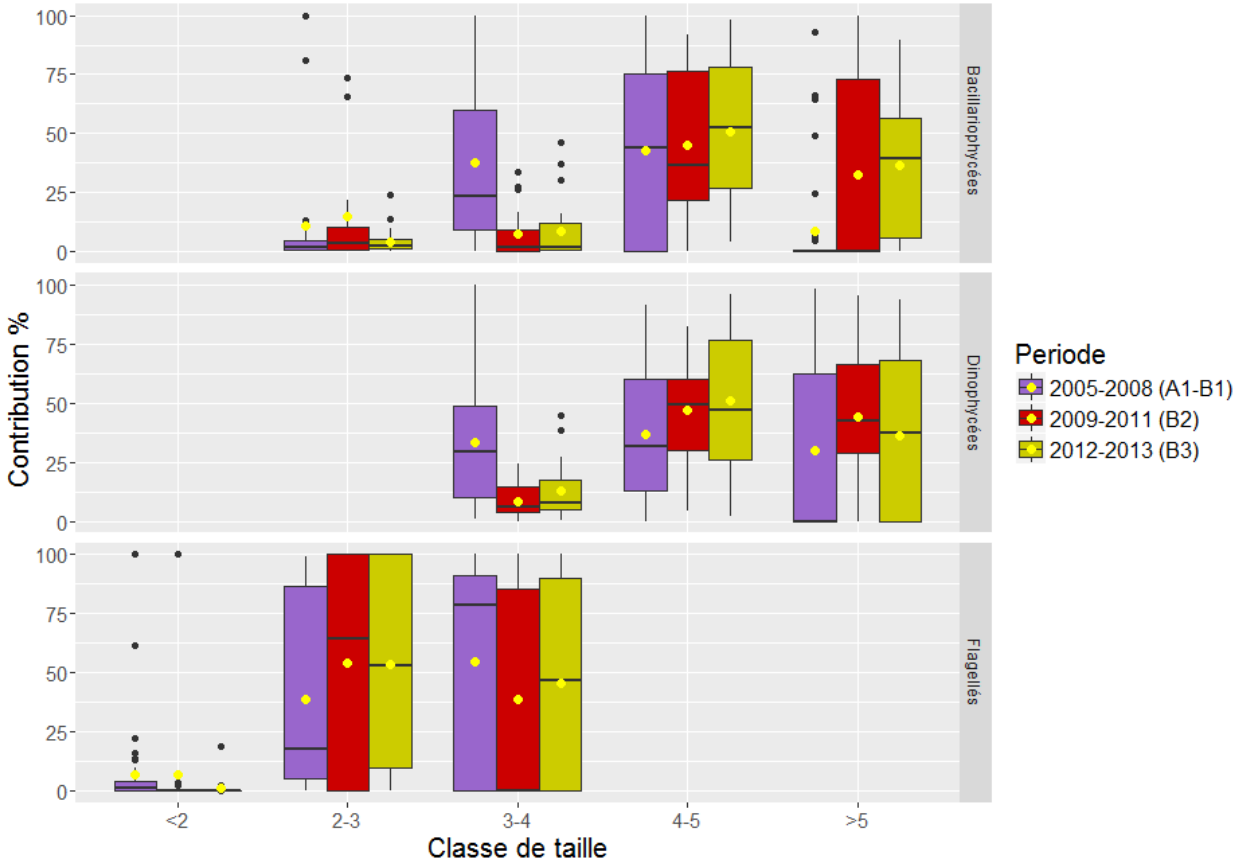


Figure IV.6 : Variations de la contribution à la biomasse totale (µm^3.l^{-1}) des classes de tailles phytoplanctoniques chez les trois classes taxonomiques au cours des groupes d'années issus du partitionnement.

Identification des assemblages d'espèces indicatrices

Les résultats de la prospection des espèces phytoplanctoniques associées à chacune de ces périodes ont été compilés dans le Tableau IV.3.

*Tableau IV.3 : Récapitulatif des espèces micro-phytoplanctoniques associées aux différentes périodes issus des deux niveaux de partitionnement A et B, et de l'indice IndVal^g associé. * : p-val<0.05 ; **: p-val<0.01 ; ***: p-val<0.001. Les couleurs correspondent à l'appartenance des espèces à la classe des Bacillariophycées (vert), des Dinophycées (rouge) et des autres flagellés (bleu).*

Niveau A			Niveau B		
	IndVal^g	**Période**		**IndVal^g**	**Période**
Gymnodinium spp.	0.82***		nano-flagellés	0.78***	
nano-flagellés	0.81***		*Gymnodinium* spp.	0.74***	
Leptocylindrus danicus	0.73***		*Leptocylindrus danicus*	0.73***	
Cylindrotheca closterium	0.71**		*Cylindrotheca closterium*	0.66*	
Dictyocha spp.	0.68*		*Dictyocha spp*	0.60*	
Thalassionema nitzschioides	0.63*		*Chaetoceros affinis*	0.56*	
Chaetoceros affinis	0.56**		*Dactyliosolen fragilissimus*	0.49*	
Chaetoceros decipiens	0.55*	**A_1**	*Thalasiosira* spp.	0.47*	**B_1**
Dactyliosolen fragilissimus	0.49**		*Amphidinium* spp.	0.45*	
Thalasiosira spp.	0.47**		*Chaetoceros curvisetus*	0.45*	
Amphidinium spp.	0.45**		*Thalassionema nitzschioides*	0.53	
Asterionellopsis glacialis	0.45**		*Chaetoceros decipiens*	0.52	
Chaetoceros curvisetus	0.45*		*Asterionellopsis glacialis*	0.45	
Bacteriastrum delicatulum	0.40*		*Bacteriastrum delicatulum*	0.40	
Guinardia striata	0.37*		*Guinardia striata*	0.37	
Prorocentrum arcuatum	0.83***		*Protoperidinium* spp.	0.87***	
Cyclotella spp.	0.82***		*Prorocentrum arcuatum*	0.67**	
Ceratium furca	0.75**		*Nitzschia* spp.	0.51*	**B_2**
Actinoptychus spp.	0.72***		*Ceratium furca*	0.61	
Pseudonitzschia delicatissima	0.70*		*Prorocentrum micans*	0.54	
Coscinodiscus spp.	0.69***		*Pseudonitzschia delicatissima*	0.74*	
Prorocentrum micans	0.63*		*Chlorella* spp.	0.72**	
Oxytoxum spp.	0.62**		*Coscinodiscus* spp.	0.66**	
Protoperidinium spp.	0.58***		*Actinoptychus* spp.	0.63**	
Dinophysis acuminata	0.54**	A_2	*Protoperidinium divergens*	0.62***	
Protoperidinium divergens	0.50**		*Thalassionema frauenfeldii*	0.59**	
Guinardia spp.	0.50***		*Guinardia flaccida*	0.58*	**B_3**
Nitzschia spp.	0.50**		*Guinardia* spp.	0.53**	
Goniodoma spp.	0.45*		*Cyclotella* spp.	0.65	
Gonyaulax spp.	0.45**		*Oxytoxum* spp.	0.52	
Chlorella spp.	0.53		*Dinophysis acuminata*	0.40	
Guinardia flaccida	0.48		*Goniodoma* spp.	0.38	
Thalassionema frauenfeldii	0.41		*Gonyaulax* spp.	0.39	

Parmi les 56 espèces micro-phytoplanctoniques dominantes considérées, 33 ont fait l'objet d'une association significative avec l'une des périodes identifiées issues d'au moins un niveau de partitionnement. Parmis ces dernières 19 étaient des Bacillariophycées, 11 des Dinophycées et 3 appartenaient aux autres flagellés.

Les deux périodes extraites du premier niveau de partitionnement A (A_1 et A_2) ont toutes deux été associées significativement à des assemblages constitués de 15 espèces phytoplanctoniques.

Chez le premier assemblage (A_1), les espèces de Dinophycées du genre *Gymnodinium* et le groupe des nano-flagellés présentent les plus fortes valeurs d'affinité avec A_1 ($IndVal^g$ de 0.82 et 0.81, respectivement). On retrouve également un nombre important de 11 espèces de diatomées, parmi lesquelles, *Leptocylindrus danicus* (0.73), *Cylindrotheca closterium* (0.71), *Chaetoceros affinis* (0.56) et *Thalassionema nitzschioides* (0.63). Ce premier assemblage était également constitué du groupe des Silicoflagellés du genre *Dictyocha* spp. (0.68).

Le second assemblage a présenté une majorité de Dinophycées (9 espèces), parmi lesquelles *Procentrum arcuatum* (0.83), *Ceratium furca* (0.75), *Prorocentrum micans* (0.63) et les espèces des genres *Oxytoxum* spp. (0.62) et *Protoperidinium* spp. (0.58). De même, cet assemblage regroupe 6 espèces de diatomées dont des espèces du genre *Cyclotella* spp. (0.82), *Actinoptychus* spp. (0.72), *Coscinodiscus* spp. (0.68) et l'espèce *Pseudonitzschia delicatissima* (0.70) qui se retrouvent parmi les espèces plus associées à la période A_2.

Concernant le second niveau de partitionnement (B), 21 espèces ont pu être associées significativement avec l'une des 3 périodes extraites.

L'assemblage associé à la période B_1 qui correspond à la première période du niveau de partitionnement A (A_1), décrit une association relativement similaire à celle présentée par cette dernière, avec toutefois une perte de la significativité de la relation pour certaines espèces. Ainsi, 10 des 15 espèces et groupes associés à la période A_1, le sont également avec la période B_1

La période B_2 a été caractérisée par un nombre restreint d'espèces associées : le groupe des *Protoperidinuim spp* (0.87), de *Prorocentrum arcuatum* (0.67) et du groupe de diatomées *Nitzschia* spp. (0.51).

De la même manière, 8 groupes d'espèces ont été associés à la période B_3, dont 5 l'ont précédemment été avec la période A_2, parmi lesquelles des diatomées : les espèces du genre *Coscinodiscus* spp. (0.64), *Actinoptychus* spp. (0.63) et *Guinardia* spp. (0.53), ainsi que l'espèce *Pseudonitzschia delicatissima* (0.74), mais également la Dinophycée *Protoperidinium divergens* (0.62). D'autres groupes d'espèces ont par ailleurs fait leur apparition, tel que le groupe de Chlorophycées *Chlorella* spp. (0.72) et la diatomée *Guinardia flaccida* (0.58). A l'inverse les espèces *Ceratium furca*, *Prorocentrum micans* et les espèces du genre *Goniodoma* spp., *Oxytoxum* spp. et C*yclotella* spp., préalablement associées à la période A_2, n'ont plus présenté d'associations significatives avec l'une des deux sous période B_2 et B_3.

Représentation des assemblages dans l'abondance phytoplanctonique

Les espèces issues des deux assemblages A_1 et A_2 identifiées par l'indice IndVal[g] (associées aux périodes A1 et A2), ont représenté en moyenne à 62% de l'abondance totale sur l'ensemble de la période 2005-2013 (Figure IV.7). Le premier changement (Partitionnement A) a été caractérisé par un important changement de la communauté phytoplanctonique, à travers la succession des assemblages A_1 et A_2 dans l'abondance phytoplanctonique totale.

Ainsi les motifs des contributions des deux assemblages ont présenté une nette inversion au cours de la succession des périodes (Figure IV.7). L'assemblage A_1, a présenté sa contribution la plus élevée durant la période 2005-2009 à laquelle il est associé, avec une contribution moyenne de 47,4 % de l'abondance phytoplanctonique totale. Durant cette même période, A_2 a présenté une contribution beaucoup plus faible, avec une moyenne globale de 16,1% de l'abondance totale.

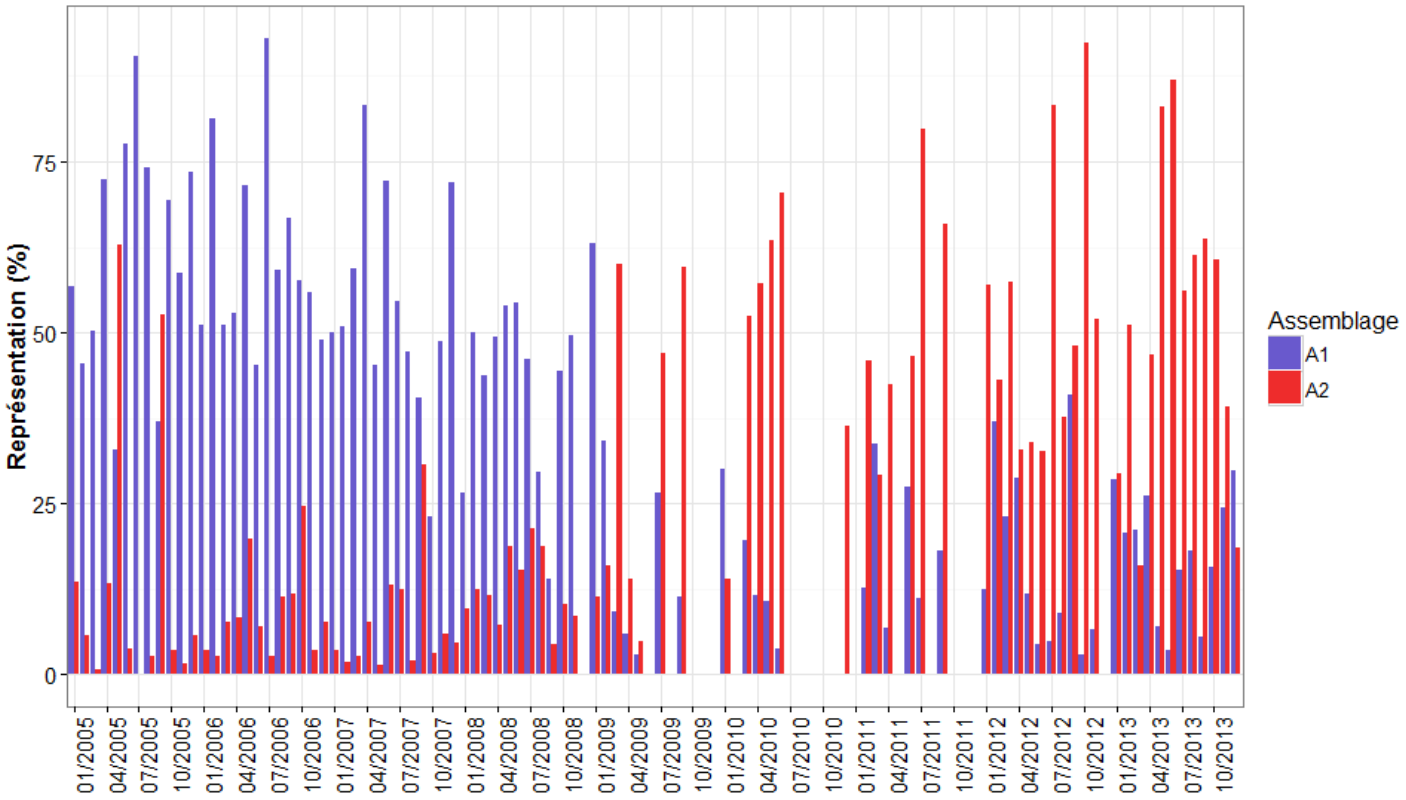


Figure IV.7 : Contribution à l'abondance totale des assemblages phytoplanctoniques A1 et A2 issus du partitionnement (A) sur l'ensemble de la série 2005-2013.

A l'inverse, au cours de la période A_2, une inversion de la dominance relative aux deux groupes a été observée. Ainsi, l'assemblage associée à la période 2005-2009 (A_1), présenté jusqu'ici comme principal contributeur, a vu sa contribution diminuer largement, représentant en moyenne 16% de l'abondance totale, tandis qu'A2 a représenté en moyenne 42,2% durant la période 2009-2013.

Les assemblages issus du second niveau de partitionnement ont présenté une nette diminution de la représentation de l'abondance totale sur l'ensemble de la série 2005-2013 (33,4%, 2,57% et 20,1%, respectivement pour B_1, B_2 et B_3) (Figure IV.8). En particulier l'assemblage B_2 qui ne représente que la portion congrue (8,8%) de l'abondance totale durant sa période associée (2009-2011). De même, l'assemblage B_3 qui a caractérisé la plupart des diatomées associées avec la période 2009-2013, n'a représenté que 19% au cours de la période 2009-2011, et 46,9% de l'abondance totale au cours de la période 2012-2013. Ce qui suggère une absence de caractérisation de la période 2009-2011 par une communauté phytoplanctonique bien définie.

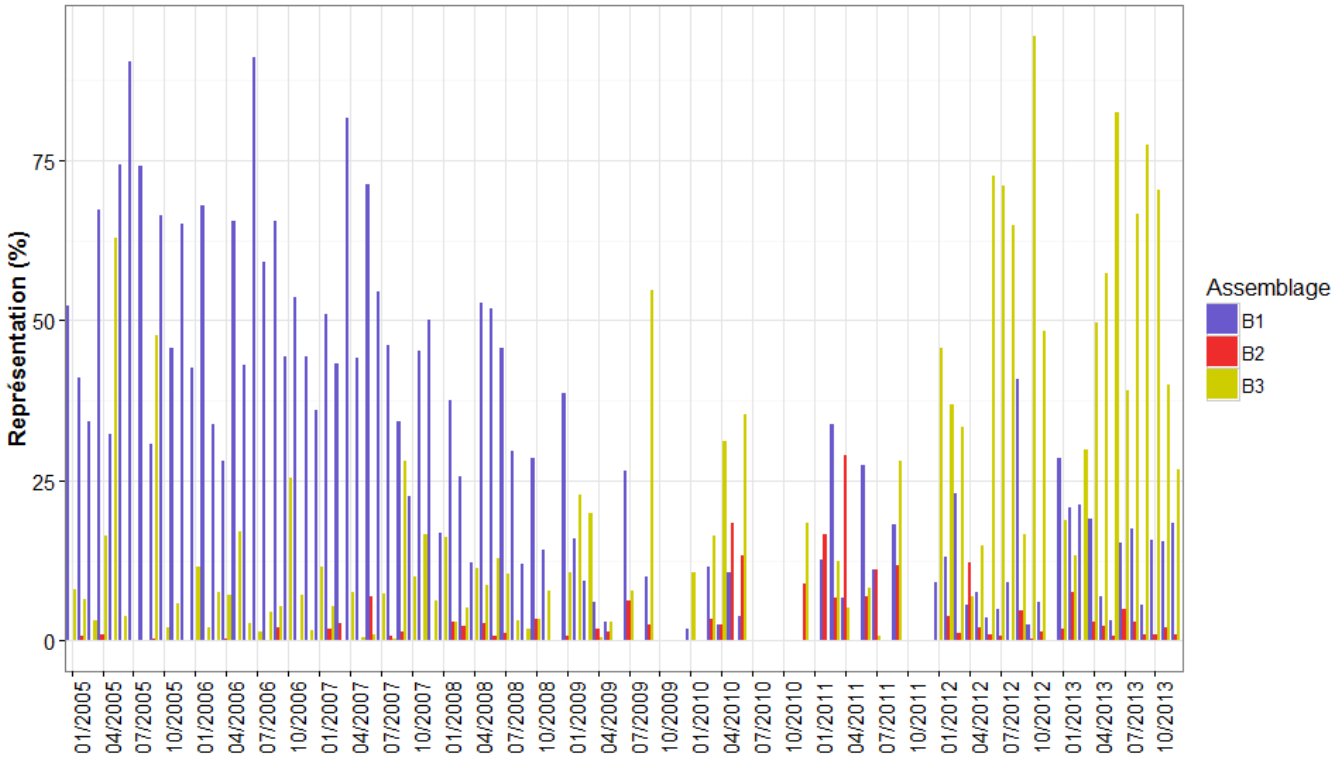


Figure IV.8 : Contribution à l'abondance totale des assemblages phytoplanctoniques B1, B2, B3 issue du partitionnement (B) sur l'ensemble de la série 2005-2013.

Caractéristiques des assemblages phytoplanctoniques

Parmi les 10 groupes basés sur les classes de taille et les groupes taxonomiques phytoplanctoniques, seul le groupe des « autres flagellés » dont le biovolume était compris entre 10^2 et $10^3 \mu m^3$ (flag.2-3), n'a été représenté par aucun assemblage issu du premier niveau de partitionnement (A) (Figure IV.9). Pour ces derniers, 4 groupes ont été représentés de manière exclusive par l'assemblage A_1 : le groupe des diatomées (diat.3-4), le groupe des Dinophycées (dino.3-4) et les autres flagellés (flag.2 et flag.3-4) à hauteur de 85,5% et 83% et 100% de leurs abondances totales respectives.

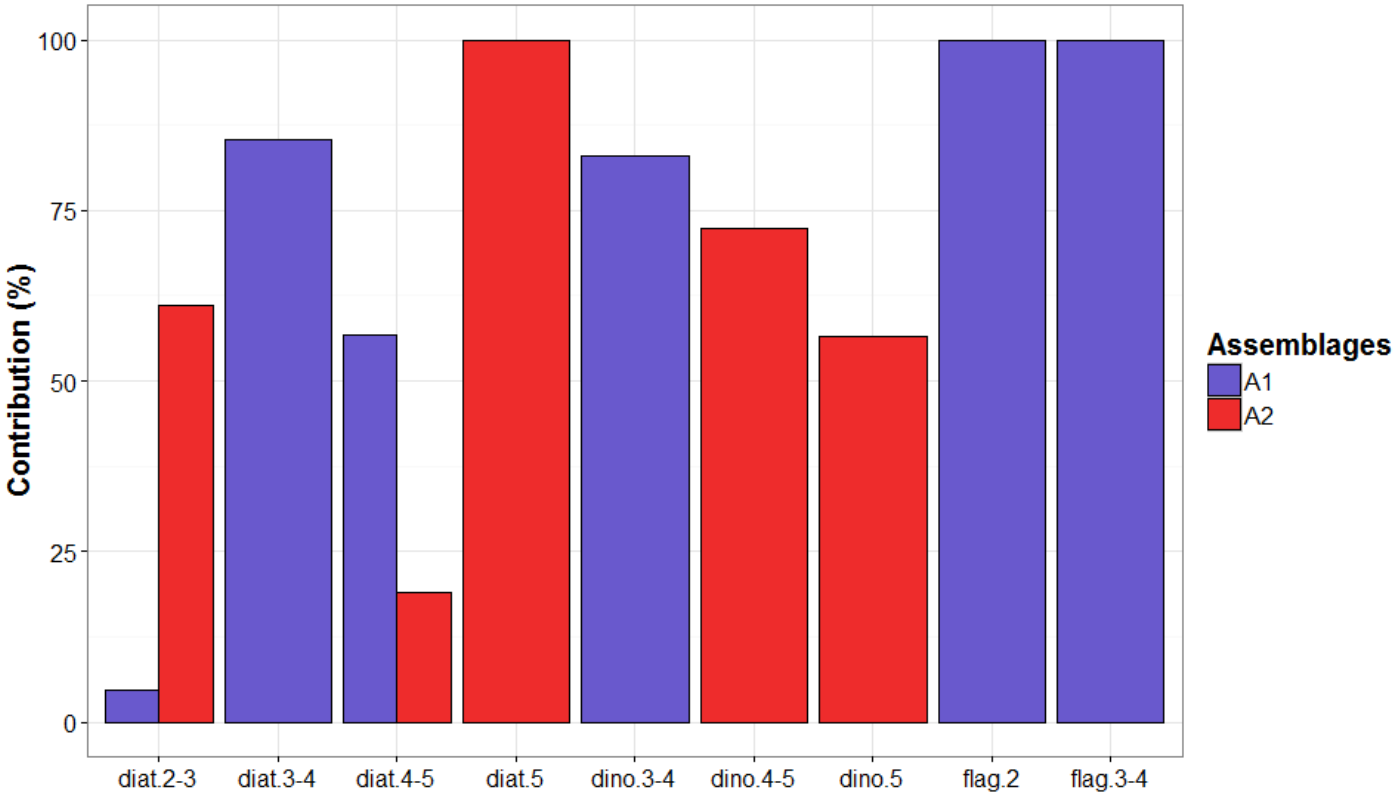


Figure IV.9 : Représentation des assemblages phytoplanctoniques des niveaux de partitionnement A dans l'abondance totale des différentes classes phytoplanctoniques combinant les différentes classes de taille avec la classe taxonomique: « diat » : diatomées, « dino »: Dinophycées et « flag » : autres flagellés.

De la même manière, les groupes des plus grosses Dinophycées dont les volumes cellulaires sont compris entre 10^4-10^5 μm^3 (dino.4-5), supérieurs à 10^5 μm^3 (dino.5) et celui des grosses diatomées (diat.5), n'ont été associés qu'à la période avril 2009-décembre 2013 (A_2) (72,2%, 56,7%, et 100% de leurs abondances totales, respectivement).

Enfin les groupes des diatomées dont le volume est compris entre 10^2 et 10^3 μm^3 (diat.2-3) et entre 10^4 et 10^5 μm^3 (diat.4-5) ont été constitutifs des deux assemblages, avec toutefois une contribution plus importante de l'assemblage A_2 pour le premier (61% contre 4% pour A_1), et de l'assemblage A_1 pour le second (56,6% contre 19%).

Le second niveau de partitionnement (B), a présenté dans le cas de l'assemblage associé à la période 2005-2008 (B_1), une diminution du pourcentage chez les groupes de diatomées de classe de taille 3-4 (34%) et 4-5 (47%), par rapport à l'assemblage de la période équivalente A_1 (Figure IV.10).

L'assemblage associé à la période 2012-2013 (B_3) pour sa part, reprend une large part de la composition en diatomées de l'assemblage A_2 associée à la période 2009-2013, dont une forte représentation des classes de tailles 2-3 (53%) et 4-5 (33%), mais également des autres flagellés dont le volume est compris entre 10^2 et 10^3 µm^3 (flag.2-3). Pour sa part, l'assemblage B_2 associé à la période 2009-2011, présente de plus faibles représentations des classes de Dinophycées, dino.4-5 (19,5%) et dino.5 (24%), causées par le faible nombre de groupe d'espèces constitutives de cet assemblage.

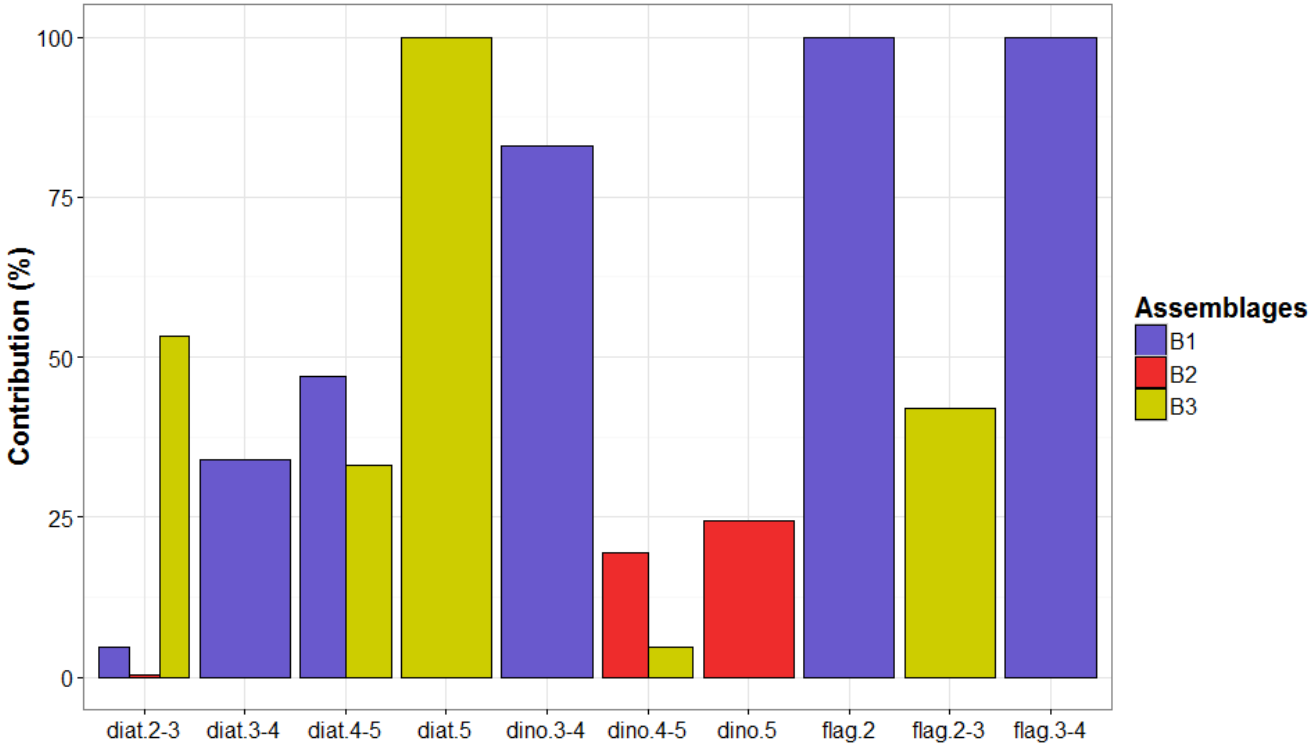


Figure IV.10 : Représentation des assemblages phytoplanctoniques des niveaux de partitionnement B dans l'abondance totale des différentes classes phytoplanctoniques combinant les différentes classes de taille avec la classe taxonomique : « diat » : diatomées, « dino »: Dinophycées et « flag » : autres flagellés.

Discussion

Partitionnement de la série

Le partitionnement de la série temporelle d'abondances des espèces représentatives phytoplanctoniques réalisé par l'approche du « clustering chronologique » a permis de mettre en évidence la présence de deux changements de communautés dont le plus important est intervenu au cours du printemps 2009, et le second, aux alentours de fin 2011, début 2012 (Figure IV.2).

Pour ce dernier, le faible effort d'échantillonnage affiché durant cette période, n'a pas permis de préciser outre mesure l'instant précis de ce changement. Ces deux principaux niveaux de partitionnement de la composition phytoplanctonique coïncident avec les changements brutaux de la salinité et des précipitations moyennes intervenant au cours de l'hiver 2008 et fin 2011 mis en évidence dans le **chapitre III** (Figure IV.11 ; Figure IV.12).

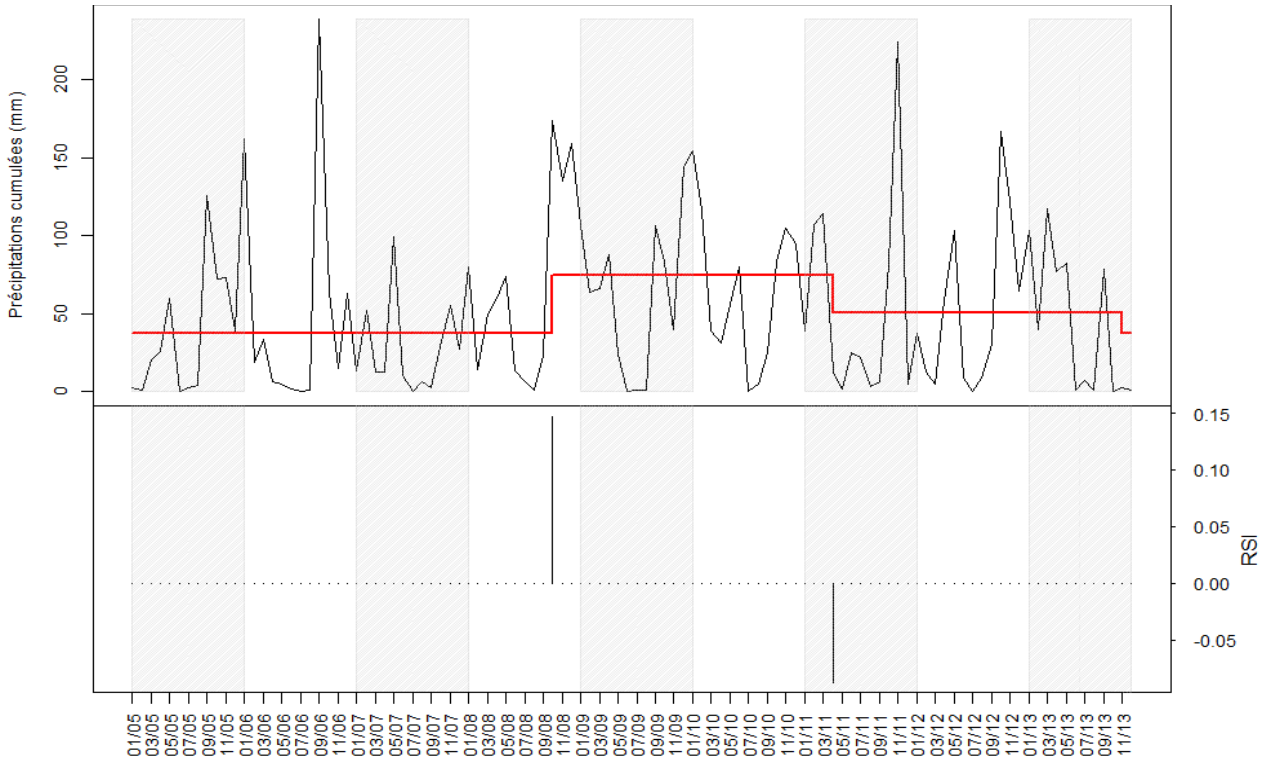


Figure IV.11 : Mise en évidence des changements significatifs des précipitations cumulées de Toulon (ligne noire) et résultats de l'approche STARS de détection de changements dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur).

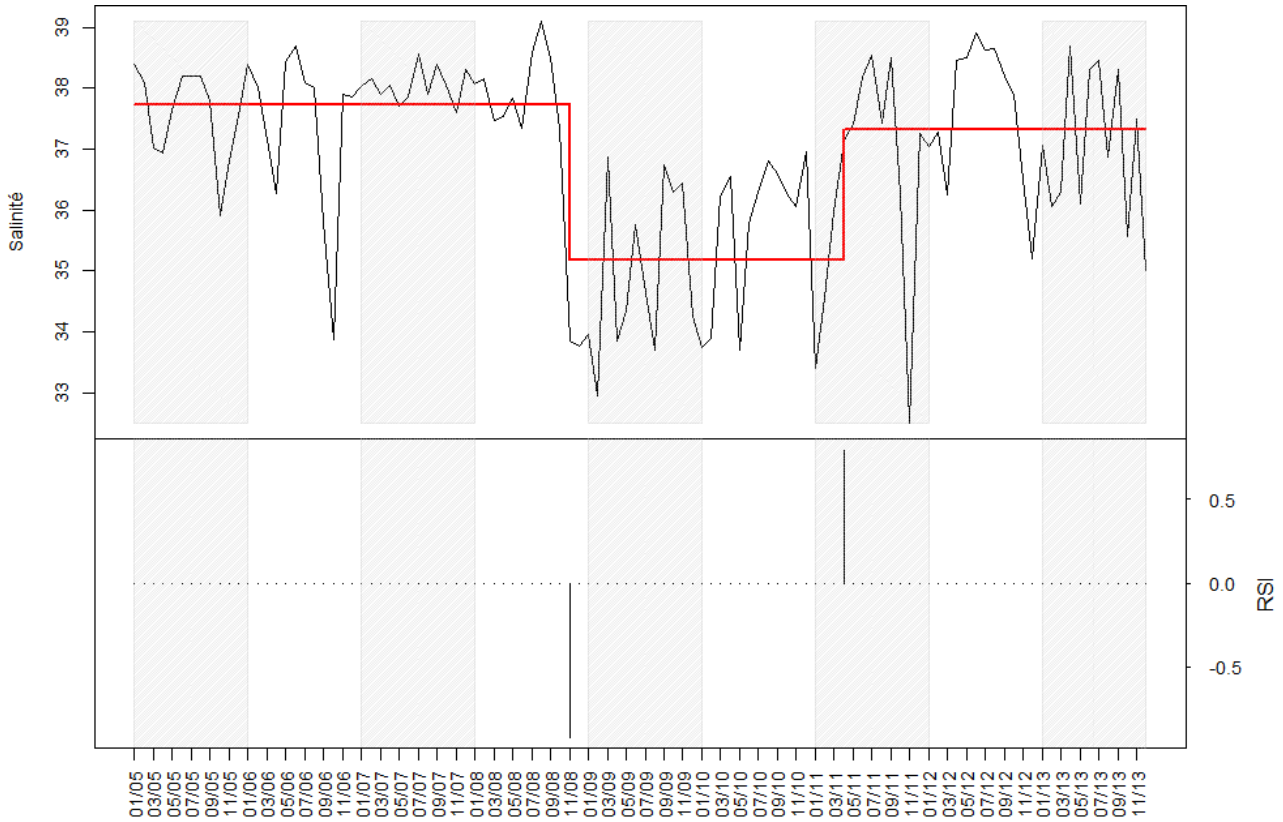


Figure IV.12 : Mise en évidence des changements significatifs de la salinité (B) des eaux de surface de la rade de Toulon (ligne noire) et résultats de l'approche STARS de détection de changements dans la moyenne (ligne rouge) (panneau supérieur). Détail de l'Indice de Changement de Régime (RSI) à p=0.01, permettant de préciser la date du changement significatif (panneau inférieur).

Ces changements n'ont que très partiellement impacté les abondances et les biomasses des trois classes phytoplanctoniques. Ainsi seuls les autres flagellés ont présenté des différences significatives de leurs abondances et de leurs biomasses en lien avec le premier changement identifié dans la composition phytoplanctonique. Les Bacillariophycées ont pour leur part présenté une augmentation de leur biomasse en relation avec le second changement. L'identification de variations de l'abondance et de la biomasse, retrouvées uniquement chez certaines classes de tailles, souligne une absence de modification de l'ensemble des communautés.

