HAL
open science

Influence de la variabilité climatique sur les communautés zooplanctoniques des zones côtières : importance des suivis à long terme

Vania Ruiz Gonzalez

To cite this version:

Vania Ruiz Gonzalez. Influence de la variabilité climatique sur les communautés zooplanctoniques des zones côtières : importance des suivis à long terme. Océanographie. Université de Bordeaux, 2019. Français. NNT : 2019BORD0375 . tel-02918355

HAL Id: tel-02918355

https://theses.hal.science/tel-02918355v1

Submitted on 20 Aug 2020

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.

UNIVERSITE DE BORDEAUX

Ecole Doctorale Sciences et Environnements

Thèse présentée
pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Bordeaux
en **Biogéochimie et écosystèmes**

Influence de la variabilité climatique sur les communautés zooplanctoniques des zones côtières

L'importance des suivis à long terme

Par Vania RUIZ-GONZALEZ

Soutenue publiquement le 13 Décembre 2019
devant le jury composé de :

Mme Michèle Tackx (Pr, Université Paul Sabatier)	Rapporteur
Mme Dorothée Vincent (MC, HDR, Université du Littoral Côte d'Opale)	Rapporteur
Mme Delphine Thibault (MC, HDR, Université Aix-Marseille)	Rapporteur
Mme Marlenne Manzano-Sarabia (Pr, Universidad Autónoma de Sinaloa)	Examinatrice
Mr. Frédéric Garabétian (Pr, Université de Bordeaux)	Président
Mr. Eric Goberville (MC, Sorbonne Université)	Examinateur
Mr. Benoît Sautour (Pr, Université de Bordeaux)	Directeur

1 Introduction 2

1.1 Les changements globaux, la composante climatique 3

1.1.1 Climat et océans 3

1.1.2 Spécificité des zones côtières 5

1.2 Incidence du climat sur la biodiversité 7

1.2.1 Climat et physiologie 8

1.2.2 Climat et phénologie 9

1.2.3 Climat et biogéographie 10

1.2.4 La sensibilité des organismes : le concept de niche écologique 11

1.3 Incidence du climat sur le fonctionnement des écosystèmes marins 12

1.3.1 Modification des compartiments et des flux trophiques 12

1.3.1 La complexité des systèmes : la théorie des Shifts 12

1.3.2 Ecosystèmes complexes et bioindicateurs de qualité et de perturbations ... 14

1.4 Le zooplancton indicateur de changement climatique 16

1.4.1 Le zooplancton dans les écosystèmes marins 16

1.4.2 Zooplancton et copépodes : révélateurs de caractéristiques environnementales 17

1.5 L'Observation des modifications environnementales en milieu côtier 18

1.6 Etat de l'art du lien biodiversité - climat dans les trois environnements étudiés 19

1.6.1 Golfe de Gascogne 19

1.6.1.1 Principaux processus physiques 19

1.6.1.2 Circulation générale saisonnière sur le plateau continental 19

1.6.1.3 Caractéristiques climatiques 20

1.6.1.4 L'estuaire de la Gironde 23

1.6.1.5 Le bassin d'Arcachon 27

1.6.2 Golfe de Californie 29

1.6.2.1 Caractéristiques physiques 29

1.6.2.2 Caractéristiques physico-chimiques 32

1.6.2.3 Contexte biologique 34

1.6.2.4 Caractéristiques de la zone d'étude : interface Golfe / Pacifique 43

1.6.2.5 Le site atelier : le plateau continental au large de Mazatlán 45

1.7 Objectifs de la thèse 50

1.7.1 Problématiques scientifique et opérationnelle 50

1.7.2 Objectifs 51

2 Matériel et méthodes 53

2.1 Caractéristiques des sites d'étude 54

2.1.1.1 Golfe de Gascogne 54

2.2 Méthode d'échantillonage et analyses 56

2.3 Données utilisées 60

2. 3. 1. Bassin d'Arcachon et estuaire de la Gironde 61

2. 3. 4. Mazatlan 61

3 Influence du climat sur le zooplancton littoral (Bassin d'Arcachon, France) 62

Abstract 64

3.1 Introduction 65

3.2 Methods 67

3.2.1 Study area 67

3.2.2 Biological data 68

3.2.3 Environmental data 68

3.2.4 Local climatological data 68

3.2.5 Regional climatological data 69

3.2.6 Large-scale hydro-climatic indices 69

3.2.7 Data treatment and analysis 70

3.2.7.1 Analysis 1: Year-to-year changes in zooplankton in relation to environmental and climate conditions 70

3.2.7.2 Analysis 2: Relationships between changes in zooplankton and fluctuations in both environmental and climate conditions 71

3.2.7.3 Analysis 3: Correlation analyses 72

3.3 Results 73

3.3.1 Zooplankton and copepod abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014 73

3.3.2 Year-to-year changes in zooplankton abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014 74

3.3.3 Year-to-year changes in copepod abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014 77

3.3.4 Year-to-year changes in environmental and climate conditions in the Arcachon Bay from 2001 to 2014 78

3.3.5 Identification and quantification of the relationships between zooplankton, the environment and climate 79

3.4 Discussion 82

3.4.1 Copepod species dominate the littoral zooplankton community of the Arcachon Bay 82

3.4.2 Emergence of non-indigenous copepod species in the Arcachon Bay 83

3.4.3 Year-to-year changes in the zooplankton assemblage of the Arcachon Bay 84

3.4.4 Abrupt changes in the zooplankton assemblage of the Arcachon Bay: the mid-2000s event 85

3.4.5 Concluding remarks 86

4 Evolution de la biodiversité des copépodes des systèmes littoraux (Europe occidentale) 96

5 Variabilité zooplanctonique annuelle (2015-16) : zone côtière, Golfe de Californie, épisode ENSO.....110

5.1 Introduction 111

5.1.1 Monitoring coastal systems 111

5.1.2 Mesozooplankton: a target group 111

5.1.3 The Gulf of California 112

5.1.3.1 The entrance of the Gulf of California 113

5.1.3.2 The coastal zone of the south of Sinaloa 114

5.1.3.3 Continental influences 115

5.1.4 Objectifs 115

5.2 Materials and methods 117

5.2.1 Sampling stations 117

5.2.2 Biological component 118

5.2.2.1 Phytoplankton data 118

5.2.2.2 Zooplankton data 119

5.2.2.3 Large-scale climatological data 119

5.2.3 Data treatment 119

5.2.3.1 Environment 119

5.2.3.2 Biology 119

5.3 Results 121

5.3.1 Spatio-temporal seasonal variability of environmental characteristics 121

5.3.1.1 Temperature 121

5.3.1.2 Salinity 121
5.3.1.3 Chlorophyll a concentration 121
5.3.2 Variability of phytoplankton biomass during the study period compared to year-to-year variability 124
5.3.3 Variability of zooplankton community 127
5.3.3.1 Annual variability 127
5.3.3.2 Spatio-temporal variability: summer/autumn and winter periods 127
5.3.4 Links between zooplankton and environment 129
5.3.5 Variability of copepod community 130
5.3.5.1 Annual variability of copepod community composition 130
5.3.5.2 Seasonal variability of copepod community composition 130
5.3.5.3 Diversity index and environmental conditions 132
5.4 Discussion 134

6 Discussion générale et perspectives 140

6.1 La sensibilité du compartiment zooplanctonique. 141
6. 1. 1. Evolution décennale : l'importance des échelles locales. 142
6. 1. 2. Les causes de la variabilité 143
6. 1. 3. Changement de dominance dans les communautés de copépodes 143
6. 1. 4. Espèces de petite taille 144
6.2 Des modifications dans l'ensemble de l'écosystème 144
6.3 Les réponses de la biodiversité face aux fluctuations climatiques et aux forçages environnementaux à l'échelle décennale : l'utilisation des indices de biodiversité 145
6.4 Premiers éléments pour la mise en place d'un suivi d'observation dans la partie sud du Golfe de Californie, zone prioritaire en termes de biodiversité 147
6.4.1 Caractérisation de la zone côtière adjacente à la Baie de Mazatlán 147
6.4.1.1 Variabilité de l'environnement 147
6.4.1.2 Signal de ENSO 2015-2016 147
6.4.1.3 Les réponses de la communauté zooplanctonique 147
6.4.2 Perspectives pour un suivi sur le long-terme dans la zone côtière sud de l'Etat de Sinaloa 149
6.4.2.1 Les paramètres 149
6.4.2.2 La fréquence des observations 149
6.4.2.3 Des forçages d'origine anthropique 150

1 Introduction

1.1 Les changements globaux, la composante climatique

1.1.1 Climat et océans

Les changements globaux (IPCC, 2014), définis comme l'ensemble des modifications environnementales s'exprimant à l'échelle de la planète, sont observées à plusieurs niveaux et échelles spatio-temporelles : dans le système climatique, dans l'usage des sols, au sein de la biodiversité des écosystèmes, des pollutions, de la surexploitation des stocks, entraînant des dérèglements des écosystèmes et menaçant la durabilité des biens et services qu'ils rendent.

La variabilité du système climatique à l'échelle planétaire est en grande partie d'origine naturelle. Elle est régulée par les échanges radiatifs, mécaniques et gazeux entre l'atmosphère et l'océan. Cependant la variabilité actuelle du système climatique est soumise aussi à des forçages d'origine anthropique s'exprimant à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Les changements actuels dans les circulations atmosphérique et océanique induisent des variabilités dans les régimes des vents, précipitations, courants, gradients thermohalins, modifiant les interactions entre les éléments du couplage atmosphère-océan qui constitue le régulateur du système climatique.

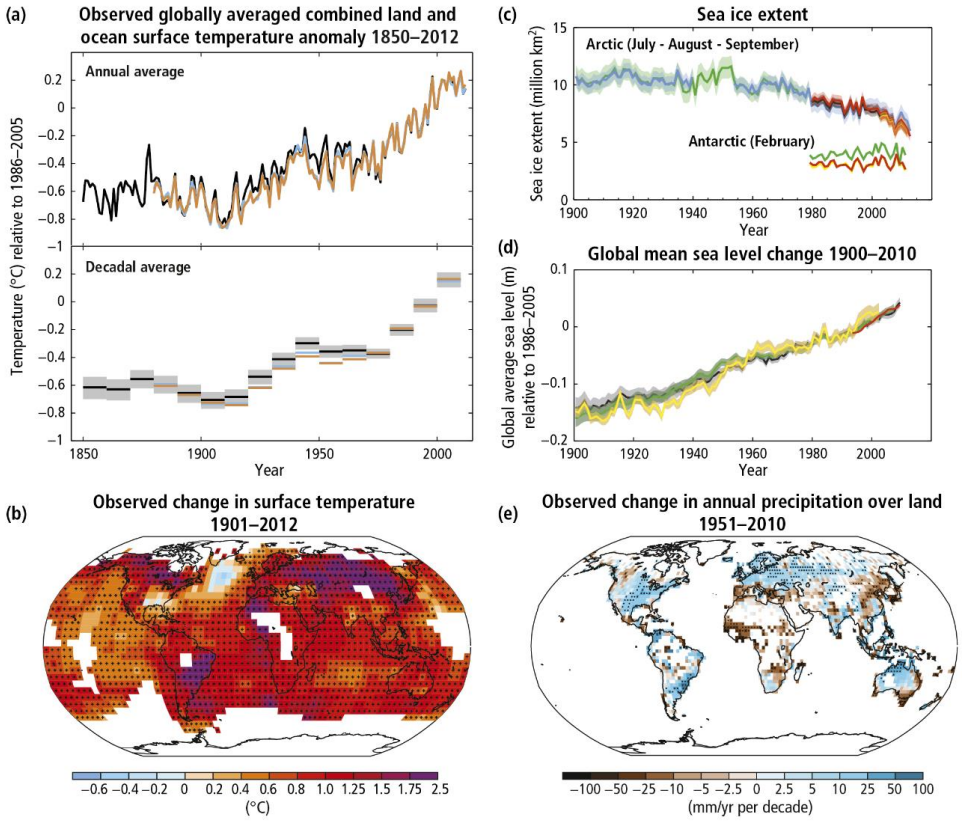


Figure 1. a) Anomalies de températures pour la période 1850-2012 b) Changements observés dans les températures de surface entre 1901-2012 c) Couverture des glaces en Arctique pour la période 1990-2010 d) Niveau global de la mer pour la période 1900-2010 e) Changements observés dans les précipitations annuelles en milieu terrestre entre 1951-2010. (IPCC, 2014)

L'incidence des modifications d'origine anthropique du système climatique, combinée à celle liée aux forçages naturels à l'échelle globale, a pour conséquence des augmentations des températures atmosphériques et océaniques (Fig. 1a-b), des dérèglements du cycle de l'eau, un recul des neiges et des glaces (-2,7% des glaces en Arctique depuis 1978 ; Fig. 1c), une élévation du niveau marin (1,8 mm.an^{-1} depuis 1900 ; Fig. 1d), une augmentation de fréquence et d'intensité des événements extrêmes.

Le réchauffement actuel du système climatique est sans équivoque et sans précédent depuis des décennies, voire des millénaires, tant par son amplitude que par sa vitesse d'évolution. Il est lié à l'augmentation des concentrations atmosphériques en gaz à effet de serre depuis le début de l'ère industrielle (dioxyde de carbone CO_2, méthane CH_4, protoxyde d'azote N_2O, Fig. 2) sans précédent depuis 800 000 ans. A titre d'exemple le CO_2 a vu ses concentrations augmenter de 40% depuis 1890. Cet incrément est principalement lié à l'utilisation des combustibles fossiles. En conséquence, des changements importants dans les anomalies de températures des surfaces terrestres et océaniques sont observés et associés aux activités anthropiques. La tendance globale des moyennes des températures des surfaces terrestres et marines indique un réchauffement de l'ordre de 0,85°C (0,65 à 1,06) pour la période 1880-2012 (IPCC, 2001, 2007). Le dernier rapport de l'IPCC (2018) fait allusion à une augmentation de la température planétaire de 1°C depuis le début de l'ère industrielle et, selon les projections des experts, une augmentation des températures comprise entre 1 et 5°C peut être attendue d'ici la fin du siècle, en fonction des scénarios de forçages radiatifs établis par l'IPCC (2018).

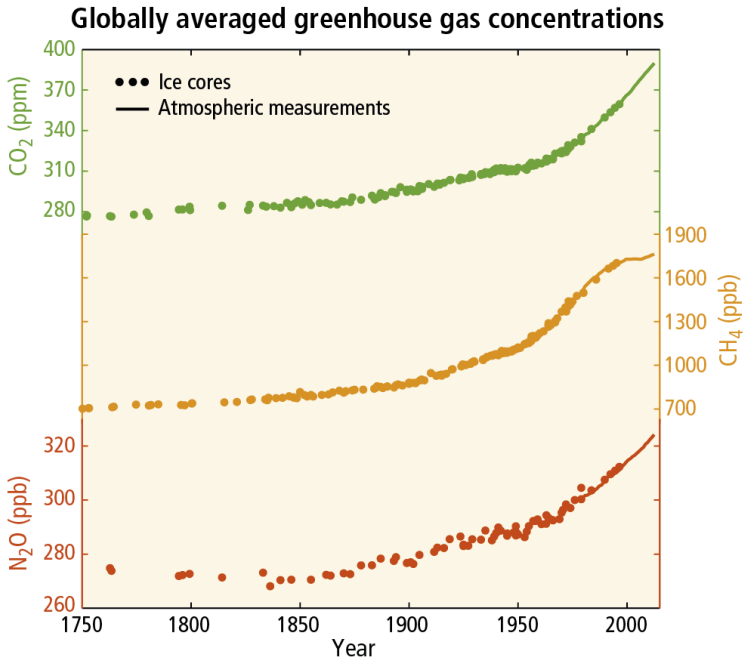


Figure 2. Evolution des concentrations des principaux gaz contribuant à l'effet de serre pour la période 1750-2012. (IPCC, 2014).

L'océan superficiel a absorbé autour de 90% de l'énergie du système climatique entre 1971 et 2010 avec pour conséquence une augmentation des températures des eaux

superficielles (jusqu'à 700 m de profondeur). Par ailleurs, cet environnement a absorbé entre 25 et 30% des émissions anthropiques de dioxyde de carbone (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Gazeau et al. 2007), induisant une modification de la composition chimique des zones sources et puits de carbone, influençant l'équilibre du cycle du carbone et entrainant, entre autres, une acidification de l'Océan (diminution du pH estimée à 0,1). Un des effets remarquables de la modification du système carbonate sur les organismes peut être observé dans la fabrication des parties calcifiées d'organismes marins tels que les coraux, les mollusques ou encore les coccolithophoridés (Gazeau et al. 2007 ; Gatusso et al. 2015*).*

1.1.2 Spécificité des zones côtières

Une forte pression anthropique

L'océan est donc un élément majeur de la régulation du climat mais aussi un système fortement impacté par les modifications actuelles. A l'échelle de l'océan mondial, et bien que ne couvrant que 8% de sa superficie (Costanza et al. 1997), les systèmes côtiers produisent près d'un tiers des biens d'origine écologique de notre planète. Importantes interfaces d'échanges de matière et d'énergie entre le continent et l'océan, ces systèmes jouent un rôle capital dans les cycles biogéochimiques (Cloern 2001), contribuent à au moins 25% de la production primaire mondiale, à 90% des activités de pêche mondiale et à 60% de la valeur économique des écosystèmes marins (Longhurst et al. 1995 ; Pauly & Christensen, 1995 ; Costanza et al. 1997). Même si cette estimation ne représente qu'un ordre de grandeur, elle montre le rôle prépondérant des zones côtières dans le fonctionnement de notre planète.

Un milieu à forte variabilité

Les écosystèmes évoluent sur la base de variations physico-chimiques modulées principalement par le climat à plusieurs échelles. La variabilité climatique naturelle influence la variabilité des paramètres physico-chimiques du milieu océanique à plusieurs échelles temporelles à travers : la saisonnalité, des patrons interannuels comme l'ENSO (El Niño - Southern oscillation), la NAO (North Atlantic Oscillation) ou encore la PDO (Pacific Decadal Oscillation), ou sur plusieurs millénaires comme les périodes glaciaires / interglaciaires (Harley et al. 2006). A cette variabilité s'ajoute une variabilité naturelle à plus courte échelle temporelle liée aux cycles des marées, aux variations des conditions atmosphériques (ex. : pressions, vents, …), des apports continentaux (débits, charges en particules, …) et des courants marins. Ces différentes sources de variabilité s'expriment de manière variable suivant les caractéristiques géographiques des milieux littoraux hautement hétérogènes.

De par leur position d'interface, ces systèmes sont donc contraints par une forte variabilité spatio-temporelle des paramètres physiques, chimiques et biologiques induite par leur sensibilité face aux pressions d'origine naturelle comme l'influence climatique (Harley et al. 2006, Goberville et al. 2010). A ces différentes sources de variabilité naturelle s'ajoute l'empreinte des activités anthropiques qui apporte une partie non négligeable de contraintes.

Une proportion importante de la population et des activités economiques humaines se developpent dans les zones cotiêres (Ramesh et al. 2015, Kremer et al. 2005), la variabilité naturelle du milieu se trouve fortement modulée et/ou exacerbée par les forçages d'origine anthropique (Cloern 2001 ; Vitousek et al. 1997). Il est désormais acquis par la communauté scientifique que les milieux côtiers subissent d'importantes modifications, à la fois dans leur intensité mais aussi dans leur multiplicité (Turner et al. 1996). Alors que ces systèmes sont naturellement résistants ou résilients à la variabilité naturelle des événements hydro-météorologiques, l'effet additionnel des processus anthropiques dans le contexte de changement climatique global reste encore peu rapporté et étudié. Identifier les mécanismes intermédiaires entre la variabilité naturelle, les pressions liées aux activités humaines, la dynamique des biotopes et des biocénoses constitue un des challenges scientifiques majeur du 21ème siècle. C'est dans ce contexte de variabilité des milieux littoraux que se situent ces travaux de recherche.

Les tendances actuelles de modifications

Les températures de l'atmosphère, de l'océan et des surfaces terrestres augmentent à l'échelle globale. Le réchauffement des températures des eaux de surface dans l'océan induit la fonte de glaces et l'expansion thermique des masses d'eau, mécanismes à l'origine de l'élévation du niveau de la mer (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). Les zones côtières en subissent les conséquences en termes d'érosion et de pertes d'habitats qui peuvent relever d'évolutions « lentes » ou des changements abrupts.

D'autres processus physiques du système atmosphère-océan, tels que la circulation, les patrons des précipitations, l'intensification des vents et la hausse des températures (en lien avec l'évaporation) entrainent des modifications dans la structure et les gradients thermohalins des masses d'eau. A l'échelle globale, les modifications du système hydrologique ont une incidence sur la salinité (Curry et al. 2003) diminuant aux pôles en conséquence de la fonte de glaces et augmentant dans les eaux de surface des basses latitudes suite aux diminution des apports des bassins versants et à l'évaporation. Les gradients de pression sont aussi modifiés par les augmentations des températures, provoquant des changements dans les champs de vents pouvant occasionner des remontées d'eaux de fond chargées en nutriments en surface dans les eaux côtières. Ces phénomènes d'upwelling intensifiés peuvent amener de grandes quantités de nutriments et de matériel organique dans les eaux de surface côtières augmentant la respiration du système pouvant occasionner des hypoxies (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010).

La concentration en oxygène dissous a une importance majeure dans les processus biogéochimiques et des conséquences majeures dans les cycles du carbone et de l'azote. Les faibles concentrations en oxygène dans l'eau sont, de plus, une contrainte pour les organismes aquatiques (Brierley & Kinsford 2009). Ces concentrations sont très sensibles aux interactions à l'interface air-mer ainsi qu'à l'advection interne dans l'océan (Strama et al. 2008). La solubilité de l'oxygène est fonction de la température et sa disponibilité se réduit depuis 1950 du fait du réchauffement des eaux océaniques. L'augmentation des températures et des concentrations en CO_2 sont à l'origine de l'expansion actuelle des zones de minimum d'oxygène : les projections

estiment qu'à la fin du siècle ces zones auront augmenté de 50% (Brierley & Kingsford 2009). Parmi les conséquences de la diminution des concentrations en oxygène sur les organismes, des changements dans le comportement de poissons et du Krill sont observés en relation avec la profondeur de l'oxycline (Ekau et al. 2010 ; Tremblay et al. 2016). Ces modifications de comportement de groupes de proies pélagiques grégaires affectent leurs prédateurs (Brierley & Kingsford 2009).

1.2 Incidence du climat sur la biodiversité

La caractéristique principale de la planète est la présence de la vie : c'est dans l'Océan que la vie apparait et se diversifie il y a 3,9 milliards d'années sur la base d'une chimie pré-biologique et d'une diversité géologique (Bœuf 2015). La caractéristique principale de la vie est la diversité ; cette biodiversité comprend l'ensemble des relations entre les êtres vivants et leur environnement. Un des principaux enjeux actuel est de déterminer l'impact des changements globaux, naturels et anthropiques, sur la biodiversité. Les extinctions biologiques sont des processus « communs » dans la grande historie de la planète mais ont toujours été compensées par des spéciations. Cependant, le taux actuel d'extinction est fortement dépendant de l'intensité des activités humaines telles que la fragmentation d'habitat, l'introduction des espèces non natives (qui peut induire une augmentation de la diffusion des pathogènes), l'exploitation de la ressource biologique et le changement climatique (Barnosky et al. 2011). La vitesse actuelle d'érosion de la biodiversité dépasse les capacités d'adaptation des organismes en réponse aux changements globaux.

A l'échelle de l'écosystème, la perte actuelle de diversité à travers les niveaux trophiques a une influence potentiellement plus importante sur le fonctionnement d'un écosystème donné qu'à l'intérieur d'un niveau trophique (Beaugrand & Reid 2003 ; Möllmann et al. 2008 ; Casini et al. 2009). Cette érosion de la biodiversité affecte l'efficacité des communautés écologiques qui utilisent les ressources essentielles, produisent de la biomasse, décomposent et recyclent les nutriments essentiels (Cardinale et al. 2012). L'évolution de la biodiversité n'agit pas linéairement sur le fonctionnement des écosystèmes et des altérations dans les processus sont susceptibles d'accélérer en retour la perte de biodiversité (Beaugrand et al. 2010). Les biens et services rendus par les écosystèmes dépendent de l'équilibre du fonctionnement des écosystèmes qui est associé à la biodiversité. Celle-ci est fortement corrélée avec les services de régulation et d'approvisionnement par exemple. Dans le contexte actuel, la pérennité de ces services est menacée.

De façon naturelle, l'incidence du climat sur la composante biotique des écosystèmes (observée à plusieurs échelles et intensités) module la physiologie, la phénologie et définit les aires de répartition et la composition des communautés dans les écosystèmes (Hays et al. 2005 ; Hughes 2000). Les évolutions actuelles du système climatique induisent des modifications des conditions du milieu sur les biocénoses. Face aux modifications environnementales, les organismes répondent en fonction des caractéristiques de leur cycle de vie, de leurs capacités de dispersion et de leur potentiel d'adaptation, pouvant alors soit s'adapter aux nouvelles

conditions de l'environnement dans lequel elles se trouvent (adaptation génétique, plasticité phénotypique, stratégies comportementales) ou alors se déplacer et migrer vers des zones plus en accord avec leurs préférendums environnementaux. Les interactions interspécifiques sont alors susceptibles d'être modifiées, altérations pouvant avoir des conséquences notables sur les abondances à l'échelle locale (Hughes 2000).

1.2.1 Climat et physiologie

Les changements des concentrations en CO_2, de température ou de précipitations, peuvent affecter directement le métabolisme et le développement des organismes (processus de photosynthèse, respiration, croissance : Hughes 2000). Les variations importantes de température et de concentrations en oxygène peuvent, par exemple, diminuer les performances des individus, altérer leur fitness et conduire à des dysfonctionnements à l'échelle des écosystèmes.

La température est le principal facteur de contrôle métabolique des organismes hétérothermes et une hausse des températures peut donc accélérer le métabolisme des organismes planctoniques, avec pour conséquence notable une diminution de la taille des organismes à l'origine d'une perturbation des réseaux trophiques (Somero 2010). La température est aussi un facteur déterminant de la distribution spatiale des espèces, instaurant des gradients thermiques latitudinaux et verticaux. Le changement climatique a des incidences sur les espèces en fonction de leurs tolérances thermiques (Somero 2010). La fenêtre thermique de performance des organismes aquatiques coïncide avec leur fenêtre de capacités aérobies (Pörtner 2010). D'un point de vue métabolique, le stress thermique limite les capacités aérobies des organismes, affectant l'approvisionnement en oxygène nécessaire pour la respiration (Pörtner 2010). Le temps de génération des populations, l'intensité de la variabilité génétique sont des facteurs conditionnant l'évolution adaptative des protéines impliquées dans l'adaptation aux changements thermiques. La vitesse à laquelle cette évolution adaptative prend place est un facteur essentiel (Somero 2010).

L'approvisionnement en oxygène et la performance aérobie des organismes agissent sur la « fitness » et le rôle des espèces sur le fonctionnement de l'écosystème. La perte de performance reflète le premier niveau de stress thermique, causé par l'hypoxémie et un decouplage progressif entre approvisionnement et demande d'oxygène dans les limites de l'enveloppe thermique (Pörtner 2010). Le déficit en oxygène provoque une transition vers une tolérance passive face au stress systémique et cellulaire, déclenchant des réponses hormonales ou stress oxydatif ainsi que des mécanismes de protection (protéines de choc thermique dans les extrêmes thermiques ; Pörtner 2010).

Les espèces natives des tropiques et les invertébrés d'environnements intertidaux vivant le long du gradient sub/-intertidal ainsi que les sténothermes adaptés aux environnements "froids" sont plus vulnérables face aux augmentations des températures car leurs limites thermiques sont "proches" des maximums de température de leurs habitats : leurs capacités

d'acclimatation aux températures élevées sont limitées (Somero 2010 ; Logan et al. 2015). Selon les projections climatiques, le réchauffement sera plus important dans les hautes latitudes donc les espèces arctiques et antarctiques seront confrontées à des températures supérieures à leurs seuils de tolérance, limitant les possibilités d'adaptation.

1.2.2 Climat et phénologie

De façon naturelle, la phénologie des organismes est régulée par la variabilité environnementale saisonnière (ex. température, luminosité, disponibilité des ressources), déterminant les échanges de matière et d'énergie entre les composantes des écosystèmes. A l'échelle pluriannuelle, de nombreux exemples de changements phénologiques - liés à des modifications des conditions environnementales induites par le climat - sont documentés en milieux terrestres et marins (Hughes 2000 ; Ji et al. 2010 ; Hays et al. 2005 ; Both et al. 2009). Selon les projections d'évolution du climat, les patrons saisonniers ou phénologiques des espèces végétales et animales, tels que le débourrement, la floraison, les modalités migratoires, la reproduction seront anticipés du fait du réchauffement. Des travaux récents montrent des modifications phénologiques par exemple pour des insectes, des oiseaux, des amphibiens (Hugues 2000 ; Stevenson & Bryant 2000 ; Stenseth & Mysterud 2002 ; Walther et al. 2002 ; Parmesan & Yohe 2003 ; Parmesan 2006). Ces modifications peuvent avoir des impacts sur le fonctionnement des écosystèmes car les sensibilités de réponses des organismes face au changement climatique sont variables suivant les espèces, groupes fonctionnels ou niveaux trophiques (Poloczanska et al. 2013). De tels décalages phénologiques, variables en fonction des espèces, peuvent avoir des conséquences notables sur l'équilibre des relations trophiques, sur les échanges de matière et d'énergie, et par conséquent sur le fonctionnement des écosystèmes (Edwards & Richardson 2004 ; Durant et al. 2005, 2007 ; Ji et al. 2010 ; Beaugrand et al. 2009).

En milieu pélagique, l'intensité des réponses est également très variable. Ces différences peuvent aboutir à des décalages dans les temps de réponse des espèces, occasionnant de decouplages entre les différents niveaux trophiques, avec une diminution de l'efficacité des transferts d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs (Edwards & Richardson 2004). Le succès de recrutement des espèces est fortement dépendant d'un synchronisme entre la production planctonique et les consommateurs primaires et secondaires (Durant et al. 2007 ; Beaugrand & Reid 2003). Les réponses physiologiques des Diatomées, par exemple, sont très dépendantes de la durée et du nombre de jours d'ensoleillement, tandis que la production de méroplancton est un mécanisme physiologique très sensible aux variations de la température (Ji et al. 2010). La saisonnalité des espèces des eaux côtières peut être particulièrement sensible : le copépode *A. tonsa* (proie) et le Cténophore *M. Ljeidyi* (prédateur), 2 espèces fortement liées d'un point de vue trophique, en sont de bons exemples. Entre 1951 et 2003, période pendant laquelle une augmentation d'environ 1,2°C a été observée à Narragansett Bay, le cténophore a avancé sa période de développement de 2 mois, alors que sa proie n'a pas montré de modification semblable de sa phénologie (Costello et al. 2006), perturbant ainsi la relation proie-prédateur. Cet exemple démontre la sensibilité des organismes aux variations de température,

la forte variabilité de leurs réponses aux forçages et les dysfonctionnements trophiques pouvant en découler.

1.2.3 Climat et biogéographie

La répartition des espèces à l'échelle planétaire est principalement modulée par la variabilité des facteurs environnementaux, contrôlés en grand partie par le climat à plusieurs échelles spatio-temporelles. L'étude de la biogéographie permet d'expliquer la distribution des organismes en passant par trois démarches : i) une phase descriptive, ii) une phase de compréhension de l'histoire et de l'évolution des espèces (origine de la différenciation, le développement et la colonisation des espèces en lien avec l'histoire de l'environnement où elles se trouvent…) et iii) une phase de prévision de la distribution des organismes et des processus impliqués. Les facteurs abiotiques (climat, environnement…) et biotiques (interactions entre espèces, capacité de dispersion, capacité évolutive des populations…), qui agissent à différentes échelles spatio-temporelles et à différentes intensités, influent sur la distribution des espèces qui est ainsi la résultante de leurs caractéristiques écologie et de leurs histoires évolutives (Soberon & Peterson 2005).

La richesse spécifique est globalement plus importante à l'équateur qu'aux pôles (Briggs 1995 ; Wilson 1992). Plusieurs théories tentent d'expliquer la distribution géographique des espèces. La théorie de l'équilibre dynamique insulaire, proposé par Mc Arthur et O.E. Wilson (2001), décrit comment la richesse spécifique d'une île (modèle théorique) dépend de sa taille et de sa distance par rapport au continent (« source d'espèces »). L'équilibre dynamique (stabilité du nombre d'espèces) dépend de deux facteurs : l'immigration et l'extinction (les taux associés permettent de prédire le nombre d'espèces à partir duquel un équilibre peut être atteint) pour la connaissance desquelles, il faut étudier les mécanismes de colonisation. D'autres modèles, prenant en compte les facteurs environnementaux, les interactions biotiques et les processus de dispersion/spéciation (Beaugrand & Reid 2012), proposent une hypothèse basée sur les concepts de niche écologique (Hutchinson 1953) et d'exclusion compétitive (Gause 1934). Le modèle SNCI (Species Niche and Climate Interaction), prenant en compte la tolérance thermique des espèces en relation avec les fluctuations saisonnières et interannuelles de température explique une partie importante de la répartition biogéographique des espèces.

Des changements d'aires de répartition des espèces sont observés dans les écosystèmes terrestres et aquatiques en relation avec les gammes de tolérance/sensibilité des espèces. Les changements sont liés aux modifications environnementales en lien avec les valeurs « critiques » de tolérance propres à chaque espèce. Le dépassement des valeurs « seuil », induit le mouvement géographique des espèces vers les régions où les conditions sont optimales pour leur développement. Ces modifications impactent la biodiversité, provocant des changements dans la composition des communautés et dans les interactions biotiques. Ceux-ci peuvent entrainer, lorsque les capacités de migration sont différentes d'une espèce à l'autre, des phénomènes de decouplage dans les relations proies-prédateurs. Dans certains cas, des changements abrupts de distribution présentent de fortes corrélations avec des tendances

climatiques (particulièrement dans des régions polaires et en altitude) et notamment pour des espèces dont les limites de tolérance thermique sont restreintes et ayant des capacités de déplacement importants à un moment donné de leur cycle de vie (ex. : insectes, oiseaux, invertébrés marins ; Hughes 2000).

En milieu marin, des modifications biogéographiques récentes avec des déplacements moyens de 23 km vers le nord de l'Atlantique nord, ont par exemple été observées pour les assemblages de copépodes. L'augmentation de représentativité d'espèces à affinités « tempérées chaudes » est concomitante à la raréfaction d'espèces à affinités plus froides et trouve son origine dans la migration des isothermes vers le nord observé entre 1953 et 2007 (Beaugrand et al. 2002 ; Beaugrand et al. 2009).

1.2.4 La sensibilité des organismes : le concept de niche écologique

Les caractéristiques « critiques » de la biologie d'une espèce tels que la physiologie, l'alimentation ou le comportement reproductif, définissent sa niche fondamentale (Peterson et al. 1999). La niche écologique d'une espèce *sensu* Hutchinson (1957), est définie comme un hyper volume à n-dimensions où chaque dimension est une ressource (alimentaire, habitat…) ou un facteur (température, précipitations…) de l'environnement. La quantité de ressources disponible pour une espèce varie spatialement et temporellement en fonction de son activité. Les conditions environnementales et les ressources sont des facteurs limitantes que l'on peut hiérarchiser pour étudier la vulnérabilité de l'espèce dans son environnement : les limites physiologiques et métaboliques définissent les gammes de tolérance/sensibilité des espèces.

Les espèces peuvent être plus ou moins tolérantes aux variations des conditions et ressources et développer des mécanismes d'adaptation vis-à-vis des contraintes environnementales. Les formes euryèces présentent plus de tolérance aux variations environnementales (telles que la température ou la salinité), et peuvent coloniser des milieux à forte variabilité. D'autres, au contraire, sont peu tolérantes aux variations des facteurs de l'environnement (espèces sténoèces).

Le concept d'exclusion compétitive énonce que deux espèces ayant la même niche écologique ne peuvent pas coexister au même endroit (Hardin 1960). Néanmoins dans le plancton, et particulièrement dans le phytoplancton il existe un paradoxe à ce concept (Hutchinson 1961). En effet, le phytoplancton, vivant dans un environnement isotrope, limité par les ressources, il est étonnant que plusieurs espèces puissent coexister dans un tel environnement. Hutchinson propose que pour deux espèces qui consomment la même ressource, le contrôle des deux populations soit fait à partir des prédateurs différents pour que l'équilibre entre les deux populations soit maintenu.

1.3 Incidence du climat sur le fonctionnement des écosystèmes marins

1.3.1 Modification des compartiments et des flux trophiques

Le climat, s'exprimant à travers des paramètres tels que la température, le vent, les précipitations, les courants océaniques, … ainsi que les interactions entre eux, impacte les processus écologiques avec une incidence sur les compartiments biologiques et sur les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes terrestres et marins (Stenseth et al. 2002). Les interactions trophiques sont un des processus clés des écosystèmes déterminant les flux de matière et d'énergie, et influençant les abondances des espèces qui contrôlent ces flux (Chapin et al. 2000). La complexité des relations trophiques peut être illustrée, lorsqu'un niveau est perturbé, par les séquences d'effets en cascade sur l'ensemble du réseau trophique. A titre d'exemple : lorsque les populations de prédateurs supérieurs se développent, les populations de leurs proies se réduisent et une prolifération du niveau trophique inférieur se produit, avec potentiellement des effets sur l'habitat, les interactions écologiques et les cycles biogéochimiques (ex. : orque, loutre, oursin et laminaires : Estes et al. 1998). Dans un contexte d'augmentation des températures, il est attendu que les espèces de petite taille soient favorisées (Turner 2004) ce qui pourrait impacter l'équilibre actuel des flux de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques. Dans la partie extratropicale de l'océan Atlantique nord et aux cours des dernières décennies, une augmentation de la biodiversité des compartiments phytoplanctonique et zooplanctonique en lien avec une augmentation des températures a été observée conjointement à une diminution de la taille moyenne de la communauté de copépodes (ex. *C. finmarchicus* remplacé par *C. helgolandicus*, de taille plus petite). Ceci a induit une réorganisation de l'écosystème planctonique ayant des incidences négatives pour la pompe biologique du carbone ainsi que pour les stocks d'organismes planctonophages tels que la morue de l'Atlantique *Gadus morhua* : Beaugrand et al. 2010).

De plus, les particules de petite taille sédimentant plus lentement vers les fonds marins, il s'en suit un temps de résidence plus long de ces petites particules en zone épipélagique, une dégradation accrue de la matière organique par les microorganismes, et une consommation plus importante d'oxygène. Si la stratification de la colonne d'eau est importante, des épisodes d'eutrophisation peuvent avoir lieu entraînant des phénomènes d'hypoxie (Aksnes et al. 2009).

1.3.1 La complexité des systèmes : la théorie des Shifts

Les changements abrupts dans les écosystèmes, aussi documentés sous le terme de « regime shifts », définissent le passage d'un système d'un état à un autre, sur une courte période de temps (Hughes et al. 2013 – Fig. 3). Ils sont souvent le résultat de l'accumulation de changements dans l'environnement qui font basculer le système dans son ensemble d'un « état » à un autre en liaison avec un dépassement de seuil (Scheffer & Carpenter 2003). Ces modifications « abruptes » influencent directement ou indirectement les composantes biologiques, modifiant durablement les interactions entre composantes de l'écosystème. Pour

caractériser de tels changements, il est nécessaire de prendre en compte les caractéristiques « initiales » du système à un moment *t*, d'étudier son évolution dans le temps (pour des périodes longues) et d'identifier les éventuels changements. Selon Scheffer & Carpenter (2003), les périodes de stabilité sont plutôt à considérer comme des équilibres dynamiques : il s'agit d'une oscillation dans un bassin d'attraction, caractérisé par un régime dynamique où le système converge dans des conditions environnementales constantes (Fig. 4).

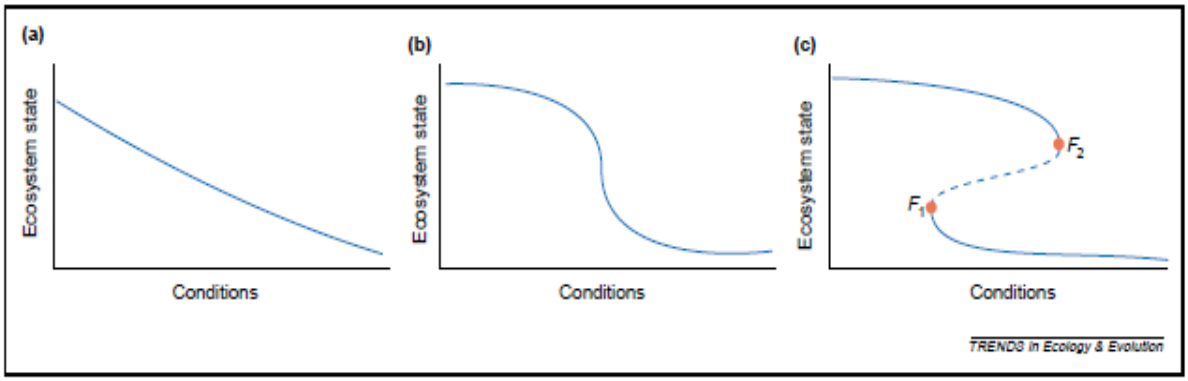


Figure 3. Réponses des écosystèmes face aux changement des conditions du milieu a) changements graduels profonds b) oscillation du système dans deux états de stabilité c) effet de seuil, basculement dans un autre état (Scheffer & Carpenter 2003).

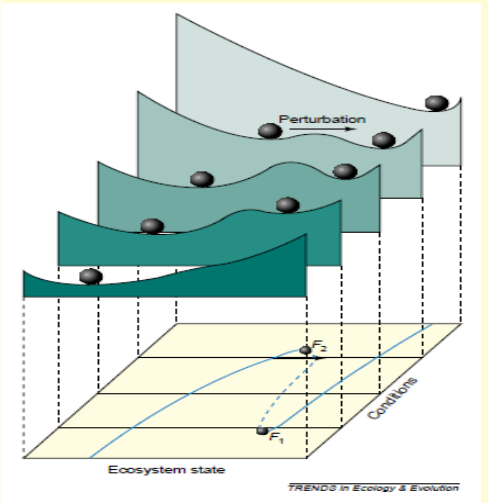


Figure 4. Oscillation entre deux bassins d'attraction (Scheffer & Carpenter 2003)

Face aux changements actuels de l'environnement, les écosystèmes marins ont des « sensibilités » différentes qui peuvent s'exprimer avec des intensités différentes sur de larges échelles spatiales. A titre d'exemple, l'environnement pélagique de l'hémisphère nord, a ainsi subit une modification abrupte des températures dans le milieu des années 1970, qui s'est accompagnée d'une intensification des régimes de vents, suivie d'un refroidissement de la partie centrale de l'Océan Pacifique et d'un réchauffement de la partie côtière est et de la mer de Béring. Un tel changement des températures (même s'il est subtil) peut occasionner des changements abrupts de biodiversité, observés à différents niveaux du réseau trophique. La réponse du compartiment biologique à ce changement abrupt du milieu des années 1970, s'est

traduite par la diminution i) des stocks de crevettes rouges et du saumon sur la côte ouest de l'Alaska, ii) des abondances du zooplancton dans le courant de Californie et iii) de l'indice de condition des huîtres sur les côtes de l'état de Washington (Hare & Mantua 2000).

Ces modifications abruptes ne constituent pas des événements rares : un autre régime shift a été observé en 1989, se traduisant par la présence des trois hivers froids sur les côtes de la partie nord du Golfe d'Alaska et la mer de Béring, un hiver froid dans la partie centrale du Pacifique nord et une intensification du vortex arctique en hiver et en été. La productivité des compartiments biologiques en a été diminuée, notamment pour le saumon et les poissons de fond ; en contrepartie la population de sardines a augmenté (Hare & Mantua 2000).

Beaugrand et al. (2014) ont identifié des changements abrupts dans les systèmes planctoniques, et mettent en évidence le lien étroit entre ces changements environnementaux induits par le climat et les niches écologiques des espèces. Sur cette base, ils proposent une théorie faisant le lien entre phénologie, biogéographie et modifications à long terme des communautés, en signalant que les réponses des populations et communautés peuvent être déterministes. Ceci pourrait aider à la prédiction des réponses et de leurs possibles effets en « cascade » vers des compartiments trophiques supérieurs.

1.3.2 Ecosystèmes complexes et bioindicateurs de qualité et de perturbations

Un défi majeur dans le contexte des changements globaux, est de trouver des approches « simples » permettant d'évaluer la qualité des écosystèmes complexes tels que les zones côtières, dans le but de prévoir de possibles changements futurs et d'améliorer leur gestion. La « santé » d'un écosystème est définie par « sa capacité à réaliser les fonctions désirées par la société et à les maintenir pour une période longue dans le temps » (Rombouts et al. 2013). Il est donc essentiel d'intégrer les caractéristiques structurelles et fonctionnelles des écosystèmes lorsque l'on évalue leur état.

Un indicateur est une mesure statistique qui quantifie les changements (il ne doit pas être uniquement descriptif) et qui permet de caractériser les possibles causes de la variabilité de ce qu'il mesure (Vandermeulen 1998). Les indicateurs de qualité du milieu, qui peuvent être développés à partir d'analyses empiriques, sont des « *proxy* » spécifiques et concrets reflétant les réponses des communautés face aux changements (ex. les stocks des poissons pour la gestion des pêcheries ou la description des communautés benthiques pour évaluer la qualité de l'habitat). Ils peuvent également être calculés par des approches de modélisation afin de donner des aperçus du fonctionnement et de la dynamique des systèmes dans leur intégralité. Le choix des indicateurs écologiques dépend des questions posées, pouvant aller du niveau singulier (individu/population) au multiple (communauté/écosystème).

Un « bon indicateur » doit apporter des informations pour un grand spectre de stress, être relativement indépendant de la taille de l'échantillon, avoir un coût bas de collecte et de calcul, différencier les cycles et tendances naturels des forçages anthropiques et relever les

processus écologiques importants. Il doit également être sensible à la prévision des changements ou dysfonctionnements et avoir une grande amplitude géographique pour être largement applicable. Dans la mesure du possible, les indicateurs doivent i) refléter la complexité des systèmes et leur fonctionnement dynamique, ii) décrire la structure (diversité, composition, abondances) et les fonctions (productivité cycles des nutriments, métabolisme) du système, iii) décrire les réponses écologiques (changements dans les interactions trophiques et flux d'énergie) et les propriétés émergentes des modifications (adaptation ou résilience face aux perturbations).

Il est possible de prendre en compte des indicateurs spécifiques pour mesurer la variabilité de certains paramètres de l'écosystème à différentes échelles. Les effets du changement climatique différant en fonction de la situation géographique et de la configuration physique des bassins : nord – sud et systèmes ouverts *vs* fermés, il est important que les suivis des indicateurs écologiques prennent en compte des échelles spatiales et temporelles pertinentes. Néanmoins les possibles variations ou modifications des bioindicateurs ne sont pas uniquement attribuables au climat (ceci est d'autant plus marqué en milieu littoral du fait des nombreuses pressions qui s'y exercent), il est donc nécessaire de pouvoir prendre en compte, dans l'analyse et dans la mesure de possible, un maximum des causes explicatives de variabilité (Philippart et al. 2011).

En milieu marin, la succession et la composition des communautés phytoplanctoniques (taux de développement rapide, réactivité dès les basses concentrations en polluants et sensibilité aux modifications du milieu) reflètent les conditions environnementales de l'écosystème (que ce soit en relation avec la ressource (nutriments) ou en relation avec les organismes phytoplanctophages). Différents indicateurs phytoplanctoniques sont disponibles : les concentrations en chlorophylle, les diversités spécifiques et fonctionnelles, la fréquence des espèces phytoplanctoniques, la fréquence des blooms, la dynamique saisonnière des assemblages (Rombouts et al. 2013). Le suivi du CPR (Continuous Plankton Recorder), considère le phyto- et zooplancton comme indicateurs de qualité sur des longues périodes du temps et à de grandes échelles spatiales (Beaugrand & Reid 2003). L'indice « Phytoplancton Color Index » prend en compte l'intensité de pigments phytoplanctoniques pour la quantification de la biomasse (PCI, ex. : Racault et al. 2014). L'indice des communautés phytoplanctoniques, calculé à partir des données des abondances des formes de vie comme les diatomées pélagiques et les dinoflagellés autotrophes de taille médiane définit des états de « normalité » du système en fonctions des proportions des groupes et de leur variabilité spatio-temporelle. Les variations « maintenues » pour des longues périodes hors de cette normalité sont considérées comme des perturbations non désirées.

Le zooplancton est aussi utilisé comme indicateur de changements environnementaux. Quatre descripteurs sont utilisés à partir du zooplancton. 1) les abondances des taxas 2) les attributs fonctionnels 3) les assemblages des espèces 4) les liens avec les niveaux trophiques supérieurs (Beaugrand 2005).

1.4 Le zooplancton indicateur de changement climatique

1.4.1 Le zooplancton dans les écosystèmes marins

Les traits écologiques sont des caractéristiques qui régulent la croissance, reproduction et survie des organismes et déterminent leur performance des ou « fitness » dans un environnement (Barton et al. 2013). D'une façon générale, le plancton peut être classifié comme autotrophe (phytoplancton) ou hétérotrophe (zooplancton), par la taille de cellule, la capacité de fixé de l'azote ou mixotrophie pour le phytoplancton, la taille, le cycle de vie et le comportement alimentaire pour le zooplancton.

La taille est un trait structurant majeur dans le compartiment zooplanctonique, régulant la vitesse de natation, le stockage de lipides, les relations de taille proie-prédateur et la plus part de fonctions metaboliques (Barton et al. 2013). La taille excerce un control sur la densité des individus, la dynamique des populations et les interactions entre individus (Romagnan 2013).

Par exemple, la taille du zooplancton est bien corrélée aux taux de broutage ainsi que aux spectres de taille qu'un organisme peut ingérer, ayant des stratégies d'alimentation différentes, les cladocères et les copépodes entament des relations distinctes (Cyr & Curtis, 1999). Par ailleurs, la nécessite d'employer de méthodes différentes à chaque taille plutôt qu'à chaque nature d'organisme, nous amène à proposer une classification par taille (Dussart 1965).

D'après la classification du zooplancton en fonction de la taille, le mesozooplancton est la fraction du zooplancton mesurant entre 200 µm et 2 cm (Dussart 1964 ; Sieburth et al. 1978). Se composant principalement des copépodes, larves meroplanctoniques et des petits individus de plancton gélatineux, organismes mesozooplanctoniques consomment directement le phytoplancton, le microzooplancton, mesozooplancton et du matériel détritique et ils ont une incidence significative sur la production primaire (Moriarty & O'Brien, 2013). Dans la suite de ce mémoire, par souci de simplification, nous emploierons le terme zooplancton mais il sera surtout fait référence au mésozooplancton sur lequel nous nous sommes focalisé après avoir échantillonné à l'aide de filets de maille 200 µm.

Le mesozooplancton a une place clef dans le réseau trophique pelagique et l'exportation de la production, incident sur les cycles biogeochimiques par le processus de la pompe biologique du carbonne. Le mésozooplancton est un des principaux contributeurs aux flux vertical des particules dans l'Ocean (Moritary & O'Brien, 2013 ; Richardson 2008). Etant un des principaux brouteurs sur le phytoplancton, il assure le transfert de matière et d'énergie vers les maillons supérieurs (Richardson 2008). Il est support de développement de la communauté microbienne via le recyclage de l'azote issu de l'excretion, la colonisation des pelotes fécales et des carcasses d'aimaux morts (Richardson 2008 ; Kirby & Beaugrand 2009). Enfin, lorsque la boucle microbienne est développée, il peut constituer une voie de transfert du carbone d'origine bactérienne vers les niveaux trophiques supérieurs (Fig. 5).

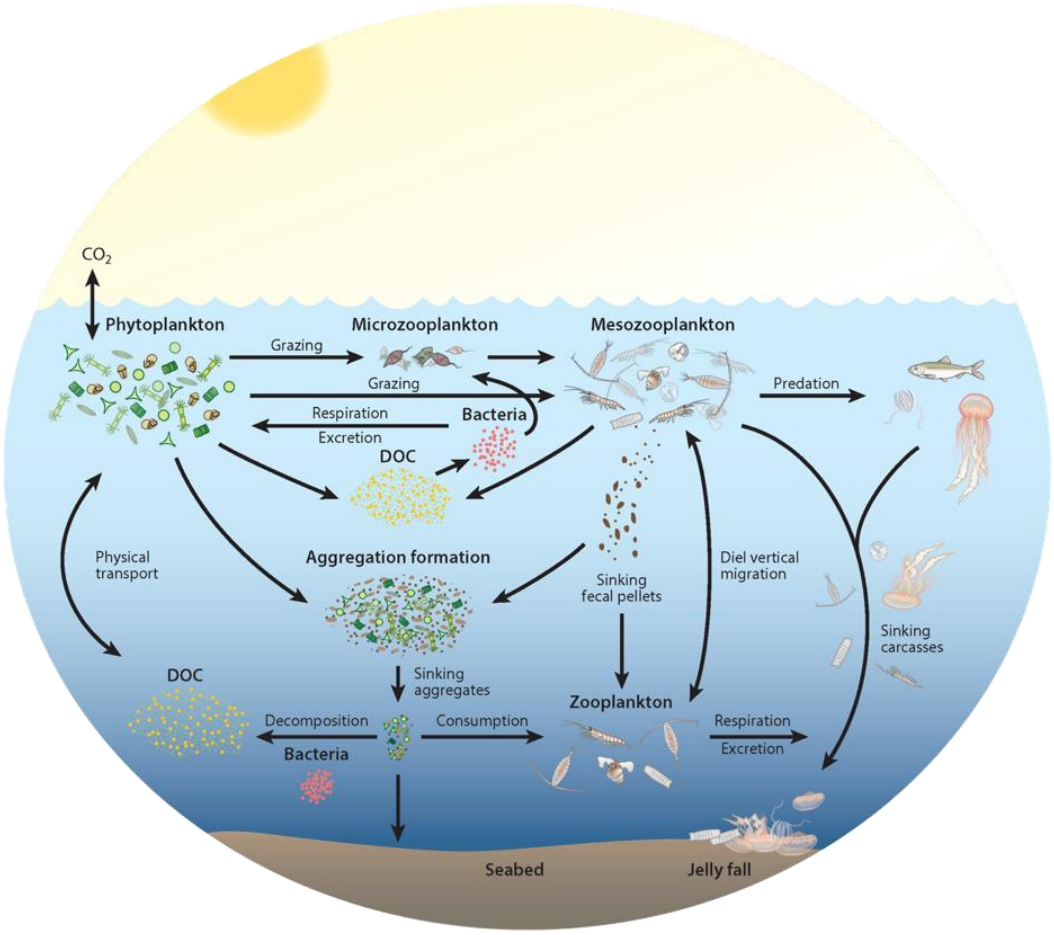


Figure 5. Cycles et export de Carbone par le zooplancton dans l'Ocean (Steinberg & Landry, 2017)

Le groupe majoritaire du mésozooplancton, les copépodes, est considéré comme le groupe d'organismes multicellulaires le plus abondant sur terre ; ils sont souvent comparés aux insectes en milieu terrestre (Schminke 2007). L'importance des copépodes dans le zooplancton est due à la grande diversité du groupe (environ 11 500 espèces selon Humes 1994) lui conférant un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes. L'abondance du groupe représente en moyenne entre 60 et 80 % de l'abondance mésozooplanctonique dans des régions océaniques et littorales et sa biomasse peut atteindre 90% de la biomasse du mésozooplancton. Ceci confère au groupe des copépodes une importance particulière dans les réseaux trophiques en termes de transfert d'énergie entre les producteurs primaires et bactériens et les maillons trophiques supérieurs.

Dans ces travaux, nous ferons reference au compartiment mesozooplanctonique.

1.4.2 Zooplancton et copépodes : révélateurs de caractéristiques environnementales

De par sa dépendance aux masses d'eau et sa sensibilité vis-à-vis les paramètres environnementaux, le zooplancton est considéré comme un « traceur » des masses d'eau. La composition des assemblages zooplanctoniques (en particulier les copépodes) renseigne sur la

provenance ou les caractéristiques des masses d'eau (littorales, océaniques, tempérées, tropicales, …). La variabilité de distribution du zooplancton donne aussi des informations sur les modifications de courants marins.

Du fait de la sensibilité du zooplancton vis-à-vis les modifications environnementales, plus particulièrement vis-à-vis de la température (organismes poïkilothermes), les taux de processus physiologiques tels que l'ingestion, la respiration et la reproduction peuvent doubler pour une augmentation de 10°C (Mauchline 1998). De manière plus générale, le zooplancton et plus particulièrement les copépodes sont des bons bioindicateurs de fluctuations climatiques et environnementales induisant des modifications de biodiversité. Les variations de compositions des communautés zooplanctoniques, plus particulièrement de copépodes, et leurs relations avec les fluctuations climatiques/environnementales, fournissent des informations importantes pour la caractérisation des modifications de fonctionnement des écosystèmes. De manière plus générale les réponses du zooplancton induites par l'environnement sont considérées comme des amplificateurs révélateurs de modifications du milieu (Taylor et al. 2002).

Les changements interannuels, saisonniers, ou encore ponctuels des abondances du zooplancton démontrent sa capacité à répondre rapidement aux variations de l'environnement pélagique. Celle-ci est liée à la combinaison des caractéristiques biologiques tels que des cycles de vie courts (quelques jours à semaines en milieu tempéré) et peut se traduire par des modifications de production d'œufs (dont œufs de diapause), de caractéristiques phénologiques et/ou comportementales telles que des patrons migratoires verticaux (Hays 2005 ; Mauchline 1998). Il s'agit par ailleurs d'un compartiment non-exploité (en dehors de quelques groupes comme le Krill par exemple), ce qui en fait un compartiment dont la variabilité n'est pas liée à l'exploitation.

1.5 L'Observation des modifications environnementales en milieu côtier

La caractérisation des modifications de biodiversité zooplanctonique et des conditions climatiques et environnementales associées nécessite l'acquisition de chroniques de données à l'échelle pluri-décennale. Celle-ci se fait grâce à des observatoires systématisés sur le long terme qui sont essentiels pour la description et la compréhension de la variabilité du Système Terre. Leur but principal est de différencier les causes de variabilité anthropique des causes naturelles à l'origine de la variabilité des écosystèmes (Goberville 2010). Ces observatoires produisent des séries à long terme qui sont de puissants outils pour la détection des modifications des écosystèmes, y compris les communautés biologiques (Cloern et al. 2016). Ces observatoires permettent de caractériser les compartiments suivis (environnement, biodiversité), de décrire les évolutions spatio-temporelles à plusieurs échelles (saisonnière, interannuelle, pluri-décennale …), et de proposer des hypothèses concernant les processus liant les réponses des écosystèmes face aux processus atmosphériques à grande échelle et aux forçages locaux (Cloern et al. 2016).

Parmi ces observatoires, le Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT), constitué en 1995 et labellisé par l'INSU en 1996, regroupe 10 stations marines sur les trois façades

maritimes métropolitaines françaises. Ce réseau d'observation a pour objectifs la détection des modifications dans les systèmes côtiers sur le long terme et la quantification de l'influence de la variabilité climatique (forçages régionaux/globaux) et anthropique (forçages locaux). Ces objectifs sont atteints grâce à des outils tels que l'échantillonnage de paramètres descripteurs de l'environnement, l'analyse des données issues des prélèvements et la gestion/diffusion des informations recueillis (http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr). A cette acquisition est souvent couplée une collecte de zooplancton afin de répondre aux objectifs évoqués ci-dessus.

1.6 Etat de l'art du lien biodiversité - climat dans les trois environnements étudiés

L'état des connaissances sur les relations climat - zooplancton est très hétérogène d'un site d'étude à l'autre. Bien documenté dans l'estuaire de la Gironde, il a été jusqu'à présent peu renseigné dans le Bassin d'Arcachon, alors que les connaissances dans le Golfe de Californie sont principalement axées sur les processus agissant à une large échelle spatiale. Les informations ci-dessous sont une synthèse – non-exhaustive - des connaissances actuelles.

1.6.1 Golfe de Gascogne

1.6.1.1 Principaux processus physiques

Le Golfe de Gascogne (GdG) (Fig. 6b) se caractérise par des courants de différentes natures résultant des influences de la marée, des vents, des différences de densité de l'eau de mer et de la circulation océanique à grande échelle (fortement contrainte par la bathymétrie) (Koutsikopoulos & Le Cann, 1996, Lazure et al. 2009). Les courants sur le plateau se distinguent des autres domaines du Golfe : sur le plateau continental, les courants alternatifs de marée sont renforcés et comportent une composante non périodique - appelée courant résiduel - en moyenne très faible à l'échelle du Golfe, mais qui peut être dominante à l'échelle locale. A l'échelle de la journée, les courants sont sous l'influence principale des vents dont les effets sont variables, fonctions de la profondeur et la saison. La circulation induite par les gradients de densité (liés aux différences de température ou de salinité) peut être localement ou temporairement dominante (courants de surface à proximité des estuaires lors d'épisodes de crue ou dans les fronts thermiques).

1.6.1.2 Circulation générale saisonnière sur le plateau continental

L'ensemble du GdG est le siège d'un vaste tourbillon cyclonique en automne. Sur le plateau continental, un courant (vitesse 30 cm/s) dirigé vers le nord-ouest apparaît en début d'automne (sauf années atypiques) et peut persister jusqu'en décembre (Lazure et al. 2009). Il transporte vers le nord des eaux chaudes du coin sud-est du Golfe et se traduit par une langue chaude qui s'étend du pays Basque à la Bretagne. Sur le talus, le courant est également dirigé

vers le nord-ouest. En période hivernale, les courants, faibles (notamment entre 46 et 47°N), restent dirigés principalement vers le nord. Au nord de l'estuaire de la Gironde, les eaux douces issues des grands fleuves (Gironde, Loire, Vilaine) se mélangent en surface avec les eaux marines en se déplaçant vers le nord le long de la côte sous l'effet des différences de salinité et de la rotation terrestre (Lazure & Jegou, 1998). Le printemps est une période de transition durant laquelle les vents moyens - de secteur sud-ouest en hiver -s'orientent en nord-ouest. Les courants de surface s'orientent progressivement vers le sud alors qu'ils restent dirigés vers le nord le long de la côte des Landes. En été, la circulation sur le plateau continental s'inverse. Sous l'effet de vents de nord-ouest dominants, les courants dans les couches de surface sont majoritairement dirigés vers le sud.

1.6.1.3 Caractéristiques climatiques

L'hydrodynamique du plateau continental du GdG est donc directement soumises aux variations du climat (vents, apports continentaux, variabilité thermique, …).

- Climat global atlantique et climat régional

Le climat régional du GdG dépend de celui opérant à l'échelle de l'Atlantique nord (oscillations NAO, AMO…), via l'action des échanges air-océan et de la circulation océanique aux différentes échelles de l'Atlantique nord (Gulf Stream, dérive nord-atlantique), régionales (courant ibérique vers le nord, courants liés au talus) et locales (apports fluviaux). Sur la base des travaux de Rhein et al. (2013), Pörtner et al. (2014), des conclusions du GIEC (IPCC, 2007) et du rapport C2A (Le Treut et al. 2013), les tendances régionales sont à une récurrence des sécheresses estivales, associées à un réchauffement thermique ou à des régimes de vents hivernaux/estivaux plus faibles/forts qui suggèrent l'amplification de certains processus biologiques déjà identifiés (Le Treut et al. 2013).

- Climat thermique

Le climat thermique des eaux de surface se caractérise spatialement - au cours de la période 1965-2003 -par un gradient positif nord-sud (Pays Basque plus chaud de +5-7°C que le Finistère breton). Ce gradient spatial s'amenuise progressivement le long des côtes sud de Bretagne à partir de la mer des Pertuis Charentais où il n'est que de +3 à 4°C (Michel et al. 2009). Depuis les années 1970, un réchauffement des eaux de surface plus marqué est observé (+0,15-0,35°C par décade ; de Castro et al. 2009). Il s'explique plus par à une augmentation de la durée de la saison estivale sur les printemps-automnes (Costoya et al. 2015) que par des étés/hivers plus chauds/froids (Koutsikopoulos et al. 1998). La conséquence régionale de la dilatation thermique océanique est une élévation du niveau marin qui pourrait être comprise entre 0,5 à 1 m en 2100, selon les scénarios climatiques disponibles à l'échelle régionale (Le Treut et al. 2013).