Cependant, en dépit de cette absence de changement au sein des biomasses chez les deux classes taxonomiques dominantes, ce premier changement a tout de même été marqué par une modification de la dominance des diatomées (2005-2008) vers celle des Dinophycées (2009-2011).

Caractérisation des changements

Une modification de la structure en taille de chacune des classes taxonomiques suivies (Bacillariophycées, Dinophycées et autres flagellés), a été identifiée en relation avec le premier changement de la composition phytoplanctonique (Figure IV.5).

Chez les Bacillariophycées

Ainsi les Bacillariophycées ont été marquées par une brutale augmentation des petites tailles ($<10^3$ µm^3) et des très grosses ($>10^5$ µm^3) à partir de 2009, associée à une diminution drastique de la représentation des cellules de biovolume compris entre 10^3 et 10^4 µm^3. Cette modification dans la représentation des classes de tailles des diatomées a été soutenue par l'association de 85% de ces dernières dont le biovolume était compris entre 10^3 et 10^4 µm^3 avec la période 2005-2008 (assemblage A_1), parmi lesquelles des espèces du genre *Chaetoceros* (*C. affinis*, *C. decipiens* et *C. curvisetus*), *Leptocylindrus* (*L. danicus*), *Cylindrotheca* (*C. closterium*), *Thalassionema* (*T. nitzschioides*) et *Asterionellopsis* (*A. glacialis*). De même, 61 % des espèces de diatomées dont le biovolume était inférieur à 10^3 µm^3 (*Pseudonitzschia delicatissima et Cyclotella* spp.) et 100% des espèces dont le biovolume était supérieur à 10^5 µm^3 (*Coscinodiscus* spp. et *Actinoptychus* spp.) ont présenté une augmentation de leurs abondances au cours de la période 2009-2013. Cependant, la recherche d'espèces indicatrices en relation avec le second changement, a permis de préciser l'affinité de ces derniers groupes de diatomées avec la période 2012-2013 plutôt qu'avec la période 2009-2011. Ce constat a été soutenu par la faible représentation de l'assemblage B_3, globalement composé des espèces de diatomées de l'assemblage A_2, au cours de la période 2009-2011. L'augmentation des classes de petites et de très grosses diatomées au cours de la période 2012-2013 a ainsi permis d'expliquer l'augmentation de la biomasse des diatomées à partir de 2012. Ces augmentations de petites et très grosses diatomées, ont constitué les principaux changements dans la composition phytoplanctonique mis en évidence par le second niveau de partitionnement. Ainsi, le changement de composition observé début 2009, est davantage caractérisé par une disparition d'un ensemble d'espèces de diatomées (dont le biovolume était compris entre 10^3 et 10^4 µm^3), plutôt que par leur remplacement par des espèces de diatomées plus adaptées aux nouvelles conditions.

Les espèces de petites ($<10^3$µm^3) et moyennes (entre 10^3 et 10^4 µm^3) diatomées précédemment citées (*Chaetoceros* spp. *Thalasionema* spp., *Asterionellopsis glacialis*, et *Pseudonitzschia delicatissima*), présentant au sein de la rade de Toulon un mode de vie coloniale (communication personnelle) ont toutes été associées, en Méditerranée, aux floraisons printanières dans les zones de turbulences couplées à une bonne disponibilité en nutriments, tel que les zones de fronts (Siokou-Frangou *et al*., 2010) ou au sein de régions soumises à des upwellings côtiers (Kobayashi et Takahashi, 2002 ; Lassitier *et al.*, 2006 ; Silva *et al.*, 2009). Cependant, une étude sur la variabilité saisonnière phytoplanctonique en Atlantique Nord a permis d'identifier une diminution moyenne de la taille des diatomées entre le printemps et l'été, période caractérisée par une stratification des eaux (Barton *et al.*, 2013). L'une des hypothèses avancées par ces auteurs, suggère que les petites cellules de diatomées

présentent un seuil de subsistance des conditions en nutriments plus bas que chez les grosses cellules (Dutkiewicz *et al.*, 2009). Inversement, la dominance des grosses diatomées (10^3 et 10^4 µm^3) sous des conditions trophiques mésotrophes (période de blooms) pourrait être expliquée par une plus grande habilité dans l'exploitation des fortes concentrations en nutriments (Svensson *et al*., 2014 ; Maranon *et al.*, 2015). Enfin, Peter & Sommer (2013) ont montré une diminution de la taille moyenne des communautés phytoplanctoniques dans des conditions de limitation en nutriments. Ainsi, ce changement en taille survenue chez les diatomées pourrait suggérer un appauvrissement des conditions en nutriments de la période 2012-2013 par rapport à la période 2005-2008. Cette affirmation est également soutenue par l'association de l'espèce *Pseudonitzschia delicatissima* avec la période 2012-2013. Or, cette dernière a présenté la capacité d'utiliser des sources organiques d'azote dans des conditions de limitation en nitrates et amonium, lui permettant de croître même dans des conditions de faibles concentrations en nutriments inorganiques (Loureiro *et al*., 2009).

Par ailleurs, les grosses diatomées (*Coscinodiscus* spp. et *Actinoptychus* spp.), qui pour leur part dépeignent un mode de vie solitaire (communication personnelle), ont présenté, au même titre que les classes de taille les plus petites (<10^3 µm^3), une divergence par rapport aux classes de taille les plus importantes des diatomées coloniales (entre 10^3 et 10^4 µm^3) (ex : *Chaetoceros* spp.). Ce qui suggère un rapport de compétition entre ces deux groupes au bénéfice des espèces coloniales lors de conditions en nutriments favorables.

Chez les Dinophycées

Dans le même temps, les Dinophycées, ont présenté une augmentation significative des grandes classes de taille (<10^4 µm^3) au détriment des tailles plus petites qui dominaient jusque-là (10^3 et 10^4 µm^3). Cette modification dans la structure en taille des Dinophycées s'est incarnée à travers la succession, à partir de 2009, entre les espèces *Gymnodinium* spp. et *Amphidinium* spp., représentant près de 85,5% de l'abondance de la classe de taille 10^3-10^4 µm^3 (Figure IV.6), vers des espèces de plus grandes tailles (>10^4 µm^3) : *Prorocentrum* spp., *Ceratium* sp. *Dinophysis* sp., *Oxytoxum* spp. et *Protoperidinium* spp.. Enfin, à la différence des diatomées, seule l'espèce *Protoperidinium divergens*, préalablement associée à la période 2009-2013 a présenté une relation plus forte pour la période 2012-2013. Ce qui suggère que les changements survenus fin 2011 n'ont impacté que très partiellement les communautés de Dinophycées.

Les Dinophycées ont été présentés comme moins sensibles aux changements saisonniers observés à la suite d'un stress trophique, par rapport aux diatomées (Barton *et al.*, 2013). Leur capacité à utiliser différentes stratégies trophiques pourrait être l'un des mécanismes expliquant leur plus grande résistance face à une limitation en nutriments (Ward *et al.*, 2011). Peu d'études ont cherché à étudier la relation entre la stratégie trophique et les tailles des cellules de Dinophycées. Cependant une étude portant sur les successions de Dinophycées au sein du port d'Alexandrie (Egypte) a souligné qu'environ 90% de la biomasse des hétérotrophes était détenue par les cellules les plus grosses (> 90µm). Tandis que le caractère mixotrophe et autotrophe obligatoire était un caractère propre aux petites cellules (< 30µm^3) (Ismael *et al.*, 2003). Ce qui souligne une plus grande répartition du caractère

« hétérotrophe », chez les grosses cellules de Dinophycées. Legrand *et al.* (1998) avaient déjà présenté une relation entre la taille et le régime trophique des Dinophycées, en soulignant une augmentation de la phagotrophie en relation avec l'augmentation des proportions des grosses cellules de l'espèce *Heterocapsa triqueta*. Ce changement de la structure des tailles des Dinophycées serait donc le reflet d'une modification de la stratégie trophique de ces organismes, faisant passer le système principalement axé sur l'autotrophie/mixotrophie vers l'émergence un système dominé par le caractère hétérotrophe des communautés.

Interprétation des moteurs du changement de la composition phytoplanctonique

Le premier changement dans la composition phytoplanctonique a été caractérisé par une brutale diminution des diatomées coloniales associées aux blooms printaniers (classe de taille 3-4) qui dominait jusque-là, et par une augmentation des communautés de grosses Dinophycées ($<10^4$ µm^3) au détriment des classes de taille plus petites. Ce changement de la communauté phytoplanctonique correspond au scenario présentant une modification de la dominance des diatomées vers celles des communautés non siliceuses en lien avec une limitation de la silice associée à une réduction des mélanges verticaux entre 1986 et 1988 en Baie de Calvi (Goffard *et al*., 2002). En ce sens, ce constat supporte l'hypothèse d'une réduction des mélanges hivernaux à partir de 2009 induit par une réaugmentation des apports en eaux douces dans le bassin Ligure présenté dans **le chapitre III**.

Cependant, en baie de Calvi, site peu impacté par le ruissellement des eaux de pluie, cette perte de la dominance des diatomées a été réalisée au bénéfice des nano-flagellés, identifiée par une augmentation de la proportion des pigments 19'-HF et 19'-BF et caractérisant les périodes à faibles concentrations en acide silicique ($Si(OH)_4$). Nos résultats ont identifié une diminution des diatomées dominantes concomitante avec celle des nano-flagellés à partir de 2009. En rade de Toulon le changement a été observé en faveur d'une dominance des grosses Dinophycées. Un tel changement est une caractéristique régulièrement associée aux milieux anthropisés en Méditerranée (Bužančić *et al.* 2016; Garrido *et al.*, 2014).

A la différence de la baie de Calvi, la rade de Toulon est impactée par deux rivières, le Las et l'Eygoutier dont les régimes hydrologiques sont largement influencés par les précipitations locales (Nicolau, 2005). Il a été montré qu'une augmentation des concentrations en nitrate et en silice dissoute se présentait à la suite d'un évènement pluvieux, indiquant un rôle probable de ces deux rivières dans un processus d'eutrophisation de la rade (Nicolau *et al.*, 2006). En effet, l'eutrophisation se définit classiquement comme un enrichissement naturel ou anthropogénique en nutriment du milieu (Buzancic *et al.*, 2016). Heisler et *al.* (2008) ont affiné cette définition en rajoutant l'impact de la composition en nutriments, et pas uniquement leur quantité, sur la promotion des phénomènes d'eutrophisation et en particulier des « HAB », (« Harmful Algal Bloom »). Il est important de noter que la plupart des espèces associées à la période 2009-2013, telles que *Prorocentrum micans*, *Pseudonitzschia delicatissima*, *Dinophysis acuminata* ont été, par le passé, impliquées dans des processus de blooms d'algues nocives (« HAB ») au sein d'autres systèmes côtiers (Sahraoui *et al.*, 2013 ;

SCOR & IOC, 2001). Ces phénomènes impliquent par ailleurs prêt de 10% des espèces de Dinophycées connues (Smayda & Reynolds, 2003).

Cet impact de la composition en nutriments sur la composition phytoplanctonique avait déjà été souligné à travers de multiples expériences. Ainsi très tôt, les travaux de Redfield *et al*., (1963) ont statué sur l'existence d'un rapport optimal entre les principaux nutriments (DSi : Silice dissoute ; DIN : Azote inorganique dissous et DIP : phosphate Inorganique dissous) proche de 16 :16 :1 pour la croissance des Bacillariophycées. En ce sens, les variations des concentrations en silice dissoute (DSi) ont, en particulier, été citées comme responsables de changements de communautés phytoplanctoniques, en relation avec les diatomées. Plus tard, des expériences en mésocosmes ont précisé cette sensibilité des communautés de diatomées avec les silicates, en observant une dominance numérique des diatomées notamment du genre *Chaetoceros*, lorsque les concentrations étaient supérieures à 2 µM (Egg & Aksnes, 1992 ; Fouillaron *et al.*, 2007). En dessous de ce seuil, la dominance des diatomées s'avère moins systématique et peut être remplacée par une dominance des flagellés. En parallèle de cette approche de seuil, Sommer (1994) a présenté, au cours d'expériences en mésocosmes qu'un rapport SI/N >25 était caractérisé par une dominance des diatomées, tandis que les flagellés étaient de meilleurs compétiteurs dans le cadre d'un ratio plus faible. D'autres auteurs ont également souligné l'influence de la variation du rapport N/P sur la composition phytoplanctonique (Weber & Deutch., 2010 ; Jaanus *et al*., 2009 ; Martiny et *al.*, 2014). Hodgkiss & Ho (1997) ont ainsi indiqué qu'une diminution du rapport N/P passant de 20:1 à 11:1 était suivis d'une augmentation du nombre de blooms de Dinophycées.

Ce changement dans la domination la biomasse phytoplanctonique totale aussi brutal suggère ainsi une modification dans le rapport des nutriments au sein de la rade. Ce déséquilibre stœchiométrique pourrait être induit par une augmentation des apports terrigènes et urbains acheminés par les rivières de l'Eygoutier et par un relargage massif d'eaux usées émanant des stations d'épurations. Par ailleurs, les crues de l' Eygoutier ont été également responsables d'un apport conséquent en matière organique et particulaire, et également associées à des apports en métaux lourds (Cu, Zn, Cd et Pb…) de la rade de Toulon (Pougnet *et al.*, 2014). Plusieurs auteurs, ont montré une stimulation de la croissance de petites et grandes Dinophycées en présence de substances humiques en mésocosmes (Carlsson *et al* , 1999 ; Fagerberg *et al.*, 2009). De même, les organismes hétérotrophes auront tendance à dominer la production primaire au sein de systèmes impactés par d'importants apports en carbone allochtones (Jansson *et al.*, 2007). Ces apports en carbone organique pourraient expliquer et accentuer cette dominance de biomasse phytoplanctonique totale de la part des Dinophycées potentiellement hétérotrophes à la suite de l'augmentation des précipitations.

Le suivi des concentrations en N, P et Si en rade de Toulon, pourrait permettre de mettre en perspective l'impact des eaux de ruissellement dans le bouleversement de la balance stœchiométrique supposé être à l'origine de ce changement des communautés phytoplanctoniques.

Ainsi, le conditionnement de la structure phytoplanctonique par les précipitations pourrait prendre place à travers deux processus intégrant des échelles spatiales et temporelles différentes.

- A méso-échelle, la présence d'une faible pluviométrie sur l'ensemble du bassin Ligure durant un laps de temps suffisamment important, produirait un déficit en eaux douces, responsable d'une densification, propice à une fertilisation en nutriments à travers la mise en place de mélanges verticaux. Ces phénomènes sont à l'origine de la mise en place de blooms côtiers de diatomées coloniales, meilleures compétitrices au sein d'environnements non limités en nutriments. Une recrudescence des précipitations limiterait l'apparition de ces mélanges et participerait à la mise en place de blooms de diatomées moins intenses et caractérisés par des classes de tailles inférieures.
- Localement, l'augmentation des précipitations va entraîner les rivières côtières du Las et de L'Eygoutier, vers un régime de crue. Ces crues pourraient être à l'origine d'une augmentation des apports en matière organique et en nutriments inorganiques modifiant l'équilibre stœchiométrique de la rade. Ces modifications en nutriments vont promouvoir les espèces capables d'utiliser d'autres sources de nutriments organiques et privilégier les communautés hétérotrophes représentées par les grosses Dinophycées ($>10^5$ µm^3).

Partie 2 : Etude des interactions trophiques phyto- et zooplanctoniques en lien avec le changement de la structure phytoplanctonique

Les structures des communautés phyto- et zooplanctoniques entretiennent des relations étroites. Ainsi, la structure en taille du phytoplancton peut-être affectée par une pression sélective du zooplancton qui dépend de la composition de ce dernier (Acevedo-Trejos *et al.*, 2015). De même, la composition phytoplanctonique va privilégier certaines communautés de prédateurs et ainsi influer sur la composition zooplanctonique (Goldyn et Kowalczewska-Madura, 2007). Les interactions de prédation phyto- et zooplanctoniques et tout particulièrement les préférences trophiques se révèlent être de première importance pour la prédiction de la dynamique des écosystèmes pélagiques (Reynolds, 2006 ; Lampert & Sommer, 2007), mais également dans la compréhension et le suivi des « HABs » (Blooms d'algues toxiques) (Anderson *et al.*, 2002). En effet, la fréquence d'apparition de ce type de phénomène risque d'augmenter dans le futur, induit par les changements globaux et ses conséquences sur les processus d'eutrophisation (Suikkanen *et al.*, 2013 ; Hallegraef, 2010). Cependant, la vision classique du plancton essentialise les communautés au sein des groupes des producteurs primaires (phytoplancton) et secondaires (zooplancton). La réalité trophique révèle une complexité de comportements, en particulier à travers le caractère mixotrophe de certaines groupes phytoplanctoniques contribuant ainsi à la production primaire et secondaire (Flynn *et al.*, 2013). Par exemple, plusieurs auteurs ont ainsi souligné l'importance du broutage des protistes hétérotrophes (particulièrement des Dinophycées) sur les populations de diatomées (Calbet, 2008 ; Sherr & Sherr, 2009). L'utilisation de photopigments comme indicateur de la production primaire est un parfait exemple du biais de représentation du système plancton. En effet, l'utilisation de la « Chlorophylle *a* » (« Chl *a* ») considérée comme descripteur de la production primaire, intègre également des mixotrophes, associés à des interactions complexes avec les organismes autotrophes (Hansen *et al.*, 2012 ; Flynnn *et al.*, 2013). Par ailleurs, la relation entre la « Chl *a* » (l'un des descripteurs de la biomasse phytoplanctonique le plus utilisé) et l'abondance des organismes phytoplanctoniques s'est révélée être non linéaire (Jimenez *et al.*, 1987) et en particulier avec les abondances des Dinophycées (Head & Pepin, 2010). Cet effet rend parfois délicate l'étude des interactions entre ces deux groupes (Mitra & Davis, 2010 ; Vandromme *et al.*, 2011 ; Fernández de Puelles, 2007) et explique en partie, la raison pour laquelle les travaux portant sur les communautés phyto- et zooplanctoniques, sont réalisés de manière indépendante (Romagnan *et al.*, 2015).

L'émergence des approches utilisant des traits a permis une simplification des modèles en vigueur à travers le regroupement d'espèces au sein de groupe reflétant des caractéristiques fonctionnelles et/ou morphologiques communes (Litchman & Klausmeier, 2008). En témoigne la mise en place d'études basées sur les traits morphologiques et portant sur les interactions phyto- et zooplanctonique en milieu dulçaquicole (Colina *et al.*, 2016). A ce jour peu d'études ont été réalisées en milieux marins côtiers et associées à un changement interannuel des communautés.

Cette étude s'emploie à évaluer la réponse trophique printanière du méso-zooplancton aux modifications des communautés micro-phytoplanctoniques, dans le but d'affiner les connaissances relatives aux interactions trophiques entre ces deux compartiments et de proposer un modèle de fonctionnement du phyto- et du zooplancton en lien avec l'augmentation des précipitations en milieu côtier anthropisé.

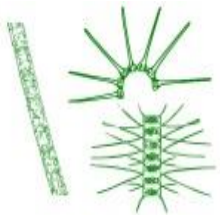
Matériel et Méthodes

Constitution des groupes fonctionnels phytoplanctoniques

Dans le but d'évaluer la réponse du zooplancton aux changements de la composition phytoplanctonique lié à l'augmentation des précipitations, les groupes fonctionnels phytoplanctoniques ont été basés sur les classes de tailles impliquées par ces changements.

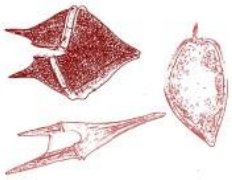
Ainsi, les diatomées ont été regroupées au sein de trois groupes, caractérisant les grosses diatomées (DIATc) associées à la période 2005-2008, et les petites diatomées (diat), présentant toutes deux un mode de vie principalement coloniale et les grosses diatomées solitaires (DIATs) associées à la période 2012-2013 (Tableau IV.4).

Tableau IV.4 : Espèces constituantes des groupes fonctionnels basés sur la classe de taille des Bacillariophycées et contribution moyenne des différents groupes taxonomiques constituants.

Groupe	Classe de taille	Groupes taxonomiques constituants	Contribution moyenne au groupe (%) ± l'écart type	Représentation
DIATc	10^3-10^5 µm^3	*Thalassionema nitzschioides*	18,3 ± 28,5	
		Leptocylindrus danicus	14,7 ± 27,71	
		Guinardia flaccida	11,8 ± 24,4	
		Chaetoceros decipiens	6,8 ± 14,4	
		Chaetoceros affinis	6,2 ± 17,3	
		Chaetoceros danicus	5,8 ± 9,5	
		Guinardia spp.	5,5 ± 16,4	
		Licmophora gracilis	3,8 ± 13,2	
		Chaetoceros curvisetus	3,7 ± 11,1	
		Thalassionema bacillare	3,6 ± 14,1	
		Rhizosolenia spp.	3,6 ± 10,5	
		Pseudonitzschia seriata	3,6 ± 12,5	
		Dactyliosolen fragilissimus	3,4 ± 12,6	
		Asterionellopsis glacialis	3 ± 12,6	
		Thalasiosira spp.	2,8 ± 10,8	
		Bacteriastrum delicatulum	2,0 ± 9,5	
		Guinardia striata	1,0 ± 5,2	
		Chaetoceros radicans	0,6 ± 3,0	
DIATs	>10^5 µm^3	*Coscinodiscus* spp.	40,5 ± 41,3	
		Actinoptychus spp.	33,5 ± 39,9	
		Navicula spp.	26,1 ± 38,7	
diat	<10^3 µm^3	*Cyclotella* spp.	30,8 ± 32,9	
		Pseudonitzschia delicatissima	29,0 ± 35	
		Cylindrotheca closterium	14,3 ± 23,8	
		Chaetoceros spp.	12,5 ± 25,5	
		Thalassionema frauenfeldii	6,7 ± 16,5	
		Nitzschia spp.	3,1 ± 13,2	
		Skeletonema costatum	3,1 ± 10,8	
		Chaetoceros simplex	0,5 ± 3,3	

Les Dinophycées, quant à elles, ont présenté une rupture principale entre les cellules inférieures 10^4 µm^3 associées aux périodes 2005-2008 et supérieures à 10^4 µm^3 (2009-2013) (Tableau IV.5). Compte tenu du faible nombre d'unités taxonomiques appartenant aux groupes des autres flagellées, un groupe unique leur a été octroyé.

Tableau IV.5 : Espèces constituantes des groupes fonctionnels basés sur la classe de taille des Dinophycées et des autres flagellées, et contribution moyenne des différents groupes taxonomiques.

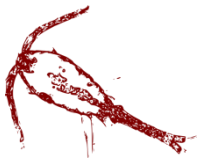
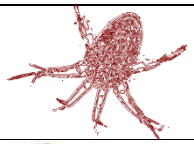
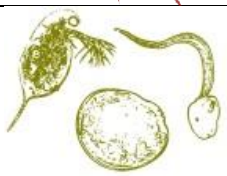
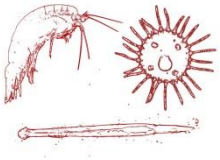
Groupe	Classe de taille	Groupes taxonomiques constituants	Contribution moyenne au groupe (%) ± l'écart type	Représentation
DINO	$>10^4$ µm^3	*Ceratium furca*	20,8 ± 22,8	
		Achradina spp.	18,3 ± 28,9	
		Prorocentrum arcuatum	14,7 ± 19,8	
		Prorocentrum micans	12,8 ± 20,3	
		Oxytoxum spp.	7,3 ± 15,3	
		Protoperidinium spp.	3,9 ± 12,9	
		Protoperidinium divergens	3,8 ± 10,8	
		Dinophysis acuminata	2,9 ± 11,4	
		Ceratium pentagonum	2,6 ± 8,7	
		Goniodoma spp.	2,4 ± 6,6	
		Protoperidinium pallidum	2,2 ± 11,4	
		Protoperidinium pellucidum	1,9 ± 7,4	
		Protoperidinium depressum	1,8 ± 7,2	
		Gonyaulax spinifera	1,8 ± 7,7	
		Protoperidinium oceanicum	1,4 ± 9,2	
		Gonyaulax spp.	1,4 ± 4,7	
dino	$<10^4$ µm^3	*Gymnodinium* spp.	73,9 ±27,2	
		Scripsiella spp.	12,7 ± 19,4	
		Ceratium fusus	7,2 ± 15,3	
		Alexandrium minutum	3,8 ± 10,1	
		Prorocentrum compressum	1,4 ± 5,9	
		Amphidinium spp.	0,8 ± 2,9	
		Prorocentrum gracile	0,1 ± 1,3	
flag	$<10^4$ µm^3	*Hillea fusiformis*	37,4 ± 36	
		Dictyocha spp.	23,9 ± 31,3	
		Nanoflagellates spp.	21,7 ± 30,3	
		Chlorella spp.	16,9 ± 27,3	

Constitution des groupes fonctionnels zooplanctoniques

La réponse des organismes zooplanctoniques a été abordée en reprenant les regroupements fonctionnels hérités des Types Fonctionnels du Plancton « PFT, Plankton Functionnal Types » (Thingstad *et al.*, 2006 ; Hofmann, 2010) impliqués dans la description de l'influence du zooplancton sur les processus biogéochimiques (Hoods *et al*., 2006), puis comme descripteur des successions annuelles planctoniques. (Romagnan *et al.*, 2015). Les espèces et groupes taxonomiques zooplanctoniques ont ainsi été regroupés au sein de quatre groupes caractérisés par des traits trophiques différents (Tableau IV.6) :

- Le premier groupe, regroupant une majorité de groupes taxonomiques, ont ainsi constitué celui des **copépodes**. Il est caractérisé par un large spectre de proies et par un large panel de comportement de prédation (Lampitt & Gamble, 1982 ; Benedetti *et al.*, 2015), et représente un rôle clé dans le transfert d'énergie à destination des niveaux trophiques supérieurs (Turner, 2004).
- Le second groupe a été caractérisé par le groupe des **nauplii de copépodes**. Ce groupe est numériquement l'un des plus importants en rade de Toulon. Il est, par ailleurs considéré comme particulièrement important sur le contrôle des communautés nano-phytoplanctoniques. (Böttjer *et al*., 2010). De plus, il a été montré que les nauplii, et notamment de calanoïdes, constituraient des proies d'intérêts pour les copépodes adultes du genre *Oithona* spp. (Lampitt & Gamble, 1982).
- Le troisième groupe, a regroupé les **appendiculaires**, les **cladocères** et les **bivalves**. Il caractérise **les organismes filtreurs**, d'une nature préférentiellement herbivores.
- Un quatrième groupe représente les organismes **ciliés-tintinnidés**. Ce groupe appartenant au micro-zooplancton possède comme caractéristique d'être une proie privilégiée des copépodes (Berk *et al.*, 1977 ; Hartmann *et al.*, 1993). Il a été constitué à partir du groupe des tintinnidés.
- Enfin, un cinquième groupe, regroupant les **hydroméduses**, les **chaetognathes** a défini **les prédateurs**. Ces organismes sont définis comme étant de farouches prédateurs de copépodes et d'autres protistes. Bien que présentant un régime principalement omnivore/détritivore, certaines études ont souligné une prédation effective d'espèces d'amphipodes sur les copépodes (Fortier *et al*., 2001). A ce titre, les **amphipodes** ont été également associés à ce groupe.

Tableau IV.6 : Espèces et groupes d'espèces constituant les groupes fonctionnels zooplanctoniques et contribution moyenne de ces derniers.

Nom du groupe	Groupes taxonomiques constituants	Contribution moyenne au groupe (%) ± l'écart type	Représentation
Copépodes	*Oithona nana*	23,62 ± 23,1	
	Calanoides	23,04 ± 14,88	
	Oithona spp.	14,22 ± 11,41	
	Oithona similis	9,67 ± 11,45	
	Paracalanus spp.	7,69 ± 9,82	
	Acartia spp.	6,96 ± 9,6	
	Oncaea spp.	4,69 ± 8,72	
	Microsetella spp.	3,41 ± 4,84	
	Centropages spp.	2,02 ± 5,48	
	Clausocalanus spp.	1,9 ± 2,75	
	Euterpina acutifrons	1,48 ± 2,3	
	Corycaeus spp.	0,59 ± 1,2	
	Temora stylifera	0,28 ± 1,71	
	Calocalanus spp.	0,19 ± 0,67	
	Harpacticoida spp.	0,16 ± 1,03	
	Autres copépodes	0,04 ± 0,29	
	Sapphirina spp.	0,03 ± 0,21	
Nauplii	Nauplii	100	
Filtreurs	Appendiculaires	61,2 ± 32,6	
	Bivalves	25,8 ± 28,9	
	Evadne spp.	12,2 ± 24,1	
	Podon spp.	0,8 ± 3,27	
Ciliés Tintinnidés	Tintinnides	100	
Prédateurs	Hydroméduses	65,9 ± 44,4	
	Amphipodes	19,3 ± 36,6	
	Chaetognathes	14,8 ± 31,6	

Mise en évidence des relations trophiques

L'exploration de la réponse zooplanctonique aux modifications des communautés fonctionnelles phytoplanctoniques observées dans la première partie de ce chapitre, a été réalisée en utilisant une analyse canonique des redondances (RedonDancy Analysis, RDA).

Cette méthode est utilisée pour résumer les variations d'un groupe de variables réponses X (abondances des groupes fonctionnels zooplanctoniques), à partir d'un ensemble de variables dites explicatives Y (abondances des groupes fonctionnels phytoplanctoniques). La RDA va étudier cette relation linéaire entre les deux ensembles de variables (réponses et explicatives) à travers une étape de régressions multiples et en appliquant une Analyse en Composante Principale (ACP) à la nouvelle matrice ainsi formée, nommée *Yfit*.

L'évaluation de la relation entre les deux groupes de variables a été réalisée à travers la représentation graphique (triplot), dont l'angle formé par les différents vecteurs est une approximation de la corrélation entre les variables.

Une transformation de *Hellinger* a été appliquée aux deux matrices de données (variables réponses et explicatives), dans le but de limiter l'asymétrie entre les différentes variables. (Legendre & Gallager, 2001) :

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}}$$

Avec y_{ij} va correspondre à la valeur d'abondance de l'espèce j dans l'échantillon$i$. Et $i+$ représente la somme des valeurs de l'abondance des espèces au sein de i.

Dans le but de relier la dynamique des communautés avec l'étude précédente portant sur la variabilité des mélanges hivernaux (**chapitre III**) et également pour palier la présence d'un nombre important de valeurs manquantes durant les étés et automnes 2009-2010 et 2011, l'étude s'est concentrée sur la réponse printanière des différentes communautés considérées. Ainsi cette période printanière a été définie comme précédemment, entre février et mai, en rapport avec les résultats émanant du **chapitre III** et correspondant au timing d'apparition du bloom printanier phytoplanctonique classiquement retrouvé en Méditerranée nord-occidentale (Siokou-Frangou *et al.*, 2010).

Résultats

Les groupes fonctionnels phytoplanctoniques

Les diatomées représentées par les groupes des petites diatomées et des grandes diatomées coloniales et solitaires (**diat**, **DIATc** et **DIATs**) ont été, en moyenne, dominantes sur l'ensemble des printemps de la période 2005-2013, excepté au cours des printemps 2012-2013 (Figure IV.13).

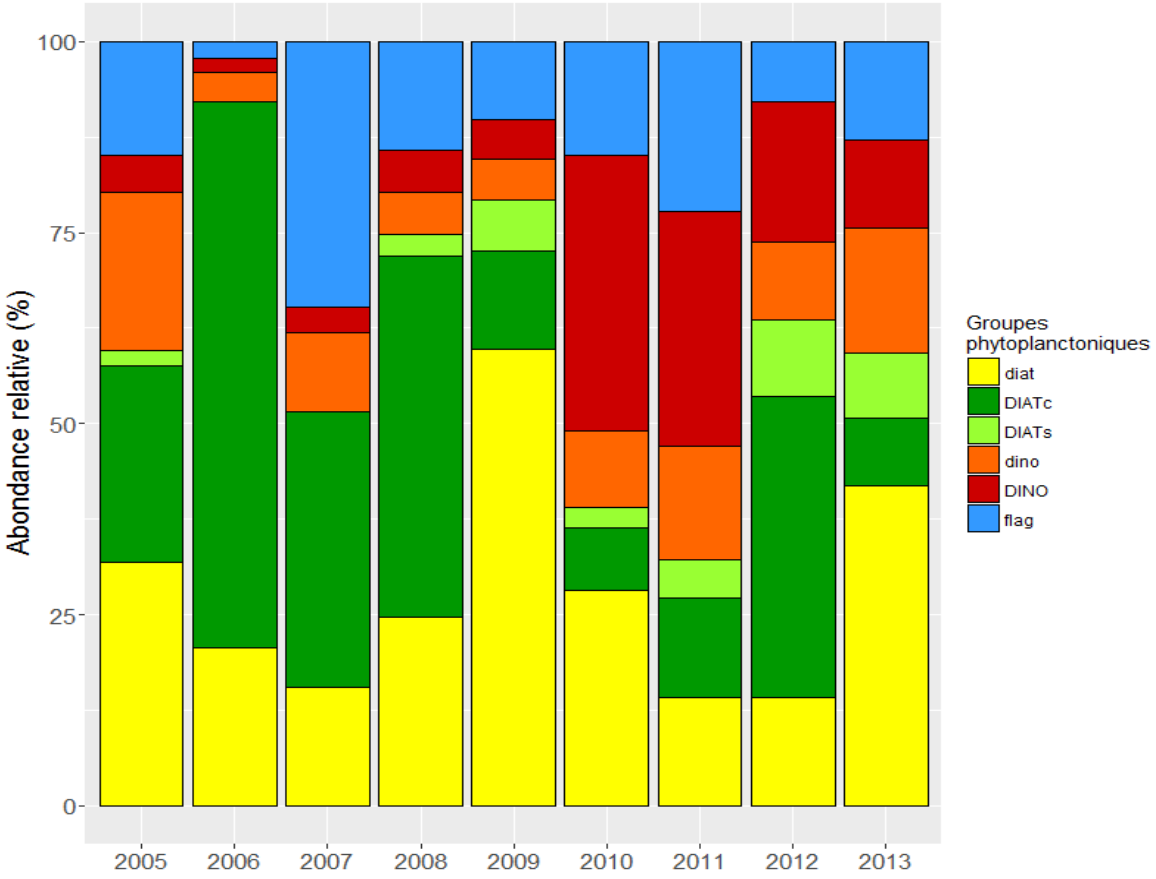


Figure IV.13 : Abondances relatives moyennes (%) des groupes fonctionnels phytoplanctoniques des printemps de la période 2005-2013.

Le groupe des grosses diatomées coloniales (**DIATc** :>10^3 µm^3) a dominé en moyenne l'abondance totale durant les printemps 2006 (71,5 %), 2007 (36,2 %), 2008 (47,1%) et 2012 (39,4%). Ses abondances moyennes ont affiché une grande amplitude, avec des minima de 82,1± 58 et 138,6± 213,9 cell.l^{-1} durant le printemps 2010 et 2011 (8,1 et 13 % de l'abondance moyenne totale) et des maxima de 14.10^3 ± 12.10^3 et 7.10^3 ± 13.10^3 cell.l^{-1} retrouvés en 2006 et 2007 (Figure IV.14).

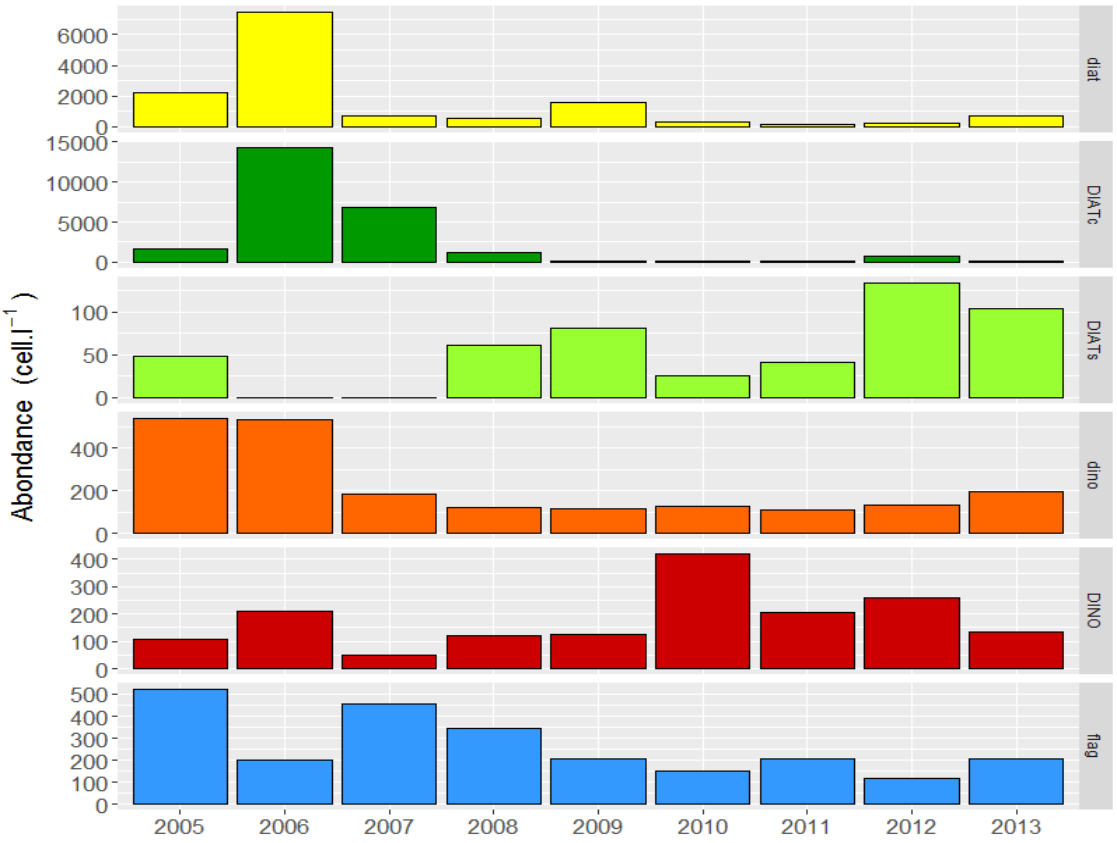


Figure IV.14: Abondances moyennes (cell.l^{-1}) des groupes fonctionnels phytoplanctoniques des printemps de la période 2005-2013.