- Climat de houle du GdG et évolution constatée des tempêtes

Le climat de houle se caractérise par des hauteurs moyennes de houle de 2,5-3 m mais avec une tendance significative à une augmentation d'environ +15% (0,2-0,3 m) au cours des 40

dernières années en lien avec une augmentation des vents et une possible influence de la NAO (Bertin et al. 2013). L'analyse du temps de retour des tempêtes avec submersion sur une base comparative d'analyse historique des submersion marines et de modélisation (Breilh et al. 2014) montre le retour d'un évènement tous les 11 ans, et non pas tous les siècles comme initialement pressenti pour Xynthia (46 submersions se sont produites au cours des 5 derniers siècles).

- Salinité et évolution constatée des apports fluviaux

Les tendances constatées sur les débits fluviaux (ex. Garonne et Dordogne) indiquent une baisse moyenne de 25-30% sur 50 ans, avec - en filigrane - une incidence climatique de la NAO sur le régime hydraulique de la Garonne qui se caractérise par des débits d'étiage et de crues plus faibles (Le Treut et al. 2013). Les tendances prédites par la modélisation du climat du siècle à venir et ses conséquences sur les débits fluviaux vont également dans ce sens (Caballero et al. 2007, Dankers & Feyen, 2008) suggérant une dimiñtion, à l'échelle régionale, des influences estuariennes et une marinisation estivale accrue du littoral (Le Treut et al. 2013).

Le texte suivant est extrait et adapté d'une syntèse pour AcclimaTerra (2018), contibuteurs : Eric Goberville, Aurelie Chaalali, Iker Castege, Xavier Chevillot, Benoit Sautour.

Modifications récentes de biodiversité dans le Golfe de Gascogne

La partie est du plateau continental du Golfe de Gascogne (GdG) se situe dans la zone de transition entre la province subtropicale et la province boréale (OSPAR-Commission, 2000). La biodiversité y est la résultante d'un mélange de biocénoses de zones tempérées et de d'origines boréales aussi bien que subtropicales en limite sud ou nord de répartition (suivant l'origine). Cet environnement a subi ces dernières décades des modifications importantes de conditions environnementales. Les années 1990 ont été caractérisées par des températures plus chaudes (jusqu'à 0,6°C d'augmentation par décade de 1971 à 1998 au sud et une augmentation moindre dans le nord portant essentiellement sur les températures hivernales) et des conditions plus venteuses que lors du siècle précédent (Planque et al. 2003. ; Désaunay et al. 2006). La température et le vent, associés aux potentielles modifications de courants, sont susceptibles de modifier les caractéristiques de la biodiversité dans cet environnement en favorisant par exemple les espèces subtropicales ayant une aire de répartition latitudinale large et en défavorisant les espèces tempérées ou boréales, notamment ayant une aire de distribution latitudinale réduite (Beaugrand et al. 2002 ; Poulard & Blanchard, 2005, d'Elbée et al. 2009).

La variabilité de la biodiversité le long et au large des côtes atlantiques françaises est principalement liée à des variations climatiques à grande échelle (AMO, NHT, SST : Beaugrand et al. 2002 ; David et al. 2012 ; Chaalali et al. 2013b). Dans les zones néritiques, les caractéristiques atmosphériques locales sont très directement transmises à la colonne d'eau, ce qui détermine les variations des caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau, elles-mêmes déterminantes pour la diversité biologique (Gailhard et al. 2003 ; Goberville et al. 2010). En

domaine océanique, les conditions locales sont moins importantes et les forçages à grande échelle oscillant à basse fréquence sont dominants (circulation générale, climat régional, … Valdés & Moral, 1998).

Le changement climatique influence la distribution spatiale des espèces. De manière générale, les espèces zooplanctoniques thermophiles et opportunistes (ex.: les copépodes planctoniques Temora stylifera, Oncaea media and Ditrichocorycaeus anglicus) sont avantagées alors que les espèces caractéristiques d'eaux plus froides ou d'efflorescences phytoplanctoniques constituées de grandes cellules sont clairement désavantagées (Valdés et al. 2007). Une des conséquences est la dominance accrue des espèces thermophiles (dont des espèces estivales, souvent accompagnée d'augmentation d'abondances) pendant des périodes plus longues ([été] [été-automne] : d'Elbée et al. 2014).

La phénologie est modifiée avec des décalages de périodes de diversité maximale probablement à mettre en relation avec les modifications du contexte hydro-climatique, notamment le réchauffement des eaux en hiver (comme observé pour l'ichthyoplancton : d'Elbée et al. 2009). Les efflorescences phytoplanctoniques répondent généralement plus rapidement au réchauffement que leurs consommateurs zooplanctoniques (Hays et al. 2005). La relation entre phytoplancton et zooplancton dans les milieux côtier et littoral, pour la période 1993-2002, dans le GdG, est approximativement linéaire (Stenseth et al. 2006). Sur une période plus longue (1953-1998) Hays et al. 2005 rapportent qu'un des copépodes planctoniques dominants de l'Atlantique nord-est, observé dans les eaux océaniques du GdG (Calanus finmarchicus, Planque & Fromentin, 1996), a vu sa période de production avancée de 11 jours seulement, alors que dans le même temps la période de production de sa ressource alimentaire est avancée de 33 jours (Diatomée *Rhizosolenia alata*) et de 27 jours (dinoflagellé *Ceratium tripos*).

La relation entre phytoplancton et zooplancton dans le GdG (milieux côtier et littoral, 1993-2002 : Stenseth et al. 2006) est approximativement linéaire bien que les effets des facteurs environnementaux (température, nutriments, upwellings, photopériode) sur ces 2 compartiments ne sont pas linéaires. A un niveau trophique plus élevé, une remontée vers le nord d'espèces proies spécifiques de prédateurs planctivores est observée en relation avec différents processus physiologiques (copépode *Pseudocalanus elongatus* : mortalité accrue quand la température > 18°C, idem pour le copépode Centropages typicus, mais moins vite). Par ailleurs, la durée de développement de certaines espèces est diminuée (*Pseudocalanus elongatus*: - 2 à 3 mois : Stegert et al. 2010). Il en résulte une période de présence de nourriture moins longue pour les poissons planctivores (ex. : *Pseudocalanus elongatus*, nutrition spécifique de la morue et hareng), alors que le synchronisme entre pic de proies zooplanctoniques et pic de prédateurs est déterminante pour le maintien des populations de poissons. Une modification de morphologie des proies zooplanctoniques est aussi observée en relation avec les modifications de l'environnement à l'échelle pluriannuelle (ex. : proportion d'individus parthénogénétiques / sexués chez les cladocères). La prédation s'exerçant de manière différenciée en fonction de la morphologie ceci doit amener une modification des relations trophiques des poissons zooplanctivores (d'Elbée et al. 2014). En conséquence, certaines espèces de poissons, se

nourrissant préférentiellement à partir de copépodes planctoniques (Stegert et al. 2010), voient leur importance relative au sein de l'ichtyofaune modifiée en relation avec les modifications de distribution des proies. Ceci est observé que ces espèces soient zooplanctivores durant tout leur cycle de vie ou seulement pendant leur stade larvaire (Beaugrand et al. 2003).

Les effets des facteurs environnementaux (température, nutriments, upwellings, photopériode) sur le plancton du GdG en milieux côtier et littoral ne sont pas linéaires. Les variations interannuelles d'abondances d'organismes de niveaux trophiques très divers sont corrélées à un index climatique à méso-échelle ou à l'échelle de l'atlantique nord (Beaugrand et al. 2002). Ces modifications ne sont pas graduelles mais procèdent d'une succession d'équilibres dynamiques entrecoupés de modifications brutales en liaison avec des indices climatiques à grande échelle aussi bien dans le GdG qu'en milieu littoral (ex. : shift des années 80 et du début des années 2000 : Beaugrand et al. 2002). Ces changements brutaux correspondent à des modifications importantes de biodiversité dont les conséquences ne sont pas toujours faciles à prédire. Entre ces périodes de changements brutaux les variations de moindre amplitude de diversité des communautés biologiques répondent à des contraintes environnementales différentes d'une période à l'autre. Ces modifications brutales se répercutent jusqu'au prédateurs d'ordre supérieur (oiseaux et mammifères marins, Milon & Castège 2016).

1.6.1.4 L'estuaire de la Gironde

1.6.1.4.1 Contexte physico-chimique

L'estuaire de la Gironde est l'estuaire macrotidal le plus grand d'Europe . Il résulte de la confluence des fleuves Garonne et Dordogne et il se déverse dans le Golfe de Gascogne. La partie avale de l'estuaire est donc très influencée par la dynamique du GdG. Le long de l'estuaire, des environnements tels que des vasières intertidales, des chenaux et des zones humides sont présents. L'hydrodynamisme de l'estuaire est caractérisé principalement par deux processus : (i) la marée, qui entraine une intrusion et une sortie d'eau de mer avec une périodicité semi-diurne et (ii) le marnage -compris entre 1,5 à 5 m - qui varie avec le coefficient de marée. Les débits sont contrôlés par des processus saisonniers de précipitations sur les bassins versants des deux fleuves (Dordogne et Garonne). Les maximas sont observés en hiver (crues en janvier et février) et les minimas en juillet-août. La variabilité saisonnière des débits a une influence sur la salinité de l'estuaire : le gradient halin le long de l'estuaire et la forte variabilité saisonnière thermohaline sont des facteurs contraignants pour les biocénoses estuariennes.

De par ses caractéristiques hydrodynamiques, l'estuaire de la Gironde présente une très forte turbidité avec une zone de concentration maximale de particules en suspension appelée bouchon vaseux (BV). Cette forte turbidité limite la pénétration de la lumière et influence donc la production primaire. La conjugaison de fortes teneurs en particules et de températures (estivales) élevées induit une récurrence d'épisodes de faibles concentration en oxygène,

épisodes qui peuvent être aggravés par l'effet d'importants apports urbains (dont la gestion s'est grandement améliorée ces dernières années).

1.6.1.4.2 Contexte biologique : le plancton

Le milieu estuarien est fortement contraint par la physique (hydrodynamisme, température, …), la chimie (salinité, …) et les apports continentaux. La diversité biologique y est faible, en particulier dans les zones oligo- et mésohalines. Ainsi, seulement 5 espèces zooplanctoniques sont recensées dans la zone médiane et 3 dans la zone amont (hors organismes méroplanctoniques dont la présence est très ponctuelle). La diversité des organismes est néanmoins croissante vers l'aval. Cette augmentation de diversité résulte d'une augmentation de diversité spécifique de certains groupes (par ex., les crustacés copépodes) et de l'augmentation de représentativité d'autres groupes comme le méroplancton. En aval, une importante diversité est ainsi observée, mais elle n'a pas pu être décrite au niveau de l'espèce pour tous les organismes. L'essentiel du travail a porté sur le groupe dominant, quelle que soit la zone de l'estuaire, les copépodes, et environ 30 espèces ont été recensées. Ce chiffre est indicatif, car - en fonction des caractéristiques hydroclimatiques - cette biodiversité peut être modulée par l'intrusion d'eaux plus côtières (en période d'étiage) ou plus continentales (en période de crue). La richesse spécifique du zooplancton de la Gironde aval est proche de ce qui peut être observé dans des zones littorales de mêmes caractéristiques physico-chimiques.

Plusieurs espèces sont caractéristiques du zooplancton de l'estuaire de la Gironde. Il s'agit de Crustacés (copépodes et mysidacés) qui constituent l'essentiel du zooplancton dans les zones oligo- et mésohalines de nombreux estuaires :

- *Eurytemora affinis* : copépode euryhalin et eurytherme, adapté à de nombreux environnements ; c'est l'espèce dominante des estuaires de l'hémisphère nord, en particulier en zones oligo- et mésohalines.
- *Acartia tonsa* : copépode trouvé dans de nombreux systèmes estuariens à l'échelle mondiale, mais aussi dans des zones littorales où le pool nutritif est abondant.
- *Acartia bifilosa* : copépode caractéristique des eaux saumâtres, principalement trouvé en zone mésohaline dans les écosystèmes estuariens.
- *Neomysis integer :* mysidacé suprabenthique, habituellement présent en eaux saumâtres dans des écosystèmes littoraux peu profonds tels que des baies ou des estuaires.
- *Mesopodopsis slabberi* : mysidacé euryhalin à large distribution spatiale, dominant en zones littorales peu profondes.

D'autres espèces sont présentes en zones dulcicoles (estuaire fluvial, ex. les cladocères d'eau douce) et polyhalines (par ex., les cladocères marins). Leur représentativité au sein de la communauté zooplanctonique est faible et dépend pour beaucoup des conditions

hydroclimatiques. Le copépode *Eurytemora affinis* est préférentiellement observé en amont du bouchon vaseux (Castel & Feurtet 1989, Sautour & Castel 1995), alors qu'*Acartia bifilosa* est observé plus en aval, avec une préférence pour de plus fortes salinités, dans l'estuaire méso- et polyhalin (Sautour & Castel 1995). *E. affinis* se trouve principalement dans les masses d'eau des régions oligohalines (5-15 ; David et al. 2005) à fluviales (Dindinaud 2015) et des masses d'eau à des températures comprises entre 9°C et 14,9°C (Sautour & Castel 1995). Comme dans plusieurs autres estuaires européens (Mouny & Dauvin 2002), *A. bifilosa* était l'espèce dominante de l'estuaire mésohalin jusqu'à la fin des années 90. Depuis, le copépode *A. tonsa*, une espèce invasive, s'est établie dans l'estuaire méso- et polyhalin avec des abondances comparables à celles de l'espèce de copépode native et dominante de l'estuaire : *E. affinis* (Chaalali et al. 2013a).

Le cycle de développement de ces espèces est marqué par une dynamique saisonnière (David et al. 2005). Le copépode *E. affinis* présente deux périodes de production : une première, printanière et importante observée autour de mars/avril, et une seconde, plus modeste qui apparaît en fin d'automne. La période de production des deux espèces d'*Acartia* est observée en été, souvent en début de période pour *A. bifilosa* et en fin pour *A. tonsa*. Les abondances maximales de mysidacés sont observées en avril et septembre pour *N. integer* et autour de juillet-août pour *M. slabberi*.

La zone polyhaline est caractérisée par une plus forte biodiversité. La diversité zooplanctonique globale augmente notamment du fait de l'importance accrue du compartiment méroplanctonique, en relation avec la présence des communautés benthiques des substrats durs et meubles des deux rives et des communautés de poissons du plateau ou de l'estuaire aval, pourvoyeuses de larves. Cette diversité augmente aussi en relation avec la présence accrue de groupes typiques des eaux marines/littorales comme les Appendiculaires.

Cette augmentation de biodiversité liée à la présence accrue d'espèces côtières est marquée au sein de la communauté de copépodes, dans laquelle des espèces typiquement néritiques côtières comme *Euterpina acutifrons* ou *Paracalanus parvus* sont dominantes.

Le texte suivant est adapté du livre « L'estuaire de la Gironde : un écosystème altéré ? Entre dynamique naturelle et pressions anthropiques ». Contributeurs : à paraitre fin 2020 aux Presses Universitaires de Bordeaux.

Modifications récentes de biodiversité dans l'estuaire de la Gironde

- Une répartition spatiale directement affectée par la marinisation du milieu. Depuis la fin des années 1970 la communauté néritique et les communautés zooplanctoniques typiquement estuariennes ont progressé vers l'amont en conséquence de la salinisation actuelle de l'estuaire. Selon les communautés ou espèces considérées, ces progressions présentent de fortes disparités, qui peuvent probablement s'expliquer par des comportements migratoires diversifiés et la structuration de la colonne d'eau. La communauté néritique est remontée de 10 km dans l'estuaire, alors qu'Eurytemora affinis a progressé de 35 km, *Acartia bifilosa* ne

progressant pas significativement. La remontée du copépode *E. affinis* ne peut être uniquement expliquée par une remontée passive des communautés liée aux masses d'eau en relation avec la diminution des débits (comme pourrait le laisser penser le caractère planctonique des espèces). Elle s'explique aussi par des comportements migratoires permettant aux organismes une progression accrue vers l'amont.

- Une modification des niches écologiques. Si la progression des organismes vers l'amont n'était que le seul fait d'un transfert lié aux masses d'eau (marinisation), les conditions thermiques et halines pourraient être considérées comme constantes pour ces espèces et les conditions de développement proches (en faisant abstraction des modifications liées à la topographie, courants, faune sessile, ...). La question d'une altération des niches écologiques se pose alors pour les espèces dont la progression vers l'amont est plus importante que la progression des masses d'eau en lien avec la marinisation. C'est ce qui a été observé pour le copépode *Eurytemora affinis* pour lequel la remontée passive est accentuée par un déplacement actif vers l'amont (Chaalali et al. 2013a). Celui-ci, lié à un comportement migratoire sur la verticale, permet à l'espèce de progresser en utilisant les courants résiduels de fond orientés vers l'amont (David et al. 2005). Cette espèce est donc présente actuellement dans des masses d'eau dont les caractéristiques thermiques et halines diffèrent de ce qu'elles étaient il y a quelques décennies. Cette observation n'est pas surprenante, puisque l'espèce, très tolérante, est trouvée sur de très larges gammes de salinités. Cependant, une adaptation de l'espèce à des conditions abiotiques situées en dehors de ses preferenda classiques a été observée (15°C et 15 unités de salinité). Son développement vers l'amont, permet de décrire aussi une enveloppe environnementale de l'espèce différente de celle décrite plus en aval, ce qui peut également soutenir l'hypothèse d'une adaptation de l'espèce (modification de sa niche écologique) et/ou la présence de plusieurs clades génétiques (Dindinaud 2015). Cette progression, dans une zone où l'espèce était absente par le passé, est interprétée comme une colonisation d'un nouveau biotope (comme dans l'Escaut par exemple).

- Des modifications phénologiques concernant l'essentiel des espèces. Outre les modifications décrites ci-dessus permettant aux organismes de rester dans des conditions proches de leurs preferenda écologiques, la dynamique saisonnière de beaucoup d'espèces est modifiée, en particulier avec un développement ou une période de présence plus précoces en relation avec la hausse plus précoce des températures et leur chute plus tardive au cours de l'année (Chevillot et al. 2017). Ceci concerne la totalité des espèces zooplanctoniques des zones méso- et polyhalines de l'estuaire. Ces modifications ne se font pas avec les mêmes amplitudes pour toutes les espèces (par ex., le mysidacé Neomysis integer est le plus impacté des organismes zooplanctoniques). Il en résulte une désynchronisation de la dynamique des espèces dans l'estuaire principalement marquée par une présence de juvéniles de poissons à un moment a priori défavorable pour eux en termes de nourrissage (désynchronisation des périodes de présence des proies et des prédateurs).

- Des modifications démographiques surprenantes. Les abondances du copépode *Eurytemora affinis* n'ont pas permis de détecter de tendance à l'augmentation ou à la diminution

au cours des dernières décennies (Chaalali et al. 2013b). Les caractéristiques démographiques de la population ont néanmoins été modifiées, avec plus d'adultes mais moins de femelles portant leurs œufs et moins d'œufs portés par femelle (David et al. 2007). Il en résulte un paradoxe lié à une diminution globale du nombre d'œufs observés bien que les abondances ne présentent pas de tendance significative à la baisse. Afin de résoudre ce paradoxe, David et al. (2007) ont testé plusieurs hypothèses de l'influence d'une modification de la répartition spatiale de l'espèce, de la taille des femelles, de la qualité nutritionnelle de l'environnement ou encore d'une production plus rapide des sacs portant les œufs. Aucune de ces hypothèses n'a permis de clarifier le paradoxe. Ces mêmes auteurs ont alors recalculé, à partir de modèles de dynamique de population, le nombre d'œufs permettant d'obtenir les abondances observées d'adultes. Les résultats montrent, pour la période récente, un déficit très important d'œufs portés par les femelles, ce qui laisse supposer que des œufs sont émis libres dans le milieu.

- Des modifications de structure de la communauté zooplanctonique aval. Les modifications des assemblages zooplanctoniques sont particulièrement marquées dans la zone aval de l'estuaire où la « marinisation » du système induit l'arrivée d'espèces à affinité néritique (par ex., *Euterpina acutifrons*) au détriment des espèces habituellement très représentées (par ex., *Acartia tonsa*). Autour de l'année 2005, une transition d'une communauté de copépodes à affinité méso- à polyhaline à une communauté majoritairement polyhaline, classiquement caractérisée par une plus forte diversité biologique, a eu lieu. Cette modification s'est accompagnée d'une représentativité beaucoup plus homogène des espèces dans la communauté. Après 2012, la communauté a été marquée par l'arrivée de l'espèce introduite Pseudodiaptomus marinus. Aux alentours de 2005, des modifications de biodiversité sont également observées en limite de zones poly- et mésohalines avec : (i) une intrusion accrue d'espèces de copépodes présentes habituellement en océan ouvert : *Labidocera wollastoni*, *Clytemnestra rostrata* ou *Calanus helgolandicus* ; (ii) une migration de la communauté néritique vers l'amont

1.6.1.5 Le bassin d'Arcachon

1.6.1.5.1 Contexte physico-chimique

Le Bassin d'Arcachon, situé dans le sud–ouest de la France sur le littoral aquitain (44°40' de latitude nord et de 1°10' de longitude ouest) est une lagune méso-tidale semi-fermée de forme triangulaire et d'une superficie de 156 km². Zone d'interface entre domaines marin et continental, il communique avec l'océan Atlantique via deux passes étroites et est soumise à une marée semi-diurne dont l'amplitude de marnage est comprise entre 1,10 et 4,95 m (Gassiat 1989). Le volume d'eau échangé avec l'océan oscille entre 370 et 400 millions de m^3 en marée de vives eaux et 130 et 200 millions de m^3 en marée de mortes eaux (Auby 1991). La plupart des apports en eau douce (environ 1340 millions de $m^3.an^{-1}$) proviennent de la Leyre au sud-est, des canaux de Lège (au nord) et de Cazaux (au sud), d'un ensemble de 26 tributaires (côtes orientale et méridionale) et de la nappe phréatique (Auby 1991). Le Bassin comporte 2 chenaux principaux (Chenal de Piquey et le Chenal du Teychan). Les courants de marées sont plus importants dans

les chenaux et dans la partie médiane qu'au fond du Bassin (i.e., nord-est). Le mélange des apports continentaux et marins confère un caractère saumâtre aux masses d'eau dont le renouvellement complet se fait entre 10 et 24 jours. Un gradient halin permet de structurer les masses d'eau en 3 types : eaux néritiques externes (ENE), eaux néritiques moyennes (ENM) et eaux néritiques internes (ENI) (Bouchet 1968). La température et la salinité des masses d'eau sont fortement influencées par les fluctuations hydroclimatiques saisonnières.

1.6.1.5.2 Contexte biologique : le plancton

Typiquement, dans les écosystèmes côtiers tempérés, les périodes productives sont caractérisées par des « blooms » phytoplanctoniques printaniers. Un suivi des conditions environnementales et des périodes de début de production phytoplanctonique dans le Bassin d'Arcachon (Glé et al. 2007) a permis de mettre en évidence l'installation d'une période récurrente de « blooms » phytoplanctoniques atypiques de fin d'hiver (février) à l'entrée du Bassin. Ces périodes atypiques de production sont expliquées par des conditions hydrodynamiques et physico-chimiques associées à des périodes anticycloniques. D'Elbée et Castel (1995) ont décrit la variabilité de la communauté zooplanctonique en fonction des variables environnementales, en particulier l'importance du gradient thermo-halin dans la distribution des espèces. Ces auteurs ont déterminé que 76% des abondances du zooplancton (moyenne annuelle) est constitué par le groupe majoritaire, les copépodes, qui présente une richesse spécifique importante (33 espèces reportées pour la période 1982-1984). Le méroplancton représente 10,5% des abondances totales, les cladocères 9,3%, les appendiculaires 4,9% et les chétognathes 0,7%.

La distribution spatiale des organismes est donc en grande partie déterminée par le gradient halin, qui est croisant vers l'embouchure. La température, fortement liée aux conditions saisonnières instaure une succession temporelle des espèces et contrôle les abondances. Le gradient d'abondances est croissant vers l'embouchure en hiver et inversé en été. La diversité spécifique évolue saisonnièrement : des espèces printanières de copépodes et de cladocères sont remplacées par des espèces estivales-automnales plus thermophiles. Pendant ces périodes la diversité et les abondances sont élevées, contrastant avec la diversité hivernale. Les espèces de copépodes qui caractérisent la faune hivernale sont *A. discaudata*, *A. bifilosa* et *P. brevicornis*, et les espèces printanières typiques sont : *O. helgolandica*, *A. clausi*, *T. longicornis*, *C. hamatus*, *C. helgolandicus*, *P. elongatus*. La communauté estivale-automnale est caractérisée par des abondances importantes de *A. grani*, *I. clavipes*, *C. typicus* et par les cladocères des genres *Penilia* et *Evadne*. Les gastéropodes montrent une préférence plus thermophile tandis que les bivalves sont plus halophiles.

1.6.2 Golfe de Californie

1.6.2.1 Caractéristiques physiques

1.6.2.1.1 Morphologie

Appelé aussi Mer de Cortes, le Golfe de Californie (Fig. 6) est une étendue d'eau de 1130 km de long et 80-209 km de large qui sépare la Péninsule de la basse Californie du continent mexicain (22-32°N et 105-107°W). Dans la partie nord du Golfe, les profondeurs maximales sont de 200 m et une forte teneur en particules en suspension y est entretenue par les courants de marée (amplitude tidale jusqu'à 6,95 m à San Felipe). Deux grandes îles (Angel de la Guarda et Tiburon) font partie de l'archipel du plateau nord. La profondeur augmente vers le sud de ces îles, avec des bassins atteignant 3000 m à l'embouchure du Golfe. La côte ouest du Golfe est principalement rocheuse, avec quelques parties sableuses et un plateau étroit. Le climat subdésertique de la région est à l'origine des faibles décharges des bassins versants. A l'est du Golfe, le plateau continental est large et caractérisé par de longues plages sableuses, de grandes lagunes côtières et des baies envasées.

Géographiquement le Golfe se divise en 5 provinces (Fig. 8) :

- l'entrée du Golfe, en communication ouverte avec le Pacifique est Tropical (ETP), délimitée au nord par un transect Cabo San Lucas / Cabo Corrientes ;
- le sud du Golfe de Californie (SGC) de cette limite (embouchure interne) jusqu'au sud de la limite des grandes Iles ;
- l'archipel des Iles, qui se caractérise pour plusieurs chenaux étroits, des seuils et des profondeurs maximales comprises entre 300 m et 600 m ;
- le nord du Golfe de Californie (NGC) ;
- le Haut Golfe de Californie (UGC), une province avec des profondeurs inférieures à 30 m.

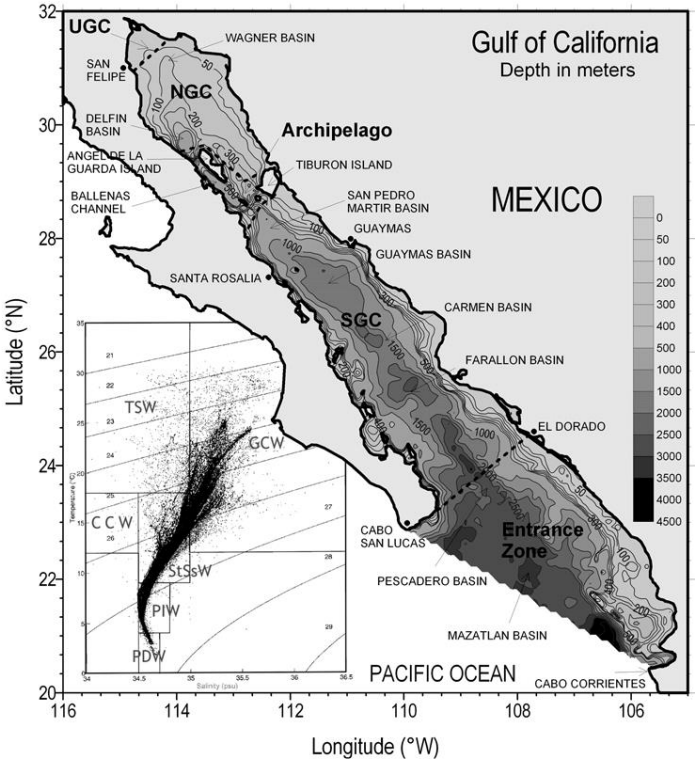


Figure 6. Bathymétrie du Golfe de Californie (profondeur en m) et noms des différents bassins. En encadré : diagramme des températures-salinités des différentes masses d'eau du Golfe (données de 1939 à 1993 : Lavin & Marinone, 2003).

1.6.2.1.2 Conditions hydrodynamiques

Les principaux forçages influençant la dynamique du Golfe de Californie sont saisonniers en relation avec l'Océan Pacifique et le climat (régime de vents, flux de chaleur et d'humidité : Lavin & Marinone 2003). La circulation générale des masses d'eau est contrôlée principalement par les variations annuelles et interannuelles des processus océanographiques du Pacifique et par les cycles tidaux journaliers, semi journaliers et bimensuels (Lavin & Marinone 2003). La fréquence naturelle de la résonance tidale dans le Golfe est en moyenne de 1,8 cycles j^{-1} (Filloux 1973). La marée co-oscille avec celle de l'Océan Pacifique, avec des amplitudes quatre fois supérieures en amont (jusqu'à 9 m) par rapport à l'aval. Les courants tidaux varient en relation avec ces marnages (Lavin & Marinone 2003) et sont à l'origine des marées internes, de solitons et de fronts de températures de surface pouvant générer des jets (Lavin & Marinone 2003). Le fort mélange tidal semble avoir plus d'influence sur la circulation résiduelle sur le long-terme que la circulation thermohaline (Lavin & Marinone 2003).

Dans la partie nord, la circulation est influencée par des gyres saisonniers « réversibles », cycloniques de juin à septembre et anticycloniques de novembre à avril (Lavin & Morinone 2003). Dans la partie sud, les gradients de température et de salinité indiquent des « entrées » d'eaux océaniques en hiver et des « sorties » en été. Une pénétration en profondeur (1000 m) de courants océaniques dans l'embouchure du Golfe principalement en hiver est par ailleurs décrite (Lavin & Morinone 2003 – Fig. 6).

Les conditions hydrodynamiques sont influencées par l'oscillation ENSO à l'échelle pluri-annuelle. Deux mécanismes physiques caractérisent la dynamique de l'ENSO : i) une augmentation des vents se dirigeant vers les pôles (ou diminution des vents en direction du sud) ii) une advection le long de la côte formant une vague de Kelvin qui pénètre dans le Golfe. Cette modification est à l'origine de la propagation des vagues de Kelvin vers le nord. Ces vagues, composantes de la circulation à l'intérieur du Golfe, forment des vagues côtières, modifient la circulation des masses d'eau et propagent le signal d'ENSO. Les caractéristiques physiques des masses d'eau se modifient alors en conséquence de ces changements de la circulation (Herrera-Cervantes et al. 2007). La variabilité plus importante des températures pendant les périodes ENSO est observable au sud des grandes Iles et sur la côte est (où le plateau continental est plus large et où des upwellings hivernaux ont lieu).

L'évolution pluriannuelle des communautés zooplanctoniques du Golfe de Californie est fortement liée aux processus hydro-climatologiques grande échelle tels que l'Oscillation Décennale du Pacifique (PDO) et l'oscillation sud El Nino (ENSO). La variabilité environnementale interannuelle dans le Golfe est modulée par l'interaction entre la PDO et l'ENSO (Lluch-Cota et al. 2001; Lavin & Marinone, 2003), cette dernière étant la signature prédominante. L'ENSO se traduit par des variations irrégulières et périodiques (d'environ 2-7 ans) des températures de surface de l'Océan Pacifique est.

Dans le Golfe de Californie les températures augmentent de 3°C et la salinité diminue de 0,1 en moyenne. L'amplitude des impacts de l'ENSO dépend de l'intensité et de la durée des événements. Des événements ENSO majeurs, enregistrés en 1982-1983, 1987-88, 1997-1998 et plus récemment 2015-2016, ont eu des conséquences importantes sur les caractéristiques des masses d'eau et, par effet cascade, sur les abondances relatives et biomasses des différents taxons planctoniques, depuis le phytoplancton (production primaire) jusqu'aux maillons trophiques supérieurs : durant les épisodes ENSO, les upwellings côtiers hivernaux diminuent en conséquence d'un affaiblissement des vents équatoriaux, ce qui entraine une augmentation des températures de surface et une réduction de remontée d'eaux riches en nutriments qui se traduit par une diminution de la production primaire et une modification des maillons trophiques supérieurs, depuis le compartiment zooplanctonique jusqu'aux espèces commercialement exploitées (Lluch-Cota 2000).

Suite à l'épisode ENSO de 1983-84, les biomasses maximales de zooplancton étaient supérieures dans le Golfe à ce qu'elles étaient dans le Courant de Californie, les valeurs maximales (60 $g.m^{-3}$ poids sec) étant observées sur la côte est (Lavaniegos-Espejo & Lara-Lara 1990). Dans les stations côtières, 31% des biomasses zooplanctoniques totales étaient concentrées dans le Golfe, les copépodes et les cladocères représentant en moyenne 65% des abondances totales. A cours de cette période, ont été observées :

- une modification de la structure de communautés, avec des abondances plus importantes pour les siphonophores, copépodes, euphausiacés et tuniciers ;
- une diminution des abondances de cladocères, ostracodes et larves de décapodes ;

- une augmentation de 13% des abondances planctoniques totales entre 1983 et 1984 (Lavaniegos-Espejo & Lara-Lara 1990) ;

- une dominance marquée des espèces tropicales dans la partie sud du Golfe ;

- une dichotomie entre les régions centre et sud du Golfe, avec des abondances plus marquées dans le sud où le signal ENSO, plus important, s'est répercuté sur la production phytoplanctonique.

Malgré des changements pouvant s'avérer marqués aux cours des périodes ENSO, la variabilité saisonnière reste prédominante. La variabilité à long terme influençant principalement les abondances relatives.

1.6.2.2 Caractéristiques physico-chimiques

1.6.2.2.1 Structure thermohaline

La structure thermo-haline du Golfe résulte des échanges entre l'océan et l'atmosphère et la dynamique océanique via un important processus d'advection (Lavin et al. 2009). La circulation thermohaline consiste en une sortie (entre 5 et 250 m) des masses d'eaux dessalées et une entrée (entre 50 et 250 m) des masses d'eaux océaniques. La structure thermo haline des eaux de surfaces à l'entrée du Golfe (zone de communication avec l'Océan Pacifique) est particulièrement complexe du fait de la confluence des masses d'eau de caractéristiques très distinctes : eaux tropicales de surface (TSW), eaux du courant de Californie, d'origine subarctique (CCC), eaux du Golfe de Californie (GCW). Cette juxtaposition de masses d'eau est à l'origine de fronts océaniques dans la partie sud du Golfe.

La circulation saisonnière est dominée par l'influence de l'Océan Pacifique à l'embouchure du Golfe, le régime des vents et les échanges de chaleur entre l'air et l'eau. Le forçage de l'Océan Pacifique s'exerce au travers d'une barocline résultant d'une onde de Kelvin, qui rentre et traverse le Golfe le long de la ligne de côte (Ripa 1997). Le courant côtier interne du Golfe semble se renforcer pendant l'été pour atteindre des vitesses moyennes de 0,6 $m.s^{-1}$ et des valeurs maximales de 0,80 $m.s^{-1}$, parcourant environ 1000 km de l'embouchure vers l'amont. Celui-ci est généré, par un forçage à méso-échelle sur la côte pacifique tropicale et par une influence de vents locaux (Lavin et al. 2014). Les processus locaux sont importants à courte échelle temporelle, modifiant les caractéristiques thermo halines de l'eau de surface (Lavin & Marinone 2003).

La circulation et la structuration thermo haline semblent être contrôlées par des processus à méso-échelle pendant la phase d'augmentation des SST à l'entrée du Golfe. Un filament d'eau froide en provenance du courant de Californie pénètre dans le Golfe et crée un front thermique avec une masse d'eau chaude (issue de l'extinction d'un tourbillon au niveau de la pointe de la péninsule de Basse Californie) qui s'écoule le long de la côte. Le côté « chaud » du front thermique forme un courant présentant des vitesses maximales de 0,70 $m.s^{-1}$, tandis que le courant formé par la partie « froide » du front atteint les 0,25 $m.s^{-1}$. La confluence des deux

courants à l'intérieur du Golfe forme un fort (0,40 à 0,80 m.s^{-1}) et étroit (~30 km) courant entre la surface et les 500 m de profondeur (Lavin et al. 2009).

La couche de surface se structure en fonction des vents à grande échelle présentant une forte variabilité saisonnière : pendant l'été les vents faibles du sud-ouest ont une influence prédominante, tandis qu'en hiver ce sont les vents forts du nord-ouest qui se polarisent le long de l'axe du Golfe (Bray 1988 ; Lluch-Cota 2000, Fig. 7).

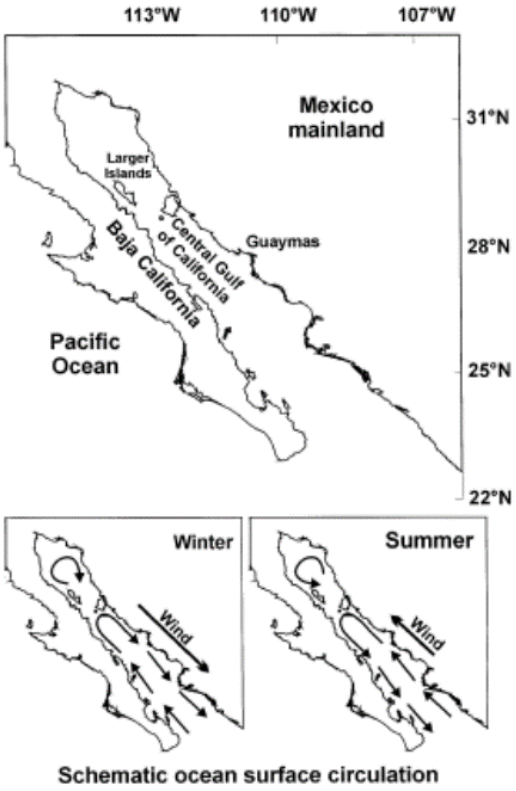


Figure 7. Golfe de Californie : influence Saisonnière des vents sur la circulation des masses d'eau. (Lluch-Cota, 2000)

Le Golfe de Californie est considéré comme un bassin d'évaporation (Bray 1988), les taux étant très supérieurs aux apports d'eau douce (peu des précipitations, rétention des débits par des barrages). Les salinités dans la partie nord sont élevées (35,3-37,2) alors que dans la partie sud elles sont proches des salinités des eaux océaniques (35,0-35,8).

L'essentiel des précipitations est observé en été, avec des transports de vapeur d'eau en provenance du nord-ouest. Pendant cette période et en automne, les tempêtes tropicales et les ouragans sont à l'origine des fortes précipitations et d'intenses apports d'eau et de sédiments arrivant à la côte directement ou à travers des lagunes (Salinas-Zavala et al. 2002).

Les températures les plus élevées sont observées dans les extremités nord et sud du Golfe pendant la période estivale, tandis que des températures plus faibles sont observées aux alentours des îles du milieu du Golfe ainsi que plus au nord toute l'année.

Cette importante variabilité des caractéristiques thermo-halines des masses d'eau d'origines diverses se mélangeant dans le Golfe a conduit à une régionalisation déterminée à partir de leurs caractéristiques physico-chimiques (et biologique associées : température, salinité et productivité), en relation avec leur origine.

1.6.2.2.2 Zone minimale d'Oxygène

A proximité des côtes de Sinaloa une zone profonde hypoxique (profondeur de plus de 70 m), correspond à de très faibles concentrations en oxygène dissous (<0,5 ml l^{-1}). La profondeur décroit vers les sud et on observe ces concentrations à 50 m à proximité des côtes de Guerrero et Michoacán (Hendricks & Serrano 2010). Cette couche hypoxique peut atteindre les 700-800 m. En dessous de cette zone, les concentrations remontent à des concentrations supérieures à 0,5 ml.l^{-1}.

La zone d'oxygène minimale fonctionne comme une barrière physiologique vis-à-vis des organismes aérobies. Ces zones constituent des environnements particuliers du fait que la vie animale y est rare, se composant basiquement de bactéries anaérobiques et abritant uniquement les espèces capables de développer des adaptations spécifiques pour tolérer des faibles concentrations en oxygène. Par ailleurs, l'extension verticale (particulièrement importante dans le Pacifique mexicain) peut générer des barrieres physiques, entrenant des modifications dans la distribution des organismes. Ceci peut resulter problématique, notamment pour les pêcheries (Hendricxs & Serrano 2010).

1.6.2.3 Contexte biologique

1.6.2.3.1 Dynamique de la production phytoplanctonique

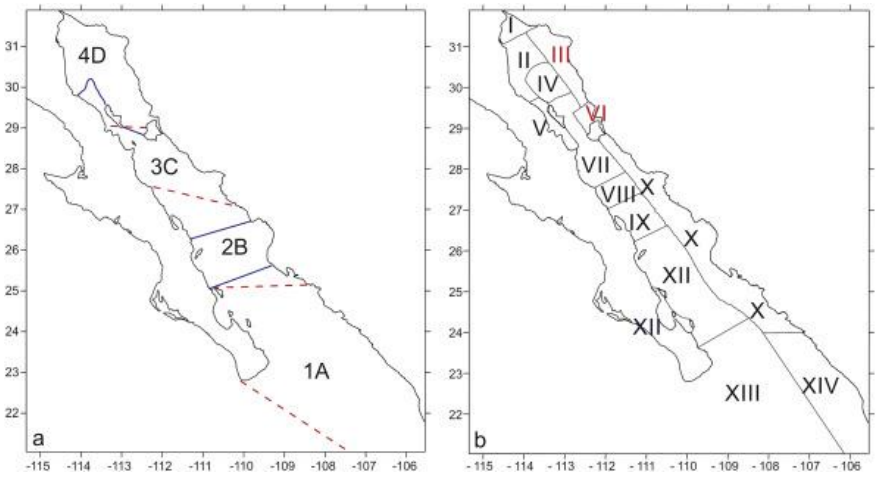


Figure 8. Divisions biogéographiques du Golfe de Californie en a) 4 et b) 14 régions. Classification sur la base de la dynamique spatio-temporelle des concentrations en pigments chlorophylliens (Santa-Maria-del Angel & Alvarez-Borrego, 1994).

Le Golfe de Californie est un système subtropical caractérisé par des taux exceptionnels de productivité, deux à trois fois plus importants que dans l'Atlantique ou le Pacifique ouvert,

aux mêmes latitudes (Alvarez-Borrego & Lara-Lara 1991 ; Brusca et al. 2005). Cette productivité est marquée, à l'échelle du Golfe par une importante hétérogénéité spatiale (Fig. 8).

L'enrichissement en sels nutritifs à l'origine de cette forte production primaire est la résultante du fort mixage tidal autour des grandes îles pendant toute l'année, et des remontées de masses d'eau profondes le long des côtes, induites par le vent pendant l'hiver dans la partie est. Ce phénomène est similaire à celui se produisant sur la côte ouest de la Péninsule de la Basse Californie. Mais alors que dans ce dernier cas la production primaire est exportée vers l'Océan, dans le Golfe, les eaux enrichies se dirigent vers la péninsule contribuant à une forte productivité primaire (1 g C $m^2.j^{-1}$ en moyenne et jusqu'à > 4 g C $m^2.j^{-1}$: Alvarez-Borrego & Lara-Lara 1991 ; Lluch-Cota 2000). Il y a peu d'apports en nutriments provenant des fleuves et les effets sont seulement locales. La penisule de Basse Californie a uniquement un petit fleuve (~ latitud 27°N) et les fleuves de la partie continentale du Mexique ont des barrages pour l'utilisation de l'eau dans l'agriculture (Alvarez-Borrego & Lara-Lara 1991).

D'un point de vue spatial, les biomasses phytoplanctoniques sont maximales dans la partie nord du Golfe avec une communauté constituée de diatomées de plus grande taille qu'au sud (Santa-Maria-del-Angel & Alvarez-Borrego 1994). D'autres apports en nutriments (notamment en azote) sont liés aux activités agricoles des états de Sinaloa et Sonora. Ils semblent être à l'origine d'enrichissements importants déclenchant des blooms phytoplanctoniques très étendus (sur 54 à 577 km^2) pendant les périodes de fertilisation des terres et d'irrigation (Beman et al. 2005).

Deux sources de variabilité temporelle caractérisent la dynamique temporelle de la production primaire : principalement cycles saisonniers, mais aussi, dans la région des îles, semi-annuelle (Kharu et al. 2004). Sur la côte est du Golfe, les biomasses sont minimales en été et maximales en hiver/printemps, en liaison avec la remontée hivernale d'eaux profondes (Santa-Maria-del Angel & Alvarez-Borrego 1994). Malgré une remontée moins marquée sur la côte ouest de la péninsule, les concentrations pigmentaires y sont également importantes pendant l'hiver/printemps.

La source de variabilité interannuelle est principalement associée à l'oscillation ENSO : en 1997-1998, par exemple, la production primaire nette a diminué de 30 et 40% dans la partie sud. Les corrélations entre l'indice multivarié de cette oscillation (MEI) et les tendances des concentrations en chlorophylle, mettent cependant en évidence une forte hétérogénéité de l'incidence de l'ENSO à l'échelle du Golfe de Californie (Kharu et al. 2004). Des corrélations plus fortes sont observées sur la côte est et dans la partie nord en comparaison de la partie centrale du Golfe. Le décalage entre les périodes de réchauffement et les diminutions en concentrations de chlorophylle est d'environ un an. Cette hétérogénéité de la signature de l'ENSO peut être liée à l'important mélange tidal, modulant la remonté des sels nutritifs et la stratification de la colonne d'eau (Herrera-Cervantes et al. 2007).

1.6.2.3.2 Diversité faunistique

Région très productive et abritant une grande diversité d'habitats, le Golfe de Californie recèle une grande biodiversité : 4852 espèces d'Invertébrés, 891 espèces des poissons, 222 espèces de Tétrapodes y sont recensées. Le taux d'endémisme est considérable et variable selon les taxons. Soixante-dix-sept espèces de poissons sont endémiques (soit 10% du nombre total d'espèces), dont le totoaba (*Totoaba macdonaldi*) qui a vu sa population s'effondrer depuis les années 1970 à cause de la surpêche. De grandes populations d'oiseaux marins sont présentes dans le Golfe : (e.g. *Oceanodroma melania* 70%, *O. microsoma* 90%, *Larus livens* 100%, *Synthliboramphus elegans* 95%, *S. craver* 90%). Trente-cinq espèces de Mammifères marins (4 pinnipèdes, 31 cétacés), dont l'emblématique Marsouin du Golfe de Californie (*Phocoena sinus*). Sept des 8 espèces de tortues marines sont présentes dans le Golfe.

Cinq cent vingt-six espèces de poissons ont été comptabilisées sur le plateau continental du Golfe de Californie (Walker 1960) : 17% sont endémiques, 10% typiques de la partie nord du Golfe, 73% proviennent de la province panaméricaine, 92% sont d'affinité tropicale et 8% d'affinité tempérée (Castro-Aguirre et al. 1995). Cette région est la deuxième plus importante en termes de pêcheries pour le Mexique. Les pêcheries industrielles du Golfe capturent 72% de thon, de sardines et 52% de la production totale de crevettes du Mexique (environ 500 000 tonnes soit 70% du produit interne national). Les pêcheries artisanales, exploitent environ 70 espèces pour 200 000 tonnes/an (Castro-Aguirre et al. 1995).

Les origines de la faune du Golfe sont diverses : côtes d'Amérique du sud et centrale, les Caraïbes (par l'isthme de Panama), côtes tempérées du Californie (lors des périodes glaciaires), l'Océan Indopacifique (Brusca 1980). Cette biodiversité a amené à distinguer trois zones (Walker 1960– Fig. 9) :

- la partie nord (du delta du Colorado jusqu'aux grandes îles du Golfe : Bahia de San Francisquito (Basse Californie) and Bahia de Kino (Sonora) ;

- la partie Centrale du Golfe qui va depuis la partie sud du nord du Golfe jusqu'à Guaymas (Sonora) et à Punta Coyote (Basse Californie sud) ;

- la partie sud depuis le sud du Golfe central jusqu'à Cabo Corrientes, Jalisco dans la partie continentale, et jusqu'à los Cabos du côté péninsulaire.

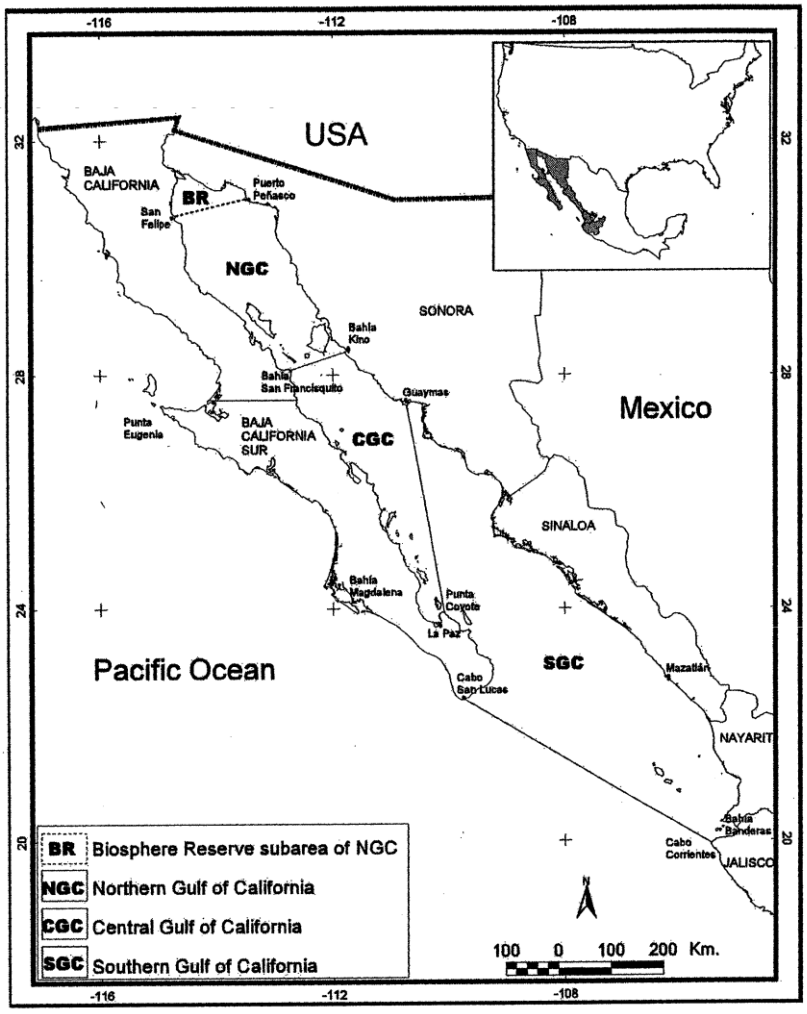


Figure 9. Régions faunistiques du Golfe de Californie (Brusca 1980).

La composition des communautés dans chaque zone est un mélange d'espèces directement liées aux habitats et d'espèces moins directement inféodées du fait de la complexité des interactions entre facteurs physiques et biotiques (Brusca 1980). Par exemple, les organismes benthiques sont plus abondants dans les récifs et les environnements intertidaux. Les mangroves et les estuaires sont des environnements où la diversité est importante et ils constituent de zones de frayère et de nourricerie pour les poissons ou les crevettes. Les abondances atteignent des valeurs plus élevées dans le nord du Golfe que dans le sud alors que la diversité est plus importante dans le sud (Brusca et al. 2005). Cette forte productivité de la partie nord du Golfe est à l'origine d'une zone de reproduction et nourricerie des poissons.

Une régionalisation plus fine déterminée à partir des assemblages phytoplanctoniques a permis de définir 14 ensembles (Santa-Maria-Del-Angel & Alvarez-Borrego 1994) et reflète les distributions géographiques des groupes faunistiques importants comme : le Chenal de Ballenas, zone de présence de Mammifères marins et d'oiseaux, et la partie centrale du Golfe au printemps, une zone de frayère pour les Sardines. La partie sud, plus large, et présentant des bassins profonds en étroite connexion avec le Pacifique, présente une biodiversité très

influencée par la faune panaméenne et par l'océan ouvert. Elle constitue un environnement tropical stable tout au long de l'année.

1.6.2.3.3 Le zooplancton

Du fait de la forte productivité primaire du Golfe, le zooplancton peut y être très abondant, occasionnant parfois de colorations importantes de l'eau dues à la présence des copépodes *Calanus Pacificus* et *Rhinocalanus nasutus* et/ou de l'Euphausiacé *Nyctiphanes simplex* (Brinton 1986). Le zooplancton est principalement dominé par les Crustacés copépodes, Euphausiacés et Amphipodes. Les cladocères et les mysidacés sont aussi relativement importants dans la partie superficielle de la zone néritique. Près de côtes, l'abondance des copépodes harpacticoïdes, des mysidacés et des cumacés augmente (Brinton 1986). Du fait de leur forte biomasse, ces crustacés planctoniques sont une source de nourriture importante pour les larves des poissons, ou des zooplanctontes carnivores tels que les siphonophores (*Muggiaea atlantica*) ou les chétognathes (*S. enflata, S. minima*).

Les variations thermohalines des courants superficiels et sub-superficiels de la côte occidentale de Basse Californie et de l'entrée du Golfe sont à l'origine de la diversité de la communauté zooplanctonique du Golfe (Longhurst 1967). La distribution géographique du zooplancton y est expliquée par les caractéristiques du Golfe qui permettent le mélange des eaux néritiques et des eaux intérieures du Golfe, les courants, les zones de front mais aussi les concentrations en oxygène, les comportements migratoires verticaux journaliers, saisonniers (Brinton 1986).

Certaines espèces peuvent ainsi être utilisées comme indicateurs de caractéristiques des masses d'eau. Le Siphonophore *Lensia challengeri* est un bon indicateur des eaux du courant de Californie, le Siphonophore *Chelophyes contorta* ou le Chétognathe *Sagitta pacifica* signalent l'influence des eaux du Pacifique central, alors que le Chétognathe *S. decipiens* indique une remontée d'eaux profondes (Alvariño 1971,1992). La cooccurrence des Chétognathes *S. decipiens* et *S. minima* est un marqueur de la remonté d'eaux profondes dans la partie nord où le mélange est vigoureux (Alvariño 1964, 1992).

Les analyses de similarité ont permis de déterminer trois assemblages principaux (Brinton 1986) : dans la partie nord, dans le centre du Golfe (zone tempérée) et près de l'embouchure (zone tropicale). Ces zones correspondent à celles basées sur les caractéristiques physiques et phytoplanctoniques évoquées précédemment.

La distribution et la diversité zooplanctonique de la zone tropicale-équatoriale jusqu'à l'origine du courant de Californie ont été décrites par différents auteurs (Heinrich 1960 ; Grice 1961 ; Fleminger 1964). La variabilité de la distribution géographique des copépodes entre Golfe et courant de Californie est associée à des différences de morphologie comme par exemple chez les pontelidés.

1.6.2.3.4 Les copépodes

Les premières expéditions réalisées dans le Golfe de Californie telles que la grande expédition océanographique « Challenger » et celle du navire « Albatros », ont permis d'établir les premiers registres des espèces des copépodes présentes dans le Golfe de Californie (Palomares-Garcia et al. 1998). Ces observations ont révélé le rôle important joué par les copépodes dans la structure et la dynamique de la communauté planctonique du Golfe de Californie (Brinton 1986 – Tab. 1).

Dans certaines zones du Golfe, les remontées d'eau sont corrélées à la présence des fronts océaniques déterminant la structure thermohaline et par conséquent la distribution verticale des copépodes sur les côtes est et ouest de Basse Californie (Jimenez-Perez & Lavaniegos-Espejo 2004 ; Cervantes-Duarte et al. 1993). Les communautés tropicales et tempérées sont séparées par les fronts océaniques à l'entrée du Golfe, au niveau de Cabo San Lucas (Gomez-Gutierrez et al. 2014), confirmant l'incidence des remontées d'eau sur la composition des communautés des côtes de Basse Californie (Jiménez-Perez & Lavaniegos-Espejo 2004). Les espèces du Golfe, sont également présentes dans le secteur équatorial de l'Océan Pacifique, la partie est du Pacifique (côtes de Californie et de Basse Californie). Peu d'espèces endémiques se trouvent dans les eaux côtières du Golfe.

La structure complexe de la communauté des copépodes dans le Golfe détermine la distribution spatiale et les abondances des larves de poissons et d'Euphausiacés (Gomez-Gutierrez et al. 1995, Hernandez-Trujillo & Esqueda-Escarceta 2002).

Des espèces du genre *Acartia* ont été décrites dans le Golfe de Californie, de même que plusieurs espèces du sub-genre *Acantacartia* (Zamora-Sanchez & Gomez-Aguirre 1985), du genre *Pseudodiaptomus* (Walter 1989) et du genre *Labidocera*.

Le genre *Labidocera* est capable de coloniser une multitude d'environnements côtiers et subtropicaux (Fig. 1O) :

- *Labidocera jollae* est une espèce représentative du Courant de Californie, associée aux environnements oligotrophes ; elle est accompagnée d'autres espèces du genre *Labidocera* se mélangeant avec des espèces côtières et *L. trispinosa* ;
- À l'intérieur du Golfe, cette espèce est remplacée par *L. kolpos* qui est observé dans le côté depuis le nord du Golfe en hiver ;
- L'espèce tropicale *L. diandra* apparaît sporadiquement dans le Golfe avec une forte variabilité : elle apparaît au centre du Golfe dans la partie ouest ; dans la partie est et au sud elle est limitrophe avec *L. kolpos* ;
- *L. diandra* est dominante entre Cabo Corrientes au sud du Golfe de Tehuantepec ;
- *L. acuta* est commune dans la partie sud du courant de Californie ainsi que dans le Golfe.

Tableau 1 Golfe de Californie : copépodes identifiés par Brinton (1986).

Planktonic Copepods That Have Been Found in the Gulf of California

The following abbreviations signify favored habitat, biogeographic affinities, and relative abundance where available data clearly indicate a trend.

Habitat: e = estuarine waters; c = coastal waters; m = mesopelagic depths of oceanic waters; n = broadly neritic waters; o = oceanic mixed layer.

Biogeographic affinities: temp. = temperate; trop. = broadly subtropical to tropical; equat. = equatorial; end. = endemic to the Gulf of California and contiguous waters to the north or south.

Relative abundance: a = abundant, usually occurring at or near the highest rank in order of numerical dominance; w = abundance or widespread occurrence appears in the cooler months; s = abundance or widespread occurrence appears in the warmer months.

Calanoida

Acartia danae	o, trop.
A. lilljeborgii	c, equat., a-s
A. negligens	o, trop.
A. tonsa, s.l.	c, temp.-trop., a
A. sp.*	c

*One or more undescribed forms that appear to be related to *A. californiensis*.

Acrocalanus andersoni	n, equat.
A. gracilis	n, equat.
A. inermis, s.l.	o, equat.
A. longicornis	n, trop.
A. monachus	n, equat.
Aetideus armatus, s.l.	n, trop.
Augaptilus longicaudatus	m
*Calanus pacificus, s.l.**	n, temp., a-w

*Appears in Manrique's (1977) list as *C. helgolandicus*, a species *sensu stricto* found only in the N. Atlantic, Mediterranean, and Black Sea.

C. tenuicornis	o, temp.
Calocalanus pavo	o, trop.
C. pavoninus, s.l.	o, trop.
C. plumulosus, s.l.	
C. styliremis, s.l.	o, trop.
Candacia bipinnata	n, temp.
C. catula	n, equat.
C. curta	n, trop.
C. pachydactyla	o, equat.
C. pofi	n, equat.
C. truncata	n, equat.
Canthocalanus pauper	c, equat., a
Centropages furcatus	n, trop., a
C. gracilis	o, trop.
*C. kroyeri**	

*This species is well known from neritic waters of the eastern temperate N. Atlantic and Mediterranean. In view of the absence of *kroyeri* from the other studies on gulf copepods and in fact from elsewhere in the Pacific, this record reported by Wilson (1950) is considered unreliable.

Clausocalanus farrani	o, trop.
C. furcatus	o, trop., a
C. jobei	o, temp.
C. mastigophorus	o, trop.
C. parapergens	o, trop.
Ctenocalanus vanus, s.l.	n, temp.
Euaetideus acutus	n, trop.
E. bradyi	n, trop.
Eucalanus attenuatus, s.s.	o, equat.
E. crassus	n, trop.
*E. inermis**	m-o, equat., end.

*Includes Wilson's (1950) *E. muticus*, regarded by A.F. to be a junior synonym of *E. inermis*.

E. pileatus	c, trop., a
E. sewelli	o, trop.
E. subcrassus	n, equat.
E. subtenuis	o, equat., a
Euaugaptilus hecticus	m
Euchaeta acuta, s.l.	o, trop.
E. longicornis	m, equat.
E. media	o, trop.
E. rimana	o, trop.
E. spinosa	m
E. wolfendini	c, equat.
Euchirella sp.*	m

*An undescribed form inhabiting the eastern tropical Pacific.

E. venusta	m
Haloptilus acutifrons	m
H. chierchiae	m
H. longicornis, s.l.	o, trop.
H. ornatus	m
Heterorhabdus papilliger	o, trop.
Heterostylites longicornis	m
Labidocera acuta	n, equat., a
L. acutifrons	o, trop.
L. detruncata	o, equat.
L. diandra	c, equat., end.
L. johnsoni	c, temp., end.
L. kolpos	c, temp., end., w
L. lubbocki	c, equat., end.
Lucicutia clausi	m
L. flavicornis	o, trop.
L. gaussae	o
L. gemina	o
L. grandis	m
L. ovalis	o
Mecynocera clausi	o, trop.
Metridia brevicauda	m
M. curticauda	m
Microcalanus sp.	m
Nannocalanus minor	o, trop.
Neocalanus gracilis	o, trop.
Paracalanus crassirostris, s.l.	e & c
P. denudatus	o, trop.
P. nanus	n

Continued on next page

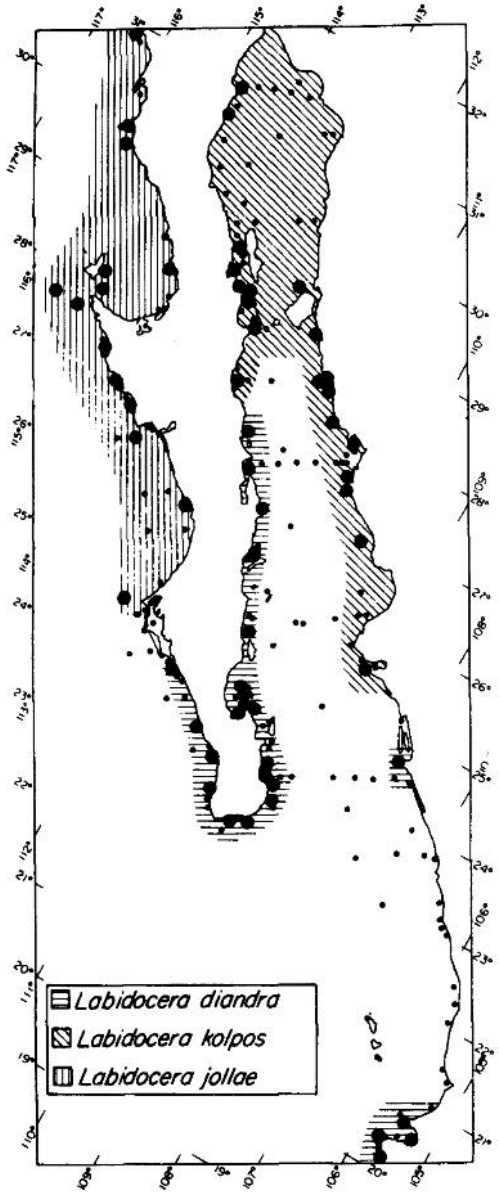


Figure 10. Distribution géographique des espèces du genre *Labidocera* dans le Golfe de Californie (Brinton 1986).

Ces espèces et de nombreuses autres présentent une forte variabilité saisonnière, décrite dans les parties nord et Centrale du Golfe.

La communauté de copépodes du compartiment épipélagique comporte, pendant les périodes hivernale et estivale, 52 espèces (Palomares et al. 2013). De façon générale, les conditions environnementales qui déterminent les abondances et distributions de la communauté sont principalement la pénétration de la lumière, la température, la salinité, la densité, la concentration en O_2, la vitesse et la direction des courants (Palomares et al. 2013).

En hiver, la colonne d'eau est froide (16-18°C) bien mélangée dans les 100 premiers mètres. Les espèces de grande taille (*Pleuromamma gracilis, Calanus pacificus, Rhinocalanus nasutus, Scolecithrix danae*) présentent les abondances moyennes les plus importantes entre 0

et 50 m de profondeur, ces abondances sont en lien avec des concentrations maximales de chlorophylle et les concentrations en O_2. La plupart des espèces se concentrent dans la zone de mélange, 7 espèces se distribuent en profondeur (100-200m) et 2 montrent des migrations saisonnières verticales.