De la même manière, le groupe des petites diatomées (**diat**) (<10^3 µm^3) semble suivre une tendance proche de celle présentée par le groupe précédent, en exposant ses abondances moyennes les plus importantes durant les printemps 2006 ($7{,}5.10^3 \pm 12.10^3$ cell.l^{-1}). Cependant une importante différence entre les deux groupes a été retrouvée au cours du printemps 2007 au cours duquel les abondances des petites diatomées ont été relativement faibles ($7{,}3.10^2 \pm 1{,}1.10^3$ cell.l^{-1}), au même titre que son abondance relative moyenne qui figure parmi les plus faibles de la période 2005-2013 (15,4%). Au contraire, les petites diatomées ont dominé la composition phytoplanctonique au cours des printemps 2005 (31,2%), 2009 (59,8%) et 2013 (41,8%) ($2{,}1.10^3 \pm 2{,}8.10^3$, $1{,}5.10^3 \pm 1{,}4.10^3$ et 681 ± 578 cell.l^{-1}, respectivement). A l'instar des grandes diatomées, leurs abondances moyennes les plus faibles ont été retrouvées au cours des printemps 2010 et 2011 (230 et 104 cell.l^{-1}, respectivement), mais également en 2012 (200 cell.l^{-1}).

Enfin le groupe des grosses diatomées solitaires (**DIATs**), a représenté le groupe le plus minoritaire. (~4% en moyenne). Aussi, une absence de ce groupe est visible au cours des printemps 2006 et 2007. A l'inverse, les printemps 2012 et 2013 ont été définis par des abondances les plus importantes (134 ± 87,7 et 104 ± 38,3 cell.l^{-1}, respectivement).

Le groupe des petites Dinophycées (**dino**) a décrit une dynamique interannuelle jusque-là inédite, en présentant ses maxima d'abondances moyennes au cours des printemps 2005 et 2006 (540 ± 198,8 et 530 ± 614,7 cell.l^{-1}). Ce premier groupement d'années a contrasté avec l'ensemble des printemps suivants, chez lesquelles les abondances moyennes, beaucoup plus faibles, oscillent entre 128 ± 149 cell.l^{-1} (2010) et 195 ± 83 cell.l^{-1} (2013).

Les grandes Dinophycées (**DINO**) (>10^4µm^3) ont présenté pour leur part le maximum de leurs abondances moyennes au cours du printemps 2010 (420 ± 396 ind.l^{-1}), devenant même le principal contributeur à l'abondance totale phytoplanctonique (~36%) (Figure IV.13). D'importantes abondances ont également été retrouvées en 2012, 2006 et 2011 (257 ± 66, 211 ± 159 et 204 ± 157 cell.l^{-1}, respectivement). Les valeurs les plus faibles ont, quant à elles, été identifiées au cours des printemps 2007 (47 ± 81 cell.l^{-1} en moyenne).

Excepté pour le printemps 2006, le groupe des autres flagellés (**flag**) a affiché ses abondances moyennes les plus importantes au cours des printemps 2005, 2008 et 2007 (523 ± 195, 342 ± 167 et 456 ± 495 cell.l^{-1}). C'est également au cours de ce dernier que sa représentation a été maximale (34,8% en moyenne). Au cours des autres printemps leurs abondances moyennes printanières ont varié entre 207 ± 295 cell.l^{-1} pour 2009 et 119 ± 46 cell.l^{-1} en 2012.

Les groupes fonctionnels zooplanctoniques

Les **copépodes** ont représenté le groupe majoritaire avec une abondance relative oscillant entre 39% (2006) et 75,7% (2008) (Figure IV.15). Leurs abondances printanières moyennes les plus faibles ont été retrouvées en 2005, 2009 et 2013 ($3{,}9.10^3 \pm 1{,}3.10^3$, $5.10^3 \pm 1{,}8.10^3$ et $3{,}8.10^3 \pm 6{,}2.10^2$ ind.m^{-3}) et s'opposent aux printemps 2007, 2012 et 2010 caractérisant les maxima ($1{,}2.10^4 \pm 5{,}2.10^3$; $1{,}3.10^4 \pm 8{,}7.10^3$ et $2{,}2.10^4 \pm 7{,}7.10^3$ ind.m^{-3}).

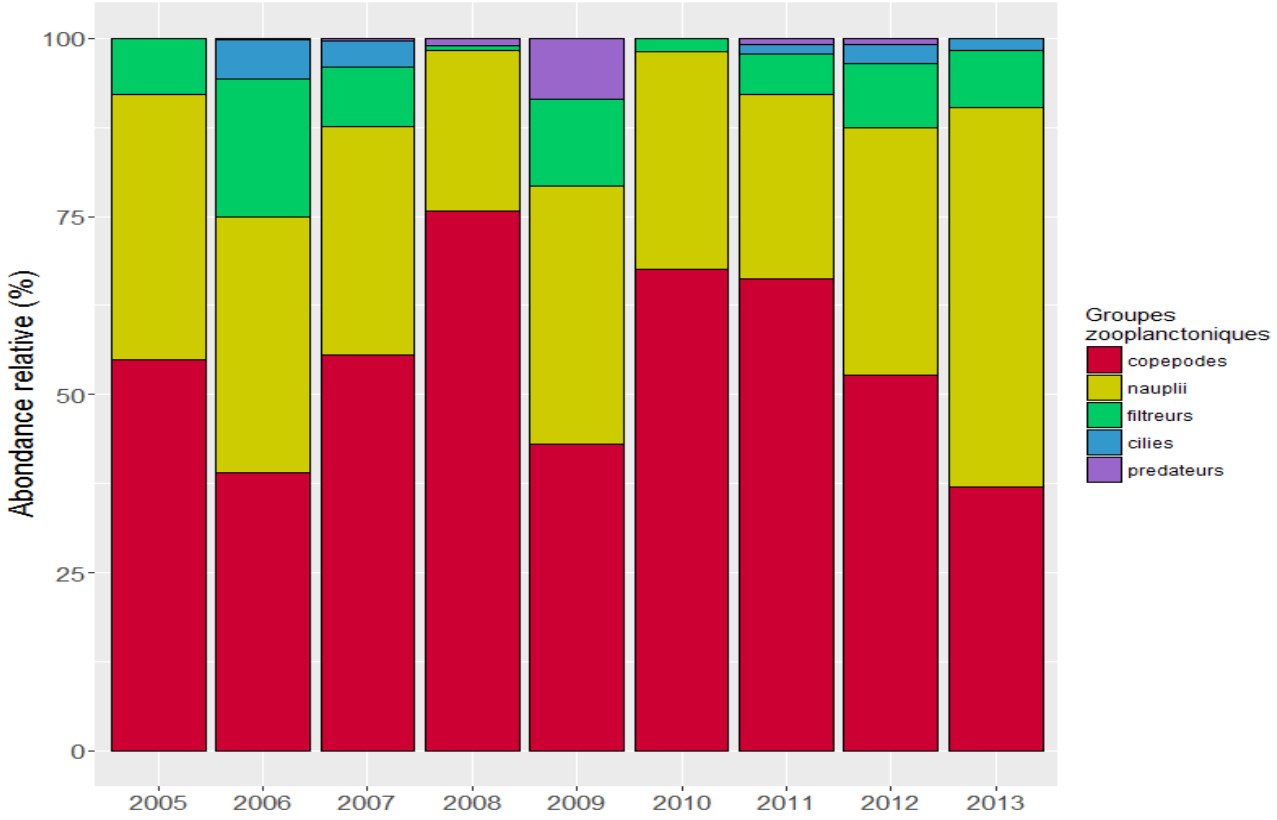


Figure IV.15 : Abondances relatives moyennes (%) des groupes trophiques zooplanctoniques au cours des printemps de la période 2005-2013.

Les **nauplii** ont caractérisé le second groupe le plus représenté au cours des printemps (~34,5% en moyenne). Ses abondances ont décrit une tendance proche de celles observées chez le groupe des **copépodes**, avec de maxima retrouvés au cours des printemps 2007 ($7{,}4.10^3 \pm 5.10^3$), 2009 ($4{,}3.10^3 \pm 1{,}8.10^4$ ind.m^{-3}) et 2012 ($8{,}5.10^3 \pm 6.6.10^3$ ind.m^{-3}). C'est durant le printemps 2013, que ce groupe est devenu le principal contributeur à l'abondance zooplanctonique totale (~53,2%).

Les **filtreurs** correspondent au troisième groupe le plus représenté avec toutefois une grande variété de représentation comprise entre 0,7% et 19,5% (au cours du printemps 2008 et 2006, respectivement). Ses abondances moyennes printanières oscillent entre 137,1 ± 190,1 ind.m^{-3} en 2008 et $2.10^3 \pm 1{,}8.10^3$ ind.m^{-3} en 2006. Outre ce maximum, les printemps 2007, 2009 et

2012 ont également présenté des valeurs d'abondances moyennes importantes ($1,7.10^3 \pm 883$; $1,4.10^3 \pm 1.10^3$ et $1,9.10^3 \pm 1,3.10^3$ ind.m^{-3}).

Le groupe des **ciliés tintinnidés** a présenté une occurrence sporadique, avec une absence d'individus durant les printemps 2005, 2008, 2009 et 2010 (Figure IV.16). Pour le reste des années considérées, les abondances les plus faibles ont été retrouvées durant les printemps 2011 et 2013 (183,3 ± 40,4 et 145,2 ± 182,6 ind.m^{-3}, respectivement) et les maxima en 2012, 2007 et 2006 ($690,8 \pm 1.10^3$; 693 ± 868 et 741,5 ± 861,5 ind.m^{-3}, respectivement).

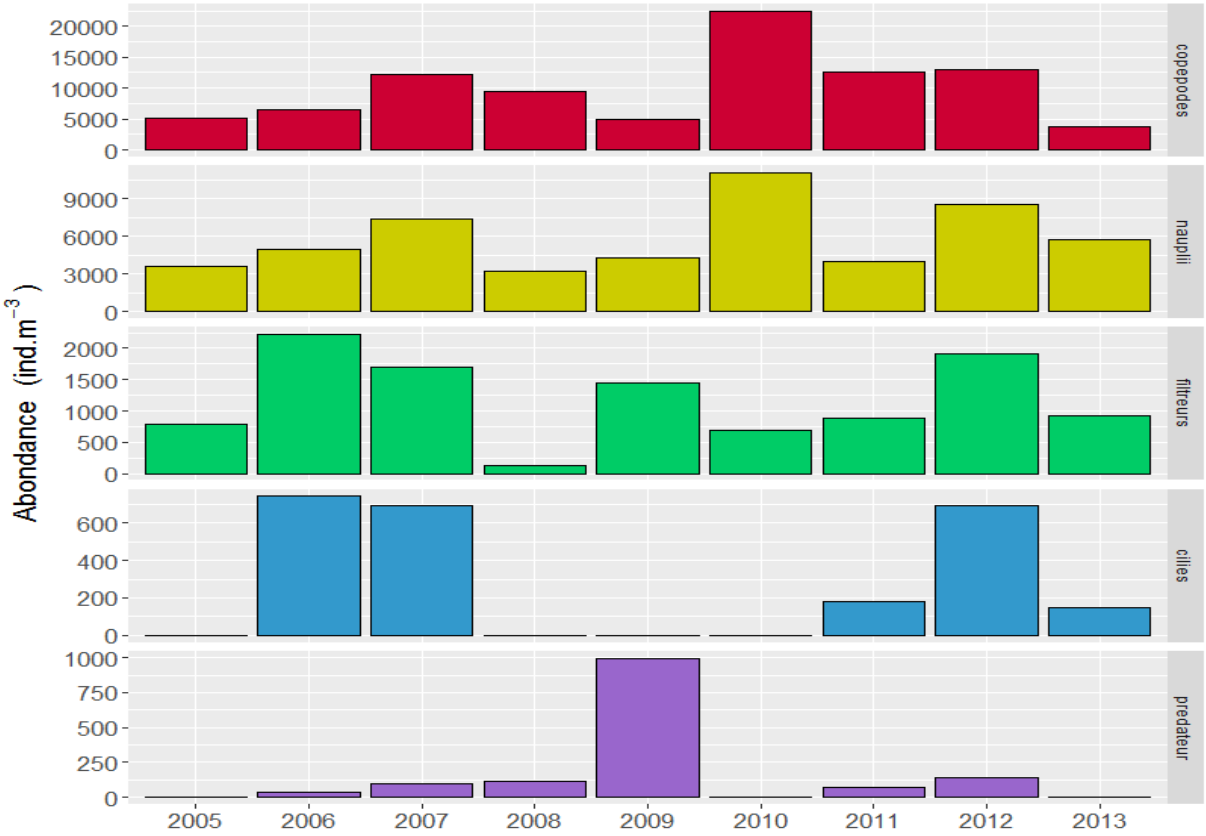


Figure IV.16 : Abondances moyennes (ind.m^{-3}) des groupes trophiques zooplanctoniques au cours des printemps de la période 2005-2013.

A l'instar du groupe des **ciliés tintinnidés**, celui des **prédateurs**, a présenté des absences au cours des printemps 2005, 2010 et également 2013. L'abondance moyenne présentée en 2009 correspond au maximum avec 996 ± 749 ind.m^{-3}, loin devant les printemps 2012, 2008 et 2007 (140,5 ± 182,7 ; 113 ± 85,1 et 94,8 ± 189,5 ind.m^{-3}). Enfin les printemps 2006 et 2011, ont affiché pour leur part des abondances également très faibles (39,5 ± 47,7 et 70,3 ± 121,8 ind.m^{-3}) (Figure IV.16).

Interaction des groupes phyto- et zooplanctoniques

En présence du groupe des **prédateurs**, la RDA a été jugé non significative, expliqué par sa part importante dans la variance des variables réponses. Son retrait *a posteriori*, a permis de valider la significativité du modèle global testé. Ainsi, la RDA après le retrait de ce groupe a permis d'expliquer environ 90 % de la variance des abondances moyenne des groupes zooplanctoniques par les groupes phytoplanctoniques. Par ailleurs, les deux premiers axes ont été significatifs (p-val<0.01) (Figure IV.17).

Le premier axe a présenté une franche opposition entre les **grosses diatomées solitaires** (DIATs) associé à celui des **autres flagellés** (flag) caractérisant les printemps 2008, 2005 et 2009 et le groupe des **grosses diatomées coloniales** (DIATc) caractérisant les printemps 2006, 2007 et 2012. Ainsi, excepté pour 2009, cet axe a caractérisé en premier lieu les années présentant une période de conditionnement relativement plus salée et moins pluvieuse. L'angle formé par les vecteurs des groupes des **filtreurs** (filt) et des **ciliés tintinnidés** (cil) avec celui des **diatomées coloniales** (DIATc) a la présence d'une corrélation forte, suggérant un intérêt trophique entre ces deux groupes de prédateurs avec celui des grosses diatomées coloniales.

Le second axe a été principalement défini par **les petites Dinophycées** (dino), les petites diatomées (diat) et les **autres flagellés** (flag), opposés aux groupes des **grosses Dinophycées** (DINO). Les groupes de **copépodes** (cop) et des **nauplii** (naup) ont exposé une association évidente avec celui des **grosses Dinophycées** (DINO) et par conséquent une corrélation négative avec les groupes caractérisant les petites cellules phytoplanctoniques (diat et dino). Ce second axe a caractérisé en premier lieu des situations ayant eu cours durant les printemps 2010, 2011 et 2013, printemps associés à d'importantes précipitations locales, associées à de relativement faibles salinités.

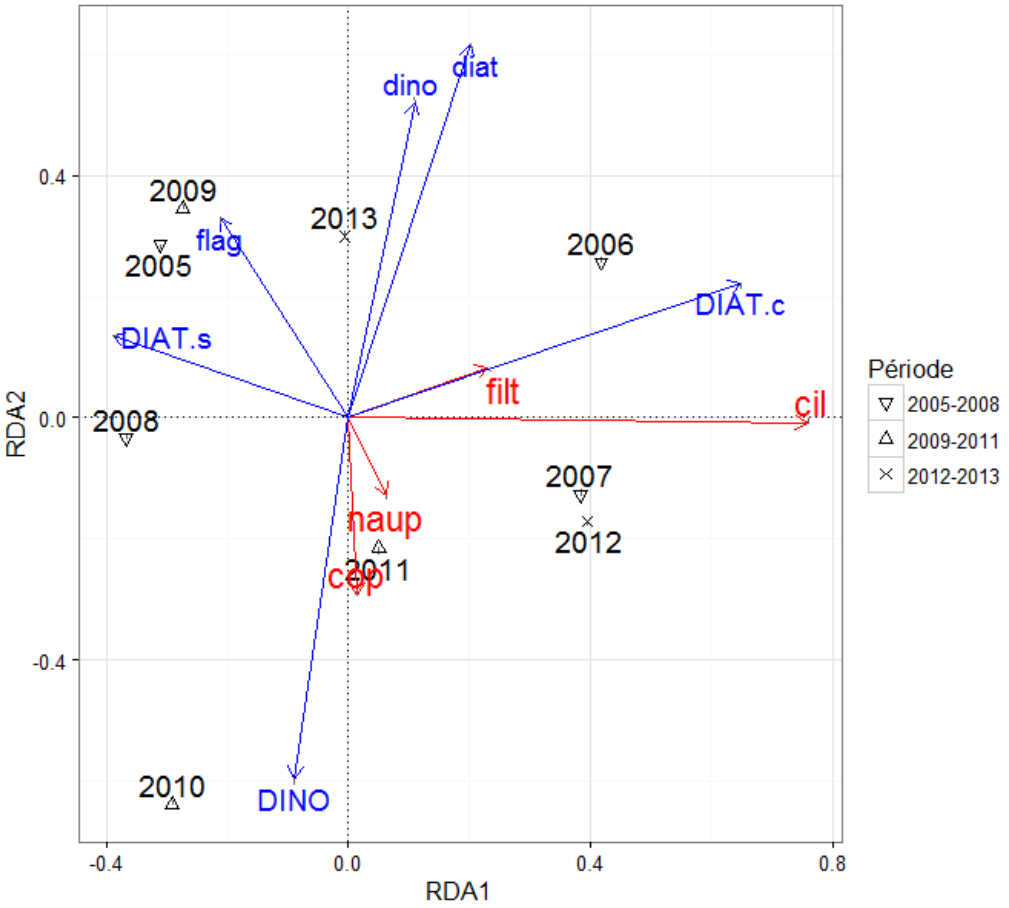


Figure IV.17 : Triplot de la RDA effectuée sur les abondances moyennes printanières (de février à mars) des groupes fonctionnels phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Les printemps ont été ordonnés sous la forme de points tandis que les variables réponses (rouge) et explicatives (bleu), ont été représentées sous la forme de vecteurs. Avec « **cop** » : groupe des **copépodes**, « **naup** » : groupe des **nauplii**, « **cil** » : groupe des **ciliés tintinnidés**, « **filt** » : groupe des **filtreurs**) pour les variables réponses et « **dino** » : Petites Dinophycées, « **DINO** » : Grandes Dinophycées , « **diat** » :Petites diatomées ; **« DIATc** » :Grandes diatomées coloniales, « **DIATs** » : Grande diatomées solitaires et « **flag** » : autres flagellés pour les variables explicatives.

Discussion

Interactions trophiques entre les différents groupes fonctionnels

Les résultats de la RDA portant sur la relation entre les groupes phyto- et zooplanctoniques a permis de distinguer deux contextes bien différenciés amenant à trois situations trophiques principales retrouvées au cours des printemps sur la période 2005-2013 (Figure IV.17).

Axe 1 : Situations rencontrées durant les années sèches.

Le premier axe, associé aux années les plus sèches, a dès lors discriminé deux motifs dans les associations trophiques entre le phytoplancton et le zooplancton.

Motif 1 : Grosses diatomées coloniales (DIATc), filtreurs (filt) et ciliés tintinnidés (cil).

Le premier axe a ainsi permis d'identifier une association positive entre le groupe des grosses diatomées coloniales (DIAT.c) et celui des organismes filtreurs représenté par les groupes des filtreurs (filt) et des ciliés tintinnidés (cil). Ce type d'association suggère fortement une affinité trophique de ces deux groupes zooplanctonique pour cette catégorie de proies : l'une des plus représentée au sein du micro-phytoplancton. Le compartiment micro-zooplanctonique dont fait partie les ciliés tintinnidés, se révèle être le principal consommateur du phytoplancton, expliqué par des taux de broutage plus importants que chez les copépodes (Calbet & Landry, 2004). De même les appendiculaires, principaux représentants du groupe des filtreurs, ont pu être opposés au groupe des copépodes pour leur capacité de broutage sur les classes de taille les plus petites (<500 μm^3) (Sommer, 2008). Ce motif a pu être associé en particulier avec le printemps 2006, suivant un évènement de mélange caractérisé d'extrême en Méditerranée nord-occidentale (Marty & Chiaverinni, 2002), soulignant l'association de ce motif avec des conditions de fortes disponibilités en nutriments.

Motif 2 : Grosse diatomées solitaire (DIATs) et autres flagellés (flag)

Ce premier axe a également opposé ce premier motif à celui formé par le groupe des grosses diatomées solitaires (DIATs), associé à celui des autres flagellés (flag). Cette opposition entre les communautés de diatomées, impliquées dans les floraisons printanières et les nano-flagellés a également été reportée au sein de plusieurs travaux. En Méditerranée nord-occidentale, l'augmentation et à fortiori la dominance des nano-flagellés, a pu être identifiée comme résultant d'une absence de bloom en Méditerranée nord-occidentale (Goffart *et al.*, 2002). De même, des expériences de fertilisation ont également permis d'identifier une dominance des flagellés au sein de milieux limités en silicates (Egge & Akness, 1992). Ce maintien des communautés de petits flagellés au sein de systèmes caractérisés par une limitation en nutriments inorganiques, en particulier vis-à-vis du phosphate, réside dans la mise en place d'une stratégie de prédation sur les communautés bactériennes (Nygaard & Tobiesen, 1993).

L'expérience a présenté de surcroît, une évolution vers une dominance des diatomées 5 jours après des ajouts de nutriments. En revanche, peu d'études font état de l'impact des nutriments sur l'augmentation des grosses diatomées non coloniales. Les résultats de Svensson *et al*., (2014) leur ont permis de suspecter l'influence de la température et de la disponibilité en lumière sur la dominance du caractère solitaire au sein des communautés de diatomées, tout en soulignant que les diatomées coloniales dominent au sein de milieu riche en nutriments associé à une importante disponibilité lumineuse. Nos résultats ont suggéré une corrélation négative entre les grosses diatomées coloniales et solitaires, en particulier marqué par l'absence de ces dernières durant les printemps 2006 et 2007, qui sont par ailleurs caractérisés par d'intenses blooms phytoplanctoniques. Ces résultats suggèrent une forte compétition entre les deux groupes d'organismes. Ainsi, tandis que les grosses diatomées solitaires sont de bien meilleures compétitrices dans le cadre de conditions riches en nutriments (Passy *et al*., 2007 ; Maranon, 2015), les grosses diatomées coloniales semblent révèler un comportement beaucoup plus opportuniste et demeurant davantage affectées par la compétition avec les diatomées coloniales lors de conditions mesotrophes. De plus, l'association entre les grosses diatomées solitaires avec les petits flagellés soutient l'hypothèse que ces dernières prolifèrent davantage dans de conditions limitées en nutriments. En ce sens, la corrélation négative entre ces deux groupes (grosses diatomées coloniales et solitaires) suggère donc une variation dans les apports en nutriments du milieu discriminant les printemps 2006, 2007 et 2012, caractérisé par une importante disponibilité en nutriments, des printemps 2005, 2008 et 2009, définis par une relative oligotrophie.

Axe 2 : Interactions trophiques lors des périodes pluvieuses

Motif 3 : Grosses Dinophycées (DINO), copépodes (Cop) et nauplii (Naup)

Le second axe a souligné une forte association entre le groupe des grosses Dinophycées (DINO) et les groupes des copépodes (cop) et des nauplii (naup). La proximité dans la dynamique des abondances, dépeinte par les copépodes adultes et les larves au cours des printemps 2005 à 2013 suggère un fonctionnement commun entre ces deux groupes. Aussi ce motif suggère une affinité trophique des copépodes (larves et adultes) envers les grosses Dinophycées (DINO). Le régime trophique des copépodes a depuis longtemps été reconnu comme particulièrement omnivore, et se nourrissant préférentiellement sur le micro-zooplancton (ciliés et Dinophycées) (Kleppel, 1993). Par ailleurs un broutage plus intense, sur les particules de grandes tailles, a été rapporté comme preuve d'une sélection de la taille des proies par ces derniers (Bartram, 1980). Les résultats font également état d'une absence de relation entre les grosse diatomées (DIAT) et les copépodes soutenant ainsi l'hypothèse de la stratégie d'évitement de ces derniers envers les diatomées (Irigoien *et al*., 2002) associée au paradoxe « diatomées-copépodes » (Ban *et al*., 1997). En ce sens, d'autres auteurs soulignent également la préférence trophique des petits copépodes, largement majoritaires au sein du groupe des « cop », envers les protistes hétérotrophes et mixotrophes en comparaison du phytoplancton autotrophe (Paffenhöffer, 1998 ; Graneli & Turner, 2002). Ces résultats sont également supportés par la mise en évidence d'une augmentation des stocks du copépode calanoïde *Calanus helgolandicus,* au sein d'un mésocosme dominé par les flagellés et du

microzooplancton, par rapport à celui présentant une dominance des diatomées (Nejstgaard *et al*., 2001). De même, Sommer *et al.* (2008) ont montré aux cours d'expériences en mésocosmes que les copépodes (calanoïdes marins et d'eaux douces) supprimaient les grandes classes de taille phytoplanctoniques (> 10^3 µm^3). Ce qui aurait pour effet, à travers une cascade trophique, d'augmenter les populations de petite taille, suggérant par conséquent une préférence trophique des copépodes pour les cellules de grandes tailles. Cependant, ce type de cascade trophique devrait résulter en une relation positive entre les communautés phytoplanctonique les plus petites (diat et dino) avec les groupes des copépodes, ce qui est l'inverse dans notre cas. Cette corrélation négative observée entre le petit phytoplancton (diat et dino) et l'association formée par les grosses Dinophycées et les copépodes, pourrait non pas être induite par le groupe des copépodes mais par celui des grosses Dinophycées. Dans ce cas, cette relation négative serait indicatrice du caractère hétérotrophe de ce groupe phytoplanctonique, se nourrissant principalement sur les communautés de petites diatomées et Dinophycées.

Ce motif a défini en premier lieux les printemps 2010 et 2011, caractérisés par des hivers particulièrement pluvieux et peu salés (**chapitre III**), ce qui confirmerait ainsi une augmentation de l'hétérotrophie au cours de cette période. Ces conditions ont également défini le printemps 2009 qui pourtant n'a été caractérisé que par de faibles densités en copépodes et en grosses Dinophycées. En revanche, ce printemps a été marqué par d'importantes abondances de la part du groupe des prédateurs zooplanctoniques constitué en moyenne à 65% par les hydroméduses et écarté de la RDA. Ces hydroméduses ont présenté une large gamme de proies dont les copépodes mais également les communautés de Dinophycées (Colin *et al.*, 2005 ; Regula *et al.*, 2009). Ainsi, la différence dans le motif affiché entre les printemps 2009 et 2010-2011 pourrait être la résultante d'un contrôle de type « top-down » de la part de ces prédateurs sur les communautés de copépodes, nauplii et de grosses Dinophycées. De même, la limitation de ces groupes pourrait par effet de cascade trophique, impacter positivement les communautés de petites diatomées.

Synthèse des interactions et fonctionnement supposés des printemps

Les deux axes de la RDA ont permis de caractériser deux situations mettant en exergue des préférences trophiques des communautés zooplanctoniques (Figure IV.18).

Ainsi, le premier axe a identifié d'une part le groupe des grosses diatomées coloniales comme principal proies des organismes filtreurs zooplanctoniques (groupes des filtreurs et des ciliés). D'autre part, il a permis d'identifier une dichotomie forte entre les communautés de grosses diatomées coloniales et celles des grosses diatomées solitaires associées à la communauté des petits flagellés. Cette opposition qui discrimine les années 2006, 2007 et 2012, des années 2005-2008 semble ainsi préciser une variation dans les conditions en nutriments durant les printemps au cours de la période 2005-2008.

A l'inverse, le second axe a permis d'identifier le groupe des grosses Dinophycées comme principal moteur du développement des copépodes (adulte et nauplii). Ce motif d'association a par ailleurs été opposé au groupe des petites diatomées et petites Dinophycées, suggérant un

effet de prédation. Les copépodes se nourrissant principalement sur les grandes classes de taille, cette corrélation négative pourrait refléter le caractère hétérotrophe des grosses Dinophycées.

Par ailleurs la discrimination de ces deux situations trophiques suggère un motif temporel en cohérence avec les anomalies de précipitations observées dans le **chapitre III**, traduisant une modification profonde du compartiment phytoplanctonique et se répercutant dans le compartiment zooplanctonique de la rade de Toulon, résultant d'un important conditionnement pluvieux.

Ainsi, le premier axe va correspondre à différentes situations retrouvées au cours de période sèche. Dans le cas d'un conditionnement faiblement pluvieux, la rade semble se comporter comme une région côtière de la région nord-ouest Méditerranéenne classique, principalement impactée par les apports en nutriments provenant de mélanges verticaux profonds, et d'autres upwellings côtiers locaux. Aussi, les évènements de mélanges les plus extrêmes (2006) vont conduire à une floraison très importante de grandes diatomées coloniales (ex : *Chaetoceros* spp., *Thalassionema* spp.), meilleures compétitrices dans des conditions non limitantes en nutriments. Ces floraisons vont supporter une augmentation des populations des organismes zooplanctoniques filtreurs herbivores tels que les appendiculaires, les bivalves ou les tintinnidés. A l'inverse, dans le cas d'une situation plus oligotrophe résultant d'une diminution supposée de l'intensité des mélanges verticaux, les communautés phytoplanctoniques vont observer une augmentation des grosses diatomées solitaires (ex : *Coscinodiscus* spp.). Cette population autotrophe sera accompagnée par celle des nano-flagellées hétérotrophes.

A l'inverse, dans le cas d'un hiver particulièrement pluvieux, la communauté phytoplanctonique va être dominée par de grosses Dinophycées hétérotrophes (ex : *Ceratium furca*), soulignant le basculement vers un système plus eutrophe, sans doute induit par les apports en matière organique provenant des eaux de ruissellement. Cette domination des organismes hétérotrophes va conduire à un contrôle des populations des petites cellules de Dinophycées (ex :*Gymnodinium spp.*) et de diatomées (*Pseudonitzschia delicatissima*). Une augmentation des prédateurs carnivores tels que les chaetognathes ou les hydroméduses (dont les causes n'ont pu être identifiées), pourrait induire une diminution des stocks de copépodes et protistes hétérotrophes et par effet de cascade trophique augmenterait celui des petites cellules phytoplanctoniques.

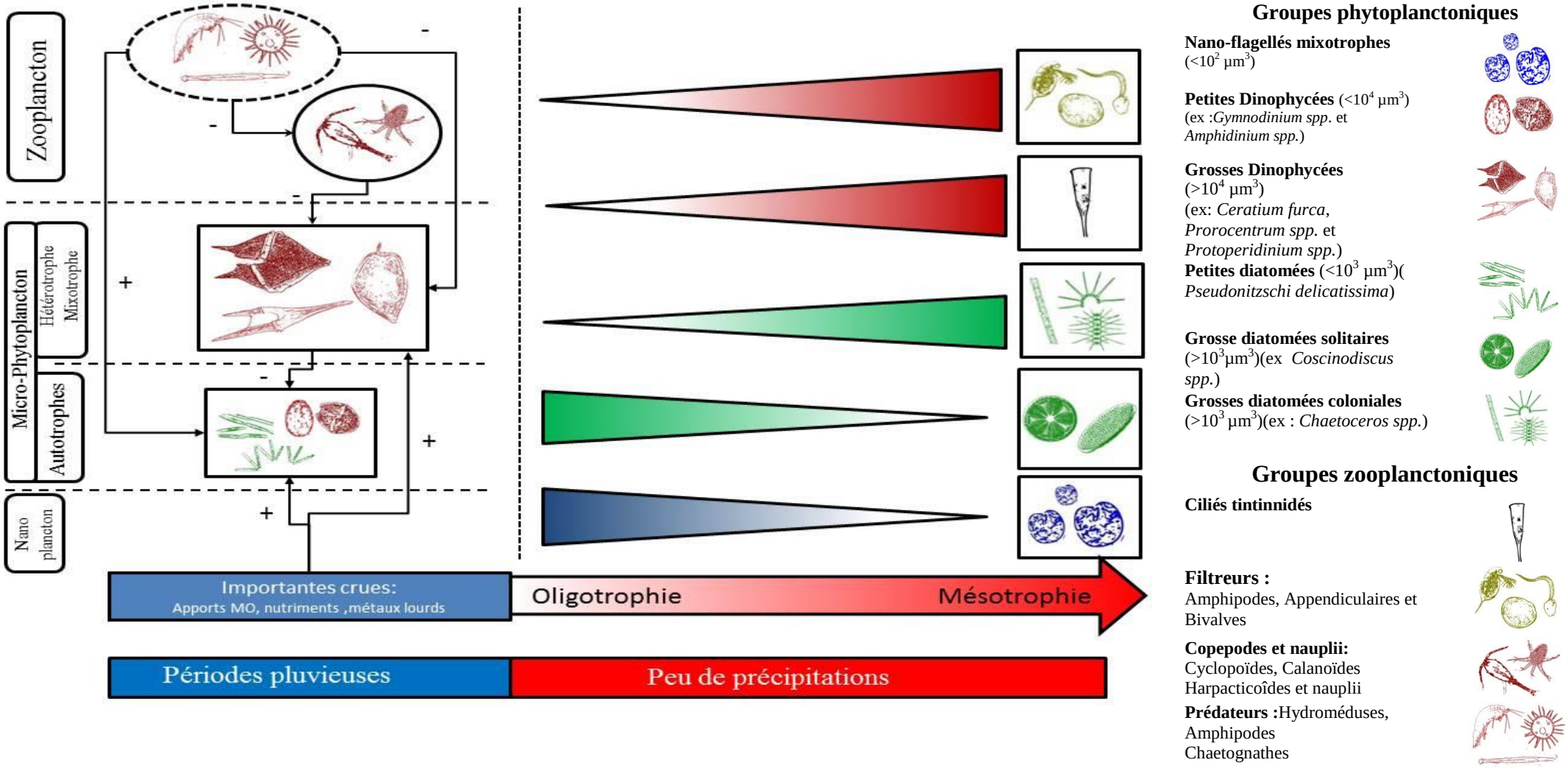


Figure IV.18 : Schéma récapitulatif de l'évolution des différents groupes fonctionnels phyto et zooplanctoniques retrouvés au cours des printemps 2005-2013 dépeignant deux types de situations principales. Dans le cas d'une situation pluvieuse, les symboles (+) et (-) sont respectivement indicateurs d'un effet positif et négatif sur les abondances du groupe désigné. En situation de faibles précipitations, la disponibilité en nutriments du système et l'évolution des abondances respectives des différents groupes ont été représentés par la schématisation d'un gradient de densité.

Références

Acevedo-Trejos, E., Brandt, G., Bruggeman, J., Merico, A., 2015. Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean. *Scientific Reports* 5, 8918. doi:10.1038/srep08918

Alves-de-Souza, C., Gonzalez, 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. doi:10.1093/plankt/fbn079

Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful Algal Blooms and Eutrophication:Nutrient Sources, Composition and Comsequences. *Estuaries* 25, 704–726.

Ban, S., Burns, C., Castel, J., Chaudron, Y., Christou, E., Escribano, R., Fonda Umani, S., Gasparini, S., Guerrero Ruiz, F., Hoffmeyer, M., Ianora, A., Kang, H.-K., Laabir, M., Lacoste, A., Miralto, A., Ning, X., Poulet, S., Rodriguez, V., Runge, J., Shi, J., Starr, M., Uye, S., Wang, Y., 1997. The paradox of diatom-copepod interactions. *Marine Ecology Progress Series* 157, 287–293.

Barnes, C., Irigoien, X., De Oliveira, J.A.A., Maxwell, D., Jennings, S., 2011. Predicting marine phytoplankton community size structure from empirical relationships with remotely sensed variables. *Journal of Plankton Research* 33, 13–24. doi:10.1093/plankt/fbq088

Barton, A.D., 2011. Trait-based approaches to marine microbial ecology. Massachusetts Institute of Technology. pp. 117.

Barton, A.D., Finkel, Z.V., Ward, B.A., Johns, D.G., Follows, M.J., 2013. On the roles of cell size and trophic strategy in North Atlantic diatom and dinoflagellate communities. *Limnology and Oceanography* 58, 254–266. doi:10.4319/lo.2013.58.1.0254

Bartram, W.C., 1981. Experimental development of a model for the feeding of neritic copepods on phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 3, 25–51.

Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.-D., 2015. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 0, 1-8.. doi:10.1093/plankt/fbv096

Berk, S.G., Brownlee, D.C., Heinle, D.R., Kling, H.J., Colwell, R.R., 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. *Microbial Ecology* 4, 27–40.

Böttjer, D., Morales, C.E., Bathmann, U., 2010. Trophic role of small cyclopoid copepod nauplii in the microbial food web: a case study in the coastal upwelling system off central Chile. *Marine Biology* 157, 689–705. doi:10.1007/s00227-009-1353-4

Brewin, R.J.W., Hardman-Mountford, N.J., Lavender, S.J., Raitsos, D.E., Hirata, T., Uitz, J., Devred, E., Bricaud, A., Ciotti, A., Gentili, B., 2011. An intercomparison of bio-optical techniques for detecting dominant phytoplankton size class from satellite remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 115, 325–339. doi:10.1016/j.rse.2010.09.004

Bužančić, M., Ninčević Gladan, Ž., Marasović, I., Kušpilić, G., Grbec, B., 2016. Eutrophication influence on phytoplankton community composition in three bays on the eastern Adriatic coast. *Oceanologia*. doi:10.1016/j.oceano.2016.05.003

Calbet, A., 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. ICES Journal of Marine Science: *Journal du Conseil* 65, 325–331.

Calbet, A., Landry, M.R., 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology Oceanography* 49, 51–57.

Carlsson, P., Granéli, E., Segatto, A.., 1999. Cycling of biologically available nitrogen in riverine humic substances between marine bacteria, a heterotrophic nanoflagellate and a photosynthetic dinoflagellate.pdf. *Aquatic Micobial Ecology* 18, 23–36.

Colina, M., Calliari, D., Carballo, C., Kruk, C., 2016. A trait-based approach to summarize zooplankton–phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia* 767, 221–233. doi:10.1007/s10750-015-2503-y

De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecological Society of America* 12, 3566–3574.

De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119, 1674–1684. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x

Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Journal Monographs* 67, 345-366.

Dutkiewicz, S., Follows, M.J., Bragg, J.G., 2009. Modeling the coupling of ocean ecology and biogeochemistry: coupling of ecology and biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 23, 1-15. doi:10.1029/2008GB003405

Egge, J.K., Aksnes, D.L., 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. Marine ecology progress series. *Oldendorf* 83, 281–289.

Fagerberg, T., Carlsson, P., Lundgren, M., 2009. A large molecular size fraction of riverine high molecular weight dissolved organic matter (HMW DOM) stimulates growth of the harmful dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *Harmful Algae* 8, 823–831. doi:10.1016/j.hal.2009.02.002

Fernández de Puelles, M.L., Alemany, F., Jansá, J., 2007. Zooplankton time-series in the Balearic Sea (Western Mediterranean): Variability during the decade 1994–2003. *Progress in Oceanography* 74, 329–354. doi:10.1016/j.pocean.2007.04.009

Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, A., Rees, T.A.V., Raven, J.A., 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32, 119–137. doi:10.1093/plankt/fbp098

Flynn, K.J., Stoecker, D.K., Mitra, A., Raven, J.A., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Graneli, E., Burkholder, J.M., 2013. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35, 3–11. doi:10.1093/plankt/fbs062

Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S.W., 2007. Emergent Biogeography of Microbial Communities in a Model Ocean. *Science* 315, 1843–1846. doi:10.1126/science.1138544

Fortier, M., Fortier, L., Hattori, H., Saito, H., Legendre, L., 2001. Visual predators and the diel vertical migration of copepods under Arctic sea ice during the midnight sun. J. Plankton Res. 23, 1263–1278. doi:10.1093/plankt/23.11.1263.

Fouillaron, P., Claquin, P., L'Helguen, S., Huonnic, P., Martin-Jézéquel, V., Masson, A., Longphuirt, S.N., Pondaven, P., Thouzeau, G., Leynaert, A., 2007. Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: A mésocosm experiment in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351, 188–198. doi:10.1016/j.jembe.2007.06.009

Garrido, M., Koeck, B., Goffart, A., Collignon, A., Hecq, J.-H., Agostini, S., Marchand, B., Lejeune, P., Pasqualini, V., 2014. Contrasting Patterns of Phytoplankton Assemblages in Two Coastal Ecosystems in Relation to Environmental Factors (Corsica, NW Mediterranean Sea). *Diversity* 6, 296–322. doi:10.3390/d6020296

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.

Goldyn, R., Kowalczewska-Madura, K., 2007. Interactions between phytoplankton and zooplankton in the hypertrophic Swarzedzkie Lake in western Poland. *Journal of Plankton Research* 30, 33–42. doi:10.1093/plankt/fbm086

Granéli, E., Turner, J.T., 2002. Top-down regulation in ctenophore-copepodciliate-diatom-phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study. *Marine Ecology Progress Series* 239, 57-68.

Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26–30.

Hallegraeff, G.M., 2010. Ocean Climate change, phytoplankton community responses, and harmful algual blooms: a formidable predictive challenge. *Journal of Phycology* 46, 220–235. doi:10.1111/j.1529-8817.2010.00815.x

Hartmann, H.J., Taleb, H., Aleya, L., Lair, N., 1993. Predation on ciliates by the suspension-feeding calanoid copepod Acanthodiaptomus denticornis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1382–1393.

Head, E.J.H., Pepin, P., 2010. Monitoring changes in phytoplankton abundance and composition in the Northwest Atlantic: a comparison of results obtained by continuous plankton recorder sampling and colour satellite imagery. *Journal of Plankton Research* 32, 1649–1660. doi:10.1093/plankt/fbq120

Heisler, J., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Anderson, D.M., Cochlan, W., Dennison, W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A., Humphries, E., Lewitus, A., Magnien, R., Marshall, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., Suddleson, M., 2008. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae* 8, 3–13. doi:10.1016/j.hal.2008.08.006

Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollingher, U., Zohary, T., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of phycology* 35, 403–424.

Hodgkiss, I.J., Ho, K.C., 1997. Are changes in N:P ratios in coastal waters the key to increased red tide blooms? *Hydrobiologia* 352, 141–147.

Hofmann, E.E., 2010. Plankton functional group models – An assessment. *Progress in Oceanography* 84, 16–19. doi:10.1016/j.pocean.2009.09.002

Hood, R.R., Laws, E.A., Armstrong, R.A., Bates, N.R., Brown, C.W., Carlson, C.A., Chai, F., Doney, S.C., Falkowski, P.G., Feely, R.A., Friedrichs, M.A.M., Landry, M.R., Keith Moore, J., Nelson, D.M., Richardson, T.L., Salihoglu, B., Schartau, M., Toole, D.A., Wiggert, J.D., 2006. Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53, 459–512. doi:10.1016/j.dsr2.2006.01.025

Ignatiades, L., Psarra, S., Zervakis, V., Pagou, K., Souvermezoglou, E., Assimakopoulou, G., Gotsis-Skretas, O., 2002. Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Journal of Marine Systems* 36, 11–28.

Ignatiades, I., 2015. Redefinition of cell size classification of phytoplankton – a potential tool for improving the quality and assurance of data interpretation. *Mediterranean Marine Science* 17. 56–64.

Irigoien, X., Roger P. Harris, Hans M. Verheye, Joly, P., Runge, J., Starr, M., Pond, D., Campbell, R., Shreeve, R., Ward, P., Smith, A.H., Dam, H.G., Peterson, W., Tirelli, V., Koski, M., Smith, T., Harbour, D., Davidson, R., 2002. Copepod hatching success in marine ecosystems with high diatom concentrations. *Nature* 419, 387–389. doi:10.1038/nature01072

Jaanus, A., Toming, K., Hällfors, S., Kaljurand, K., Lips, I., 2009. Potential phytoplankton indicator species for monitoring Baltic coastal waters in the summer period. *Hydrobiologia* 629, 157–168. doi:10.1007/s10750-009-9768-y

Jansson, M., Persson, L., De Roos, A.M., Jones, R.I., Tranvik, L.J., 2007. Terrestrial carbon and intraspecific size-variation shape lake ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 316–322.

Jiménez, F., Rodriguez, J., Bautista, B., Rodríguez, V., 1987. Relations between chlorophyll, phytoplankton cell abundance and biovolume during a winter bloom in Mediterranean coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 105, 161–173.

Kleppel, G.S., 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series* 99, 183–183.

Kobayashi, F., Takahashi, K., 2002. Distribution of diatoms along the equatorial transect in the western and central Pacific during the 1999 La Niña conditions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 2801–2821.

Lassiter, A.M., Wilkerson, F.P., Dugdale, R.C., Hogue, V.E., 2006. Phytoplankton assemblages in the CoOP-WEST coastal upwelling area. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53, 3063–3077. doi:10.1016/j.dsr2.2006.07.013

Lampert, W., and Sommer, U., 2007. Limnoecology: The ecology of lakes and streams, 2nd ed. Ed. Oxford University Press. pp. 324.

Lampitt, R.S., Gamble, J.C., 1982. Diet and respiration of the small planktonic marine copepod *Oithona nana*. Marine. Biology. 66, 185–190. doi:10.1007/BF00397192

Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. doi:10.1007/s004420100716

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.

Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Ed. Elsevier Science. pp. 870.

Legrand, C., Graneli, E., Carlsson, P., 1998. Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate Heterocapsa triquetra. *Aquatic Microbial Ecology* 15, 65–75.

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. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01117.x

Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 615–639. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549

Loureiro, S., Jauzein, C., Garces, E., Collos, Y., Camp, J., Vaque, D., 2009. The significance of organic nutrients in the nutrition of *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae). *Journal of Plankton Research* 31, 399–410. doi:10.1093/plankt/fbn122

Marañón, E., 2015. Cell Size as a Key Determinant of Phytoplankton Metabolism and Community Structure. *Annual Review of Marine Science* 7, 241–264. doi:10.1146/annurev-marine-010814-015955

Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta* 1, 493–509.

Martiny, A.C., Vrugt, J.A., Lomas, M.W., 2014. Concentrations and ratios of particulate organic carbon, nitrogen, and phosphorus in the global ocean. *Scientific Data* 1, 140048. doi:10.1038/sdata.2014.48

Marty, J.-C., Chiavérini, J., 2002. Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 2017–2030.

Mazzocchi, M.G., Licandro, P., Dubroca, L., Di Capua, I., Saggiomo, V., 2011. Zooplankton associations in a Mediterranean long-term time-series. *Journal of Plankton Research* 33, 1163–1181. doi:10.1093/plankt/fbr017

Metaxatos, A., Ignatiades, L., 2011. Clearance rate in the venerid bivalve *Callista chione (L)* in response to endemic algal species and bacteria: effects of cell biovolume and body size.

Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 44, 305–320. doi:10.1080/10236244.2011.633768

Mitra, A., Davis, C., 2010. Defining the "to" in end-to-end models. *Progress in Oceanography* 84, 39–42. doi:10.1016/j.pocean.2009.09.004

Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., Do Chi, T., 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. Aquatic Conservation: *Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 469–482. doi:10.1002/aqc.769

Naselli-Flores, L., Padisák, J., Albay, M., 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia* 578, 157–161. doi:10.1007/s10750-006-2815-z

Nejstgaard, J.C., Hygum, B.H., Naustvoll, L.-J., 2001. Zooplankton growth, diet and reproductive success compared in simultaneous diatom-and flagellate-microzooplankton-dominated plankton blooms. *Marine Ecology Progress Series* 221, 77-91.

Nicolau, R., 2005. Caractérisation et quantification des transferts dus aux petites rivières côtieres mediterranéennes. Université de Toulon. pp. 198.

Nicolau, R., Galera-Cunha, A., Lucas, Y., 2006. Transfer of nutrients and labile metals from the continent to the sea by a small Mediterranean river. *Chemosphere* 63, 469–476. doi:10.1016/j.chemosphere.2005.08.025

Nygaard, K., Tobiesen, A., 1993. Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography* 38, 273–279.

Ochoa, N., Taylor, M.H., Purca, S., Ramos, E., 2010. Intra- and interannual variability of nearshore phytoplankton biovolume and community changes in the northern Humboldt Current system. *Journal of Plankton Research* 32, 843–855. doi:10.1093/plankt/fbq022

Officer, C.B., Ryther, J.H., 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 3, 83–91.

Padisák, J., Crossetti, L.O., Naselli-Flores, L., 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621, 1–19. doi:10.1007/s10750-008-9645-0

Paffenhöfer, G.-A., 1998. Heterotrophic protozoa and small metazoa: feeding rates and prey-consumer interactions. *Journal of Plankton Research* 20, 121–133.

Passy, S.I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86, 171–178. doi:10.1016/j.aquabot.2006.09.018

Peter, K.H., Sommer, U., 2012. Phytoplankton cell size: intra-and interspecific effects of warming and grazing. *PloS One* 7, e49632.

Pougnet, F., Schäfer, J., Dutruch, L., Garnier, C., Tessier, E., Dang, D.H., Lanceleur, L., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Blanc, G., 2014. Sources and historical record of tin and butyl-tin species in a

Mediterranean bay (Toulon Bay, France). *Environmental Science and Pollution Research* 21, 6640–6651. doi:10.1007/s11356-014-2576-6

Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater, The Sea. Ed. Hill MN. pp. 26-77.

Reynolds, C. S. (1996) Plant life of the pelagic. *Verhandlungen der InternationalenVereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*., 26, 97–113.

Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 417–428.

Reynolds, C.S., 2006. Ecology of phytoplankton. Ed. Cambridge University Press, Cambridge; New York. pp. 550.

Romagnan, J.-B., Legendre, L., Guidi, L., Jamet, J.-L., Jamet, D., Mousseau, L., Pedrotti, M.-L., Picheral, M., Gorsky, G., Sardet, C., Stemmann, L., 2015. Comprehensive Model of Annual Plankton Succession Based on the Whole-Plankton Time Series Approach. PLoS One 10, e0119219. doi:10.1371/journal.pone.0119219

Sahraoui, I., Bouchouicha, D., Hadj Mabrouk, H., Sakka Hlaili, A., 2013. Driving factors of the potentially toxic and harmful species of *Prorocentrum Ehrenberg* in a semi-enclosed Mediterranean lagoon (Tunisia, SW Mediterranean). *Mediterranean Marine Science* 14. doi:10.12681/mms.338

SCOR & IOC, 2001. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan. Ed. P. Glibert and G. Pitcher., Baltimore and Paris. 87 pp.

Silva, A., Palma, S., Oliveira, P.B., Moita, M.T., 2009. Composition and interannual variability of phytoplankton in a coastal upwelling region (Lisbon Bay, Portugal). *Journal of Sea Research* 62, 238–249. doi:10.1016/j.seares.2009.05.001

Sherr, E., Sherr, B., 2009. Capacity of herbivorous protists to control initiation and development of mass phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 57, 253–262. doi:10.3354/ame01358

Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M.G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543–1586. doi:10.5194/bg-7-1543-2010

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.

Smayda, T.J., Reynolds, C.S., 2003. Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research* 49, 95–106. doi:10.1016/S1385-1101(02)00219-8

Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W., Duncan, A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106, 433–471.

Sommer, U., 1994. Are marine diatoms favoured by high Si: N ratios? *Marine Ecology Progress Series* 115, 309–315.

Sommer, U., 2008. Trophic Cascades in Marine and Freshwater Plankton. *International Review of Hydrobiology* 93, 506–516. doi:10.1002/iroh.200711039

Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J.J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J.C., Mooij, W.M., van Donk, E., Winder, M., 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 429–448. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251

Spatharis, S., Tsirtsis, G., 2010. Ecological quality scales based on phytoplankton for the implementation of Water Framework Directive in the Eastern Mediterranean. *Ecological Indicators* 10, 840–847. doi:10.1016/j.ecolind.2010.01.005

Suikkanen, S., Pulina, S., Engström-Öst, J., Lehtiniemi, M., Lehtinen, S., Brutemark, A., 2013. Climate Change and Eutrophication Induced Shifts in Northern Summer Plankton Communities. *PLoS ONE* 8, e66475. doi:10.1371/journal.pone.0066475

Sun, J., 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25, 1331–1346. doi:10.1093/plankt/fbg096

Svensson, F., Norberg, J., Snoeijs, P., 2014. Diatom Cell Size, Coloniality and Motility: Trade-Offs between Temperature, Salinity and Nutrient Supply with Climate Change. *PLoS ONE* 9, e109993. doi:10.1371/journal.pone.0109993

Thingstad, T., Strand, E., Larsen, A., 2010. Stepwise building of plankton functional type (PFT) models: A feasible route to complex models? *Progress in Oceanography* 84, 6–15. doi:10.1016/j.pocean.2009.09.001

Vadrucci, M.R., Mazziotti, C., Fiocca, A., 2013. Cell biovolume and surface area in phytoplankton of Mediterranean transitional water ecosystems: methodological aspects. *Transitional Waters Bulletin* 7, 100–123.

Vandromme, P., Stemmann, L., Berline, L., Gasparini, S., Mousseau, L., Prejger, F., Passafiume, O., Guarini, J.M., Gorsky, G., 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.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Barton, A.D., Follows, M.J., 2011. Biophysical Aspects of Resource Acquisition and Competition in Algal Mixotrophs. *The American Naturalist* 178, 98–112. doi:10.1086/660284

Weber, T.S., Deutsch, C., 2010. Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature* 467, 550–554. doi:10.1038/nature09

Chapitre V Variabilité des communautés micro-phyto- et méso-zooplanctoniques en relation avec un gradient de pression anthropique

Partie I : évaluation de l'impact d'un degré différent de pression anthropique sur les communautés planctoniques

L'urbanisme grandissant des zones littorales implique d'importantes perturbations au milieu marin, tel que des apports en contaminants, l'enrichissement en nutriments pouvant conduire à des processus d'eutrophisation, ou encore des perturbations dues aux structures humaines construites (Höglander *et al*., 2013). Ces problèmes ont conduit à l'émergence de législations visant à améliorer la qualité du milieu marin. Il est ainsi possible de citer la « directive cadre eau » (Water Framework Directive) ou la « directive cadre stratégie pour le milieu marin, DCSMM » (Marine Strategy Framework Directive) dont les objectifs tendent à obtenir un « bon état écologique » des eaux d'ici à 2015 et 2020, respectivement. Ces directives ont conduit à la recherche d'indicateurs de pression anthropique (Garmendia *et al*., 2013).

De par leur sensibilité et leurs réponses rapides aux changements du milieu, les organismes planctoniques ont représenté un groupe d'intérêt pour la mise en place d'indicateurs. Par exemple, la construction de ports en Méditerranée, limitant la circulation des eaux a abouti à une augmentation de la communauté des Dinophycées (Vila *et al*., 2005 ; Bravo *et al* ., 2008). D'autres auteurs ont souligné une relation entre l'eutrophisation du milieu et des changements dans la structure des communautés phytoplanctoniques (Tsirtsis *et al*., 2008; Heisler *et al*., 2008 ;Spatharis and Tsirtsis, 2010). L'augmentation d'indicateurs basés en particulier sur le phytoplancton (Hoglander *et al*., 2013 ; Domingue *et al*. 2008) témoigne de l'intérêt croissant pour ce compartiment biologique. Cependant, leur nombre reste encore très insuffisant pour permettre de rendre compte de la complexité de situations rencontrées localement. (Garmendia *et al*., 2013). De telles investigations nécessitent l'usage de séries temporelles à long terme et présentant le détail de la composition des communautés. Ces deux critères définissent les meilleurs outils pour étudier la réponse des organismes face aux perturbations anthropiques (Beaugrand *et al*., 2003; Domingue *et al*. 2008). Le coût en temps et en moyen déployés pour détenir ce type d'outil peut expliquer leur nombre encore relativement restreint, en particulier en Méditerranée (Mazzochi *et al*., 2007). De plus, l'une des difficultés principales réside dans la capacité de distinguer les effets liés aux processus naturels de ceux liés à l'activité anthropique (Beaugrand & Goberville 2010 ; Garrido *et al*., 2014).

Les différentes études portant sur la rade de Toulon ont permis de rendre compte d'un différentiel de perturbations d'origine anthropique entre la LiB et la LaB, tels la concentration en polluants chimiques (Dang *et al*., 2014b ; Nicolau *et al*., 2006 ; Tessier *et al*., 2012), l'hydrodynamisme des sites (Pougnet *et al*., 2014 ; Dufresne *et al*., 2014) et les différences dans les apports en nutriments d'origine anthropique (Bogé *et al*., 2006 ; Rossi et Jamet, 2009).

Le but de cette étude est de déterminer la sensibilité des compartiments phyto- et zooplanctoniques comme indicateur de cette perturbation d'origine anthropique à travers l'investigation des différences des communautés micro-phyto- et méso-zooplanctoniques de la « LiB » (S_1) et de la « LaB » (S_2) sur la période 2005-2013.

Matériel et Méthodes

Comparaison de la diversité

L'indice de régularité de Piélou (*J'*) a été utilisé pour comparer les diversités de la LiB (S_1) et de la LaB (S_2) :

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{log2(S)}$$

Cet indice est une normalisation de l'indice de diversité de Shannon (***H'***) par division avec le nombre totale d'espèce (S)

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} f_i \, log_2 \, f_i$$

Où f_i est l'abondance relative de l'espèce i

Impact du site sur les communautés micro-phyto- et méso-zooplanctoniques

L'influence de la rade, des périodes délimitant les successions interannuelles chez le micro-phytoplancton (**chapitre IV**) ainsi que l'influence de 3 échelles temporelles (mois, saisons et années) et leurs interactions avec le site ont été analysées en utilisant la PERmutational Multivariate ANalysis Of VAriance (Analyse de la VAriance par Permutation) (Anderson 2001, 2005). La PERMANOVA est une méthode non-paramétrique basée sur une mesure de distance permettant de tester simultanément l'influence de plusieurs facteurs sur une variable réponse (les structures des communautés micro-phyto et méso-zooplanctoniques). Cette analyse a été réalisée à l'aide de la fonction « ***adonis*** **» (Package «vegan » version 2.3-5).**

Par ailleurs, la différence dans l'homogénéité de la composition entre les deux rades (études de la variance) a été testée à travers la procédure PERMDISP2 (Anderson 2006), en utilisant la fonction « ***betadisper*** **»** du package **«vegan »**. Cette technique va permettre d'établir la distance entre chaque objet et le barycentre de chacun des sites. Cette différence de distance a été testée *a posteriori* à travers une Analyse de la Variance (ANOVA), dans le but d'estimer si la composition d'une des deux rades est d'avantage variable que l'autre.

Pour ces deux techniques, la significativité du rejet de l'hypothèse nulle (H0) (estimation de la p-value) a été évaluée à travers une procédure de 10'000 permutations aléatoires. Ces méthodes ont été appliquées aux matrices de dissimilarité utilisant la distance de Bray-Curtis, qui est une métrique permettant d'estimer la proximité entre deux compositions d'espèces :

$$D_{jk} = 1 - \frac{2\ \sum_{i=1}^{S} \min(N_{ij}, N_{ik})}{\sum_{i=1}^{S} (N_{ij} + N_{ik})}$$

Avec N_{ij} et N_{ik} correspondent aux abondances de l'espèce i au sein des sites j et k, respectivement, et $\min(N_{ij}, N_{ik})$ représente la plus petite valeur de l'espèce retrouvée au sein des deux sites j et k.

La représentation des dissimilarités entre la « LiB » et la « LaB » a été réalisée en utilisant un positionnement multidimentionnel (MDS), méthode également connue sous l'appellation d'Analyse des Coordonnées Principales (PCoA). Cette méthode d'ordination, basée sur la matrice de distance entre les objets, permet de les projeter dans un espace en deux dimensions (maximisant la variance totale) sans déformer les distances. Dans le cas d'une bonne discrimination entre les rades, l'influence des abondances des groupes taxonomiques et des espèces sélectionnées sur les différences de composition entre les rades, a été étudiée en projetant les variables « espèces » sur le MDS. Un critère de qualité de l'ajustement de chaque variable projetée (« Goodness-of-fit statistique » : R^2) a été calculé en utilisant la fonction « ***envfit*** » (**Package « vegan »**) et sa significativité a été évaluée à travers le calcul d'une p-value basée sur 1000 permutations aléatoires.

Enfin dans le cas du micro-phytoplancton, les différences de densités et de proportions des groupes fonctionnels, basés sur la taille et la classe taxonomique des espèces dominantes (**chapitre IV**) ont été comparées (Tableau V.1).

Tableau V.1 : Tableau récapitulatif des groupes phytoplanctoniques fonctionnels et de leurs abréviations utilisées dans cette étude.

Abbréviation	Classe Taxonomique	Classe de Taille
DIAT	Diatomées	$>10^3$ µm^3
diat	Diatomées	$<10^3$ µm^3
DINO	Dinophycées	$>10^4$ µm^3
dino	Dinophycées	$<10^4$ µm^3
flag	Flagellés	$<10^4$ µm^3

Les résultats

Le phytoplancton

Les abondances phytoplanctoniques du site S_1 ont présenté au cours de la période 2005-2013 des abondances supérieures aux abondances du site S_2 sur quasiment l'ensemble de la période 2005-2013 (Figure V.1). Une corrélation significative a été identifiée entre les abondances phytoplanctoniques totale de S_1 et de S_2 sur la période 2005-2013 (r=0,69 ; p-val<0.01).

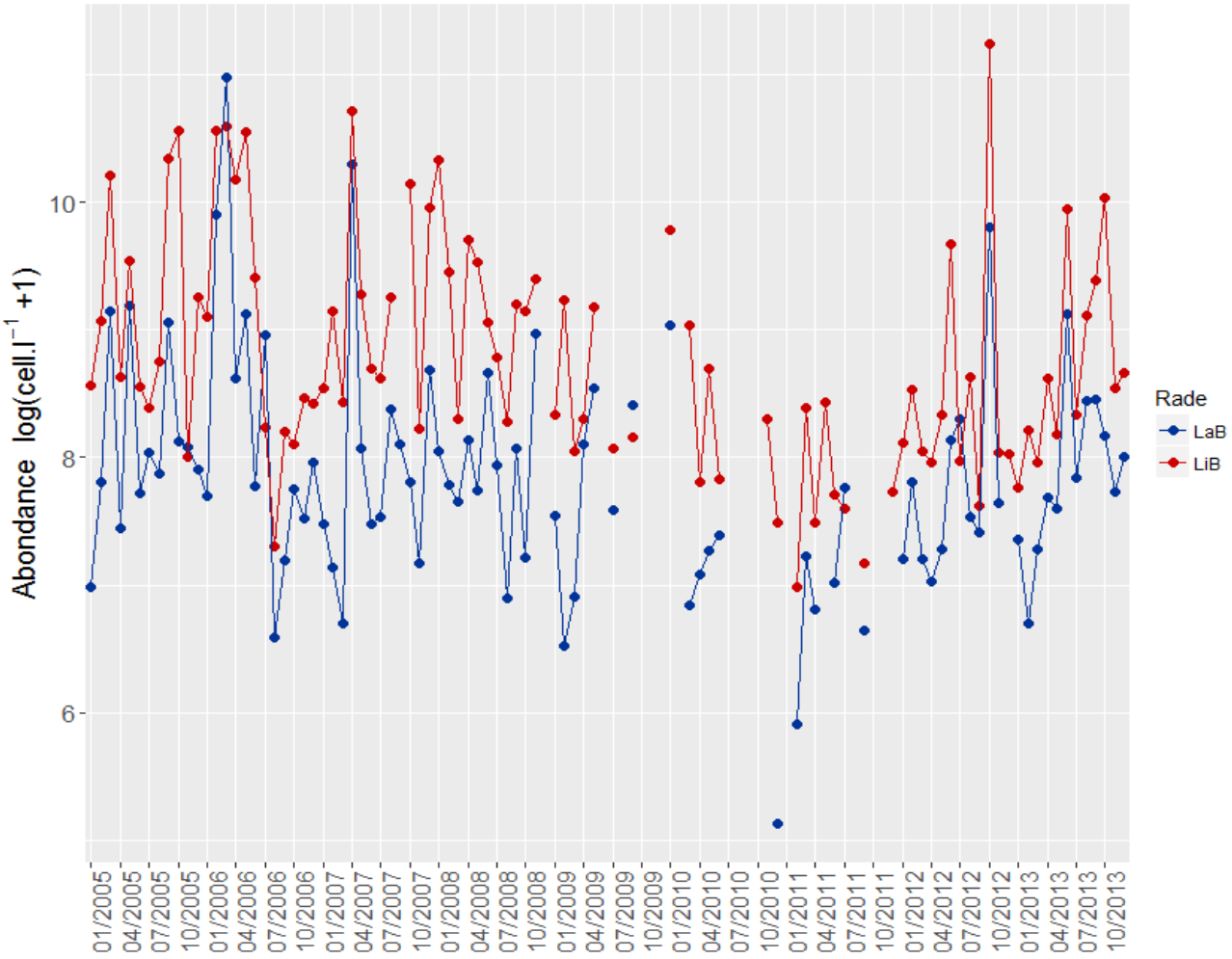


Figure V.1 : Séries temporelles mensuelles des abondances phytoplanctoniques (log(cell.l^{-1}+1)), de « S_1» (rouge) et « S_2 » (bleu) au cours de la période 2006-2013.

Les espèces différentes

Parmi les 316 et 238 espèces, composant les listes de base de S_2 et la S_1 respectivement, 224 espèces ont été communes aux deux rades. Ainsi, 92 espèces ont été retrouvées uniquement au sein de S_2 et 14 uniquement au sein de S_1. Ces espèces « exclusives », principalement

présentes au cours des hivers 2005, 2006-2007 et 2007-2008, n'ont contribué que de façon anecdotique à l'abondance totale dans les deux rades, avec en moyenne 1,76 et 0,9 %, de l'abondance phytoplanctonique totale, au sein de S_2 et la S_1, respectivement (Figure V.2).

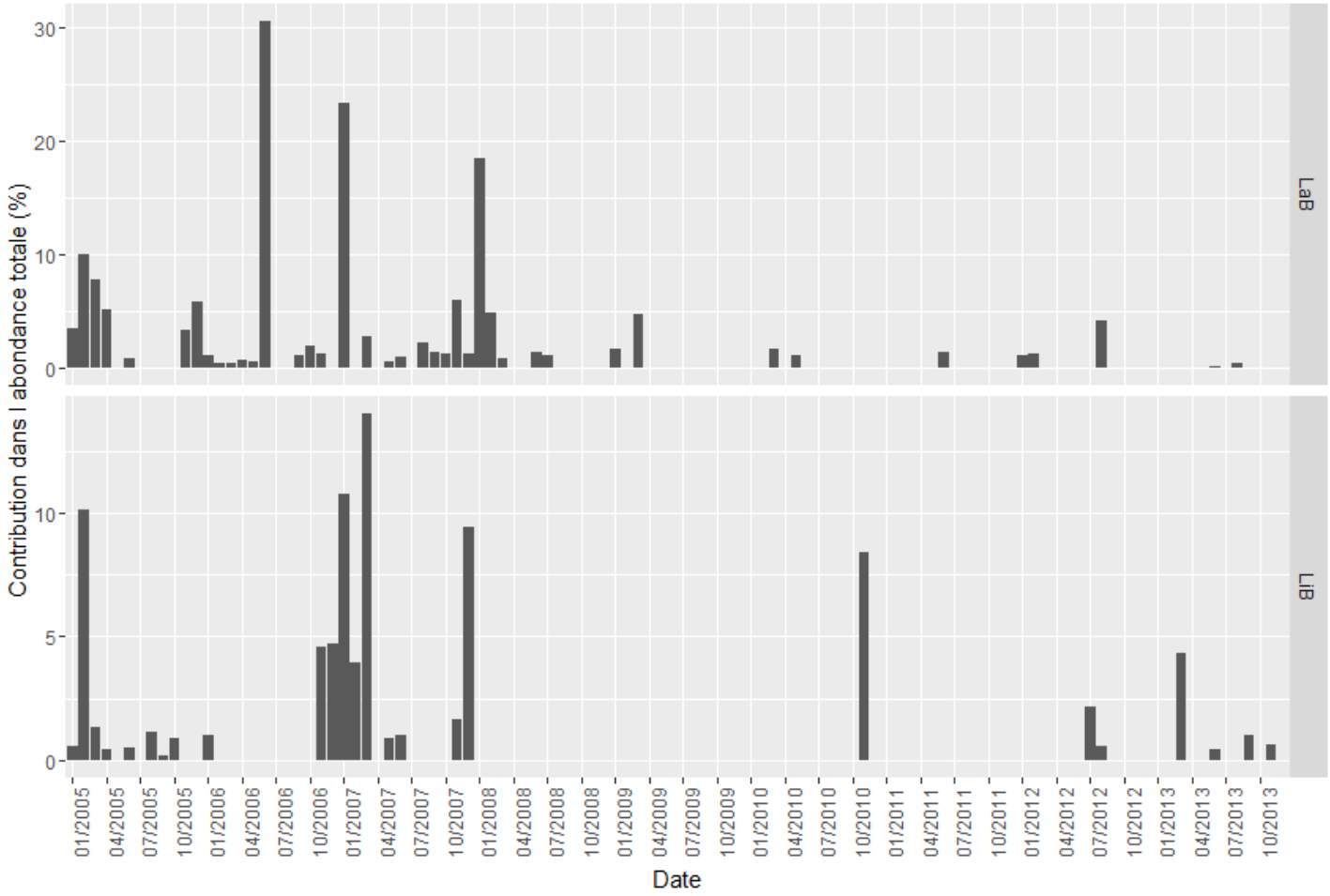


Figure V.2 : Contribution à l'abondance totale des espèces dites « exclusives » à la S_2 et la S_1.

Par ailleurs, l'influence limitée de ces espèces sur la diversité a été mise en exergue à travers l'absence de différence significative dans les distributions de l'indice de régularité de Pielou portant sur les communautés de S_2 (en moyenne 0,72 ± 0,15) et de S_1 (0,70 ± 0,17) (p-val>0.05) (Figure V.3).

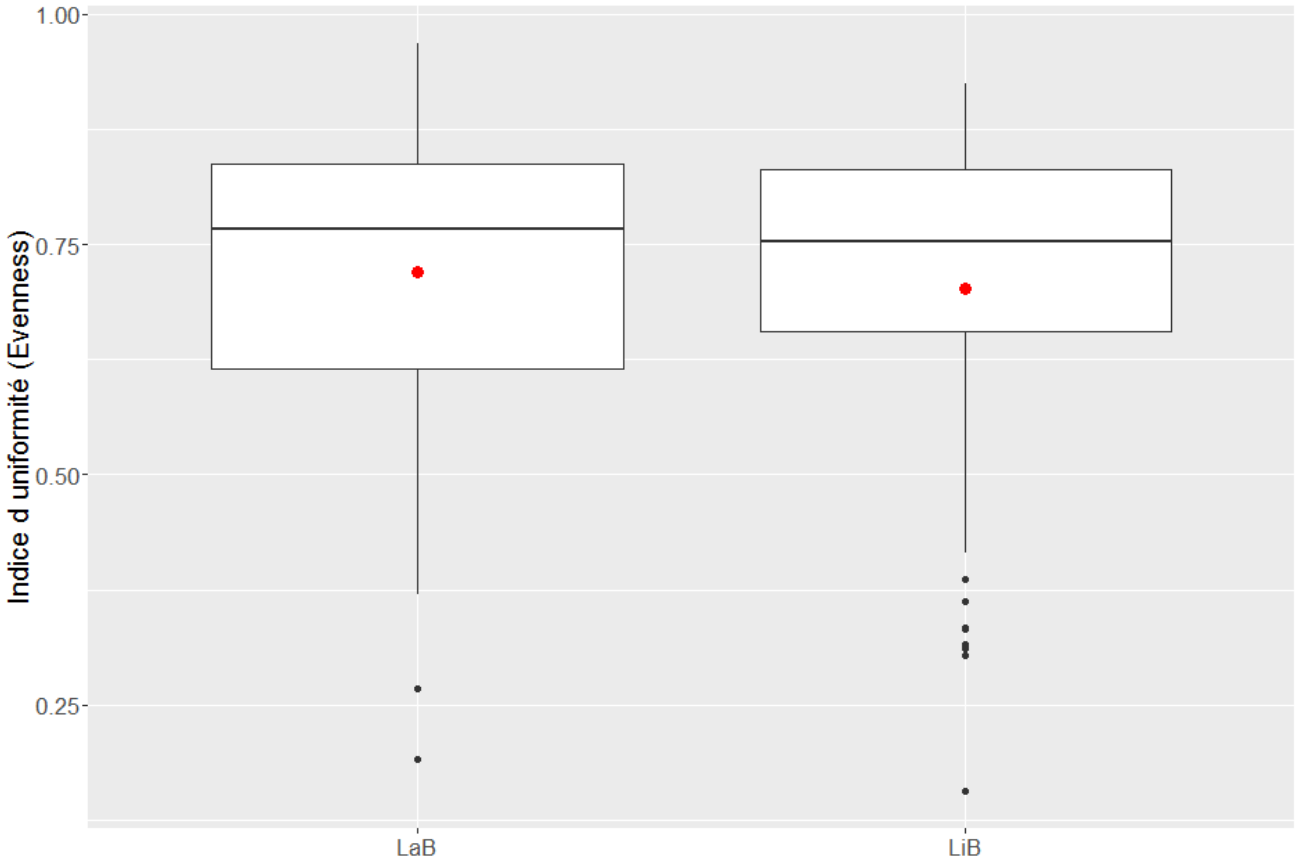


Figure V.3 : Boxplot des valeurs de l'indice de régularité de Pielou (Evenness) portant les valeurs d'abondance mensuelles des communautés phytoplanctoniques de S_2 et S_1, sur la période 2005-2013.