En été une thermocline estivale prononcée s'installe (22-28°C) dans les 50 premiers mètres. La diversité des copépodes est légèrement supérieure à ce qu'elle est en hiver, en relation avec l'expansion de la communauté provenant du Pacifique est tropical vers le nord.

La distribution verticale des copépodes est associée à la structuration thermique verticale de la colonne d'eau (profondeur de la thermocline) : les espèces de petite taille à affinité tropicale (*Centropages furcatus, Clausocalanus furcatus, Canthocalanus pauper*) présentent des abondances maximales à 25-50 m en dessous de la thermocline.

Tableau 2 Nombres et pourcentages des espèces de copépodes présentes dans le Golfe par affinité biogéographique (d'après Brinton 1986).

Biogeographical and Habitat Qualities of Gulf Region Calanoid Copepod Fauna

Biogeographical types	No. of species	% of total
Temperate		
Estuarine-coastal	4	5
Neritic	5	6
Oceanic	2	2
Subtotal	11	13
Tropical-subtropical		
Estuarine-coastal	2	2
Neritic	8	10
Oceanic	30	36
Subtotal	40	48
Equatorial		
Estuarine-coastal	7	8
Neritic	10	12
Oceanic	9	11
Subtotal	26	31
Not placed	7	8
Total	84	100
Habitat Groups (biogeographical types combined)		
Estuarine-coastal	13	15.5
Neritic	23	27.5
Oceanic	48	57
Total	84	100
Endemics	11	13
Nonendemics	73	77
Total	84	100

1.6.2.4 Caractéristiques de la zone d'étude : interface Golfe / Pacifique

1.6.2.4.1 Hydrologie et caractéristiques physico-chimiques

L'embouchure du Golfe est une région triangulaire entre Cape San Lucas, Mazatlán and Cape Corrientes (Fig. 6), où la circulation est contrôlée par les processus hydrodynamiques de l'Océan Pacifique. C'est une zone très dynamique du fait de la confluence de masses d'eaux du Pacifique et du Golfe de Californie (Castro et al. 2006) où les profondeurs atteignent 3000 m. L'amplitude tidale dans la partie sud est inférieure à celle du nord (moyenne maximale à Sinaloa : 2,7 m et 2,3 m à la Paz. La structure thermo haline complexe est contrôlée par des gyres, des fronts océaniques et des intrusions d'eaux issues de la confluence des trois courants principaux (Alvarez-Borrego & Lara-Lara 1991) :

- le courant de Californie : eaux froides et de « basse » salinité (34,5), orienté vers le sud tout le long de la partie ouest de la péninsule de la basse Californie,
- le courant du Pacifique tropical : eaux tempérées et salinité intermédiaire (34,6-34,85) orienté vers le nord depuis le sud-est,
- le courant du Golfe de Californie : eaux chaudes et très salines (> 34,9) qui s'écoulent dans tout le Golfe.

Ces trois courants alimentent les eaux de surface, induisant un mélange complexe de masses d'eau à l'embouchure du Golfe accompagné par la pénétration en profondeur d'eaux équatoriales tropicales, d'eaux antarctiques intermédiaires et d'eaux de fond du Pacifique.

1.6.2.4.2 Les fronts thermo halins à l'entrée du Golfe

Dans la partie sud du Golfe, des structures frontales extensives à macro échelle (Fig. 11), séparent un filament d'eau froide s'élargissant dans le courant du Golfe de Californie avec une intrusion d'eau plus chaude dans la partie côtière continentale (Lavin et al. 2009). Dans la partie chaude de ce front thermique un fort courant est orienté vers l'intérieur du Golfe (Fig. 7), atteignant des vitesses d'environ 0,70 $m.s^{-1}$ en superficie. Une deuxième structure est constituée par un courant à proximité de la côte, avec de faibles courants superficiels d'une vitesse d'environ 0,25 $m.s^{-1}$ entre 70 et 200 m de profondeur. Les deux courants se rencontrent à l'intérieur du Golfe et forment une nouveau courant fort (0,40-0,80 $m.s^{-1}$) mesurant 30 km de large et 500 m de profondeur.

Comme suggéré par la forme des fronts entre les masses d'eau, l'advection est dominante sur la diffusion dans les couches supérieures et contrôle de la structure thermo-haline. L'évolution de la distribution de la température de surface est contrôlée par l'advection des courants côtiers qui vont vers l'intérieur du Golfe et par les remontées d'eau profondes internes ; il en résulte une forte variabilité spatio-temporelle de la structure thermo-haline des couches supérieures de l'embouchure du Golfe.

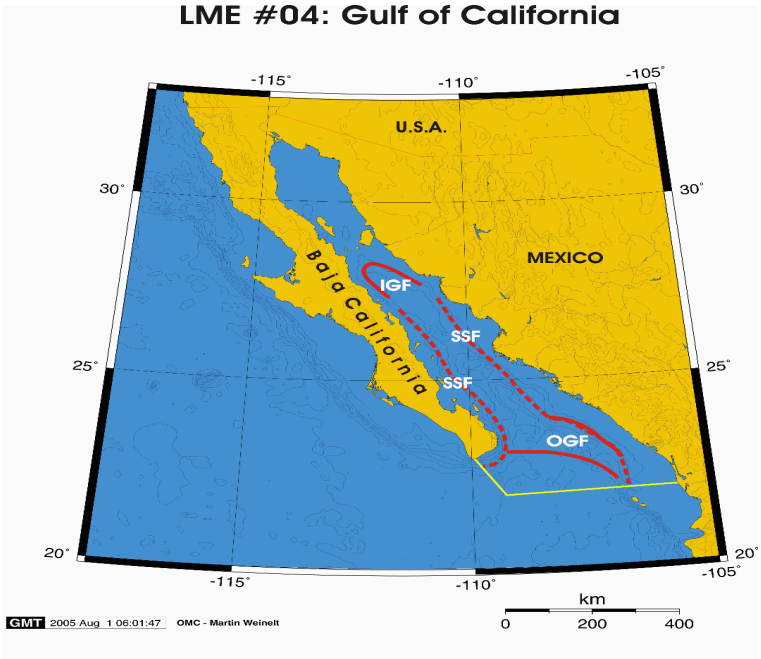


Figure 11. Fronts océaniques du Golfe de Californie (Belkin & Cornillon 2007). LME: Large Marine Ecosystem. IGF: Inner Gulf Front. OGF: Outer Gulf Front. SSF: Shelf-slope Front.

1.6.2.4.3 Le zooplancton de l'embouchure du Golfe

L'embouchure du Golfe de Californie étant influencée par le courant équatorial, les espèces dominantes y sont principalement d'origine néritique-tropicale (Brinton 1986). Leur distribution à méso-échelle est liée à la présence de plumes épisodiques associées aux décharges intenses des rivières durant les années pluvieuses, à des gyres générés par des remontés d'eaux côtières, déplaçant les masses d'eau vers le large, ainsi qu'à la circulation océanique régionale s'écoulant vers le nord (Collins et al. 2015).

La communauté zooplanctonique comporte 20 groupes taxonomiques (Brinton 1986). Les Crustacées sont dominants dans l'assemblage du zooplancton (92,3%), les copépodes représentent 79% des abondances totales, les décapodes 5%, les cladocères 3%, les mysidacés 3%, les euphausiacés 2%. Les 15 autres groupes représentent 8% du zooplancton total. La richesse spécifique des taxons inclut 259 taxa (121 identifiés au niveau spécifique, 117 au genre et 21 non identifiés).

Cette communauté à affinité chaude est caractérisée par une grande diversité, surtout dans la partie sud-ouest. Dans cette zone, les abondances de plusieurs groupes sont notoirement importantes :

- Siphonophores : *Abylopsips eschscholtzia, Enneagonum hyalinum, Bassia bassensis, Diphyes dispar, Diphyes Bojani*, *et Candacia contorta,*
- copépodes : *Candacia curta*, *Pleuromamma abdominalis* et *Copilia spp.*,
- Chétognathes : *S. pacifica*, *S. regularis*, *S. ferox*, *Krohnitta pacifica*, et *Pterosagitta draco*,

- poissons : *Vinciguerria lucetia*, *Triphoturus mexicanus*, *Benthosema panamense* et *Gonichthys tenuiculus*.

Un autre indice de l'influence des espèces tropicales est l'étendue du parasitisme : Amphipodes juvéniles dans les Siphonophores *D. bojani*, *D. dispar*, *M. atlantica*, et trématodes ainsi que sporozoaires chez les chétognathes *S. decipiens* et *S. pacifica* (Brinton 1986).

Dans la zone côtière, les espèces tropicales d'affinité néritique dominent clairement la communauté de l'archipel des Iles Marias (Gomez-Gutierrez et al. 2014). Les copépodes dominants sont *Calanopia minor*, *Clausocalanus jobei*, *Acrocalanus gibber*, *Anthocalanus pauper*, *Centropages furcatus*. Parmi les autres groupes, le cladocère *Pseudoevadne tergestina* et le mysidacé *Misydium Reckesti* sont les plus abondants (55% des abondances totales des espèces identifiées). La présence de plusieurs espèces néritiques et tropicales identiques dans les communautés de l'archipel des Iles Marias et de la zone littorale de Cabo Corrientes, suggère une proximité forte des communautés côtière et insulaire.

Pendant les 2 épisodes ENSO de 1982-83 et 1987-88, la communauté de copépodes de la zone de l'embouchure du Golfe était dominée par des espèces tropicales ; les communautés étaient similaires au cours des 2 événements ENSO, bien qu'il semble que les conditions environnementales de la côte ouest de Basse Californie en 1982-83 aient plus fortement impacté la communauté des copépodes. A cette composante tropicale, s'ajoutent des espèces de la communauté « tropicale-équatoriale » qui a élargi sa distribution spatiale (Hernandez-Trujillo 1999).

1.6.2.5 Le site atelier : le plateau continental au large de Mazatlán

La Baie de Mazatlán, est localisée dans la partie sud du Golfe de Californie sur le plateau continental au large de Mazatlán (partie sud de l'Etat de Sinaloa, Fig. 12).

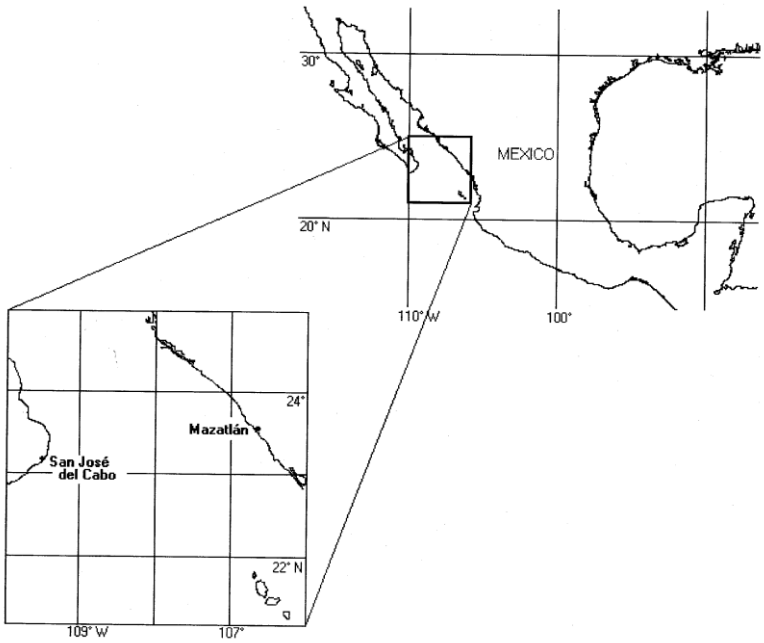


Figure 12. Zone d'étude, Baie de Mazatlán. (Gomez et al. 1999)

Le climat regional est subtropical, pluvieux pendant l'été avec une saison sèche très marquée dans les régions de montagne qui présentent un climat chaud-subhumide avec des températures moyennes annuelles de 24°C (1986-2016). Dans la zone côtière le climat est semi-chaud, semi-sec avec des températures moyennes annuelles de 25°C. Les précipitations moyennes annuelles sont de 878 mm (1986-2016). (INEGI, 2017).

1.6.2.5.1 Contexte hydrodynamique

La Baie de Mazatlán abrite un écosystème marin riche. Le plateau continental est en pente légère avec des substrats de natures variées (Hendrickx 1986, 1993). Le plateau continental au large de la Baie (0-200 m) s'élargi dans la Province de Cortez par rapport à la côte sud-ouest mexicaine (Fig. 14). Il correspond à 172,000 km^2 d'habitat vers le large (Hendrickx 1993, 1996).

L'habitat sableux domine la zone côtière, avec une ligne étroite de plages interrompues par les embouchures des rivières connectées avec l'océan de façon permanente. Des lagunes côtières interrompent aussi cette frange littorale : connectées avec l'océan, elles ont une partie intérieure fermée qui s'ouvre pendant les périodes de fortes précipitations en association avec les fortes marées et vagues générées par les dépressions tropicales dans le Pacifique. Les décharges saisonnières d'eau douce sont importantes pendant la saison des précipitations en été, contrastant avec la période sèche de décembre à mai-juin.

L'amplitude tidale est moindre que dans le reste du Golfe de Californie et les courants de marée sont faibles, bien que des dépressions tropicales (de juillet à octobre) puissent avoir des répercussions importantes sur les côtes du Pacifique tropical dans le sud-ouest du Mexique. Cette zone est sous l'influence directe des eaux chaudes du courant côtier tropical mexicain pendant l'été (de mai à septembre). La température des eaux superficielles chute

considérablement en hiver (d'octobre à avril) du fait de l'influence des courants dans le nord du Cap Corrientes et d'un upwelling local généré par de forts vents en provenance du nord. Deux conditions saisonnières dominent dans le sud-est du golfe, sous l'influence des vents, des précipitations et des patrons de courants ; la température n'a qu'une influence modérée. A proximité des côtes les températures de l'eau varient entre 30 et 32°C l'été, et entre 18 et 20°C l'hiver

1.6.2.5.2 Contexte biologique

L'alternance des saisons chaudes et tempérées fait de la Baie de Mazatlán un écosystème propice pour le développement d'une biocénose très diverse caractérisée par des espèces du Golfe de Californie et du Pacifique tropical mexicain (Brinton 1986). Parmi les espèces d'importance économique, 132 espèces de Bivalves ont été répertoriées dans cette zone. Ces espèces contribuent à 34% de la diversité des Bivalves du sud du Golfe de Californie (Esqueda-Gonzalez et al. 2014).

Le zooplancton, à la base du réseau trophique pélagique, a une importance cruciale pour la stabilité du système et la durabilité des ressources. Sur notre zone d'étude, peu d'informations sont néanmoins disponibles pour ce compartiment. La communauté des copépodes planctoniques de la baie de Mazatlán comporte 20 familles, 32 genres et 55 espèces avec des densités maximales en été et une diversité maximale en hiver. En automne les abondances sont minimales ainsi que la richesse spécifique. *Acartia lilljeborgi* est mentionnée comme l'espèce la plus abondante suivi d'*A. tonsa* (75% des abondances) (Alvarez-Cadena 1983, Fig. 13) dont les abondances sont contrôlées par la température, la salinité et les précipitations.

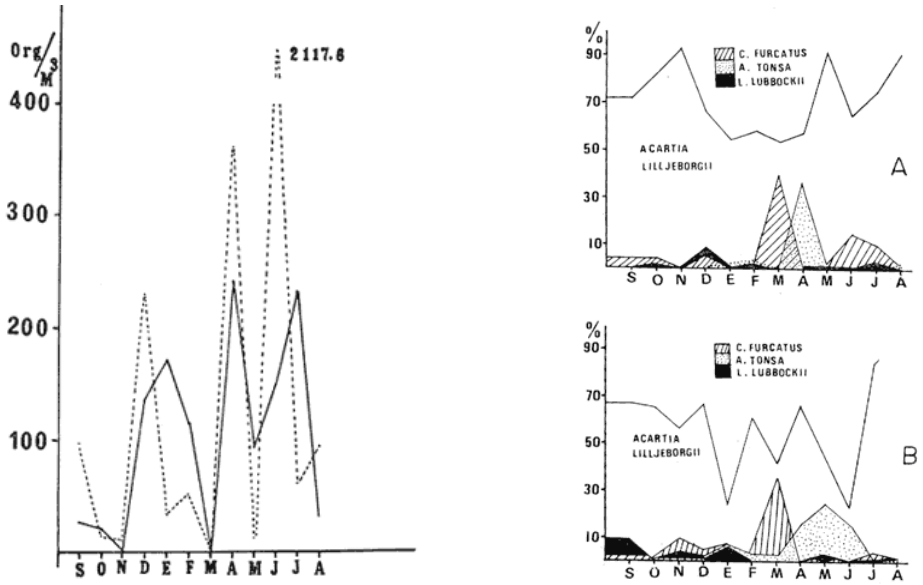


Figure 13. Abondances totales des copépodes et abondances relatives des espèces de copépodes dans la Baie de Mazatlán pendant un cycle annuel de 1979-1980 (Alvarez-Cadena 1983).

Dans les lagunes à proximité de la Baie, des densités importantes de zooplancton et une diversité faible sont reportées (Alvarez & Ramirez 1978). Dans la lagune d'Urias, les groupes

dominants sont les Cténophores, les brachyures, les copépodes et les cladocères. Le gradient de diversité est décroisant de l'extérieur vers l'intérieur du système (Jasso-Vizcarra & Meza-Salas 1981). Les Chétognathes, Cténophores, cnidaires et Siphonophores sont dominants à l'entrée de la lagune. Les abondances sont corrélées avec les précipitations et la température.

Felix-Ortiz (1991) décrit 3 périodes écologiques pour 23 groupes de zooplancton dans la zone littorale de Sinaloa :

- de juin à novembre : dominance des mysidacés, brachyures, copépodes, Amphipodes et post larves de crevettes,
- de décembre à mars : dominance de cladocères, copépodes, brachyures, mysidacés et des œufs de poissons,
- février : dominance de copépodes, brachyures, échinodermes et cnidaires.

Pour la lagune de Huizache-Caimanero (se trouvant à proximité de la baie de Mazatlán), 25 groupes zooplanctoniques sont reportés avec :

- de juin à janvier : dominance de brachyures, larves de poissons, copépodes,
- de mars à avril : dominance de copépodes, brachyures, cladocères, copépodes, crevettes, brachyures, Amphipodes.

La circulation de la zone atelier est gouvernée par les processus océanographiques caractéristiques de l'entrée du Golfe. Il s'agit d'une zone très dynamique, sous influence des masses d'eau du Golfe et du Pacifique (Belkin & Cornillon, 2007 ; Collins et al. 2015). La marée est semi diurne, avec des hauteurs moyennes de 1,3 m.

L'apport des nutriments provient du recyclage, de l'advection horizontale, des apports anthropiques et des remontées d'eau profonde (Mee et al. 1985). Les principaux fleuves se déversant à proximité de la Baie de Mazatlán sont le Presidio (562,08 millions de $m^3.an^{-1}$), le Baluarte (525,79 millions de $m^3.an^{-1}$) et le Quelite (93,70 millions de $m^3.an^{-1}$. (INEGI, 2017) (Fig. 14)

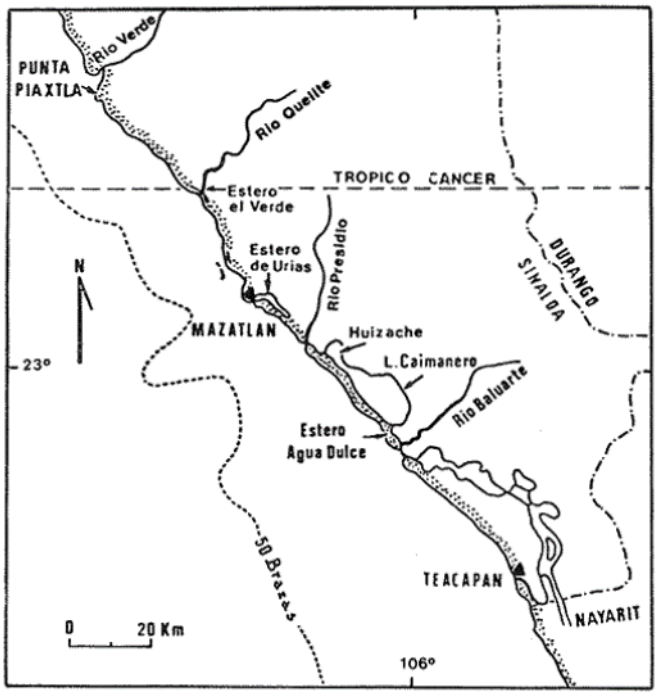


Figure 14. Bassins versants des cours d'eau influençant les stations de prélèvement (SEMAR)

Les concentrations en chlorophylle dans cette zone (Fig. 15), suivent le patron décrit dans la zone d'entrée du Golfe (période de forte productivité pendant l'été et diminution pendant l'hiver). La production phytoplanctonique est contrôlée par les apports en nutriments mentionnés ci-dessus.

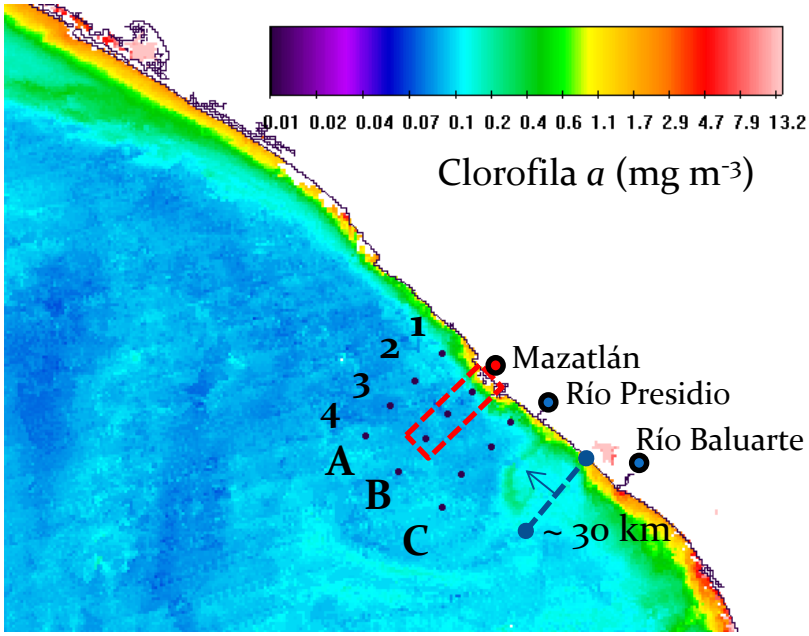


Figure 15. Concentrations moyennes annuelles de chlorophylle dans la zone d'étude et localisation des transects de prélèvements.

La confluence des trois courants océaniques : le courant de Californie, le courant du Pacifique et le courant du Golfe de Californie est à l'origine d'une structure thermo haline complexe (Alvarez-Borrego & Lara-Lara 1991) abritant le développement d'une communauté zoo planctonique diversifiée composée principalement d'espèces à affinité tropicale-équatoriale.

1.7 Objectifs de la thèse

1.7.1 Problématiques scientifique et opérationnelle

Dans le contexte de changements globaux et des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers, la question se pose particulièrement sur l'évolution de la biodiversité. Ce travail de thèse s'est focalisé sur la biodiversité littorale et en particulier sur un compartiment clé du réseau trophique marin : le zooplancton, intermédiaire entre production bactérienne, production phytoplanctonique et consommateurs d'ordre supérieur (ex. macro crustacés, poissons, …). Le questionnement général concerne les modifications de biodiversité en rapport avec la composition des communautés, leurs évolutions à l'échelle pluri-décennale, et des facteurs influençant ces modifications.

Les hypothèses de ce travail sont axées autour des 3 items suivants :

- Les communautés zooplanctoniques des systèmes côtiers sont des bons indicateurs des modifications induites par le climat. Dans ces systèmes fortement influencés par les activités anthropiques, les facteurs locaux/régionaux ont aussi une incidence sur la réponse des compartiments biologiques.

- Les possibles modifications dans la structure et la composition des communautés varient dans le temps et entre les sites en fonction de i) la durée et de l'intensité des forçages et ii) de la sensibilité/tolérance des espèces.
- Des suivis récurrents, permettent d'avoir une vision élargie de l'évolution des écosystèmes et de disposer d'informations pour caractériser i) leurs évolutions dans le temps, ii) les possibles modifications induites par le climat et/ou l'environnement, iii) les espèces ou groupes fonctionnels clés concernées par ces changements.

1.7.2 Objectifs

En relation avec ces questionnements, les travaux se sont donc focalisés sur 3 zones littorales :

- deux écosystèmes situés dans le Golfe de Gascogne, l'estuaire de la Gironde et le Bassin d'Arcachon, qui bénéficient de suivis récurrents à long terme ;

- un écosystème localisé dans le Golfe de Californie, qui fera l'objet, à l'issue de cette thèse, d'un suivi récurrent mené selon une méthodologie calquée sur celle du SOMLIT

Le Bassin d'Arcachon et l'estuaire de la Gironde sont des écosystèmes emblématiques des façades maritimes métropolitaines françaises. La prise en compte de ces deux écosystèmes qui bénéficient de suivis d'observation depuis plus de deux décennies, nous a permis d'étudier les différences de réponses de ces sites (environnement et biocénoses associées) aux caractéristiques locales différentes (ex. : hydrodynamique, temps de résidence des masses d'eau) mais soumis à des forçages climatiques régionaux et globaux comparables.

Le Golfe de Californie est une région stratégique en termes de biodiversité et de biens et services écosystémiques (principalement pèche, aquaculture, tourisme). La zone d'étude (entrée du Golfe de Californie : Baie de Mazatlán dans la partie sud de l'Etat de Sinaloa) est un écosystème hautement productif du fait de ses caractéristiques hydrodynamiques et topographiques, caractérisé par une grande variabilité des paramètres physico-chimiques et une importante diversité d'habitats. La Baie de Mazatlán est une zone prioritaire en termes de zones humides (sites RAMSAR) et constitue la voie d'entrée dans le Golfe pour des consommateurs supérieurs (tortues marines, oiseaux migrateurs et mammifères marins). Objectifs spécifiques

En fonction des questions de recherche et des spécificités des sites (en termes de caractéristiques environnementales, de connaissances acquises et d'historique de suivis d'observation), les travaux menés dans cette thèse se sont déclinés en 3 principaux items :

- Un premier objectif visant à caractériser les modifications de biodiversité zooplanctonique à l'échelle d'une zone littorale et les facteurs impliqués dans ces évolutions ;
- Un second objectif s'intéressant à déterminer un bioindicateur reflétant les changements environnementaux, testé dans deux zones littorales géographiquement proches.

- Un troisième objectif - plus opérationnel - partant du constat de l'importance de suivis récurrents des environnements, avec la mise en place d'un suivi d'observation dans la partie sud du Golf de Californie, une zone prioritaire en termes de biodiversité.

Plus spécifiquement, prenant en compte le contexte du changement climatique et son incidence sur les systèmes biologiques dans les zones côtières, les travaux développés dans cette thèse abordent :

1. les modifications de l'environnement pélagique et des communautés zooplanctoniques dans des écosystèmes côtiers à caractéristiques contrastées en focalisant sur les communautés des copépodes de 2 sites « modèles » proches (soumis au même climat régional) : i) le Bassin d'Arcachon ii) l'estuaire de la Gironde ;
2. le constat de modifications dans les systèmes climatiques aux échelles globale, régionale, locale et les liens potentiels avec l'environnement et les biocénoses ;
3. la définition et le test d'une méthode s'appuyant sur des bio-indicateurs « zooplanctoniques » de modification environnementale en lien avec la signification écologique des changements déterminés ;
4. les premiers éléments de la mise en place dans la partie sud du Golfe de Californie d'un suivi pélagique pérenne (paramètres environnementaux et plancton). Cette étape s'appuie sur un suivi de stations en réseau avec comme objectif la caractérisation d'un environnement d'intérêt local (Baie de Mazatlán) et l'identification du site « le plus propice » pour la mise en place ultérieure d'un suivi à long terme.

2 Matériel et méthodes

2.1 Caractéristiques des sites d'étude

2.1.1.1 Golfe de Gascogne

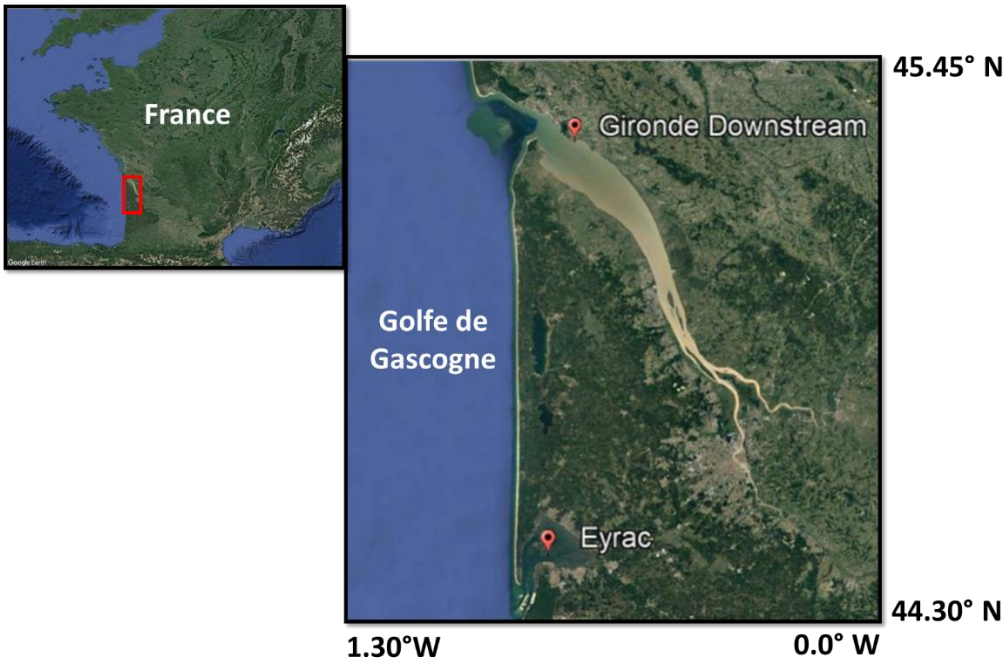


Figure 17. Localisation des écosystèmes et sites suivis dans le Golfe de Gascogne. Zone néritique moyenne du Bassin d'Arcachon : « Eyrac-Tès » (44° 40' 00 de latitude nord et 1° 10' 00 de longitude ouest). Avale de l'estuaire de la Gironde, zone poly-haline : (45° 31'OO de latitude nord et 0° 57'00 longitude ouest).

2.1.1.1.1 Estuaire de la Gironde

La station concernée par cette étude (« Gironde downstream » ; Fig. 17, Tableau 3) se situe dans l'estuaire aval (latitude 45° 31' de latitude nord et 0° 57' de longitude ouest) et en zone polyhaline (Chaalali et al. 2013a). Elle est distante de 86 km de Bordeaux et présente une profondeur moyenne de 8,2 m. L'intrusion haline est régie par la densité des masses d'eaux entrant dans l'estuaire : l'eau de mer pénètre par le fond et l'eau douce s'écoule en surface. Le volume d'eau introduit par le flot dans l'estuaire est d'environ 2.10^9 m^3 en vives eaux et $1,1.10^9$ m^3 en mortes eaux. La masse d'eau marine introduite dépasse largement les débits cumulés des deux fleuves : au cours d'une demi-marée, le volume d'eau douce est d'environ 21.10^6 m^3 et le volume d'eau de mer de 1100 à 2000.10^6 m^3.

L'influence des eaux du Golfe de Gascogne et de celles en provenance des bassins versants de la Dordogne et de la Garonne permettent le développement d'une communauté zooplanctonique diversifiée, caractéristique des eaux littorales. Contrairement au Bassin d'Arcachon, la dynamique des masses d'eaux ne permet pas le développement d'une communauté autochtone.

2.1.1.1.2 Bassin d'Arcachon

La station d'étude (site « Eyrac » ; Fig. 17, Tableau 3) se situe dans la partie médiane du bassin (ENM), dans le chenal du Teychan. Elle fait l'objet d'une acquisition récurrente (tous les 15 jours) alimentant une chronique de données physico-chimiques et biologiques depuis 1998 (15 ans). Ce site se localise à 50 m de la côte (44° 40' 00 de latitude nord et 1° 10' 00 de longitude ouest), avec une profondeur comprise entre 4 et 8 m pour un marnage moyen de 4 m.

Les eaux océaniques provenant du Golfe de Gascogne, les eaux continentales majoritairement apportées par la Leyre, et le temps de résidence de masses d'eau, sont à l'origine d'une communauté zooplanctonique diversifiée comprenant des espèces allochtones, néritiques et continentales, et des espèces autochtones du Bassin (D'Elbée 1984).

2.1.1.1.3 Golfe de Californie

Situés à l'entrée du Golfe de Californie, les stations suivies sont réparties sur deux transects (A et C) à proximité de la Baie de Mazatlán, chacun composé de 4 stations de prélèvement (Fig 18, Tableau 3). Les profondeurs sont de 1000 m dans les stations les plus éloignées de la côte.

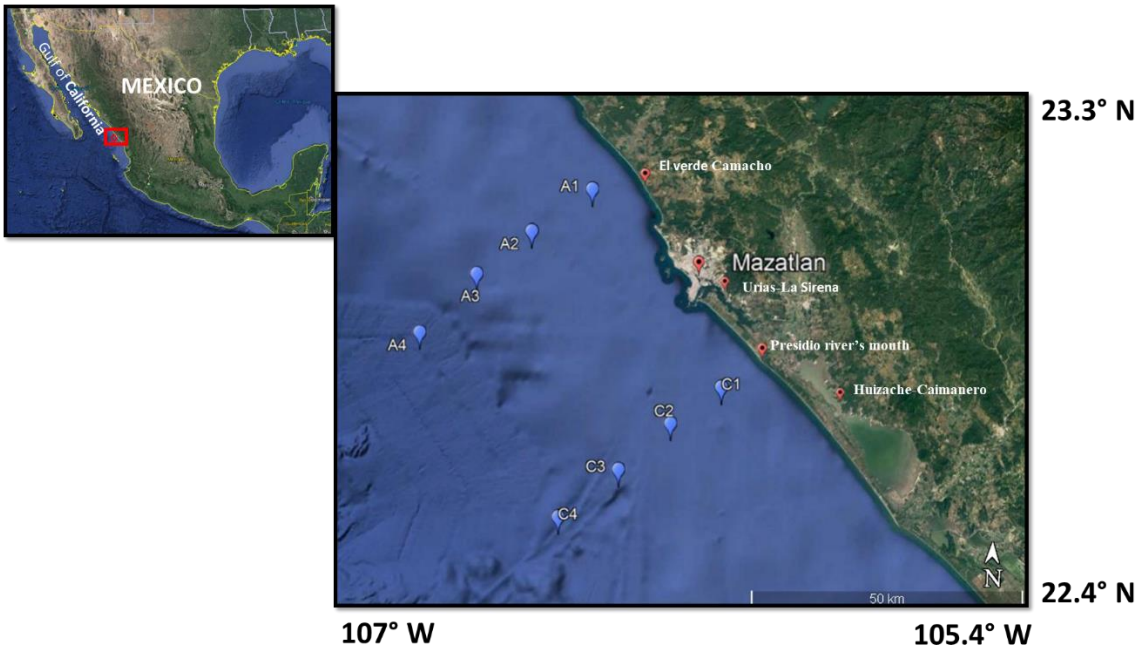


Figure 18. Localisation de la zone d'etude du suivi Centinela: 2015-2016 (située à l'entrée du Gulf de Californie, dans le sud de l'Etat de Sinaloa, Mexique entre les latitudes nord 23.3°N et 22.4°N et le longitudes ouest 107.0°W et 105.4°W) et des sites d'echantilonage des transects A et C, et des zones humides, lagunes et fleuve proches.

Table 3. Localisation geographique des zones et sites d'etude dans le Golfe de Gascogne (Estuarie de la Gironde et Arcachon-Eyrac) et dans le Golfe de Californie (Transects A et C).

Zone d'etude	Site	Latitude (N)	Longitude (O)
Golfe de Gascogne	Estuarie de la Gironde	45° 31'OO''	0° 57'00''
	Arcachon (Eyrac)	44° 40' 00''	1° 10' 00''
Golfe de Californie	A1	23°20'2''	106°36'21''
	A2	23°15'39''	106°42'39''
	A3	23°11'13''	106°48'21''
	A4	23°5'13''	106'54'10''
	C1	23°1'6''	106'54'10''
	C2	22°57'19''	106'26'55''
	C3	22°52'35''	106'32'17''
	C4	22°47'39''	106'38'30''

2.2 Méthode d'échantillonage et analyses

Les données utilisés pour les sites du Bassin d'Arcachon et de l'estuaire de la Gironde provient des mesures réalises dans le cadre du Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT), missions SOARC et SOGIR respectivement. Les protocoles détaillés pour la mesure et l'échantillonnage de ces paramètres sont disponibles sur http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/. Des prélèvements du mésozooplancton sont effectués au cours de ces missions.

Le site de Eyrac-Tes est suivi avec une frequence bi-mensuelle en surface et fond. Pour ces travaux, nous avons utilisés une donnée mensuelle (la plus proche à celle de Girode) de surface. La frequence d'echantillonage dans l'aval de l'estuarie de la Gironde est mensuelle, nous nous sommes interesés aux echantillons de fond, plus representatifs des eaux neritiques.

Physico-chimie

Température et salinité

L'acquisition des mesures de température et salinité est réalisé avec une sonde CTD (Conductivity Temperature Depth) SBE19. Ces sondes fournissent les données Température et Salinité pour une profondeur souhaitée (acquise à l'aide du capteur pression) lors de leur utilisation pour la réalisation de profil sur toute la colonne d'eau.

Pour le reste des paramètres physico-chimiques, des prélèvements d'eau sont effectués avec une bouteille Niskin, les échantillons sont conditionnés en fonction des analyses à réaliser a posteriori au laboratoire, en suivant les protocoles SOMLIT pour chaque paramètre.

Oxygène dissous

La méthode utilisée pour mesurer l'oxygène dissous est celle proposée par Winkler (1888). Elle exploite la capacité d'un sel de manganèse à réagir en milieu fortement basique avec l'oxygène dissous de l'échantillon. En abaissant le pH de cette réaction, les ions iodure

préalablement ajoutés dans le réactif, vont produire de l'iode. Les réactifs sont ajoutés aux échantillons au moment du prélèvement. Le dosage d'une solution étalonnée de thiosulfate se fait postérieurement au laboratoire. Les concentrations en oxygène dissous sont exprimées en ml.l-1.

pH

Les principales difficultés de mesure du pH en milieu marin sont dues aux comportements des électrodes lors des changements de milieu mais également à des problèmes théoriques de convention (existence de différentes échelles de pH). L'utilisation classique d'électrodes associées à des tampons NBS fournit une répétabilité de quelques centièmes d'unité de pH dans les eaux de salinité constante (par opposition aux eaux estuariennes où l'incertitude est plus grande).

Amonium (NH4)

La méthode de la mesure est basée sur la colorimétrie. Le dosage est basé sur la réaction de Berthelot (1859). En milieu alcalin (8 < pH < 11.5), l'ammoniac dissous réagit sur l'hypochlorite pour former une monochloramine. Ce composé, en présence de phénol et en milieu oxydant, donne lieu à la formation d'un bleu d'indophénol. A 20 °C, la réaction catalysée par l'ion nitroprussiate demande 6 heures pour se développer. L'absorption est mesurée par spectrophotométrie à 630 nm. Les unités de mesure sont des µmoles.l-1.

Sels nutritifs (NO2, NO3, PO4, SiOH4)

La méthode d'analyse des sels nutritifs par dosage automatique des sels nutritifs (Aminot et Kérouel, 2004) est basée sur la colorimétrie. Un analyseur automatique TECHNICON est utilisé.

Carbone et Azote organiques particulaires (COP et NOP)

Les COP et NOP sont déterminés par combustion du matériel particulaire récupéré par filtration en fibre de verre type GF/F de 0,7 µm de porosité. La combustion de la matière organique produit des oxydes volatils, CO2, CO (si la combustion est incomplète) et NOx, qui sont ensuite convertis en CO2 et N2. Ces derniers sont séparés par chromatographie en phase gazeuse et quantifiés par un détecteur de type TCD (Thermal Conductivity Detector). Les concentrations s'expriment en µmoles.l-1.

Matières en suspension (MES)

En Océanographie, on considère comme dissous ce qui passe au travers d'un filtre dont la porosité est d'environ 0,5 µm (Strickland &Parsons, 1972). Dans un premier temps, il est nécessaire de filtre un volume d'eau suffisant pour avoir entre 0,5 et 1 mg de matériel déposé sur un filtre GF/F de 0,7 µm de porosité. Les MES sont ensuite déterminées par pesée avant et après filtration. Les concentrations sont exprimées en $mg.l^{-1}$.

Chlorophylle

La chlorophylle a est un paramètre "particulaire" qui nécessite la récolte du matériel en suspension par filtration (filtre GF/F de porosité de 0,7µm), suivie d'une extraction par un solvant (acétone à 90 %). La mesure est faite par la méthode fluorimétrique (Strickland & Parsons 1972). Cette methode est basée sur la propriété des pigments chlorophylliens d'émettre une fluorescence rouge lorsqu'ils sont excités par de la lumière bleue ou ultra-violette. Le fluorimètre doit être équipé d'une lampe émettant dans le bleu, d'un filtre d'excitation bleu (420-450 nm) et d'un filtre d'émission rouge (> 665 nm). Les concentrations en chlorophylle sont calculés à partir des mesures de fluorescence de l'échantillon avant et après acidification et s'expriment en $\mu g.l^{-1}$.

Zooplancton aval de l'estuaire de la Gironde

Le zooplancton a est prélevé à l'aide d'un filet WP2 de 200 µm de vide de maille, equipé d'un volucompteur, des traits de fond et de surface sont réalisés dans les mission SOGIR. Les echantillons fixés au formol tamponnée (5-10%) sont dans un premier temps comptés et identifiés jusqu'aux principaux groupes taxonomiques (base de données déjà constituée). Pour cette étude, nous nous sommes focalisés sur les échantillons du fond dans le but d'avoir une représentation de la communauté côtière plutôt que de la communauté estuarienne.

Les méthodes d'identification et comptage d'organismes zooplanctoniques dominants dans les eaux de l'estuaire ont été mise au point progressivement (Castel & Curtis, 1977) du fait de la densité des debris organiques et des particules minérales dans les eaux de l'estuaire. Chaque échantillon est lavé sur un tamis de 200 µm pour éliminer les particules plus fines. L'échantillon est éventuellement fractionné avec une boite de Motoda et ramené à un volume de 500 ml pour quantifier les organismes par unité de volume. Un ou plusieurs sous-échantillons d'un volume de 5-10 ml (en fonction de la concentration) sont prélevés avec une pipette dont l'embout fait 4mm de diamètre. Le sous-échantillon est ensuite placé dans une cuvette de Dolfuss pour examen à la loupe binoculaire. Le comptage est basé sur un minimum de 200 copepodes. L'abondance des taxons et des éspèces des copépodes ont été calculés à partir de la formule :

$$Abdc = \frac{N\ x\ Vs}{Vf}$$

N= nombre d'individus comptés/nombre des cases (Dolfus) x 200

Vs= volume de dilution/volume pippette

Vf= nombre de tours volucompteur x coeffitient volucompteur

Zooplancton Eyrac-TES, Arcachon

Un traitement des échantillons a été nécessaire avant comptage des organismes en raison d'une modification de méthode d'échantillonnage (filet) en début et fin de série (2005) ; les échantillons ont été collectés : i) par des traits horizontaux de surface à l'aide d'un filet WP2 de vide de maille de 200 µm muni d'un volucompteur Hydrobios de 1998 à 2004, ii) par des traits verticaux à partir d'un filet de vide de maille de 63 µm muni d'un volucompteur Hydrobios pour la période 2005-2014. Les echantillons sont fixés au formol tamponnée (5-10%).

L'utilisation de l'ensemble des données issues de ces échantillons pose deux problèmes : - le premier est lié à la stratégie de pêche (horizontal / vertical) : les eaux du Bassin étant décrites comme homogènes (notamment ENM : Auby, 1991), la communauté zooplanctonique de surface a été considérée comme représentative de la communauté présente sur la colonne d'eau ; - le second est lié au vide de maille. Afin de travailler sur des données d'un spectre de taille homogène du début à la fin de la série (> 200 µm), le choix a été fait de tamiser, avant le tri, sur une maille de 200 µm, les échantillons pêchés à l'aide d'un filet de vide de maille de 63 µm (2005-2012). L'echantillon est ramené à un volume d'entre 200 à 500 ml (en fonction de la concentration des particules) pour quantifier les organismes par unité de volume. Un ou plusieurs sous-échantillons d'un volume de 5-10 ml (en fonction de la concentration) sont prélevés avec une pipette dont l'embout fait 4mm de diamètre. Le sous-échantillon est ensuite placé dans une cuvette de Dolfuss pour examen à la loupe binoculaire. Le comptage est basé sur un minimum de 200 copepodes.

L'option de l'utilisation du tamis avant le comptage, implique que les filets 200µm et 63 µm « pêchent » avec la même efficacité l'ensemble du spectre de taille concerné (> 63 µm), ce qui n'est pas le cas (UNESCO, 1968). Un travail de terrain spécifique a dont été réalisé de manière à déterminer le facteur de correction à appliquer aux données issues du tamisage sur 200 µm consécutif à la pêche sur 63 µm. Pour ce faire, 10 pêches ont été réalisées à partir de 2 filets (63 et 200 µm) pêchant sur le même plan (filets couplés, pêches horizontales de sub-surface de moins d'une minute pour limiter le colmatage). Un comptage et un tri des organismes par groupes taxonomiques a permis d'obtenir des données d'abondance par type de pêche et par traitement (tamisage du filet de 63 µm sur 200 µm ou non). Un test de comparaison de moyennes (sur échantillons appariés par pêches) a été réalisé pour chaque groupe taxonomique en privilégiant un test paramétrique (test de Student) lorsque les conditions d'application2 étaient réunies et un test non-paramétrique de Wilcoxon dans le cas contraire. Ces tests ont servi à identifier l'existence de possibles différences significatives entre les abondances des échantillons issus des deux traitements (filet de 200 µm et filet de 63 µm, tamisé sur 200 µm). Des différences significatives ont été observées (p-value < 0.05) pour trois taxons. Une régression linéaire a été ajustée (pour chaque taxon) entre les données d'abondance obtenues par les deux traitements. Les ordonnées à l'origine ajustées par les modèles linéaires étant non significativement différentes de 0, les pentes des modèles (équations affines) ont été utilisées comme coefficients de correction à appliquer aux données d'abondances (pour la série 2005-2014).

Golfe de Californie

Données in situ

L'echantillonage dans la partie sud du Golfe de Californie a été realisé entre avril 2015 et mars 2016. Pour des questions logistiques, le transect A comporte 10 mois d'échantillonage et le transect C, 6 mois. Dans le but de comparer les deux transects, les mois communs ont été utilisés.

Temperature, salinité

La temperature et la salinité de l'eau de surface ont été mesurés avec un termometre et un refractometre (Vitalsine SH6).

Zooplankton

Des traits horizontaux ont été deployés manuellement à environ 1 m de la surface ont été réalisés à l'aide d'un filet WP2 avec un vide de maille de 200 µm équipé d'un volucompteur Hydrobios, a une vitesse constante de 2 nœuds pendant 10 minutes. Les echantillons colectés ont été fixés au formol tamponné (5-10%). L'echantillon a été lavé sous un tamis de 200 µm de vide de maille et dilué entre 100 et 900 ml (en fonction de la concentration es particules). Des sous-échantillons entre 5 et 10 ml prelevés à l'aide d'une pipette ont eté comptés sous une cuvette de Dolfus et ensuite les copépodes identifiés au niveau de l'espèce avec un stéréomicroscope Nikon SMZ25. Le comptage a été realisé sur une base de 200 copépodes.

Analyses des données

Les différentes analyses appliquées au cours de cette thèse sont détaillées dans chaque chapitre.

2.3 Données utilisées

Les données utilisées sont issues de chroniques de données pluri-décennales pour les 2 sites du Golfe de Gascogne. La problématique spécifique étant différente dans le Golfe de Californie, elles sont issues d'un suivi développé durant la thèse.

Des données biologiques, environnementales et climatiques ont été utilisées au cours de cette thèse. La nature des données est présentée succinctement ci-dessous, le détail étant donné dans chacun des chapitres dans les paragraphes « Matériel et Méthodes ».

2. 3. 1. Bassin d'Arcachon et estuaire de la Gironde

- Données d'abondances zooplanctoniques et de copépodes relevées mensuellement de mars 2001 à novembre 2014
- Avec le même pas temporel, 4 matrices de paramètres abiotiques reflétant trois échelles spatiales différentes ont été utilisées :
    - données environnementales (9) issues du Service d'Observation en Milieu LITtoral : températures, salinités, concentrations en oxygène, concentrations en nitrates/nitrites, phosphates et silicates, teneurs en carbone organique particulaire (COP), concentrations en matières en suspension (MES) et concentrations chlorophylle *a*. ;
    - données climatiques locales (8) : précipitations, températures (moyenne, maxima et minima), vents (direction, valeurs moyennes et maximales) et débits moyens des cours d'eau ;
    - données climatiques régionales (7) : précipitations, pressions atmosphériques, flux solaires, températures de surface de l'eau de mer, vents (vitesses et composantes zones U et V) ;
    - indices hydro-climatologiques grande échelle (5): l'indice « Northern Hemisphere Temperature (NHT) anomalies », l'indice « winter North Atlantic Oscillation » (NAO), l'indice « East Atlantic Pattern » (EAP), l'indice « Atlantic Multidecadal Oscillation » (AMO) et l'indice « Arctic Oscillation » (AO).

2. 3. 4. Mazatlan

- Données environnementales : température et salinité *in situ*, pas de temps identique à celui du suivi biologique sur les sites d'échantillonnage du zooplancton et des copépodes ;
- Données environnementales (observations satellitaires) : température et concentration en chlorophylle *a*, en mensuel, sur la période 1998-2017 ;
- L'indice MEI (Multivariate El Nino Index), indicateur hydro-climatologique grande échelle qui reflète l'influence de l'ENSO (El Niño – Southern oscillation).

3 Influence du climat sur le zooplancton littoral (Bassin d'Arcachon, France)

La connaissance des conséquences du changement global sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers est un des défis actuels de la recherche en environnement. La question de l'évolution de la biodiversité, en particulier dans un contexte de changement climatique dont les effets se superposent aux impacts d'autres perturbations (nombreuses en milieu côtier), est actuellement l'objet de nombreuses recherches.

Les modifications de caractéristiques des communautés zooplanctoniques en relation avec la variabilité du climat et des activités anthropiques font de ce groupe biologique un bon indicateur de changement d'intensité de ces forçages.

Les résultats et conclusions présentés ci-après sont issus de travaux focalisés sur une zone littorale du Golfe de Gascogne qui bénéficie d'un suivi récurrent à long terme (Bassin d'Arcachon : 1998-2014). L'objectif était d'étudier les caractéristiques d'évolution de la communauté zooplanctonique en relation avec l'environnement et le climat à différentes échelles spatiales.

L'utilisation de méthodes d'analyses multivariées appliquées à la communauté de copépodes planctoniques nous a permis de caractériser les liens entre biodiversité des copépodes, environnement et climat. Nos résultats montrent qu'à cette échelle temporelle et dans cet environnement les paramètres climatiques influencent la biodiversité par l'intermédiaire de leur action sur la physico-chimie des masses d'eau. A l'échelle temporelle de la série de données utilisée (2001-2014), ces changements ne sont pas graduels, mais marqués par une modification brutale au milieu des années 2000.

Ce travail a fait l'objet d'une publication actuellement soumise à Limnology and Oceanography

Climate influences on coastal zooplankton community in the Arcachon Bay, Western Europe

Vania Ruiz Gonzalez[1], Eric Goberville[2*], Aurélie Chaalali[1], Christophe Luczak[3,4] and Benoît Sautour[1*]

(1) Université de Bordeaux, EPOC, UMR 5805, Station marine d'Arcachon, 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France.
(2) Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), Muséum National d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, Université des Antilles, CNRS, IRD, CP53, 61, Rue Buffon 75005 Paris, France.
(3) CNRS, Univ. Lille, Univ. Littoral Côte d'Opale, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F 62930 Wimereux, France.
(4) Université d'Artois, INSPE, centre de Gravelines, 40, rue Victor Hugo, BP129, 59820 Gravelines, France.
[*] To whom correspondence should be addressed:
E-mail: benoit.sautour@u-bordeaux.fr and eric.goberville@upmc.fr

Abstract**:** It is now well documented that coastal marine ecosystems, among the most ecologically and economically important ecosystems on the planet, are highly threatened by the combined influence of global warming and direct anthropogenic forcing. Over the last two decades, concomitant changes in coastal environment, regional climate, and large-scale hydro-climatic conditions have been thus observed in Western Europe. Such abiotic changes may induce a suite of processes that may affect biological compartments, ranging from phytoplankton to top predators, leading to alteration in ecosystem functions and services. The identification of the root causes that trigger ecosystems changes remains a challenge, as the contribution of large- and regional-scale processes to local biological variability is still rudimentary documented. Here, applying multivariate approaches on data from a zooplankton survey carried out monthly from 2001 to 2014, we characterised the relationships between climate forcing at different spatial scales and interannual changes in a zooplankton community of the Arcachon Bay, a North-East Atlantic littoral ecosystem. By quantifying cross-scale interactions between climate variability, environmental conditions and biological changes, our results revealed that global and local hydro-climatic processes did not directly influence species assemblages but impacted the physical and chemical properties of coastal waters which have in turn impacted species responses. In relation to large-scale changes in the climate system and an unprecedented modification in the hydrographic structure of the Bay of Biscay, we detected that an abrupt change in the zooplankton community structure of the Arcachon Bay took place in the mid-2000s. Using a comparative approach based on a literature review, we documented the unsuspected extent of this event, and substantiated that this episode was the result of a local manifestation of large-scale climatic processes.

Keywords: plankton; copepods; community shift; climate; coastal ecosystems; monitoring programme

3.1 Introduction

Coastal ecosystems are among the most highly impacted marine ecosystems, suffering from the combined influence of human activities and climate change (Goberville et al. 2010; Lima and Wethey 2012; Halpern et al. 2015), the latter having the potential to modulate - and even exacerbate - anthropogenic pressures (Lima and Wethey 2012). With well-documented co-variations between changes in climate, individuals' morphology, performance and fitness (Dam 2013), species abundances and dominance (Mackas and Beaugrand 2010), life cycle processes (Dam 2013; Chevillot et al. 2017) and biogeography (Beaugrand 2012), evidence has grown in recent years that climate change impact the structure and functioning of coastal pelagic ecosystems worldwide (Cloern et al. 2016; Steinberg and Landry 2017; Brun et al. 2019). Even minor changes in environmental conditions that occur at small spatio-temporal scales can trigger alterations at the scale of an ecosystem (Luczak et al. 2012; Hughes et al. 2013).

As complex adaptative systems (CASs; Levin and Lubchenco 2008), coastal ecosystems, in which multiple stresses acted synergistically, show multiple responses when pressure are exerting. Species responses to forcing therefore often occur in a nonlinear way (Hsieh and Ohman 2006; Chaalali et al. 2013a; Hughes et al. 2013). This makes difficult - even fallacious - to generalise conclusions drawn from an ecosystem to another. Biodiversity can be altered over long periods but also very rapidly: small changes can be observed until a critical threshold is reached at which point a contrasting dynamical regime takes place (Hughes et al. 2013). Rapid, nonlinear, and substantial alterations of species assemblages with consequences at the ecosystem scale are called Abrupt Community Shifts (ACSs; Beaugrand et al. 2019).

Three periods of widespread ACSs have been identified in the late 1970s, the mid- to late 1980s and the late 1990s (Beaugrand et al. 2014; Goberville et al. 2014; Reid et al. 2016) and an increase in both their occurrence and magnitude is expected as temperature will continue to increase in the coming decades (Beaugrand et al. 2019). Despite possible strong consequences for ecosystem functioning - such as modifications in carbon fluxes and trophic interactions (Steinberg and Landry 2017; Brun et al. 2019) - the causes that underlie biological changes remain rudimentary documented in coastal ecosystems, mostly because of the lack of long-term information hinders the detection of climate influences at local and regional scales (Harley et al. 2006; Fernandino et al. 2018; Mollenhauer et al. 2018).

Long-term monitoring of zooplankton offers undeniable advantages to examine how environmental conditions and human activities influence an ecosystem as a whole (Richardson 2008; Chiba et al. 2018), including changes in the dynamic of other components of the food-web such as commercial species, marine mammals, and sea birds (Mackas and Beaugrand 2010; Benedetti et al. 2019; Luczak et al. 2011). Major consumers of primary production and detrital organic matter, zooplankton play a pivotal role in the functioning of coastal marine ecosystems: they mediate biogeochemical cycles and act as keystone species through their structuring role (Libralato et al. 2006; Steinberg and Landry 2017). Zooplankton species also largely depend on ocean conditions (Bonnet and Frid 2004): particularly sensitive to subtle hydro-meteorological changes because of restricted environmental preferences and relatively short life spans, they

integrate and transfer environmental signals over generation time (Richardson 2009; Goberville et al. 2014; Lombard et al. 2019). Zooplankton species mirror ecosystems conditions, and modifications in community composition, structure and/or abundance are often tightly related to rapid and major alterations on ecosystem structure (Richardson 2009; Mackas and Beaugrand 2010; Lombard et al. 2019). From these considerations, zooplankton biomass and diversity were recently identified as Essential Ocean and Climate Variables (EOVs and ECVs) for implementation within the Global Ocean Observing System (GOOS) and the Global Climate Observing System (GCOS) (Bax et al. 2018; Lombard et al. 2019).

Two decades of observation have revealed a pronounced sensitivity of French coastal pelagic ecosystems to climate through its influence on temperature and both atmospheric and ocean circulation (Goberville et al. 2010, 2011). Tréguer et al. (2014) have shown that large and local-scale climate processes have significantly impacted coastal waters of Brittany over the period 1998-2013, while seasonal temperature changes in relation to large-scale atmospheric forcing have influenced the organisation, productivity, and functioning of plankton communities of the Iroise Sea (Benedetti et al. 2019). By investigating 35 phytoplankton species in three ecosystems along the French coasts, Hernandez Fariñas et al. (2015) have detected that environmental variables such as water temperature or irradiance controlled both the dynamic and structure of communities. In the Gironde estuary, global and regional climate variability have been correlated to changes in the physico-chemical characteristics of surface waters and biological communities, including abrupt changes in the composition and structure of pelagic assemblages from plankton to fish (Chaalali et al. 2013a; Chevillot et al. 2016). Such associations between climate, environment and biology are not always constant through time however, as illustrated in the North Sea by the breakdown in the mid-1990 of a 30-year relationship between the NAO and *Calanus finmarchicus* (Kimmel and Hameed 2008).

In this study, we examine year-to-year changes in a coastal zooplankton community monitored monthly in the Arcachon Bay and investigate how species have responded to forcing over the period 2001-2014. By using standardised principal component analyses (PCAs), we characterise year-to-year changes in species assemblages, environmental conditions, and climate variability, and relate them by performing clustering and multiple linear regression models.

Our analyses allow us to detect an abrupt change in the community *circa* 2005 and show that global, regional, and local hydro-climatic processes do not directly influence species but impact the physical and chemical properties of coastal waters which in turn shape the community. By revealing the nonlinearity in the response of zooplankton to environmental and climate forcing, and the existence of cross-scale interactions as well, we highlight the importance of long-term monitoring to better explain changes in ecological communities.

3.2 Methods

3.2.1 Study area

The Arcachon Bay is a temperate mesotidal ecosystem of 174 km^2 located in southwestern Europe (Fig. 1) which opens to the Bay of Biscay through two narrow channels (4-5 m depth and 2-3 km wide). The semi-diurnal tidal cycle (from 0.9 to 4.6 m for neap and spring tides, respectively; Plus et al. 2009) enables important water exchanges between the Bay and adjacent oceanic waters and about two third of the lagoon is flushed in and out at each cycle (i.e., a mean tidal prism of 384.10^6 m^3 for an average spring tide; Plus et al. 2009). Because of the high percentage of seawater that returns into the lagoon after having been flushed out (return flow factor=0.95), water renewal rates are considered as moderate (Glé et al. 2008), the residence time being approximately 20 days (Plus et al. 2009).

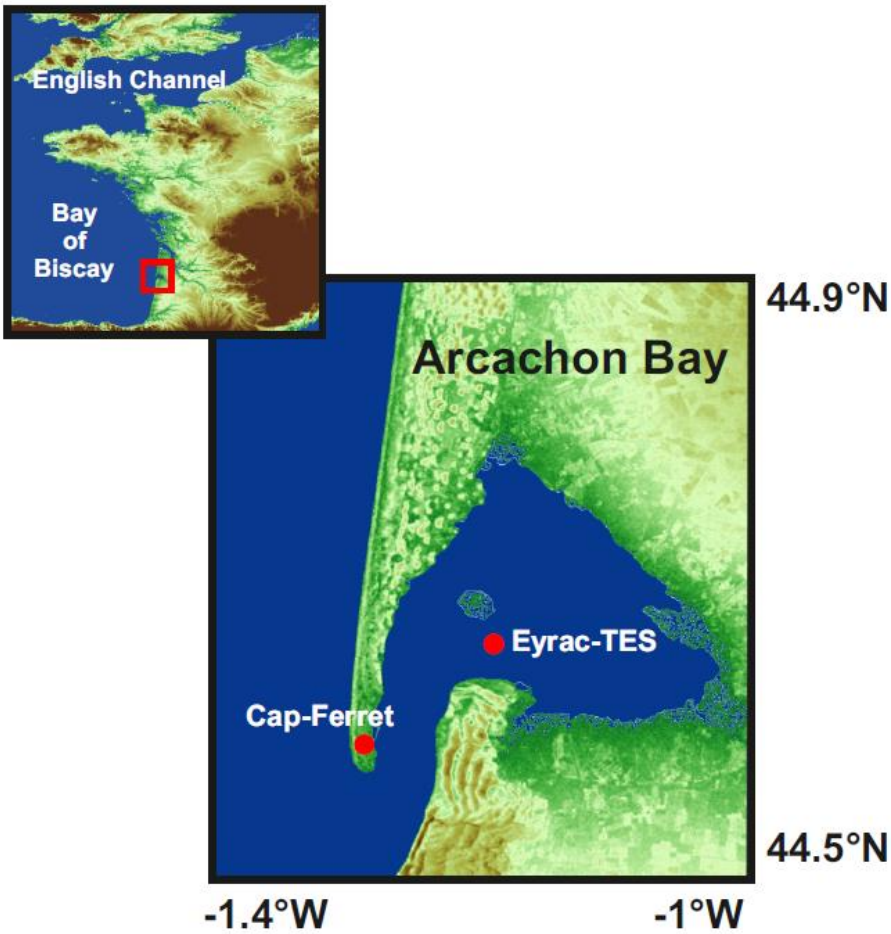


Figure 1. Location of the area (i.e., Arcachon Bay) examined in this study. Eyrac-TES: sampling station for biological data (zooplankton species) and environmental parameters (physico-chemical properties of the water column). Cap-Ferret: Meteo-France meteorological station (local climate).

Continental inputs from the Leyre river ($1.25.10^6$ m^3 per year; Glé et al. 2008) also act on water masses within the Bay, leading to a clear hydrological structure (Bouchet 1968) highly influenced by tides and winds (Plus et al. 2009): (*i*) external neritic waters directly influenced by oceanic waters, (*ii*) inner neritic waters influenced by continental inputs and (*iii*) median neritic waters. Samples were collected at the Eyrac site, in the median neritic waters (44°40'N, 1°10'W; salinity comprised between 26.8-33.2; Vincent et al. 2002).

3.2.2 Biological data

Zooplankton samples were collected monthly from March 2001 to November 2014 at high tide by the SOARC survey ('Service d'Observation du bassin d'ARCachon') using a standard medium WP2 net (UNESCO, 1968). In the laboratory, samples were sorted, counted, and identified following two levels of identification. While the whole zooplankton community was identified to the genus/family level, copepod species were determined to the species level. For both resolutions, identification was carried out with a stereomicroscope Zeiss Axiovert (200 and 400) and following Rose (1933), the World Register of Marine Species database (WoRMS; marinespecies.org), and the taxonomic classification provided by Razouls et al. (2005-2019). Species abundances were estimated in individuals per m^3, for each month of the period 2001-2014. Because rare species may reflect stochastic sampling effects (Poos and Jackson 2012), we performed a procedure similar to the one applied by Ibanez and Dauvin (1988) and retained species with a relative frequency >0.2% over the period 2001-2014: 15 zooplankton groups and 14 copepod species were therefore considered for analyses (Table S1 and Table S2).