Impact du site sur les communautés micro-phytoplanctoniques

L'ensemble des facteurs observés et leurs interactions ont présenté un impact significatif sur la composition micro-phytoplanctonique (p-val<0.001), excepté l'interaction entre la rade et les années (« Rade :Années ») (p-val=0.37) (Tableau V.2). Cependant, l'effet du facteur « Rade » n'a permis d'expliquer qu'une proportion réduite de la variance totale (R^2=0.04), valeur inférieure à l'impact des changements interannuels environnementaux (« Période » : R^2=0.08), précisant ainsi des différences très faibles dans la composition entre les rades. De même les interactions entre le facteur « Rade » et les différents facteurs temporels (« Rades : Mois », « Rades : Période », « Rades : Saison ») n'ont que très faiblement impacté la composition micro-phytoplanctonique (R^2=0.02 pour chaque interaction). A l'inverse, l'interaction « Années : Mois », a représenté à lui seul 45 % de la variance dans la composition micro-phytoplanctonique.

Tableau V.2 : Résultats de l'analyse PERMANOVA sur la structure des communautés micro-phytoplanctoniques communes, utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis en relation avec l'influence de la rade : « Rade », des groupes d'années liées aux changements de communautés issue du chapitre IV : « Période », de trois échelles de temps différentes (« Années », « Mois », « Saisons »), et de leurs interactions. Avec df : degrés de liberté ; MS : moyenne de la somme des carrés ; Pseudo-F : valeurs de F issus de la procédure de permutation ; R^2 : Pourcentage de la variance expliqué et p-val : p-value obtenue pour 10'000 permutations.

	Df	MS	Pseudo-F	R^2	p-val
Rade	1	2.30	13.22	0.04	9.10^{-5}***
Période	2	2.53	14.54	0.08	9.10^{-5}***
Année	6	0.80	4.61	0.08	9.10^{-5}***
Saison	3	0.97	5.59	0.05	9.10^{-5}***
Mois	8	0.38	2.21	0.05	9.10^{-5}***
Rade : Période	2	0.47	2.71	0.02	9.10^{-5}***
Rade : Années	6	0.18	1.04	0.02	0.37
Rade : Saison	3	0.32	1.86	0.02	9.10^{-5}***
Années : Mois	73	0.38	2.20	0.45	9.10^{-5}***
Résidus	76	0.17		0.21	
Total	180			1	

Cette faible discrimination dans la composition des rades a été confirmée par l'absence de séparation claire entre les échantillons de S_1 et S_2 au sein de la PCoA, malgré la présence d'une petite différence observée aux niveaux des deux barycentres des résultats (« LaB » et « LiB ») (Figure V.4). Par ailleurs, la faible valeur de variance expliquée par le facteur « Rade », s'est illustrée par le faible pourcentage de variance expliquée par les deux premières dimensions (~20%).

Enfin, cette relative homogénéité dans la composition micro-phytoplanctonique entre les rades s'est poursuivie par l'absence de différence significative dans la variance de la composition micro-phytoplanctonique entre les rades identifiées par la procédure PERMDISP2 (p-val>0.05).

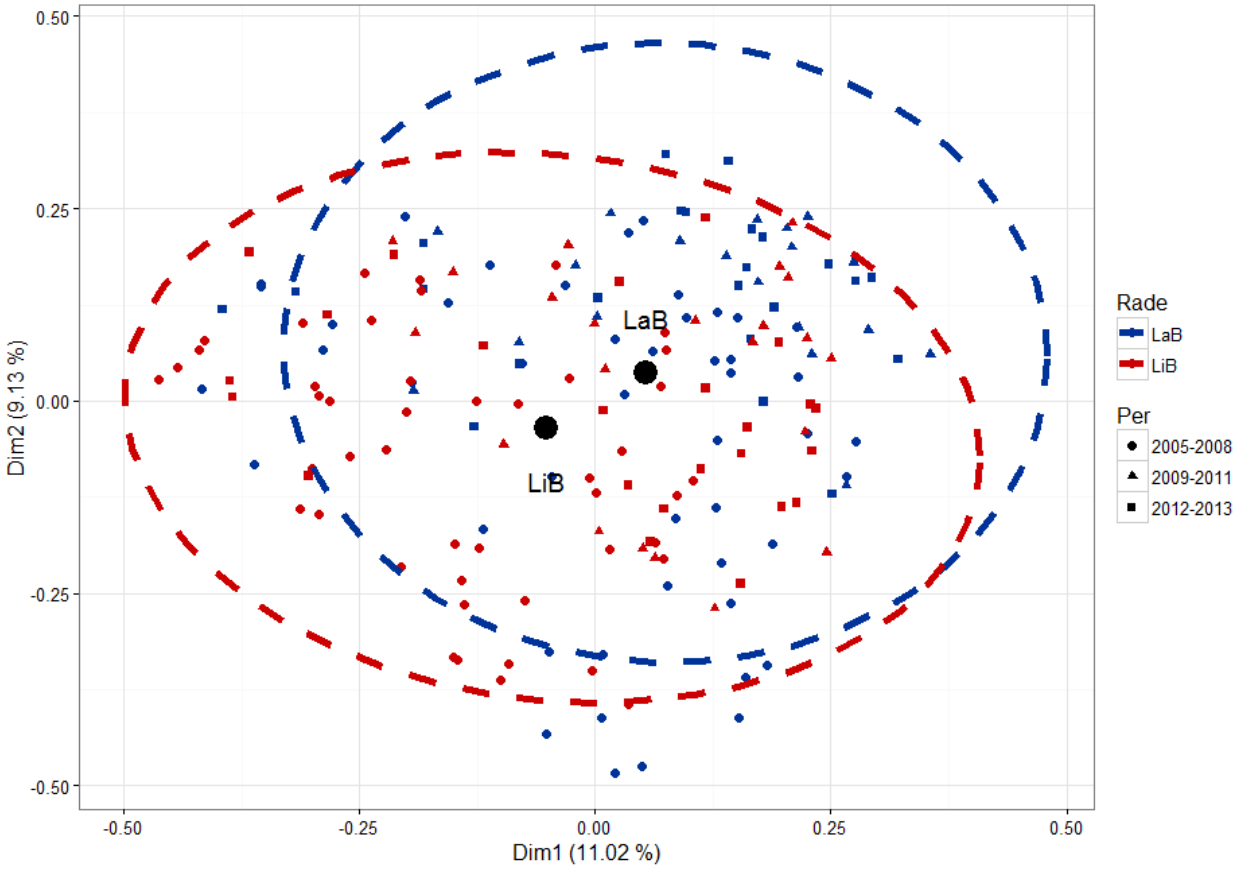


Figure V.4 : Analyse en Coordonnées Principales (PCoa) des compositions phytoplanctoniques au sein des stations S_1 (rouge) et S_2 (bleu), et observées au cours des trois groupements d'années : 2005-2008 : « carré », 2009-2011 : « rond » et 2012-2013 : « triangle ». Les barycentres des observations des différentes rades ont été identifiées (point noirs « LaB » et « LiB » respectivement).

Les différences dans les abondances des groupes fonctionnels micro-phytoplanctoniques

Chacun des groupes fonctionnels micro-phytoplanctoniques, basés sur la taille et la classe taxonomique des espèces dominantes, a présenté des abondances significativement supérieures chez la « LiB » au test de rang de Mann-Withney (p-val < 0.05). Par ailleurs une corrélation significative (p-val < 0.05) entre les deux rades a été identifiée par le test de Pearson pour chaque groupe (r=0,22 ; 0,75 ; 0,42 ; 0,48 ; 0,64 pour les groupes diat, DIAT, dino, DINO, et flag, respectivement) (Figure V.5).

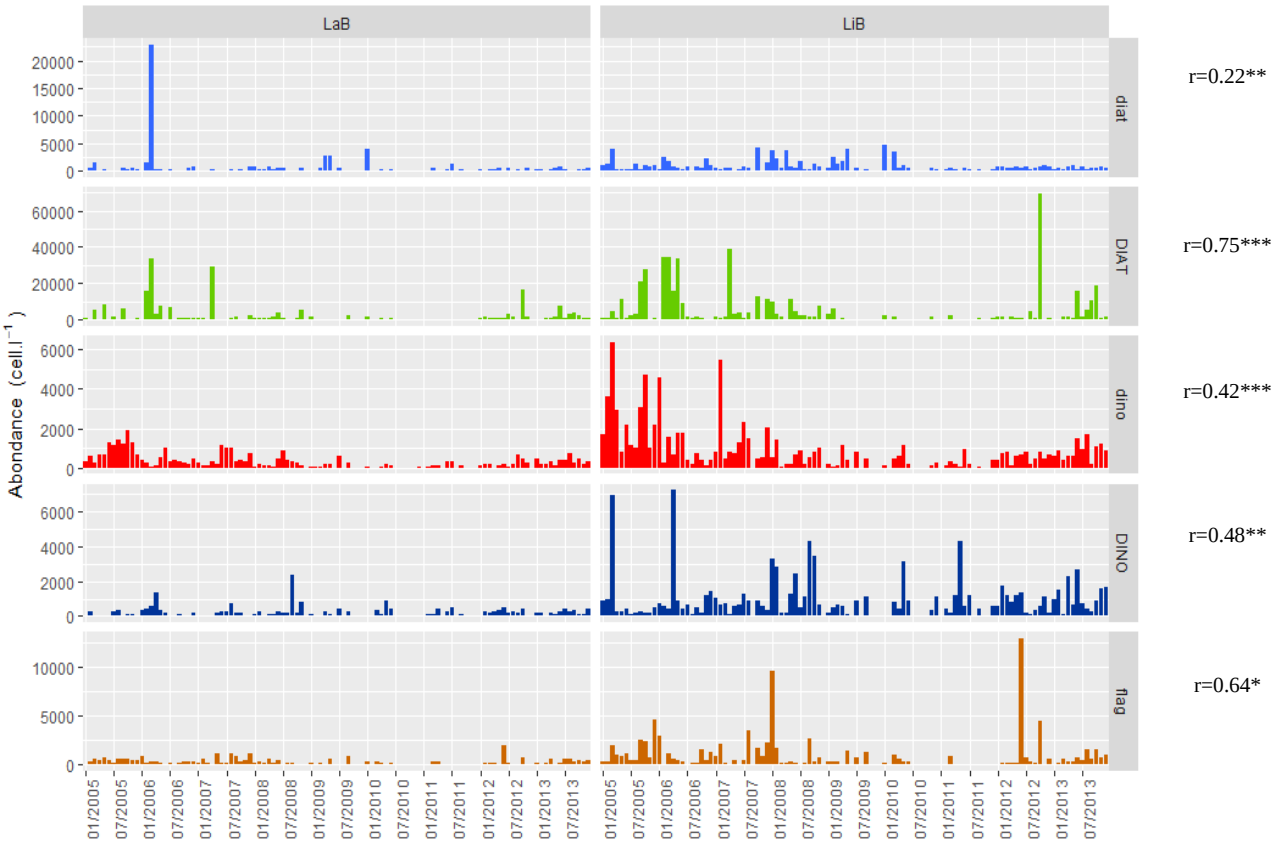


Figure V.5 : Séries d'abondances des groupes fonctionnels micro-phytoplanctoniques au sein de S_2 et de S_1 au cours de la période 2005-2013. Pour chaque groupe la valeur de corrélation (r) et sa significativité ont été précisées (* :<0.05 ; ** :<0.01 ; *** :<0.001).

A l'inverse, les proportions des classes de petites diatomées (diat), de grosses diatomées (DIAT), de petites Dinophycées (dino) et de flagellés (flag), n'ont pas présenté de différence dans les proportions entre les deux sites (p-val >0.05) (Figure V.6). Seule la classe des grosses Dinophycées (DINO) a affiché des proportions significativement supérieures au sein de S_1 (11,4 ± 13,1 et 19,7 ± 18,4 % au sein de S_2 et S_1, respectivement) (p-val < 0.05).

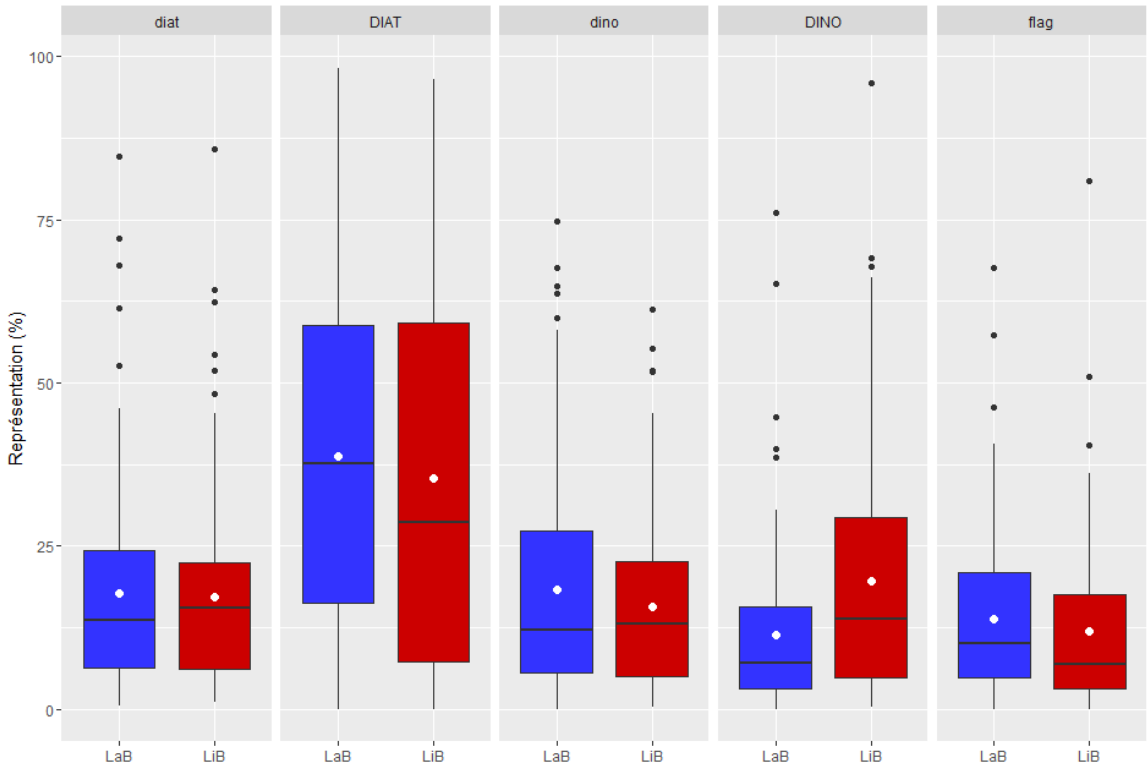


Figure V.6 : Boxplot des abondances relatives (%) des groupes fonctionnels micro-phytoplanctoniques au sein de S_1 et S_2. Avec les points centraux blancs :valeurs moyennes. Les lignes centrales de chacune des boîtes : valeurs médianes. Les limites des boîtes représentent la distribution comprise entre le premier (Q1) et le troisième quartile (Q3), tandis que les moustaches représentent 1.5 * l'espace interquartile. Les points noirs représentent les valeurs extrêmes.

Le zooplancton

A l'instar des abondances micro-phytoplanctoniques, la station S_1 a présenté des abondances' zooplanctoniques totales supérieures à celles affichées de la station S_2 sur quasiment l'ensemble de la période 2005-2013 (en moyenne $1{,}8.10^4 \pm 1.10^4$ et $4{,}9.10^4 \pm 2{,}5.10^4$ ind.m^{-3} au sein de S_2 et S_1, respectivement) (Figure V.7). Cependant, ces deux séries n'ont pas décrit de corrélation significative au coefficient de Pearson (r=0.18 ; p-val=0.08).

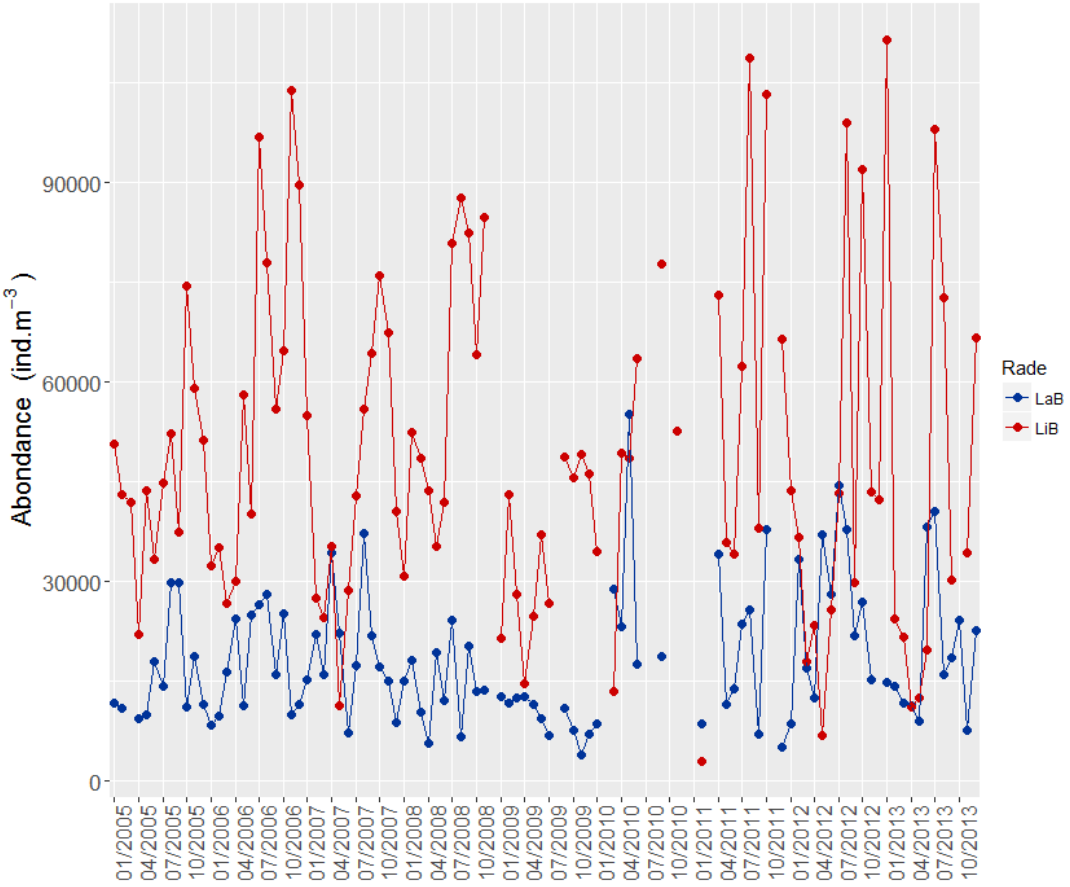


Figure V.7 : Séries temporelles mensuelles des abondances zooplanctoniques (ind.m^{-3}), de la station S_1 (LiB, rouge) et de la station S_2 (LaB, bleu) au cours de la période 2006-2013.

La composition des communautés méso-zooplanctoniques.

Parmi les 56 groupes taxonomiques communs, constituants les communautés zooplanctoniques de la LiB et de la LaB, les copépodes (adulte, copépodite et nauplii) ont représenté environ 80% de l'abondance totale au sein des deux rades (80,8 et 79,5% en moyenne, dans la station S_2 et la S_1, respectivement). Par ailleurs, les 26 groupes les plus abondants ont été responsables en moyenne de respectivement 90 et 95,6% de l'abondance totale au sein de S_2 et S_1. On retrouve parmi ces groupes celui des nauplii de copépodes (Nauplii) et l'espèce de cyclopoïde *Oithona nana,* (*O. nana*) représentant à eux deux respectivement 41,7 et 62,8 % de l'abondance totale en moyenne, respectivement chez S_2 et S_1 (Figure V.8). Cette dernière espèce a par ailleurs présenté la différence de proportion la plus importante entre les deux rades (12,3 et 37,7% au sein de S_2 et S_1, respectivement).

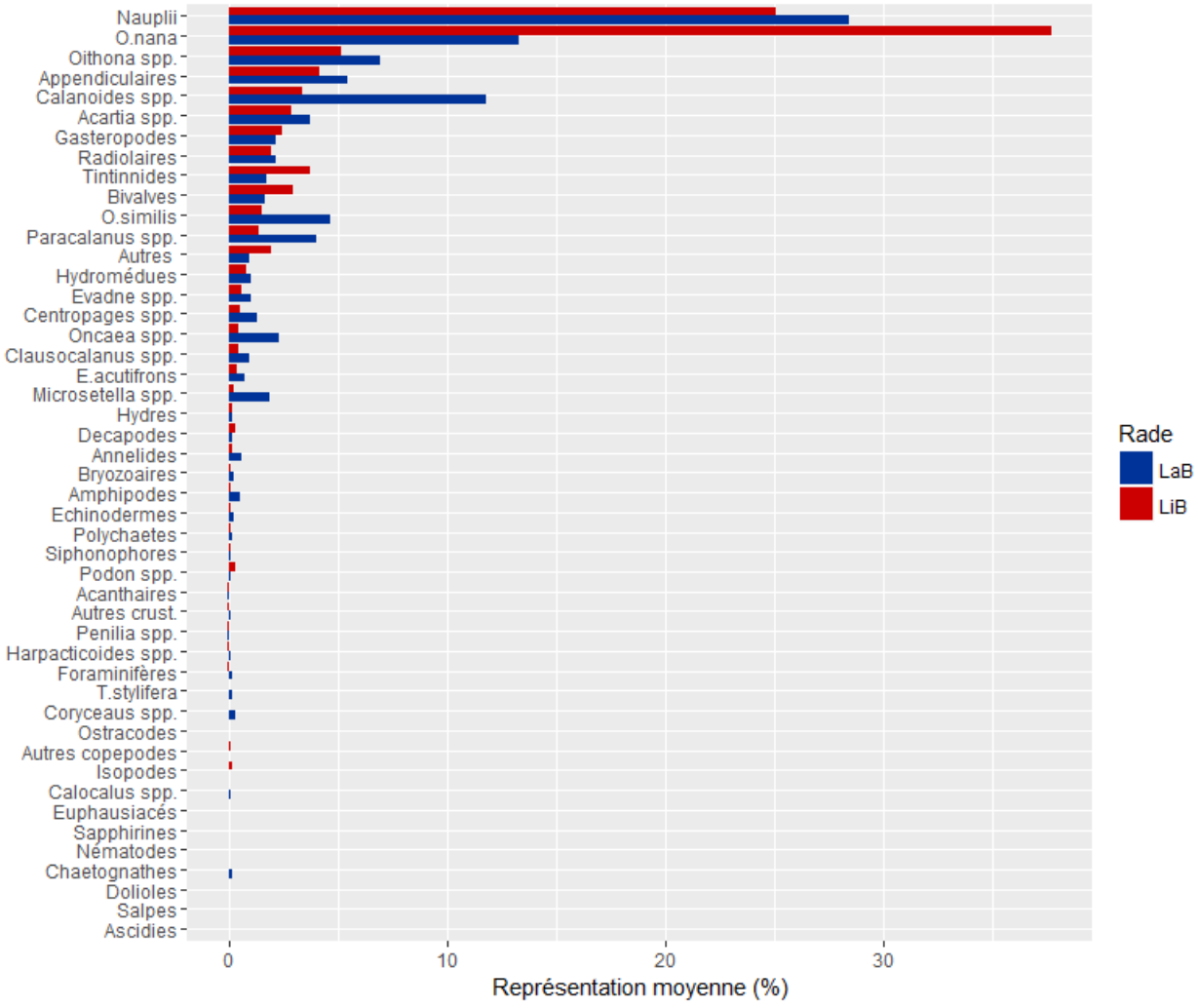
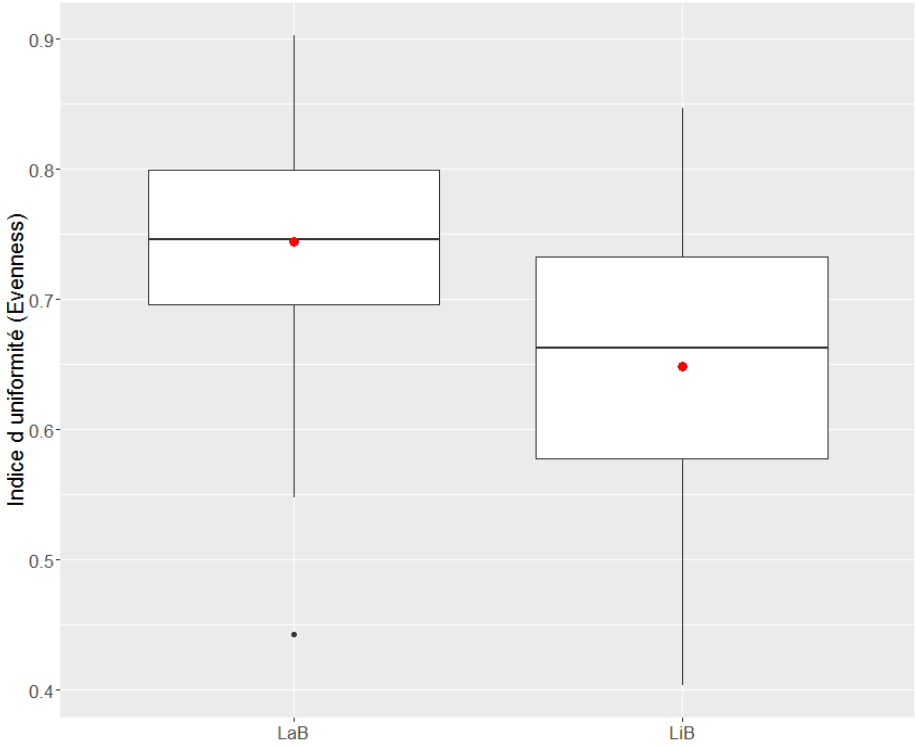


Figure V.8 : Abondances relatives moyennes des groupes taxonomiques zooplanctoniques au sein de S_2 (LaB) et S_1 (LiB).

La surreprésentation de ces groupes dans S_1, a été confirmée par les plus faibles valeurs de l'indice de régularité de Pielou retrouvées au sein de cette rade (LiB) (0.64 ± 0.1)

caractérisant un manque relatif d'homogénéité dans les abondances relatives des différents groupes, comparé à ceux de S_2 (0.74 ± 0.08) (FigureV.9).



FigureV.9 : Boxplot des valeurs de l'indice de régularité de Pielou (Evenness) portant sur les valeurs d'abondances mensuelles des communautés zooplanctoniques de S_2 et S_1, sur la période 2005-2013.

Impact du site sur les communautés méso-zooplanctoniques de la Rade de Toulon

A l'instar du micro-phytoplancton, l'ensemble des variables analysées ont présenté un impact significatif sur la composition zooplanctonique (p-val<0.05), au cours de l'analyse PERMANOVA (Tableau V.3). Cependant, tout comme l'interaction entre les années et les mois (« Années : Mois »), le facteur « Rade », a ici expliqué une part représentative de la variance (R=0.26 et 0.21, respectivement), indiquant une différence marquée dans la composition méso-zooplanctonique entre les deux rades. Par ailleurs, les faibles proportions de variance expliquée par les interactions entre le site et les différentes échelles temporelles, (« Rade : Période » ; « Rade : Années » ; « Rade : Saison ») n'ont pas permis d'identifier de variation majeure de l'effet du site au cours du temps.

Tableau V.3 : Résultats de l'analyse PERMANOVA sur la structure des communautés zooplanctoniques, utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis en relation avec l'influence de la rade : « Rade », des groupes d'années liées aux changements interannuels de communautés(chapitre IV) : « Période », de 3 échelles de temps différentes (« Années », « Mois », « Saisons », et de leur interactions. Avec df : degrés de liberté ; MS : moyennes de la somme des carrés ; Pseudo-F : valeurs de F issus de la procédure de permutation ; R^2 : Pourcentages de la variance expliqué et p-val : p-value obtenue pour 10'000 permutations.

	df	MS	Pseudo-F	R^2	P-Val
Rade	1	7.75	82.14	0.21	9.10^{-5}***
Période	2	0.93	9.89	0.05	9.10^{-5}***
Année	6	0.43	4.56	0.07	9.10^{-5}***
Saison	3	0.78	8.23	0.06	9.10^{-5}***
Mois	8		1.79	0.03	3.10^{-3}**
Rade : Période	2	0.17	3.60	0.01	3.10^{-3}**
Rade : Années	6	0.34	1.67	0.03	0.01*
Rade : Saison	3	0.52	5.54	0.04	9.10^{-5}***
Année : Mois	78	0.13	1.33	0.26	6.10^{-4}***
Résidus	82	0.09		0.21	
Total	191			1	

Cette discrimination dans la composition méso-zooplanctonique des deux rades a été également soulignée par une dissociation des groupes d'observations de S_2 et S_1 et de leurs barycentres respectifs (« LaB » et « LiB »), par la première dimension (Dim1), expliquant près de 36% de la variance totale. (Tableau V.3). De plus, la superposition des abondances des groupes taxonomiques a permis de définir que la quasi-totalité des groupes dont l'ajustement a été défini comme significatif (p-val<0.05), étaient corrélés positivement à S_1 (Figure V.10). En effet, les valeurs positives de la première dimension caractérisant les observations de la LiB (Dim1) signifient que les abondances de ces groupes sont supérieures au sein du site S_1 de la LiB. Enfin parmi, ces groupes, ceux des nauplii de copépodes (Naup) et de l'espèce *O. nana* (O. nana), ont présenté les valeurs de corrélations les plus importantes (r^2=0,60 et 0.79, respectivement), précisant un différentiel important dans leurs abondances entre les deux sites. A l'inverse, le groupe des copépodes du genre *Oncaea* (Onc) a présenté une corrélation avec les observations de S_2, avec toutefois une valeur relativement faible (R^2=0.04).

De plus, la procédure PERMDISP2 a identifié une variabilité de la composition significativement plus importante (p-val<0.05) au sein de S_2 (0,4) en comparaison des observations propres à S_1 (0.35).

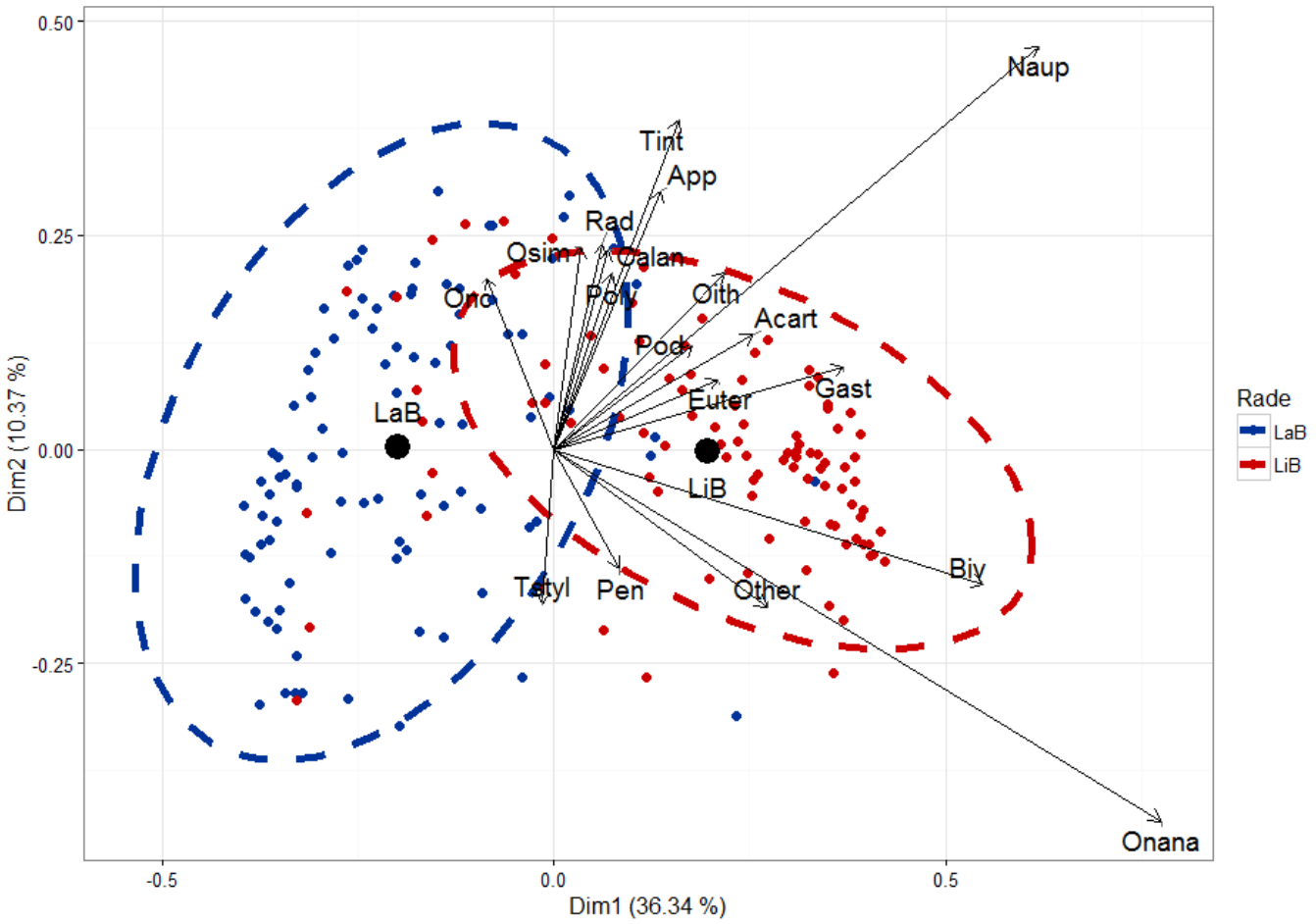


Figure V.10 : Analyse en Coordonnées Principales (PCoA) des compositions zooplanctonique de S_1 (LiB, rouge) et S_2 (LaB, bleue), et projection des facteurs « espèces » dont l'ajustement a été identifié comme significatif (p-value<0.05). Les barycentres des observations des différentes rades ont été identifiés (point noirs « LaB » et « LiB » respectivement).

Avec Onana : *Oithona nana* ; Calan : Calanoida spp. ; Naup: Nauplii spp. ; Biv : Bivalvaa ; Acart : *Acartia* spp. ; App : Appendicularia spp. ; Osim : *Oithona similis* ; Onc : *Oncaea* spp ; Other : Autres organismes ; Pod : *Podon* spp. ; Poly : Polychaeta spp. ; Rad : Radiolaria spp. ; Tint : Tintinnida spp. ; Euter : *Euterpina acutifrons*. Gast : Gasteropoda, Oith : *Oithona* spp.; Tstyl : *Temora stylifera*.

Discussion

La synthèse des études portant sur la rade de Toulon (**chapitre II**) a permis d'identifier trois grands types de facteurs désignant la LiB comme davantage impactée par des perturbations anthropiques:

- Des apports en polluants chimiques et organiques plus importants (Tessier *et al*., 2011 ; Cossa *et al*, 2014 ; Dang *et al* ., 2014a ; Pougnet *et al*., 2014).
- Un hydrodynamisme plus faible (Duffa *et al*., 2011 ;Dufresne *et al*., 2014 ; Pougnet *et al*., 2014).
- De plus importantes concentrations en nutriments (Bogé *et al*., 2006 ; Rossi & Jamet, 2009).

L'analyse des différences dans la composition micro-phytoplanctonique a permis de définir un impact très limité de ces facteurs (Figure V.4 ; Figure V.5). Ainsi, les communautés de la LiB et de la LaB (respectivement S_1 et S_2) ont présenté une composition micro-phytoplanctonique très proche tout au long de la période 2005-2013. La variation mensuelle au cours des différentes années a été désignée comme principal facteur expliquant la variation dans la composition micro-phytoplanctonique. Cette similarité entre les deux rades avait préalablement été suggérée à travers une forte proximité dans la variation de la composition spécifique des deux rades (Rossi, 2008).

Cette similarité s'est de plus illustrée par une corrélation significative chez les abondances totales (Figure V.1) et celle des principaux groupes fonctionnels entre les deux sites (p-val<0.05) (Figure V.5). Aussi, les différences observées dans les valeurs d'abondances de ces groupes ont défini des conditions favorables à l'augmentation des densités des espèces phytoplanctoniques au sein de S_1 (LiB). L'augmentation numérique de l'ensemble des groupes phytoplanctoniques pourrait être induite par la présence d'un faible hydrodynamisme régnant au sein de la LiB, favorable à une meilleure utilisation de l'énergie lumineuse et également dans les plus importantes concentrations en nutriments retrouvées au sein de la LiB (Bogé *et al*., 2006 ; Rossi et Jamet, 2009). Tous ces éléments suggèrent une homogénéité de fonctionnement au sein des deux rades. Cependant, en dépit d'une absence de différence marquée dans la composition entre les deux sites, le groupe des grosses Dinophycées (DINO :>10^4µm^3) a toutefois présenté une abondance relative plus importante au sein de S_1. Cette différence soutient que la différence de densités entre les rades est plus marquée pour les grosses Dinophycées que chez les autres groupes analysés. L'importance du groupe des Dinophycées dans la dissimilarité entre les deux rades avait déjà été soulignée lors de l'étude de la phénologie du phytoplancton en rade de Toulon (Rossi, 2008). Cette augmentation des grosses cellules peut trouver son explication dans le relatif faible hydrodynamisme. En effet, Garradec (2008) a également précisé que dans des conditions non limitantes en nutriments, un hydrodynamisme faible peut-être favorable aux cellules de grandes tailles. Par ailleurs, des modifications de la composition phytoplanctonique, favorables aux Dinophycées ont souvent été reportées au sein de milieux côtiers anthropisés, et souvent liés à une perturbation dans la balance stœchiométrique (Garrido *et al*., 2014 ; Hallegraeff 1993 ; Anderson *et al*. 2002).

Ainsi, cette augmentation dans les proportions de Dinophycées au sein de la LiB, pourrait être considérée comme un indicateur de l'impact de la pression anthropique sévissant au sein de cette dernière.

Contrairement au micro-phytoplancton, dont la composition ne s'avère que très partiellement affectée par le site, la composition méso-zooplanctonique traduit une plus grande influence de ce facteur. Ainsi, la PERMANOVA a permis de souligner l'importance des différences de composition entre la LiB et la LaB. (Tableau V.3). Par ailleurs, cette différence a également été identifiée par une absence de corrélation entre les deux séries d'abondances totales, et par la présence d'une plus grande variabilité de composition au sein de S_2 (LaB). Alors que plusieurs groupes taxonomiques zooplanctoniques ont présenté des densités plus importantes au sein de S_1, les groupes des nauplii de copépodes (Naup) et de l'espèce de copépode cyclopoïde *Oithona nana* (O. nana) ont été identifiés comme principaux responsables de cette dichotomie. L'impact de ces deux groupes a également été perçu par de plus faibles valeurs d'équitabilité dans la composition de S_1, précisant ainsi, qu'un petit nombre d'espèces occupe d'importantes proportions au sein des assemblages (FigureV.9). Par ailleurs, il semble logique de suspecter le rôle des nauplii de l'espèce *O. nana* dans l'important différentiel retrouvé chez le groupe de nauplii (Naup), entre les deux rades.

Ainsi, une détermination de l'espèce des nauplii permettrait certainement de valider cette hypothèse, en confirmant que les importantes densités en nauplii retrouvées au sein de la LiB peuvent être imputées à l'espèce *O.nana*. Plusieurs études en rade de Toulon ont auparavant fait état d'une dichotomie dans les abondances totales et la composition zooplanctonique entre les deux rades (Jamet *et al*., 2005) et ont également identifié l'importance de l'espèce *O.nana* au sein de la LiB (Richard & Jamet, 2001 ; Jamet *et al*., 2001). Cependant, de tels constats dans la surreprésentation de cette espèce au sein d'autres systèmes anthropisés de Méditerranée sont rares (Arfi et Pagano, 1987 ; Arfi *et al*.,1981; Mazzocchi et d'Alcalà,1995 ; Ben Ltief *et al*., 2015). Ce nombre limité de rapports cohérents avec nos résultats pourrait trouver son explication dans l'utilisation consensuelle du filet de maille 200µm pour échantillonner le zooplancton, connut pour sous-estimer les communautés zooplanctoniques les plus petites telles que les petits cyclopoïdes (Gallienne & Robins, 2001 ; Hansen *et al*., 2004).

La présence de proies plus nombreuses au sein de S_1, et en particulier les grosses Dinophycées (DINO), pourrait expliquer (tout du moins en partie), les fortes valeurs d'abondances zooplanctoniques et en particulier celles d'*O.nana*. En effet, certains auteurs, ont par exemple souligné le large spectre de proies et le caractère opportuniste de cette espèce par rapport à d'autres copépodes (Moraitou-Apostolopoulou, 1976; Rekik *et al*., 2012). Il a par ailleurs été montré que la capacité de cette espèce à proliférer au sein d'environnements perturbés est en perpétuelle fluctuation (Gallienne & Robins, 2001 ; Wiliams & Muxagata, 2006). Ce qui, au regard du grand nombre de proies présentes au sein de la LiB, semble ne pas être l'unique caractéristique lui permettant de dominer la communauté zooplanctonique. D'avantage d'études sur les traits fonctionnels de cette espèce semblent nécessaires pour permettre de mieux interpréter ces résultats et d'affiner la création de groupes fonctionnels portant sur les copépodes (Benedetti *et al*., 2015). Quoi qu'il en soit, la surprenante

surreprésentation de l'espèce *O. nana* la désigne comme une très bonne compétitrice au sein d'un système anthropisé à faible hydrodynamisme.

Nos résultats ont ainsi présenté une différence de sensibilité de la composition du compartiment phytoplanctonique (peu impacté) et du compartiment zooplanctonique (très marqué) à l'augmentation des perturbations anthropiques. Ce qui permet de désigner ce dernier comme un meilleur indicateur de la pression anthropique en milieu marin côtier.

References

Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology* 26, 32–46.

Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful Algal Blooms and Eutrophication:Nutrient Sources, Composition and Comsequences. *Estuaries* 25, 704–726.

Anderson, M.J., 2005. Permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland. pp. 24.

Anderson, M.J., 2006. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics* 62, 245–253. doi:10.1111/j.1541-0420.2005.00440.

Arfi, R., Champalbert, G., Patriti, G., 1981. Système planctonique et pollution urbaine: un aspect des populations zooplanctoniques. *Marine Biology*. 61, 133–141. doi:10.1007/BF00386652

Beaugrand, G., Brander, K., Alistair Lindley, J., Souissi, S., Reid, P., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426, 661–664.

Beaugrand, G., Goberville, E., 2010. Consequences des changements climatiques en milieu oceanique. VertigO - *la revue électronique en sciences de l'environnement*, Hors serie 8.

Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.-D., 2015. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 0, 1–8. doi:10.1093/plankt/fbv096

Ben Ltaief, T., Drira, Z., Hannachi, I., Hassen, M.B., Hamza, A., Pagano, M., Ayadi, H., 2015. What are the factors leading to the success of small planktonic copepods in the Gulf of Gabes, Tunisia ? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95, 747–761. doi:10.1017/s0025315414001507

Bogé, G., Jean, N., Jamet, J.-L., Jamet, D., Richard, S., 2006. Seasonal changes in phosphatase activities in Toulon Bay (France). *Marine Environmental Research* 61, 1–18. doi:10.1016/j.marenvres.2005.03.002

Bravo, I., Vila, M., Masó, M., Figueroa, R.I., Ramilo, I., 2008. *Alexandrium catenella* and *Alexandrium minutum* blooms in the Mediterranean Sea: Toward the identification of ecological niches. *Harmful Algae* 7, 515–522. doi:10.1016/j.hal.2007.11.005

Cossa, D., Garnier, C., Buscail, R., Elbaz-Poulichet, F., Mikac, N., Patel-Sorrentino, N., Tessier, E., Rigaud, S., Lenoble, V., Gobeil, C., 2014. A Michaelis–Menten type equation for describing methylmercury dependence on inorganic mercury in aquatic sediments. *Biogeochemistry* 119, 35–43. doi:10.1007/s10533-013-9924-3

Dang, D.H., Lenoble, V., Durrieu, G., Mullot, J.-U., Mounier, S., Garnier, C., 2014. Sedimentary dynamics of coastal organic matter: An assessment of the porewater size/reactivity model by spectroscopic techniques. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 151, 100–111.

Dang, D.H., Tessier, E., Lenoble, V., Durrieu, G., Omanović, D., Mullot, J.-U., Pfeifer, H.-R., Mounier, S., Garnier, C., 2014. Key parameters controlling arsenic dynamics in coastal

sediments: An analytical and modeling approach. *Marine Chemistry* 161, 34–46. doi:10.1016/j.marchem.2014.02.005

Domingues, R.B., Barbosa, A., Galvão, H., 2008. Constraints on the use of phytoplankton as a biological quality element within the Water Framework Directive in Portuguese waters. *Marine Pollution Bulletin* 56, 1389–1395. doi:10.1016/j.marpolbul.2008.05.006

Duffa, C., Dufois, F., Coudray, S., 2011. An operational model to simulate post-accidental radionuclide transfers in Toulon marine area: preliminary development. *Ocean Dynamics* 61, 1811–1821. doi:10.1007/s10236-011-0429-0

Dufresne, C., Duffa, C., Rey, V., 2014. Wind-forced circulation model and water exchanges through the channel in the Bay of Toulon. *Ocean Dynamics* 64, 209–224. doi:10.1007/s10236-013-0676-3

Gallienne, C.P., Robins, D.B., 2001. Is Oithona the most Important Copepod in the World's Oceans. *Journal of plankton Research* 23, 1421–1432.

Garmendia, M., Borja, Á., Franco, J., Revilla, M., 2013. Phytoplankton composition indicators for the assessment of eutrophication in marine waters: Present state and challenges within the European directives. *Marine Pollution Bulletin* 66, 7–16. doi:10.1016/j.marpolbul.2012.10.005

Garrido, M., Koeck, B., Goffart, A., Collignon, A., Hecq, J.-H., Agostini, S., Marchand, B., Lejeune, P., Pasqualini, V., 2014. Contrasting Patterns of Phytoplankton Assemblages in Two Coastal Ecosystems in Relation to Environmental Factors (Corsica, NW Mediterranean Sea). *Diversity* 6, 296–322. doi:10.3390/d6020296

Hallegraeff, G.M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32, 79–99.

Hansen, F.C., 2004. Spatio-temporal distribution of Oithona similis in the Bornholm Basin (Central Baltic Sea). *Journal of Plankton Research* 26, 659–668. doi:10.1093/plankt/fbh061

Heisler, J., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Anderson, D.M., Cochlan, W., Dennison, W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A., Humphries, E., Lewitus, A., Magnien, R., Marshall, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., Suddleson, M., 2008. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae* 8, 3–13. doi:10.1016/j.hal.2008.08.006

Höglander, H., Karlson, B., Johansen, M., Walve, J., Andersson, A., 2013. Overview of coastal phytoplankton indicators and their potential use in Swedish waters. WATERS Report N°2013:5. pp. 87.

Jamet, J.L., Bogé, G., Richard, S., Geneys, C., Jamet, D., 2001. The zooplankton community in bays of Toulon area (northwest Mediterranean Sea, France). *Hydrobiologia* 457, 155–165.

Jamet, J.L., Jean, N., Bogé, G., Richard, S., Jamet, D., 2005. Plankton succession and assemblage structure in two neighbouring littoral ecosystems in the north-west Mediterranean Sea. *Marine Freshwater Research* 56, 69–83. doi:10.1071/MF04102

Mazzocchi, M.G., d'Alcalà, M.R., 1995. Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 52, 679–691.

Mazzocchi, M.G., Christou, E.D., Capua, I.D., Fernández de Puelles, M., Fonda-Umani, S., Molinero, J.C., Nival, P., Siokou-Frangou, I., 2007. Temporal variability of Centropages typicus in the Mediterranean Sea over seasonal-to-decadal scales. *Progress in Oceanography* 72, 214–232. doi:10.1016/j.pocean.2007.01.004

Moraïtou-Apostolopoulou, M., Ignatiades, L., 1980. Pollution effects on the phytoplankton-zooplankton relationships in an inshore environment. *Hydrobiologia* 75, 259–266.

Nicolau, R., Galera-Cunha, A., Lucas, Y., 2006. Transfer of nutrients and labile metals from the continent to the sea by a small Mediterranean river. *Chemosphere* 63, 469–476. doi:10.1016/j.chemosphere.2005.08.025

Pougnet, F., Schäfer, J., Dutruch, L., Garnier, C., Tessier, E., Dang, D.H., Lanceleur, L., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Blanc, G., 2014. Sources and historical record of tin and butyl-tin species in a Mediterranean bay (Toulon Bay, France). *Environmental Science and Pollution Research* 21, 6640–6651. doi:10.1007/s11356-014-2576-6

Rekik, A., Drira, Z., Guermazi, W., Elloumi, J., Maalej, S., Aleya, L., Ayadi, H., 2012. Impacts of an uncontrolled phosphogypsum dumpsite on summer distribution of phytoplankton, copepods and ciliates in relation to abiotic variables along the near-shore of the southwestern Mediterranean coast. *Marine Pollution Bulletin* 64, 336–346. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.11.005

Richard, S., Jamet, J.-L., 2001. An unusual distribution of Oithona nana Griesbrecht (1892) (Crustacea: Cyclopoida) in a bay: the case of Toulon bay (France, Mediterranean sea). *Journal of Coastal Research* 17, 957–963.

Rossi, N., 2008. Écologie des communautés planctoniques méditerranéennes et étude des métaux lourds (Cuivre, Plomb, Cadmium) dans différents compartiments de deux écosystèmes côtiers (Toulon, France). Thèse de Doctorat (PhD). Université du Sud Toulon Var. pp. 288.

Rossi, N., Jamet J.-L., 2009. Structure and Succession of plankton Communities in Two Mediterranean Neighbouring Coastal Ecosystems (Toulon Bays, France), in: New Oceanography Research Development. Ed. Nova Science Publishers, pp. 1–14.

Spatharis, S., Tsirtsis, G., 2010. Ecological quality scales based on phytoplankton for the implementation of Water Framework Directive in the Eastern Mediterranean. *Ecological Indicators* 10, 840–847. doi:10.1016/j.ecolind.2010.01.005

Tessier, E., Garnier, C., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Arnaud, M., Raynaud, M., Mounier, S., 2011. Study of the spatial and historical distribution of sediment inorganic contamination in the Toulon bay (France). *Marine Pollution Bulletin* 62, 2075–2086. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.07.022

Tessier, E., 2012. Diagnostic de la contamination sédimentaire par les métaux/métalloïdes dans la Rade de Toulon et mécanismes contrôlant leur mobilité. Thèse de Doctorat (PhD). Université du Sud Toulon-Var. pp. 292.

Tsirtsis, G., Spatharis, S., Karydis, M., 2008. Application of the lognormal equation to assess phytoplankton community structural changes induced by marine eutrophication. *Hydrobiologia* 605, 89–98. doi:10.1007/s10750-008-9307-2

Vila, M., Giacobbe, M.G., Masó, M., Gangemi, E., Penna, A., Sampedro, N., Azzaro, F., Camp, J., Galluzzi, L., 2005. A comparative study on recurrent blooms of Alexandrium minutum in two Mediterranean coastal areas. *Harmful Algae* 4, 673–695. doi:10.1016/j.hal.2004.07.006

Williams, J.A., Muxagata, E., 2006. The seasonal abundance and production of Oithona nana (Copepoda:Cyclopoida) in Southampton Water. *Journal of Plankton Research* 28, 1055–1065. doi:10.1093/plankt/fbl039

Partie II : Proposition d'indicateurs de pression anthropique en rade de Toulon, basée sur les séries temporelles de plancton (Serranito et al., 2016).

Continental Shelf Research 121 (2016) 3–12

Contents lists available at ScienceDirect

Continental Shelf Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/csr

Research papers

Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series

B. Serranito [a,*], A. Aubert [b,*], L. Stemmann [c], N. Rossi [d], J.L. Jamet [a]

[a] Toulon University, EBMA-PROTEE laboratory E.A. 3819, CS 60584, 83041 Toulon Cedex 9, France
[b] Aix Marseille Université, CNRS/INSU, IRD, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), UM 110, 13288 Marseille, France
[c] Université Pierre et Marie Curie-Paris 6, OOV, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV) UMR 7093, Chemin du Lazaret, 06230 Villefranche-sur-Mer, France
[d] Centre d'Etude et de Valorisation des Algues (CEVA), 22610 Pleubian, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 5 May 2015
Received in revised form
4 January 2016
Accepted 27 January 2016
Available online 28 January 2016

Keywords:
Marine zooplankton
Copepods
Indicators
MSFD
Anthropogenic pressure
GES

ABSTRACT

Zooplankton present characteristics of high interest in the frame of investigation for organisms sensitive to environmental changes and/or anthropogenic pressures. Such indicators are particularly needed in the present context of European legislation (Marine Strategy Framework Directive). However, zooplankton have not been given the interest they should have in regards to these issues. The aim of the present study is to provide an attempt of proposition of indicators of good environmental status and associated thresholds based on zooplankton data. Zooplankton time-series (2002–2013) from the Toulon Bay in the Mediterranean was used. This time-series presents the great characteristics that the sampling has be done jointly in two areas of the Bay of Toulon known to differ in term of anthropogenic pressures. The study focus on the copepod assemblage and different potential indicators are tested: ratio of copepod families on total copepod and diversity index (Piélou's evenness). The indicators relevance was evaluated per season by looking at the importance of the overlapping region between density's distributions for each indicator in both bays. This methodology well-recognized is commonly used, particularly in the medical sector, for a long time. The results show that the Oithonidae relative abundance and the Piélou's evenness index are the best indicators of anthropogenic pollution for this case study. Thresholds related to the selected indicators are also proposed in order to characterize the degree of anthropogenic pressure for the Toulon Bay and to provide a first evaluation for potential environmental management. Applicability of the selected indicators and future development needed are also discussed. This study is a first step in the investigation for operational zooplankton indicators and should open the way for additional studies in coastal anthropized area such as the Mediterranean coast where it is more urgently needed.
© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Ecosystems and their natural resources are facing rising challenges in terms of climate change and anthropogenic pressures. Marine ecosystems have been shown to respond rapidly to these environmental changes, especially in coastal areas that are exposed to higher anthropogenic pressures (Beaugrand et al., 2010; Brander, 2010; Burrows et al., 2011). In this context, concern for monitoring and managing the marine environment has strengthen and the European Union included in the Sixth Environmental Action program a commitment to develop a strategy. The EU Marine Strategy Framework Directive (MSFD: 2008/56/EC) is as such the first environmental directive considering the marine system under an ecosystem approach, thus aiming to link the different marine compartments (biology, physics, chemistry, etc.) in order to maintain the Good Environmental Status (GES) of EU marine waters (Borja et al., 2010). The GES implies that marine resources are used at a sustainable level, ensuring their continuity for future generations. As part of the directive process-steps, the definition and testing of potential relevant tools to monitor the good environmental status is a cornerstone. The concept of "indicator" has been the one identified within the MSFD (Rombouts et al., 2013). An indicator is defined as an evaluation and decision tool which allows to measure a situation or a trend. Such tools permit the link between science and policy decisions and indicators have been documented to be useful for ecosystem management (Niemi and McDonald, 2004).

Literature on diverse type of indicators for the marine system is extensive and these indicators can be based on different groups or species of the marine biota, such as seabirds for instance which

* Corresponding authors.
E-mail address: anais.aubert.aa14@gmail.com (A. Aubert).

http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2016.01.016
0278-4343/© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

have been shown to be valuable in order to monitor the ecosystem health (Einoder, 2009). Among potential organisms of interest for marine indicators are zooplankton, however they have been rarely considered in monitoring programs (Perry et al., 2004; Rombouts et al., 2013; Tett et al., 2008). Zooplankton are indeed considered to have a great potential as sentinels of "environmental changes and pressures" (Beaugrand et al., 2010; Legendre, 2005; Richardson, 2008). They are an ecosystemic important component making the link between primary producers and higher trophic levels, in addition to their role in the carbon export to the deep Ocean and nutrients recycling in the upper productive layers (Banse, 1995; Lankov et al., 2010; Urabe et al., 2002). Zooplankton are sensitive to various parameters due to their generally short life cycle. Thus changes at the individual or species level, but also at the scale of community structure, are more likely to happen at a shorter time span compared to higher trophic levels. Also, in contrast to organisms under fishing pressure, zooplankton are not exploited species in Europe, which allows to investigate the environmental pressure impact alone on their fluctuation. In addition they have a large geographical coverage, being consistently present in marine waters all around the world, making potential indicators testable for many areas. It is thus somewhat peculiar that zooplankton had not been prioritized in the first steps of the MSFD process since they present characteristics of high interest in the frame of the directive goals.

The best way to investigate sensitivity of organisms such as zooplankton to environmental and anthropogenic pressures is to consider long-term time-series (Beaugrand et al., 2003; Omori et al., 1994; Perry et al., 2004). Long-term time-series is the only way to actually have an in situ "picture" of the effect of combined pressures on biological communities. To investigate the effect of only one specific pressure would not be accurate since in nature several pressures occurs as a combination, especially in coastal areas (Omori et al., 1994). In the frame of indicator development for policy decisions, there is a need to find general indicators that can be applied in many areas. This involves that the data from which the indicators are calculated need to be comparable. The main issues for data comparability are linked to the sampling and analysis methodology. For station data, representing most of the zooplankton time-series, the 200 μm mesh size sampling net is most commonly used. Concerning the taxonomical analysis, it actually depends on the level of determination considered. The species level, the most common considered one in zooplankton community studies, presents limits due to bias linked to the taxonomist knowledge which can be very variable and due to the constant progress made in species determination. Also, if an indicator is based on a specific species, it implies that this specific species needs to be present in the other areas where we want to apply the indicator. Lower levels of taxonomy consider the family, the order or also the functional groups. The bias in taxonomical resolution for these levels is much lower compared to the species one (easier taxonomical recognition). Also since major taxonomic groups exhibit different ecological strategies and traits, and thus represent different functional groups in general, indicators based on these groups can potentially be used to other habitats (Litchman et al., 2013; Waal et al., 2010). To group at a higher level of taxonomy is also in line with the tendency to develop more automatic methodology for monitoring zooplankton and particularly image based analysis. Recent study corroborated the use of family level to investigate the eutrophication impact on the zooplankton community for instance (Carneiro et al., 2013). It is fundamental to assess which level of taxonomical resolution is needed in the frame of zooplankton indicator development. The level of taxonomy required will define the parameters which need to be monitored. It is particularly important to raise these issues and answer them quickly since the monitoring program of the MSFD is building up at the same time of indicator development.

We present here a case study of zooplankton indicator testing based on a long time-series carried out in the Toulon bay on the north-western Mediterranean coast, where zooplankton have been monitored since 1995 (Jamet et al., 2005). Investigation for indicators related to anthropogenic pressures are particularly needed for the Mediterranean basin which represents a hotspot of human impact and a notable high rate of marine species endemism (Coll et al., 2010; Durrieu de Madron et al., 2011). While indicator development is already at a certain stage for northern European countries, due to a better advancement in the national implementation of the MSFD for some of them (England, etc.) and/or also due to better advancement in northern cooperation (OSPAR, HELCOM), the Mediterranean is late concerning those concerns. In this area more than others, due to the high human pressure and its exponential increase, and thus the greater chance of rapid ecosystem change, the testing of indicator and their development should be clearly emphasized. Also, while several work exist on Mediterranean zooplankton time-series (Berline et al., 2012; Mazzocchi et al., 2007), none of them have actually attempted to develop indicators based on plankton.

The time-series used in this study offers the great opportunity to identify potential indicators of anthropogenic pressure since the monitoring has been done jointly using the exact same methodology for two stations in two neighboring shallow Bays, Little Bay (LiB) and Large Bay (LaB), which are recognized to differ in term of anthropogenic pressures. Different generic indicators of diversity but also ratios of abundances for the zooplankton assemblage are tested. The main aims of the study can be resumed as follow:

- to identify relevant zooplankton indicators of anthropogenic pressures by testing if they reveal significant differences between the two bays over the observed period,
- to define thresholds for the selected indicators which will allow to characterize the level of anthropogenic pressure and a first clear evaluation for potential management decision,
- to discuss on the basis of the results, how to use these indicators, the level of their applicability and the future development needed.

2. Material and methods

2.1. Study site

Toulon bay (Lat. 43°5′N and Long. 6°0′E) is a Mediterranean coastal bay located near Toulon city (600,000 inhabitants) characterized by a high level of anthropic activities (Navy harbor, ferry transport, industries, raw sewage). The bay is composed of two sub-bays separated by an artificial breakwater dike: Little Bay (LiB), the most enclosed bay and, Large Bay (LaB) which is an opening on the Mediterranean Sea (Fig. 1). SST ranges between 14.2 and 25 °C during summer and between 11 and 16 °C during winter. Salinity ranges between 37.5 and 38.6 through the year. The two bays do not differ significantly in term of temperature and salinity over the annual cycle (personal communication). Due to its location LiB is directly impacted by pollution wastes from the military and commercial harbors and is less affected than LaB by hydrodynamic processes from the offshore. This confers to LiB a very high contamination in heavy metals like Hg, Cu, Pb, Zn and some Sn species derived from antifouling painting used for boats (Pougnet et al., 2014; Tessier et al., 2011) but also in Cadmium (Rossi and Jamet, 2008). The zooplankton population in LiB is characterized by a high abundance and low diversity (Richard and Jamet, 2001; Rossi and Jamet, 2009). Large Bay, which is directly impacted by the Liguro-Provencal current in comparison, presents lower concentration in contaminants and is characterized by a

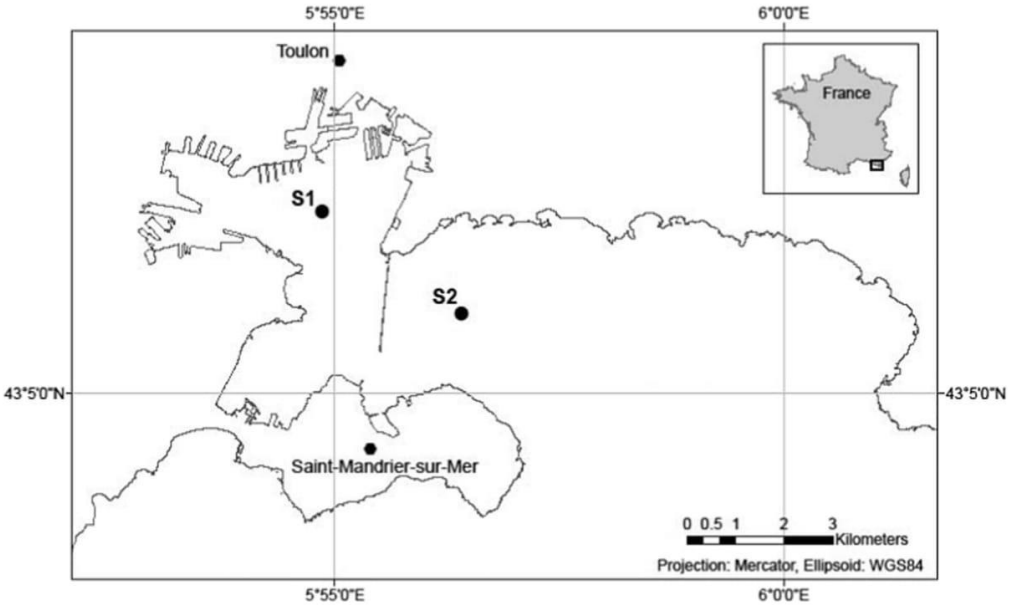


Fig. 1. Localization of the two stations LiB (S1) and LaB (S2) in the Toulon Bay.

higher zooplankton diversity but with lower abundances (Bandeira et al., 2013).

2.2. Sampling and analysis

Zooplankton has been monitored at LiB and LaB jointly at a monthly frequency, when possible, since 1995. Quantitative zooplankton samples were obtained using a 90 μm mesh size net equipped with a flowmeter deployed vertically from bottom (10 m depth for both bays) to surface for both stations. Zooplankton collected in the cod end was preserved with 5% buffered-formaldehyde. A 250 mL sub-sample was used for qualitative evaluation in the laboratory. A minimum of 200 organisms contained in 1 mL of the sub-sample were identified using inverted microscopy. Zooplankton density (D_{zoo}(Ind.m^{-3})) was computed as:

$$D_{zoo}=(M_i.\ V_r)/L$$

With M_i: mean number of individuals counted for the taxa considered, V_r: sub-sample volume and L: filtered volume determined with the flowmeter.

In total, 60 different species have been recorded in both bays representing 27 families and 17 orders.

2.3. Indicators testing

Zooplankton abundances data were used for the period 2002–2013 since this period is uniform in term of sampling frequency (some gaps in the years prior to 2002) and in term of level of taxonomic identification. Two types of indicator have been chosen in order to compare the two bays: diversity indicators and relative abundance of taxa. The focus was made only on copepods and on their copepodite stages. Copepods are found in all systems, are a major component of the mesozooplankton biomass and are the most studied zooplankton (Benedetti et al., 2015; Richardson, 2008) which render them particularly relevant in the frame of indicator search that can be tested in different systems. The family being the level chosen to be tested in this study, the most representative copepods families were selected (because rare families are most likely not present in all period and for the two bays, biasing the statistical analysis). Among the 12 copepod families represented and occurring during the study period in the Toulon Bay, 5 families were selected: the Acartiidae (Ac), the Paracalanidae (Par), the Centropagidae (Cent), the Oithonidae (Oith) and the Oncaeidae (Onc). The excluded families which were sporadically represented in the time series were: the Calanidae, the Calocalanidae, the Clausocalanidae, the Coryceaidae, the Ectinosomatidae, the Monstrillidae and the Temoridae. For the copepod families selected, ratios of abundances rather than abundances were computed in order to make the comparison between the two sites. Ratios are used because zooplankton abundances can differ greatly geographically, and thus cannot be used as a proper indicator since it could not be applied to other areas. The indicators were then calculated by month and grouped into season due to the high seasonal pattern of copepod abundance groups well known for the Mediterranean coastal bays (Mazzocchi and d'Alcalà, 1995; Mazzocchi et al., 2011; Rossi and Jamet, 2009). Four seasons were thus determined as: winter (December–February), spring (March–May), summer (June–August) and fall (September–November).

Concerning diversity indices, we used the common Shannon–Wiener index, as follow:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} f_i \log_2 f_i$$

where f_i is the relative abundance of the i family.

Shannon–Wiener index has been shown to be equivalent with other species richness indicators at the same study site for the zooplankton community (cf. Bandeira et al., 2013). In order to propose threshold values for future potential management, indices such as Piélou's evenness fluctuating between 0 and 1 are preferred. Piélou's evenness (J') allowing to obtain values of diversity was computed:

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{\log 2(S)}$$

with H': Shannon–Wiener diversity value, H'_{max}: the maximum value of H' and S: the total number of family.

2.4. Statistical analysis

The relevance of the proposed indicators and their threshold values will depend on their abilities to make the best discrimination between the two bays. First, data normality was tested using a Shapiro–Wilk test at the level of significance α ($\alpha=0.05$) and indicated that the data were not normally distributed (p-value <0.05). Thus pre-selection of indicators was made with a non-parametric two-sized Mann-Withney U-test. The indicators showing a difference between the two bays with a high degree of significance (1%) were selected (the data from the two bays are considered independent from each other). The null hypothesis H_0 is verified when $Mx=My$ (M=Median, x being for data from LiB and y being data from LaB) and is rejected when $H1$ is true. For the selected indicators, the criteria chosen in order to discriminate the two bays was the extent of the overlapping region of their densities. This criteria is commonly used since the 1970s, particularly for medical applications such as discrimination of diagnostic testing (Carpenter and Coustan, 1982; McCane et al., 1994). The values included in the overlapping region are the ones not allowing the discrimination between the two bays in term of anthropogenic pressure while the values out of the overlapping region allow it. Therefore the more this overlapping region is little, the more the indicator is relevant for the specific site studied (LaB and LiB).

The evaluation of the overlaps for the selected indicators was realized using non-parametric density probability estimations in order to account for the polymodal nature of the raw data. The density probability function was estimated on log transformed data ($X'=\log(X+1)$) in order to improve the symmetry of distributions (Legendre and Legendre, 1998) using the following kernel estimator (Silverman, 1986):

$$f_h(x)=\frac{1}{Nh}\left(\sum_{i=1}^{N} K\left(\frac{x-x_i}{h}\right)\right)$$

where N is the sample size and h the optimal bandwidth of smoothing corresponding to a Gaussian kernel defined as followed:

$$K(x)=\frac{1}{\sqrt{2\pi}}e^{-\frac{1}{2}x^2}$$

$$h=\left(\frac{4\sigma^5}{3N}\right)^{\frac{1}{5}}$$

where σ is the standard deviation of the sample.

In order to reduce the overlapping region, a confident region was established applying two unilateral tests with type I error ($\alpha=10\%$) at the lower and upper bounds of the overlapping region. For each bound, α corresponds to the risk of rejection of H_0 while it is true, fixing the threshold value $Xs1$ and $Xs2$ (respectively for lower and upper bounds). The Reduced Overlapping Region (ROR) represents values included between these bounds. Associated type II errors ($\beta1$ and $\beta2$) represent the risk of the non-rejection of H_0 while it is false. The degree of distribution overlap was considered as a criterion of indicator relevance. High value of β represents low discrimination between the bays (Fig. 2). Each probability is estimated by numerical integration using the following trapezoidal rule:

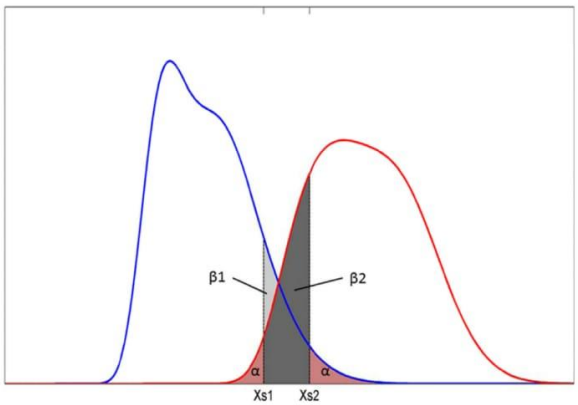


Fig. 2. An example of reduction of the overlapping region between two distributions with the fixed type I error α (red area) characterizing the uncertainty intervals [$Xs1$; $Xs2$] and the type II errors ($\beta1$ and $\beta2$) associated with the Reduced Overlapping Region (gray area). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

$$P(a\le X\le b)=\int_a^b f(x)dx\approx\frac{Xs2-Xs1}{2N}\sum_{n=1}^{N}(f(x_n)+f(x_{n+1}))$$

With $x_n \in$ [a; b] the modes of an equally spaced grid of size (N)

To clarify interpretation from analysis, values related to each bays were grouping into three levels representing different degrees of anthropogenic pressure. Level 1 is only associated with LaB (lower anthropogenic pressure) and Level 3 only with LiB (higher anthropogenic pressure). The level 2 corresponds to the values found both in LiB and LaB, and thus represents a level of transition.

All statistical analysis were conducted using the Matlab statistical software package.

3. Results

For the whole 2002–2013 period, the copepod community was characterized in both bays by a major contribution of the Oithonidae family, the other families being poorly represented (Fig. 3). This was especially true for LiB where the Oithonidae remained the main contributor to total zooplankton abundance through all seasons with higher values during autumn (87%) and lower ones during spring (72%). The other families were under-represented in the total abundance in a steady way through seasons ($<3\%$ for the Paracalanidae, the Oncaeidae and the Centropagidae, and around 8% for the other copepod families), except for the Acartiidae which showed relative abundance close to those displayed in LaB. In LaB, the family's contributions to total copepod abundance exhibited important seasonal variations, particularly for the Oithonidae which represented between 26% and up to 67% of the copepod total mean abundance in winter and summer respectively (46% for spring and autumn). The Paracalanidae, Acartiidae and Oncaeidae families were well represented during winter (13%, 6% and 10% respectively), spring (9%, 10% and 5%) and to a lesser extent during autumn (7%, 6% and 2%). At the exception of spring, the Centropagidae family was the family the less contributing to the total copepod abundance (between 0.3% and 1% during winter, summer and autumn). In general the families, except the Oithonidae and the Acartidae, had a much higher contribution to the total copepod abundance in LaB compared to LiB, being between 23% (summer) and 44% (winter).

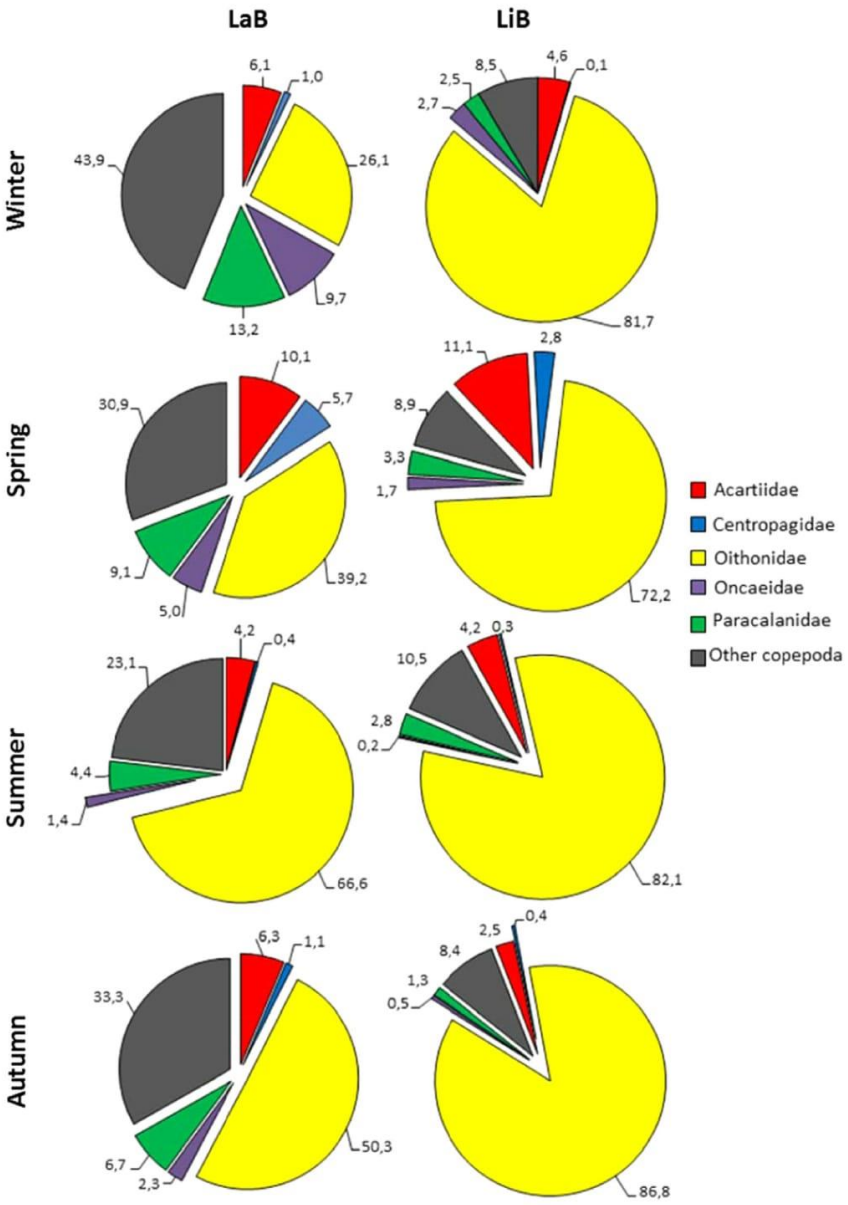


Fig. 3. Copepod families' relative abundances in total copepod abundance for LaB (left) and LiB (right) for each season and expressed in percentages.