3.2.3 Environmental data

Changes in physical and chemical characteristics of coastal waters at the Eyrac site were assessed using data from the 'Service d'Observation en Milieu LITtoral' (SOMLIT; somlit.epoc.u-bordeaux1.fr; details on the monitoring programme can be found in Goberville et al. (2010)). In this study, we focused on ten parameters collected on a bi-monthly basis at sub-surface and high tide: temperature, salinity, oxygen, nitrate, nitrite, phosphate, and silicate concentrations, particulate organic carbon (POC), suspended particulate matter (SPM), and chlorophyll *a* (see Table S3). Both SOARC (biological data) and SOMLIT (environmental data) samplings were carried out simultaneously from March 2001 to November 2014.

3.2.4 Local climatological data

To evaluate the impact of local climatic conditions on zooplankton species, monthly data on air temperature, winds (direction, mean, and maximum wind speed), sea level pressure, and mean precipitation were retrieved from the Meteo-France website (france.meteofrance.com; Table S3). To estimate the influence of the Leyre river, we also included data on monthly mean

river discharge that originated from the project HYDRO (Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable; hydro.eaufrance.fr).

3.2.5 Regional climatological data

Seven regional climatic variables were used to characterise regional climate conditions (Table S3). All gridded climatic datasets - obtained from the National Centers for Environmental Prediction (NCEP) and the National Center for Atmospheric Research (NCAR) - were analysed between March 2001 to November 2014 in the spatial domain ranging from 42° to 50°N and from 10°W to 2°E.

Monthly sea surface temperature (SST) originated from the ERSST_V3 dataset - derived from a reanalysis based on the most recently available International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS) - were considered. Improved statistical methods have been applied to produce a stable monthly reconstruction on a 1°×1° spatial grid (Smith et al. 2008). Gridded data (with a spatial resolution of 2.5°×2.5°) on sea level pressure (SLP), wind speed and its zonal (i.e., the west to east component of the wind) and meridional (i.e., the south to north component of the wind) components were also used. Directional wind time series were obtained from averaging four times per day data (Kalnay et al. 1996). Wind intensity being considered as a surface pressure gradient (Robinson and Henderson-Sellers 1999), the average direction and strength of the wind can be calculated following the Pythagorean formula (i.e., by combining the information on both zonal and meridional winds; Goberville et al. 2010). Precipitation data, with a spatial resolution of 1° longitude × 1° latitude were included as this parameter influences both the inputs of freshwater and nutrients in coastal systems. The effect of solar radiation was assessed by using downward solar radiation flux data (Raitsos et al. 2006; Goberville et al. 2014).

3.2.6 Large-scale hydro-climatic indices

Five large-scale hydro-climatic indices were selected because of their potential importance in the study area (e.g., Marshall et al. 2001; Goberville et al. 2010; Table S3):

Northern Hemisphere Temperature (NHT) anomalies, provided by the Hadley Centre for Climate Prediction and Research, were used as a proxy of the potential effect of global warming in the Northern Hemisphere, although this index also integrates hydro-climatic variability (Beaugrand and Reid 2003).

The winter North Atlantic Oscillation (NAO; Hurrell 1995) describes the basin-scale gradient of atmospheric pressures over the North Atlantic between the high pressures centred on the subtropical Atlantic and the low pressures over Iceland (Dickson and Turrell 2000). This index, characterised by a ~8-year periodicity, is based on a principal component analysis performed on sea level pressures over the North Atlantic sector for months from December to March (Hurrell et al. 2001). The NAO has been correlated with a large range of physical and biological indicators such as precipitation patterns (Hurrell 1995) and changes in species

productivity (e.g., Fromentin and Planque 1996; Alheit and Hagen 1997). Data were provided by the National Oceanic & Atmospheric Administration (NOAA; cpc.ncep.noaa.gov).

The East Atlantic (EA; cpc.ncep.noaa.gov), the second of three prominent modes of low-frequency variability over the North Atlantic (Msadek and Frankignoul 2009), is defined by a centre of action over 55°N and 20°-35°W (Barnston and Livezey 1987) and has a strong influence on the environment in Western Europe (Msadek and Frankignoul 2009).

The Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO; cpc.ncep.noaa.gov) is an index of multidecadal ocean/atmosphere natural variability in the range of 0.4 °C in many oceanic regions and shows a ~60-80 years periodicity (Enfield et al. 2001) that might have been responsible for substantial changes in both regional climate (e.g., over Western Europe; Edwards et al. 2013) or long-term changes in species distribution (Faillettaz et al. 2019). We used the index constructed from Extended Reconstruction SST (ERSST) data, averaged in the area of 25 to 60°N and 7 to 75°W, minus regression on global mean temperature.

The Arctic Oscillation (AO) index is characterised by pressure anomalies of one sign in the Arctic and with the opposite anomalies centred about latitudes of 37-45°N (Givati and Rosenfeld 2013). During winter, it is the main source of intra-seasonal variability over the United States, North Atlantic, and Europe (Givati and Rosenfeld 2013) with strong influences on circulation patterns over the middle and high latitudes and consequences on weather events (e.g., the frequency of Atlantic cyclones; Thompson and Wallace 1998). While its positive phase induces dry conditions in the Mediterranean, its negative phase is associated to extreme cold days in northern Europe (Thompson and Wallace 1998). The winter NAO (see above; Hurrell 1995) is considered as the regional expression of the AO in the Atlantic domain (Wallace 2000; Givati and Rosenfeld 2013).

3.2.7 Data treatment and analysis

We first mapped year-to-year (2001-2014) changes in monthly abundances for the 15 zooplankton groups (Fig. 2a) and the 14 copepod species (Fig. 2b) retained after application of the selection procedure (see Table S1 and Table S2).

3.2.7.1 Analysis 1: Year-to-year changes in zooplankton in relation to environmental and climate conditions

Prior of investigation of year-to-year changes, we extracted seasonal variations from the time series following the two-step statistical framework developed by Grosjean and Ibanez (2002; PASTECS Package for Analysis of Space-Time Ecological Series); this allows to highlight year-to-year variability, while reducing short-term fluctuations. For zooplankton and copepod abundances, and environmental parameters, time series were first regulated by interpolating missing values at monthly intervals using a linear function: a total of 29 missing values were interpolated for zooplankton groups, copepod species and physical/chemical parameters. Note

that this regularisation was not applied for climate parameters that have no missing observations. As a consequence, all series had a similar number of values per year (i.e., 12 observations) from 2001 to 2014, and a simple moving average of order 6 can be applied to remove the effect of seasonality (Legendre and Legendre 2012):

$$y_i = \frac{1}{2m+1}\sum_{i-m}^{i+m} x_i \tag{1}$$

where y_i is the simple moving average at observation *i*, *m* is the number of months, 2*m*+1 is the time window with *m*+1 ≤ *i* ≤ *n*–*m*, with *n* being the length of the time series.

To extract the major year-to-year changes that occurred in (*i*) zooplankton groups, (*ii*) copepod species, (*iii*) physical and chemical characteristics of the water column and climate conditions at (*iv*) local, (*v*) regional, and (*vi*) global scales, standardised principal component analyses (PCA) were performed separately on each correlation matrix. Principal component analyses gave a summary of the dominant information by (*i*) revealing the largest amount of total variance within each dataset, i.e., characterisation of temporal changes from 2001 to 2014, and (*ii*) identifying species, groups or variables that contribute to the changes. A total of six PCAs were performed and the first three principal components (PCs) were retained for examination (Fig. 3 and Tables 1-2; Fig. S1 and Table S3). Because of the PCA performed specifically on copepod species, it should be noted that total copepod abundance was not directly included in the PCA performed on zooplankton groups, but as a supplementary variable in order to not contribute to principal components. Eigenvectors were normalised as follows:

$$U_n = U\Lambda^{\frac{1}{2}} \tag{2}$$

where U_n is the matrix of normalised eigenvectors, **U** is the matrix of eigenvectors and **Λ** is the diagonal matrix of eigenvalues: the variables in the space of eigenvectors represented the linear correlation with the first three PCs (see Tables 1-2 and Table S3; Legendre and Legendre 2012). We used this mathematical property to add total copepod abundance as a supplementary variable, simply by computing the Pearson correlation coefficients between total copepod abundance and the first three PCs calculated from the standardised PCA applied on zooplankton groups (Fig. 3d-f).

3.2.7.2 Analysis 2: Relationships between changes in zooplankton and fluctuations in both environmental and climate conditions

Results from the six previous PCAs were then combined into a single matrix in order to depict the relationships among principal components and to identify the most significant variables involved in zooplankton/copepod changes. The matrix 168 observations (12 months x 13 years) × 18 parameters had the following variables: PC1-3 environmental parameters, PC1-3

local, regional, and global climate, PC1-3 zooplankton groups, and PC1-3 copepod species. The correlation matrix C was computed and converted into a distance matrix D as follows:

$$D = 1 - |C| \tag{3}$$

The Ward hierarchical clustering method (Ward 1963) was applied on the distance matrix 18 × 18 PCs to construct the dendrogram (Fig. 4). The level of discrepancy between the cophenetic distance matrix - that results from the application of the Ward method - and the initial dissimilarity matrix was assessed using both the cophenetic correlation coefficient and the 2-norm goodness-of-fit measure for dendrogram analyses, as recommended by Mérigot et al. (2010).

3.2.7.3 Analysis 3: Correlation analyses

We then developed multiple linear regression (MLR) models (Bauer et al. 2005) to quantify relationships between zooplankton (including copepod species) and changes in environmental and climate conditions (Fig. 5 and Fig. S3). To reduce the number of correlation analyses and to overcome the problem of multiple testing (Legendre and Legendre 2012), we grouped together, into a single matrix (called "Biology"), the first three PCs originating from the PCA performed on copepod species (Fig. 3a-c) and on zooplankton groups (Fig. 3d-f). We then applied a standardised PCA on the resulting table 168 observations x 6 PCs, and we retained the first three PCs (hereafter referred to as "PC1 Biology", "PC2 Biology" and "PC3 Biology") as predictive variables for MLR models. For each "PC Biology", four MLRs were performed using - as explanatory variables - results from the principal component analyses performed on (*i*) environmental variables ("Model A") and on (*ii*) local ("Model B"), (*iii*) regional ("Model C"), and (*iv*) global climate parameters ("Model D") (Fig. 5; Fig. S3 and Table S4).

A total of twelve MLRs were therefore applied, giving an indication of the influence of environmental and climate variability on year-to-year changes in zooplankton/copepod abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014. The general model applied was as follows (Sokal and Rohlf 1995):

$$\hat{Y} = a + b.x_1 + c.x_2 + d.x_3 \tag{4}$$

where the dependent variable $\hat{Y}$ (also called prediction of the model, i.e., each PC Biology) was a function of the explanatory variables x_1 (PC1 environment or PC1 climate), x_2 (PC2 environment or PC2 climate) and x_3 (PC3 environment or PC3 climate), a the intercept and b, c and d the partial regression coefficients. Partial correlation coefficients were computed to evaluate the influence of each of the three explanatory variables (Table S4). The partial correlation coefficients between variable y1 (PC1 Biology), y2 (PC2 Biology) and y3 (PC3 Biology), and the three explanatory variables x_1 (PCs1 environment or climate), x_2 (PCs2 environment or climate) and x_3 (PCs3 environment or climate) was assessed while keeping x_1, $x_2$or $x_3$linearly constant. The coefficient of multiple determination R^2 (square of the multiple correlation

coefficient R) was tested by analysis of variance (Sokal and Rohlf 1995). An analysis of variance was performed to test the significance of the addition of each independent variable in the regression. Because of the limited number of variables included in the analysis, the multiple regression was performed using both the forward selection and the backward elimination procedures (Legendre and Legendre 2012). Probability values were adjusted following the Benjamini & Hochberg procedure (1995) to reduce the risk of finding too many significant correlations (type I error). We combined MLR models with a normalised bootstrap (Davison and Hinkley 1997) using 70% random sample of the datasets and 999 permutations, to estimate both the mean and the standard deviation of the coefficients of multiple correlation. Violin plots were finally used to visualise the results for the four models: the median is represented by the bulge in the violin and standard deviation is indicated by the tails (Fig. 5; Fig. S3).

3.3 Results

3.3.1 Zooplankton and copepod abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014

Over the period 2001-2014, total zooplankton abundances in the Arcachon Bay ranged from 226 to 122 487 ind.m^{-3} (Fig. S1), with some groups such as Appendicularians and Gastropods being far more abundant than Cyphonautes and Doliolids (Fig. 2a, Table S1).

Depending on zooplankton groups, abundances were highly variable through time, with periods of high (low) abundances such as recorded in 2008 and 2013 (2005 and 2009-2010). While Siphonophores or Annelids were persistent over the time period, groups such as échinoderms or Amphipods only sporadically appeared in high abundances, as observed during the first years of sampling (Fig. 2a).

Copepod species were the most prominent zooplankton group and represented between 15% (May 2008) to 100% (November 2007) of the total abundances. Their temporal dynamic was in line with what we detected for both total zooplankton abundances and other taxa (Fig. 2; Fig. S1): while the lowest abundances were observed at the beginning of the survey - from 2001 to 2006 - and in the late 2010s, the highest abundances were recorded after the mid-2000s and from 2011 onwards (Fig. 2b). A total of 23 copepod species was recorded over the whole period with annual species richness varying from 11 to 19 species.

Species such as *Euterpina acutifrons*, *Paracalanus parvus*, *Oithona nana* - the three most abundant species in Arcachon Bay (Table S2) - were nearly constantly found, while *Saphirina sp.*, *Corycaeus rostrata* or *Pseudodiaptomous marinus* were observed sporadically and in low abundances (Fig. 3a; Table S2).

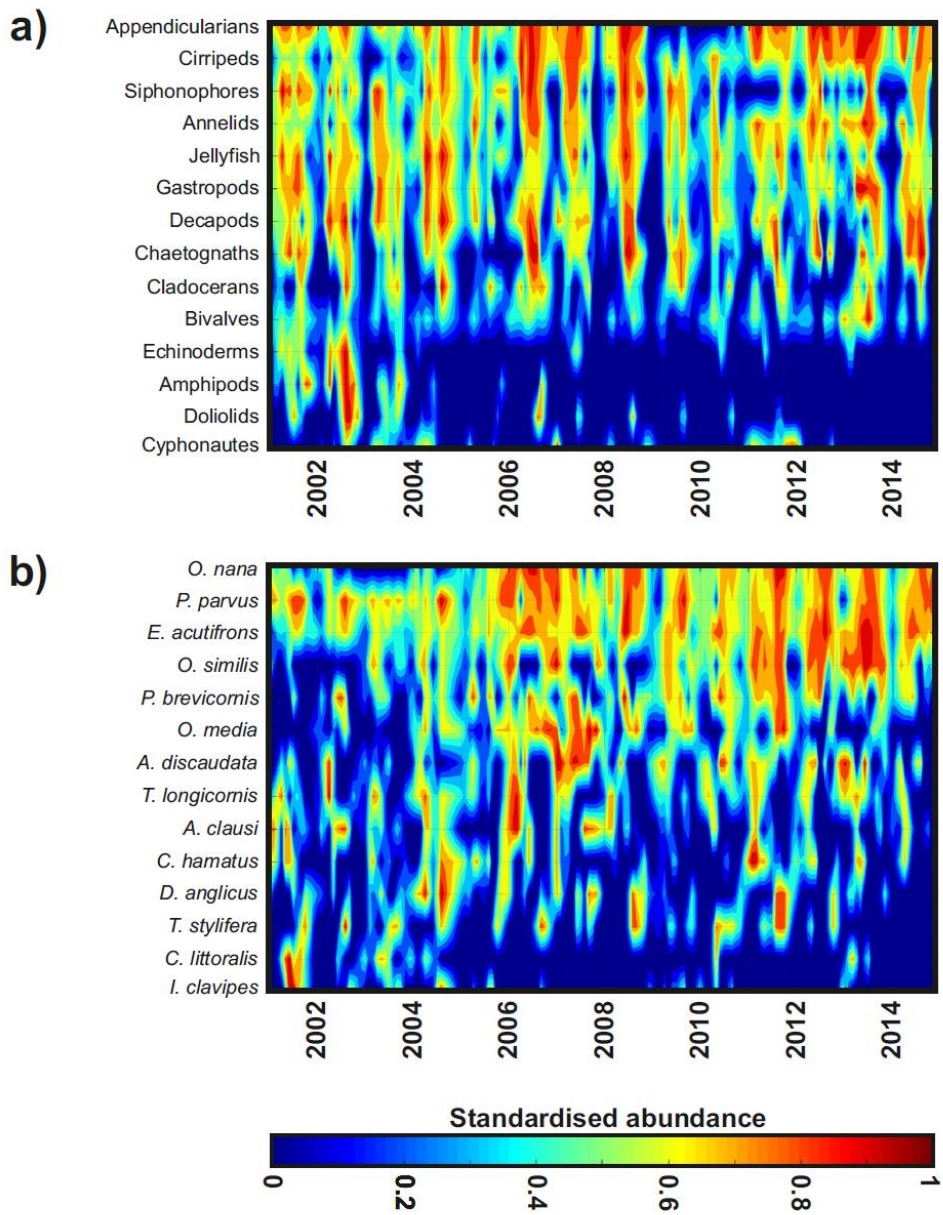


Figure 2. Monthly variations in the abundance of zooplankton groups and copepod species sampled at Eyrac-TES between 2001 and 2014. Mean abundance of the (**a**) 14 zooplankton groups retained in this study and (**b**) 14 copepod species (see Methods; Tables S1 and S2). Values have been standardised between 0 and 1 for visual comparison.

3.3.2 Year-to-year changes in zooplankton abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014

The higher frequency variability in the first PC (PC1) of the PCA performed on zooplankton (32.43% of the total variability; Fig 3a, Table 1) exhibited a period of low values of the component from 2001 to the mid-2000s, followed by a period of positive values until 2014. Zooplankton groups such as Jellyfish, Siphonophores, Amphipods, échinoderms, and Doliolids were highly

negatively correlated to the PC1, suggesting both an increase in their abundances from 2001 to 2004 and a decrease from the mid-2000s onwards.

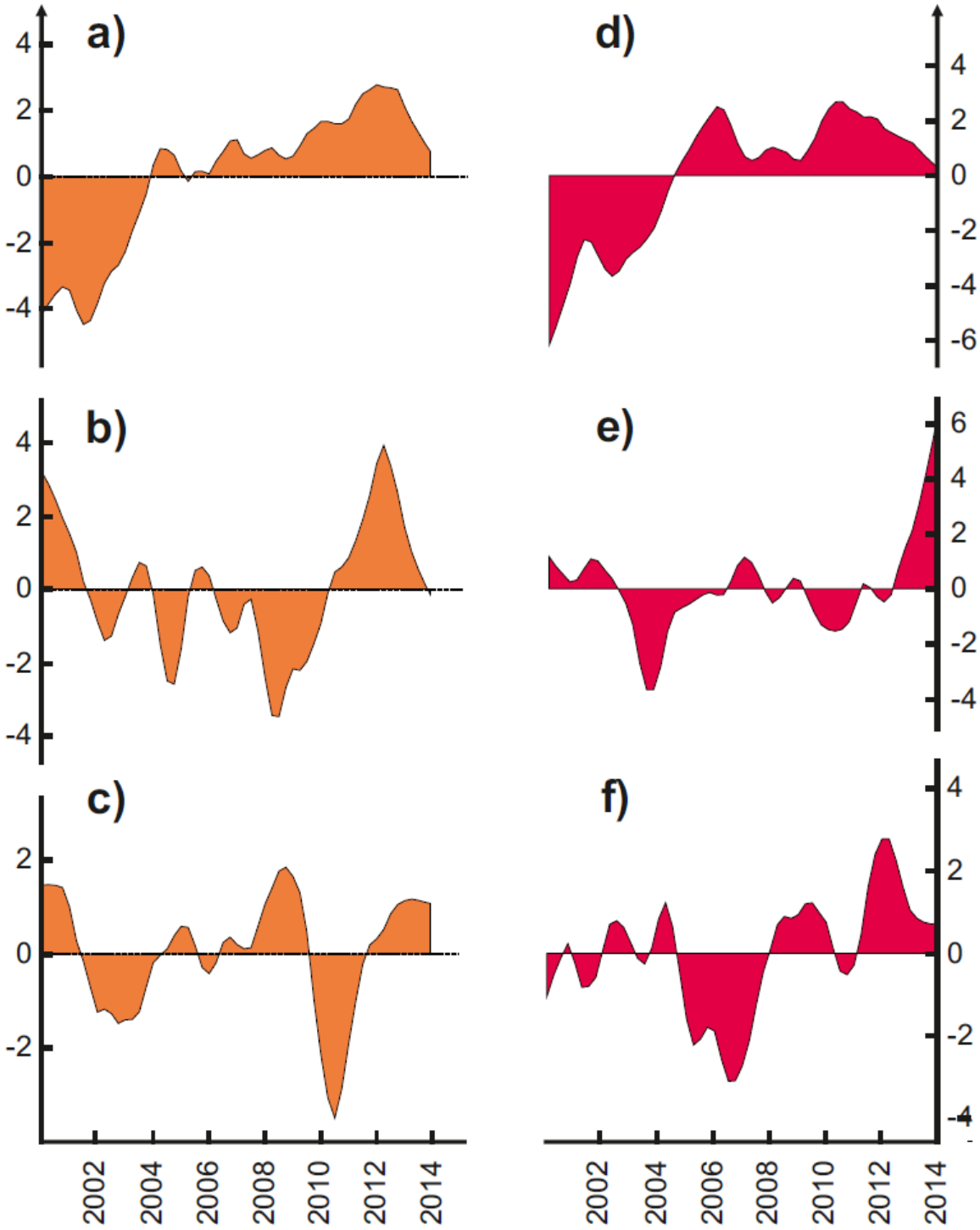


Figure 3. Year-to-year changes (2001-2014) in the zooplankton groups (in orange) and copepod assemblages (in red) sampled at Eyrac-TES. (**a, d**) first, (**b, e**) second and (**c, f**) third principal components (PCs) computed from a standardised PCA performed on zooplankton groups and copepods, respectively. See Table 1 and 2 for the correlations between each species and the PCs.

Annelid and Cirriped larvae were strongly positively related to the PC1, indicating a rise in their abundances since 2004.

Examination of PC2 (21.99% of the total variability; Fig. 3b, Table 1) showed a pseudo-cyclical trend with high values of the component from 2010. Zooplankton groups such as Annelid, Gastropod and Bivalve larvae, and Appendicularians were strongly positively correlated to the component, suggesting a punctual increase in their abundances after 2010.

The third principal component (10.75% of the total variability; Fig 3c, Table 1) showed an episode of high negative values from 2010 to 2012 and was mainly related to changes in Cyphonautes, i.e., a clear rise in their abundances during this period (Fig. 2a). Copepods were mainly negatively correlated to the PC1 (r=-0.539; Table 1), suggesting that a clear change in their abundances occurred in the mid-2000s.

Table 1. Results from the standardised PCAs performed on the zooplankton groups monitored at Eyrac-TES. The explained variance of the PCs and the associated normalised eigenvectors are included. The normalised eigenvectors show the correlation between each species and each PC. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in blue and negatively in red). † Copepods were not included directly in the analysis but as a supplementary variable (see Material and Methods).

PCA on zooplankton groups

Zooplankton groups	PC1 Exp. var. = 32.43%	PC2 Exp. var. = 21.99%	PC3 Exp. var. = 10.75%
Jellyfish	-0.677	-0.053	-0.333
Siphonophores	-0.693	-0.053	0.359
Annelids	0.554	0.623	-0.330
Cyphonautes	-0.097	-0.105	-0.948
Gastropods	-0.232	0.875	0.117
Bivalves	-0.005	0.796	0.046
Cladocerans	-0.132	-0.314	-0.052
Cirripeds	0.778	0.415	0.040
Amphipods	-0.935	0.189	-0.006
Decapods	-0.513	0.131	-0.197
Echinoderms	-0.801	0.323	0.108
Appendicularians	-0.044	0.776	-0.286
Doliolids	-0.886	-0.058	-0.147
Chaetognaths	-0.202	0.491	0.289
Copepods†	-0.539	-0.397	-0.098

Table 2. Results from the standardised PCAs performed on the copepod species monitored at Eyrac-TES. The explained variance of the PCs and the associated normalised eigenvectors are included. The normalised eigenvectors show the correlation between each species and each PC. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in blue and negatively in red).

PCA on copepod species

Copepod species	PC1 Exp. var. = 37.05%	PC2 Exp. var. = 18.64%	PC3 Exp. var. = 13.61%
Acartia discaudata	0.797	-0.133	-0.111
Acartia clausi	-0.399	0.092	-0.810
Paracalanus parvus	-0.086	0.422	-0.388
Parapontella brevicornis	0.834	-0.371	0.008
Temora longicornis	-0.115	-0.715	0.371
Temora stylifera	0.091	-0.635	-0.151
Isias clavipes	-0.811	-0.366	0.188
Centropages hamatus	-0.090	-0.583	0.103
Oithona nana	0.857	0.142	-0.057
Oithona similis	0.663	-0.100	0.529
Cyclopinoides littoralis	-0.843	-0.019	0.236
Oncaea media	0.482	-0.500	-0.650
Ditrichocorycaeus anglicus	-0.184	-0.757	-0.329
Euterpina acutifrons	0.921	0.158	0.100

3.3.3 Year-to-year changes in copepod abundances in the Arcachon Bay from 2001 to 2014

The first component of the PCA performed on copepod species (37.05% of the total variability; Fig. 3d) showed high negative values of the component until the mid-2000s, and positive values from 2004-2005. The examination of the first eigenvectors (Table 2) indicated that *E. acutifrons*, *O. nana*, *O. similis, A. discaudata, P. brevicornis*, and *O. media*, to a lesser extent, were highly positively correlated to the PC1 suggesting an increase in their abundances from the mid-2000s. *I. clavipes* and *C. littoralis* were negatively related to the PC1, revealing a continuous decline from 2004-2005. Year-to-year changes in the second PC (18.64% of the total variability; Fig. 3e) showed rapid periods of high negative (*circa* 2005) and positive (since 2012) values. Species such as *T. longicornis, T. stylifera*, and *D. anglicus* were highly negatively correlated to the PC2, suggesting a rise in abundance *circa* 2005, but a decrease at the end of the period. The third component (13.61% of the total variability; Fig. 3f) highlighted a pseudo-cyclical trend with periods of high negative (2005-2008) and positive (from 2012) values of the component. *A. clausi* and *O. media* (negatively), and *O. similis* (positively) were correlated to year-to-year changes in the PC3 (Table 2).

By combining information on both copepod abundances (Fig. 2b, Table S1, Supplementary Fig. S1) and year-to-year changes as characterised by the PCA performed on copepod species (Fig. 3d-f, Table 2), distinct patterns in species assemblages emerged: while the first period, from 2001 to 2005, was mainly characterised by low abundances/occurrences of *A. discaudata, P. brevicornis, O. nana, O. similis, O. media*, and *E. acutifrons*, the second period, from the mid-2000s onwards was characterised by a period of increasing abundances (and occurrences) of these six species. This pattern was paralleled by low *I. clavipes, C. littoralis*, and *A. clausi* abundances. From the early 2010s, a clear decrease in *T. longicornis, T. stylifera, C. hamatus, O. media*, and *D. anglicus* was observed.

3.3.4 Year-to-year changes in environmental and climate conditions in the Arcachon Bay from 2001 to 2014

Year-to-year changes in PC1 of the PCA performed on environmental variables (33.92% of the total variability; Fig. S2a) showed negative values of the component from 2001 to 2005, followed by a pseudo-cyclic variability until 2014 with the highest positive values of the component at the end of the period. Salinity and SPM (negatively), and oxygen, nitrogen (nitrate+nitrite), and silicate (positively) mainly contributed to the changes (Table S4). The period of high negative values (2001-2005) therefore corresponded to high salinity and SPM concentrations, and to low oxygen, nitrogen, and silicate concentrations. The decrease in the component from high positive to negative values observed at the end of the period suggested a rise in salinity and SPM that was paralleled by a reduction in nutrients and oxygen. The second PC (28.88% of the total variability; Fig. S2b) showed a clear ~4-year pseudo-cyclic variability. While chlorophyll *a*, POC, and SPM were positively related to the PC2, salinity and phosphate concentrations were highly negatively correlated to this component (Table S4). The PC3 (11.90% of the total variability; Fig. S2c), also exhibited a pseudo-cyclic trend over the period 2001-2014 with the lowest values at the end of the period; it was mainly related to changes in sea surface temperature (Table S4).

The first principal component of the PCA applied on local hydro-meteorological parameters (PC1=48.08% of the total variance; Fig. S2d; Table S4), showed alternating phases of positive and negative values, with high positive values observed in 2001. Examination of the first eigenvectors revealed that sea level pressure (negatively) and winds (maximum and speed), precipitation rates, and river discharge were positively related to the PC1, suggesting a rise in winds, precipitation rates, and freshwater inputs in 2001, and over the period 2012-2014. The PC2 (24.87% of the total variability; Fig. S2e) exhibited two periods, the first (2001-2010) being mainly dominated by negative values, the second (2011-2014) being characterised by positive values. Air temperature and wind direction were highly correlated to the component, revealing an increase from 2011 in the Arcachon Bay: a 0.9°C warming was observed (from 7.8±1.5°C in 2011 to 8.7±1.9°C in 2012). Changes in the third PC (9.57% of the total variability; Fig. S2f) were similar to the PC2 with a transition phase from negative/null values to positive values at the end

of the 2000s; strong negative values were observed in 2014, however. No parameter was highly (> |0.5|) related to the PC3.

Year-to-year changes in the first PC of the PCA performed on regional climate parameters (50.89% of the total variability; Fig. S2g) exhibited a pattern similar to that observed for local meteorological conditions (Fig. S2d). Examination of the first eigenvectors indicated that mean precipitation and winds (directions and speed) were strongly positively related to the component, suggesting an increase in atmospheric circulation and precipitations at the regional scale over the last years (2012-2014), while sea level pressure and solar radiation flux were negatively related to the component. Changes in the PC2 (20.45% of the total variability; Fig. S2h) is mainly marked by the strong increase detected in 2014. Sea surface temperature and meridional winds (positively), and wind speed (negatively) were mostly correlated to the PC2, indicating both a recent increase in SST and obvious changes in circulation patterns in 2014. The PC3 (9.9% of the total variability; Fig. S2i) showed a pseudo-cyclical variability of about 2-3 years with alternating positive and negative values of the component. The largest contribution to these changes was from SST, a result in line with the recent (since 2012) increase in temperature. We thus observed similar patterns between changes in climate conditions in the Arcachon Bay and changes at a broader spatial scale (from 42° to 50°N and from 10°W to 2°E).

The first principal component of the PCA performed on large-scale hydro-climatic indices (39.84% of the total variability; Fig. S2j) showed a cyclical trend but with a higher variability since the end-2000s. The EAP, the AMO and, to a lesser extent, the NHT anomalies, were positively related to the PC1, the AO and the NAO being negatively correlated. The second component (26.46% of the total variability; Fig. S2k) exhibited three periods of positive high anomalies, at the beginning of the period, in 2006 and since 2012, the largest contribution being from the NHT anomalies. The PC3 (21.20% of the total variability; Fig. S2l) expressed a clear decrease in the component from 2001 to 2004, followed by positive anomalies in 2008-2009 and from 2012 onwards. Examination of the third eigenvectors showed that the EAP (positively) and the AMO (negatively) were the most correlated to the PC3.

3.3.5 Identification and quantification of the relationships between zooplankton, the environment and climate

To characterise the relationships between changes in zooplankton groups, copepods species, changes in environmental conditions and climate conditions at different spatial scales (from local to global), we first performed a cluster analysis on the matrix of association that grouped the first three principal components retrieved from the six PCAs (see Analysis 2). Cluster analysis for the Arcachon Bay allowed to distinguish 3 main groups and identified which principal components were related (Fig. 4).

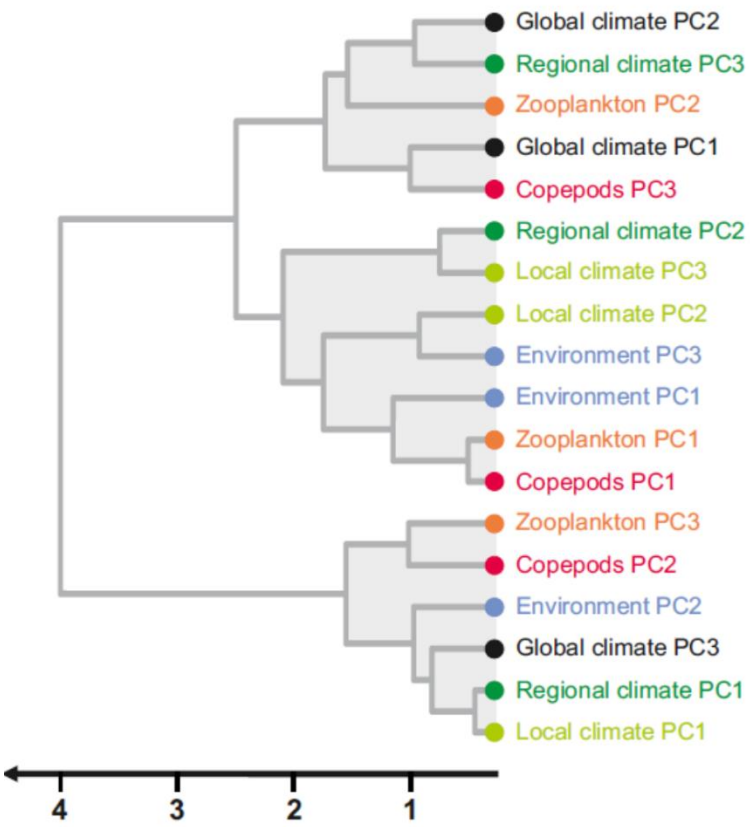


Figure 4. Dendrogram showing the results of the cluster analysis performed on the distance matrix 18 × 18 variables to identify relationships among variables for the period 2001-2014 (see Methods).

Cluster 1 included PC1 local and regional climate, PC3 global climate, PC2 environment, PC2 copepods, and PC3 zooplankton. This result showed that changes in the East Atlantic Pattern (EAP) and the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) were related to changes in most components of local and regional climate (temperatures, precipitation patterns and river discharge, both oceanic and atmospheric circulation), which in turn influenced changes in salinity, phosphate concentrations, chlorophyll *a*, and both POC and SPM, with consequences on year-to-year changes in Cyphonautes and copepod species such as *T. longicornis*, *T. stylifera*, *D. anglicus*, and *C. hamatus*. Cluster 2 encompassed PC1 copepods and zooplankton, PC1 and PC3 environment, PC2 and PC3 local climate and PC2 regional climate. Year-to-year changes in copepod species such as *A. discaudata*, *P. brevicornis*, *O. similis*, and *O. nana*, and in most of zooplankton groups (e.g., Jellyfish, Amphipods, échinoderms…) were mainly related to changes in the physical and chemical properties of coastal waters of the Arcachon Bay (i.e., salinity, oxygen, nitrates+nitrites, silicates, SST); changes in environmental conditions being associated to year-to-year changes in temperatures (air and sea surface), wind speed and direction. No relationship was detected with large-scale hydro-climatic indices. Cluster 3 gathered together PC3 copepods and PC2 zooplankton, PC3 regional climate, and PC1 and PC2 global climate. This

grouping displayed that year-to-year changes in Annelids, Gastropods, Bivalves or Appendicularians, and changes in *A. clausi* or *O. media* were mostly associated to changes (*i*) in temperature at both regional (i.e., sea surface temperature) and global scales (i.e., NHT anomalies and the AMO), and (*ii*) in atmospheric circulation (i.e., wind speed, the AO and the NAO indices).

Relationships between biological variables and both environmental and climate parameters (at different spatial scales, from local to global) were finally quantified by calculating multiple linear regression models (Fig. 5 and Fig. S3).

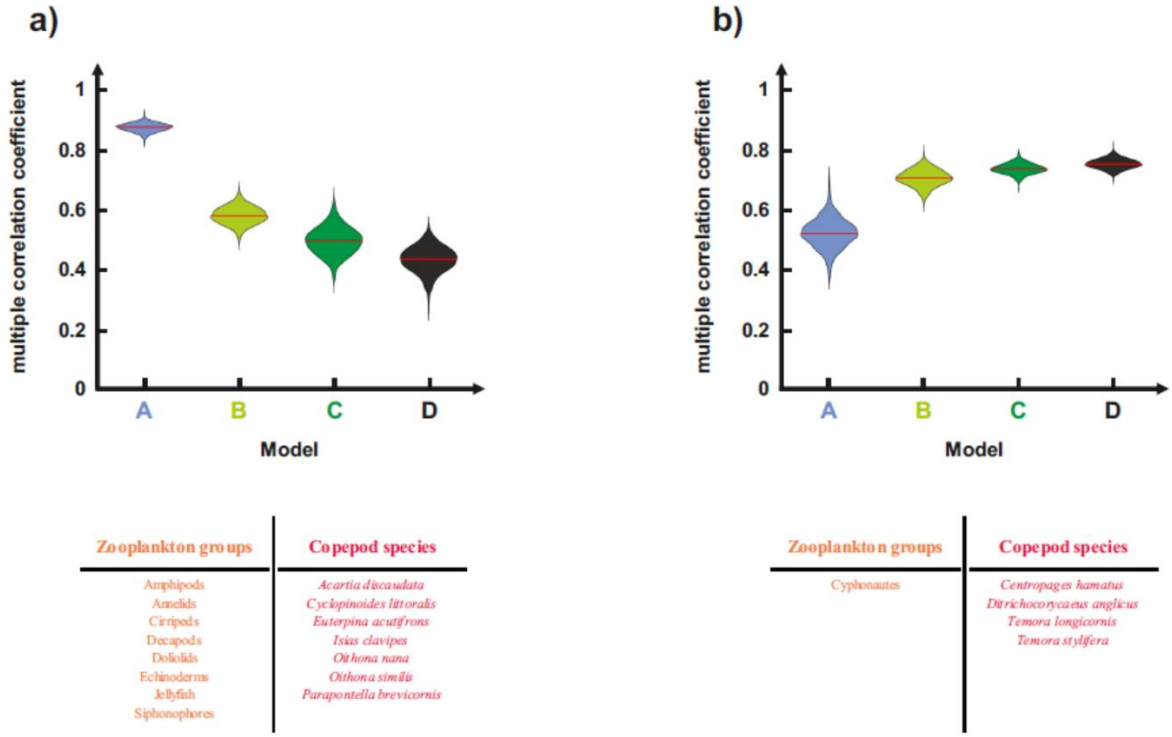


Figure 5. Violin plots displaying multiple correlation coefficient values between year-to-year changes in zooplankton taxa (zooplankton groups in orange and copepod species in red) and year-to-year changes in environmental and climate conditions. (**a**) Multiple correlation coefficients between the first principal component computed from a standardised PCA performed on biological data and year-to-year changes in (A in blue) environmental conditions, (B in light green) local climate, (C in dark green) regional climate and (D in black) global climate. (**b**) Multiple correlation coefficients between the second principal component computed from a standardised PCA performed on biological data and year-to-year changes in (A in blue) environmental conditions, (B in light green) local climate, (C in dark green) regional climate and (D in black) global climate. See Table S5.

This approach evaluated the influence of environmental/climate changes on year-to-year modifications of the zooplankton community as a whole, including copepod species, i.e., assessed from the PCA calculated on the matrix "Biology" (zooplankton groups + copepod species); see Analysis 3. For each PC of the PCA performed on the "Biology" matrix, four MLR models were calculated by considering year-to-year changes in (*i*) environmental conditions

("Model A"), (*ii*) local climate ("Model B"), (*iii*) regional climate ("Model C"), and (*iv*) global climate ("Model D"), as predictive variables and four coefficients of multiple correlation were therefore calculated to measure how a given parameter can be explained by a set of predictive (explicative) variables: here, in a linear way, the higher the coefficient was, the most explicative year-to-year changes in environmental and/or climate conditions were.

By accounting for more than 76% (R=0.874; Table S5) of the temporal variations in zooplankton groups and copepod species, year-to-year changes in environmental conditions were the most explicative set of variables to explain in comparison to changes in climate conditions (R=0.579, R=0.494 and R=0.432 when considering local, regional, and global climate, respectively). Year-to-year changes in the physical and chemical properties of coastal waters were therefore highly associated to temporal variations in most of zooplankton groups of the Arcachon Bay such as Amphipods, Annelids, échinoderms or Jellyfish, and copepod species such as *A. discaudata*, *E. acutifrons*, *O. nana* or *P. brevicornis* (Fig. 5). Year-to-year changes in copepod species such as *C. hamatus*, *D. anglicus*, *O. media*, *T. longicornis*, and *T. stylifera*, and variations in Cyphonautes were more associated to year-to-year changes in climate conditions (0.704 <R<0.747; Fig. 5 and Table S5) that accounted for more than 50% of the variation in the species/group, while changes in environmental conditions only explained ~27% of zooplankton/copepods variations (R=0.517; Table S5). Temporal variations in *A. clausi* and *O. media*, and in Annelids, Appendicularians, Bivalves, chaetognths, and Gastropods were only poorly explained (20% maximum) by changes in environmental and climate conditions (R comprised between 0.154 and 0.447; Fig. S3 and Table S5).

3.4 Discussion

3.4.1 Copepod species dominate the littoral zooplankton community of the Arcachon Bay

By examining the zooplankton community of the median neritic waters of the Arcachon Bay, 21 copepod species and 2 genus were identified, confirming that this ecosystem shows a level of diversity comparable to what was observed in the polyhaline zone of the Gironde estuary (Sautour and Castel 1995), in the Marennes-Oléron Bay (Sautour and Castel 1993), in the southern Bay of Biscay off Santander (Valdes and Moral 1998) or in the English Channel (Brylinski 2009; Eloire et al. 2010), but well above the species richness reported in the oligo- and mesohaline parts of the Gironde estuary (Chaalali et al. 2013c) and or in brackish temperate lagoons located in Mediterranean lagoons (Brucet et al. 2009).

From 2001 to 2014, the copepod community of the Arcachon Bay was characterised by (*i*) five dominant neritic copepod species: *Euterpina acutifrons, Paracalanus parvus*, *Oithona nana*, *Oithona similis*, *Temora longicornis*, and *Oncaea media* - as already observed in previous studies and/or in adjacent ecosystems (d'Elbée and Castel 1991, 1995; Sautour et al. 2000; Vincent et al. 2002) - and (*ii*) two dominant autochthonous copepod species: *Parapontella brevicornis* and *Acartia discaudata*, for which the water residence time within the Bay strongly influences species biomass development (Sautour and Castel 1993; Vincent et al. 2002). While *E. acutifrons* and *P.*

parvus - the two most frequent species - were co-dominant over the first years of sampling, *E. acutifrons* became more strongly dominant from the late 2000s. This may be related to an increase in water residence time as a consequence of changes in hydrological processes within the Bay (Basu and Pick 1996; Vincent et al. 2002). Found more sporadically and in lower abundances over the whole study period, *Calanus helgolandicus* and *Clausocalanus* spp. are common neritic copepod species of the Bay of Biscay (Castellani and Edwards 2017), while *Isias clavipes* and *Cyclopinoides littoralis* mainly inhabit the innermost part of the Arcachon Bay (d'Elbée and Castel 1995). This mixing of neritic and euryhaline/eurythermal species, typical of transitional areas (the Eyrac site is located in the middle part of the Bay, where oceanic and fresh water masses come together; Bouchet 1968), has been shown to be particularly sensitive to short-term changes in environmental conditions such as a storm event (Sautour and Castel 1995; Vincent et al. 2002).

Clear seasonal variations in the community were observed from 2001 to 2014, allowing the identification of three groups of copepod species depending on the timing of their peaks in abundance: (*i*) a group of "spring-dominant" that encompasses *A. clausi*, *C. hamatus*, and *T. longicornis*, (*ii*) a group of "summer-dominant" that gathers together *E. acutifrons*, *T. stylifera*, and *Oncaea* spp. and (*iii*) *P. parvus* that shows a winter peak in abundance. While *E. acutifrons* was sampled all year round, *T. longicornis* was only briefly recorded during spring, around April.

3.4.2 Emergence of non-indigenous copepod species in the Arcachon Bay

Over the period 2001-2014, two non-indigenous species (NIS) of copepods - *Sapphirina* spp. and *Pseudodiaptomus marinus* - were reported for the first time in the Arcachon Bay. The genus *Sapphirina* spp. was observed only once in the Bay in May 2010. Described in the literature as an epipelagic warm-water species (Ayón et al. 2008; Castellani and Edwards 2017), *Sapphirina* spp. typically inhabits oceanic regions and its introduction in the Arcachon Bay may be related to natural importation by oceanic currents, a hypothesis compatible with both the species spatial distribution and its frequent occurrences in off-shore waters of the Bay of Biscay (see distribution map in Castellani and Edwards 2017, page 367). The demersal calanoid copepod *P. marinus*, reported since 2011 in the polyhaline waters of the Gironde estuary and in the southern bight of the North Sea along the French coasts (Brylinski et al. 2012), was recorded for the first time in the Arcachon Bay during summer 2014. This species, native to the northwestern Pacific Ocean, is observed worldwide in tropical and temperate fresh to hypersaline waters (Sabia et al. 2015; Deschutter et al. 2018), being also reported as introduced in Hawaii, along the western coast of North America, in the Adriatic Sea or the Iberian Peninsula (Deschutter et al. 2018 and references therein). Transoceanic introduction of this NIS into the French coast of the southeast of the Bay of Biscay may be related to anthropogenic activities through ballast water discharges from international shipping or shellfish farming, the latter being the most probable vector of introduction in the Arcachon Bay as already noticed in southern coastal embayments of California (Fleminger and Hendrix Kramer 1988).

3.4.3 Year-to-year changes in the zooplankton assemblage of the Arcachon Bay

Our results revealed that changes in zooplankton assemblages of the Arcachon Bay over the period 2001-2014 were strongly directly related to changes in the physico-chemical properties of the water column, while climate fluctuations undoubtedly influenced coastal waters through propagation of the climatic signal and cascading effects. As already observed for other coastal ecosystems of Western Europe, large-scale hydro-climatological processes such as the East Atlantic Pattern (EAP) and the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) strongly impacted climate conditions (e.g., Chaalali et al. 2013a; Goberville et al. 2014), which in turn influenced the inter-annual and seasonal variations of the environmental parameters that shape the biotope and modulate zooplankton abundances (Eloire et al. 2010; Reygondeau et al. 2015). Despite strong correlative evidence, the mechanisms behind these relationships remain unclear, however (Sundby et al. 2016).

Not all environmental/climate parameters were related to changes in zooplankton taxa or copepod and no single parameter emerged as the most prominent factor in modulating species' responses (Sundby et al. 2016). Although evidence exists that temperature may play a key role on plankton abundances at large scale (e.g., Beaugrand and Kirby 2018), our study suggested that changes in zooplankton abundances of the Arcachon Bay may have been caused by a combination of several factors, including changes in primary production, a result in line with what has been observed for other planktonic communities of the North Atlantic (Sundby et al. 2016; Capuzzo et al. 2018). In addition, not all zooplankton taxa - or copepod species - reacted to climate or environmental changes (Beaugrand et al. 2014; Goberville et al. 2014) and some species can be resilient to contemporary forcing, as depicted for *C. helgolandicus* at the Plymouth L4 site (Maud et al. 2015).

Year-to-year changes in *A. discaudata*, *E. acutifrons*, *P. brevicornis*, *O. similis*, and *O. nana*, and zooplankton groups such as Jellyfish, Siphonophorans, échinoderms, Doliolids, were strongly influenced by changes in the physico-chemical properties of coastal waters (i.e., salinity, oxygen, nutrients), while large-scale atmospheric and oceanic variations mainly controlled Cyphonaute larvae, *T. longicornis*, *T. stylifera*, *D. anglicus*, and *C. hamatus* abundances. Annelid, Gastropod, Bivalve larvae, and Appendicularians, and the two perennial neritic copepods *A. clausi* and *O. media* were more related to regional and local climate processes than changes in environmental conditions. Such differences in species responses may be supported by a large range of explanations including phenotypic plasticity, genetic diversity across taxa, genetic adaptation, changes in seasonal patterns and biological interactions, among others (e.g., Chivers et al. 2017). At small spatial extents, i.e., at the scale of a sampling station, such a variability of responses may be exacerbated by the local peculiarities of the area (e.g., hydrological features, morphology, …) - that predominate external factors such as climate - and the prominent role of species interactions in shaping species' abundances (Staniczenko et al. 2017).

3.4.4 Abrupt changes in the zooplankton assemblage of the Arcachon Bay: the mid-2000s event

We detected that strong and rapid changes occurred around the mid-2000s in the Arcachon Bay. Not only species abundances but also the zooplankton community structure showed noticeable modifications in the mid-2000s, with a shift towards species indicative of intermediate water masses (e.g., *A. discaudata*, *P. brevicornis;* Vincent et al. 2002) and larvae of well-developed benthic communities (Annelid and Cirriped larvae) to the detriment of outer neritic species or species from inner habitats, such as Amphipod and échinoderm larvae. This sudden change is not a one-off event, however, substantiating that this finding is neither attributable to sampling procedures nor to localised drivers (Elahi et al. 2015). In the Arcachon Bay, the mid-2000s bore witness of the emergence of a new pathology, the Brown Muscle Disease - firstly reported in 2005 by Dang et al. (2008) - that coincided with a decline of Asari clam stocks in the years that followed (de Montaudouin et al. 2016). A shift in the biogeochemical equilibrium of the lagoon, potentially triggered by increasing precipitation rates and river flows (Plus et al. 2015), paralleled a drastic (-30%) reduction in seagrass bed surface and an enhancement in phytoplankton and macroalgae production (+46% and +83%, respectively; Plus et al. 2015). In the Gironde estuary, temperature and salinity-induced changes may have impacted marine fish juvenile (Pasquaud et al. 2012) and subtidal benthic macrofauna (Bachelet and Leconte 2015) abundances in the mid-2000s. It is interesting to note that notable changes were also reported *circa* 2005 in other areas: in the English Channel for chlorophyll *a* (Lefebvre et al. 2011) and *Phaeocystis globosa* blooms (Gómez and Souissi 2008), for phytoplankton biomass in the Bay of Biscay (Somavilla et al. 2009), and for zooplankton (abundances or assemblages) in the Levantine Basin (Ouba et al. 2016), in the Mondego estuary (Marques et al. 2014), and in the Gulf of Maine (Morse et al. 2017).

We hypothesise here that this sudden change is likely to be associated with modifications in the hydrographic structure of marine ecosystems that occurred at large scale in the mid-2000s. Strong connections exist between the atmosphere and the ocean, and combined impacts of changes in the atmospheric circulation and surface temperature may strongly alter the thermohaline structure of water masses, especially in the superficial layers of the water column. In the Mediterranean Sea (Ouba et al. 2016), the North Atlantic (Somavilla et al. 2009, 2016) or the English Channel (Gómez and Souissi 2008), strong climate-induced modifications were observed *circa* 2005. An exceptionally cold winter episode (-4°C in Europe and -10°C in central Siberia; Petoukhov and Semenov 2010) - also marked by a pronounced precipitation deficit and intensification of wind speed (Somavilla et al. 2009, 2016) - took place in Eurasia in the mid-2000s and was associated to the upper-tropospheric circulation and the occurrence of blocking anomalies in the Eastern North Atlantic that create a dipole of temperature anomalies between Europe and Greenland (Somavilla et al. 2016); a phenomenon consistent with natural climate variability (Barnes et al. 2014), although possibly amplified by global warming (Somavilla et al. 2016). Similar to a shift from current to Last Glacial Maximum climate conditions (Petoukhov and Semenov 2010), this 1-month episode (Park et al. 2008) of strong buoyancy losses induced an

unprecedented deepening of the winter mixed layer depth (MLD) that caused extraordinary mixing events (Somavilla et al. 2011) at the origin of both an uplift in nutrients and the arrival of warm and salty upper water currents (as a result of a modification of the deep circulation, i.e., a northward propagation of the Eastern North Atlantic Central Water - ENACW; Somavilla et al. 2016, 2009). This physical evidence of large-scale hydrological changes in the mid-2000s coincided with the changes we detected at a local scale, in the Arcachon Bay.

It is now well-documented that coastal ecosystems of Western Europe have been significantly impacted by large-scale and regional hydro-climatic processes over the last decades (Goberville et al. 2010; Chaalali et al. 2013b; Tréguer et al. 2014; Brands et al. 2017). For example, Morse et al. (2017) proposed that the AMO and water stratification were the main drivers behind changes in the zooplankton community in the Gulf of Maine, while the EAP was found to be a relevant proxy to explain long-term environmental and biological changes in the Gironde estuary (Chaalali et al. 2013a). Biological variations in the Mondego estuary were clearly driven by modifications in precipitation patterns and drought-induced salinity increase, the monitoring period being not long enough, however, to investigate the influence of large-scale climate regimes (Marques et al. 2014). Nevertheless, the forcing mechanisms that control biological variability are still far from fully understood. Here, we suggested that the abrupt modification in the temporal variability of zooplankton in the Arcachon Bay coincided with alteration of large-scale air-sea interaction processes, changes in the hydrographic structure of the North Atlantic and propagation of the climate signal toward environmental conditions of the lagoon, from a period of low nutrients (except in 2001), high salinity values and intense winds, to a period of higher continental nutrient inputs - as also documented by Plus et al. (2015) - lower salinity values and of weakening (strengthening) of atmospheric (oceanic) circulation regimes. When investigating the large-scale hydro-climatological indices that may act on the Arcachon Bay, we noticed that the mid-2000s episode paralleled a transition phase of the East Atlantic Pattern (with a positive-negative seesaw; see figure 6 in Comas-Bru and Hernández 2018), known to be an important driver of the winter MLD in the Bay of Biscay (Somavilla et al. 2011).

3.4.5 Concluding remarks

Our results provided evidence that zooplankton of the Arcachon Bay - and more especially copepods - have experienced a sudden shift in species assemblages over the period 2001-2014, synchronously with, or subsequent to, the large-scale changes in the climate system that occurred in the mid-2000s. Changes in sea surface temperature, precipitation patterns and freshwater inputs, and atmospheric circulation regimes, that controlled the penetration of water masses in the lagoon - and their physico-chemical characteristics - induced a patent modification of species abundances and assemblages in the Arcachon Bay, including changes in species dominance such as shown by the increase in *Euterpina acutifrons* concomitant to the decrease of *Paracalanus parvus*. This corroborates the paradigm that zooplankton species are among the earliest and most sensitive indicators of water-mass changes and are therefore relevant early-warning signals of ecosystem modifications (e.g., Carpenter et al. 2011; Chiba et al. 2018; McQuatters-Gollop et al. 2019), and our results underline the relevance - at a local scale - of

zooplankton as Essential Ocean and Climate Variables (EOV and ECV)(Bax et al. 2018; Miloslavich et al. 2018; Lombard et al. 2019). Finally, researchers are often constrained by a paucity of observations to determine the extent of ecological modifications (Mollenhauer et al. 2018; Beaugrand et al. 2019) whereas comparative studies allow to better understand the mechanisms and processes behind natural- and human-induced changes (we assessed here the relevance of the mid-2000s episode from a literature review). Such a gap emphasises the urgent need for the development of integrated and coordinated observation programs, at local, regional and global scales (Batten et al. 2019; Lombard et al. 2019).

Acknowledgements

We thank the National Institute for the Science of the Universe (CNRS) and the colleagues associated to SOGIR-SOARC-SOMLIT – technicians, researchers, captains and crews – who have contributed to the collection of the zooplankton samples. This work was supported in part by ECOS/ ANUIES /ConacyT/SEP and in part by the regional research project INDICOP 2014-10464 (Région nord - Pas-de-Calais).

Supplementary Figures and Tables

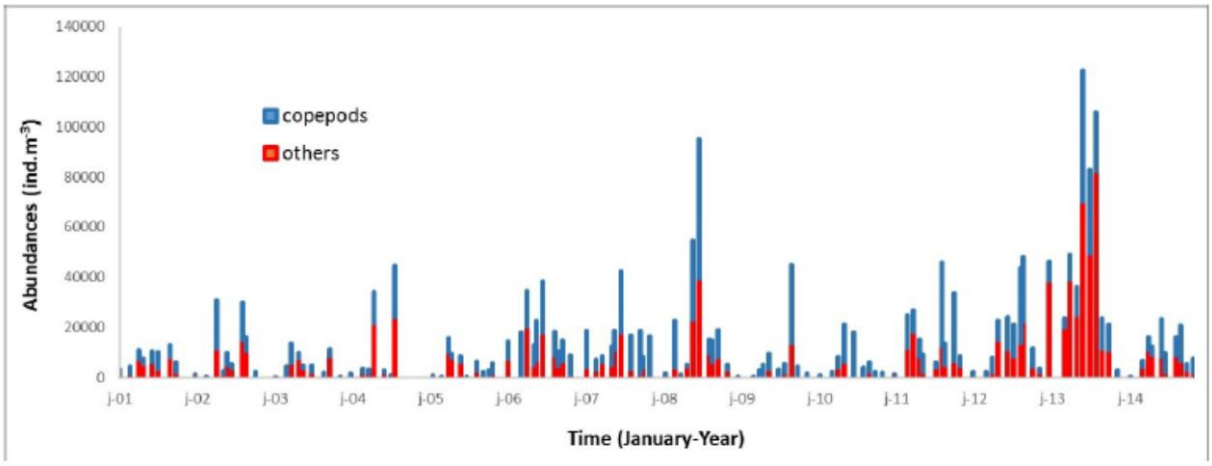


Figure S1. Monthly abundances (in ind.m^{-3}) of copepod species (in blue) and total zooplankton (minus copepods; in red) over the period 2001-2014 sampled in the median neritic water masses of the Arcachon Bay (2001-2014).

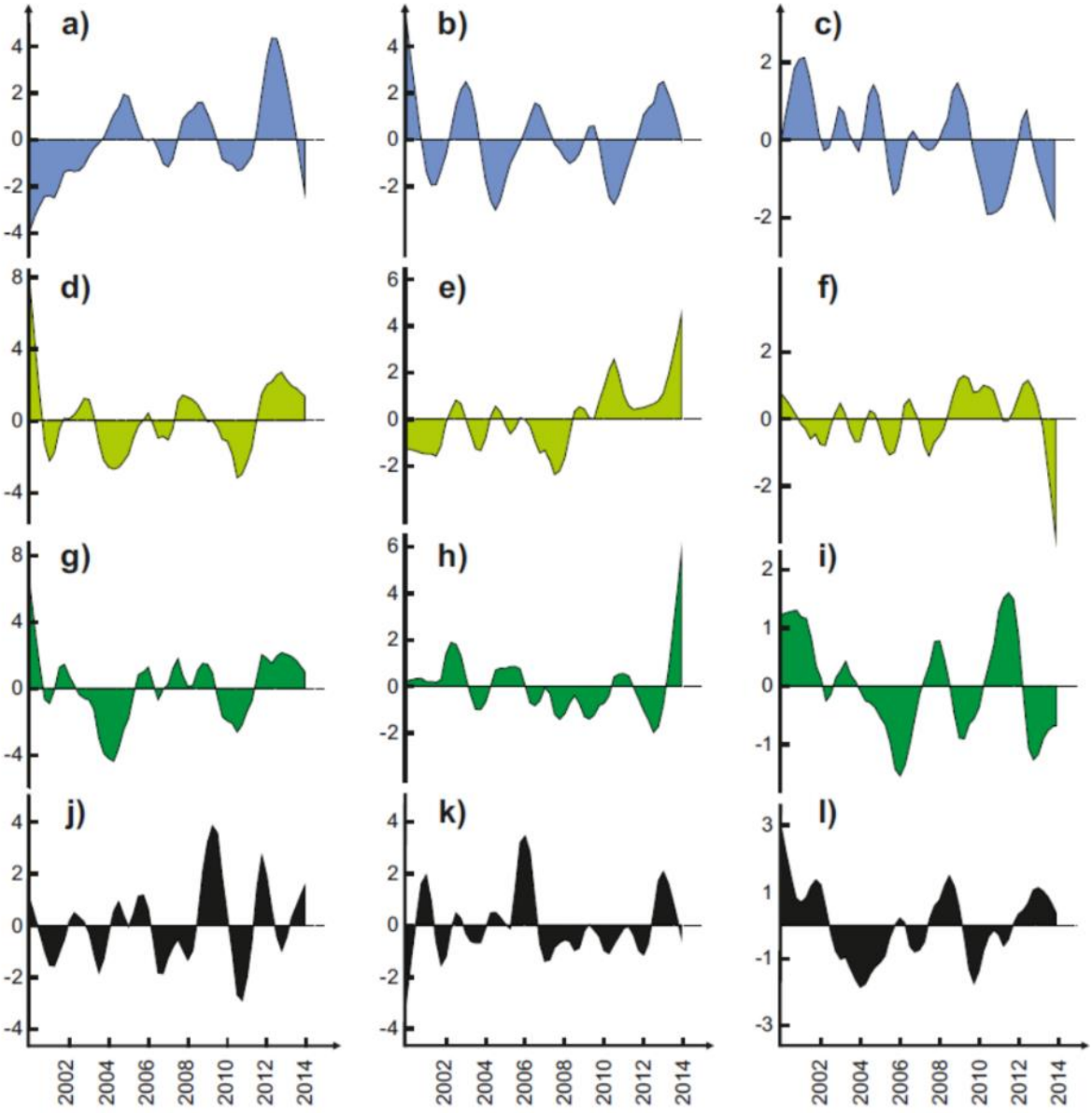


Figure S2. Year-to-year changes (2001-2014) in environmental parameters (in blue), local (in light green), regional (in dark green) and global (in black) climatic variables. (**a**) First, (**b**) second and (**c**) third principal components (PCs) calculated from a standardised PCA performed on environmental parameters. (**d**) First, (**e**) second and (**f**) third PCs calculated from a standardised PCA performed on local climate. (**g**) First, (**h**) second and (**i**) third PCs calculated from a standardised PCA performed on regional climate. (**j**) First, (**k**) second and (**l**) third PCs calculated from a standardised PCA performed on global climate. See Table S3 for the correlations between each variable and the PCs.

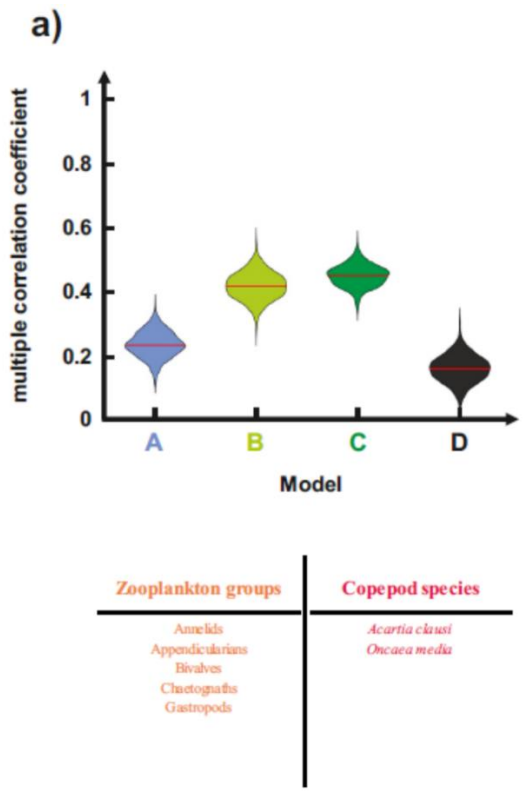


Figure S3. Violin plots displaying multiple correlation coefficient values between year-to-year changes in zooplankton taxa (zooplankton groups in orange and copepod species in red) and year-to-year changes in environmental and climate conditions. (**a**) Multiple correlation coefficients between the third principal component computed from a standardised PCA performed on biological data and year-to-year changes in (A in blue) environmental conditions, (B in light green) local climate, (C in dark green) regional climate and (D in black) global climate.

Table S1. Relative frequency (in %) of the zooplankton groups monitored at Eyrac-TES over the period 2001-2014. Groups in bold have been retained in the analyses (% > 0.2).

Zooplankton groups	Relative frequency (in %)
Jellyfish	**3.569**
Siphonophores	**2.237**
Ctenophores	0.153
Annelids	**5.162**
Cyphonautes	**0.619**
Phoronids	0.133
Gastropods	**15.185**
Bivalves	**10.428**
Cladocerans	**3.327**
Cirripeds (total)	**12.767**
Amphipodes	**0.301**
Mysida	0.053
Decapods (total)	**2.252**
Echinoderms	**0.543**
Appendicularians (total)	**40.191**
Doliolids	**0.586**
Ascidians	0.196
Chaetognaths	**2.296**

Table S2. Occurrence (in %), mean abundance (in ind.m-3), maximum abundance (in ind.m^{-3}) and relative frequency (in %) of the copepod species monitored at Eyrac-TES during the period 2001-2014. Species with a relative frequency above >0.2 have been retained in the analyses (in bold).

Copepod species	Occurrence (in %)	Mean abundance (in ind.m^{-3})	Maximum abundance (in ind.m^{-3})	Relative frequency (in %)
Acartia discaudata	54	312±818	6125	**3.854**
Acartia grani	5	14±80	638	0.168
Acartia clausi	43	220±520	3614	**2.712**
Calanus helgolandicus	9	8±44	344	0.103
Paracalanus parvus	96	1138±2135	14967	**14.055**
Clausocalanus spp.	19	10±29	163	0.124
Pseudocalanus elongatus	22	13±49	469	0.166
Pseudodiaptomus marinus	2	1±9	99	0.010
Parapontella brevicornis	69	158±296	1749	**1.956**
Temora longicornis	63	582±1945	15406	**7.187**
Temora stylifera	35	92±243	1672	**1.139**
Isias clavipes	18	55±243	1689	**0.674**
Centropages hamatus	39	37±104	1016	**0.454**
Centropages typicus	16	14±50	352	0.178
Oithona nana	84	758±1300	10048	**9.359**
Oithona similis	65	198±352	1873	**2.451**
Cyclopinoides littoralis	17	17±77	782	**0.216**
Oncaea venusta	8	3±19	189	0.041
Oncaea media	56	495±1522	11801	**6.115**
Euchirella rostrata	2	0±3	35	0.004
Ditrichocorycaeus anglicus	42	32±90	657	**0.401**
Euterpina acutifrons	99	3936±6970	40611	**48.613**
Saphirina sp	3	2±12	134	0.019

Table S3. Biological, environmental and climatic data and indices used in this study.

Data	Units	Location or spatial domain	Provided by	Available from
Species abundance	log10(abundance+1)	44.66°N | 1.16°W	SOARC/SOGIR	--
Sea surface temperature	°C	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Sea surface salinity	PSU	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Oxygen	$mL.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Nitrate	$\mu mol.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Nitrite	$\mu mol.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Phosphate	$\mu mol.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Silicate	$\mu mol.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Particulate organic carbon	$\mu g.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Suspended particulate matter	$\mu g.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Chlorophyll a	$\mu g.l^{-1}$	44.66°N | 1.16°W	SOMLIT	http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr
Mean precipitation	mm	44.63°N | 1.25°W	METEO-France	http://www.meteofrance.com
Air temperature	°C	44.63°N | 1.25°W	METEO-France	http://www.meteofrance.com
Maximum wind	$m.s^{-1}$	44.63°N | 1.25°W	METEO-France	http://www.meteofrance.com
Wind direction	$m.s^{-1}$	44.63°N | 1.25°W	METEO-France	http://www.meteofrance.com
Mean wind speed	$m.s^{-3}$	44.63°N | 1.25°W	METEO-France	http://www.meteofrance.com
Sea level pressure	hPa	44.63°N | 1.25°W	METEO-France	http://www.meteofrance.com
River discharge	$m^3.s^{-1}$	44.63°N | 1.25°W	HYDRO-Ministere Ecologie	http://www.hydro.eaufrance.fr
Mean precipitation	mm	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (1°x1°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Sea level pressure	hPa	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (2.5°x2.5°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Downward solar radiation flux	Wm^{-2}	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (2.5°x2.5°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Sea surface temperature	°C	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (1°x1°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Zonal wind	$m.s^{-1}$	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (2.5°x2.5°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Meridional wind	$m.s^{-1}$	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (2.5°x2.5°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Mean wind speed	$m.s^{-3}$	42°N to 50°N | -10°W to 2°E (2.5°x2.5°)	NCEP/NCAR	http://www.esrl.noaa.gov
Northern Hemisphere Temperature anomalies	°C	--	CDIAC	http://cdiac.ornl.gov
North Atlantic Oscillation	--	--	NOAA	http://www.cpc.ncep.noaa.gov
East Atlantic Pattern	--	--	NOAA	http://www.cpc.ncep.noaa.gov
Atlantic Multidecadal Oscillation	--	--	NOAA	http://www.cpc.ncep.noaa.gov
Arctic Oscillation	--	--	NOAA	http://www.cpc.ncep.noaa.gov

Table S4. Results from the standardised PCAs performed at a monthly scale on environmental parameters, local, regional and global climatic variables. For each PCA, the explained variance of the PCs and the associated normalised eigenvectors are included. The normalised eigenvectors show the correlation between each species and the PCs. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in blue and negatively in red).

	PCA on environmental variables		
	PC1	PC2	PC3
Environment	Exp. var. = 33.92%	Exp. var. = 28.88%	Exp. var. = 11.90%
SST	-0.257	-0.040	-0.885
SSS	-0.640	-0.707	-0.111
Oxygen	0.706	0.105	0.225
Nitrate+Nitrite	0.848	0.213	-0.277
Phosphate	-0.082	-0.542	-0.142
Silicate	0.941	-0.001	-0.230
POC	-0.337	0.787	-0.016
SPM	-0.574	0.640	0.107
Chl *a*	-0.152	0.847	-0.250

	PCA on local climate		
	PC1	PC2	PC3
Local climate	Exp. var. = 48.08%	Exp. var. = 24.87%	Exp. var. = 9.57%
Precipitation	0.913	0.051	-0.200
Air Temperature	0.177	0.768	-0.476
Maximum wind	0.676	-0.512	-0.214
Wind direction	0.191	0.808	0.459
Mean wind speed	0.819	-0.309	0.166
Sea level pressure	-0.785	-0.371	0.115
River discharge	0.849	-0.033	0.327

	PCA on regional climate		
	PC1	PC2	PC3
Regional climate	Exp. var. = 50.89%	Exp. var. = 20.45%	Exp. var. = 9.99%
Mean Precipitation	0.926	0.079	0.037
Sea level pressure	-0.806	-0.268	-0.037
Downward solar radiation flux	-0.828	0.041	0.238
Sea surface temperature	-0.079	0.783	-0.555
Zonal wind	0.755	-0.220	0.182
Meridional wind	0.633	0.563	0.344
Wind speed	0.628	-0.610	-0.424

	PCA on global climate		
	PC1	PC2	PC3
Global climate	Exp. var. = 39.84%	Exp. var. = 26.46%	Exp. var. = 21.20%
NHT anomalies	0.440	0.853	-0.050
EAP	0.520	0.316	0.742
AO	-0.720	0.584	-0.013
NAO	-0.804	0.320	-0.068
AMO	0.602	0.229	-0.709

Table S5. Results from multiple linear regressions and partial linear correlations between year-to-year changes in zooplankton (zooplankton groups and copepod species) and year-to-year changes in environmental conditions (A in blue), local climate (B in light green), regional climate (C in dark green) and global climate (D in black). Results are median values obtained from 999 permutations using 70% of the time series (see Methods). PC: principal component, R: coefficients of multiple correlation, df: degrees of freedom, r: values of correlations, p: probabilities.

		Multi-regressions			Partial correlations					
		PC1 & PC2 & PC3			PC1		PC2		PC3	
		R	*p*	*df*	*r*	*p*	*r*	*p*	*r*	*p*
Model A (Environment)	**PC1 Biology**	0.874	<0.001	114	-0.798	<0.001	0.460	0.202	-0.733	<0.001
	PC2 Biology	0.517	<0.001	114	-0.296	0.001	-0.449	<0.001	0.072	0.434
	PC3 Biology	0.227	0.109	114	-0.120	0.201	-0.161	0.083	-0.097	0.301
Model B (Local climate)	**PC1 Biology**	0.579	<0.001	114	-0.247	0.008	-0.508	<0.001	0.274	0.003
	PC2 Biology	0.704	<0.001	114	0.674	<0.001	-0.268	0.004	-0.227	0.014
	PC3 Biology	0.416	<0.001	114	0.163	0.080	-0.215	0.021	0.339	<0.001
Model C (Regional climate)	**PC1 Biology**	0.494	<0.001	114	-0.207	0.026	0.333	<0.001	-0.358	<0.001
	PC2 Biology	0.733	<0.001	114	0.721	<0.001	-0.215	0.021	-0.106	0.257
	PC3 Biology	0.447	<0.001	114	-0.067	0.472	0.176	0.059	0.414	<0.001
Model D (Global Climate)	**PC1 Biology**	0.432	<0.001	114	0.181	0.052	0.083	0.375	-0.394	<0.001
	PC2 Biology	0.747	<0.001	114	0.480	<0.001	0.236	0.011	0.687	<0.001
	PC3 Biology	0.154	0.430	114	0.003	0.715	-0.138	0.140	-0.007	0.754

4 Evolution de la biodiversité des copépodes des systèmes littoraux (Europe occidentale)

Dans le contexte de changements globaux et de leurs conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers, la question de l'évolution de la biodiversité est posée : modifications en termes de la composition des communautés, de leurs évolutions à l'échelle pluri-décennale et des facteurs influençant ces modifications.

Les communautés zooplanctoniques des systèmes côtiers sont des bons indicateurs des modifications induites par le climat, les activités anthropiques, les caractéristiques locales/régionales.

Une partie des travaux s'est focalisée sur 2 zones littorales proches situées dans le Golfe de Gascogne, bénéficiant de suivis récurrents sur le long terme (Bassin d'Arcachon et estuaire de la Gironde, période commune de suivi : 1998-2014). Ceci a permis d'étudier les différences de réponses de ces sites (environnement et biocénoses associées) aux caractéristiques locales différentes (ex. : hydrodynamique, temps de résidence des masses d'eau) mais soumis à un « même » forçage climatique régional.

Dans cette approche nous nous sommes intéressés aux indices de diversité dans une perspective d'aborder des indicateurs synthétiques de modifications de biodiversité. Nous avons testé l'efficacité des indices de biodiversité α et β-à mettre en évidence les changements de diversité des communautés de copépodes en réponse aux changements environnementaux.

L'étude de la variabilité de ces indices associée à une approche multivariée, nous a permis de détecter des modifications, synchrones aux 2 écosystèmes, des abondances et de la biodiversité α-au milieu des années 2000 avec des particularités propres aux 2 écosystèmes.

Ce travail a fait l'objet d'une publication parue dans « Estuarine, Coastal and Shelf Science »

Estuarine, Coastal and Shelf Science 227 (2019) 106304

Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecss

Local changes in copepod composition and diversity in two coastal systems of Western Europe

Julien Richirt[a,b,*,1], Eric Goberville[c,**,1], Vania Ruiz-Gonzalez[a], Benoît Sautour[a]

[a] Université de Bordeaux, UMR CNRS 5805, EPOC Environnements et Paléo-environnements Océaniques et Continentaux, Rue Geoffroy Saint Hilaire, 33600, Pessac, France

[b] Université d'Angers, LPG-BIAF, UMR CNRS 6112, 49045, Angers Cedex, France

[c] Unité Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), Muséum National D'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, Université des Antilles, CNRS, IRD, CP53, 61, Rue Buffon, 75005, Paris, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Copepod communities
Long-term changes
Diversity indices
Coastal systems
Multivariate analysis

ABSTRACT

While long-term monitoring is essential to improve our knowledge of marine ecosystems health, it remains challenging to summarise complex ecological data in order to characterise and understand biodiversity trends. To compile monitoring data across large numbers of species, scientists and policymakers mainly rely on diversity and species richness indices. This task may prove complicated however, as many indices exist and no individual metric undoubtedly emerges as the best overall. Here, using data from zooplankton surveys from 1998 to 2014, we examined year-to-year changes in copepod communities in two littoral ecosystems of Western Europe - the Arcachon Bay and the Gironde estuary - that share similar climate, but with different local ecological processes, especially hydrological conditions. We tested the ability of commonly used α and β-diversity metrics, such as species richness, Pielou's evenness or Jaccard's index, to mirror year-to-year changes in species abundances and we detected a synchronous change in both copepod abundances and α-diversity that took place *circa* 2005 in the two sites. In response to changes in environmental conditions such as nutrients, salinity, river discharge or particulate matter, two opposite biodiversity trends were observed, with a decrease in copepod diversity in the Arcachon Bay but an increase in the downstream part of the Gironde estuary. Although diversity metrics allowed us to well detect trends, the use of multivariate approaches such as principal component analysis provided important information on how and why diversity fluctuates. Our study provides evidence that long-term monitoring programmes must be encouraged for optimising management and conservation actions such as the Marine Strategy Framework Directive and that more local comparative studies need to be initiated for better characterising diversity trajectories at very fine scales at which ecologists often work.

1. Introduction

Coastal marine systems, which are among the most ecologically and economically important ecosystems on the planet (Harley et al., 2006), are known to be highly sensitive to climate fluctuations and direct anthropogenic pressures (Harley et al., 2006; Goberville et al., 2011). The impact of these forcing is not restricted to a particular biological component but extends to all ecological units, affecting marine biodiversity from phytoplankton to top predators (Frederiksen et al., 2006; Chaalali et al., 2013a), leading to alterations in the structure and functioning of coastal systems (Chevillot et al., 2018), with possible ramifications for the terrestrial realm (Luczak et al., 2013). For example, three decades of observation have revealed synchronous climate, environmental and biological community shifts in the San Francisco Bay (Cloern et al., 2010). In the Gironde estuary, large (e.g. the Atlantic Multidecadal Oscillation) and regional (e.g. annual sea surface temperature and winds) climate-driven processes have induced concomitant changes in hydrological and biological conditions, including abrupt modifications in the composition and structure of pelagic communities (Chaalali et al., 2013a; Chevillot et al., 2016). Concurrently, habitat loss, overexploitation and pollution are major human threats that affect coastal diversity (Duffy et al., 2013; Elahi et al., 2015).

* Corresponding author. Université de Bordeaux, UMR CNRS 5805, EPOC Environnements et Paléo-environnements Océaniques et Continentaux, Rue Geoffroy Saint Hilaire, 33600, Pessac, France.

** Corresponding author.

E-mail addresses: richirt.julien@gmail.com (J. Richirt), eric.goberville@upmc.fr (E. Goberville).

[1] Both authors contributed equally.

https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106304
Received 6 September 2018; Received in revised form 23 July 2019; Accepted 25 July 2019
Available online 26 July 2019
0272-7714/ © 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Global alteration of coastal ecosystems in recent decades has led policymakers to encourage monitoring programs worldwide and estimating biodiversity appears as the most relevant way to measure the status of ecological conditions (Duffy et al., 2013; Elahi et al., 2015). Long-term observations are essential to disentangle natural variations from unusual or extreme events (Lovett et al., 2007), to better capture the inherent variability and stochasticity associated to surveys and ecosystems (Kujala et al., 2013; Beaugrand and Kirby, 2016) and to identify the main forcing that can affect ecosystems (Goberville et al., 2010). To compile monitoring data across large numbers of species and ecosystems, scientists and policymakers often rely on diversity indices (Pereira et al., 2013), easy-to-implement measures of biodiversity for which the effort in calculation and computation is much less cumbersome than multivariate approaches. These indices are also known to be appropriate tools for a rapid and efficient communication between the scientific community, government agencies, funding institutions and the general public (*e.g.* Lovett et al., 2007). However, many metrics exist and none emerges as the best overall (Bandeira et al., 2013) nor combines all different facets of diversity (Salas et al., 2006; Rombouts et al., 2013). Using a range of complementary indices enables to better evaluate both the strengths and weaknesses of the different metrics in detecting changes over time (Rombouts et al., 2013; Loiseau and Gaertner, 2015) or in assessing ecosystem status, when combined with relevant indicator species (Lindenmayer et al., 2015).

Copepods are ubiquitous and play pivotal roles in the functioning of marine systems and in biogeochemical cycles (*e.g.* Richardson, 2008) even in low-diversity ecosystems (Horváth et al., 2014). Major consumers of primary production, detrital organic matter or bacterial production according to environmental conditions, copepods are an intermediate link within the pelagic food web and provide the main pathway for energy from lower to higher trophic levels (*e.g.* fish, marine mammals; Richardson, 2008). By acting on the mean residence time of particulate organic matter in surface waters and on the sinking flux of particulate organic carbon, they significantly contribute to the biological carbon pump (Beaugrand et al., 2010). Highly sensitive to changes in environmental conditions, copepods also rapidly integrate environmental signals over generation time and transfer potential changes to the next generation (Goberville et al., 2014).

Changes in copepod abundances, diversity and community structure can have rapid and major consequences on higher trophic level species. For example, previous studies have paralleled changes in the abundance of *Calanus finmarchicus* or *Pseudocalanus* spp and alterations in commercially exploited fish stocks such as Atlantic cod *Gadus morhua*, Atlantic salmon *Salmo salar* and Atlantic herring *Clupea harengus* (Cushing, 1984; Beaugrand and Reid, 2012; Johnson et al., 2014). Biogeographical shifts in calanoid copepods in the northeast Atlantic have been related to changes in water masses and atmospheric forcing (Beaugrand, 2012). In a Mediterranean coastal bay, taxonomic diversity indices (*e.g.* Simpson's index, Pielou's evenness) have been computed from zooplankton species to determine the effects of anthropogenic impacts (Bandeira et al., 2013; Serranito et al., 2016). This list, far from being exhaustive, sheds light on copepods as ideal candidates for tracking ecosystem changes (Richardson, 2008).

Here, by using data from zooplankton surveys from 1998 to 2014, we examine year-to-year changes in copepod communities (species abundances and taxonomic diversity) in two nearby littoral areas of Western Europe (*i.e.* the Arcachon Bay and the Gironde estuary) that share similar climate conditions but contrasting physical, chemical and hydrological environments. The following questions are addressed: Do copepod communities differ between the two sites and change over time? Are trends in taxonomic diversity apparent and linked to environmental changes? To study changes in species abundances and diversity that took place in the Arcachon Bay and the Gironde estuary over the last two decades, we combine a principal component analyses based-approach and commonly used taxonomic diversity indices that account for the number of species (*e.g.* species richness), the evenness of abundance distribution among species (*e.g.* Pielou index) and the variability in communities among years (*e.g.* Jaccard index). We then investigate divergences between these two adjacent sites and explore the possible mechanisms that explain diversity trends and species responses to environmental changes.

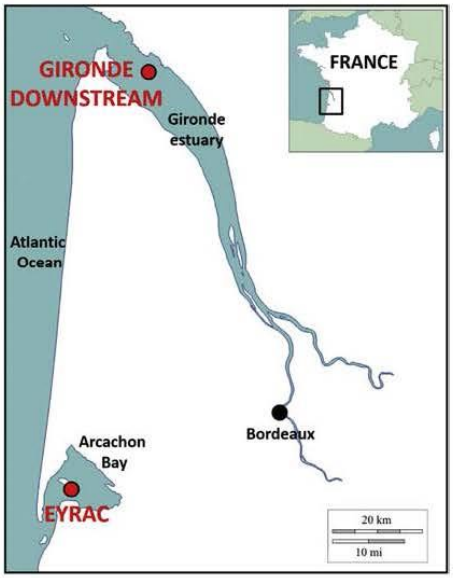


Fig. 1. Map of the Gironde Estuary and Arcachon Bay showing the two studied sites: the Eyrac site and the Gironde downstream site.

2. Materials and methods

2.1. Sampling sites

We selected two coastal systems located in the southeast of the Bay of Biscay along the French coast (Fig. 1) to examine year-to-year changes in copepod abundances and diversity.

The Eyrac site (44°40′N, 1°10′W; Fig. 1) is situated in the median neritic waters (salinity: 26.8–33.2; Vincent et al., 2002) of the Arcachon Bay, a temperate mesotidal ecosystem highly influenced by tides and winds (Plus et al., 2009). The Arcachon Bay is open to the Bay of Biscay through two narrow channels (4–5 m depth) separated by several sandbanks. This distinctive narrow entrance has important effects on the water mass exchange between the Bay and the Atlantic Ocean: the tidal prism is equal to 384 million of cubic meters, 64% of the lagoon total volume being flushed in and out at each tidal cycle (Plus et al., 2009). Neritic water masses within the Bay are influenced mainly by freshwater inputs from the Leyre river (20 $m^3 s^{-1}$). The Arcachon Bay is therefore quite confined and water residence time is approximately 20 days (Plus et al., 2009). The zooplankton community is described as diverse (Sautour and Castel, 1993), with eurytopic continental and neritic, and autochthonous species, associated to polyhaline water masses (due to low freshwater inputs, typical estuarine species are confined to the inner eastern part of the Bay; Vincent et al., 2002).

The Gironde downstream site (45°31′N, 0°57′W; Fig. 1) is representative of the polyhaline zone of the Gironde estuary (salinity > 30; Chaalali et al., 2013b), which is one of the most turbid and largest macrotidal estuary of Europe. Its large mouth allows important exchanges with the Bay of Biscay (tidal prism: 1.1 to 2.0 billion cubic metres; Jouanneau and Latouche, 1981) and no autochthonous zooplankton species can develop in polyhaline water masses (excepting

meroplankton organisms whose adults inhabit the estuary). Important freshwater inputs from the Garonne and Dordogne rivers (647 $m^3 s^{-1}$ and 342 $m^3 s^{-1}$, respectively) act on the growth of estuarine species in oligo- and mesohaline water masses. In this naturally stressed environment (Dauvin et al., 2009), an increasing gradient of zooplankton diversity is observed from the upstream to the downstream areas (Sautour and Castel, 1995; Chaalali et al., 2013a).

2.2. Biological datasets

Species samples were collected at the two fixed sampling sites (Fig. 1), from 1998 to 2014 by the SOGIR survey ('Service d'Observation de la GIRonde') at the Gironde downstream site (average depth at high tide = 8.2 m) and from 2001 to 2014 by the SOARC survey ('Service d'Observation du bassin d'ARCachon') at the Eyrac site (average depth at high tide = 8 m). A standardised protocol has been established before conducting the surveys, so that sampling is carried out at a monthly scale in both sites, at high tide and in the top first 2 m below the surface using horizontal tow and a standard 200 μm WP2 net (Fraser, 1968). The volume of water filtered through the net was recorded with a Hydrobios digital flowmeter and samples were fixed in 5% seawater/buffered formalin.

In the laboratory, samples were sorted and copepods were counted and identified to the species level as far as possible. Identification was carried out with a stereomicroscope Zeiss Axiovert (200 and 400) and following Rose (1933), the World Register of Marine Species database (WoRMS; www.marinespecies.org) and the taxonomic classification provided by Razouls et al. (2005–2018).

Because rare species may reflect stochastic sampling effects (Poos and Jackson, 2012) and decrease the signal-to-noise ratio (Borcard et al., 2011) only species with a presence > 5% over the period 1998–2014 were retained (Table S1). This procedure, similar to the approach applied in Ibanez and Dauvin (1998), allowed the selection of 17 species in each site, with 13 species being common to both ecosystems (Table 1 and Table S1). For each site, copepod abundances were averaged per year to remove the effect of seasonality prior to further analysis.

Table 1
Results from the standardised PCAs performed on copepod abundances. The first two eigenvectors (for Eyrac) and the first three eigenvectors (for Gironde downstream) are included and show the contribution of each species to the principal components. Values in bold were superior to |5.88|.

Species	Eyrac		Gironde downstream		
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC3
Acartia bifilosa	–	–	5.22	−3.81	**13.15**
Acartia clausi	4.85	−2.87	**−7.25**	0.68	−0.11
Acartia discaudata	−0.04	**26.49**	−0.03	1.7	**20.96**
Acartia tonsa	–	–	−1.55	**−12.56**	2.91
Calanus helgolandicus	0.94	**−13.07**	**11.49**	−0.08	0.27
Centropages hamatus	5.76	−4.15	**−9.37**	**9.31**	0.75
Centropages typicus	3.12	**6.66**	4.58	**13.42**	−0.32
Clausocalanus sp	**8.27**	1.81	–	–	–
Cyclopinoïdes littoralis	**7.66**	−4.52	–	–	–
Ditrichocorycaeus anglicus	**8.27**	2.03	0.19	0	**−20.76**
Eurytemora affinis	–	–	**8.11**	−0.66	**10.36**
Euterpina acutifrons	**−7.47**	0.1	−0.85	**14.25**	**8.59**
Isias clavipes	**9.07**	−0.13	–	–	–
Oithona sp	**−9.42**	0.46	1.42	**16.15**	−0.1
Oncaea sp	−2.09	**−18.01**	**16**	0.51	0.01
Paracalanus parvus	**8.59**	−0.21	−0.92	**9.82**	4.46
Parapontella brevicornis	4.32	**14.4**	–	–	–
Pseudocalanus elongatus	**7.62**	2.04	**−9.31**	−0.68	**7.62**
Pseudodiaptomus marinus	–	–	**8.82**	**8.93**	−3.51
Temora longicornis	5.55	1.12	−2.17	**7.29**	0.6
Temora stylifera	**6.96**	1.92	**−12.73**	0.14	−5.51

2.3. Environmental parameters

Changes in physico-chemical properties of coastal waters at the Eyrac and the Gironde downstream sites were estimated using data from the 'Service d'Observation en Milieu LITtoral' (SOMLIT; somlit.epoc.u-bordeaux1.fr) collected on a bi-monthly basis at sub-surface and high tide (see Goberville et al., 2010 for further details). Here, we focused on seven parameters: temperature, salinity, oxygen, total nitrogen (TN) concentration (computed by summing nitrate, nitrite and ammonium concentrations), particulate organic carbon (POC), suspended particulate matter (SPM) and chlorophyll *a*. Note that species samples (from the SOGIR and SOARC surveys) and environmental parameters (from the SOMLIT programme) were sampled simultaneously. In addition, we included data on mean river discharges recorded (*i*) near the Leyre River mouth for the Eyrac site and (*ii*) in the downstream part of the Gironde estuary (http://www.hydro.eaufrance.fr/, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable).

2.4. Analysis 1: year-to-year changes in coastal copepod abundances (see Fig. S1)

Since species abundance data exhibited skewed distributions, data were transformed using the log10 (x + 1) function (Fig. S2; Jolliffe, 2002). A simple moving average of order-1 was applied to reduce the noise inherent to these data; we therefore highlighted long-term variability while minimising the influence of short-term fluctuations (Legendre and Legendre, 2012).

To characterise year-to-year changes in coastal copepod abundances, standardised Principal Component Analyses (PCAs) were performed separately on correlation matrices during the period 2001–2014 for the Eyrac site and 1998–2014 for the Gironde downstream site. For each PCA, we then applied a broken-stick model (Frontier, 1976) to assess the number of principal components (PCs) to retain for interpretation, *i.e.* the number of PCs with eigenvalues exceeding the expected value generated by a random distribution (King and Jackson, 1999; Legendre and Legendre, 2012). The first two PCs for the Eyrac site and the first three PCs for the Gironde downstream site were thus examined (Fig. 2).

A possible influence of the moving average process was tested by applying a Procrustes procedure (with 999 permutations; Legendre and Legendre, 2012): by comparing two matrices that describe the same entity (here copepod abundances), the Procrustes test statistically evaluate whether the two multivariate datasets (*i.e.* before and after application of the moving average procedure) can be interchanged in the analysis (Peres-Neto and Jackson, 2001; Legendre and Legendre, 2012). Because of dependency on meteorological conditions during sampling (*e.g.* intense winds), the number of samples per year may vary over time (Fig. S3), potentially leading to bias in the temporal comparison of annual abundances (Beaugrand and Edwards, 2001). To examine how sampling effort may influence the characterisation of changes in coastal copepods, we considered a decreasing number of months to calculate annual means (from 10 months - *i.e.* the maximum of samples available for the more well-documented years; Fig. S3 - to 6 months, following a bootstrap procedure with 999 permutations; Davison and Hinkley, 1997) and we re-performed standardised PCAs on each re-computed dataset. We then calculated Spearman correlation coefficients between the first two (for the Eyrac site) and three PCs (for the Gironde downstream site) (Table S2).

Results from these two sensitivity analyses confirmed that our conclusions were neither highly affected by sampling effort (all years were therefore retained for analysis) nor the moving average procedure (Procrustes correlation = 0.821, $p \leq 0.001$ for the Eyrac site; Procrustes correlation = 0.808, $p \leq 0.001$ for the Gironde downstream site).

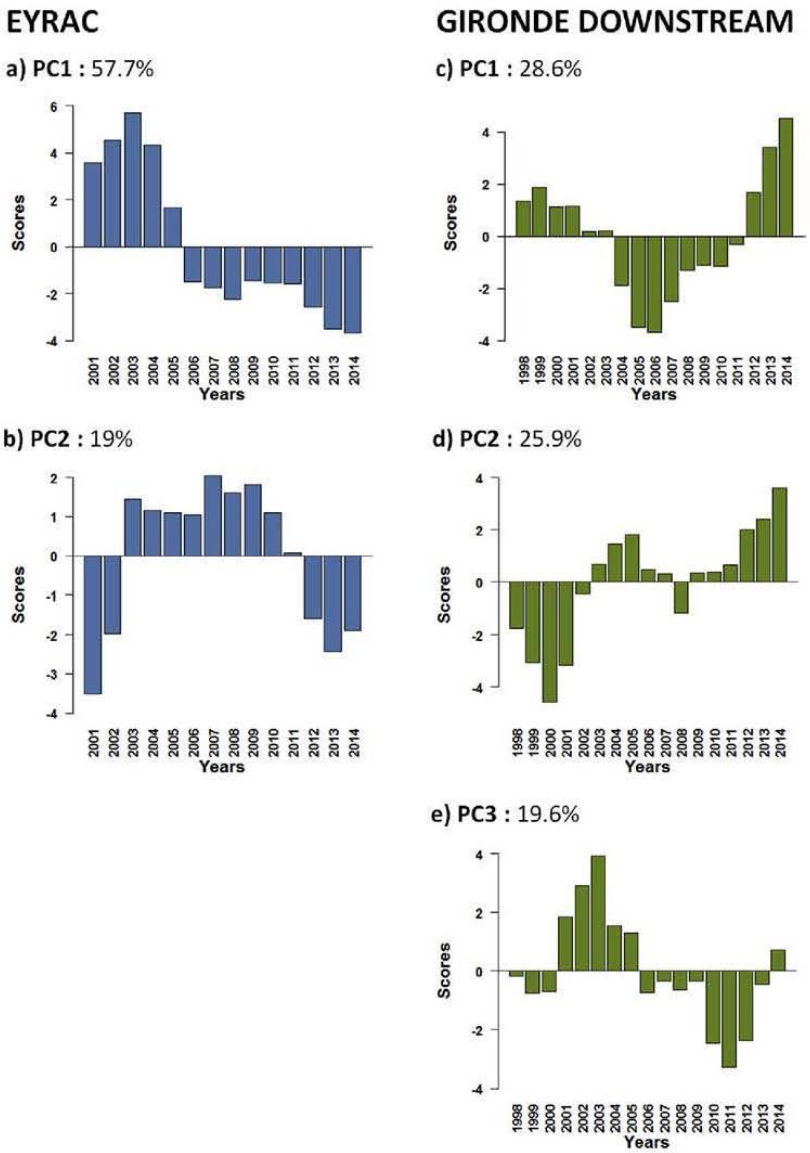


Fig. 2. Year-to-year changes in pelagic copepod abundances in the two coastal systems calculated from a standardised principal component analysis (PCA). (a-b) First two principal components (PCs) calculated from the standardised PCA performed on copepod abundances in Eyrac. (c-e) First three principal components (PCs) computed from the standardised PCA applied on copepod abundances in the Gironde downstream site.

2.5. Analysis 2: year-to-year changes in taxonomic diversity of coastal copepods (see Fig. S1)

Changes in alpha (α; Whittaker, 1972) and beta (ß; Anderson et al., 2006) diversity of coastal copepods were assessed by using 13 easily interpretable diversity indices - among the most commonly used in the literature - and known to be pertinent to a wide range of biological compartments and ecosystems (Lamb et al., 2009; Bandeira et al., 2013; Magurran, 2013). Because β-diversity indices allow to take into account the identities of all species, they are regarded as complementary to α-diversity metrics which ignore species identity (*e.g.* species richness; Baselga and Orme, 2012).

To compute α-diversity, 4 indices (*i.e.* species richness, Odum, Margalef and Menhinick indices) were used as measures of the number of species in a community, 2 indices (reciprocal Berger-Parker and Pielou's evenness indices) as a measure of the evenness (*i.e.* indices of the community structure; Peet, 1974; Legendre and Legendre, 2012; Bandeira et al., 2013) and 3 heterogeneous indices (reciprocal of unbiased Simpson, McIntosh and corrected Shannon-Wiener indices; Heip et al., 1998; Chao and Shen, 2003) that combined the number of species and evenness (Mérigot et al., 2007). Beta diversity, *i.e.* the variability in species assemblages among years in a given area (Anderson et al., 2006), was calculated using the Jaccard's dissimilarity index and the partitioning approach (Baselga and Orme, 2012) to evaluate the nestedness (*i.e.* changes in assemblages' composition caused by the gain/loss of species between t and t+1) and turnover components (*i.e.*

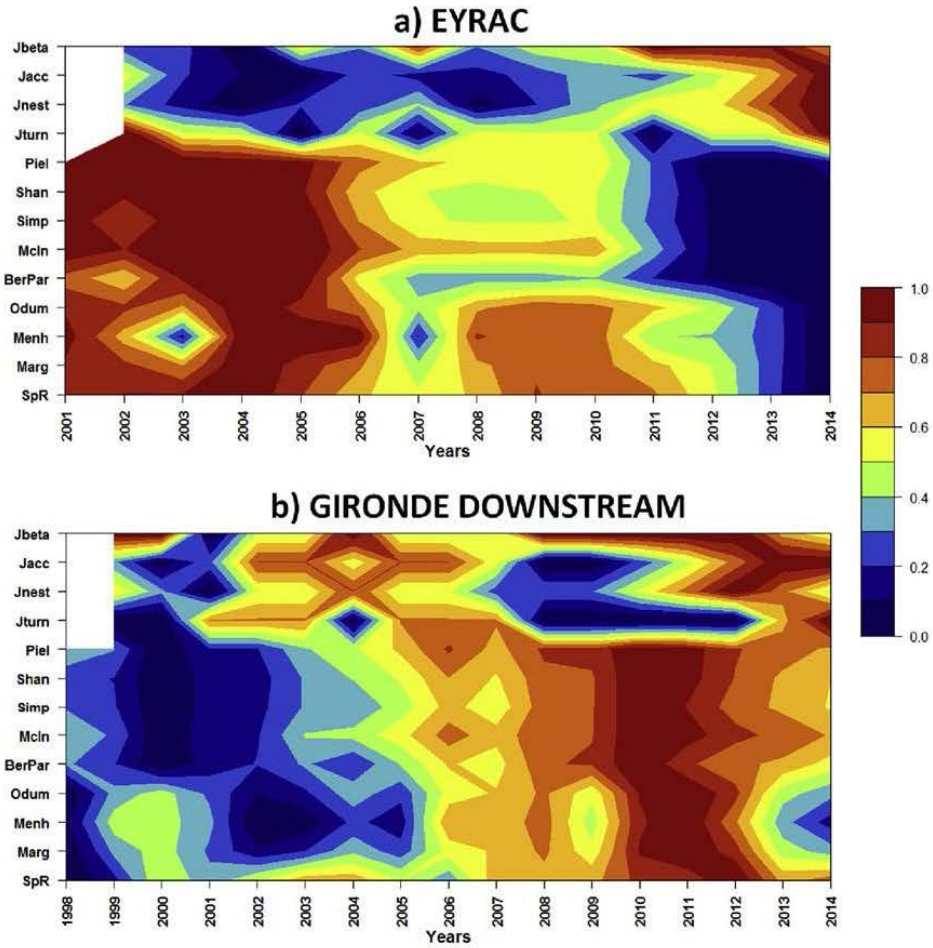


Fig. 3. Diversity indices calculated for pelagic copepod species in (a) Eyrac (2001–2014) and (b) Gironde downstream (1998–2014). SpR: Species Richness, Marg: Margalef indice, Menh: Menhinick indice, Odum: Odum indice, BerPer: Berger-Parker indice, McIn: McIntosh indice, Simp: Simpson indice, Shan: Shannon indice, Piel: Pielou's eveness derived from Shannon indice, Jturn: turnover component of Jaccard indice, Jnest: nestedness component of Jaccard indice, Jacc: Jaccard indice, Jbeta: beta ratio. For visual comparison indices were normalised between 0 and 1. White areas correspond to missing values.

changes in assemblages' composition caused by species replacement processes between t and t+1). The β-ratio estimated the contribution of each component (*i.e.* species replacement *vs.* nestedness; Baselga and Orme, 2012).

Diversity indices were calculated for each site, at an annual scale and on non-logged abundances. For visual comparison, taxonomic diversity indices were normalised between 0 and 1 (Fig. 3). The major changes in diversity (Fig. 4) were then extracted by performing the same methodology than that applied on copepod abundances (see '*Analysis 1: Year-to-year changes in coastal copepod abundances*').

2.6. Analysis 3: relationships between changes in copepod abundances, taxonomic diversity and environmental conditions (see Fig. S1)

Relationships between changes in copepod abundances and in taxonomic diversity were investigated using a bi-plot approach which displays associations graphically (Fig. 5; Goberville et al., 2014). For each site, the PCs retained from the PCAs performed on species abundances were represented in a plane to display similarities/dissimilarities among years. For each year of the period 2001–2014 (Eyrac site, Fig. 5a) and 1998–2014 (Gironde downstream site, Fig. 5b–c), the value of changes in taxonomic diversity (*i.e.* results from the PCA performed on indices) was assigned and represented by a colour scale; the blue (red) gradient corresponds to high negative (positive) values. By characterising each year by reference to changes in copepod diversity, this representation showed time series of responses of each site, *i.e.* changes in copepod communities over the time period.

To characterise the main year-to-year changes that took place in physical, chemical and hydrological conditions at each site, we followed the same procedure than that applied to identify changes in copepod abundances and diversity (see 2.4 and 2.5): (1) a one-year moving average on annual means, (2) a Procrustes test and (3) a PCA performed on logged data. Pearson correlation analyses (Table 3) were then performed between the first PCs obtained from Analysis 1 and 2 and the first two PCs calculated from the PCA applied on environmental parameters at each site. Following the procedure recommended by Pyper and Peterman (1998), probabilities were computed and corrected to account for temporal autocorrelation: Box and Jenkins (1976) autocorrelation function modified by Chatfield was calculated and applied to adjust the degree of freedom using Chelton (1984) formula.

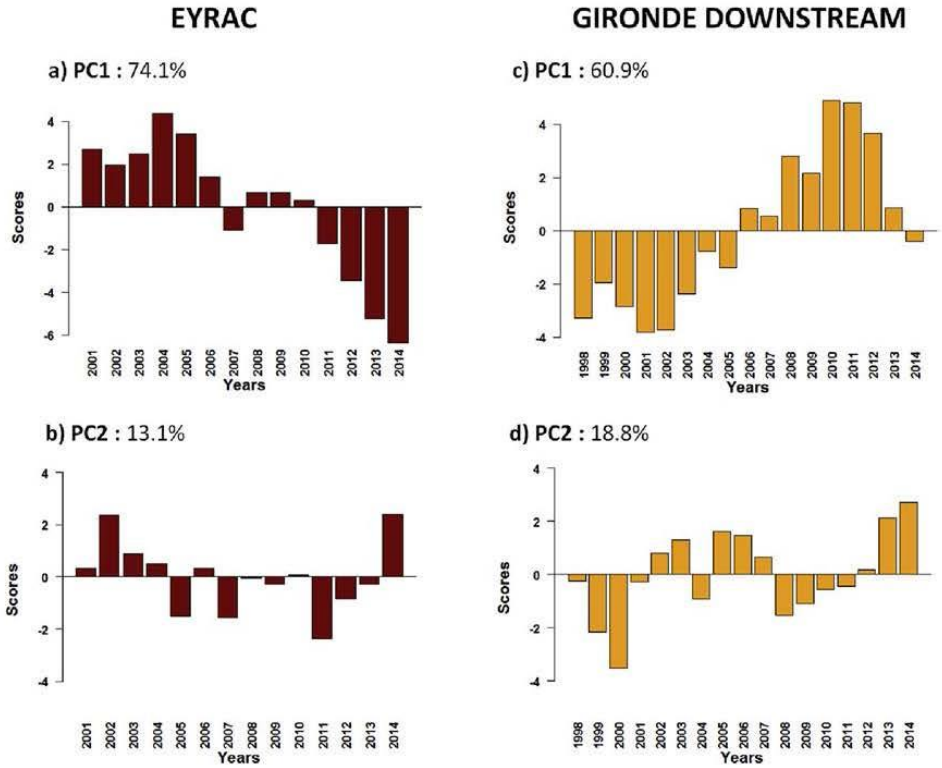


Fig. 4. Year-to-year changes in coastal copepod taxonomic diversity in the two coastal systems. (**a**) First and (**b**) second principal components (PCs) calculated from the standardised PCA performed on diversity indices in Eyrac. (**c**) First and (**d**) second principal components (PCs) calculated from the standardised PCA performed on diversity indices in the Gironde downstream site.

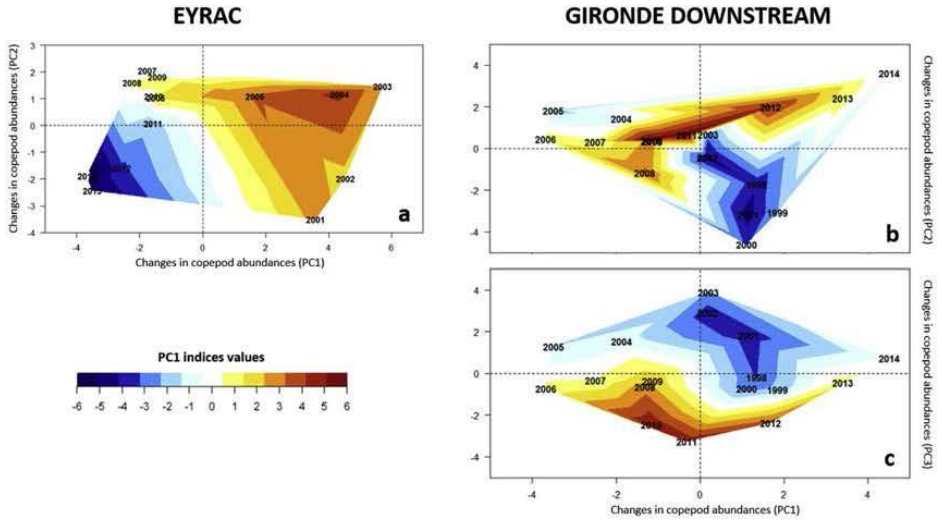


Fig. 5. Relationships between changes in coastal copepod diversity and changes in coastal copepod abundances for the Eyrac site (left panel) and the Gironde downstream site (right panels) (a) Relationships between changes in diversity (first PC of the PCA performed on taxonomic diversity indices) and the first two PCs of the PCA performed on coastal copepod abundances at the Eyrac site. (b–c) Relationships between changes in diversity and the first and (b) second or (c) third PC from the PCA performed on coastal copepod abundances at the Gironde downstream site. The values of changes in measures of diversity were interpolated and represented by the colour scale (see Analysis 3). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

Table 2
Results from the standardised PCAs performed on taxonomic diversity for each site. The first two eigenvectors show the contribution of each index to the principal components. Values in bold were superior to |7.69|.

Indices	Eyrac		Gironde downstream	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Species richness	**8.8**	−0.65	6.31	1.28
Margalef	**9.22**	−0.8	**10.81**	−1.62
Menhinick	5.83	−0.37	**8.72**	−4.21
Odum	**9.19**	−0.81	**10.77**	−1.78
Berger-Parker	**8.85**	0.56	**10.73**	2.27
McIntosh	**9.59**	0.72	**10.78**	4.48
Simpson	**9.42**	1.06	**11.31**	2.42
Shannon	**9.27**	2.03	**11.46**	2.72
Piélou's eveness	**9.01**	2.51	**10.56**	4.23
Beta ratio	−5.83	**−17.89**	3.87	**−14.56**
Jaccard's dissimilarity index	−6.03	**20.7**	−0.29	**31.63**
Turnover *(component of Jaccard's dissimilarity index)*	−0.49	**51.5**	−2.71	**27.41**
Nestedness *(component of Jaccard's dissimilarity index)*	**−8.46**	0.39	1.69	1.4

3. Results

3.1. Year-to-year changes in coastal copepod abundances

3.1.1. The Eyrac site

Year-to-year changes in PC1 of the PCA performed on copepod abundances at the Eyrac site (57.7% of the total variability) showed high values of the component from 2001 to 2005, followed by a decrease in the trend and negative values from 2006 onwards (Fig. 2a). Examination of the first eigenvector indicated that species such as *Isias clavipes*, *Paracalanus parvus* and *Ditrichocorycaeus anglicus* were positively correlated with the component, corresponding to a decrease in their abundance from the mid-2000s onwards (Table 1, Fig. S4a). *Oithona* spp. and *Euterpina acutifrons* were strongly negatively related to changes in the first PC, showing an increase in their abundance from 2006 to 2014. The second principal component (19% of the total variability) exhibited periods of negative (2001–2002 and 2012–2014) and positive (2003–2011) anomalies (Fig. 2b). The study of the second eigenvector revealed that an increase in the abundance of *Acartia discaudata* and *Parapontella brevicornis*, and to a lesser extent *Centropages typicus*, occurred between 2003 and 2011, while a reduction in the abundance of *Calanus helgolandicus* and *Oncaea* spp. was observed.

3.1.2. The Gironde downstream site

The first PC of the PCA performed on copepods at the Gironde downstream site (28.6% of the total variability) showed periods of positive (1998–2003 and 2012–2014) and negative (2003–2011) anomalies (Fig. 2c). Inspection of the first eigenvector indicated that *Oncaea* spp., *C. helgolandicus* and, to a lesser extent, *Pseudodiaptomus marinus* and *Eurytemora affinis* were positively related to PC1, corresponding to a reduction in their abundance between 2003 and 2011 (Table 1, Fig. S4b). In contrast, the abundance of *Temora stylifera, Centropages hamatus, Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausi* increased. After a period of strong negative anomalies (1998–2003), year-to-year changes in PC2 (25.9% of the total variability) mainly expressed positive anomalies from 2003 (Fig. 2d). *Acartia tonsa* was the only species strongly negatively correlated with this change, revealing a constant decline. Species such as *Oithona* spp., *E. acutifrons* or *C. typicus* were positively related to PC2, corresponding to an increase in abundance over the last decade. Year-to-year changes in the third PC (19.6% of the total variability) displayed pronounced positive values from 2001 to 2005, at the time the component showed negative anomalies (2006–2013). *A. discaudata* and *Acartia bifilosa* were positively related to PC3, denoting decreasing abundances from the mid-2000s, while *D. anglicus* increased. For the period 2001–2014, this third PC revealed strong similarities with the PC1 observed at the Eyrac site (Fig. 2a *versus* Fig. 2e).

3.2. Year-to-year changes in taxonomic diversity of coastal copepods

The 13 diversity indices were calculated and represented by a contour diagram, their trends being ordered to emphasise common patterns of variability in α and β-diversity (Fig. 3). For each site, a standardised PCA was performed on indices to (1) determine groups of diversity measures (Loiseau et al., 2016) and (2) characterise year-to-year changes in taxonomic diversity (Fig. 4, Table 2 and Figs. S4c–d).

3.2.1. The Eyrac site

The general patterns of copepod diversity at the Eyrac site (Fig. 3a) and results from the PCA based on indices (Fig. 4a–b, Table 2 and Fig. S4c) revealed a clear contrast between α and β-diversity measures, leading to two groups. The first group encompassed α-diversity indices that mostly contributed to the PC1 (74.1% of the total variability; Fig. 4a, Table 2). The highest values of the component (2001–2006), were followed by a period of low values until 2011. Only a slight difference in the timing of changes was observed between indices based on the number of species (*e.g.* species richness) and evenness, and heterogeneous indices such as Pielou and Simpson indices (Fig. 3a). Low α-diversity, detected from 2011, corresponded to a loss of species, probably related to a decrease in typical coastal species such as *I. clavipes* and *C. helgolandicus*; copepod assemblages became dominated by three taxa: *E. acutifrons*, *Oithona* spp. and *Oncaea* spp. (Fig. S2). The second group, which gathered together β-diversity indices (*i.e.* the Jaccard's

Table 3
Correlations between the first two principal components (PCs) of the principal component analyses (PCAs) performed on environmental parameters and the first PCs of the PCA performed on copepod abundances and taxonomic diversity. Probability were corrected to account for temporal autocorrelation with the method recommended by Pyper and Peterman (1998). Significant correlations (r > |0.5|) are in bold.

		Environment							
		Eyrac				Gironde downstream			
		PC1		PC2		PC1		PC2	
		r	p	r	p	r	p	r	p
Species abundances (Fig. 2)	**PC1**	**0.761**	**0.080**	0.346	0.501	**0.691**	**0.128**	0.053	0.900
	PC2	−0.010	0.981	**−0.666**	**0.071**	−0.479	0.337	0.444	0.270
	PC3	–	–	–	–	0.321	0.535	0.425	0.294
Taxonomic diversity (Fig. 4)	**PC1**	**0.781**	**0.038**	−0.111	0.812	**−0.719**	**0.172**	−0.125	0.789
	PC2	−0.018	0.955	**0.563**	**0.057**	−0.260	0.468	0.402	0.250

dissimilarity index and its components), showed low values until 2011–2012 that suggested weak alterations in species assemblages during this period. From 2011, the marked increase in β-diversity trend revealed a high variability in assemblages in relation to a loss of species, probably because a perturbation in community structure took place at the Eyrac site (Ives and Carpenter, 2007). Year-to-year changes in the PC2 (13.1% of the total variability; Fig. 4b) were mainly explained by β-diversity indices (Table 2).

3.2.2. The Gironde downstream site

At the Gironde downstream, the patterns of diversity also showed differences between trends in α and β-diversities (Fig. 3b), a result supported by results from the PCA (Fig. 4c–d, Table 2 and Fig. S4d). Alpha-diversity measures, which were related to the first PC of the PCA on indices (60.9% of the total variability; Fig. 4c), exhibited inverse patterns of variation when compared to Eyrac: low values were observed until the mid-2000s, followed by a strong increase until 2011 and a progressive decrease from 2012. This reduction in α-diversity is especially visible for metrics based on the number of species (*e.g.* Menhinick indice). Year-to-year changes in β-diversity indices were mainly associated to the second principal component (18.8% of the total variability; Fig. 4d) and showed an increase in β-diversity during the periods 2001–2007 and 2011–2014. In contrast to 2007–2010, a higher variability in species assemblages was observed during this period. While the trend in β-diversity from 2001 to 2007 coincided with a rise in α-diversity - and therefore species gain (*e.g. T. stylifera*, *D. anglicus*) - increasing β-diversity from 2011 was related to a decrease in α-diversity (*i.e.* species loss).

3.3. Relationships between changes in copepod abundances, taxonomic diversity and environmental conditions

For each site, the principal components that derived from the PCAs performed on copepod abundances were represented in a plane (Fig. 5). For each observation (*i.e.* annual changes in abundances; *Analysis 1*), we attributed the value corresponding to the first PC of the PCAs performed on diversity indices (*Analysis 2*). Given the high percentage of explained variance, we only considered the PC1 of the PCA on diversity indices (74.1% and 60.9% of the total variability; see Fig. 4a, c). After interpolation in the plane, these values were represented by a colour scale to graphically represent the relationships between changes in copepod abundances and taxonomic diversity.

At the Eyrac site, the highest anomalies in abundances observed prior 2006 coincided with positive values of changes in diversity (Fig. 5a). After a period of relative stability between 2006 and 2010 (*i.e.* no high anomaly was detected), negative anomalies in the first two PCs were related to strong negative changes in diversity (Fig. 5a). At the Gironde downstream site, the negative anomalies of the PC2 (1998–2002) were mainly linked to high negative values of changes in diversity (with the exception of 2008; Fig. 5b), and *vice versa*. The same contrasting - but more pronounced - pattern emerged with the positive values of the PC3: the period prior 2005 was mainly related to negative changes in diversity (Fig. 5c). A clear modification in copepod communities (for both species abundances and diversity) took place in the mid-2000s in the two sites.

To estimate a possible influence of changes in environmental conditions, we first performed a PCA on physical, chemical and hydrological variables, for each site (Fig. 6 and Table 3). Year-to-year changes in PC1 at the Eyrac site (46.3% of the total variability; Fig. 6a) showed high values of the component from 2001 to 2003, which then plateaued and shifted down from 2012. The second PC (26.6% of the total variability; Fig. 6b) exhibited a marked decrease from 2001 to the mid-2000s, followed by negative pseudo-cyclical values and two years of positive anomalies in recent years. The examination of the first two eigenvectors (Table S3) indicated a rise in oxygen, chlorophyll *a* and total nitrogen that paralleled a reduction in river discharge, particulate matter (SPM and POC) that took place from 2001 to the mid-2000s. When considering the two first PCs (Fig. S4e), a clear opposite pattern of changes was detected between salinity and river discharge, indicating that the decrease in freshwater from the Leyre River mainly correlated with an increase in salinity. The first PC of the PCA performed at the Gironde downstream site (50.7% of the total variability; Fig. 6c) exhibited a strong decrease from 1998 to the mid-2000s, followed by a period of negative (2004–2012) and positive (2013–2014) anomalies. The largest contributions to this change revealed that the reduction in freshwater inputs at the Gironde estuary coincided with an increase in salinity and a decline in particulate matter (Table S3). Year-to-year changes in PC2 (22.2% of the total variability; Fig. 6d) showed a pseudo-cyclical variability of ~4 years with temperature and total nitrogen that predominantly contributed to the component.

Results from correlation analysis highlighted patent relationships between modifications in the water column properties (as inferred from the PCAs performed on environmental parameters) and changes in copepod abundances and taxonomic diversity (Table 3). Considering interpretations of the PCAs (Figs. 2, 4 and 6 and Fig. S4), we revealed that the increase in salinity, total nitrogen, chlorophyll *a* and oxygen at the Eyrac site, as well as the decrease in river discharge and particulate matter, were positively related to a decline in α and β-diversity ($r = 0.781$, $p = 0.04$ between PCs1, $r = 0.563$, $p = 0.06$ between PCs2; Table 3). This decline in diversity metric was consecutive to a shift towards dominance of *E. acutifrons*, *Oithona* spp. and *Oncaea* spp., and a reduction in the abundance of most other species as showed by the high correlations we calculated with the PCs of the PCA performed on copepod abundances ($r = 0.761$, $p = 0.08$ between PCs1, $r = -0.666$, $p = 0.07$ between PCs2). At the Gironde downstream site, the relations we found involve only the first PCs obtained from the different PCAs (Table 3). The decrease in both river discharge and particulate matter, and the concomitant rise in salinity were highly positively related ($r = 0.691$, $p = 0.13$) to the increasing abundance of species such as *T. stylifera* and *A. clausi*. This coincided with an increase in α-diversity, as displayed by the correlation between the environment and diversity ($r = -0.719$, $p = 0.17$).

4. Discussion

Because zooplankton species are highly sensitive to environmental changes, rapidly reproducing organisms with wide dispersal ability according to hydrodynamic processes, and as they integrate and transfer environmental signals over generation time, species assemblages are known to mirror ecosystems conditions (Richardson, 2009; Goberville et al., 2014). Drifters by definition, zooplankton species are associated to different water masses (Richardson, 2009) and changes in assemblages in an area are often linked to advective processes, such as water exchanges between neighbouring regions (Willis et al., 2006). Monitoring zooplankton as indicators of changes offers therefore undeniable advantages and estimating species diversity is relevant to examine how climate variability, hydrographic conditions and/or anthropogenic activities influence ecosystem status (*e.g.* Beaugrand and Edwards, 2001; Serranito et al., 2016). However, the way in which species diversity is measured can sometimes lead to contradictory results (McGill et al., 2015), especially when analyses ignore ecological context (Elahi et al., 2015). In addition, the selection of the appropriate diversity indices remains challenging in littoral ecosystems because of the naturally high variability in zooplankton community composition, assemblages being the result of a continuous mixing between continental, neritic and autochthonous species, when water masses residence time is long enough (Sautour and Castel, 1993). Each species having its own sensitivity to environmental conditions (Hutchinson, 1957), species within a community are likely to not react in the same way to environmental changes (Beaugrand et al., 2014).

By investigating copepod assemblages in median neritic waters of Arcachon Bay and in the polyhaline zone of the estuary, 20 and 23

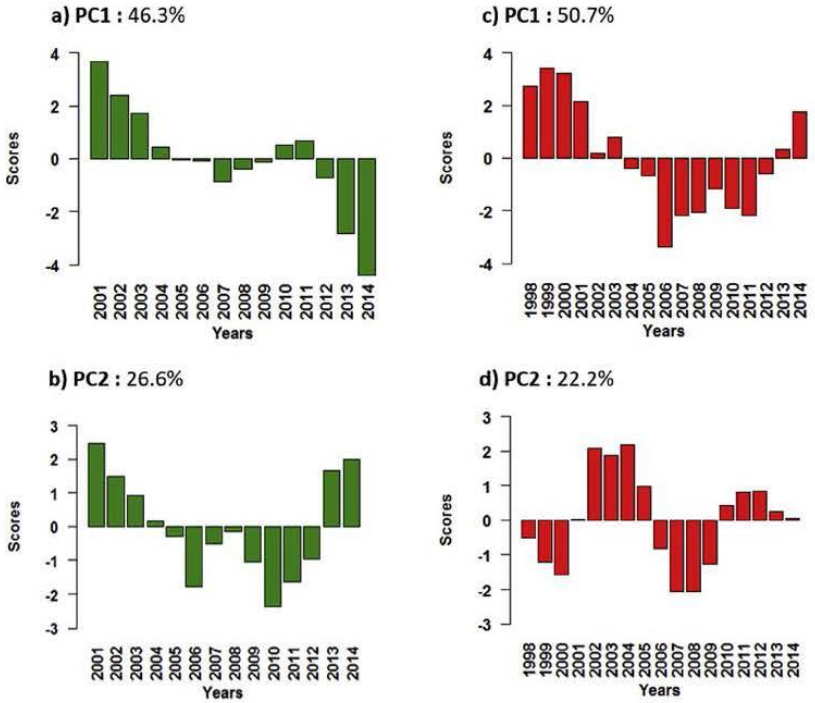


Fig. 6. Year-to-year changes in environmental conditions in the two coastal systems. (**a**) First and (**b**) second principal components (PCs) calculated from the standardised PCA performed on environmental parameters in Eyrac. (**c**) First and (**d**) second principal components (PCs) calculated from the standardised PCA performed on environmental parameters in the Gironde downstream site (see Table S3).

species have been reported, respectively (Table S1), a level of diversity equivalent to studies previously performed in each region (*e.g.* in the Arcachon Bay, Castel and Courties, 1982; in the polyhaline zone of the estuary, Sautour and Castel, 1995). Due to their geographical proximity and comparable large-scale and regional climate influences (Plus et al., 2009; Goberville et al., 2010), most of the species were common to both ecosystems: a mixing of typical coastal neritic species originating from the Bay of Biscay (*e.g. T. stylifera*, *A. clausi*, *C. helgolandicus*; Castel and Courties, 1982; Sautour et al., 2000) and euryhaline species adapted to polyhaline areas (*e.g. E. acutifrons*, *A. discaudata*; Vincent et al., 2002; David et al., 2005). Species such as *C. helgolandicus* or *I. clavipes* in Arcachon Bay and *A. discaudata* or *C. typicus* in the Gironde downstream site are typical coastal neritic species that only appeared sporadically at the sampling station over the study period and whose trends and abundances have been mostly related to water masses and their residence time (Castel and Courties, 1982).

Our analyses revealed strong links between changes in environmental conditions and modifications in species abundances and taxonomic diversity. This result is in line with other works that documented synchronisms between plankton assemblages/species, water column properties and climate at different scales of influence (*e.g.* Goberville et al., 2010, 2014; Harley et al., 2006). River discharge, salinity and particulate matter - local manifestations of changes in hydrological conditions - appeared as the main parameters governing year-to-year variability in littoral copepods. Changes in copepod abundances and diversity in the mid-2000s are paralleled by alterations in other biological compartments, supporting that environmental changes may have had a large and significant impact on both ecosystems. While a sudden decrease in the abundance of subtidal benthic macrofauna was reported in 2005 in the lower part of the Gironde estuary (Bachelet and Leconte, 2015), a synchronous increase in both the occurrence and abundance of marine fish juveniles was noticed in relation to salinity changes in its lower (Pasquaud et al., 2012) and middle parts (Chevillot et al., 2016). In the Arcachon Bay, a severe seagrass decline, concomitant with an increase in phytoplankton and macroalgae production, was observed between 2005 and 2007 (Plus et al., 2015). For the first time in 2005, Brown Muscle Disease emerged in the Arcachon Bay, leading to a steady decline of Asari clam stocks in the years that followed (de Montaudouin et al., 2016). This mid-2000s event also coincides with what have been found in other littoral zones of Western Europe (O'Brien et al., 2012; Lefebvre et al., 2011) and is likely to have been triggered by the extremely cold and dry winter of 2005 in southwestern Europe and its consequences on the upper ocean hydrographic structure of the Bay of Biscay (Somavilla et al., 2009). We caution however that not all species reacted at the same time and with the same magnitude in both sites. Such a situation has been already depicted in the North Sea where only 40% of plankton species exhibited an abrupt shift in the late 1980s (Beaugrand et al., 2014), this fraction being mainly characterised by species located at the edge of their distributional range, and therefore more sensitive to subtle environmental changes (Beaugrand, 2012).

In a context of global spasm of biodiversity loss, an overall decrease in α-diversity is expected in almost all ecosystems (*e.g.* Worm et al., 2006; Ceballos et al., 2015). However, our results substantiated that trends in diversity are more intricate at finer spatial scales, and that they may be strongly influenced by local ecological context (Sax and Gaines, 2003; Elahi et al., 2015; McGill et al., 2015). At the Eyrac site, and despite slight variations between indices, a patent reduction in α-diversity was observed since the mid-2000s: typical autochthonous and neritic species (*P. brevicornis* and *D. anglicus*, respectively) decreased in abundance while *E. acutifrons* and *Oithona* spp. became strongly dominant. Because of the close relationships between plankton community structure and hydrological processes, the development of these polyhaline eurytopic species could have been supported by a decrease in freshwater inputs - as suggested by the reduction in river discharges - and an increase in water residence time (Basu and Pick, 1996). The steady rise in *E. acutifrons*, *Oithona* spp., *Oncaea* spp. and *C. helgolandicus* - although to a lesser extent - reinforced the imbalance in the community structure and intensified the reduction in α-diversity (*e.g.*

Salas et al., 2004).

In the Gironde downstream site, a patent increase in α-diversity - associated to a relative equitability among five taxa - was detected since the mid-2000s: *P. parvus, Oithona* spp. and *E. acutifrons*, neritic eurytopic species increasingly encountered in the polyhaline area of the estuary and typically observed in the estuarine plume (Sautour et al., 2000) and *E. affinis* and *A. tonsa*, found in great abundance in the oligo-mesohaline area of the estuary (David et al., 2005). Changes in physical, chemical and hydrological conditions might have been responsible for variations in environmental gradients in the downstream part of the Gironde estuary, with a stronger presence - at the sampling site - of neritic waters which benefit marine species such as *C. helgolandicus*. While the increase in *P. parvus* and *E. acutifrons* was probably induced by enhanced coastal water intrusions, as described upstream in relation to the large mouth of the estuary and importance of the tidal prism (Jouanneau and Latouche, 1981; Chaalali et al., 2013b), the rise in *E. affinis* and *A. bifilosa* may have been favoured by punctual inputs of freshwater (David et al., 2007). A warming of the estuary was associated to increasing abundance of *A. tonsa* (Chaalali et al., 2013b; see their Fig. 5), but also to the establishment of the Asiatic copepod, *P. marinus* (Brylinski et al., 2012). Increasing α-diversity in this site is consistent with the rise in richness reported for a large number of coastal ecosystems worldwide (Elahi et al., 2015). In the southeastern Bay of Biscay, in response to water quality improvement, changes in environmental conditions and the arrival of new species, a zooplankton recolonisation of the inner estuary of Bilbao took place between 1998 and 2011, with an increase in neritic copepod species and - to a lesser extent - in the abundances of appendicularians, meroplanktonic bivalves and gastropods, (Uriarte et al., 2016). Farther north, a long-term increase in copepod species richness was noticed in the Western Channel over 1988–2007 (Eloire et al., 2010). Contrasting individual trends in species abundances were observed between this study and ours, however. While we also showed a rise in *Oncaea* spp. and *C. helgolandicus* - that implies basin scale changes in species abundances (Eloire et al., 2010) - our conclusions on *P. elongatus, Temora longicornis* and *A. clausi* diverge, suggesting (*i*) site-specific species responses, probably induced by the local ecological context, and/or (*ii*) a consequence of the delineation of species' distributional limits (see distribution maps in Castellani and Edwards, 2017).