The results from the Mann–Whitney *U* test are summarized in Table 1. Concerning abundances of copepod families in the two bays according to season (Table 1a), the Oithonidae exhibited high differences for all seasons. The Acartiidae abundances also showed differences between the two bays especially during summer and fall (p-value < 0.01) and during winter (p-value < 0.05) (not during spring where p-value > 0.05). Except for the Paracalanidae during summer (p-value < 0.05), the abundances of the three other families, the Paracalanidae, the Centropagidae and the Oncaeidae, were not significantly different between the two sites.

Among the 6 indicators considered (5 copepod ratios and Piélou's evenness index), only 4 exhibited high significant differences between the two bays for at least one season (p-value < 0.01) (Table 1b). Among them the Oithonidae indicator and the Piélou's evenness index exhibited differences at a high significant level for all seasons (p-value < 0.01). The Oncaeidae indicator exhibited significant differences for winter and the Paracalanidae one for winter, spring and summer (p-value < 0.01 except during spring where p-value < 0.05). Estimation of the probability density function showed a better discrimination between both bays for the Oncaeidae (ROR covering 15% and 14% of the LaB and LiB distribution respectively), the Piélou's evenness index (with 7% and 15% of LaB and LiB respectively) and particularly for the Oithonidae which exhibited none overlap between the two distributions within the ROR (Fig. 4). The indicators selected for spring were characterized by a large ROR coverage. The Oithonidae one

Table 1
P-values from the Mann–Whitney *U*-test for copepods families abundances (a) and for the relative abundances and indices (b) for each season. Bold value and stars indicate a rejection of the null hypothesis at 5% and 1% (respectively indicated as * and **).

a)	Acartiidae	Centropagidae	Oithonidae	Oncaeidae	Paracalanidae
Winter	**0.01***	0.32	**4.64E-10****	0.15	0.66
Spring	0.11	0.40	**2E-5****	0.34	0.48
Summer	**6.27E-3****	0.57	**2.62E-07****	0.33	**0.04***
Autumn	**6.78E-3****	0.31	**9.64E-11****	0.67	0.62

b)	Acartiidae	Centropagidae	Oithonidae	Oncaeidae	Paracalanidae	Pielou's Evenness
Winter	0.41	0.24	**4.07E-11****	**9E-4****	**6E-3****	**4.22E-09****
Spring	0.80	0.88	**2.66E-07****	0.14	**0.03***	**3.34E-06****
Summer	0.92	0.63	**8.74E-5****	0.20	0.45	**6.03E-4****
Autumn	0.28	0.71	**3.79E-06****	0.92	**7.29E-3****	**5.01E-10****

described the lowest values of ROR coverage (28% and 39% for LaB and LiB respectively). The two other indicators, the Paracalanidae one and the Piélou's evenness index, showed a ROR mean coverage of 50% of the distribution for LaB, and of 57% and 36% respectively for LiB. For summer, the two selected indicators also showed large ROR, with a respective ROR coverage of 41% and 65% of the distribution for the Oithonidae and of 68% and 50% of the distribution for the Piélou's evenness index for LaB and LiB. During autumn, all the indicators selected exhibited a good discrimination especially for the Oithonidae indicators and the Piélou's evenness index. Their type II errors were low for all seasons with a percentage of overlap less than 16% for each distribution. The Paracalanidae indicator exhibited a larger overlapping region representing respectively 21% and 22% of its LaB and LiB distribution.

The threshold ratios for the proposed indicators are presented in Fig. 5. Two groups of indicators related to these thresholds are represented: the ones for which the highest level of anthropogenic pressure (level 3) is represented by the highest values (the Oithonidae indicator) and the ones for which this level is represented by the lowest values (the Oncaeidae and the Paracalanidae indicators and the Piélou's evenness index). The values defining the limits of level 2, the transition level, are thus defining is the system is within level 1 or level 3. For the Oithonidae indicator, the lower values of level 2 ranged between 42.4 and 76.9 (spring and autumn) and the higher ones between 64.3 and 89.3 (winter and summer). For the Oncaeidae indicator in winter, level 2 is bounded between 5.1 and 14.1. For the Paracalanidae indicator, the lower bounds of level 2 ranged between 1.5 and 2.2 (winter and spring) and the higher bounds between 3.9 and 12.1 (autumn and spring). Finally, for the Piélou's evenness index, the lower limit of level 2 ranged between 0.23 and 0.5 (summer and winter) and between 0.41 and 0.64 (autumn and spring) for the upper limit.

4. Discussion

4.1. Relevant zooplankton indicators

The copepod composition described in the two Toulon bays, characterized by a dominance of Oithonidae, and a small representation of Calanoids, including Acartiidae and Paracalanidae, is characteristic of the zooplankton annual composition found in previous studies in this area (Jamet et al., 2001; Jamet et al., 2005; Rossi and Jamet, 2009). Investigations on zooplankton community in relation to anthropogenic pressure, more specifically to pollution, have been previously run in the Mediterranean (Arfi et al., 1981; Kršinić et al., 2007; Siokou-Frangou and Papathanassiou, 1991; Uriarte and Villate, 2005). In these studies the focus was made at the species level, not the family one, and different species have been shown to present affinity with perturbed systems, particularly the species *Acartia clausi,* belonging to the Acartiidae. The Acartiidae group was not the dominant copepod group in the present study and did not show any significant difference according to the degree of anthropogenic pressure. The underrepresentation of the Acartiidae might be linked to the fact that a mesh size net of 90 μm was used while zooplankton is traditionally sampled with a 200 μm mesh size net such as in the studies mentioned. Use of a smaller mesh-size allowed to reveal the strong dominance of Oithonidae, more adequately sampled, and to minimize the presence of the Acartidae. Indeed, the Acartiidae family did not reveal to be a good indicator since this group was quantitatively more important in LiB than in Lab (data not shown), in accordance with a higher total abundance of copepods in LiB, but its relative abundance in the total copepod was the same between the two bays. This indicates that the relative abundance of this group was not influenced by anthropogenic pressure in the Toulon bay.

The Oithonidae was the zooplankton family discriminating the most the two bays, its abundance being much higher in LiB than LaB, as well for its relative abundance on total copepod abundance. This indicates that the Oithonidae seems to be a family with higher affinity with anthropized marine systems and as such, is a potential good indicator of anthropization. While some studies have linked the presence of some Oithonidae species to a small degree of pollution (Etilé et al., 2009; Gubanova and Altukhov, 2007; Webber et al., 2005), other studies from the 70s and 80s from the Marseille area, close to Toulon, have focused on the link between urban pollution and zooplankton communities differences, and have shown the higher quantitative presence of Oithonidae species in relation to a high degree of anthropization (Arfi and Pagano, 1987; Arfi et al., 1981; Champalbert and Patriti, 1982; Patriti, 1972). This was shown despite the fact that they use a mesh size of 200 μm, thus clearly demonstrating the importance of the Oithonidae species at those locations. Higher abundances of Oithonidae in more anthropized areas have also been put in evidence in a gulf in Greece (where they also conducted a simultaneous sampling in two differently polluted areas) and in an Ivory coast lagoon (Arfi and Pagano, 1987; Moraitou-Apostolopoulou, 1976). In nearly all of these studies, one specific species of Oithonidae was actually associated with a high degree of pollution: *Oithona nana.* This species has been defined as an euryoecious species such as *A. clausi*. In the Toulon bay, *O. nana* is the species which actually largely dominates the Oithonidae family all year through with its abundance being much higher in LiB than in LaB (Jamet et al., 2001; Rossi and Jamet, 2009). The present study thus shows that the Oithonidae relative abundance, and more particularly the one of the species *O. nana,* could be used as an indicator of anthropogenic pollution. Higher amount of *O. nana* in areas with a higher anthropized pressure suggest a higher adaptation of this species that can be partly explained by its feeding behavior. It

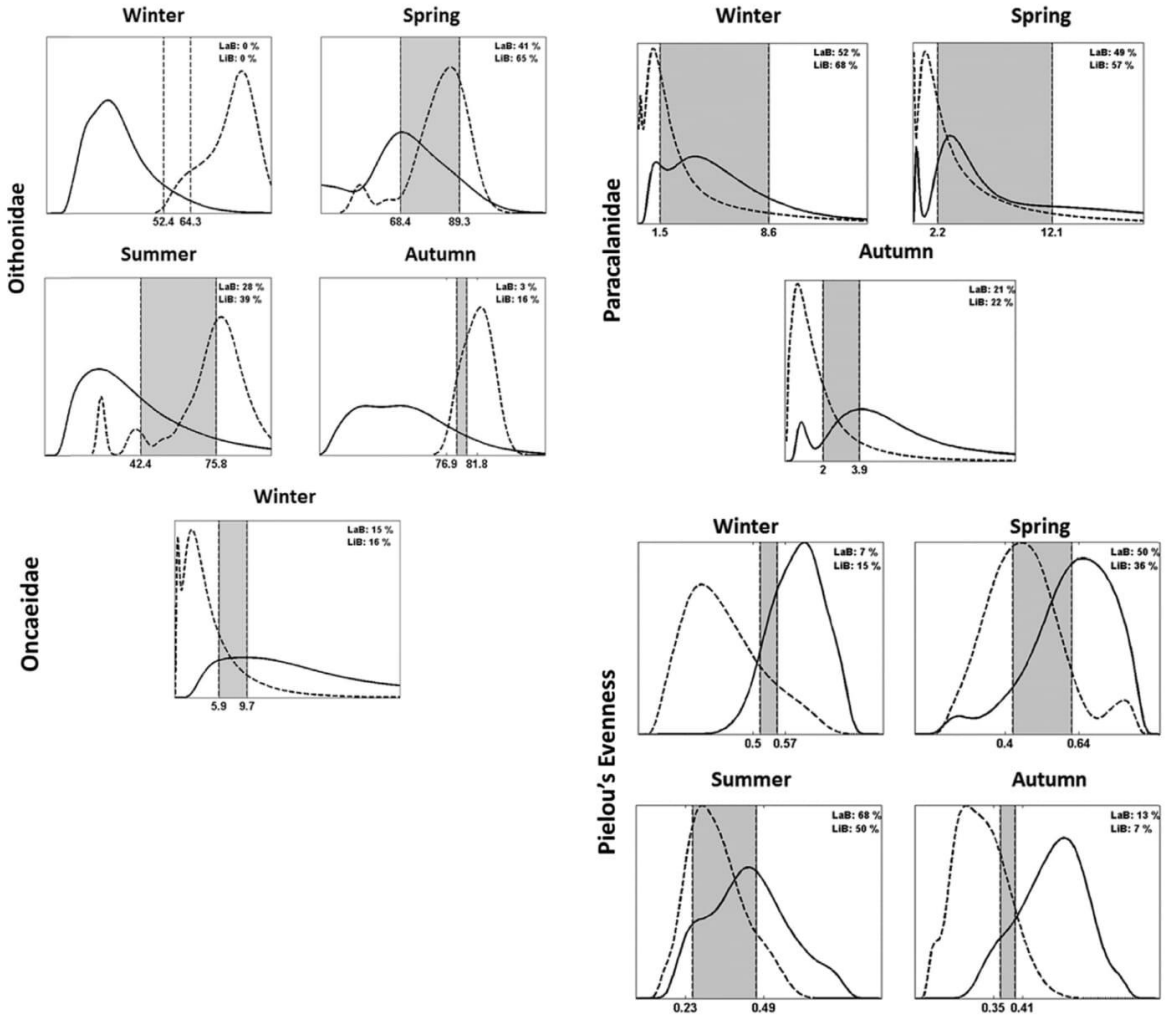


Fig. 4. Estimated density probability for each selected indicators for LiB (dashed line) and LaB (full line) distributions and for the seasons of relevance. Vertical dotted lines represent the thresholds ($\alpha = 10\%$) from both unilateral test and the gray area represents the Reduced Overlapping Region (ROR). type II error related to each distribution is indicated on the top right of each chart.

has been indeed reported to be more flexible in its diet compared to other copepods, thus able to adapt to a wide range of food resources (Lampitt and Gamble, 1982; Moraitou-Apostolopoulou, 1976; Rekik et al., 2012). The shorter life cycle and higher reproduction rate of this small species compared to larger copepods (Gallienne and Robins, 2001) could also partly explain its higher success to adapt to new conditions. Better knowledge of the physiology of this specific species could help to understand its higher adaptation potential and to which degree it is actually able to cope with anthropogenic pressures.

Despite their weak contribution to total copepod abundance, the Paracalanidae and Oncaeidae families showed significant differences in their relative abundances between the two bays for some specific season (during winter for the Oncaeidae and during winter, spring and autumn for the Paracalanidae). Thus they might be considered as indicators of anthropogenic pressure but only for the season specified. Previous pollution impact studies from the Mediterranean showed really different observations for the Paracalanidae type: not influenced by the degree of pollution (Moraitou-Apostolopoulou, 1976), moderately tolerant to pollution (Arfi et al., 1981; Champalbert and Patriti, 1982), associated with the most polluted areas (Arfi and Pagano, 1987) and inversely associated with the less polluted stations (Patriti, 1972). The potential of this species as an indicator should be then considered with caution and more studies should investigate its response to anthropogenic pressure. The Piélou's evenness index seems to be more reliable as an indicator for the whole year through. It followed the trend of the dominant families, and thus reflects the large disparity in the Oithonidae contribution between LaB and LiB. This shows that this type of index can be used in this specific case, where a family relative abundance dominates and is relevant as an indicator. Its use for other cases would require further testing.

4.2. Operational use of the proposed indicators, limits of applicability and future development needed

The application of a simple but robust statistical methodology enabled the characterization of the level of anthropization for the selected indicators into three categories. It is important to

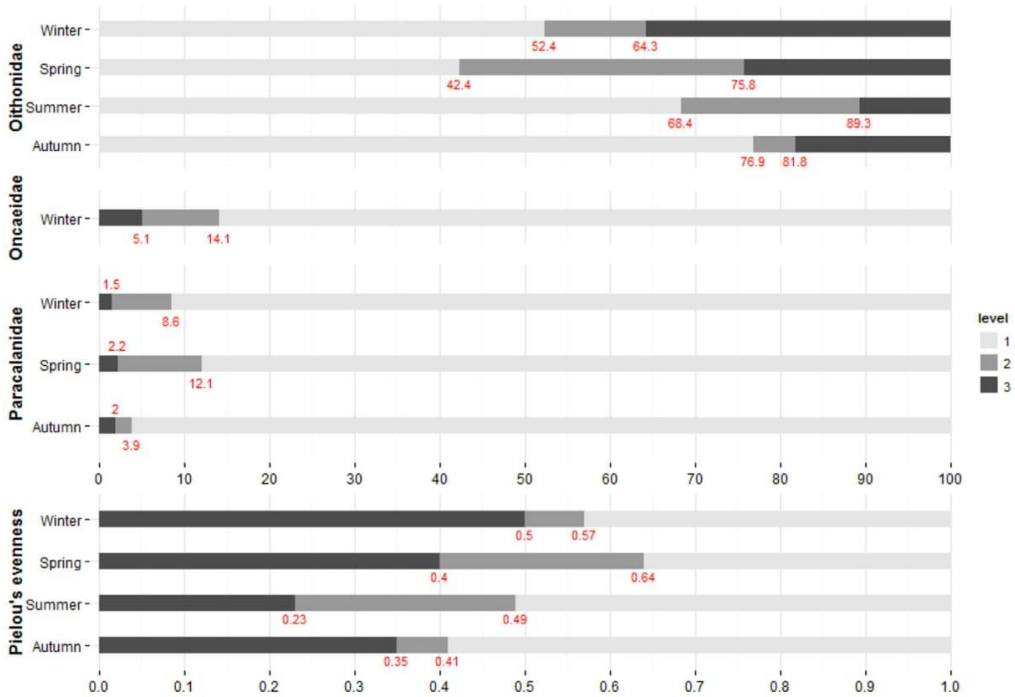


Fig. 5. Summary of the proposed thresholds to assess the level of anthropogenic pressure for each selected indicator and for the seasons of relevance. Three levels are defined: level 1 corresponding to LaB distribution (lower anthropogenic pressure), level 2 being the transition state and level 3 corresponding to LiB distribution (higher anthropogenic pressure). The values in red are the thresholds values defining the different levels.

highlight that in the frame of investigation for tools allowing to characterize level limits between different states, many approaches from other fields have been developed and are fully operational. The method we used, considering the ROR area, particularly fitted the study case. It is commonly used for a long time in the medical field when the results from a disease test need to be characterized. When these results fall within the overlap distribution area particularly, being then whether false positive or false negative, the choice into one of these categories will have potential important consequences for the later treatment (Carpenter and Coustan, 1982; McCane et al., 1994). As such, and based on this robust methodology, a simple visual figure of the total range of values for each indicator and their correspondence level (as Fig. 5) for the Toulon bays allows a stakeholder in charge of marine management to rapidly level the monitored indicators and to which extent he can use them (particular season, particular taxon). Since LiB represents an ecosystem more anthropized than LaB, the goal of a stakeholder should be to maintain its indicators level as much as possible in level 1 (corresponding to LaB). For the values already in the LiB state, this will not be possible unless restoration actions are taken. However, restoration of a system does not necessarily implies that the system will return to Level 1 type of zooplankton community (Scheffer et al., 2001). Mesocosms studies testing pollution pressures on zooplankton community shifts could be useful to better understand which parameters drives these shifts and to which extent they occur. The values falling within the transition level are the ones which would actually require the highest attention for environmental management. Indeed, when the indicator of concern is falling within this zone, it indicates that the system (if in LiB) is getting more anthropized and potentially turning to level 3. It is thus for this level that management actions will be potentially the most efficient in term of “restoration”. Testing management actions by decreasing the pollution level is the best way to assess in which way the system will change according to zooplankton composition, and if it will return to level 1. A further step needed that would improve the use of these indicators is to characterize the anthropogenic pressures of the bays. Knowledge about which specific main pollutants and their related amounts actually correspond to the different levels of anthropogenic pressure presented here will allow to know where management actions needs to be taken. It will also render the indicators potentially more usable in other areas, since the level of anthropization could be then compared.

We acknowledge that the selected indicators have to be considered first as local ones, being created for the potential management of the Toulon bay, and might not be applicable to other areas. The zooplankton composition in the Toulon Bay is indeed different from the one described in other eutrophic coastal sites of the Mediterranean (Arfi et al., 1981; Mazzocchi and d'Alcalà, 1995; Siokou-Frangou and Papathanassiou, 1991) and from the generally zooplankton dominance in other seas (Osore et al., 2003; Uriarte and Villate, 2005). However, most zooplankton studies based their sampling on the use of the common 200 μm mesh size net (Raybaud et al., 2011; Sameoto et al., 2000) which is known to significantly under-sample the families showing the highest interest in our study, the Oithonidae and the Oncaeidae to a less extent (Gallienne and Robins, 2001). This can explain why the Oithonidae did not appear as important as in the present study for those investigations. Despite this under-representation, many of these studies from the Mediterranean found a link between a high level of anthropization and a high abundance of Oithonidae as mentioned previously. In Arfi and Pagano (1987) they characterized the zooplankton communities' shift due to anthropization in an urban area under marine influence from marine to lagoonal state, the latest state being particularly characterized by the Oithonidae presence. A higher level of anthropization even leaded

to a community shift toward the dominance of smaller organisms such as rotifers. This shows that higher anthropization pressure can even lead to more drastic changes in the zooplankton composition which can have large impacts on the trophic structure of the system but also on the carbon and nutrient fluxes and recycling processes. Similarities with other areas in the Mediterranean but also with the study from the Ivory Coast indicates that the Oithonidae indicator would be more applicable to other anthropized coastal marine areas than first though. One limit of application of these indicators comes from the use of different mesh size sampling nets, but a conversion factor could be eventually used. It also shows that for really coastal anthropized sites of the Mediterranean, a mesh size net of 90 μm should be rather used than the common 200 μm one in the frame of the good environmental state monitoring for the MSFD. The fact that the indicators are based on relative abundances rather than abundances of zooplankton is also an important point to consider since really high disparity in abundances exist from one site to another (Berline et al., 2012). A last important issue raised by this study is the level of taxonomy to be considered for zooplankton indicators. Indeed, the goal was to group at a higher level than the species one for a larger applicability of the indicators, and the families being chosen were representative of the north western Mediterranean ecosystem (Razouls et al., 2005–2015). However, the indicator great potential based on one family which is dominated by one specific species challenges this choice. The level to be considered should perhaps rather be the species than the family one. Further investigations taking into consideration both the families of interest and the species level should be run for coastal areas in relation to different anthropogenic pressure level testing. It is really important to make advancement in this field since zooplankton indicators need to be rapidly defined for the MSFD and its monitoring program, which is already building, and so is the definition of the level of taxonomy to follow.

Acknowledgments

The authors would like to thank S. Richard for her work on copepods determination as well as Mary F. (iSTeP laboratory) for her technical support. Nerini D. is also acknowledged for useful comments on the statistical analysis part. Financial support was provided by PhD grant from "Fond Européen de Développement Régional" (FEDER) and Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) region in partnership with the Marine National Park of Port-Cros.

This work was also supported by the French Ministery for Ecology, Sustainable Development and Energy (MEDDE) and the French National Centre for Scientific Research (CNRS-INEE).

References

Arfi, R., Champalbert, G., Patriti, G., 1981. Système planctonique et pollution urbaine : un aspect des populations zooplanctoniques. Mar. Biol. 61, 133–141. http://dx.doi.org/10.1007/BF00386652.

Arfi, R., Pagano, M., 1987. Communautés Zooplanctoniques dans une lagune tropicale (La lagune d'Ebrié, Côte d'Ivoire): variations spatio-temporelles. Hydrobiol. Trop. 20, 21–35.

Bandeira, B., Jamet, J.-L., Jamet, D., Ginoux, J.-M., 2013. Mathematical convergences of biodiversity indices. Ecol. Indic. 29, 522–528. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.028.

Banse, K., 1995. Zooplankton: pivotal role in the control of ocean production. ICES J. Mar. Sci. . http://dx.doi.org/10.1016/1054-3139(95)80043-3

Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S., Reid, P.C., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. Nature 426, 661–664.

Beaugrand, G., Edwards, M., Legendre, L., 2010. Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 107, 10120–10124. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0913855107.

Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.D., 2015. Identifying copepod functional groups from species functional traits. J. Plankton Res. 0, 1–8. http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbv096.

Berline, L., Siokou-Frangou, I., Marasović, I., Vidjak, O., Fernández de Puelles, M.L., Mazzocchi, M.G., Gorsky, G., 2012. Intercomparison of six Mediterranean zooplankton time series. Prog. Oceanogr. 97–100, 76–91. http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2011.11.011.

Borja, A., Elliott, M., Carstensen, J., Heiskanen, A.-S., van de Bund, W., 2010. Marine management – towards an integrated implementation of the European Marine Strategy Framework and the Water Framework Directives. Mar. Pollut. Bull. 60, 2175–2186. http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.09.026.

Brander, K., 2010. Impacts of climate change on fisheries. J. Mar. Syst. 79, 389–402. http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.015.

Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Buckley, L.B., Moore, P., Poloczanska, E.S., Brander, K. M., Brown, C., Bruno, J.F., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Holding, J., Kappel, C.V., Kiessling, W., O'Connor, M.I., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Schwing, F.B., Sydeman, W.J., Richardson, A.J., 2011. The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. Science 334, 652–655. http://dx.doi.org/10.1126/science.1210288.

Champalbert, G., Patriti, G., 1982. Impact de la pollution sur les communautes zooplanctoniques dans la zone d'epandage de l'emissaire urbain de Marseille. Distribution 27, 17–27.

Carneiro, F.M., Nabout, J.C., Vieira, L.C.G., Lodi, S., Bini, L.M., 2013. Higher taxa predict plankton beta-diversity patterns across an eutrophication gradient. Nat. Conservaçao. 11, 43–47. http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2013.006.

Carpenter, M.W., Coustan, D.R., 1982. Criteria for screening tests for gestational diabetes. Am. J. Obstet. Gynecol. 144 (7), 768–773.

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froglia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. PLoS One 5. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0011842.

Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi, P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., Bonsang, B., Bouloubassi, I., Brunet, C., Cadiou, J.-F., Carlotti, F., Chami, M., Charmasson, S., Charrière, B., Dachs, J., Doxaran, D., Dutay, J.-C., Elbaz-Poulichet, F., Eléaume, M., Eyrolles, F., Fernandez, C., Fowler, S., Francour, P., Gaertner, J.C., Galzin, R., Gasparini, S., Ghiglione, J.-F., Gonzalez, J.-L., Goyet, C., Guidi, L., Guizien, K., Heimbürger, L.-E., Jacquet, S.H.M., Jeffrey, W.H., Joux, F., Le Hir, P., Leblanc, K., Lefèvre, D., Lejeusne, C., Lemé, R., Loÿe-Pilot, M.-D., Mallet, M., Méjanelle, L., Mélin, F., Mellon, C., Mérigot, B., Merle, P.-L., Migon, C., Miller, W.L., Mortier, L., Mostajir, B., Mousseau, L., Moutin, T., Para, J., Pérez, T., Petrenko, A., Poggiale, J.-C., Prieur, L., Pujo-Pay, M., Raimbault, P., Rees, a P., Ridame, C., Rontani, J.-F., Ruiz Pino, D., Sicre, M.A., Taillandier, V., Tamburini, C., Tanaka, T., Taupier-Letage, I., Tedetti, M., Testor, P., Thébault, H., Thouvenin, B., Touratier, F., Tronczynski, J., Ulses, C., Van Wambeke, F., Vantrepotte, V., Vaz, S., Verney, R., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. Prog. Oceanogr. 91, 97–166. http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003.

Einoder, L.D., 2009. A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. Fish. Res. 95, 6–13. http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.024.

Etilé, R.N.D., Kouassi, A.M., Aka, M.N.G., Pagano, M., N'Douba, V., Kouassi, N.J., 2009. Spatio-temporal variations of the zooplankton abundance and composition in a West African tropical coastal lagoon (Grand-Lahou, Côte d'Ivoire). Hydrobiologia 624, 171–189. http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9691-7.

Gallienne, C.P., Robins, D.B., 2001. Is Oithona the most important copepod in the world's oceans? J. Plankton Res. 23, 1421–1432. http://dx.doi.org/10.1093/plankt/23.12.1421.

Gubanova, A., Altukhov, D., 2007. Establishment of Oithona brevicornis Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea. Aquat. Invasions 2, 407–410. http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.10.

Jamet, J.L., Bogé, G., Richard, S., Geneys, C., Jamet, D., 2001. The zooplankton community in bays of Toulon area (northwest Mediterranean Sea, France). Hydrobiol. 457, 155–165.

Jamet, J.L., Jean, N., Bogé, G., Richard, S., Jamet, D., 2005. Plankton succession and assemblage structure in two neighbouring littoral ecosystems in the northwest Mediterranean Sea. Mar. Freshwater Res. 56, 69–83.

Kršinić, F., Bojanić, D., Precali, R., Kraus, R., 2007. Quantitative variability of the copepod assemblages in the northern Adriatic Sea from 1993 to 1997. Estuar. Coast. Shelf S 74, 528–538. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2007.05.036.

Lampitt, R.S., Gamble, J.C., 1982. Diet and respiration of the small planktonic marine copepod Oithona nana. Mar. Biol. 66, 185–190. http://dx.doi.org/10.1007/BF00397192.

Lankov, a, Ojaveer, H., Simm, M., Põllupüü, M., Möllmann, C., 2010. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): the importance of changes in the zooplankton community. J. Fish Biol. 77, 2268–2284. http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x.

Legendre, L., 2005. Integrating functional diversity, food web processes, and biogeochemical carbon fluxes into a conceptual approach for modeling the upper ocean in a high-CO2 world. J. Geophys. Res. 110, C09S17. http://dx.doi.org/10.1029/2004JC002530.

Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Elsevier Science, B.V., Amsterdam.
Litchman, E., Ohman, M.D., Kiorboe, T., 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. J. Plankton Res. 35, 473–484. http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbt019.
Mazzocchi, M.G., d'Alcalà, M.R., 1995. Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. ICES J. Mar. Sci. : J. du Conseil 52, 679–691.
Mazzocchi, M.G., Christou, E.D., Capua, I. Di, Fernández de Puelles, M., Fonda-Umani, S., Molinero, J.C., Siokou-Frangou, I., 2007. Temporal variability of Centropages typicus in the Mediterranean Sea over seasonal-to-decadal scales. Prog. Oceanogr. 72, 214–232. http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.004.
Mazzocchi, M.G., Licandro, P., Dubroca, L., Di Capua, I., Saggiomo, V., 2011. Zooplankton associations in a Mediterranean long-term time-series. J. Plankton. Res. 33, 1163–1181. http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbr017.
McCane, D.R., Hanson, R.L., Charles, M.A., Jacobsson, L.T.H., Pettitt, D.D., Bennett, P. H., 1994. Comparison of tests for glycated haemoglobin and fasting and two hour plasma glucose concentrations as diagnostic methods for diabetes. Br. Med. J. l 308, 1323–1328.
Moraitou-Apostolopoulou, M., 1976. Étude comparative du zooplancton superficiel (0–100 cm) à un zone hautement polluée et une autre relativement propre (golfe Saronique-Grèce). Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer Medit. 23, 59–60.
Niemi, G.J., McDonald, M.E., 2004. Application of ecological indicators. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35, 89–111. http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130132.
Omori, M., Van Der Spoel, S., Norman, C.P., 1994. Impact of human activities on pelagic biogeography. Prog. Oceanog. 34, 211–219.
Osore, M., Fiers, F., Daro, M.H., 2003. Copepod composition, abundance and diversity in Makupa Creek, Mombasa, Kenya. Western Indian Ocean J. Mar. Sci. 2, 65–73.
Patriti, G., 1972. Etude préliminaire des effets de la pollution globale sur le peuplement planctonique des ports Nord de Marseille. Mar. Biol. 12, 300–308.
Perry, R., Batchelder, H., Mackas, D., Chiba, S., Durbin, E., Greve, W., Verheye, H., 2004. Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: issues and opportunities. ICES J. Mar. Sci. 61, 445–456. http://dx.doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.022.
Pougnet, F., Schäfer, J., Dutruch, L., Garnier, C., Tessier, E., Dang, D.H., Lanceleur, L., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Blanc, G., 2014. Sources and historical record of tin and butyl-tin species in a Mediterranean bay (Toulon Bay, France). Environ. Sci. Pollut. Res. 21, 6640–6651. http://dx.doi.org/10.1007/s11356-014-2576-6.
Raybaud, V., Heroin, D., Raud, T., Brylinski, J.-M, Stemmann, L., Sautour, B., 2011. Census and analysis of zooplankton metadata of the French coasts since 1955. JORD 4, 11–37.
Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J. et Desreumaux, N., 2005–2015. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Available at ⟨http://copepodes.obs-banyuls.fr/en⟩.
Rekik, A., Drira, Z., Guermazi, W., Elloumi, J., Maalej, S., Aleya, L., Ayadi, H., 2012. Impacts of an uncontrolled phosphogypsum dumpsite on summer distribution of phytoplankton, copepods and ciliates in relation to abiotic variables along the near-shore of the southwestern Mediterranean coast. Mar. Pollut. Bull. 64, 336–346. http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.11.005.
Richard, S., Jamet, J., 2001. An unusual distribution of Oithona nana GIESBRECHT (1892) (Crustacea : Cyclopoida) in a Bay : the case of Toulon Bay (France, Mediterranean Sea). J. Coast. Res. 17, 957–963.
Richardson, A.J., 2008. In hot water : zooplankton and climate change. ICES. J. Mar. Sci. 65, 279–295.
Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.-C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M. C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine ecosystem health: case studies of indicators using direct observations and modelling methods. Ecol. Indic. 24, 353–365. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.001.
Rossi, N., Jamet, J.L., 2008. In situ heavy metals (copper, lead and cadmium) in different plankton compartments and suspended particulate matter in two coupled Mediterranean coastal ecosystems (Toulon Bay, France). Mar. Pollut. Bull. 56, 1862–1870.
Rossi, N., Jamet, J.L., 2009. Structure and succession of plankton communities in two Mediterranean Neighbouring coastal ecosystems (Toulon Bays, France). New oceanography research development. Nova Sci. Publ. 11, 1–14.
Sameoto, D., Wiebe., P.H., Runge, J., Postel, L., Dunn, J., Miller, C., Coombs, S., 2000. Collecting zooplankton. In: Harris, R.P., Wiebe, P.H., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (Eds.), ICES Zooplankton Methodology Manual. Academic Press, San Diego 684 pp.
Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature 413, 591–596.
Silverman, B.,W., 1986. Density Estimation for Statistics and Data Analysis. Monographs on Statistics and Applied Probability. Chapman and Hall, London.
Siokou-Frangou, I., Papathanassiou, E., 1991. Differentiation of zooplankton populations in a polluted area. Mar. Ecol. Prog. Ser. 76, 41–51.
Tessier, E., Garnier, C., Mullot, J.-U., Lenoble, V., Arnaud, M., Raynaud, M., Mounier, S., 2011. Study of the spatial and historical distribution of sediment inorganic contamination in the Toulon bay (France). Mar. Pollut. Bull. 62, 2075–2086. http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.07.022.
Tett, P., Carreira, C., Mills, D.K., Leeuwen, S., Van, S., Foden, J., Bresnan, E., Gowen, R. J., 2008. Use of a phytoplankton community index to assess the health of coastal waters. ICES. J. Mar. Sci. 65, 1475–1482.
Urabe, J., Elser, J.J., Kyle, M., Yoshida, T., Sekino, T., Kawabata, Z., 2002. Herbivorous animals can mitigate unfavourable ratios of energy and material supplies by enhancing nutrient recycling. Ecol. Lett. 5, 177–185. http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00303.x.
Uriarte, I., Villate, F., 2005. Effects of pollution on zooplankton abundance and distribution in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay). Mar. Pollut. Bull. 49, 220–228. http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.02.010.
Van De Waal, D.B., Verschoor, A.M., Verspagen, J.M.H., Van, E., Donk, E. Van, 2010. Climate-driven changes in the ecological stoichiometry pf aquatic ecosystems. Front. Ecol. Environ. 8, 145–152.
Webber, M., Edwards-Myers, E., Campbell, C., Webber, D., 2005. Phytoplankton and zooplankton as indicators of water quality in Discovery Bay, Jamaica. Hydrobiologia 545, 177–193. http://dx.doi.org/10.1007/s10750-005-2676-x.

Chapitre VI

et perspectives

Conclusions

Les travaux engagés dans cette thèse, s'inscrivent dans l'étude et la compréhension de l'évolution interannuelle des systèmes planctoniques de milieux côtiers anthropisés. Ces derniers ont permis d'apporter des éléments de réponse relatifs à l'évolution du plancton soumis à différents types de perturbations.

Evolution des communautés micro-phyto- et zooplanctoniques au sein d'une zone côtière anthropisée de Méditerranée nord-occidentale sur la période 2005-2013.

Les travaux présentés dans le **chapitre III** ont permis de souligner une tendance interannuelle de l'évolution du phytoplancton sur la période 2005-2013. Ainsi, les résultats obtenus font état de deux périodes principales se distinguant par des changements abrupts dans l'intensité des floraisons printanières observées au sein de la LaB en concomitance avec des changements de la salinité et des précipitations locales. Une distinction concernant les périodes 2005-2008 et 2009-2013 a pu également être identifiée au sein des stations SOMLIT de Marseille et de Villefranche-sur-mer à travers une modification de l'intensité de la production primaire printanière. Ainsi, les printemps de 2005-2008 ont bénéficié de floraisons phytoplanctoniques relativement plus importantes par rapport à celles de la période 2009-2013. Ces observations ont été concordantes avec des observations effectuées en mer Ligure qui ont montré d'importantes biomasses phytoplanctoniques durant les années 2005 et 2006 (Marty & Chiavérini, 2010). Cette congruence suppose dès lors une dynamique interannuelle commune des régions nord du bassin Ligure. Toutefois, cette tendance moyenne ne s'avère pas pour autant pleinement homogène au sein des trois sites. Ainsi, l'impact de mécanismes locaux (vents, impact du Rhône etc…) a été suspecté d'être à l'origine d'anomalies de biomasse phytoplanctonique observées durant certaines années dans les stations « SOFCOM » (2010) et au « Point B » de Villefranche-sur-mer (2005 et 2013). Pour sa part, le signal du zooplancton provenant de l'abondance zooplanctonique totale n'a pas dévoilé de dynamique commune avec cette variabilité des blooms phytoplanctoniques printaniers au sein de la LaB de Toulon.

Comment se caractérisent les modifications sur la structure des communautés et sur les interactions trophiques entre ces deux compartiments biologiques?

Par-delà une modification dans l'intensité des blooms printaniers, les résultats du **chapitre IV** ont révélé deux modifications importantes et brutales des communautés phytoplanctoniques intervenant en début de 2009 et début 2012, correspondant aux changements de régime des précipitations et de la salinité observés dans le **chapitre III**. Du point de vue des communautés, le premier changement a été caractérisé par une quasi-disparition des diatomées coloniales et une recrudescence des communautés de Dinophycées dont certaines espèces sont reconnues pour leur toxicité. Le second changement a été caractérisé par une réaugmentation de communautés de diatomées, sans impacter de manière significative les Dinophycées.