By allowing quantitative assessments, diversity indices are welcomed by decision makers to define policy guidelines, to determine suitable targets or to evaluate the effectiveness of management actions (Gubbay, 2004; Laurila-Pant et al., 2015). Selecting one metric rather than another can influence the assessment of trends in diversity, however (Morris et al., 2014; Loiseau and Gaertner, 2015), especially in littoral areas where strong environmental gradients and high variability of physico-chemical parameters take place (Dauvin et al., 2009; Bouchet et al., 2018). Here, the use of a wide range of indices strengthened our confidence in the characterisation of sudden changes in biodiversity as well as the quantification of long-term trends; although we conceded that both functional and phylogenetic diversity were not scrutinised due to data availability (Loiseau et al., 2016). In each site, diversity indices performed similarly over the study period, not only because of the mathematical convergence between some indices (Bandeira et al., 2013; Morris et al., 2014), but also because of the significance of changes in copepod species. This was supported by the multivariate approach performed on species abundances. While diversity indices are straightforward to effectively summarise and communicate diversity trends, our results highlighted that combination with multivariate approaches provide useful insights into community changes (*e.g.* distinguishing 'winners' and 'losers' species; see McGill et al., 2015). Information of why diversity fluctuates is essential for proper interpretation of changes but it is also essential to recall that long-term biodiversity time-series only inform on species abundances and variety at a given location and at a number of points in time (Magurran et al., 2010). This was well summarised by Magurran et al. (2010) who wrote: "*researchers cannot necessarily assume that responses to change documented in long-term datasets will be universal, even where the same types of organisms are involved*".

Over the last few decades, many countries have mandated assessment of coastal water bodies and classical diversity indices have been intensively used to characterise diversity patterns (Beaugrand and Edwards, 2001; Magurran, 2013), to detect anthropogenic pressures (Serranito et al., 2016) or to investigate ecosystem level consequences of diversity changes (Gagic et al., 2015). In the minds of many, the unprecedented pace of global changes necessarily induced negative diversity trends, at any spatial scale. This led policymakers to put emphasis on the need to mitigate diversity loss from local to global levels (McGill et al., 2015) while disregarding possible positive diversity trends (Sax and Gaines, 2003). However, we showed here that opposite signals may emerge between nearby sites owing to local ecological conditions (*e.g.* anthropogenic impacts, initial richness, species dominance; Elahi et al., 2015), environmental peculiarities of each system (McGill et al., 2015) or stochastic processes (Stegen et al., 2013). Our findings provide evidence that more local studies need to be initiated in order to (1) define site-specific 'reference conditions' and (2) better evaluate diversity trajectories at very fine scales at which ecologists often work (Elahi et al., 2015). The degree of perturbation of an ecosystem should be compared with a site in which only natural conditions are a source of variability (Davies and Jackson, 2006); but such references rarely exist (Goberville et al., 2011). In addition, and because plankton species of confined ecosystems (*e.g.* estuarine, lagoons, coastal basins …) can be present only a very short period of time in the water column - with consequences on both their recording and biodiversity assessment (Belmonte et al., 2013) - qualitative changes in communities in these areas must rely on standardised long-term monitoring (Belmonte et al., 2013). In that sense, the inception of a long-term survey of both near-shore and off-shore waters of the Bay of Biscay must be encouraged within the Marine Strategy Framework Directive. We strongly believe that a better characterisation of diversity changes at local scale will reinforce our comprehension of global diversity trends.

Acknowledgements

We thank the National Institute for the Science of the Universe (CNRS) and the colleagues associated to SOGIR-SOARC-SOMLIT – technicians, researchers, captains and crews – who have contributed to the collection of the environmental and biological data. This work was part of the regional research project INDICOP 2014–10464 (Région Nord – Pas-de-Calais).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106304.

References

Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecol. Lett. 9, 683–693.
Bachelet, G., Leconte, M., 2015. Macrofaune benthique. In: Quintin, J.Y. (Ed.), Surveillance écologique du site du Blayais, année 2014. Rapp. IFREMER RST ODE/DYNECO/AG/15-01, pp. 199–228.
Bandeira, B., Jamet, J.-L., Jamet, D., Ginoux, J.-M., 2013. Mathematical convergences of biodiversity indices. Ecol. Indicat. 29, 522–528.
Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods Ecol. Evol. 3, 808–812.
Basu, B.K., Pick, F.R., 1996. Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers. Limnol. Oceanogr. 41, 1572–1577.
Beaugrand, G., 2012. Unanticipated biological changes and global warming. Mar. Ecol. Prog. Ser. 445, 293–301.
Beaugrand, G., Edwards, M., 2001. Differences in performance among four indices used to evaluate diversity in planktonic ecosystems. Oceanol. Acta 24, 467–477.
Beaugrand, G., Edwards, M., Legendre, L., 2010. Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 107, 10120–10124.
Beaugrand, G., Harlay, X., Edwards, M., 2014. Detecting plankton shifts in the North Sea:

a new abrupt ecosystem shift between 1996 and 2003. Mar. Ecol. Prog. Ser. 502, 85–104.
Beaugrand, G., Kirby, R.R., 2016. Quasi-deterministic responses of marine species to climate change. Clim. Res. 69, 117–128.
Beaugrand, G., Reid, P.C., 2012. Relationships between north atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the northeast atlantic. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 69, 1549–1562.
Belmonte, G., Vaglio, I., Rubino, F., Alabiso, G., 2013. Zooplankton composition along the confinement gradient of the taranto sea system (ionian sea, south-eastern Italy). J. Mar. Syst. 128, 222–238.
Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. Numerical Ecology with R. Springer Verlag, New York, pp. 306p.
Bouchet, V.M.P., Goberville, E., Frontalini, F., 2018. Benthic foraminifera to assess Ecological Quality Statuses in Italian transitional waters. Ecol. Indicat. 84, 130–139.
Box, G.E.P., Jenkins, G.W., 1976. Time Series Analysis: Forecasting and Control. Holden-Day, San Francisco, pp. 575.
Brylinski, J.-M., Antajan, E., Raud, T., Vincent, D., 2012. First record of the asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* sato, 1913 (copepoda: calanoida: pseudodiaptomidae) in the southern bight of the north sea along the coast of France. Aquat. Invasions 7, 577–584.
Castel, J., Courties, C., 1982. Composition and differential distribution of zooplankton in Arcachon Bay. J. Plankton Res. 4, 417–433.
Castellani, C., Edwards, M., 2017. Marine Plankton: A Practical Guide to Ecology, Methodology, and Taxonomy. Oxford University Press, pp. 704p.
Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human–induced species losses: entering the sixth mass extinction. Sci. Adv. 1, e1400253.
Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B., 2013a. Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. Estuar. Coasts 36, 1193–1205.
Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A., Sautour, B., 2013b. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: a warming and marinisation consequence? Estuar. Coast Shelf Sci. 134, 150–161.
Chao, A., Shen, T.-J., 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. Environ. Ecol. Stat. 10, 429–443.
Chelton, D.B., 1984. Commentary: short-term climatic variability in the northeast Pacific Ocean. In: Pearcy, W. (Ed.), The Influence of Ocean Conditions on the Production of Salmonids in the North Pacific. Oregon State University Press, Corvallis, pp. 87–99.
Chevillot, X., Pierre, M., Rigaud, A., Drouineau, H., Chaalali, A., Sautour, B., Lobry, J., 2016. Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 549, 137–151.
Chevillot, X., Tecchio, S., Chaalali, A., Lassalle, G., Selleslagh, J., Castelnaud, G., David, V., Bachelet, G., Niquil, N., Sautour, B., Lobry, J., 2018. Global changes jeopardize the trophic carrying capacity and functioning of estuarine ecosystems. Ecosystems 1–23.
Cloern, J.E., Hieb, K.A., Jacobson, T., Sansó, B., Di Lorenzo, E., Stacey, M.T., Largier, J.L., Meiring, W., Peterson, W.T., Powell, T.M., 2010. Biological communities in san Francisco bay track large-scale climate forcing over the north pacific. Geophys. Res. Lett. 37, L21602.
Cushing, D.H., 1984. The gadoid outburst in the North Sea. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 41, 159–166.
Dauvin, J.-C., Bachelet, G., Barillé, A.-L., Blanchet, H., De Montaudouin, X., Lavesque, N., Ruellet, T., 2009. Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde). Mar. Ecol. 30, 228–240.
David, V., Sautour, B., Chardy, P., 2007. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - natural or anthropogenic forcing? Estuarine. Coastal and Shelf Science 71, 429–442.
David, V., Sautour, B., Chardy, P., Leconte, M., 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). Estuarine. Coastal and Shelf Science 64, 171–184.
Davies, S.P., Jackson, S.K., 2006. The biological condition gradient: a descriptive model for interpreting change in aquatic ecosystems. Ecol. Appl. 16, 1251–1266.
Davison, A.C., Hinkley, D.V., 1997. Bootstrap Methods and Their Application. Cambridge University Press, United States of America 592pp.
de Montaudouin, X., Lucia, M., Binias, C., Lassudrie, M., Baudrimont, M., Legeay, A., Raymond, N., et al., 2016. Why is Asari (=Manila) clam Ruditapes philippinarum fitness poor in Arcachon Bay: a meta-analysis to answer? Estuarine. Coast. Shelf Sci. 179, 226–235.
Duffy, J.E., Amaral-Zettler, L.A., Fautin, D.G., Paulay, G., Rynearson, T.A., Sosik, H.M., Stachowicz, J.J., 2013. Envisioning a marine biodiversity observation network. Bioscience 63, 350–361.
Elahi, R., O'Connor, Mary I., Byrnes, Jarrett E.K., Dunic, J., Eriksson, Britas K., et al., 2015. Recent trends in local-scale marine biodiversity reflect community structure and human impacts. Curr. Biol. 25, 1938–1943.
Eloire, D., Somerfield, P.J., Conway, D.V.P., Halsband-Lenk, C., Harris, R., Bonnet, D., 2010. Temporal variability and community composition of zooplankton at station L4 in the Western Channel: 20 years of sampling. J. Plankton Res. 32, 657–679.
Fraser, J., 1968. Standardization of zooplankton sampling methods at sea. Monogr. Oceanogr. Methodol. 2 1-174.
Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A.J., Halliday, N.C., Wanless, S., 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. J. Anim. Ecol. 75, 1259–1268.
Frontier, S., 1976. Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 25, 67–75.
Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., et al., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. Proc. R. Soc. Biol. Sci. 282.
Goberville, E., Beaugrand, G., Edwards, M., 2014. Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. J. Mar. Syst. 129, 189–202.
Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of Western Europe. Mar. Ecol. Prog. Ser. 408, 129–147.
Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P., 2011. Evaluation of coastal perturbations: a new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. Ecol. Indicat. 11, 1290–1300.
Gubbay, S., 2004. A Review of Marine Environmental Indicators Reporting on Biodiversity Aspects of Ecosystem Health. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy, United Kingdom.
Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., et al., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. Ecol. Lett. 9, 228–241.
Heip, C.H., Herman, P.M., Soetaert, K., 1998. Indices of diversity and evenness. Oceanis 24, 61–87.
Horváth, Z., Vad, C.F., Tóth, A., Zsuga, K., Boros, E., Vörös, L., Ptacnik, R., 2014. Opposing patterns of zooplankton diversity and functioning along a natural stress gradient: when the going gets tough, the tough get going. Oikos 123, 461–471.
Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22, 415–427.
Ibanez, F., Dauvin, J.-C., 1998. Shape analysis of temporal ecological processes: long-term changes in English Channel macrobenthic communities. Coenoses 13, 115–129.
Ives, A.R., Carpenter, S.R., 2007. Stability and diversity of ecosystems. Science 317 (5834), 58–62.
Johnson, C., Pepin, P., Curtis, K.A., Lazin, G., Casault, B., Colbourne, E., Galbraith, P.S., Harvey, M., Maillet, G., Starr, M., 2014. Indicators of pelagic habitat status in the northwest Atlantic. Can. Sci. Adv. Secret. Res. Doc. 2014, 047.
Jolliffe, I., 2002. Principal Component Analysis. Wiley Online Library, pp. 487p.
Jouanneau, J.M., Latouche, C., 1981. The Gironde estuary. In: In: Fürchtbauer, H., Lisitzyn, A.P., Millerman, J.D., Seibold, E. (Eds.), Contribution to Sedimentology, vol 10 Springer-Verlag, Stuttgart 1-115.
King, J.R., Jackson, D.A., 1999. Variable selection in large environmental data sets using principal components analysis. Environmetrics 10, 67–77.
Kujala, H., Burgman, M.A., Moilanen, A., 2013. Treatment of uncertainty in conservation under climate change. Conserv. Lett. 6, 73–85.
Lamb, E.G., Bayne, E., Holloway, G., Schieck, J., Boutin, S., Herbers, J., Haughland, D.L., 2009. Indices for monitoring biodiversity change: are some more effective than others? Ecol. Indicat. 9, 432–444.
Laurila-Pant, M., Lehikoinen, A., Uusitalo, L., Venesjärvi, R., 2015. How to value biodiversity in environmental management? Ecol. Indicat. 55, 1–11.
Lefebvre, A., Guiselin, N., Barbet, F., Artigas, F.L., 2011. Long-term hydrological and phytoplankton monitoring (1992–2007) of three potentially eutrophic systems in the eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 68, 2029–2043.
Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology, third ed. ed. Elsevier 1006pp.
Lindenmayer, D., Pierson, J., Barton, P., Beger, M., Branquinho, C., Calhoun, A., Caro, T., et al., 2015. A new framework for selecting environmental surrogates. Sci. Total Environ. 538, 1029–1038.
Loiseau, N., Gaertner, J.-C., 2015. Indices for assessing coral reef fish biodiversity: the need for a change in habits. Ecol. Evol. 5, 4018–4027.
Loiseau, N., Gaertner, J.C., Kulbicki, M., Mérigot, B., Legras, G., Taquet, M., Gaertner-Mazouni, N., 2016. Assessing the multicomponent aspect of coral fish diversity: the impact of sampling unit dimensions. Ecol. Indicat. 60, 815–823.
Lovett, G.M., Burns, D.A., Driscoll, C.T., Jenkins, J.C., Mitchell, M.J., Rustad, L., Shanley, J.B., Likens, G.E., Haeuber, R., 2007. Who needs environmental monitoring? Front. Ecol. Environ. 5, 253–260.
Luczak, C., Beaugrand, G., Lindley, J.A., Dewarumez, J.-M., Dubois, P.J., Kirby, R.R., 2013. Population dynamics in lesser black-backed gulls in The Netherlands support a North Sea regime shift. Biol. Lett. 9, 20130127.
Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.McP., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J., Watt, A.D., 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. Trends Ecol. Evol. 25, 574–582.
Magurran, A.E., 2013. Measuring Biological Diversity. John Wiley & Sons, pp. 264p.
McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J., Magurran, A.E., 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. Trends Ecol. Evol. 30, 104–113.
Mérigot, B., Bertrand, J.A., Mazouni, N., Manté, C., Durbec, J.-P., Gaertner, J.-C., 2007. A multi-component analysis of species diversity of groundfish assemblages on the continental shelf of the Gulf of Lions (north-western Mediterranean Sea). Estuar. Coast Shelf Sci. 73, 123–136.
Morris, E.K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T.S., Meiners, T., et al., 2014. Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. Ecol. Evol. 4, 3514–3524.
O'Brien, T.D., Li, W.K.W., Moran, X.A.G., 2012. ICES Phytoplankton and Microbial Plankton Status Report 2009/2010. ICES Cooperative Research Report. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen 197pp.
Pasquaud, S., Béguer, M., Larsen, M.H., Chaalali, A., Cabral, H., Lobry, J., 2012. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. Estuar. Coast Shelf Sci. 104–105, 46–53.
Peet, R.K., 1974. The measurement of species diversity. Annu. Rev. Ecol. Systemat. 5, 285–307.
Pereira, H.M., Ferrier, S., Walters, M., Geller, G.N., Jongman, R.H.G., Scholes, R.J., Bruford, M.W., et al., 2013. Essential biodiversity variables. Science 339, 277–278.

Peres-Neto, P.R., Jackson, D.A., 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. Oecologia 129, 169–178.
Plus, M., Auby, I., Maurer, D., Trut, G., Del Amo, Y., Dumas, F., Thouvenin, B., 2015. Phytoplankton versus macrophyte contribution to primary production and biogeochemical cycles of a coastal mesotidal system. In: A modelling approach. Estuarine, Coastal and Shelf Science, vol 165. pp. 52–60.
Plus, M., Dumas, F., Stanisière, J.Y., Maurer, D., 2009. Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. Cont. Shelf Res. 29, 1008–1013.
Poos, M.S., Jackson, D.A., 2012. Addressing the removal of rare species in multivariate bioassessments: the impact of methodological choices. Ecol. Indicat. 18, 82–90.
Pyper, B.J., Peterman, R.M., 1998. Comparison of methods to account for autocorrelation analyses of fish data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, 2127–2140.
Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J., et Desreumaux, N., 2005-2018. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Sorbonne Université. CNRS Available at. http://copepodes.obs-banyuls.fr/en, Accessed date: 11 July 2018.
Richardson, A.J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 65, 279–295.
Richardson, A.J., 2009. Plankton and climate. In: John, H.S., Karl, K.T., Steve, A.T. (Eds.), Encyclopedia of Ocean Sciences. Academic Press, Oxford, pp. 455–464.
Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., et al., 2013. Evaluating marine ecosystem health: case studies of indicators using direct observations and modelling methods. Ecol. Indicat. 24, 353–365.
Rose, M., 1933. Copépodes Pélagiques. Librairie de la faculté des sciences, Paris, pp. 374p.
Salas, F., Marcos, C., Neto, J.M., Patrício, J., Pérez-Ruzafa, A., Marques, J.C., 2006. User-friendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. Ocean Coast Manag. 49, 308–331.
Salas, F., Neto, J.M., Borja, A., Marques, J.C., 2004. Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). Ecol. Indicat. 4, 215–225.
Sautour, B., Artigas, L.F., Delmas, D., Herbland, A., Laborde, P., 2000. Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. J. Plankton Res. 22, 531–552.
Sautour, B., Castel, J., 1993. Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepod communities. Oceanol. Acta 16, 279–290.
Sautour, B., Castel, J., 1995. Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. Hydrobiologia 311, 139–151.
Sax, D.F., Gaines, S.D., 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. Trends Ecol. Evol. 18, 561–566.
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. Cont. Shelf Res. 121, 3–12.
Somavilla, R., González-Pola, C., Rodriguez, C., Josey, S.A., Sánchez, R.F., Lavín, A., 2009. Large changes in the hydrographic structure of the Bay of Biscay after the extreme mixing of winter 2005. J. Geophys. Res.: Oceans 114 (C1).
Stegen, J.C., Freestone, A.L., Crist, T.O., Anderson, M.J., Chase, J.M., Comita, L.S., Cornell, H.V., et al., 2013. Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. Glob. Ecol. Biogeogr. 22, 202–212.
Uriarte, I., Villate, F., Iriarte, A., 2016. Zooplankton recolonization of the inner estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species. J. Plankton Res. 718–731.
Vincent, D., Luczak, C., Sautour, B., 2002. Effects of a brief climatic event on zooplankton community structure and distribution in Arcachon Bay (France). J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 82, 21–30.
Whittaker, R.H., 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. pp. 213–251 Taxon.
Willis, K., Cottier, F., Kwasniewski, S., Wold, A., Falk-Petersen, S., 2006. The influence of advection on zooplankton community composition in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). J. Mar. Syst. 61, 39–54.
Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., et al., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science 314, 787–790.

5 Variabilité zooplanctonique annuelle (2015-16) : zone côtière, Golfe de Californie, épisode ENSO

5.1 Introduction

5.1.1 Monitoring coastal systems

Climate modulates the variability of both biotic and abiotic factors (such as salinity, temperature, primary production, plankton abundances, fish stocks), impacting the functioning of ecosystems (Cloern 2016). In addition to strong human pressure, coastal ecosystems, located at the interface between continent and ocean, are highly influenced by natural climate variability at different spatio-temporal scales: variability at the scale of the catchment basin, local climate variability and climate variability that influence the characteristics of both oceanic and adjacent coastal water masses (Cloern 2016).

Long-term systematized monitoring systems are key to track, describe and understand the variability of the Earth System. The main challenges of monitoring programs are to distinguish anthropogenic forcing from natural factors that impact ecosystems, and to identify the mechanisms linking natural and anthropogenic forcing to biotope and biocenosis dynamics (Goberville 2010). Time series of environmental data are essential to detect, measure and understand changes of Earth System including biological communities (Cloern 2016).

Long term observations on coastal and estuarine ecosystems have allowed us to:

- characterize environmental and biological compartments,
- describe spatio-temporal changes at different temporal scales (e.g. seasonal, annual, pluri-annual, …),
- make hypothesis on the link between ecosystems' responses to large scale atmospheric process and to local anthropic pressures (Cloern 2016).

5.1.2 Mesozooplankton: a target group

Due to its great abundances and diversity, zooplankton play a pivotal role in the functioning of marine systems and biochemical cycles (Richardson 2008). As mesozooplancton are important consumers of primary production, detritus material and bacterial production, they occupy an intermediate place in the transfer of energy to higher trophic levels (Richardson 2008; Stemman et al. 2012). As a consequence, mesozooplankton has a pivotal role in marine food webs and modulates vertical fluxes of matter in the water column. As a part of the "biological pump", it transfers important amounts from the atmospheric carbon transformed by phytoplankton from the euphotic zone to the deep ocean (Longhurst & Harrison 1989).

From qualitative and quantitative points of view, the diversity of zooplankton reflects the diversity of functional traits of zooplankton (including the diversity of trophic strategies linked to the structure of the nutritive pool: Lavaniegos-Espejo 2007) which abundances are robust

proxies of the availability of resources for higher trophic levels such as fishes, turtles and mammals.

As they are highly sensitive to environmental changes, zooplankton can integrate rapid environmental stress over a generation time and potentially transfer changes to the next generation (Goberville et al. 2014). Such changes alter trophic links in marine food webs and can affect the recruitment of species that belong to higher trophic levels.

Zooplankton monitoring has been conducted in regional oceans worldwide from the early 20th century to our days (O'Brien et al. 2017; Chiba et al. 2018). The study of target species (indicators) and specific functional groups, provide information about the physical-chemical-biological environmental characteristics: the diversity of copepods (the most important zooplankton group) is known to provide highly significant information on both abiotic and biotic environmental conditions.

5.1.3 The Gulf of California

The Gulf of California - located in the north-western part of the Pacific coast of Mexico, 22-32°N / 105-107°O - is a heterogeneous ecosystem in terms of physics due to tide range and hydro-climate, morphological and physicochemical water column variability (see chapter I). Such variations induce a great diversity of habitats and an important biodiversity (Lluch-Cota et al. 2007), including strong rates of endemism for some taxa (16% of invertebrates, 10% of fishes and the great majority of mollusks and arthropods). Located in the zoogeographical region of the Eastern Tropical Pacific (Brusca 1979; Brusca 1980), the Gulf of California is a strategic region for Mexican fisheries, especially for shrimp species (e.g: *Farfantepenaeus californiensis. Litopenaeus vannamei. Litopenaeus sylirostris*), small pelagic fishes (e.g: *Sardinops caeruleus,* 40% of national fisheries), giant squid (*Dosidicus gigas*) and tuna (*Thunnus albacares*) (Lluch-Cota et al. 2007).

The main sources of variability in the pelagic environment of the Gulf of California are related to climate conditions (temperature, solar radiance, wind patterns) at both seasonal and year-to-year scales (Lavin & Marinone 2003). The principal sources of year-to-year climate regional variability in the Gulf are the ENSO (El Niño Southern Oscillation) and the PDO (Pacific Decadal Oscillation). The ENSO is the strongest signal of climate variation of the ocean-atmosphere system, with warm (El Niño) and cold (La Niña) phases, that induce significant changes in ocean and atmosphere patterns. The global impacts of the ENSO extend to terrestrial and marine habitats, the availability on water resources, food security, economy and social stability (Santoso et al. 2017). During ENSO periods, sea surface temperature increases in the marine environment, the intensity of winds from the equator decreases and - as a consequence - the occurrence and the strength of upwelling events diminishes. Consequences on marine ecosystems include modifications in physical-chemical processes with ensuing impacts on plankton community composition and abundances and on higher trophic levels.

The Multivariate ENSO Index version 1 (**MEI v1**) is an index that resumes the six most important abiotic variables that influence the tropical Pacific: sea level pressures (SLP), zonal and

meridional winds, sea surface temperatures and cloudiness and is derived from the Tropical Pacific COADS (Comprehensive Ocean-Atmospheric Data Set). This index is calculated by normalizing the total variance of each field and extracting the first un-rotated Principal Component on the co-variance matrix of the combined fields (Wolter & Timlin 1998). We are going to refer to the version 1 of **MEI** index all along this work.

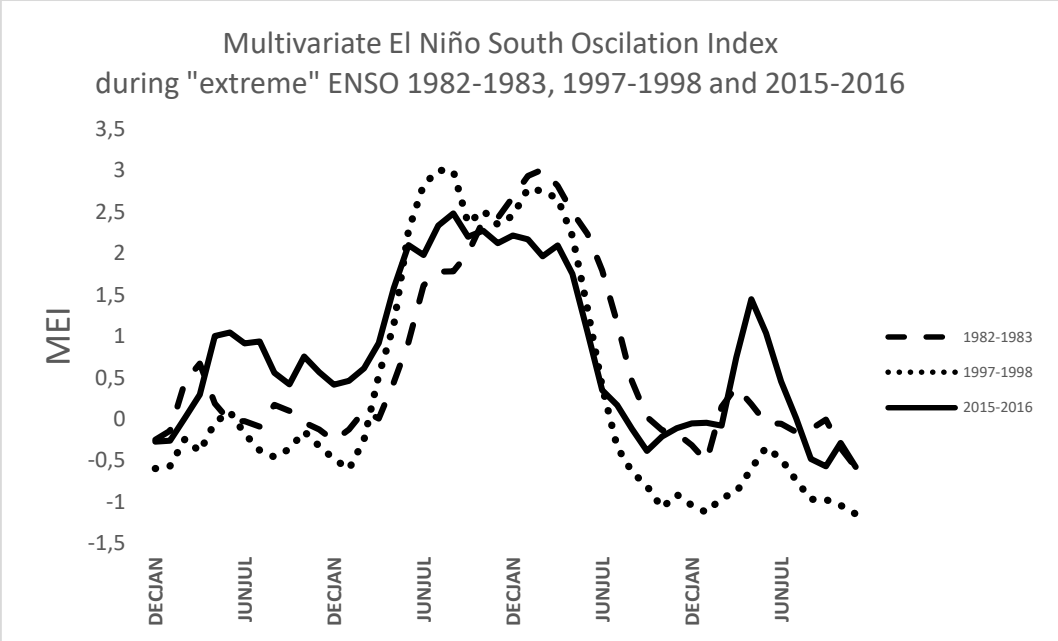


Figure 1. Multivariate ENSO Index (MEI v1) for the periods 1981-1984, 1996-1999 and 2014-2107.

Few observations on “extreme” ENSO events exist (the observational record of ENSO only started during the 50s’; Santoso et al. 2017). During the period 2015-2016, and after a long pause (since 1997-1998), the first extreme ENSO event of the 21th Century was observed (Fig. 1), with a lower impact than the previous “extreme” events: 1982-1983 and 1997-1998. The “extreme” status of the 2015-2106 event was attributed to the prevalence of unusual warm conditions, anomalies in rainfall, upper ocean heat content, zonal winds and stochastic wind surges starting in 2014 (Santoso et al. 2017). The study of the impact of extreme ENSO events on both physico-chemical environment and biological communities allows us to characterize the response of ecosystems in relation to a specific large and strong climatic event. This corresponds to an essential first step to predict and anticipate the impacts of future climate change in order to implement relevant mitigation and adaptation strategies.

5.1.3.1 The entrance of the Gulf of California

The entrance of the Gulf of California is a transition area at the confluence of three currents: the California current, the Pacific current and the Gulf of California current, resulting in a complex thermohaline structure (Lavin & Marinone 2003; Lavin et al. 2009) that strongly influences oceanographic and biological changes. These hydrodynamic particularities define the characteristics of planktonic communities in relation to the seasonality, intensity and trajectory of the dominant currents (Lluch-Cota et al. 2007). The variability of the zooplankton community structure (abundance/biomass and diversity) is a mirror of environmental changes at different

scales of space and time. For example, while copepods and decapods were the most dominant groups during the 1997-1998 ENSO period, chaetognths became dominant during La Niña 2000-2001. In the southern part of the California Current system, decreases in zooplankton biomasses and copepod abundances paralleled an increase in the abundance of chaetognths. These fluctuations were associated to changes in temperature between 1997 and 2001 (Hernandez-Trujillo et al. 2010).

In synergy with its complex structure and intense commercial activities, the Gulf of California is also strongly impacted by additional anthropogenic stressors such as agriculture, aquaculture, urbanism and tourism (Ortiz-Lozano et al. 2005; Orduña-Rojas et al. 2006; Alonso-Rodriguez et al. 2004; Hernandez-Becerril et al. 2007). Anthropogenic forcing influence and modify coastal pelagic and benthic habitats, leading to alteration in fish recruitment and an increase in the frequency of HAB's (Harmful algal blooms) (Cortes-Altamirano et al. 1998), with ensuing consequences on the mortality rate of marine organisms (Sierra-Beltran et al. 1997).

5.1.3.2 The coastal zone of the south of Sinaloa

Situated at the entrance of the Gulf of California, the southern coastal zone of Sinaloa is characterized by long sandy beaches, interrupted by rocky points, rivers and wetlands (coastal lagoons and estuaries) (Hendricks 1993). Two Ramsar wetlands, highly important in mangrove coverage, are part of this zone: El Verde Camacho and Huizache-Caimanero lagoon-estuarine complex.

The continental shelf is composed of soft and mixed sediments and may reach from 30 to 70 km off-shore, depending on the zone. The continental shelf of the south of Sinaloa is one of the most productive regions in terms of primary production and fisheries. Mazatlán Bay is one of the most diverse ecosystem of the southeast Gulf of California in terms of fauna (Hendricks 1993, 1996; Hendricks et al. 2002; Hendricks & Brusca 2002). The coastline of the Bay comprises 18 km and is characterized by sandy and rocky beaches and the coastal lagoon-estuary system Urias-La Sirena. The main activities of the region are agriculture, tourism, fishing and production of energy (thermoelectric plant).

Persistence or variability of environmental conditions are factors of development and prevail for biological communities (Cortés-Altamirano 1981). Punctual studies have been developed to study plankton communities and their relationships with environmental variability. A comparison between physico-chemical descriptors and phytoplankton communities within Mazatlán Bay and the lagoon-estuarine system Urias-La Sirena between 1975 and 1976, showed that chlorophyll *a* concentrations were greater in the lagoon-estuarine system than in the Bay in relation to higher water temperatures of the system (Alvarez & Ramirez 1978). The phytoplankton community in Urias-La Sirena was dominated by species with neritic/estuarine affinities from warm-tropical waters which distribution were regulated by tides and daily oscillations of residual waters from the thermoelectric production (Cortés-Altamirano 1981).

A similar situation was detected in 1981 (Caballasi 1985) and the detailed analysis of the composition on phytoplankton community composition, allowed to characterize its seasonal dynamics. The maximal densities for Mazatlán were detected in spring when the community was dominated by autotrophic flagellates. In Urias-La Sirena maximal values were recorded in summer when the community was dominated by diatoms. Phytoplanktonic communities were therefore different in both ecosystems in relation to environmental conditions: morphology, bathymetry and hydrodynamics of each site influencing water residence time which determine specific physico-chemical conditions (an open system for Mazatlán *vs* a confined system in Urias).

5.1.3.3 Continental influences

The state of Sinaloa is one of the most important regions in the Mexican territory because of its number of watersheds, connecting with eleven rivers draining watersheds to the Gulf of California and the Pacific Ocean (INEGI, 1995). Agriculture activities are at the origin of nutrient inputs in continental and coastal waters of the region. This increase enhances primary productivity, phytoplankton biomass and seaweeds increase, leading to the development of HABs and/or to hypoxia or anoxia events in this region.

The main continental influence in our study area is from the Presidio river (167 km long). Its origin is situated in the Occidental part of the Sierra Madre (the longest chain of mountains of Mexico) in the state of Durango. It has a 3,472 km^2 watershed area and an annual mean discharge of about 1779 millions of m^3 (INEGI, 1995). The amount of water arriving to the coast is reduced because of both its uses on watershed (urban, agriculture and industry needs) and the Siqueiros dam (CONAGUA, 2015). Presidio river receives important total nitrogen and total phosphorus loadings from detergents and fertilizers: average concentrations oscillate between 640 and 167 $\mu g\ L^{-1}$ (from February 2008 to January 2009: Sarmiento-Sanchez et al. 2017); the river is classified as hypereutrophic.

5.1.4 Objectifs

Our study took place in the context of a larger survey of pelagic ecosystems near the coasts of Sinaloa (in front of Mazatlán Bay): the *Centinela* survey (Fig. 2). The main objective of this survey is to contribute to improve our knowledge of the spatio-temporal variability of the coastal waters located in the southern part of Sinaloa: physicochemical (temperature, salinity) properties of the water masses, and phytoplankton abundances (chlorophyll *a* concentration) recorded by *in-situ* samples and remote sensing. The recent consideration of zooplankton (one of the main goal of this work) in the *Centinela* survey, contributes to strengthen our knowledge of changes in this ecosystem. Here, we will focus on copepod species in order to evaluate potential changes in biodiversity in relation to changes in the pelagic environment as a response of climate variability.

<u>The objectives</u> are to characterize at least at a decadal scale:

- Year-to-year changes in the pelagic environment (physico-chemico-biological contexts) and at a finer temporal scale, i.e. within a given year;
- Identify the links between this coastal ecosystem and changes in climate conditions.

To optimize and develop the environmental survey of this coastal zone, a collaboration with the French monitoring program SOMLIT (*somlit.epoc.u-bordeaux1.fr*) was established. The objective of SOMLIT is to monitor several coastal ecosystems along the French coast in order to detect potential long-term changes, to distinguish the sources of forcing that act on these ecosystems, and to disentangle the effects of natural climate variability from anthropogenic forcing. As for the SOMLIT monitoring, *Centinela* heads towards (in the midterm) not only a standardization of the sampling methods (ie. data acquisition) to allow for robust comparisons at large spatial scales but also data accessibility to a large community of users. Long-term series on environmental data based on standardized samplings, have allowed to identify changes and its in coastal ecosystems, as for example, in the San Francisco Bay: reduced sediment supplies, shift to deposition to net erosion, reduction of freshwater inflow, reorganization of biological communities cause by river damming, water diversion and species introductions and to implement improvements as an advanced sewage treatment to eliminate hypoxia (Cloern & Jassby 2012).

<u>The specific objective</u> of this thesis work is to focus, at an annual scale, on the zooplankton community that inhabits the coastal zone of Mazatlán, Sinaloa, with a peculiar emphasis on copepod communities in order to:

- characterize the zooplankton community and copepods diversity;
- identify the links between seasonal changes in zooplankton (copepods) and environmental variability;
- highlight similarities and differences between the study area and neighbor ecosystems;
- identify a specific site to be sampled in coming years, representative of the Sinaloa coastal ecosystem, for implementation in the Centinela long term survey.

The following scientific questions were formulated to characterize the zooplankton community and its links to the pelagic environment (in terms of temperature, salinity and chlorophyll *a*, as a proxy of primary productivity):

- What are the main characteristics of the zooplankton community of the coastal zone of Mazatlán (assemblages/dominant groups/target species to monitor)?
- What are the main copepod species within this community? Is the copepod community linked to its environment?

- What are the most important climatic/oceanographic processes that influence both the distribution and abundance of zooplankton community during the study period?

5.2 Materials and methods

5.2.1 Sampling stations

The sampling stations belong to 2 transects situated in the southern coast of Sinaloa (22°47'-23°20' N; 106°36-106°54' W) and cover a surface of 1085 km^2 (Fig 2). The coastal limits are comprised between El Verde Camacho (NPA/Ramsar- important site in terms of wetlands and turtles nesting) in the northern part and the entrance of the Presidio river in the southern part. It includes in the middle part of the area the Bay of Mazatlán. The coastal zone is characterized by sandy, rocky beaches and wetlands (CONABIO 2007). The continental shelf ranges from 30 to 70 km depending on the zone and is composed of soft and mixed sediments (Hendricks 1993). Hydrodynamics is influenced by both the Pacific Ocean and Gulf of California dynamics and the coastal zone impacted by continental discharges (INEGI 2017).

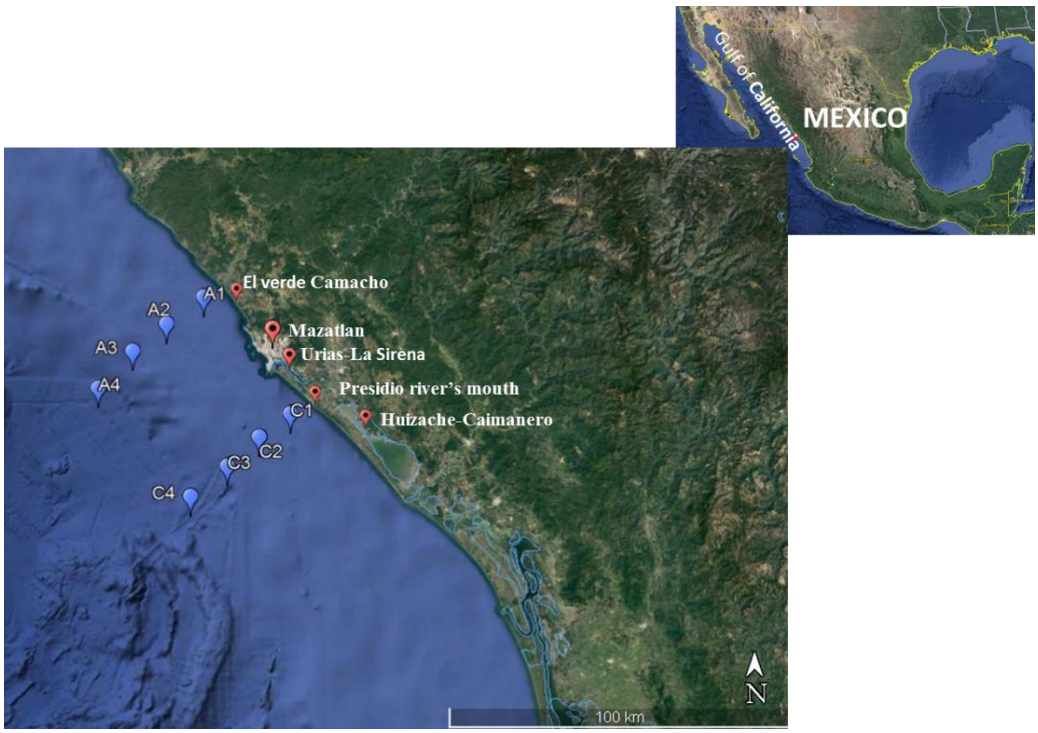


Figure 2. Map of the study area of Centinela survey: 2015-2016 (located in the entrance of the Gulf of California, in the coastal zone of the south of Sinaloa, Mexico), showing the sampling sites in Transects A and C and relevant wetlands, lagoons and rivers influencing the area.

The two transects are located northwards (Transect A) and sothwards (Transect C) from the Bay of Mazatlan. Distance of the stations from the coast ranged between 9.18 and 50 km (Transect A) and between 10.4 to 48.5 (Transect C). Station's depths ranged from 39 to 1016 (Transect A) and from 57 to 950 (Transect C) (Table 1).

Table 1. Centinela survey (2015-2016) sampling sites characteristics: transects and sites, geographical coordinates, distance from the coast (km), bathymetry (m). (Temperature and salinity measurements and zooplankton sampling).

Transect	Site	Latitude	Longitude	Distance from the coast (km)	Bathymetry (average depth m)
A	A1	23°20'2.40"N	106°36'21.60"W	9.18	39
A	A2	23°15'39.60"N	106°42'39.60"W	22.8	69
A	A3	23°11'13.20"N	106°48'21.60"W	35.3	342
A	A4	23° 5'13.20"N	106°54'10.80"W	50	1016
C	C1	23° 1'6.79"N	106°21'38.10"W	10.4	57
C	C2	22°57'19.91"N	106°26'55.72"W	22.1	72
C	C3	22°52'35.50"N	106°32'17.06"W	34.6	434
C	C4	22°47'39.55"N	106°38'30.37"W	48.5	950

Sampling was performed from April 2015 to March 2016 for transect A and in July, August, November and December 2015, January and February 2016 for transect C (Table 1). Four stations were sampled along both transects. Data obtained from transect A were used to describe the global seasonal variability, and data obtained from transect C allowed us to point out spatial variability when comparing with transect A data, taking into account contrasted periods (summer and winter).

Zooplankton samples were collected with a WP2 net (200 µm mesh size) at a speed of 2 knots for 10 minutes in subsurface (average depth 1m). The volume of water filtered through the net was recorded with a HydroBios flowmeter and samples were fixed in 5% seawater/buffered formalin before further treatment in the laboratory. At the same time sea surface temperature and salinity were recorded with a thermometer and a refractometer (Vitalsine SH6).

5.2.2 Biological component

5.2.2.1 Phytoplankton data

Chlorophyll *a* concentrations data was used as proxy of phytoplankton concentrations. Monthly satellite-derived Chlorophyll *a* concentrations ($mg.m^{-3}$; 1 km resolution) from merged sensors (MODIS Terra, MODIS Aqua and VIIRS) were provided by Dr. Mati Kahru from Scripps Institution of Oceanography, UCSD. Time series were calculated for the period (1997-2018) for each station, by selecting pixels corresponding to the area of interest and obtaining the monthly average value. Then, anomalies were calculated by obtaining the difference between the monthly average and the average value of the series. This procedure was performed using the Windows Image Software (http://www.wimsoft.com).

Two periods were considered:

- the time series that corresponds to our study period (2015-2016) in order to describe temporal variability;
- a period ranging from January 1997 to December 2018 to estimate the biological productivity of the study area at a large temporal scale.

5.2.2.2 Zooplankton data

Taxonomical identification (and counting) was performed with a stereoscope (Nikon SMZ25) for the main zooplankton taxa and copepods following Rose (1933), the World Register of Marine Species database (WoRMS; www.marinespecies.org) and the taxonomic classification proposed by Razouls and colleagues (2005-2018 https://Copepodes.obs-banyuls.fr/en/listegen.php) and the *Catalogo de los Copepodos pelagicos del Pacifico Mexicano* (Palomares-Garcia et al. 1998). Copepods were identified at the species level. Sorting, counting and identification were performed in a Dollfuss box, on the basis of 200 individuals (of copepods) and abundances (ind.m^{-3}) were calculated. Siphonophores were numerated taking into account detached nectophores.

5.2.2.3 Large-scale climatological data

The Multivariate ENSO Index (MEI v1) was obtained from https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/mei.html. This index is based on six principal variables of atmosphere: sea level pressure, zonal and meridional components of the surface wind, sea surface temperature, surface air temperature and cloudiness (data from the International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set: ICOADS). Twelve annual values are calculated by sliding bi-monthly season (January-February, February-March, March-April, etc.). Large positive (negative) values of MEI indicate occurrence of El Niño (La Niña) event.

5.2.3 Data treatment

5.2.3.1 Environment

Means, standard deviations and median values were obtained and represented as a function of time and space (months, transects, sites). In order to represent seasonal variability of environmental data, mean monthly values of the 4 stations of transect A were analyzed (10 months' survey). Spatio-temporal variability (north-south and onshore-offshore gradients) was only studied for common sampling months (i.e. 6) between transects A and C (July, August, November, December, January and February). Before statistical comparisons, the normality of data was estimated following the Shapiro-Wilk procedure. To identify differences between transects and sites and because of the non-normality of the datasets, Kruskal Wallis tests were calculated.

5.2.3.2 Biology

Phytoplankton

Study context (survey 2015-2016): time series corresponding to our study period were calculated for each station, by selecting the pixels that correspond to our area of interest (see § 5.2.1.4.1) as percent anomalies.

"Long term" temporal context: time series for the period 1997-2018 were averaged for the whole sampling area and a moving average procedure (based on a 1-year window) was applied to extract the seasonal variability. Monthly averages were obtained for all the period and the seasonality of chlorophyll *a* concentrations was represented (the same method was applied to MEI index).

Zooplankton

Data from transect A represented annual variability of the main zooplankton taxa. Data corresponding to the common months between transects A and C (July, August, November and December 2015, January and February 2016) were used to compare the different sites and to reveal differences in species abundances during productive (summer/autumn) and winter periods. Zooplankton and copepod data were log 10 (x+1)-transformed for analysis. Correlation tests were performed to detect the potential links between the MEI index, chlorophyll *a* anomalies and total zooplankton abundances for the period 2015-2016. A list of copepod species and associated frequencies of occurrence is provided below. Relative abundances of zooplankton major groups were represented as histograms for transects A and C.

Spatio-temporal variability of copepod community

- In order to characterize the spatio-temporal variability within the copepod community, standardized Principal Component Analysis (PCA's) were performed on copepod species data:
  - data from the transect A survey (all months included): temporal variability,
  - data from common months between transects A and C (July, August, November, December, January, February): spatial variability.

Correlations between annual changes in species abundances and a set of environmental variables (temperature, salinity and Chlorophyll *a* concentration) were calculated.

- In order to assess the similarities (in terms of species composition) between sites, a hierarchical clustering algorithm was performed on copepod species abudandances, taking into account common months for transects A and C. We used the Bray Curtis distance to calculate the distance matrix, which is a dissimilarity index commonly used to assess similarities/differences between communities. We used the Ward distance for clusters aggregation.

- To assess the possible links between copepod diversity and environmental variables, two diversity indices (specific richness (S) and Shannon index H) were calculated and correlated with environmental variables.

s

Shannon index: $H = \sum_{i=1} [(p_i) \times \ln(p_i)]$

where: H = the Shannon diversity index

p_i = the fraction of the population of species i

S = the number of recorded species

5.3 Results

5.3.1 Spatio-temporal seasonal variability of environmental characteristics

5.3.1.1 Temperature

The mean annual temperature determined from the annual survey (Transect A, 10 months), was 27.8°C +/-2.7°C and the median was 27.0 °C. Minimal (24.2°C) and maximal (32.6°C) temperatures were found in March and August, respectively (Fig 3a). By comparing variability when considering the common months between Transects A and C, we determined mean temperatures that ranged from 29.1 °C +/- 2.6°C) to 28.4 °C +/- 2.5°C), respectively (Fig 4a). Mean maximal monthly values per transect were observed in July for transect C (32.2°C) and in August for transect A (32.6°C) and the lowest ones in January for both transects (A=24.5°C, C=25.0°C). No-significant differences in temperature between both transects were found (Kruskal-Wallis test, p-value = 0.35). No-significant statistical difference in temperature was detected between the stations (Kruskal-Wallis test, p-value= 0.93) (Fig 5a).

5.3.1.2 Salinity

Average and median values of salinity measured during the 10-months sampling in Transect A were 32.8 +/- 2.1) and 33.5. The lowest salinity (30.0) was observed during the summer period (July, August) and the maximal one (35.0) during the winter period (December to March) (Fig. 3b). Average salinity for common months ranged between 32.3 +/- 2.1) for transect A and 33.5 +/- 2.8) for transect C. Maximal average value was 35.0 in December/January for Transect A and in November/December for Transect C, while the lowest one (30) was observed in July/August for Transect A and in June for Transect C (Fig. 4b). No-significant difference in salinity between both transects was found (Kruskal-Wallis test, p value = 0.09). Nevertheless, we observed greater values and variability of salinity in Transect C stations during summer and autumn months (July, August and November). No-significant statistical difference in salinity was detected between the stations (Kruskal-Wallis test, 0.96) (Fig. 5b).

5.3.1.3 Chlorophyll a concentration

During the period 2015-2016, average chlorophyll *a* concentration was 0.51 +/- 0.40 $mg.m^{-3}$ for Transect A (10-months survey). Minimal and maximal values were 0.16 $mg.m^{-3}$ and 1.68 $mg.m^{-3}$. Average concentration of Chlorophyll *a* for common months between both transects were 0.56 +/- 0.43 $mg.m^{-3}$ (Transect A) and 0.65 +/- 0.51 $mg.m^{-3}$ (Transect C). Maximal

values were observed in August for Transect A (1.68 mg.m^{-3}) and in July for Transect C (1.62 mg.m^{-3}) and the lowest ones in July (Transect A: 0.16 mg.m^{-3} and Transect C: 0.17 mg.m^{-3}). No-significant difference between transects was observed (Kruskal-wallis test, p-value= 0.74 mg.m^{-3}). Significant differences were detected between stations in both transects (p-value= 0.04) (Fig. 5c), with higher chlorophyll *a* concentration and more variability for the coastal stations A1 and C1.

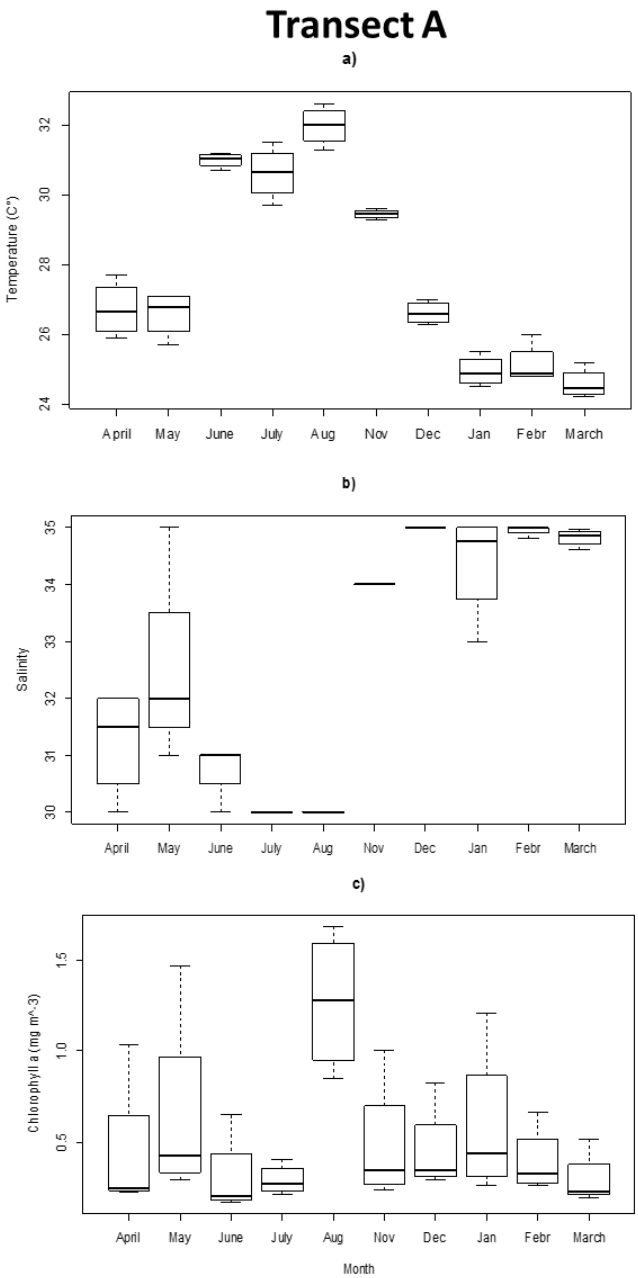


Figure 3: Centinela survey Transect A (2015-2016). Monthly variability (10 months of sampling) of Temperature (a), Salinity (b) and Chlorophyll *a* concentrations (c) for the period 2015-2016.

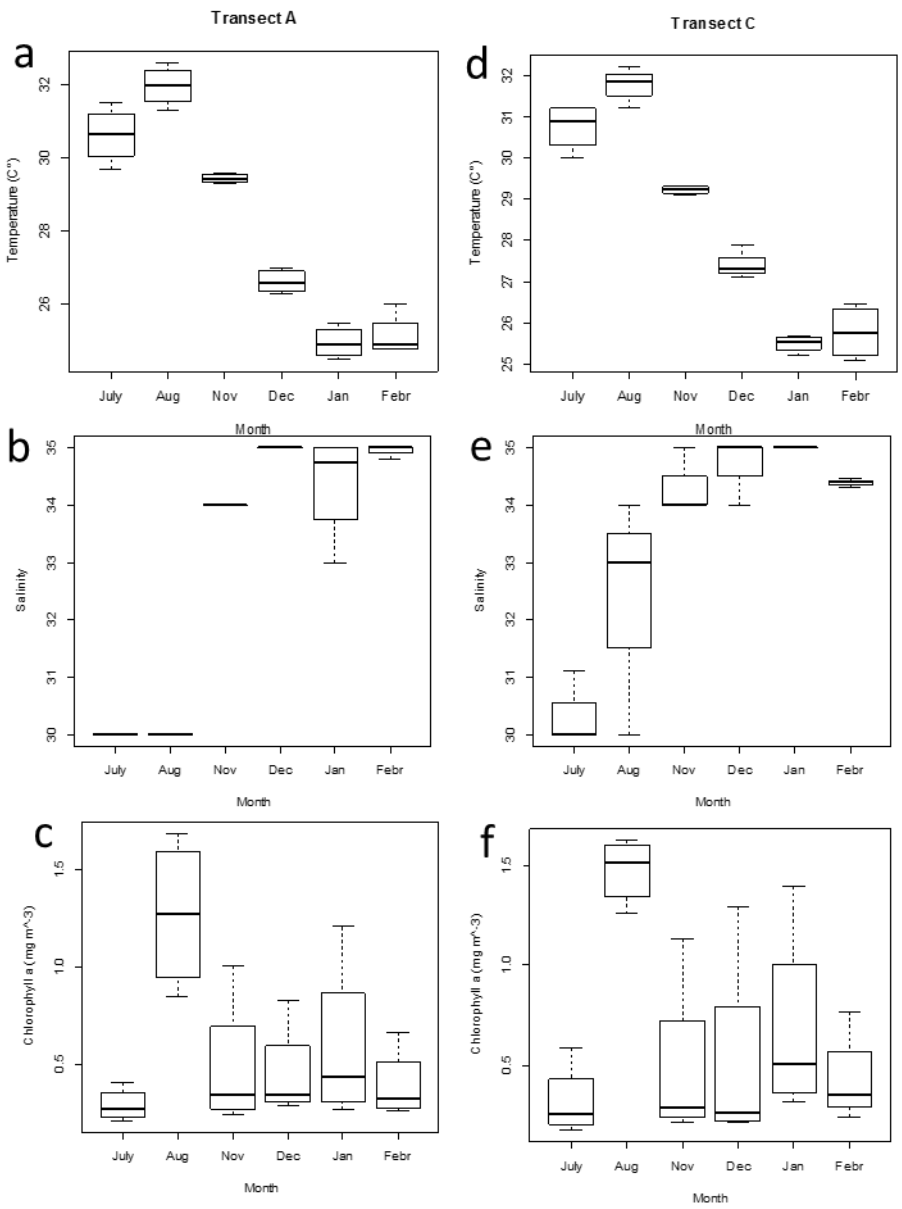


Figure 4: Distribution of monthly variability of Temperature (a, d), Salinity (b, e) and Chlorophyll a (c, f) for common months at four sites in the Gulf of California (Minimum, 1rst Quartile, Median, 3rd Quartile, Maximum).

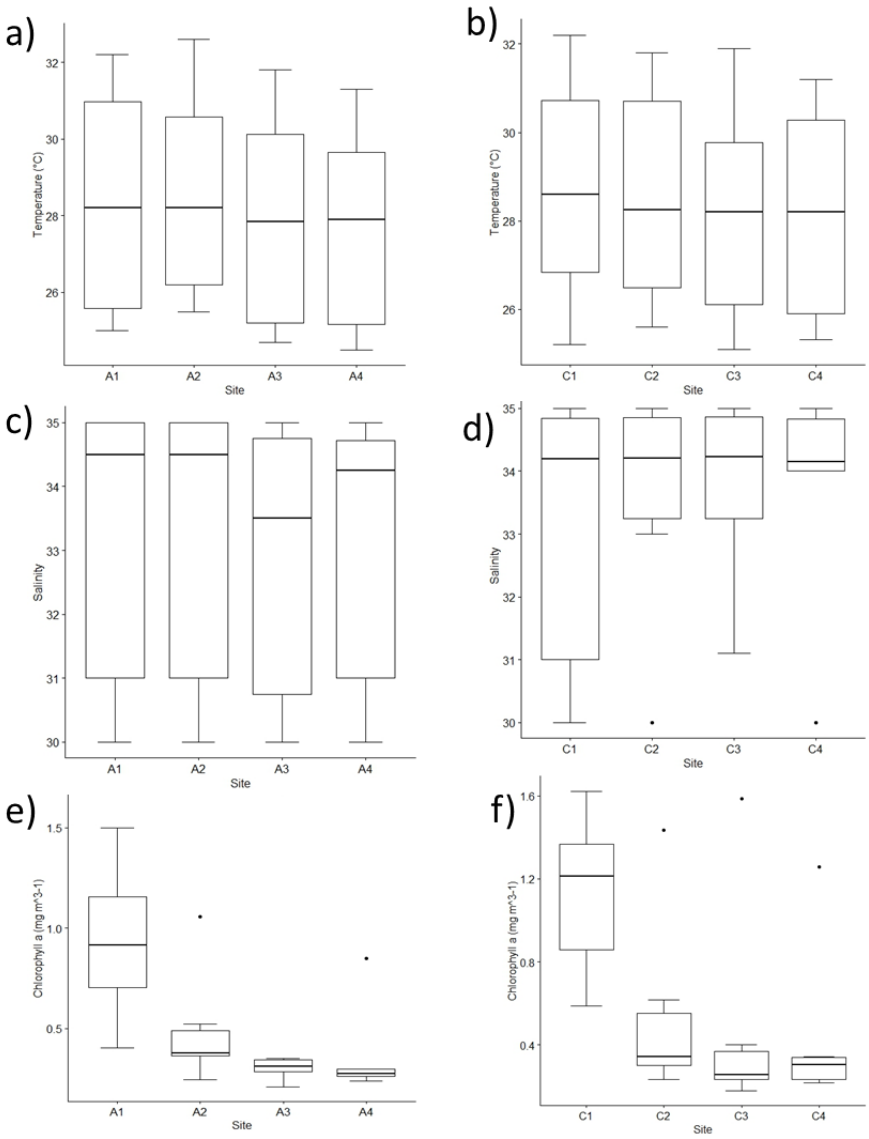


Figure 5: Centinela survey – Transects A and C (2015-2016). Spatial variability of Temperature (a, b). Mean values of Salinity (c, d) and Chlorophyll *a* concentration (e, f) observed for common months during the summer (July and August) and winter periods (November, December 2015, January and February 2016) on each site.

5.3.2 Variability of phytoplankton biomass during the study period compared to year-to-year variability

Chlorophyll *a* concentration decreased when MEI values increased (Fig 8), a relationship highlighted when time-series are smoothed (moving averages, order-12), i.e. after removing of the seasonal trend. We observed negative correlations (p-value < 0.05) between chlorophyll *a* anomalies and MEI during the period 1997-2018 in all the stations (Table 2), indicating that positive values of the large-scale index were related to a decrease in phytoplankton biomass. When compared to past data (i.e. before 2012), chlorophyll *a* anomalies showed negative anomalies from 2012 onwards with an increase (~ 300%) during summer 2015 (Fig 6).

A gradient of the influence of the ENSO signal was observed from the inshore to the offshore stations. This signal was more patent in inshore stations (A1 and C1 r=-0.44 and r=-0.43, respectively), revealing a higher influence of the ENSO in coastal stations than in offshore sites.

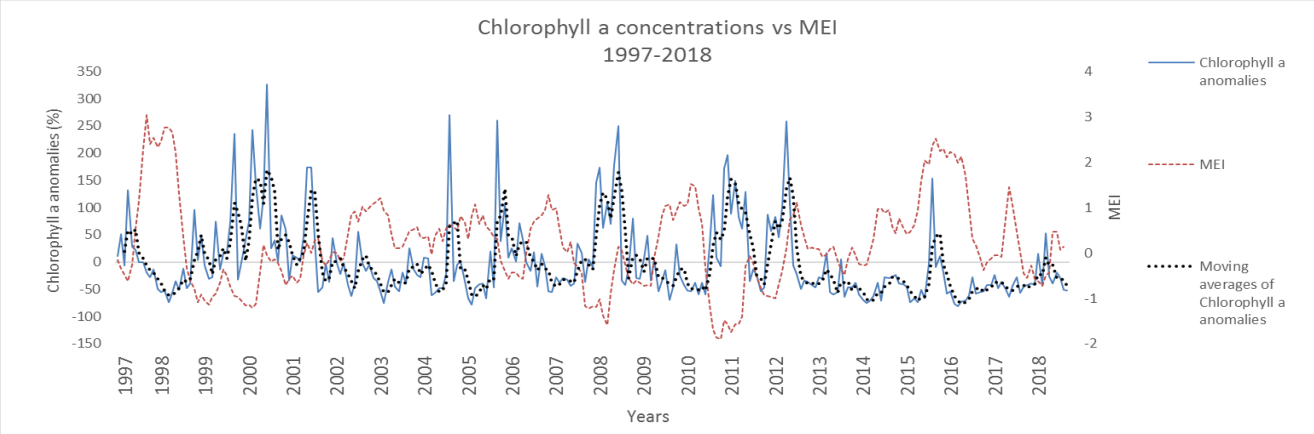


Figure 6: Sampling area (period 1997-2018): mean monthly chlorophyll *a* anomalies based on raw (——) and detrended (- - - -) data, and MEI monthly values (- - - -).

Table 2. Pearson linear correlation coefficients between monthly chlorophyll *a* anomalies *per* site and MEI monthly values during the period 1998-2018 (p-value < 0.05).

Site	Correlation coefficient (r)
A1	-0.44
A2	-0.35
A3	-0.29
A4	-0.26
C1	-0.43
C2	-0.34
C3	-0.32
C4	-0.23

Chlorophyll *a* concentration and the MEI exhibited a clear seasonal variability over the whole study area from 1998 to 2018 (Fig 7). The average MEI seasonality was characterized by low values in winter, a rise in spring (highest values in May and June), followed by a decrease from June and over the summer period. A classical seasonal cycle of phytoplankton was observed, with two periods of productivity, a high peak in spring and a late small peak in autumn.

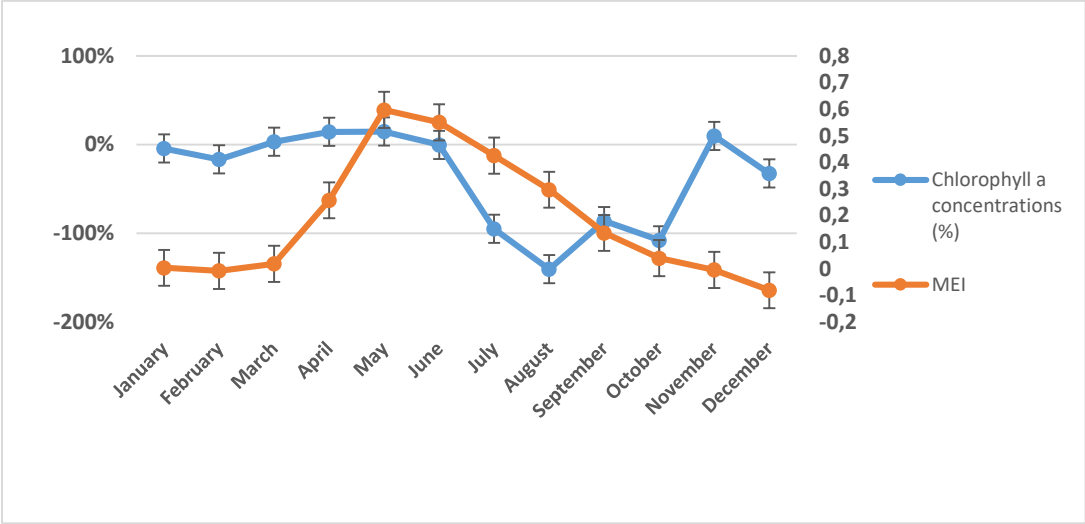


Figure 7: Mean monthly anomalies of chlorophyll *a* (in % in blue) and the MEI index (in orange) over the period 1998-2018.

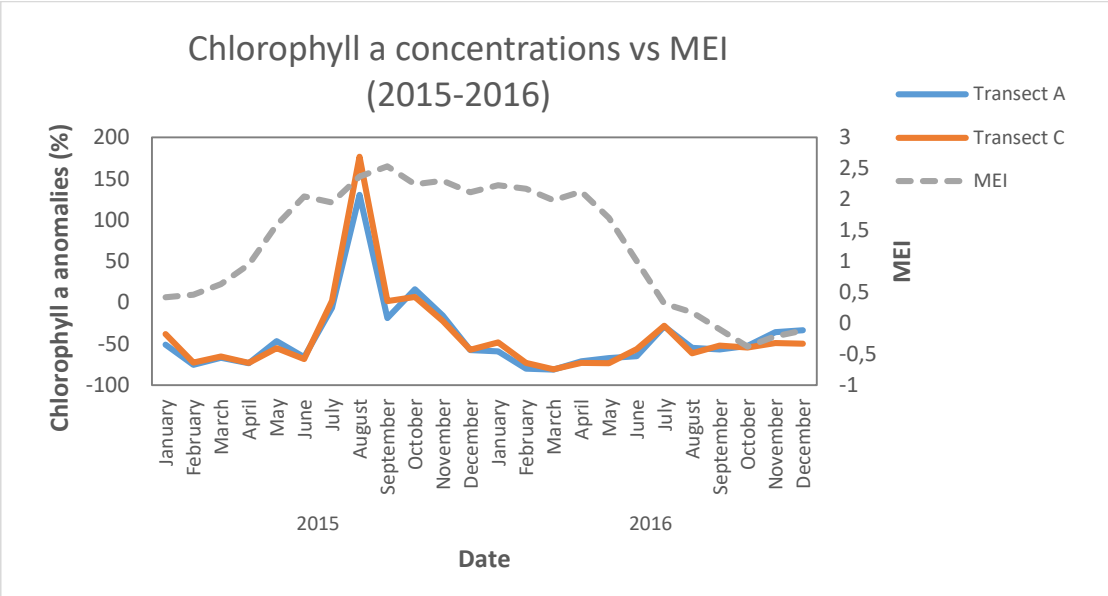


Figure 8: Centinela survey. Mean monthly anomalies of chlorophyll *a* (%) in Transects A and C, and MEI values over the period 2015-2016

A focus on the MEI index and anomalies in chlorophyll *a* concentration over the period 2015-2016 shows atypical seasonal patterns for both chlorophyll *a* concentration and the index. High values of the MEI and the absence of seasonality during 14 consecutive months (a warm ENSO phase, i.e. an El Niño episode) were positively correlated with increasing chlorophyll *a* concentration (r=0.26 and r=0.30) in both summer and autumn for the Transects A and C, leading to an atypical seasonal scheme (100-150%) (Fig 8).

5.3.3 Variability of zooplankton community

5.3.3.1 Annual variability

Mean monthly abundances of total zooplankton (10 months of survey, Fig. 9) in Transect A was 2709 ind.m^3. Maximal zooplankton abundances were observed in August 2015 (13 850 ind.m^{-3}) and minimal in March 2016 (388 ind.m^3). The dominant groups were copepods (54.0%), cladocerans (13.0%), chaetognths (11.2%) and appendicularians (8.0%).

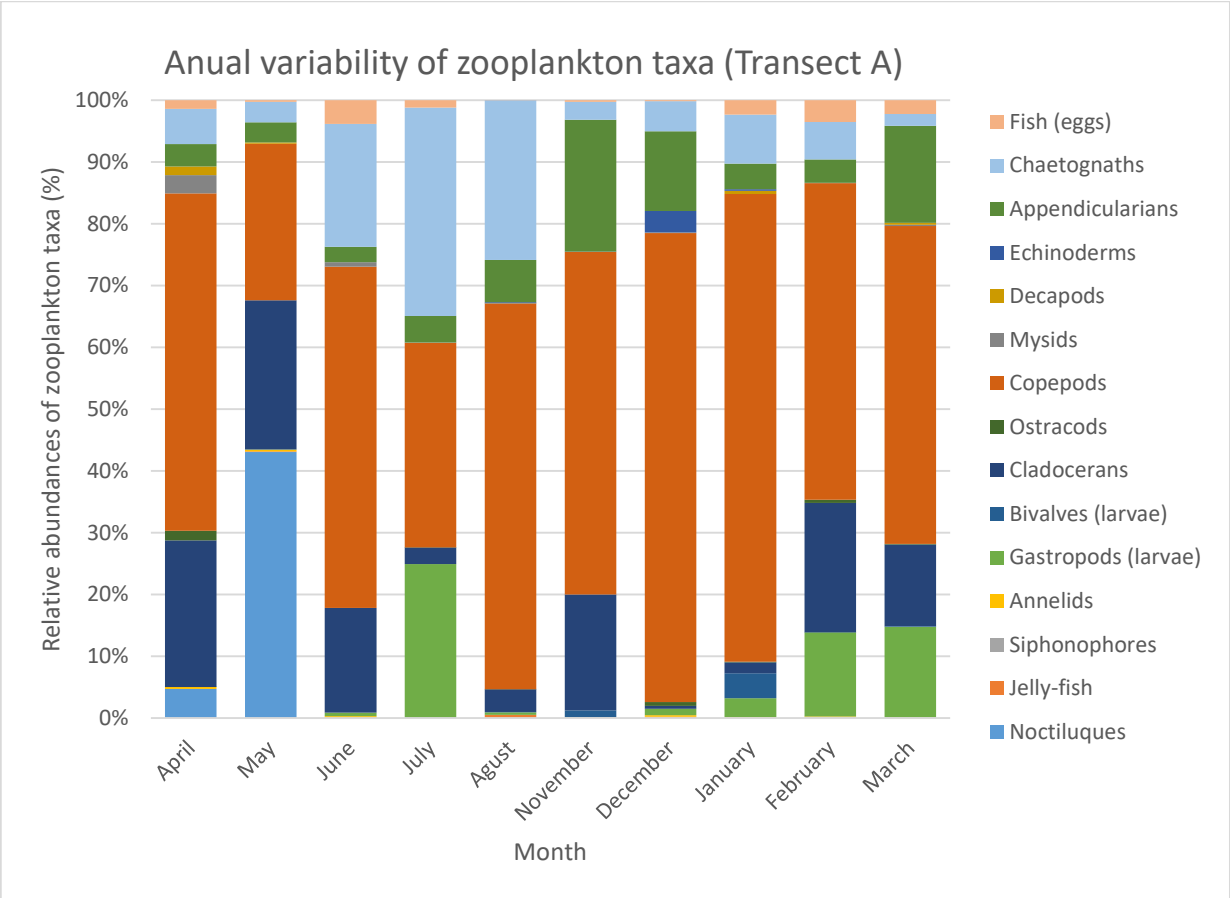


Figure 9: Centinela survey - Transect A (10 months). Relative abundances of zooplankton (%) during the period 2015-2016.

5.3.3.2 Spatio-temporal variability: summer/autumn and winter periods

Comparisons of zooplankton abundances were carried out, taking into account common sampling months between Transects A and C (Fig. 10) that correspond to environmental contrasted periods with different biological production. Mean monthly zooplankton abundances during this period were 3708 ind.m^{-3} for Transect A, and 566 ind.m^{-3} for Transect C (with very low values over the whole period). The most important difference was observed in summer (July and August): from 9932 ind.m^{-3} to 13850 ind.m^{-3} in Transect A *vs* 573 ind.m^{-3} to 894 ind.m^{-3} in Transect C. During the autumn-winter period (November to February) abundances were low for both transects (Fig 10).

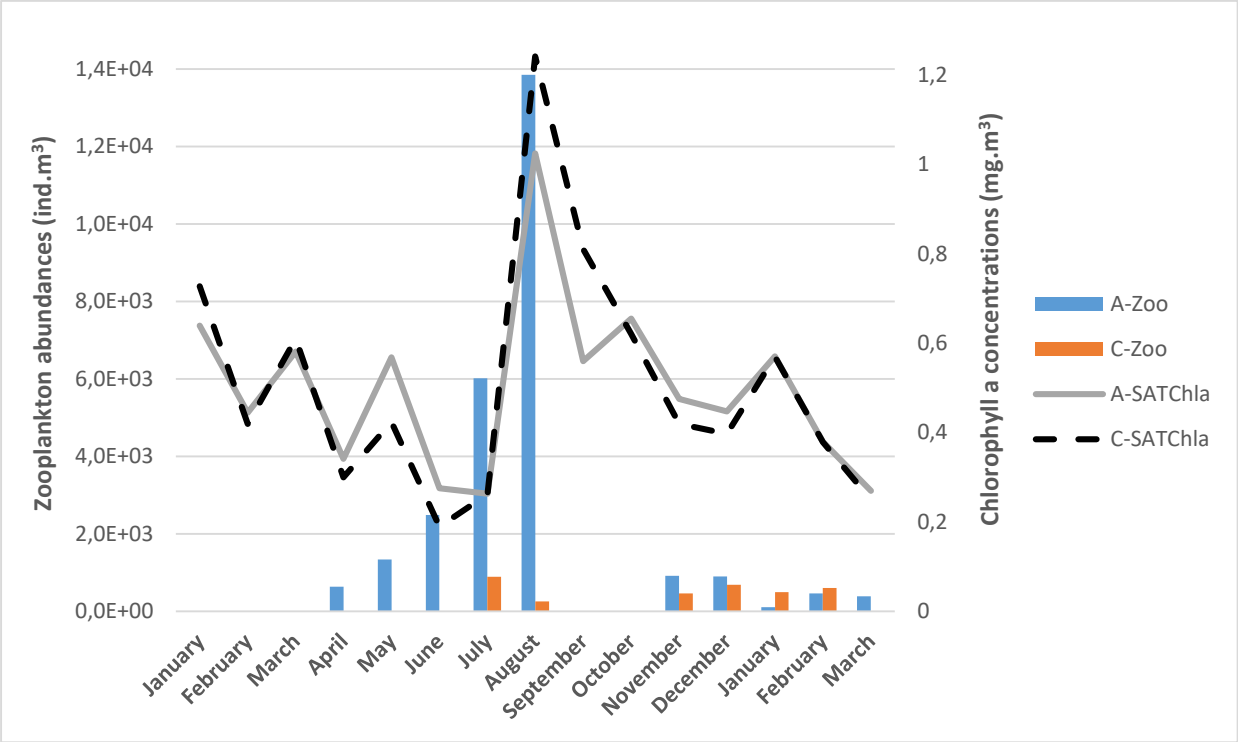
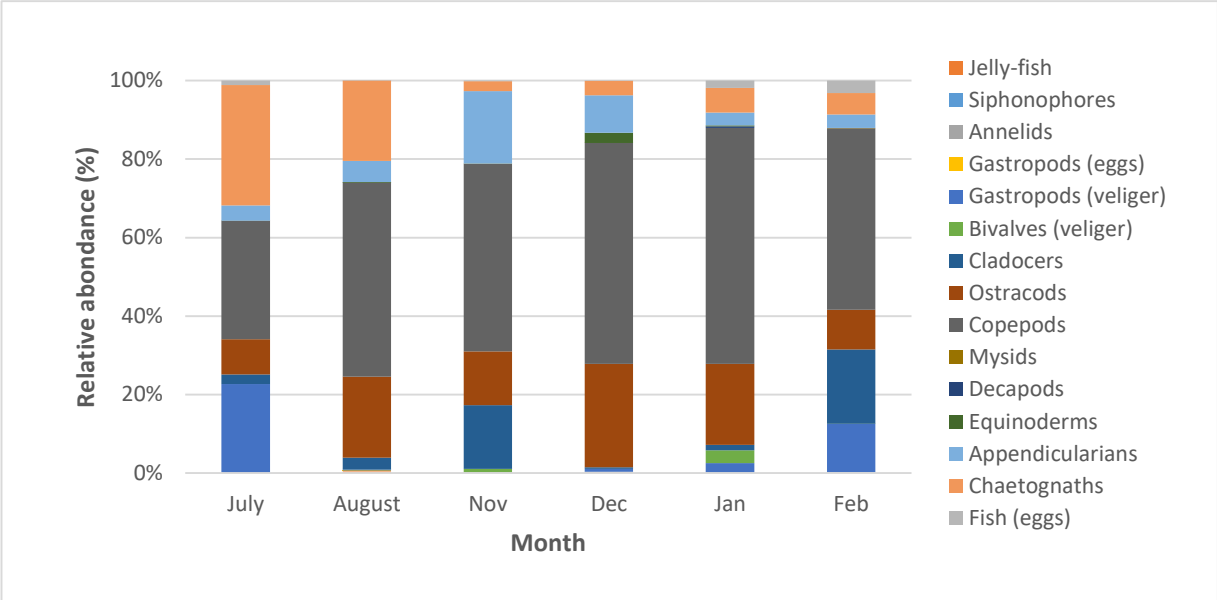


Figure 10: Centinela survey - Transects A (10 months) and C (6 months). Mean monthly chlorophyll *a* concentration (mg.m^{-3}) (Transect A and Transect C) and total zooplankton abundances (ind.m^{-3}) (Transect A and Transect C) during the period 2015-2016.

In both transects, the zooplankton communities were mostly dominated by copepods (59.0% in Transect A; 61.0% in Transect C), followed by chaetognths (13.5% in Transect A; 16.0% in Transect C), cladocerans (8.0% in Transect A, 5.0% in Transect C), appendicularians (7.8% in Transect A; 9.0% in Transect C) and gastropods (6.0% in Transects A and C) (Fig. 11).

Copepods and chaetognths dominated the community over the whole sampling period (the strongest dominance being observed in winter). Sporadically, other taxa can be co-dominant (e.g. gastropods during July in Transect A).

a)



b)

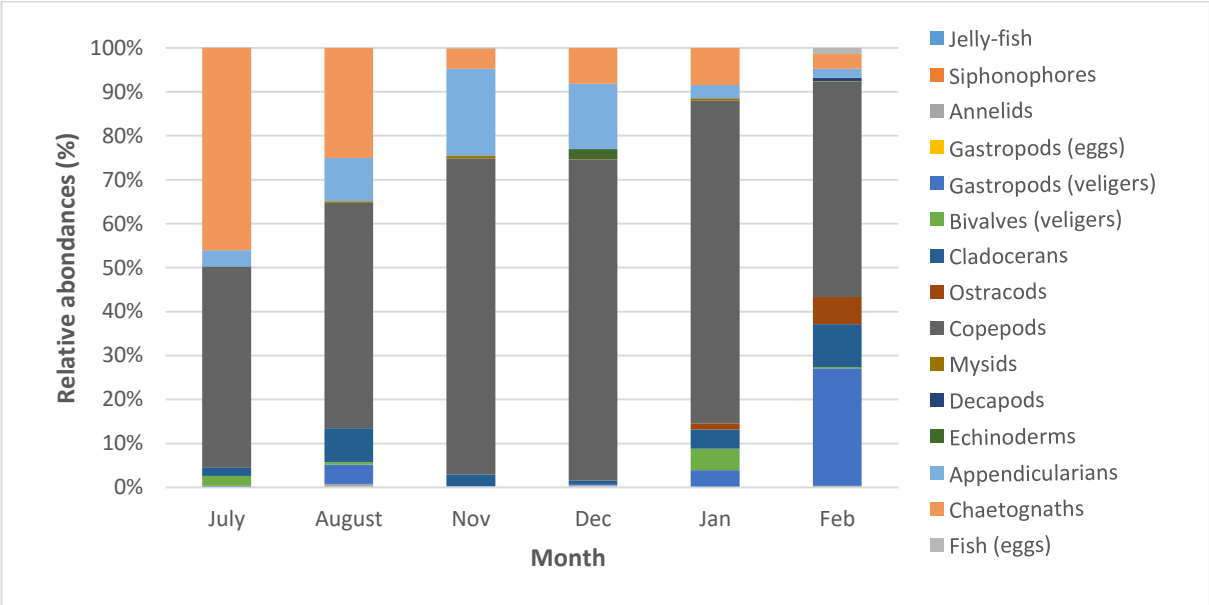


Figure 11: Relative abundances of the main zooplankton groups (monthly values) in (a) Transect A and (b) C during the Centinela survey (period 2015 – 2016).

5.3.4 Links between zooplankton and environment

The period of highest mean zooplankton abundances was observed in summer for Transect A, for the highest temperature and chlorophyll *a* concentration and the lowest salinity (Fig 4a,b and Fig 9), the same pattern being detected for Transect C (4d,e and Fig 9). Chlorophyll *a* concentration were positively correlated with total zooplankton abundances in Transect A

(r=0.71; p-value < 0.05; n=6), while a negative correlation was detected in Transect C (r=-0.83; p-value < 0.05; n=6) (Fig. 10).

5.3.5 Variability of copepod community

5.3.5.1 Annual variability of copepod community composition

Twenty-five species were identified for both transects. On the basis of the largest temporal scale (10 months: Transect A), 24 copepod species were identified (Table 3). The most abundant were *Urocorycaeus lautus* (13.1%), *Oncaea media* (12.1%), *Calanus Pacificus* (9.8%), *Acrocalanus spp* (9.8%), *Corycaeus robustus*, *Oithona nana* (8.2%) *Centropages furcatus* (7.5%) and *Euterpina acutifrons* (5.3%) (see Table 3).

5.3.5.2 Seasonal variability of copepod community composition

By investigating the common sampling period, 21 and 20 species were found in Transects A and C, respectively (Table 3). The copepod community was mainly composed of (Table 3) *Urocorycaeus lautus* (10.2% in Transect A and 12.0% in Transect C), *Oncaea media* (9.7 and 12.6%), *Acrocalanus sp* (7.9 and 9.3%), *Calanus pacificus* (7.4% and 9.3%), *Centropages furcatus* (6.3 and 8.2%), *Oithona nana* (5.7 and 5.4%) and *Euterpina acutifrons* (4.6 and 6.1%).

Table 3. Centinela survey (2015-2016): List of copepod species and average relative abundances. Transects A and C (summer/autumn and winter)

Family	Species	First identification	Relative abundances (%)		
			Seasonal (6 months)		Annual (10 months)
			A	C	A
Acartiidae (Sars G. O., 1903)	*Acartia danae*	Giesbrecht, 1889	*0,57*	*0,00*	*0,66*
	Acartia clausi	Giesbrecht, 1889	*3,41*	*6,01*	*4,26*
	Acartia lilljeborji	Giesbrecht, 1889	*1,14*	*0,55*	*0,98*
Aetideidae (Geisbrecht, 1892)	*Euchirella amoena*	Giesbrecht, 1888	*0,00*	*0,00*	*0,33*
Calanidae (Dana, 1849)	*Calanus minor*	Claus, 1863	*2,84*	*3,83*	*3,28*
	Calanus pacificus	Brodsky, 1948	*7,39*	*9,29*	*9,84*
Centropagidae (Geisbrecht, 1893)	*Centropages furcatus*	Dana, 1849	*6,25*	*8,20*	*7,54*
	Centropages bradyi	Wheeler, 1900	*0,00*	*0,00*	*0,33*
Euchaetidae (Geisbrecht, 1893)	*Euchaeta spp*	Philippi, 1843	*1,14*	*1,09*	*1,64*
Metridinidae (Sars G. O., 1902)	*Metridia pacifica*	Brodsky, 1950	*1,14*	*3,83*	*2,62*
Paracalanidae (Geisbrecht, 1893)	*Acrocalanus*	Geisbrecht, 1888	*7,95*	*9,29*	*9,84*
	Paracalanus parvus	Claus, 1863	*0,57*	*4,92*	*1,31*
Pontellidae (Dana, 1852)	*Labidocera acuta*	Dana, 1849	*0,57*	*0,55*	*1,31*
	Labidocera johnsoni	Fleminger, 1964	*1,70*	*1,09*	*1,97*
	Pontelina plumata	Dana, 1849	*0,00*	*0,00*	*0,33*
Temoridae (Geisbrecht, 1893)	*Temora stylifera*	Dana, 1849	*1,14*	*4,92*	*1,31*
Oithonidae (Dana, 1853)	*Oithona nana*	Geisbrecht, 1893	*5,68*	*5,46*	*8,20*
	Oithona similis	Claus 1866	*1,14*	*4,37*	*1,64*
	Oithona plumifera	Baird, 1843	*0,57*	*2,19*	*1,64*
Tachidiidae (Sars GO, 1909)	*Euterpina acutrifrons*	Dana 1847	*4,55*	*6,01*	*5,25*
Corycaeidae (Dana, 1852)	*Corycaeus (Urocorycaeus) lautus*	Dana 1849	*10,23*	*12,02*	*13,11*
	Corycaeus (Monocorycaeus) robustus	Geisbrecht, 1891	*6,25*	*3,28*	*8,85*
	Corycaeus (Ditrichocorycaeus) affinis	McMurrich, 1916	*0,00*	*0,55*	*0,00*
Oncaeidae (Geisbrecht, 1893)	*Oncaea media*	Geisbrecht, 1891	*9,66*	*12,57*	*12,13*
Saphirinidae (Thorell, 1859)	*Saphirina spp*	Thompson, 1829	*0,00*	*0,00*	*1,64*

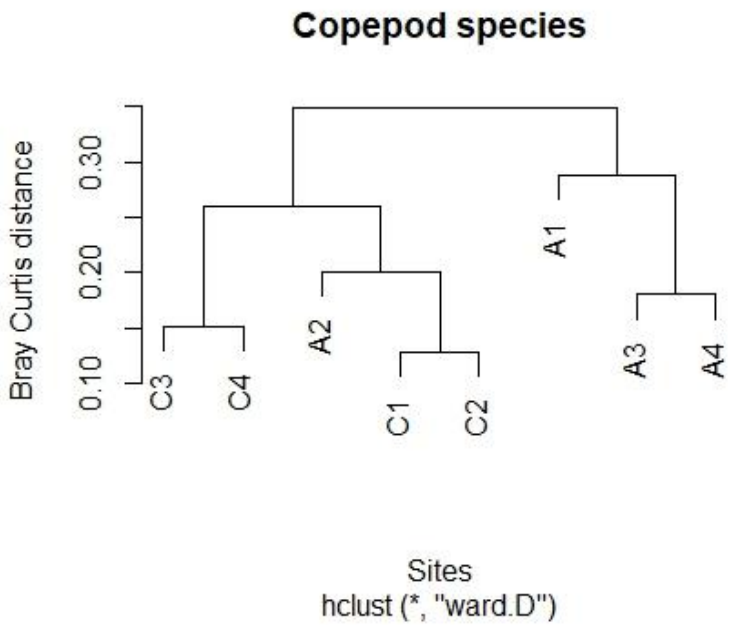


Figure 12. Hierarchical analysis of the copepod species composition among sampling sites based on Bray Curtis distance and Ward's method of cluster analysis.

The dendrogram calculated on the copepod diversity observed in winter-summer, allowed us to identify two groups of stations: A first group encompassing stations A1, A3 and A4 and a second that grouped together all the stations of Transect C and station A2 (Fig 12); For transect C, the dendrogram allowed us to differentiate coastal (C1 and C2) from offshore sites (C3 and C4). Note that station A2 was more related to the stations of Transect C.

5.3.5.3 Diversity index and environmental conditions

Both the species richness and the Shannon index (H) were highly variable over the sampling period for both transect. At an annual scale, the highest Shannon value was observed in August and November 2015 in station A1 (H=2.70 and H=2.55, Fig 14a). Transect C exhibited the highest Shannon index in August in station C3, followed by C4 (H=2.71) C2 (H=2.59) and C1(H=2.32) (Fig 13).

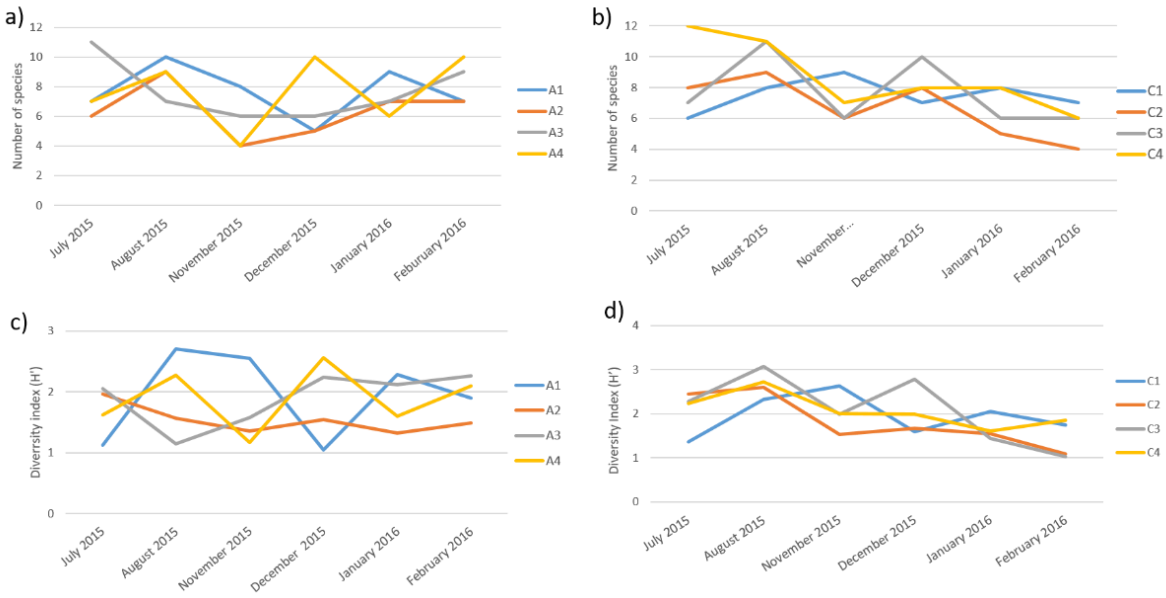


Figure 13. Variability of number of species (a and b) and diversity index (H') (c and d) per station: Transects A and C.

Table 4. copepod diversity and relationships with the pelagic environment, for each sampling station from the period July 2015 -February 2016.

Correlation coefficient (H' index and environmental variables)

Site	Temperature	Salinity	Chlorophyll *a*
A1	0.11	-0,05	0,80
A2	0,51	-0,72	-0,22
A3	-0,80	-0,33	-0,43
A4	-0,14	-0,20	0,13
C1	0,10	0,09	0,59
C2	0,89 *	-0,73	0,53
C3	0,80	-0,47	0,56
C4	0,87 *	-0,36	0,80

***p-value<0.05**

Temperature and salinity were not significantly related to copepod diversity (Shannon index) in the more coastal stations (A1 and C1) and the offshore A4 (Table 4). For stations A2, A3, C2, C3 and C4, copepod diversity was negatively correlated to salinity, while A2 and A3 were also negatively correlated to temperature, but positively for transect C. Diversity was positively correlated to Chlorophyll *a* concentration, except for station A2 for which a strong negative correlation was observed.

5.4 Discussion

Due to its geographical and physical characteristics, the Gulf of California (GC) is a complex ecosystem, with a particular physico-chemical and biological pelagic environment. Its biodiversity, considered as one of the greatest in the world, supports one of the most important production worldwide. The Gulf is also submitted to multiple natural and anthropic pressures in addition to climate change. The strongest source of climate variability is associated with the El Niño Southern Oscillation (ENSO). The signature of the ENSO is heterogeneous in the Pacific and ENSO events are characterized by high sea surface temperatures and water masses associated with a stratification induced by poleward wind which led to a decrease in the occurrence and lasting of up-welling activity. Consequently, a reduction in primary production and changes in zooplankton biomasses and diversity are observed inducing changes in fish community and important impacts for fisheries (Jimenez-Perez & Lara-Lara 1988; Lavaniegos-Espejo & Lara-Lara 1990; Lavaniegos-Espejo et al. 1998; Jimenez-Perez & Lavaniegos Espejo 2004; Durazo et al. 2005; Santoso et al. 2017).

From a hydrodynamic point of view, during non-ENSO conditions, the mainland coastal current of the GC is dominated by the Pacific Ocean flow poleward current in the GC which is an extension of the Costa Rica Coastal Current and the Mexican Coastal Current as a response to wind-forcing (Lavin et al. 2014). During an ENSO event (1997-1998, one of the strongest ENSO events: Coria-Monter et al. 2018), dominant water masses were TSW Tropical Surface Waters (TSW) and Subtropical Sub-Surface Waters (StSsW).

Few observed records of “intense” ENSO events exists (1982-1983, 1997-1998, 2015-2016, Santoso et al. 2017). Their evolutions were not linear but stochastic, and a better knowledge of their consequences might be of interest to improve the way such mechanisms are considered in climate models.

Our study period (2015-2016) refers to one of the strongest ENSO events in the Pacific since 1950 (assessed from the MEI values; Fig 1), allowing us to focus on the abiotic and biotic consequences of episode. From a specific point of view:

- the present study focuses on the consequence on biodiversity (zooplankton as a target taxonomic group) in the **entrance of the Gulf of California** of the transition phase from non-ENSO to ENSO conditions, starting in winter 2015 (Mc Clatchie et al. 2016);

- to characterize the year-to-year variability of this ecosystem following two spatial gradients from coastal to offshores sites in order **to elaborate a standardized long-term**

sampling strategy for the creation of a coastal observatory dedicated to the zooplankton compartment. Such a long-term observatory will help to improve the future management and conservation of the region.

The 2015-2016 period: a heat wave followed by an ENSO event

The intensity of this event was associated to unusual warm condition in 2014 in a long-term background warming context (Santoso et al. 2017). The North Pacific presented warm conditions in 2014-2015, induced by a heat wave which have started late 2013 in the Gulf of Alaska. The heat wave in the NE Pacific Ocean during the boreal winter of 2013-2014 was caused by i) lower rates of heat loss from the ocean to the atmosphere and ii) relatively weak cold advection in the upper ocean. This mechanism can be attributed to an unusual strong and persistent weather pattern associated with high sea level pressure over the water masses (Bond et al. 2015). Some of the biological impacts in the Northeastern Pacific refers to i) extremely low chlorophyll concentrations over the late winter/spring 2014 in this region of warm anomalies, possibly induced by a shutdown of nutrient transports into the mixed layer and ii) dramatic shifts in fish (tuna, salmon, ocean sunfish and a thresher shark) and marine bird communities (Bond et al. 2015).

The heat wave interacted with an El Niño event that occured in the equatorial Pacific in 2015. In the California Current System, for example, this interaction induced warm ocean conditions, stratification, nutrient suppression and silicic acid stress, and consequently the initiation of a toxic *Pseudo-Nitzschia* bloom associated to very low zooplankton biomass in the warmed-saline surface water masses off Baja California coasts (Mc Clatchie et al. 2016). As observed during the 1997-1998 ENSO event, dominant water masses over the period 2015-2016 were TSW (Tropical Surface Waters as in 1997-1998) and StSsW (Subtropical Sub-Surface Waters) (Coria-Monter et al. 2018).

The 2015-2016 event: consequences on plankton production

Chlorophyll *a* concentrations recorded in the region of the Centinela survey during the period 1997-2018, exhibited an important year-to-year variability. The negative correlation between chlorophyll *a* concentrations and the MEI index illustrates the relationship between low phytoplankton biomass and positive anomalies of MEI. At the entrance of the Gulf of California, the period 2013-2017 was characterized by a strong seasonal variability, with high Chlorophyll *a* concentrations in winter and low values in summer (Coria-Monter et al. 2018). At the scale of our study area, the period 2015-2016 exhibited positive MEI values positively correlated with Chlorophyll *a* concentrations (higher than those usually observed in August 2015), highlighting an atypical scheme.

At the regional scale of the Southern Part of the Gulf of California, and in comparison to previous ENSO events, we confirm the moderate impact of the 2015-2016 ENSO event on this ecosystem, *e.g.* phytoplankton species (when compared with other areas and previous strong ENSO events; Coria-Monter et al. 2018) or fish larvae (high abundances during 2015; Sanchez-Velasco et al. 2017). This was probably linked to the dynamic of the Gulf and the

mechanisms involved in the productivity and adaptability of tropical species (see below) to long warming periods (Santamaria-del-Angel & Alvarez-Borrego 1994). This results confirm the heterogeneity of hydrological conditions in the Gulf of California, highlighting the main role of local mechanisms in the enhancement of primary production such as intense tidal mixing (co-oscillating with the Pacific Ocean) that generates eddies, internal waves and oceanic fronts as well as other fertilization processes caused by water masses exchange with the Pacific Ocean and wind-induced up-welling (Coria-Monter et al. 2018).

From a global perspective, micro grazers and mesozooplankton consume up to 70% of the daily primary productivity, regulating phytoplankton stocks. Primary production was partly controlled by zooplankton grazing. The oceanographic mechanisms that influence the spatio-temporal environmental variability shape species ecological niches. The vertical gradient is characterized by the oxygen minimum zone (OMZ) that represent a barrier for vertical migration of zooplankton in the region (Fernandez-Alamo & Färber-Lorda 2006). At the scale of our study period, however, the global decrease in Chlorophyll *a*, did not always influence zooplankton biomasses within the GC. Such observation is in agreement with previous results (ENSO event 1982-83) highlighting the absence of link between these 2 compartments: no significant diminution in phytoplankton biomasses while changes in both zooplankton and copepods communities were observed (Jimenez-Perez & Lara-Lara 1988). The trophic link between these 2 compartments is not exclusive and additional parameters influence the dynamic of both groups.

Zooplankton community variability in relation with ENSO events

The heterogeneity of water conditions is essential to determine the abundance and composition of zooplankton community: abiotic (temperature, salinity, oxygen, nutrients…) and biotic (relationships between the organisms) factors are known to strongly influence the spatial distribution of species. Large-scale spatial patterns of zooplankton in the Eastern Tropical Pacific coincide with sea-surface water mass characteristics in relation to hydrodynamics, especially upwelling processes (with a stronger link than in temperate or polar regions), in agreement with an ecological and dynamic partitioning of the pelagic ecosystem (e.g. the highest zooplankton biomasses are observed in the upwelling regions). At a smaller spatial scale, in Bahia de Navidad, Colima (Mexico) the stratification-transition-up-welling condition of water masses was identified as a pivotal factor in influencing abundances and composition of zooplankton community: Crustaceans are more abundant during mixed-water periods, while semi-mixed periods are associated with greater abundances of total zooplankton; the transition period (mixed-stratified) shows the highest level of diversity (Franco-Gordo et al. 2015). As a consequence, the presence and distribution of species reflect hydrodynamical conditions.

The 2015-2016 ENSO event showed that the highest zooplankton abundances were observed during summer. Strong spatial differences in total zooplankton abundances were observed between the Northern (Transect A) and Southern (Transect C) areas. Maximum abundances in the Northern area (in August) were concomitant with high temperature and

chlorophyll *a* concentration, and low salinity. In the Southern area, the highest zooplankton abundances were associated (in July) with high temperatures and low chlorophyll *a* concentration and salinity.

Copepods dominated the zooplankton community in both areas (Transect A=49% and Transect C=53%), followed by chaetognths (A=11%, C=16%), cladocerans (A=12%) and appendicularians (A=8%, C=9%). Classical seasonal patterns of changes in relative abundances were observed: in both transects, copepods, chaetognths and gastropods co-dominated in July, copepods being strongly dominant during the other months as already mentioned by Brinton (1986) who mentioned that crustaceans (the groups of *Copepoda*, then *Euphausiacea, Amphipoda*, *Cladocera* and *Mysidacea*) dominated the zooplankton community of the Gulf of California in shallow areas.

Previous studies have mentioned the presence of unusual euphausiids, chaetognths and copepods species during ENSO events, suggesting an influence of such episodes on the extent of northward water masses and onshore advection of warm water (e.g. in the central Oregon coastal waters; Keister et al. 2005); following such conclusions, we analyzed annual changes in copepod species diversity during the 2015-16 ENSO event.

During the period 2015-2016 and along the two transects, the copepod community was characterized by an absence of boreal species and the presence of:

- tropical/subtropical neritic species: *Urocorycaeus lautus* (10% in A - 12% in C), an oceanic and cosmopolite species, typical of tropical–subtropical neritic water masses, which dominated during our survey; its presence demonstrated the influence of tropical warm water masses on the surface layer, especially in the Northern area;
- *Oncaea media* (10% in A - 13% in C), a temperate-cosmopolite species;
- Temperate-cosmopolite species or genus such as *Acrocalanus sp* (8% in A - 9% in C), *Calanus pacificus* (7% in A - 9% in C), *Centropages furcatus* (6% in A - 8% in C), *Oithona nana* (6% in A - 5% in C) and *Euterpina acutifrons* (5% in A - 6% in C).

Substantial changes in the copepod community between the 2 phases as a response of changes in oceanographic conditions have been described in previous studies for the transition period 1997-1999 (Gomez-Gutierrez et al. 2014) with a marked influence of the ENSO on year-to-year changes in copepod diversity in the central Mexican Pacific. The composition of the copepod communities revealed a faunistic regionalization of the communities, with a spatial difference between the center part of the Gulf and the southern regions (Jimenez-Perez & Lara-Lara, 1988). Seasonal changes were linked to coastal upwelling processes. During this period, 16 copepod species represented 95% of the whole community (*Subeucalanus subcrassus* and *Centropages furcatus* being strongly dominant: 62% of total copepod abundances). The cold period was characterized by the dominance of sub-arctic species. During our survey, we observed that the warm period was characterized by the

presence of equatorial, tropical/subtropical, and temperate-cosmopolite species, and the absence of sub-arctic copepods (Kozak et al. 2014): a strong jet developed in 1997 induced the widespread of *Unadilla vulgaris*. After its dispersion in 1998, the presence of *Subcalanus subtenuis* (an equatorial species that inhabits eutrophic oceanic waters) still showed the strong influence of equatorial waters (Gomez-Gutierrez et al. 2014). Typical copepods of the California current (transition group) did not show significant changes between warm and cold phases. The dominance of *Calanus pacificus* in the transition group indicated the influence of La Niña events and intense upwelling conditions.

Even if copepod abundances were described as significantly lower during ENSO conditions, the seasonal variability of the calanoid copepods remained constant, showing high abundances and low species richness during upwelling conditions, but an opposite signal during upwelling relaxation. The response of the tropical neritic copepod species is more stable than other zooplankters and a clear seasonal pattern was observed, even during the ENSO episode (Kozak et al. 2014).

During the 1982-83 ENSO event, zooplankton was dominated by small sized tropical-subtropical species with oceanic affinities (69%) and coastal equatorial-temperate species (31%) (Jimenez-Perez & Lara-Lara 1988). As observed for the zooplankton community of the Islas Marias, Nayarit (southern-ocean open zone of the Gulf of California), oceanographic conditions explained the dominance of tropical-neritic species and may be related to episodic plumes that resulted from intense river discharges during rainy years; upwelling conditions influencing coastal eddies (Gomez-Gutierrez et al. 2014).

Our observations are in line with previous studies, highlighting that copepod biodiversity in our study area is a pertinent indicator of changes in physico-chemical conditions, as a result of large-scale forcing, i.e. transition periods from La Niña (cold) to El Niño (warm) episodes (Jimenez-Perez & Lara-Lara, 1988; Gomez-Gutierrez et al. 2014). Our results also highlight that the study region is a relevant to observe modifications occurring at large spatial scale.

Small scale variability of copepod diversity during ENSO events

As revealed by the PCA analysis, Northern and Southern areas were characterized by distinct copepod species. Southern stations were mainly associated with *Paracalanus parvus* (a cosmopolite eurytherm and euryhaline neritic species), when Northern stations were characterized by *Oithona nana* (a widely distributed neritic/coastal/brackish epipelagic copepod species), *Monocorycaeus robustus, Oncaea media*, *Labidocera acuta* and *L. johnsoni*.

We detected significant differences among stations, suggesting an influence of local forcing on year-to-year changes in copepod species (i.e. water masses conditions, influence of littoral conditions): in the Northern area an important variability of copepod diversity was observed between stations illustrating a strong heterogeneity in hydrodynamic characteristics.

The greatest similarity between stations was observed in the Southern area (*Paracalanus parvus*), and two groups were identified:

- Group 1, that encompassed inshore stations located on the continental shelf and characterized by *Acrocalanus sp*, *Calanus pacificus*, *Oithona similis* and *Euterpina acutifrons*,
- Group 2, that group together offshore stations characterized by *Centropages furcatus*.

In our study, *C. pacificus* was frequently found in the inshore stations of the Southern area. Rebstock (2002) detected an important decrease in *C. pacificus* abundances after the abrupt shift of 1989, followed by an intense ENSO event. Our study suggests a lower impact of the warm phase of the 2015-2016 ENSO event on copepod community structure in the littoral zone of the Southern area that is strongly influenced by the Presidio river plume. This result highlights the combined influence of large-scale climatic forcing and small-scale influence (influence of the river plume as a response of watershed conditions). This area is therefore of prime importance to assess changes in the littoral.

6 Discussion générale et perspectives

Les zones côtières, parmi les écosystèmes les plus importants d'un point du vue écologique et économique (Constanza et al. 1997), sont particulièrement sensibles à la variabilité climatique et aux forçages anthropiques locaux directs. Ces travaux de thèse se situent dans le contexte des changements globaux, et plus spécifiquement dans un contexte de modifications des caractéristiques physico-chimiques et de biodiversité des écosystèmes côtiers sous influence de la variabilité climatique à plusieurs échelles spatio-temporelles. Dans ce travail de thèse, et en utilisant différentes approches méthodologique, l'importance des réseaux d'observation a été démontré, notamment pour mener des approches comparatives qui permettent *i*) de mieux détecter les modifications des écosystèmes côtiers, *ii*) de quantifier les forçages associés à ces modifications, et *iii*) de proposer des outils (indicateurs) permettant évaluer l'état des écosystèmes. Ce travail s'inscrit dans un contexte appliqué, avec pour but de contribuer à l'amélioration des plans de gestion des zones côtières prioritaires en termes de biodiversité, notamment dans le Golfe de Californie.

6.1 La sensibilité du compartiment zooplanctonique.

Les modifications de la biodiversité sont observables à plusieurs échelles spatio-temporelles et sous l'effet de différentes contraintes. Aux échelles globales, ces changements ont été observés dans le compartiment zooplanctonique de l'échelle individuelle à celle de l'écosystème (effets en cascade). En passant par des changements physiologiques, phénologiques, biogéographiques, et fonctionnels, depuis les espèces jusqu'aux écosystèmes. Les facteurs déclencheurs de telles modifications s'observent à plusieurs échelles, de manière imbriquée, et les fluctuations climatiques grande échelle peuvent entrainer des changements hydro-climatiques régionaux, qui modifient, à leur tour, les caractéristiques de l'environnement (e.g. hausse de températures, appauvrissement en oxygène, enrichissement en sels nutritifs). Les réponses des organismes dépendent à la fois de la durée et de l'intensité des perturbations du milieu et de leurs tolérances spécifiques face aux contraintes. Le dépassement des seuils de tolérance peut entrainer des modifications importantes à l'échelle des populations et se propager, depuis les plus bas niveaux trophiques jusqu'aux niveaux supérieures.

Pour aborder la question relative à l'évolution décennale des communautés zooplanctoniques des zones côtières nous avons, dans un premier temps, caractérisé l'évolution du compartiment zooplanctonique et sa relation avec les paramètres hydro-climatiques et physico-chimiques dans 2 zones littorales prises comme « modèles » : le Bassin d'Arcachon et de l'estuaire de la Gironde. Dans un deuxième temps nous avons exploré les possibles ruptures des évolutions et les liens entre les compartiments climatique, environnemental et biologique.

Des modifications abruptes dans la composition des communautés des copépodes du Bassin d'Arcachon et de l'estuaire de la Gironde ont été mises en évidence au milieu des années 2000. L'évolution décennale des communautés de copépodes montre une

modification simultanée de la composition des communautés pour les 2 sites étudiés. Ces écosystèmes bien que géographiquement proches et possédant donc des caractéristiques équivalentes en termes de climat régional, se distinguent néanmoins par leurs caractéristiques locales. Les réponses simultanées des compartiments biologiques suggèrent une influence forte des variables hydro climatiques régionales : diminution des apports d'origine continentale, qui entrainent une augmentation de la salinité, une diminution des concentrations en matière organique particulaire et, de manière concomitante, une modification de la composition des communautés des copépodes (abondances et diversité taxonomique) dans les Eaux Néritiques Moyennes (ENM) du Bassin d'Arcachon et de l'embouchure de l'estuaire de la Gironde. Des changements abrupts dans l'ensemble de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde, en réponse à des signaux climatiques ont déjà été identifiés par les travaux de Chaalali (2013). Le premier de ces changements a eu lieu à la fin des années 80 (~1987), période au cours de laquelle des modifications des températures de surface de l'eau ont été observées à l'échelle du bassin Atlantique nord, probablement en lien avec l'augmentation des températures à l'échelle globale (Alheit et al. 2005 ; Belkin 2009). Les réponses de l'écosystème à de tels changements se sont traduites par une marinisation du système due à la diminution des apports d'eau douce et donc à une pénétration accrue des masses d'eaux marines. Ces changements ont favorisé des communautés zooplanctoniques et d'ichtyofaune d'origine néritique. La deuxième modification a été observée au début des années 2000 (Chaalali et al. 2013a). Cette période est marquée par une modification de la circulation atmosphérique entrainant une diminution de l'intensité des vents zonaux dans l'Atlantique nord (Goberville et al. 2010). Ces travaux confirment la réactivité des écosystèmes et la réactivité du compartiment zooplanctonique aux modifications climatiques.

D'autres modifications abruptes de ce type sont décrites dans la littérature. A titre d'exemple, en Mer Baltique, les changements climatiques ont été à l'origine de modifications de l'hydrographie et, en conséquence, une modification abrupte de différents niveaux trophiques a été observée. Les modifications les plus prononcées ont été observés pour le compartiment zooplanctonique et chez les poissons. Les dominances des copépodes *Pseudocalanus acuspes* et *Acartia* spp ont été modifiées en conséquence de la diminution de salinité et de l'augmentation de température (Mölman et al. 2008). Les modifications des conditions hydrographiques ont affecté le succès reproductif des principales espèces de poissons présentes dans cet écosystème, entrainant un changement de dominance de la morue piscivore (*Gadus morhua*) en faveur du sprat planctivore (*Sprattus sprattus*). Ces travaux mettent en évidence la sensibilité du zooplancton et de l'ichtyofaune aux fluctuations climatiques.

6. 1. 1. Evolution décennale : l'importance des échelles locales.

Les systèmes écologiques sont des systèmes stochastiques. Les descripteurs de l'environnement possèdent une variabilité naturelle intrinsèque. Cette variabilité peut se décomposer spatialement et temporellement, en tendances, périodicités et résidus (Legendre

& Legendre, 2012). Dans notre étude, nous avons abordé deux approches afin de différencier les effets de la variabilité climatique sur les compartiments physico-chimiques et biologiques. Une première approche a été de s'affranchir de la variabilité saisonnière pour étudier l'évolution de la communauté des copépodes (Bassin d'Arcachon). Une deuxième approche a visé à hiérarchiser l'influence des variables abiotiques sur la communauté des copépodes, tout en gardant la variabilité saisonnière.

L'identification des effets des changements climatiques sur les systèmes vivants est particulièrement difficile à l'échelle locale (Harley et al. 2006). Les processus locaux (marée, turbulence, influences continentales, contraintes d'échantillonnage, influences anthropiques directes) qui contribuent à la variabilité des caractéristiques physico-chimiques complexifient le signal. Les communautés planctoniques sont susceptibles de révéler des modifications environnementales parfois peu perceptibles à l'échelle de seuls descripteurs environnementaux (Hays et al. 2005., Beaugrand et al. 2009. Chaalali et al. 2013a). Les réponses non-linéaires des communautés biologiques peuvent amplifier le signal des modifications environnementales (ex. augmentation graduelle de températures) dépassant les seuils de tolérance des organismes (de Young et al. 2004). Elles sont attribuées aux dépassements des seuils de tolérance des espèces.

6. 1. 2. Les causes de la variabilité

Notre étude a permis de documenter les modifications des caractéristiques physico-chimiques de la colonne d'eau et de la biodiversité planctonique à l'échelle d'une zone littorale (Bassin d'Arcachon) et de décrire les relations avec la variabilité climatique aux échelles globales, régionales et locales.

A l'échelle saisonnière nous avons identifié les liens entre paramètres climatiques régionaux et environnement local sur la variabilité de la communauté des copépodes.

A l'échelle interannuelle, les forçages climatiques globaux, régionaux et locaux ont une incidence sur le compartiment biologique : l'environnement local (paramètres physico-chimiques à l'échelle locale : nutriments, concentrations en oxygène et température de surface de l'eau), dont l'évolution est liée aux caractéristiques locales et à l'interaction des différents forçages mentionnés précédemment, conditionne très fortement la variabilité du compartiment zooplanctonique et de la communauté des copépodes.

6. 1. 3. Changement de dominance dans les communautés de copépodes

Nous avons détecté un changement majeur au milieu des années 2000 dans la composition de la communauté des copépodes du Bassin d'Arcachon. Des espèces néritiques à affinité eurytherme et euryhaline (ex. *Euterpina acutifrons, Oithona* spp) deviennent

dominantes et des espèces autochtones voient leurs abondances relatives au sein de la communauté diminuer (ex. *Isias clavipes*). Les abondances et composition des communautés planctoniques du Bassin sont essentiellement liées à l'hydrodynamisme de la lagune, contrôlée principalement par les marées, le vent et les décharges continentales (D'Elbée & Castel, 1995 ; Vincent et al. 2002 ; Plus et al. 2009) en grande majorité par les débits de la Leyre. Le prisme tidal de la lagune étant de 384 millions de m^3 et la variabilité saisonnière du temps de résidence des masses d'eau fluctuant de 12.8 jours en hiver à 15.9 jours en été, avec une influence marquée des décharges continentales et des vents (Plus et al. 2009).

Nos résultats suggèrent que l'intrusion des eaux néritiques et de possibles modifications du temps de résidence des masses d'eau, en réponse aux processus océaniques depuis le Golfe de Gascogne et au climat à l'échelle régionale (principalement le vent) peuvent être à l'origine des changements de dominance et de composition dans le bassin.

La variation des abondances planctoniques dépend, dans une certaine mesure et à différentes échelles, de l'hydrographie sous influence du climat régional. Des variations de salinité et de température de l'eau peuvent être liées à la variabilité des concentrations en chlorophylle de deux façons : *i*) le mélange et le transport des masses d'eau peuvent redistribuer la chlorophylle déjà présente, et *ii*) les variations hydrographiques peuvent créer des conditions limitantes en nutriments qui altèrent les concentrations en chlorophylle. Les concentrations en nutriments sont influencées par les variations saisonnières d'apports depuis les rivières, en réponse aux changements des régimes de précipitations et d'hydrographie contrôlés par les processus océaniques (marées et courants) et atmosphériques (vent).

6. 1. 4. Espèces de petite taille

Outre cet impact lié aux modifications hydrodynamiques de l'environnement, la dominance dans le Bassin d'Arcachon d'espèces de petite taille (*Euterpina acutifrons, Oitona spp, Oncaea media*) à partir du milieu des années 2000 peut être liée à l'évolution des températures. L'augmentation des abondances de copépodes de petite taille a été décrite comme liée au réchauffement des masses d'eau (Rice et al. 2015), la température étant le paramètre majeur contrôlant le compartiment zooplanctonique (Richardson 2008). Dans notre étude, l'analyse effectuée pour hiérarchiser les variables abiotiques contribuant à la variabilité de la communauté de zooplancton a montré, de façon récurrente, pour les paramètres régionaux et locaux une influence majeure de la température. En l'état, la part de l'hydrodynamique et de la température dans l'évolution de la diversité spécifique des copépodes reste à préciser.

6.2 Des modifications dans l'ensemble de l'écosystème

D'autres changements environnementaux ont été observés dans le Bassin durant la même période. Une diminution importante de la couverture des herbiers à Zostères a été

observée entre la période 1988-2008 (Plus et al. 2010). La présence des herbiers a une influence sur l'hydrodynamisme du bassin (Kombiadou et al. 2014) et sur les processus biogéochimiques comme le recyclage des nutriments et les concentrations en oxygène. Le milieu des années 2000 est une période de changement dans l'écosystème du Bassin d'Arcachon.

6.3 Les réponses de la biodiversité face aux fluctuations climatiques et aux forçages environnementaux à l'échelle décennale : l'utilisation des indices de biodiversité

L'érosion, sans précèdent, de la biodiversité et la possible modification des communautés biologiques (Cardinale et al. 2012) est un des défis actuels dans le contexte des changements globaux (Barnosky et al. 2011). Les causes principales de cette érosion sont *i*) les pollutions, *ii*) la destruction des habitats, *iii*) l'introduction des espèces exogènes, *iv*) les changements hydro-climatiques, et *v*) la surexploitation des ressources (Rombouts et al. 2013). L'identification et la quantification de ces causes est fondamentale pour la préservation des écosystèmes. L'attribution causale des récentes réponses biologiques au changement climatique est rendue compliquée, les influences qui dominant les changements locaux à court terme n'étant pas essentiellement climatiques (Parmesan & Yohe, 2003). La biodiversité a un rôle prépondérant sur les biens et services écosystémiques, et les activités humaines menacent l'intégrité de cette biodiversité (Diaz et al. 2006). La biodiversité peut être définie et mesurée par le nombre, l'abondance, la composition, la distribution spatiale et les interactions des génotypes, populations, espèces, groupes/traits fonctionnels et les unités du paysage dans les écosystèmes (Diaz et al. 2006). Une description juste de l'intégrité biotique d'un écosystème doit être faite en termes de composition d'espèces, d'abondances relatives, d'organisation fonctionnelle, de nombre d'espèces, et leurs relations, au-delà de la simple maximisation du nombre d'espèces présentes. Les indicateurs de biodiversité sont une mesure quantitative simple et claire, fournissant des informations sur l'état des écosystèmes (Laurila-Pant et al. 2015).

D'une manière générale, face aux conditions environnementales, chaque espèce possède sa propre sensibilité, définie par les caractéristiques de sa niche écologique (Hutchinson 1957). Ainsi, les espèces d'une communauté répondent spécifiquement aux modifications de leur environnement (Beaugrand et al. 2014). L'évaluation de l'état écologique des systèmes naturels est complexe, du fait de la variabilité naturelle intrinsèque, des pressions anthropiques qui peuvent être difficiles à déconvoluer des forçages climatiques, et les impacts spécifiques sont parfois difficiles à mesurer. Cette évaluation implique donc l'identification et quantification des réponses des biocénoses aux influences des variabilités naturelles et des modifications induites par des activités anthropiques.

Nous avons proposé l'utilisation d'un ensemble des variables biotiques (indices de biodiversité) et abiotiques (variables hydroclimatiques et descripteurs de l'environnement pélagique) pour l'étude des tendances décennales de la diversité pélagique littorale, les

copépodes étant utilisés comme organismes cibles. La caractérisation de l'évolution décennale des indices de biodiversité, dans l'objectif de détecter des possibles tendances de changement et de tester la capacité des indices à résumer la dynamique du compartiment zooplanctonique, a été réalisée pour 2 écosystèmes voisins (eaux néritiques moyennes du Bassin d'Arcachon et embouchure de l'estuaire de la Gironde). La méthode s'est basée sur l'utilisation des indices de biodiversité taxonomique et d'abondances relatives des espèces (copépodes) selon une approche multivariée, dans l'objectif de détecter les relations entre changements d'abondances et spécifiques, changements de diversité et fluctuations climatiques et environnementales.

La plupart des espèces se sont révélées communes aux 2 écosystèmes : *Acartia clausi, Ditrichocorycaeus anglicus* et *Oncaea* spp. sont présentes de façon récurrente dans les 2 écosystèmes, *Euterpina acutifrons* et *Paracalanus parvus* étant dominants (*i.e.* >80% de présence dans le deux sites). Les espèces *Calanus helgolandicus* et *Isias clavipes* dans les ENM du Bassin et *A. discaudata* or *C. typicus* à l'aval de l'estuaire de la Gironde apparaissent sporadiquement, indiquant une faible capacité de développement dans ces écosystèmes (Castel & Courties, 1982). La communauté des copépodes du Bassin d'Arcachon se caractérise par un mélange d'espèces typiquement côtières/néritiques, originaires du Golfe de Gascogne (ex. *Temora stylifera*, *Acartia clausi*, *Calanus helgolandicus*;) et d'espèces euryhalines autochtones (ex. *Isias clavipes*, *Parapontella brevicornis* : Castel and Courties, 1982; Vincent et al. 2002). Ces dernières ne sont pas présentes dans la zone aval de l'estuaire. Cette différence de composition spécifique entre les sites peut être liée aux conditions hydrodynamiques, la présence des espèces autochtones dans le Bassin d'Arcachon étant liée au temps de résidence des masses d'eau dans cet écosystème (Castel & Courties, 1982).

Ce travail nous a permis d'identifier les modifications des communautés et a mis en évidence la pertinence de l'utilisation d'un ensemble d'indices de diversité, associé à des méthodes d'analyses multivariées spécifiques, pour la détection des changements décennaux :

- Les métriques de diversité (indices) permettent de détecter la variabilité de la composition de la communauté des copépodes ;
- Les analyses multivariés (PCA) permettent de détecter des modifications « abruptes » dans les communautés des copépodes à l'échelle décennale et de faire des hypothèses sur les causes des fluctuations de biodiversité ;
- Les résultats de nos travaux ont montré que 2 sites géographiquement proches et partageant des caractéristiques climatiques communes à l'échelle régionale, peuvent présenter des tendances de diversité différentes, antagonisme que l'on peut attribuer aux spécificités environnementales locales.

Ces travaux mettent également en évidence l'importance des programmes de suivis à long-terme dans l'objectif d'optimiser les plans de gestions et les actions de conservation telles que la Directive Cadre de stratégie au Milieu Marin (DCSMM). Notre étude démontre qu'il est également important d'estimer les dynamiques de diversité à l'échelle locale, afin de

pouvoir intégrer l'importance la composante locale de forçage. Une telle approche permet de mieux comprendre les processus à l'origine des modifications marquées détectées.

6.4 Premiers éléments pour la mise en place d'un suivi d'observation dans la partie sud du Golfe de Californie, zone prioritaire en termes de biodiversité

6.4.1 Caractérisation de la zone côtière adjacente à la Baie de Mazatlán

6.4.1.1 Variabilité de l'environnement

Nous avons caractérisé l'environnement pélagique de surface (1 m de profondeur) de la zone d'étude. Un gradient thermohalin saisonnier a été identifié, avec des températures maximales en période estivale (août, 32,6°C) et minimales en fin d'hiver/début du printemps (mars, 24,2°C). Les concentrations de chlorophylle *a* présentent des valeurs maximales en août (1,68 $mg.m^{-3}$) et minimales en juin (0,16 $mg.m^{-3}$). A l'échelle de notre zone d'étude nous n'avons pas détecté de différences spatiales significatives, suggérant une relative « homogénéité » des masses d'eau.

6.4.1.2 Signal de ENSO 2015-2016

L'évolution de l'indice multivarié de l'ENSO (MEI) et sa corrélation avec les concentrations en chlorophylle *a* pour la période 1998-2018, nous ont permis de mettre en évidence le lien entre une augmentation des températures (anomalies positives de MEI) et la diminution de la production primaire (concentrations en chlorophylle *a*) pour toutes les stations. Les stations les plus proches de la côte ont montré les valeurs de corrélation les plus élevées (A1 and C1 r=-0.44 and r=-0.43). Au cours de cette période, la saisonnalité moyenne de l'indice MEI, nous a permis de constater que les anomalies minimales sont enregistrées pendant l'hiver, et sont suivies d'une augmentation printanière (valeurs maximales de Mai a Juin) et d'une diminution à partir de Juin. Les concentrations en chlorophylle montrent deux périodes de production, une première au printemps et une deuxième, de moindre intensité, à la fin de l'automne.

6.4.1.3 Les réponses de la communauté zooplanctonique

La communauté zooplanctonique pour la période 2015-2016 est caractérisée par une dominance des copépodes (A=49, C=53%), chaetognthes (A=11, C=16%), cladocères (A=12%) et Appendiculaires (A=8%, C=9%). Des changements saisonniers dans les abondances relatives des grands groupes sont observés. Les abondances de chaetognthes et Gastéropodes augmentent en Juillet et diminuent en août sur les stations du Transect A. Les copépodes et chaetognthes dominent en juillet, et sont accompagnés, en août, des Appendiculaires sur le Transect C. L'hiver est marqué par une diminution des abondances de chaetognthes et une augmentation des copépodes et Gastéropodes.

La dynamique que nous avons détectée est conditionnée par les caractéristiques hydrodynamiques du milieu. Le Golfe de Californie est influencé par le courant du Costa Rica et par le courant côtier Mexicain, en réponse aux forçages atmosphériques (les vents ; Lavin et al. 2014). Les masses d'eau dominantes dans le Golfe pour la période 2015-2016, sont, comme pour l'épisode ENSO de 1997-1998, les TSW (Tropical Surface Waters) et les StSsW (Subtropical Sub-surface Waters) (Coria-Monter et al. 2018). Le mélange des masses d'eau est un facteur déterminant pour les abondances et la composition de la communauté zooplanctonique. Par exemple, à Bahia de Navidad, Colima (Mexico), les conditions de « stratification/transition/upwelling » des masses d'eau déterminent les abondances et la composition de la communauté zooplanctonique : les Crustacées sont plus abondants pendant les périodes des eaux mélangées, les périodes de « semi-mélange » se caractérisent par des abondances importantes du zooplancton total. Durant les périodes de transition (mélange-stratification) la diversité taxonomique augmente (Franco-Gordo et al. 2015). Dans le système du courant de Californie, sur les côtes de l'Oregon, une influence des mouvements des masses d'eau sur la distribution des espèces planctoniques pendant l'épisode ENSO 1997-1998 a également été observée. Des espèces d'Euphausiacés, de chaetognthes et de copépodes, habituellement rares sur cette zone, ont été observées pour la première fois, suggérant que ces espèces peuvent être considérées comme indicatrices d'un phénomène d'extension du mouvement des masses d'eau vers le nord et d'advection, en milieux côtiers, des eaux chaudes (Keister et al. 2005). Des espèces équatoriales et tropicales, connues pour leur tolérance face aux variations des conditions environnementales, ont dominé la communauté des copépodes au cours de notre période de suivi (2015-2016). Des espèces cosmopolites, à affinité océanique, telles que *Urocorycaeus lautus* et *Oncaea media* ont dominé les abondances sur les deux transects de notre suivi. La dominance d'*Urocorycaeus lautus*, une espèce typique des masses d'eaux néritiques d'origine tropicale et subtropicale, suggère l'influence des eaux tropicales dans les eaux de surface. *Oncaea media* est une espèce indicatrice de masses d'eaux chaudes. Des abondances élevées ont un rôle important dans le fonctionnement trophique des écosystèmes productifs tels que le Gulf de Californie, de par leur rôle de proies des larves de poisons (Wi et al. 2009).

Les analyses multivariées que nous avons effectuées ont permis de caractériser l'hétérogénéité de la zone d'étude au regard de la diversité spécifique des copépodes, notamment en ce qui concerne les stations du Transect A. La classification ascendante hiérarchique nous a permis d'identifier des groupes similaires en termes de composition d'espèces : stations côtières du Transect C (C1 et C2), stations du Transect A (A2 et A3). La station A3 peut être considérée comme une « zone de transition » entre les parties intérieure et extérieure du plateau continental. L'analyse en composantes principales a mis en évidence une contribution majeure à la variabilité de la communauté, due aux espèces *Oithona nana, Monocorycaeus robustus, Paracalanus parvus, Oncaea media* et *Labidocera* spp. A une échelle plus large, la différence observée, entre les parties intérieure et extérieure du Golfe de Californie, de réponses des communautés zooplanctoniques, peut être liée à *i*) l'intensité et l'amplitude des modifications hydrodynamiques dans les systèmes internes/externes, *ii*) une

sensibilité des espèces colonisatrices de chaque environnement, et *iii*) une capacité d'adaptation des espèces. Nous pouvons supposer que les conditions environnementales à l'intérieur du Golfe sont plus « stables » et que les espèces qui y sont présentes possèdent des seuils de tolérance plus larges face aux fluctuations.

6.4.2 Perspectives pour un suivi sur le long-terme dans la zone côtière sud de l'Etat de Sinaloa

Des différences dans la composition de la communauté des copépodes entre les transects A et C, et entre les stations côtières et océaniques, ont été détectées. Cette variabilité est liée à l'influence des processus hydro-climatiques et, très probablement, aux influences locales. La continuité d'un suivi sur le long-terme permettrait : *i*) d'avoir une vision plus exhaustive de la variabilité naturelle du système, et *ii*) de distinguer les possibles influences anthropiques locales. Dans ce contexte, nous proposons de développer les points ci-dessous.

6.4.2.1 Les paramètres

Nous proposons d'élargir le spectre des paramètres environnementaux afin de consolider nos connaissances sur les processus qui contrôlent le fonctionnement de cet écosystème. Il est primordial d'inclure un suivi des caractéristiques physiques des masses d'eau (notamment sur la verticale) : concentrations en nutriments (nitrates, nitrites, silicates), concentration en O_2, les matières organiques particulaires et dissoutes, afin de mieux décrire le contexte associé à la production primaire et le recyclage de la matière organique. Pour la production primaire, un focus sur la diversité taxonomique phytoplanctonique serait souhaitable, afin de mieux caractériser la variabilité spatio-temporelle du premier maillon du réseau trophique pélagique, en relation avec les conditions hydrodynamiques du milieu.