Ces changements de communautés ont également dévoilé une modification de la structure en taille du phytoplancton au profit des grandes classes de taille pour les Dinophycées et des petites classes pour les diatomées. Cette évolution contraire des deux principaux groupes composant le micro-phytoplancton (diatomées et Dinophycées), met en exergue les différences de stratégies de vie inhérentes à ces groupes. La sensibilité des diatomées à la disponibilité en nutriments, soulignée dans de nombreux travaux et leur efficacité à proliférer au sein de milieux mésotrophes s'oppose à la tolérance aux stress trophiques des Dinophycées incluant leur aptitude à la mixotrophie.

Les avancées de l'écologie fonctionnelle en limnologie ont permis d'introduire l'utilisation de groupes fonctionnels phytoplanctoniques basés sur la morphologie des organismes (Morphology Based Functional Groups ; « MBFG ») (Kruk *et al*., 2010 ; Kruk *et al*., 2011 ; Kruk & Segura, 2012). A l'instar des travaux initiés par Reynolds (2002) sur les groupes fonctionnels phytoplanctoniques reposant sur les dimensions cellulaires, les MBFGs regroupent les organismes indépendamment de leur affiliation taxonomique (Kruk *et al*., 2010), mais en prenant en compte différents types de traits tel que la présence/absence de flagelles, de mucilage, ou encore la forme des colonies (Figure VI.1).

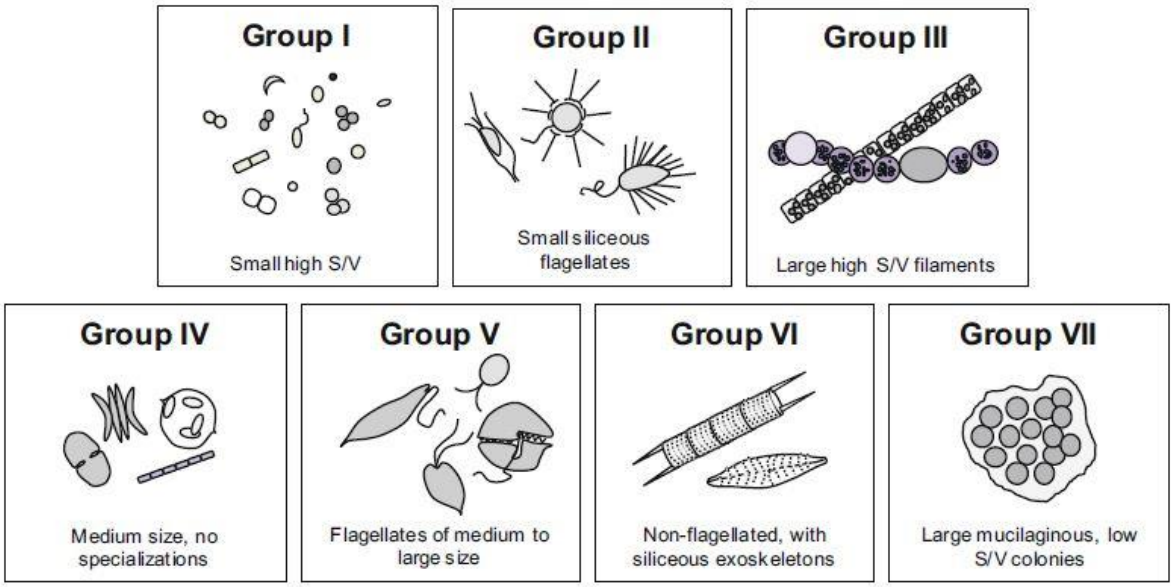


Figure VI.1 : Représentation schématique et description des traits propres à 7 MBFG, d'après Kruk & Segura, (2012).

Cette approche n'a, à notre connaissance, jamais été appliquée au plancton marin. Pourtant son aptitude à préciser la dynamique du phytoplanctonique a préalablement montré son efficacité en milieu lacustre (Rangel *et al*., 2016) ou concernant les macrophytes benthiques en milieu marin (Balata *et al*., 2011).

Ainsi en référence à nos travaux effectués sur l'évolution des communautés (Chapitre IV), le recours à ces MBFG, permettraient de tester cette approche pour la première fois sur des communautés planctoniques marines, et ainsi de mieux comprendre les causes des modifications observées au sein de ces communautés.

L'étude de l'abondance zooplanctonique, pour sa part, n'a pu fournir de cohérence avec la diminution des blooms phytoplanctoniques printaniers (**chapitre III**). Toutefois les investigations portées sur l'évolution des groupes fonctionnels zooplanctoniques au sein du **chapitre IV** a permis de nous éclairer sur la réponse de ce compartiment aux modifications de la nature de la production primaire. En particulier, deux motifs principaux ont été identifiés : le premier décrit la prolifération des organismes filtreurs et des ciliés tintinnidés durant les printemps caractérisés par d'intenses blooms printaniers, dominés par les grosses diatomées coloniales. Le second a pour sa part, associé les copépodes (nauplii et adultes) aux blooms de plus faibles envergures, dominés par les Dinophycées de grande taille. Ainsi, même si ces corrélations semblent désigner des préférences trophiques chez les différents groupes fonctionnels zooplanctoniques analysés, thèse supportée par d'autres travaux (par exemple : le paradoxe « diatomées-copépodes »), la causalité directe évoquée de ces relations peut être soumise à discussion. Par exemple, l'augmentation des grosses Dinophycées et des copépodes pourrait aussi résulter d'une origine commune comme l'augmentation des apports en matériel particulaire au sein de la rade provoqué par une intensification du ruissellement.

Par ailleurs, la vision partielle du système, induite par l'utilisation d'un seul filet couvrant qu'une gamme d'organisme limitée, n'a permis d'aborder que succinctement les questions relatives au contrôle des organismes méso- et macro- zooplanctoniques. Durant le printemps 2009, la présence d'une importante quantité de prédateurs gélatineux, associée à une faible abondance des copépodes, a suggéré la présence d'un contrôle de type « top-down », profitant par effet de cascade trophique aux communautés de petites diatomées.

En ce sens, l'usage en parallèle du filet WP2 d'une maille 200µm, dernièrement acquis par le laboratoire pourrait permettre d'obtenir un état des lieux plus exhaustif de ces classes de tailles zooplanctoniques et ainsi permettre de valider l'hypothèse du contrôle de la part de des classes de tailles supérieures du zooplancton. De même, la variabilité de traits écologiques et fonctionnels présents au sein du groupe des copépodes représente un enjeu dans la compréhension de la réponse de ce groupe fonctionnel majoritaire du zooplancton (Benedetti et al., 2015 ; Serranito et al., 2016). Ainsi, l'accent pourrait être mis sur la distinction entre les grands et les petits copépodes qui semblent présenter une différence en termes de stratégie de vie (Uye et al., 1994 ; Turner et al., 2004; Ben Ltaief et al., 2015).

Les principaux vecteurs de changements sur le long terme des communautés planctoniques côtières

Des travaux précédents ont présenté le rôle des mélanges verticaux prenant place au sein du bassin Ligure comme moteur de la dynamique interannuelle planctonique à travers une fertilisation des eaux de surface (Garcia-Comas *et al.*, 2010 ; Vandromme *et al.*, 2010). L'importance des conditions environnementales sèches durant les hivers ont ainsi été citées comme participant au déclenchement de ce type de mélange profond. Nos résultats, présentés au sein du **chapitre III,** ont affiché, en conformité avec ces hypothèses, un impact des conditions salées et sèches sur l'intensité des abondances printanières phytoplanctoniques. De plus, la congruence des modifications des communautés phytoplanctoniques observées au

sein du **chapitre IV**, avec les modifications du régime de salinité et des précipitations mises en évidence dans **le chapitre III,** suppose également un lien de causalité entre ces deux phénomènes. Par ailleurs, la relative homogénéité des tendances observées au sein des trois stations côtières semble supporter la thèse d'un moteur commun au déclenchement des blooms printaniers dans le bassin nord méditerranéen. Ainsi, ces résultats semblent supporter la thèse de l'impact d'un déficit en eau douce, lié à une une diminution des précipitations, sur l'intensification des mélanges verticaux au cours des années 2005-2008 (Marty & Chiaverini, 2010 ; Heimburger *et al*., 2013). De même, la recrudescence des petites diatomées à partir de 2012, associée à un nouvel affaiblissement de la pluviométrie, semble préciser le rôle des précipitations sur la mise en place de ces mélanges.
Toutefois, contrairement à ces travaux antérieurs, l'indépendance de la température de l'eau avec cette tendance observée au sein des trois sites suivis (« S_2», « SOFCOM », « Point B »), semble pour sa part indiquer une sensibilité de ce paramètre aux conditions locales. Allégation confirmée à travers la corrélation de cette dernière avec les anomalies de température de l'air observées sur la même période.

En outre, l'hypothèse du ralentissement des mélanges hivernaux permet d'expliquer cette disparition brutale des communautés de diatomées responsablent de blooms printaniers à partir de 2009. Cette hypothèse paraît, cependant, insuffisante pour expliquer la recrudescence d'espèces de Dinophycées de grande taille. Ces constats ont amené à considérer l'impact du ruissellement dans la modification de la composition stœchiométrique et dans les apports en matière organique, au bénéfice des organismes mixotrophes/hétérotrophes.

Dès lors, ces résultats suggèrent l'implication des précipitations (comme proxi des hivers doux) au sein de deux types de forçages : dans la réduction en place de mélanges hivernaux à méso-échelle, mais également dans l'initiation d'un processus d'eutrophisation en zone côtière, ayant chacun un effet sur la variabilité du phyto- et du zooplancton sur des échelles interannuelles.

Dans la perspective d'une diminution des précipitations moyennes dans les régions Méditerranéennes, couplée à une augmentation d'évènements pluviométriques intenses pour le prochain siècle, il s'avère plus que jamais indispensable d'identifier les mécanismes et la réponse des écosystèmes côtiers face à ce stress. En ce sens, la mise en œuvre d'une expérience reposant sur un suivi à haute fréquence de la composition en nutriments et du phytoplancton précédant et suivant un évènement de précipitation important au sein de la rade de Toulon, permettrait d'estimer la viabilité de cette hypothèse. De même que la pérennisation de ces séries temporelles semblent indispensable pour mieux appréhender les changements futurs.

Quel poids peut-on donner à l'anthropisation du milieu sur les modifications de communautés observées ?

Parallèlement à ces moteurs de changements du système plancton précédemment évoqués, la situation géographique des deux sites suivis en parallèle en rade de Toulon (S_1 et S_2), a fourni

un matériau de choix pour l'évaluation de l'impact de l'anthropisation du milieu sur les communautés.

Les résultats présentés dans le **chapitre V** ont ainsi montré qu'en dépit d'une abondance plus importante observée pour tous les groupes au sein du site le plus anthropisé (LiB), la composition du phytoplancton des deux sites est restée très semblable et a présenté une évolution interannuelle similaire. Il est toutefois possible d'observer une plus forte contribution des grosses Dinophycées au sein du site le plus anthropisé. De la même manière, l'ensemble des groupes taxonomiques zooplanctoniques suivis ont présenté des abondances plus importantes au sein du site le plus perturbé. Toutefois, à l'inverse du phytoplancton, d'importantes différences dans la composition des communautés zooplanctoniques ont été identifiées entre les deux sites. Cette différence dans la composition a pu être en grande partie reliée aux fortes abondances d'une espèce de copépode cyclopoïde *Oithona nana*. Cette espèce *O.nana* et plus globalement les petits copépodes font souvent l'objet de rapport concernant leur aptitude à supporter des perturbations importantes du milieu, liée entre autre à une omnivorie caractérisée par un large spectre de proies et à un faible taux de respiration (Gallienne & Robins, 2001).

Cette différence de réponse de ces deux compartiments biologiques semble souligner la capacité du zooplancton à amplifier de petites variations du système, lui allouant par conséquent, le caractère d'indicateur de la pression anthropique. Reposant sur ce constat, trois indicateurs reposant sur les abondances relatives de familles de copépodes (Oithonidae, Oncaeidae et Paracalanidae), plus un basé sur l'indice de régularité de Pielou (Evenness) de ces familles ont été proposés pour permettre d'estimer le degré d'anthropisation d'un milieu côtier (Serranito *et al.* 2016)

Toutefois la généralisation de tels indicateurs impliquent une phase de test au sein de différents types de systèmes côtiers considérés comme fortement et faiblement anthropisés, dans le but d'évaluer la pertinence de ces derniers. De même, conformément aux perspectives déjà évoquées précédemment, l'usage complémentaire d'un filet de maille supérieure, permettrait d'évaluer avec plus d'objectivité les stocks des grands copépodes dans l'optique d'une amélioration d'indicateurs nécessaires à une meilleure gestion du milieu côtier.

Références

Balata, D., Piazzi, L., Rindi, F., 2011. Testing a new classification of morphological functional groups of marine macroalgae for the detection of responses to stress. *Marine Biology* 158, 2459–2469. doi:10.1007/s00227-011-1747-y

Ben Ltaief, T., Drira, Z., Hannachi, I., Hassen, M.B., Hamza, A., Pagano, M., Ayadi, H., 2015. What are the factors leading to the success of small planktonic copepods in the Gulf of Gabes, Tunisia *? Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95, 747–761. doi:10.1017/s0025315414001507

Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.-D., 2015. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 0, 1–8. doi:10.1093/plankt/fbv096

García-Comas, C., Stemmann, L., Ibanez, F., Berline, L., Mazzocchi, M.G., Gasparini, S., Picheral, M., Gorsky, G., 2011. Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? *Journal of Marine Systems* 87, 216–226. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.04.003

Gallienne, C.P., Robins, D.B., 2001. Is Oithona the most Important Copepod in the World's Oceans. *Journal of plankton Research* 23, 1421–1432.

Heimbürger, L.-E., Lavigne, H., Migon, C., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Coppola, L., Miquel, J.-C., 2013. Temporal variability of vertical export flux at the DYFAMED time-series station (Northwestern Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography* 119, 59–67.

Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C.S., Scheffer, M., 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55, 614–627. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x

Kruk, C., Peeters, E., Van Nes, E.H., Huszar, V.L.M., Costa, L.S., Scheffer, M., 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography* 56, 110–118. doi:10.4319/lo.2011.56.1.0110

Kruk, C., Segura, A.M., 2012. The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia* 698, 191–202. doi:10.1007/s10750-012-1072-6

Marty, J.C., Chiavérini, J., 2010. Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences. *Biogeosciences* 7, 2117–2128. doi:10.5194/bg-7-2117-2010

Rangel, L.M., Soares, M.C.S., Paiva, R., Silva, L.H.S., 2016. Morphology-based functional groups as effective indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river–reservoir system. *Ecological Indicators* 64, 217–227. doi:10.1016/j.ecolind.2015.12.041

Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 417–428.

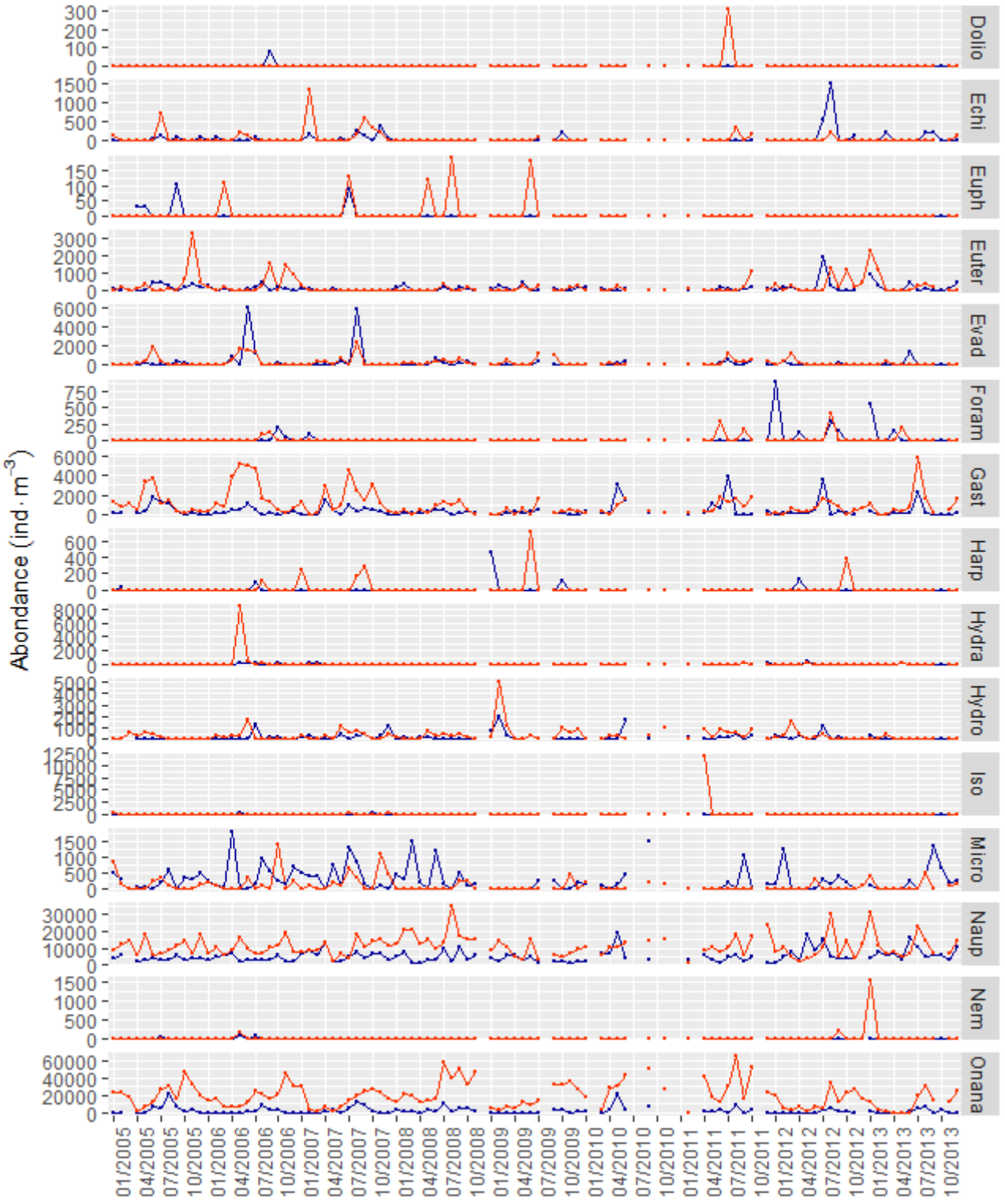
Serranito, B., Aubert, A., Stemmann, L., Rossi, N., Jamet, J.L., 2016. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series. *Continental Shelf Research*. doi:10.1016/j.csr.2016.01.016

Turner, J.T., 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoolological Studies* 43, 255–266.

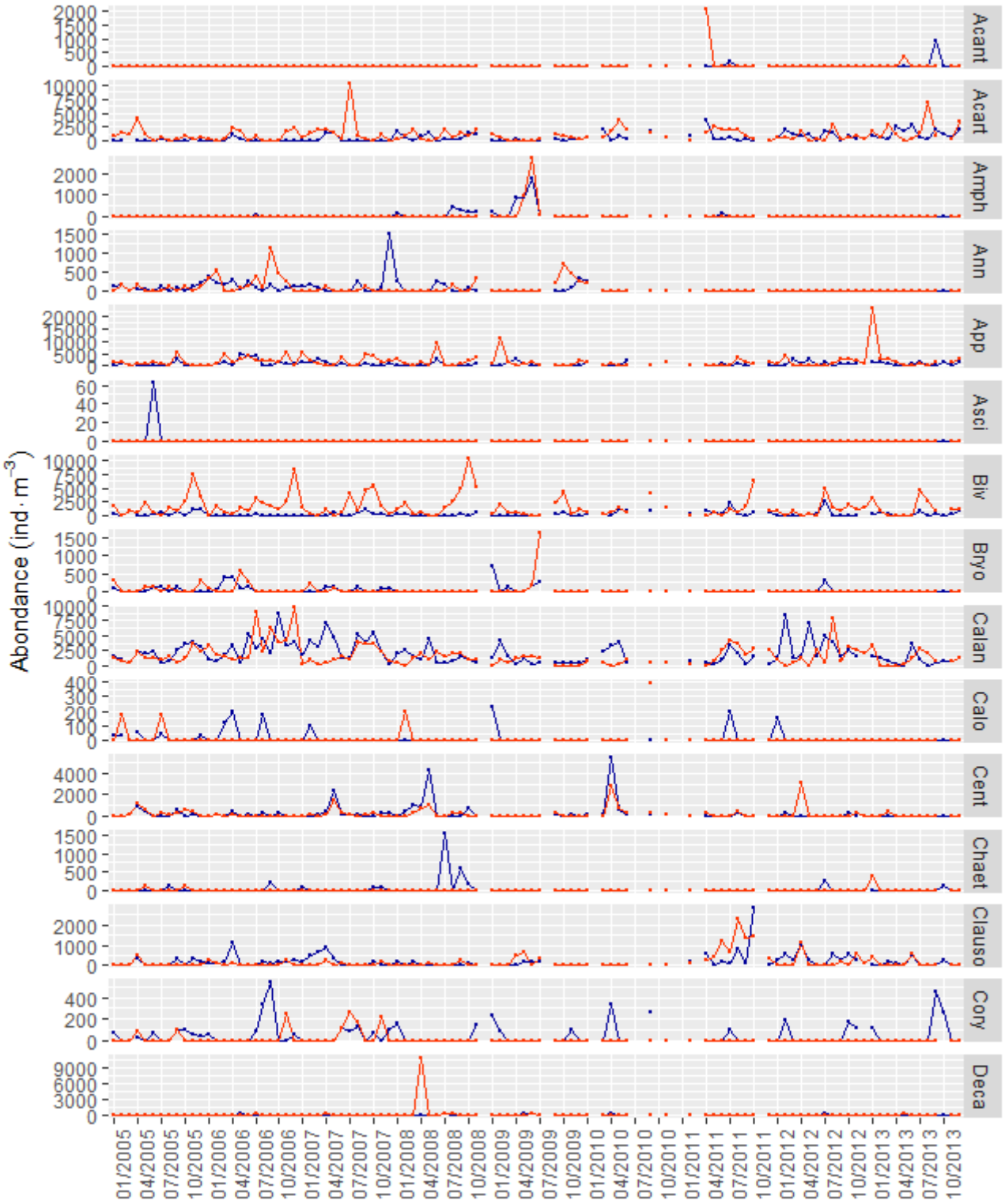
Uye, S., 1994. Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia* 292–293, 513–519. doi:10.1007/BF00229979

Vandromme, P., Stemmann, L., Berline, L., Gasparini, S., Mousseau, L., Prejger, F., Passafiume, O., Guarini, J.M., Gorsky, G., 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.

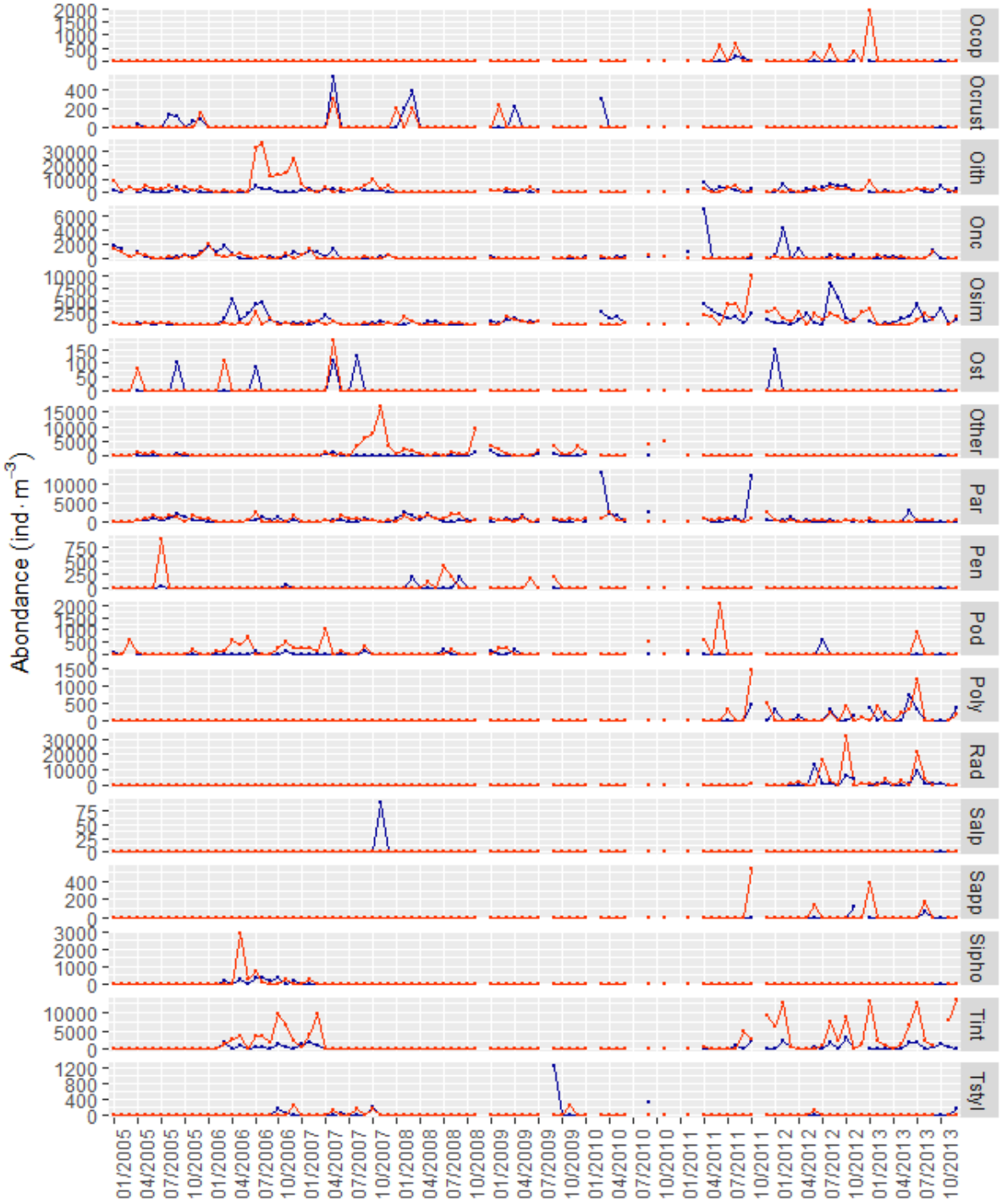
Annexes



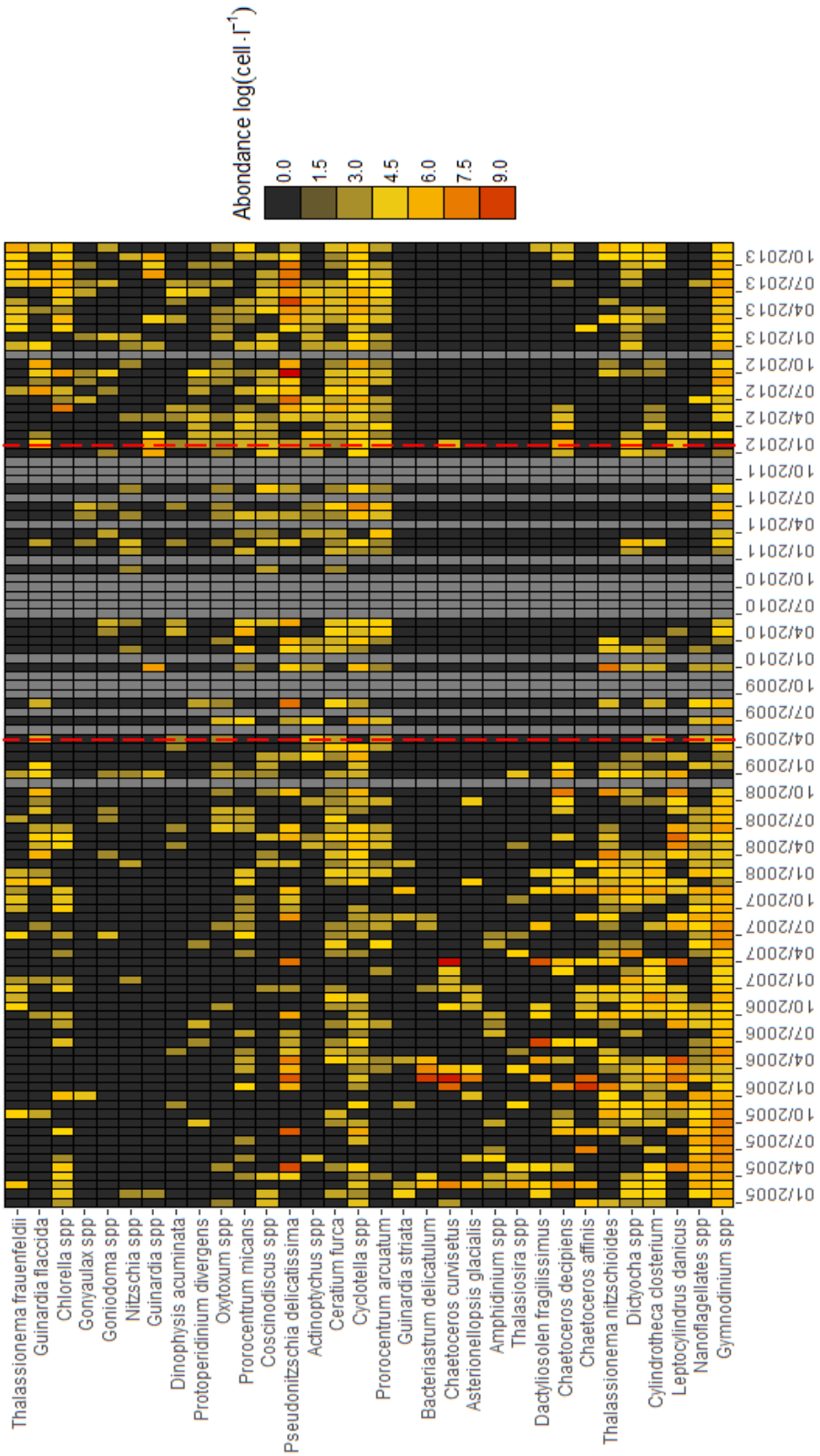
Annexe 1 : Séries temporelles d'abondances des principaux groupes zooplanctoniques des sites S2 (« LaB », bleu) et S_1 (« LiB », rouge). **Dolio** : Doliolida, **Echi** : Echinodermata, **Euph**: Euphausiacea, **Euter** : *Euterpina acutifrons*, **Evad** : *Evadne* spp., **Form** : Foraminifera, **Gast** : Gasteropoda, **Harp** : Harpacticoida, **Hydra** : Hydrae, **Hydro** : Hydrozoa, **Iso** : Isopoda, **Micro** : *Microsetella* spp., **Naup** : nauplii de copepodes, **Nem** : Nematoda, **Onana** : *Oithona nana*.



Annexe 1 (suite) : **Acant** : Acantharia, **Acart** : *Acartia* spp., **Amph** : Amphipoda, **Ann** : Annelida, **App** : Appendicularia, **Asci** : Ascidia, **Biv** : Bivalvia, **Bryo** : Bryozoa, **Calan** : autres Calanoida, **Calo** : *Calocalanus* spp., **Centro** : *Centropages* spp., **Chaet** : Chaetognatha , **Clauso** : *Clausocalanus* spp., **Cory** : *Corycaeus* spp., **Deca** : Decapoda.



Annexe 1 (suite) : **Ocop** : autre copépodes, **Ocrust** : autres Crustacea, **Oith** : *Oithona* spp., **Onc** : *Oncaea* spp., **Osim** : *Oithona similis*, **Ost** : Ostracoda, **Other** : autres, **Par** : *Paracalanus* spp., **Pen** : *Penilia* spp., **Pod** : *Podon* spp., **Poly** : Polychaeta, **Rad** : Radiolaria, **Salp** : Salpida, **Sipho** :Siphonophora, **Tin** : Tintinnida, **Tstyl** : *Temora stylifera*.



Annexe 2 : Représentation en « heatmap » des abondances (log transformées) de l'ensemble des espèces associées à au moins une des périodes identifiées par la méthode de « clustering chronologique » (**chapitre IV**). Les lignes rouges en pointillé démarquent les 3 périodes principales discriminées par les changements de régime de la salinité et de la pluviométrie. Les blocs de couleurs noirs indiquent une absence d'abondance, tandis que les blocs gris précisent une absence de données

Le développement croissant de l'urbanisme et des activités anthropiques fait peser une pression de plus en plus importante sur les zones côtières, touchant particulièrement les régions méditerranéennes. Les processus liés au changement climatique et aux activités humaines impactent en profondeur les écosystèmes marins et tout particulièrement les systèmes planctoniques qui présentent une sensibilité accrue aux perturbations du milieu. Toutefois, les effets de ces processus agissant de concert à long terme sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes côtiers sont encore mal compris. Ainsi, les séries temporelles planctoniques représentent des outils précieux pour la compréhension des processus impactant le milieu marin. Les séries temporelles du laboratoire EBMA-PROTEE de Toulon font partie des séries les plus anciennes de Méditerranée et présentent l'intérêt de combiner l'impact des processus naturels et anthropiques sur les communautés phyto- et zooplanctoniques. C'est dans ce contexte que ce travail a pour objectif de préciser le rôle de ces facteurs sur la dynamique et la composition phyto- et zooplanctonique en Méditerranée nord-occidentale (Toulon, France). Une première partie a ainsi consisté à évaluer le rôle des mélanges verticaux se produisant au sein du bassin Ligure, comme moteur de la dynamique printanière du plancton au sein de la Rade de Toulon. Cette étude a permis d'identifier des variations significatives du régime des précipitations associées à des modifications de la salinité au sein du site de la Grande Rade de Toulon (« LaB ») sur la période 2005-2013. Variations retrouvées également sur 2 autres sites côtiers du bassin Ligure (« SOFCOM » and « Point B »). Conformément à l'hypothèse énoncée, les années conditionnées par un automne et un hiver secs ont présenté en moyenne une production phytoplanctonique printanière supérieure au sein des 3 sites, comparées aux années les plus humides. Toutefois, la présence de différences entre les sites a souligné l'impact important de mécanismes locaux sur le conditionnement de la dynamique phytoplanctonique. L'impact des changements de régime des précipitations sur la composition micro-phytoplanctonique et méso-zooplanctonique a été étudié au cours d'une seconde partie. Les résultats ont suggéré un changement profond des communautés phytoplanctoniques lié à l'augmentation des précipitations, impactant également la structure des communautés zooplanctoniques. Ainsi, ces résultats semblent indiquer que les précipitations interviennent au sein de deux processus, impactant différemment les communautés planctoniques : d'une part, une absence de précipitations participerait à la mise en place de mélanges hivernaux et à la fertilisation des eaux de surfaces au sein de bassin Ligure profitant à la rade de Toulon; d'autre part, les changements dans la composition phytoplanctonique ont évoqué la mise en place d'un processus d'eutrophisation durant les périodes pluvieuses, alimenté par les apports des rivières locales. En parallèle de cet aspect temporel, le suivi de la Petite et Grande Rade de Toulon caractérisés par un degré différent de la pression anthropique a permis, au cours d'une troisième partie, de tester le potentiel des compartiments phyto- et zooplanctoniques en tant qu'indicateur de l'augmentation de la pression anthropique. Cette étude a identifié une sensibilité accrue de la composition du zooplancton par rapport au phytoplancton. Enfin, des indicateurs de pression anthropique des zones côtières, basés sur les familles de copépodes, ont été proposés.

Mots clés : plancton, systèmes côtiers, séries temporelles, perturbations, indicateurs, Méditerranée.

The growing development of urbanism and anthropogenic activities is source of increasing environmental pressure on marine coastal area and especially the Mediterranean Sea. Both human activities and climate change deeply impact marine ecosystems and particularly planktonic systems, which were sensitive to environmental change. However, the combined effect of these two processes on coastal systems functioning and structure over time remains poorly understood. Therefore, planktonic time series provide powerful tools for investigating the impacts of these perturbations. The PROTEE-EBMA laboratory planktonic time series from Toulon (France) are among the oldest from the Mediterranean Sea and provide records of effects for both natural and anthropogenic pressures on planktonic communities. In the context of global change, the present work aim to determine the role of these factors on dynamic and composition of phyto- and zooplankton in NW Mediterranean (Toulon, France). The first part focused on the role of vertical mixing in the Ligurian Sea as inter annual variation driver of the spring plankton bloom in Toulon Bay. The results revealed significant shifts in precipitation regime associated with salinity change into the Large Bay (Toulon) over the period 2005-2013. Same changes were observed into 2 Ligurian basin sites ("SOFCOM" and "Point B"). According to previous hypothesis, spring blooms of phytoplankton conditioned by dry autumns and winters were on average more intense than those from wet conditions. However, differences among sites highlighted importance of local drivers affecting phytoplanktonic dynamics. The second part aimed to investigate impact of precipitation and salinity changes on plankton composition. Results showed a dramatic change in phytoplankton community composition triggering by increasing precipitations and consequently lower salinity and subsequently leading to zooplankton community shifts. In addition, these results suggested that precipitation involved in two specific processes, affecting in a different manner the plankton communities: firstly, low precipitation could contribute on the triggering of winter mixing and thus in surface water fertilization of the Ligurian Basin impacting the Toulon Bays. On the other hand, phytoplankton community shifts also suggested a developing eutrophication processes in Toulon Bay during important precipitation periods driven by increasing local river inputs. In the third part, impact of anthropogenic pressure on both phyto- and zooplankton communities was investigated based on monitoring of two neighboring coastal systems characterized by distinct levels of human activities. Zooplankton communities showed higher sensibility to anthropogenic activities than phytoplankton communities. Finally, indicators of anthropogenic pressure based on copepod families were proposed.
Key words : plankton, coastal systems, time series, perturbations, indicators, Mediterranean Sea.