6.4.2.2 La fréquence des observations

Il serait souhaitable d'envisager de coupler *i*) suivi basse fréquence , i.e. selon une périodicité de 15 jours qui assure un compromis entre l'impérativité d'observations à une échelle temporelle suffisante pour suivre la dynamique des compartiments pélagiques et les aspects opérationnels (e.g. moyens financiers et humains) d'un suivi à long terme, et *ii*) suivi haute fréquence d'acquisition, i.e. bouées automatisées avec des prélèvements toutes les 20mn qui permettent la détection d'événements ponctuels susceptibles d'entrainer d'importantes modifications dans le fonctionnement des systèmes (e.g. multiplication prévue des phénomènes de « heat wave »). La zone d'étude du Golfe de Californie est soumise à de fortes variabilités environnementales naturelles, à complexité des processus, mais également à de fortes influences anthropiques (en zone côtière et sur le continent). Ce suivi pourrait être mis en place sur un site, à partir d'un système automatisé associant des capteurs de température, salinité, fluorescence.

6.4.2.3 Des forçages d'origine anthropique

Un élargissement du suivi dans cette zone, devrait prendre en compte les possibles perturbations d'origine anthropique qui peuvent avoir des influences sur l'environnement côtier, les communautés zooplanctoniques et plus généralement le fonctionnement du système. Nous savons, par exemple, que les activités de pêche, l'aquaculture et l'agriculture dans cette région sont susceptibles d'impacter les variabilités naturelles des concentrations en nutriments et les apports d'eau depuis le continent. Il serait donc nécessaire, voire essentiel, de répertorier et quantifier ces sources de variabilité afin de tendre vers une meilleure compréhension des processus dans leur ensemble.

Bibliographie

AcclimaTerra, Le Treut, H. (dir). Anticiper les changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine. Pour agir dans les territoires – Synthèse. Éditions Région Nouvelle-Aquitaine, 2018, 96 p.

Aksnes, D. L., & Ohman, M. D. (2009). Multi-decadal shoaling of the euphotic zone in the southern sector of the California Current System. *Limnology and Oceanography*, *54*(4), 1272-1281.

Alheit, J., and E. Hagen. 1997. Long-term forcing of European herring and sardine populations. *Fisheries Oceanography* 6: 130–139.

Alheit, J., Möllmann, 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*(7), 1205-1215.

Alonso-Rodriguez, R., Paez-Osuna, F., & Garate-Lizarraga, I. (2004). El fitoplancton en la camaronicultura y larvicultura: Importancia de un buen manejo. *Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia. UNAM/CESASIN*.

Alvarez L., R. & A. Ramirez F., (1978). Estudio hidrobiológico de los esteros del astillero Urias y la Sirena, adyacentes a Mazatlán, Sinaloa, México. *Res. VI Cong. Nal. Oceanog.* 79

Alvarez-Borrego, S., & Lara-Lara, J. R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. *The Physical Environment and Primary Productivity of the Gulf of California: Chapter 26: Part V. Physical Oceanography, Primary Productivity, Sedimentology.*

Alvarez-Cadena, J. N. (1983). Composición y abundancia de los copépodos planctónicos de la bahía de Mazatlán, Sinaloa, México (1979-1980). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia*.

Alvariño, A. (1964). Bathymetric distribution of Chaetognats. *Pacific Science*, *18*, 64-82.

Alvariño, A. (1971). *Siphonophores of the Pacific, with a review of the world distribution*. University of California Press.

Alvariño, A. (1992). *Chaetognatha. Reproductive Biology of Invertebrates: V: Sexual Differentiation and Behaviour.* 425-470.

Aminot, A., Kérouel, R., (2004). Hydrologie des écosystèmes marins : paramètres et analyses. IFREMER. 336p

Auby, I. (1991). *Contribution à l'étude des herbiers de Zostera Noltii dans le bassin d'Archachon : Dynamique, production de dégradation, macrofaune associée* [Thesis, Bordeaux 1].

Ayón, P., M.I. Criales-Hernandez, R. Schwamborn, and H.J. Hirche. 2008. Zooplankton research off Peru: A review. *Progress in Oceanography* 79: 238–255.

Bachelet, G., M. Leconte. 2015. Macrofaune benthique. In: Quintin J.Y. et al.: Surveillance écologique du site du Blayais, année 2014. Rapp. IFREMER RST ODE/DYNECO/AG/15-01, pp. 199-228.

Barnes, E.A., E. Dunn-Sigouin, G. Masato, and T. Woollings. 2014. Exploring recent trends in Northern Hemisphere blocking. *Geophysical Research Letters* 41: 638–644.

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57.

Barnston, A.G., and R.E. Livezey. 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Monthly Weather Review* 115: 1083–1126.

Barton, A. D., Pershing, A. J., Litchman, E., Record, N. R., Edwards, K. F., Finkel, Z. V., Kiørboe, T., & Ward, B. A. (2013). The biogeography of marine plankton traits. *Ecology Letters*, *16*(4), 522-534.

Basu, B.K., and F.R. Pick. 1996. Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers. *Limnology and Oceanography* 41: 1572–1577.

Batten, S.D., R. Abu-Alhaija, S. Chiba, M. Edwards, G. Graham, R. Jyothibabu, J.A. Kitchener, et al. 2019. A global plankton diversity monitoring program. *Frontiers in Marine Science* 6: 321.

Bauer, D.J., P.J. Curran, and L.L. Thurstone. 2005. Probing interactions in fixed and multilevel regression: Inferential and graphical techniques. *Multivariate Behavioral Research* 40: 373–400.

Bax, N.J., W. Appeltans, R. Brainard, J.E. Duffy, P. Dunstan, Q. Hanich, H. Harden Davies, et al. 2018. Linking capacity development to GOOS monitoring networks to achieve sustained ocean observation. *Frontiers in Marine Science* 5: 346.

Beaugrand, G. (2005). Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES Journal of Marine Science*, *62*(3), 333-338.

Beaugrand, G. (2012). Unanticipated biological changes and global warming. *Marine Ecology Progess Series* 445: 293–301.

Beaugrand, G, Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A., & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science*, *296*(5573), 1692-1694.

Beaugrand, G., & Reid, P. C. (2003). Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*, *9*(6), 801-817.

Beaugrand, G, Luczak, C., & Edwards, M. (2009). Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, *15*, 1790-1803.

Beaugrand, G., Edwards, M., & Legendre, L. (2010). Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(22), 10120-10124.

Beaugrand, G & Reid, P. C. (2012). Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, *69*(9), 1549-1562.

Beaugrand, G, Goberville, E., Luczak, C., & Kirby, R. R. (2014). Marine biological shifts and climate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*, 1-7.

Beaugrand, G., X. Harlay, and M. Edwards. (2014). Detecting plankton shifts in the North Sea: A new abrupt ecosystem shift between 1996 and 2003. *Marine Ecology Progress Series* 502: 85–104.

Beaugrand, G, & R.R. Kirby. (2018). How do pelagic species respond to climate change? Theories and observations. *Annual Review of Marine Science* 10: 169-197.

Beaugrand, G., A. Conversi, A. Atkinson, J. Cloern, S. Chiba, S. Fonda-Umani, R.R. Kirby, et al. (2019). Prediction of unprecedented biological shifts in the global ocean. *Nature Climate Change* 9: 237–243.

Belkin, I. M. (2009). Rapid warming of large marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, *81*(1-4), 207-213.

Belkin, I. M., & Cornillon, P. C. (2007). Fronts in the World Ocean's Large Marine Ecosystems. *International Council for the Exploration of the Sea (ICES)*, *21*, 33.

Beman, M., Arrigo, K., Matson, P., (2005). Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. Nature. 3370, 1-7.

Benedetti, F., L. Jalabert, M. Sourisseau, B. Becker, C. Cailliau, C. Desnos, A. Elineau, et al. 2019. The seasonal and inter-annual fluctuations of plankton abundance and community structure in a North Atlantic Marine Protected Area. *Frontiers in Marine Science* 6: 214.

Benjamini, Y., and Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: series B* (Methodological), 57: 289–300.

Bertin, X., Prouteau, E., & Letetrel, C. (2013). A significant increase in wave height in the North Atlantic Ocean over the 20th century. *Global and Planetary Change*, *106*, 77-83.

Boeuf, G. (2015). L'océan, biodiversité et climat. OCEAN ET CLIMAT. Fiches scientifiques. www.ocean-climate.org. 128pp.

Bond, N. A., Cronin, M. F., Freeland, H., & Mantua, N. (2015). Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophysical Research Letters*, *42*(9), 3414-3420.

Bonnet, D., and C. Frid. 2004. Seven copepod species considered as indicators of water-mass influence and changes: Results from a Northumberland coastal station. *ICES Journal of Marine Science* 61: 485–491.

Both, C., Van Asch, M., Bijlsma, R. G., Van Den Burg, A. B., & Visser, M. E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, *78*, 73-83.

Bouchet, J.M. 1968. Etude océanographique des chenaux du Bassin d'Arcachon. Ph.D. Thesis, University of Bordeaux, 2 vols. 306 pp.

Brands, S., J.M. Gutiérrez, and D. San-Martín. 2017. Twentieth-century atmospheric river activity along the west coasts of Europe and North America: algorithm formulation, reanalysis uncertainty and links to atmospheric circulation patterns. *Climate Dynamics* 48: 2771–2795.

Bray, N. A. (1988). Water mass formation in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *93*(8), 9223-9240.

Breilh, J.-F., Bertin, X., Chaumillon, É., Giloy, N., & Sauzeau, T. (2014). How frequent is storm-induced flooding in the central part of the Bay of Biscay? *Global and Planetary Change*, *122*, 161-175.

Brierley, A. S., & Kingsford, M. J. (2009). Impacts of Climate Change on Marine Organisms and Ecosystems. *Current Biology*, 19(14), 602-614.

Briggs, J. C. (1995). *Global Biogeography*. Vol. 14. El Sevier.

Brinton, E. (1986). *The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California*. CalCOFI Report. Vol. XXVII. 228-266.

Brucet, S., D. Boix, S. Gascón, J. Sala, X.D. Quintana, A. Badosa, M. Søndergaard, T.L. Lauridsen, and E. Jeppesen. 2009. Species richness of crustacean zooplankton and trophic structure of brackish lagoons in contrasting climate zones: north temperate Denmark and Mediterranean Catalonia (Spain). *Ecography* 32: 692–702.

Brun, P., K. Stamieszkin, A.W. Visser, P. Licandro, M.R. Payne, and T. Kiørboe. 2019. Climate change has altered zooplankton-fuelled carbon export in the North Atlantic. *Nature Ecology and Evolution* 3: 416–423.

Brusca, R. (1979). The Marine Isopod Crustaceans of the Gulf of California II. Idoteidae: New Genus and Species, Range Extensions, and Comments on Evolution and Taxonomy Within the Family. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, *92*, 253-271.

Brusca, R. (1980). *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed.* University of Arizona Press. 513 pp.

Brusca, R., Findley, L. T., Hastings, P. A., Hendrickx, M. E., Torre-Cosio, J., & van der Heiden, A. M. (2005). *Biodiversity, ecosystems and conservation in northern Mexico. Ch. 9. Macrofaunal diversity in the Gulf of California. Biodiversity, ecosystems and conservation in northern Mexico*. Oxford University Press.

Brylinski, J.M. 2009. The pelagic copepods in the Strait of Dover (Eastern English Channel). A commented inventory 120 years after Eugène Canu. Cahiers de Biologie Marine 50: 251–260.

Brylinski, J.M., E. Antajan, T. Raud, and D. Vincent. 2012. First record of the Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the southern bight of the North Sea along the coast of France. *Aquatic Invasions* 7: 577–584.

Caballasi, F. P. (1985). *Comparacion fitoplanctonica de la bahia de Mazatlan y estero de Urias, Sinaloa, Mexico. Tesis profesional. UNAM-ENEP Iztacala*.

Caballero, Y., Voirin-Morel, S., Habets, F., Noilhan, J., LeMoigne, P., Lehenaff, A., & Boone, A. (2007). Hydrological sensitivity of the Adour-Garonne river basin to climate change. *Water Resources Research*, *43*(7).

Capuzzo, E., C.P. Lynam, J. Barry, D. Stephens, R.M. Forster, N. Greenwood, A. McQuatters-Gollop, T. Silva, S.M. van Leeuwen, and G.H. Engelhard. 2018. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Global Change Biology* 24: e352–e364.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D., Kinzig, A., Daily, G., Loreau, M., Grace, JB., Laringauderie, A., Srivatsava, DS., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature,* 486*(7401):59-67.*

Carpenter, S.R., J.J. Cole, M.L. Pace, R. Batt, W.A. Brock, T. Cline, J. Coloso (2011). Early warnings of regime shifts: A whole-ecosystem experiment. *Science* 332: 1079–1082.

Casini, M., Hjelm, J., Molinero, J.-C., Lovgren, J., Cardinale, M., Bartolino, V., Belgrano, A., & Kornilovs, G. (2009). Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(1), 197-202.

Castel J. et Courties C., (1977).-Le zooplancton. "Etude écologique de l'estuaire de la Gironde". Rapp. Final E.D.F.-CNEXO, pp. 220-295.

Castel, J., Courties, C., (1982). Composition and differential distribution of zooplankton in Arcachon Bay. Journal of plankton research, 4: 417-433.

Castel, J., & Feurtet, A. (1989). Dynamics of the copepod Eurytemora affinis hirundoides in the Gironde estuary: Origin and fate of its production. *Scientia Marina (Barcelona)*, *2-3*.

Castellani, C., and M. Edwards. 2017. Marine Plankton: A Practical Guide to Ecology, Methodology, and Taxonomy. Oxford University Press.

Castro, R., Durazo, R., Mascarenhas, A., Collins, C. A., & Trasviña, A. (2006). Thermohaline variability and geostrophic circulation in the southern portion of the Gulf of California. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *53*(1), 188-200.

Castro-Aguirre, J. L., Balart, E. F., & Arvizu-Martinez, J. (1995). Contribucion al conocimiento del origen y distribucion de la ictiofauna del Golfo de California, Mexico. *Hidrobiologica*, *5*(1-2), 57-78.

Cervantes-Duarte, R., Aguíñiga-García, S., & Hernández-Trujillo, S. (1993). Upwelling Conditions Associated to the distribution of Zooplankton in San Hipolito, B.C.S. *Ciencias Marinas*, *19*(1), 117-135.

Chaalali, A. (2013). *Évolution à long terme de l'écosystème estuarien de la Gironde*. Thesis. Université de Bordeaux.

Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., & Sautour, B. (2013). Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuaries and Coasts*, *36*: 1193-1205.

Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., & Sautour, B. (2013). Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *134*, 150-161.

Chaalali, A., G. Beaugrand, P. Boët, and B. Sautour. 2013. Climate-caused abrupt shifts in a european macrotidal estuary. *estuaries and Coasts* 36: 1193–1205.

Chaalali, A., G. Beaugrand, V. Raybaud, E. Goberville, V. David, P. Boët, and B. Sautour. 2013. Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*. *PLoS ONE* 8: e74531.

Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature, 405, 234-242*.

Chevillot, X., Drouineau, H., Lambert, P., Carassou, L., Sautour, B., & Lobry, J. (2017). Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? *PloS one*, *12*(3).

Chevillot, X., M. Pierre, A. Rigaud, H. Drouineau, A. Chaalali, B. Sautour, and J. Lobry. (2016). Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 549, 137–151.

Chiba, S., Batten, S., Martin, C. S., Ivory, S., Miloslavich, P., & Weatherdon, L. V. (2018). Zooplankton monitoring to contribute towards addressing global biodiversity conservation challenges. *Journal of Plankton Research*, *40*(5), 509-518.

Chivers, W.J, A.W. Walne, and G.C. Hays. 2017. Mismatch between marine plankton range movements and the velocity of climate change. *Nature Communications* 8: 14434.

Cloern, J. (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., Johanson, 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

Cloern, James E., & Jassby, A. D. (2012). Drivers of change in estuarine-coastal ecosystems: Discoveries from four decades of study in San Francisco Bay. *Reviews of Geophysics*, *50*(4), RG4001.

Collins, C. A., Castro, R., & Mascarenhas, A. (2015). Properties of an upper ocean front associated with water mass boundaries at the entrance to the Gulf of California, November 2004. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *119*, 48-60.

Comas-Bru, L., and A. Hernández. 2018. Reconciling North Atlantic climate modes: Revised monthly indices for the East Atlantic and the Scandinavian patterns beyond the 20th century. *Earth System Science Data* 10: 2329–2344.

CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA (2007). Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad marina de México: océanos, costas e islas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, A.C. México, D.F.

CONAGUA (2015). Actualización de la disponibilidad anual de agua del acuífero del Rio Presidio (2509), Estado de Sinaloa. Diario oficial de la Federación.

Constanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. C., & Van Den Belt, M. (1997). The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature*, 387, 253-260.

Coria-Monter, E., Gómez, M., Salas de Leon, D., & Durán-Campos, E. (2018). Impact of the "Godzilla El Niño" Event of 2015 – 2016 on Sea-Surface Temperature and Chlorophyll-a in the Southern Gulf of California, Mexico, as Evidenced by Satellite and In Situ Data. *Pacific Science*, *72*, 411-422.

Cortés-Altamirano A., R., (1981). Abundancia y distribución anual del fitoplancton en el sistema estuarino de Urias, Sin., México (1980). *Res. VII Congr. Mex. de Botánica*. 310.

Cortés-Altamirano, R., Luna-Soria, R., Pech-Pacheco, J. L., Alvarez-Borrego, J. (1998). Evaluación de las mareas rojas. In book: Las mareas rojas., Chapter: Evaluación de las mareas rojas., Publisher: A.G.T. Editor S. A., Editors: Roberto Cortés Altamirano, pp.161

Costello, J. H., Sullivan, B. K., & Gifford, D. J. (2006). A physical–biological interaction underlying variable phenological responses to climate change by coastal zooplankton. *Journal of Plankton Research*, *28*(11), 1099-1105.

Costoya, X., de Castro, M., Gómez-Gesteira, M., & Santos, F. (2015). Changes in sea surface temperature seasonality in the Bay of Biscay over the last decades (1982–2014). *Journal of Marine Systems*, *150*, 91-101.

Curry, R., Dickson, B., & Yashayaev, I. (2003). A change in the freshwater balance of the Atlantic Ocean over the past four decades. *Nature*, 426(6968), 826-829.

Cyr, H., & Curtis, J. M. (1999). Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, *118*(3), 306-315.

D'Elbée, J. (1984). Peuplements des copépodes planctoniques dans le Bassin d'Arcachon. *Journal de Recherche Océanographique*. 9(1), 23-25.

D'Elbée, J., & Castel, J. (1995). Evolution spatio-temporelle du zooplancton dans le bassin d'Arcachon : Le role des variables du milieu. *Cahiers de biologie marine*, 36(1), 33-46.

D'Elbée, J., and J. Castel. (1991). Zooplankton from the continental shelf of the southern Bay of Biscay exchange with Arcachon Basin, France. In Annales de l'Institut océanographique 67: 35–48.

D'Elbée, J., Castège, I., Hémery, G., Lalanne, Y., Mouchès, C., Pautrizel, F., & D'Amico, F. (2009). Variation and temporal patterns in the composition of the surface ichthyoplankton in the southern Bay of Biscay (W. Atlantic). *Continental Shelf Research*, *29*(8), 1136-1144.

D'Elbée, J., Lalanne, Y., Castège, I., Bru, N., & D'Amico, F. (2014). Response of planktonic cladocerans (Class: Branchiopoda) to short-term changes in environmental variables in the surface waters of the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *106*, 87-98.

Dam, H.G. (2013). Evolutionary adaptation of marine zooplankton to global change. *Annual Review of Marine Science* 5: 349–370.

Dang, C., X. De Montaudouin, P. Gonzalez, N. Mesmer-Dudons, and N. Caill-Milly. (2008). Brown Muscle Disease (BMD), an emergent pathology affecting Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Arcachon Bay (SW France). *Diseases of Aquatic Organisms* 80: 219–228.

Dankers, R., & Feyen, L. (2008). Climate change impact on flood hazard in Europe: An assessment based on high-resolution climate simulations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 113(D19).

David, V., Sautour, B., & Chardy, P. (2007). The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod Eurytemora affinis and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *Journal of Plankton Research*, *29*(4), 377-389.

David, V., Sautour, B., Chardy, P., & Leconte, M. (2005). Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *64*(2), 171-184.

David, V., Ryckaert, M., Karpytchev, M., Bacher, C., Arnaudeau, V., Vidal, N., Maurer, D., & Niquil, N. (2012). Spatial and long-term changes in the functional and structural phytoplankton communities along the French Atlantic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *108*, 37-51.

Davison, A.C., and D.V. Hinkley. (1997). Bootstrap methods and their application. United States of America: Cambridge University Press.

De Castro, M., Gómez-Gesteira, M., Alvarez, I., & Gesteira, J. L. G. (2009). Present warming within the context of cooling–warming cycles observed since 1854 in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, *29*(8), 1053-1059.

Désaunay, Y., Guerault D., Le Pape, O., Poulard J. Ch., (2006). Changes in occurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, 70(1), 193-200.

Deschutter, Y., G. Vergara, J. Mortelmans, K. Deneudt, K. De Schamphelaere, and M. De Troch. (2018). Distribution of the invasive calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* (Sato, 1913) in the Belgian part of the North Sea. *BioInvasions Records* 7: 33–41.

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*(2-4), 143-164.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology*, *4*(8), e277.

Dickson, R.R., and W.R. Turrell. (2000). The NAO: the dominant atmospheric process affecting oceanic variability in home, middle and distant waters of european atlantic salmon. In The ocean life of Atlantic salmon. Environmental and biological factors influencing survival, ed. D. Mills, 92–115. Bodmin: Fishing News Books.

Dindinaud, F. (2015). Approche intégrée des conditions physico-chimiques affectant les cortèges biologiques de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Thesis. Université de Bordeaux.

Durant, J. M., Hjermann, D., Anker-Nilssen, T., Beaugrand, G., Mysterud, A., Pettorelli, N., & Stenseth, N. C. (2005). Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters*, 8(9), 952-958.

Durant, J., Hjermann, D., Ottersen, G., & Stenseth, N. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, *33*, 271-283.

Durazo, Reginaldo, Gaxiola-Castro, Gilberto, Lavaniegos, Bertha, Castro-Valdez, Rubén, Gómez-Valdés, José, & Da S. Mascarenhas Jr, Affonso. (2005). Oceanographic conditions west of the Baja California coast, 2002-2003: A weak El Niño and subarctic water enhancement. *Ciencias marinas*, *31*(3), 537- 552.

Dussart, B. H. (1965). Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia*, *26*(1), 72-74.

Edwards, M., G. Beaugrand, P. Helaouët, J. Alheit, and S. Coombs. (2013). Marine ecosystem response to the Atlantic Multidecadal Oscillation. *PLoS ONE* 8: e57212.

Edwards, M., & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, *430*(7002), 881-884.

Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H.-O., & Gilbert, D. (2010). Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences*, *7*(5), 1669-1699.

Elahi, R., M.I. O'Connor, J.E.K Byrnes, J. Dunic, B. K. Eriksson, M.J.S Hensel, and P.J. Kearns. (2015). Recent trends in local-scale marine biodiversity reflect community structure and human impacts. *Current Biology* 25: 1938–1943.

Eloire, D., P.J. Somerfield, D.V.P Conway, C. Halsband-Lenk, R. Harris, and D. Bonnet. (2010). Temporal variability and community composition of zooplankton at station L4 in the Western Channel: 20 years of sampling. *Journal of Plankton Research* 32: 657–679.

Enfield, D.B., A.M. Mestas-Nuñez, and P.J. Trimble. (2001). The Atlantic Multidecadal Oscillation and its relationship to rainfall and river flows in the continental U.S. *Geophysical Research Letters* 28: 2077–2080.

Esqueda-González, M. del C., Ríos-Jara, E., Galván-Villa, C., & Rodríguez-Zaragoza, F. (2014). Species composition, richness, and distribution of marine bivalve molluscs in Bahía de Mazatlán, México. *ZooKeys*, *399*, 43-69.

Estes, J. A., Tinker, M. T., Williams, T. M., & Doak, D. F. (1998). Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*. 282, 473-476.

Faillettaz, R., G. Beaugrand, E. Goberville, and R.R. Kirby. (2019). Atlantic Multidecadal Oscillations drive the basin-scale distribution of Atlantic bluefin tuna. *Science Advances* 5: eaar6993.

Felix-Ortiz, A. (1991). *Composicion y abundancia de postlarvas del genero Panaeus y grupos zooplanctonicos acompanantes en el estero Ostial y zona litoral adyascente. Tesis dissertation. Universidad Autonoma de Sinaloa*.

Fernández-Álamo, M. A., & Färber-Lorda, J. (2006). Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, *69*(2-4), 318-359.

Fernandino, G., C.I. Elliff, and I.R. Silva. (2018). Ecosystem-based management of coastal zones in face of climate change impacts: Challenges and inequalities. *Journal of Environmental Management* 215: 32-39.

Filloux, J. H. (1973). Tidal Patterns and Energy Balance in the Gulf of California. *Nature*, *243*(5404), 217-221.

Fleminger, A. (1964). *A. Distributional atlas of calanoid copepods in the California Current region, Part I.* CalCOFI.

Fleminger, A., and S. Hendrix Kramer. (1988). Recent introduction of an Asian estuarine copepod, *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida), into southern California embayments. *Marine Biology* 98: 535–541.

Franco-Gordo, C., Ambriz-Arreola, I., Kozak, E. R., Gómez-Gutiérrez, J., Plascencia-Palomera, V., & Hinojosa-Larios, A. (2015). Seasonal succession of zooplankton taxonomic group assamblages in surface waters of Bahia de Navidad, Mexico (November 2010-December 2011). *Hidrobiologica*, *25*(3), 13.

Fromentin, J.M., and B. Planque. (1996). Calanus and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and C*. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series* 134: 111–118.

Gailhard, I., Durbec, J. P., Beliaeff, B., & Sabatier, R. (2003). Écologie du phytoplancton sur les côtes françaises : comparaison inter-sites. *Comptes Rendus Biologies*, *326*(9), 853-863.

Gassiat, L. (1989). *Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune, flèche littorale : Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret*.

Gattuso, J. P., Magnan, A., Billé, R.., Cheung, W. W. L., Howes, E. L., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S. R., Eakin, C. M., Hoegh-Guldberg, O., Kelly, R. P., Pörtner, H.-O., Rogers, A. D., Baxter, J. M., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J., Turley, C. (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO_2 emissions scenarios. *Science*, *American Association for the Advancement of Science 349*(6243), aac4722.

Gause, G. F. (1934). Experimental Analysis of Vito Volterra's Mathematical Theory of the Struggle for Existence. *Science, New Series*, *79*(2036), 16-17.

Gazeau, F., Quiblier, C., Jansen, J. M., Gattuso, J.-P., Middelburg, J. J., & Heip, C. H. R. (2007). Impact of elevated CO_2 on shellfish calcification. *Geophysical Research Letters*, *34*(7), L07603, 1-5.

Givati, A., and D. Rosenfeld. 2013. The Arctic Oscillation, climate change and the effects on precipitation in Israel. Atmospheric Research 132–133: 114–124.

Glé, C., Y. Del Amo, B. Sautour, P. Laborde, and P. Chardy. (2008). Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 642–656.

Glé, C., Del Amo, Y., Bec, B., Sautour, B., Froidefond, J. M., Gohin, F., Maurer, D., Plus, M., Laborde, P., & Chardy, P. (2007). Typology of environmental conditions at the onset of winter phytoplankton blooms in a shalow macrotidal coastal ecosystem, Arcachon Bay (France). *Journal of Plankton Research*, *29*(11), 999-1014.

Goberville, E. (2010). *Evolution décennale des zones côtières : Forçages climatiques, forçages anthropiques.* Thesis, Université Bordeaux 1. 317 pp.

Goberville, E, Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P., & Somlit, T. (2010). Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, *408*, 129-147.

Goberville, E., G. Beaugrand, B. Sautour, and P. Tréguer. (2011). Evaluation of coastal perturbations: A new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. *Ecological Indicators* 11: 1290–1300.

Goberville, E., Beaugrand, G., & Edwards, M. (2014). Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. *Journal of Marine Systems*, *129*, 189-202.

Gómez, F., & S. Souissi. 2008. The impact of the (2003) summer heat wave and the 2005 late cold wave on the phytoplankton in the north-eastern English Channel. *Comptes Rendus - Biologies* 331: 678–685.

Gómez, R. A., Alvarez, R., & García, O. S. (1999). Red tide evolution in the Mazatlán Bay area from remotely sensed sea surface temperatures. *Geofísica internacional*. 38(2), 63-71.

Gomez-Gutierrez, J., Funes Rodriguez, R., Arroyo Ramirez, K., Sanchez Ortiz, C. A., Beltran Castro, J. R., Hernandez Trujillo, S., Palomares Garcia, R., Aburto Oropeza, O., & Ezcurra, E. (2014). Oceanographic mechanisms that possibly explain dominance of neritic tropical zooplankton species assemblages around the Islas Marias Archipelago, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, *42*(5), 1009-1034.

Gomez-Gutierrez, J., Palomares-García, R. J., & Gendron, D. (1995). Community structure of the euphausiid populations along the west coast of Baja California, Mexico, during the weak ENSO 1986-1987. *Marine Ecology Progress Series*, *120*, 41-51.

Grice, G. (1961). Calanoid copepods from equatorial waters of the Pacific Ocean. *Fish and Wildlife service. Fisherie bulletin.*, *1*, 171-246.

Grosjean, P., F. Ibanez. (2014). Pastecs: Package for analysis of space-time ecological series. R package version 1.3-18. Available at http://CRAN.R-project.org/package=pastecs.

Halpern, B.S., M. Frazier, J. Potapenko, K.S. Casey, K. Koenig, C. Longo, J. Stewart Lowndes, et al. (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nature Communications* 6: 7615.

Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, *131*(3409), 1292-1297.

Hare, S. R., & Mantua, N. J. (2000). Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography*, *47*((2-4)), 103-145.

Harley, C. D. G., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems: Climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, *9*(2), 228-241.

Hays, G., Richardson, A., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(6), 337-344.

Heinrich, A. K. (1960). The plankton of the surface waters in the central part of the Pacific Ocean. *Trudy Inst. Okeanol.*, *7*, 41-42.

Hendrickx, M. E. (1986). Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. VII. Additional report on the caridean crustaceans. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia*.

Hendrickx, M. E. (1993). Crustaceos decapodos bentonicos del sur de Sinaloa, Mexico. *Anales del Instituto de Biología*. Serie Zoología, vol. 64(1), 1-16.

Hendrickx, M. E. (1996). Habitats and biodiversity of decapod crustaceans in the SE Gulf of California, México. *Revista de Biologia Tropical*, *44*(2A), 603-617.

Hendrickx, M. E., & Brusca, R. (2002). Biodiversidad de los Invertebrados Marinos de Sinaloa. *Atlas de la Biodiversidad de Sinaloa*.

Hendrickx, M. E., & Serrano, D. (2010). Impacto de la zona de minimo de oxigeno sobre los corredores pesqueros en el Pacifico mexicano. *Interciencia*, *35*(1), 12-18.

Hernández Fariñas, T., C. Bacher, D. Soudant, C. Belin, and L. Barillé. (2015). Assessing phytoplankton realized niches using a French national phytoplankton monitoring network. *estuarine, Coastal and Shelf Science* 159: 15–27.

Hernandez-Becerril, D. U., Alonso-RodrÍguez, R., Alvarez-Gongora, C., Baron-Campis, S. A., Ceballos-Corona, G., Herrera-Silveira, J., ... & Ochoa, J. L. (2007). Toxic and harmful marine phytoplankton and microalgae (HABs) in Mexican Coasts. *Journal of Environmental Science and Health, Part A*, *42*(10), 1349-1363.

Hernández-Trujillo, S. & G.M. Esqueda-Escárcega. (2002). La diversidad de copépodos marinos en México.Oceánides, 17: 57-68.

Hernandez-Trujillo, S. (1999). Key species in the pelagic copepod community structure on the west coast of Baja California, Mexico. *CalCOFI Report*, *40*.

Hernández-Trujillo, Sergio, Esqueda-Escárcega, Gabriela, & Palomares-García, Ricardo. (2010). Variabilidad de la abundancia de zooplancton en Bahía Magdalena Baja California Sur, México (1997-2001). *Latin american journal of aquatic research*, *38*(3), 438-446.

Herrera-Cervantes, H., Lluch-Cota, D., Lluch-Cota, S. E., & Gutiérrez-de-Velasco, G. (2007). The ENSO signature in sea-surface temperature in the Gulf of California. *Journal of Marine Research*, *65*, 589-605.

Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*, *328*(5985), 1523-1528.

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R.,

Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., & Hatziolos, M. E. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742.

Hsieh, C.H., and M.D. Ohman. (2006). Biological responses to environmental forcing: The linear tracking window hypothesis. *Ecology* 87: 1932-1938.

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(2), 56-61.

Hughes, T. P., Carpenter, S., Rockström, J., Scheffer, M., & Walker, B. (2013). Multiscale regime shifts and planetary boundaries. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*(7), 389-395.

Humes, A. G. (1994). How many copepods? *Hidrobiologia*, *292*(1), 1-7.

Hurrell, J.W. (1995). Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitations. *Science* 269: 676–679.

Hurrell, J.W., K. Yochanan, and M. Visbeck. (2001). The North Atlantic Oscillation. *Science* 291: 603–605.

Hutchinson, G. (1953). The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, *105*, 1-12.

Hutchinson, G. (1957). « Concluding remarks ». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 2(2), 415–427.

Hutchinson, G. (1961). The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, *95*(882), 137-145.

Ibanez, F., and J-C. Dauvin. (1988). Long-term changes (1977 to 1987) in a muddy fine sand *Abra alba - Melinna palmata* community from the Western English Channel: multivariate time-series analysis. *Marine Ecology Progress Series* 49: 65–81.

INEGI (1995) Estudio hidrologico del Estado de Sinaloa. Instituto Nacional de Estadística y Geografía México.

INEGI. (2017) Anuario estadístico y geográfico de Sinaloa. Instituto Nacional de Estadística y Geografía México.

IPCC (2001). Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Houghton, J.T.,Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, and C.A. Johnson (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 881pp.

IPCC (2007) Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.

IPCC (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.

IPCC (2018). Summary for Policymakers. In: Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P. R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, T. Waterfield (eds.)]. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland, 32 pp.

Jasso-Vizcarra, A., & Meza-Salas, M. I. (1981). *Estructura de la comunidad zooplanctonica en el canal de navegacion, esteros de Urias y La Sirena (1981), Mazatlan, Sinaloa, Mexico. Thesis dissertation. Universidad Autonoma de Sinaloa*.

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(10), 1355-1368.

Jimenez-Perez & Lara-Lara. (1988). Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during 1982-1983 El Nino Event. CalCOFI Report. Vol. XXIX.

Jimenez-Perez & Lavaniegos-Espejo. (2004). Changes in dominance of copepods off Baja California during the 1997–1999 El Niño and La Niña. *Marine Ecology Progress Series.* 227, 147-165.

Kahru, M., Marinone, S. G., Lluch-Cota, S. E., Parés-Sierra, A., & Greg Mitchell, B. (2004). Ocean-color variability in the Gulf of California: Scales from days to ENSO. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *51*(1-3), 139-146.

Kalnay, E., M. Kanamitsu, R. Kistler, W. Collins, D. Deaven, L. Gandin, M. Iredell, et al. (1996). The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society* 77: 437–471.

Keister, J., Johnson, T., Morgan, C., & Peterson, W. (2005). Biological indicators of the timing and direction of warm-water advection during the 1997/1998 El Niño off the central Oregon coast, USA. *Marine Ecology Progress Series*, *295*, 43-48.

Kimmel, D.G., and S. Hameed. (2008). Update on the relationship between the North Atlantic Oscillation and Calanus finmarchicus. *Marine Ecology Progess Series* 366: 111–117.

Kirby, R. R., & Beaugrand, G. (2009). Trophic amplification of climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1676), 4095-4103.

Kombiadou, K., Ganthy, F., Verney, R., Plus, M., & Sottolichio, A. (2014). Modelling the effects of Zostera noltei meadows on sediment dynamics: Application to the Arcachon lagoon. *Ocean Dynamics*, *64*(10), 1499-1516.

Koustikopoulos, C., & Le Cann, B. (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, *60*(2), 9-19.

Koutsikopoulos, C., Beillois, P., Leroy, C., & Taillefer, F. (1998). Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta*, *21*(2), 335-344.

Kozak, E. R., Franco-Gordo, C., Suárez-Morales, E., & Palomares-García, R. (2014). Seasonal and interannual variability of the calanoid Copepod community structure in shelf waters of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, *507*, 95-110.

Kremer, H., Le Tissier, M., Burbridge, P., Talaue-McManus, L., Rabalais, Parslow N. , Crossland, C. B. Young (Eds.) (2005). Land–ocean interactions in the coastal zone: science plan and implementation strategy IGBP Report 51; IHDP Report 18. International Geosphere-Biosphere Programme.

Laurila-Pant, M., Lehikoinen, A., Uusitalo, L., & Venesjärvi, F. (2015). How to value biodiversity in environmental management? - ScienceDirect. *Ecological Indicators*, *11*, 1-11.

Lavaniegos-Espejo B. E., Gomez-Gutierrez, J., Lara-Lara, J. R., & Hernández-Vázquez, S. (1998). Long-term changes in zooplankton volumes in the California Current System--the Baja California region. *Marine Ecology Progress Series*, *169*, 55-64.

Lavaniegos-Espejo, B. E. (2007). El papel del zooplancton en la transferencia del carbono en el océano. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología/CICESE 129-140.

Lavaniegos-Espejo, B. E., & Lara-Lara, J. R. (1990). Zooplankton of the Gulf of California after the 1982-1983 EI Nino Event: Biomass Distribution and Abundance. *Pacific Science*, *44(3)*, 297-310.

Lavín, M. F., & Marinone, S. G. (2003). An Overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. In O. U. Velasco Fuentes, J. Sheinbaum, & J. Ochoa (Éd.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics* (p. 173-204). Springer Netherlands.

Lavín, M. F., Castro, R., Beier, E., Cabrera, C., Godínez, V. M., & Amador-Buenrostro, A. (2014). Surface circulation in the Gulf of California in summer from surface drifters and satellite images (2004–2006). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *119*(7), 4278-4290.

Lavín, M. F., Castro, R., Beier, E., Godínez, V. M., Amador, A., & Guest, P. (2009). SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *114*(C2).

Lazure, P., & Jegou, A.-M. (1998). 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica Acta*, *21*(2), 165-177.

Lazure, P., Garnier, V., Dumas, F., Herry, C., & Chifflet, M. (2009). Development of a hydrodynamic model of the Bay of Biscay. Validation of hydrology. *Continental Shelf Research*, *29*(8), 985-997.

Le Treut, H. (2013) Les impacts du changement climatique en Aquitaine : un état des lieux scientifique. Pessac : Presses Universitaires de Bordeaux : LGPA-Editions, 2013, 365 pp.

Lefebvre, A., N. Guiselin, F. Barbet, and F.L. Artigas. (2011). Long-term hydrological and phytoplankton monitoring (1992–2007) of three potentially eutrophic systems in the eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 68: 2029–2043.

Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (Third english edition). Elsevier.

Levin, S.A., and J. Lubchenco. (2008). Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *BioScience* 58, 27-32.

Libralato, S., V. Christensen, and D. Pauly. (2006). A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* 195: 153–171.

Lima, F.P., and D.S. Wethey. 2012. Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nature Communications* 3: 704.

Lluch-Cota, D. B., Wooster, W. S., & Hare, S. R. (2001). Sea surface temperature variability in coastal areas of the northeastern Pacific related to the El Niño-Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation. *Geophysical Research Letters*, *28*(10), 2029-2032.

Lluch-Cota, S. E. (2000). Coastal upwelling int he eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta*, *23*(6), 731-740.

Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aurioles-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., … Sierra-Beltrán, A. P. (2007). The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, *73*(1), 1-26.

Logan, C. A., & Buckley, B. A. (2015). Transcriptomic responses to environmental temperature in eurythermal and stenothermal fishes. *Journal of Experimental Biology*, *218*(12), 1915-1924.

Lombard, F., E. Boss, A.M. Waite, M. Vogt, J. Uitz, L. Stemmann, H.M. Sosik, et al. (2019). Globally consistent quantitative observations of planktonic ecosystems. *Frontiers in Marine Science* 6: 196.

Longhurst, A. R. (1967). Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the California Current. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, *14*(4), 393-408.

Longhurst, A. R., & Harrison, W. G. (1989). The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, *22*(1), 47-123.

Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., & Caverhill, C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, *17*(6), 1245-1271.

Luczak, C., G. Beaugrand, J.A. Lindley, J-M. Dewarumez, P.J. Dubois, and R.R. Kirby. (2012). North Sea ecosystem change from swimming crabs to seagulls. *Biology Letters* 8: 821–824.

Luczak, C., G. Beaugrand, M. Jaffré, and S. Lenoir. (2011). Climate change impact on Balearic Shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters* 7: 702–705.

Mackas, D.L, and G. Beaugrand. (2010). Comparisons of zooplankton time series. *Journal of Marine Systems* 79: 286–304.

Marques, S.C., A.L. Primo, F. Martinho, U. M. Azeiteiro, and M.A. Pardal. (2014). Shifts in estuarine zooplankton variability following extreme climate events: a comparison between drought and regular years. *Marine Ecology Progress Series* 499: 65–76.

Marshall, J., Y. Kushnir, D. Battisti, P. Chang, A. Czaja, R. Dickson, J. Hurrell, M. McCartney, and M. Visbeck. (2001). North Atlantic climate variability: phenomena, impacts and mechanisms. *International Journal of Climatology* 21: 1863–1898.

Mauchline, J. (1998). *The Biology of Calanoid Copepods,* Volume 33. 1st Edition, 710 pp.

Maud, J.L, A. Atkinson, A.G. Hirst, P.K. Lindeque, C.E. Widdicombe, R.A. Harmer, A.J. McEvoy, and D.G. Cummings. (2015). How does *Calanus helgolandicus* maintain its population in a variable environment? Analysis of a 25-year time series from the English Channel. *Progress in Oceanography* 137, 513-523.

McArthur, R. H., & Wilson, E. O. (2001). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.

McClatchie, S. (2016). State of the California Current 2015–16: Comparisons with the 1997–98 El Niño. *California cooperative oceanic fisheries investigations. Data report*, *57*.

McQuatters-Gollop, A., A. Atkinson, A. Aubert, J. Bedford, M. Best, E. Bresnan, K. Cook, et al. (2019). Plankton lifeforms as a biodiversity indicator for regional-scale assessment of pelagic habitats for policy. *Ecological Indicators* 101: 913–925.

Mee, L., Ramírez A., Flores, F., González F (1985). Coastal upwelling and fertility of the southern Gulf of California: Impact of the 1982-83 ENSO event. Trop. Ocean-Atmos. Newsletter, 1985 9-10.

Mérigot, B., J-P. Durbec, and J-C. Gaertner. (2010). On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology* 91: 1850–1859.

Michel, S., Treguier, A. M., & Vandermeirsch, F. (2009). Temperature variability in the Bay of Biscay during the past 40 years, from an in situ analysis and a 3D global simulation. *Continental Shelf Research*, *29*(8), 1070-1087.

Milon, E., Castège, I., (2016). Répartition des oiseaux marins et cétacés dans le suddu golfe de Gascogne. Centre de la Mer de Biarritz. Agence des Aires Marines Protégées, 155p.

Miloslavich, P., N.J. Bax, S.E. Simmons, E. Klein, W. Appeltans, O. Aburto-Oropeza, M. Andersen Garcia, et al. (2018). Essential ocean variables for global sustained observations of biodiversity and ecosystem changes. *Global Change Biology* 24: 2416–2433.

Mollenhauer, H., M. Kasner, P. Haase, J. Peterseil, C. Wohner, M. Frenzel, M. Mirtl, R. Schima, J. Bumberger, and S. Zacharias. (2018). Long-term environmental monitoring infrastructures in Europe: observations, measurements, scales, and socio-ecological representativeness. *Science of the Total Environment* 624: 968–978.

Möllmann, C., Müller-Karulis, B., Kornilovs, G., & St John, M. A. (2008). Effects of climate and overfishing on zooplankton dynamics and ecosystem structure: Regime shifts, trophic cascade, and feedback loops in a simple ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, *65*(3), 302-310.

de Montaudouin, X., M. Lucia, C. Binias, M. Lassudrie, M. Baudrimont, A. Legeay, N. Raymond, et al. (2016). Why is Asari (=Manila) clam *Ruditapes philippinarum* fitness poor in Arcachon Bay: A meta-analysis to answer? *estuarine, Coastal and Shelf Science* 179: 226–235.

Moriarty, R., & O'Brien, T. D. (2013). Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth systems sciencie data*, *5*, 45-55.

Morse, R.E., K.D. Friedland, D. Tommasi, C. Stock, and J. Nye. (2017). Distinct zooplankton regime shift patterns across ecoregions of the U.S. Northeast continental shelf Large Marine Ecosystem. *Journal of Marine Systems* 165: 77–91.

Mouny, P., & Dauvin, J.-C. (2002). Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel) Influence des paramètres environnementaux sur la répartition spatio-temporelle du mésozooplancton de l'estuaire de la Seine. *Oceanologica Acta*, 10.

Msadek, R., and C. Frankignoul. (2009). Atlantic multidecadal oceanic variability and its influence on the atmosphere in a climate model. *Climate dynamics* 33: 45–62.

O'Brien, T. D., Lorenzoni L., Isensee, K., Valdez, L., (2017), What are marine ecological time series telling us about the ocean? A status report, *IOC Tech. Ser. 129*, Intergovenamental. Oceanographic. Commission., Paris

Orduña-Rojas, J & Longoria Espinoza, Rosa María. (2006). Metal Content in Ulva lactuca (Linnaeus) from Navachiste Bay (Southeast Gulf of California) Sinaloa, Mexico. Bulletin of environmental contamination and toxicology.

Ortiz-Lozano, L & Granados-Barba, Alejandro & Solís-Weiss, Vivianne & Garcia Salgado, Miguel. (2005). Environmental evaluation and development problems of the Mexican Coastal Zone. Ocean & Coastal Management - OCEAN COAST MANAGE.

OSPAR Commission (2000). Quality Status Report 2000: Region IV – Bay of Biscay and Iberian Coast. OSPAR Commission, London. 134 + xiii pp.

Ouba, A., M. Abboud-Abi Saab, and L. Stemmann. (2016). Temporal variability of zooplankton (2000-2013) in the Levantine Sea: significant changes associated to the 2005-2010 EMT-like event. *PLoS ONE* 11: e0158484.

Palomares-García, R. J., Gómez-Gutiérrez, J., & Robinson, C. J. (2013). Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, *35*(5), 1009-1026.

Palomares-García, R. J., Suarez, E., & Hernandez-Trujillo, S. (1998). *Catalogo de los copepodos pelagicos del Pacifico mexicano*. CICIMAR-IPN.

Park, T.W., J. H. Jeong, C.H. Ho, and S.J. Kim. (2008). Characteristics of atmospheric circulation associated with cold surge occurrences in East Asia: A case study during 2005/06 winter. *Advances in Atmospheric Sciences* 25: 791–804.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *3*, 637-669.

Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, *421*(6918), 37-42.

Pasquaud, S., M. Béguer, M. Hjort Larsen, A. Chaalali, H. Cabral, and J. Lobry. (2012). Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *estuarine, Coastal and Shelf Science* 104–105: 46–53.

Pauly, D., & Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, *374*, 4.

Peterson, A. T., Soberon, J., & Sanchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, *285*(5431), 1265-1267.

Petoukhov, V., and V.A. Semenov. (2010). A link between reduced Barents-Kara sea ice and cold winter extremes over northern continents. *Journal of Geophysical Research Atmospheres* 115(D21).

Philippart, C. J. M., Anadón, R., Danovaro, R., Dippner, J. W., Drinkwater, K. F., Hawkins, S. J., Oguz, T., O'Sullivan, G., & Reid, P. C. (2011). Impacts of climate change on European marine ecosystems: Observations, expectations and indicators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *400*(1-2), 52-69.

Planque, B., & Fromentin, J. M. (1996). Calanus and environment in the eastern North Atlantic. I. Spatial and temporal patterns of C. finmarchicus and C. helgolandicus. *Marine Ecology Progress Series*, *134*, 101-109.

Planque, B., Beillois, P., Jégou A. M., Lazure, P., Petitgas, P., Ingrid Puillat (2003). Large-scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay: the 1990sin the context of interdecadal changes. ICES Marine Science Symposia, 219: 61-70.

Plus, M., Dalloyau, S., Trut, G., Auby, I., de Montaudouin, X., Emery, E., Claire, N., & Viala, C. (2010). Long-term evolution (1988–2008) of Zostera spp. Meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *87*(2), 357-366.

Plus, M., Dumas, F., Stanisière, J.-Y., & Maurer, D. (2009). Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. *Continental Shelf Research*, *29*(8), 1008-1013.

Plus, M., I. Auby, D. Maurer, G. Trut, Y. Del Amo, F. Dumas, and B. Thouvenin. (2015). Phytoplankton *versus* macrophyte contribution to primary production and biogeochemical cycles of a coastal mesotidal system. A modelling approach. *estuarine, Coastal and Shelf Science* 165: 52–60.

Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., & Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, *3*(10), 919-925.

Poos, M.S., and D.A Jackson. (2012). Addressing the removal of rare species in multivariate bioassessments: The impact of methodological choices. *Ecological Indicators* 18: 82–90.

Pörtner, H. O., Karl, D. M., Boyd, P. W., Cheung, W. W. L., Lluch-Cota, S. E., Nojiri, Y., Schmidt, D. N., & Zavialov, P. O. (2014). *Ocean systems. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY.

Pörtner, H.-O. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: A matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology*, *213*(6), 881-893.

Poulard, J. C., & Blanchard, F. (2005). The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES journal of Marine Science*, *62*(7), 1436-1443.

Racault, M.-F., Platt, T., Sathyendranath, S., A irba, E., Martinez Vicente, V., & Brewin, R. (2014). Plankton indicators and ocean observing systems: Support to the marine ecosystem state assessment. *Journal of Plankton Research*, *36*(3), 621-629.

Raitsos, D.E., S.J. Lavender, Y. Pradhan, T. Tyrrell, P.C. Reid, and M. Edwards. (2006) Coccolithophore bloom size variation in response to the regional environment of the subarctic North Atlantic. *Limnology and Oceanography* 51: 2122–2130.

Ramesh, R., Chen, Z., Cummins, V., Day, J., Dennison, B., Forbes, D. L., Glaeser, B., Glaser, M., Glavovic, B., Kremer, H., Lange, M., Larsen, J. N., Le Tissier, M., Newton, A., Pelling, M., Purvaja, R., & Wolanski, M. (2015). Land-ocean interactions in the coastal zone: Past, present & future. *Anthropocene*, *12*, 85-98.

Razouls C., F de Bovée, J. Kouwenberg, and N.Desreumaux. (2005-2019). Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. Sorbonne University, CNRS. Available at http://copepodes.obs-banyuls.fr/en [Accessed April 30, 2019]

Rebstock, G. A. (2002). Climatic regime shifts and decadal-scale variability in calanoid Copepod populations off southern California. *Global Change Biology*, *8*(1), 71-89.

Reid, P.C., R.E. Hari, G. Beaugrand, D.M. Livingstone, C. Marty, D. Straile, J. Barichivich, et al. (2016). Global impacts of the 1980s regime shift. *Global Change Biology* 22: 682–703.

Reygondeau, G., J.C. Molinero, S. Coombs, B.R. MacKenzie, and D. Bonnet. (2015). Progressive changes in the Western English Channel foster a reorganization in the plankton food web. *Progress in Oceanography* 137: 524–532.

Rhein, M., Rintoul, S. R., Aoki, S., Campos, E., Chambers, D., Feely, R. A., Guley, S., Johnson, G. C., Josey, S. A., Kostianoy, A., Mauritzen, C., Roenmich, D., Talley, L. D., & Wang, F. (2013). *Observations: Ocean. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Rice, E., Dam, H. G., & Stewart, G. (2015). Impact of Climate Change on Estuarine Zooplankton: Surface Water Warming in Long Island Sound Is Associated with Changes in Copepod Size and Community Structure. *Estuaries and Coasts*, *38*(1), 13-23.

Richardson, A. J. (2008). In hot water: Zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, *65*(3), 279-295.

Richardson, A. J. (2009). Plankton and Climate. In Encyclopedia of Ocean Sciences, ed. H. Steele John, K. Turekian Karl, and A. Thorpe Steve, 455–464. Oxford: Academic Press.

Ripa, P. (1997). Toward a Physical Explanation of the Seasonal Dynamics and Thermodynamics of the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*, *27*, 597-614.

Robinson, P.J., and A. Henderson-Sellers. (1999) Contemporary climatology. Essex, UK: Pearson Education Ltd.

Romagnan, J. B. (2013). Les communautés planctoniques des bactéries au macroplancton : dynamique temporelle en Mer Ligure et distribution dans l'océan global lors de l'expédition Tara Océans. -Approche holistique par imagerie-. *Thesis*. Université de Nice Sophia-Antipolis. 183 pp.

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.

Rose, M. (1933). Copépodes pélagiques. Paris : Librairie de la faculté des sciences.

Sabia, L., G. Zagami, M.G. Mazzocchi, E. Zambianchi, and M. Uttieri. (2015). Spreading factors of a globally invading coastal copepod. *Mediterranean Marine Science* 16: 460-471.

Salinas-Zavala, C. A., Douglas, A. V., & Diaz, H. F. (2002). Interannual variability of NDVI in northwest Mexico. Associated climatic mechanisms and ecological implications. *Remote Sensing of Environment*, *82*(2-3), 417-430.

Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Godínez, V. M., Barton, E. D., Santamaría-del-Angel, E., Jiménez-Rosemberg, S. P. A., & Marinone, S. G. (2017). Hydrographic and fish larvae distribution during the "Godzilla El Niño 2015–2016" in the northern end of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2156-2170.

Santamaría-del-Angel, E., & Alvarez-Borrego, S. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*, *99*(C4), 7411-7421.

Santoso, A., Mcphaden, M. J., & Cai, W. (2017). The Defining Characteristics of ENSO Extremes and the Strong 2015/2016 El Niño. *Reviews of Geophysics*, *55*(4), 1079-1129.

Sarmiento-Sanchez, J. I., Voltolina, D., Velazquez Dimas, J. I., Hernandez Moreno, M. R., Franco Ochoa, C., & Garcia Paez, F. (2017). Nitrogen and phosphorus in the subtropical Presidio River, northwestern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, *45*(2), 403-409.

Sautour, B., L.F. Artigas, D. Delmas, A. Herbland, and P. Laborde. (2000). Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. *Journal of Plankton Research* 22: 531–552.

Sautour, B., & Castel, J. (1995). Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. *Hydrobiologia*, *311*(1-3), 139-151.

Sautour, B., & J. Castel. (1995). Spring zooplankton distribution and production of the copepod *Euterpina acutifrons* in Marennes-Oléron Bay (France). *Hydrobiologia* 310: 163–175.

Sautour, B., & J. Castel. (1993). Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanologica acta* 16: 279–290.

Scheffer, M., & Carpenter, S. R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(12), 648-656.

Schminke, H. K. (2007). Entomology for the copepodologist. *Journal of Plankton Research*, *29*(1), i149-i162.

SEMAR. Secretaria de Marina. Dirección General Adjunta de Oceanografía, hidrografía y meteorología.

Sieburth, J. M., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and Oceanography*, *23*(6), 1256-1263.

Sierra-Beltran, A., Palafox-Uribe, M., Grajales-Montiel, J., Cruz-Villacorta, A., Ochoa, J.L., (1997). Sea bird mortality at Cabo San Lucas: evidence that domoic acid is spreading. Toxicon 35, 447–454.

Smith, T.M., R.W. Reynolds, T.C. Peterson, and J.A.Y. Lawrimore. (2008). Improvements to NOAA's historical merged land–ocean surface temperature analysis (1880–2006). *Journal of Climate* 21: 2283.

Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, *2*, 1-10.

Sokal, R.R., and F.J. Rohlf. (1995). Biometry. New York: W.H. Freeman and compagny.

Somavilla, R., C. González-Pola, U. Schauer, and G. Budeús. (2016). Mid-2000s North Atlantic shift: Heat budget and circulation changes. *Geophysical Research Letters* 43: 2059–2068.

Somavilla, R., C. González-Pola, M. Ruiz-Villarreal, and A. Lavín Montero. (2011). Mixed Layer Depth (MLD) variability in the southern Bay of Biscay. Deepening of winter MLDs concurrent with generalized upper water warming trends? *Ocean Dynamics* 61: 1215–1235.

Somavilla, R., C. González-Pola, C. Rodriguez, S.A. Josey, R.F. Sánchez, and A. Lavin. (2009). Large changes in the hydrographic structure of the Bay of Biscay after the extreme mixing of winter 2005. *Journal of Geophysical Research* 114: C0100

Somero, G. N. (2010). The physiology of climate change: How potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine « winners » and « losers ». *Journal of Experimental Biology*, *213*(6), 912-920.

SOMLIT, *somlit.epoc.u-bordeaux1.fr*

Staniczenko, P.P.A., P. Sivasubramaniam, K.B. Suttle, and R.G. Pearson. (2017). Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecology Letters* 20: 693-707.

Stegert, C., Ji, R., Davis, C. S. (2010). Influence of projected ocean warming on population growth potential in two North Atlantic copepod species. *Progress in Oceanography*, *87*(1-4), 264-276.

Steinberg, D., Landry, M. R. (2017). Zooplankton and the Ocean carbon cycle. *Annual review of marine science.* 9, 414-444.

Stemman, L., Boss, E., (2012). Plankton and Particle Size and Packaging: From Determining Optical Properties to Driving the Biological Pump. Annual Review of Marine Science. 4, 263-290.

Stenseth, N. C., & Mysterud, A. (2002). Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(21), 13379-13381.

Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrel, J. W., Chan, K. S., & Lima, M. (2002). Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, *297*(5585), 1292-1296.

Stenseth, N. C., Llope, M., Anadón, R., Ciannelli, L., Chan, K. S., Hjermann, D. Ø. & Ottersen, G. (2006). Seasonal plankton dynamics along a cross-shelf gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1603), 2831-2838.

Stevenson, I. R., & Bryant, D. M. (2000). Climate change and constraints on breeding. *Nature*, *406*, 366.

Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science*, 320, 655-658.

Strickland & Parsons. (1972). A practical book of seawater analysis. Vol 167. Fisheries Research board of Canada. 310 p.

Sundby, S., K.F. Drinkwater, and O.S. Kjesbu. (2016). The North Atlantic spring-bloom system—Where the changing climate meets the winter dark. *Frontiers in Marine Science* 3: 28.

Taylor, A. H., Allen, J. I., & Clark, P. A. (2002). Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature*, *416*(6881), 629-632.

Thompson, D.W.J, and J.M Wallace. (1998). The Arctic oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophysical Research Letters* 25: 1297–1300.

Tréguer, P., E. Goberville, N. Barrier, S. L'Helguen, P. Morin, Y. Bozec, P. Rimmelin-Maury, et al. (2014). Large and local-scale influences on physical and chemical characteristics of coastal waters of Western Europe during winter. *Journal of Marine Systems* 139: 79–90.

Tremblay, N., & Abele, D. (2016). Response of three krill species to hypoxia and warming: An experimental approach to oxygen minimum zones expansion in coastal ecosystems. *Marine Ecology*, *37*(1), 179-199.

Turner, J. T. (2004). The Importance of Small Planktonic Copepods and Their Roles in Pelagic Marine Food Webs. *Zoological Studies*, 43(2), 255-266.

Turner, R. K., Subak, S., & Adger, W. N. (1996). Pressures, trends, and impacts in coastal zones: Interactions between socioeconomic and natural systems. *Environmental Management*, *20*(2), 159-173.

UNESCO (1968). Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology. Vol 2. Paris. 174p.

Valdés, L., & Moral, M. (1998). Time-series analysis of copepod diversity and species richness in the southern Bay of Biscay off Santander, Spain, in relation to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science*, *55*(4), 783-792.

Valdés, L., López-Urrutia, A., Cabal, J., Alvarez-Ossorio, M., Bode, A., Miranda, A., & Llope, M. (2007). A decade of sampling in the Bay of Biscay: What are the zooplankton time series telling us? *Progress in Oceanography*, *74*(2-3), 98-114.

Vandermeulen, H. (1998). The development of marine indicators for coastal zone management. *Ocean & Coastal Management*, *39*(1), 63-71.

Vincent, D., Luczak, C., & Sautour, B. (2002). Effects of a brief climatic event on zooplankton community structure and distribution in Arcachon Bay (France). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *82*(1), 21-30.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. Science, *277*, 494-499.

Walker, B. W. (1960). The Distribution and Affinities of the Marine Fish Fauna of the Gulf of California. *Systematic Biology*, *9*(3-4), 123-133.

Wallace, J.M. (2000). North Atlantic Oscillation/annular mode: Two paradigms-one phenomenon. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 126: 791-805.

Walter, C. T. (1989). Review of the New World Species of Pseudodiaptomus (Copepoda: Calanoida), with a Key to the Species. *Bulletin of Marine Science*, *45*(3), 590-628.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, *416*(6879), 389-395.

Ward Jr, J.H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American statistical association* 58: 236–244.

Wi, J. H., Yoon, Y. H., & Soh, H. Y. (2009). Five Oncaea species (Copepoda, Poecilostomatoida, Oncaeidae) from the Korean waters, with notes on the spatio-temporal distribution of Korean oncaeid species. *Ocean Science Journal*, *44*(2), 95-115.

Wilson, E. O. (1992). The Effects of Complex Social Life on Evolution and Biodiversity. *Oikos*, *63*(1), 13-18.

Wolter, K., & Timlin, M. S. (1998). Measuring the strength of ENSO events: How does 1997/98 rank? *Weather*, *53*(9), 315-324.

Zamora-Sánchez, M.E. & S. Gómez-Aguirre. (1985). Una especie nueva del subgénero Acanthacartia Steuer, 1915 (Copepoda: Acartiidae) de la laguna costera de Agiabampo, Sonora, México. *Anales del Instituto de Biologia*, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 56(2):337-346.

Résumé

Les systèmes côtiers, parmi les plus importants écologiquement et économiquement, sont fortement menacés par l'influence combinée du réchauffement climatique et des forçages anthropiques directs. Pendant les deux dernières décennies, des changements concomitants dans l'environnement, le climat régional et les conditions hydro-climatiques à grande échelle ont été détectés. Ces changements affectent les compartiments biologiques, du phytoplancton aux consommateurs supérieurs, altérant la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Les modifications de biodiversité peuvent s'opérer sur de longues périodes, ou résulter de l'accumulation des changements subtils pouvant entraîner des perturbations à l'échelle de l'écosystème. Un des défis actuels est l'identification d'une part d'outils numériques permettant de mesurer les changements de biodiversité et d'autre part les facteurs et mécanismes à l'origine de ces modifications. Dans ce contexte, l'objectif général de cette thèse est la caractérisation de l'influence de la variabilité climatique sur les communautés zooplanctoniques des zones côtières en liaison avec les facteurs environnementaux. L'application d'analyses multivariés sur des données issues de suivis environnementaux récurrents pour la période 2001-2014, a permis de caractériser les liens entre le forçage climatique à différentes échelles spatiales, la variabilité environnementale et une modification abrupte dans la communauté zooplanctonique du Bassin d'Arcachon au milieu des années 2000. Une approche comparative à l'échelle régionale à cette même échelle temporelle, associant variabilité des indices de biodiversité et analyses multivariées, a permis d'identifier des changements simultanés mais non convergents de la diversité zooplanctonique du Bassin d'Arcachon et de l'estuaire de la Gironde au milieu des années 2000. L'approche prospective réalisée sur le littoral mexicain (sud du Golfe de Californie) a amené à caractériser le contexte climatique, l'environnement pélagique et la communauté zooplanctonique pendant une période marquée par un événement ENSO intense. Les éléments de connaissance qui en sont issus permettront d'établir les bases du développement d'un suivi environnemental récurent en milieu littoral, dans cette zone prioritaire en termes de biodiversité.

Abstract

Coastal ecosystems, among the most ecologically and economically important ecosystems are highly threatened by the combined influence of global warming and direct anthropogenic forcing. Over the last two decades, concomitant changes in local environment, regional climate, and large-scale hydro-climatic conditions have been observed worldwide. Such changes strongly affect biological compartments, from phytoplankton to top predators, altering the structure and functioning of ecosystems. Changes in biodiversity may occur over long periods resulting from abrupt changes or accumulation of subtle modifications altering in both cases the functioning of ecosystems. One of the current challenge is to find robust diversity metrics in order to characterise changes in biodiversity in relation with local and global drivers. In this context, the general objective of the thesis was the characterisation of the influence of climatic variability on zooplankton communities in coastal zones at a decadal temporal scale. At the local scale, multivariate analyses performed on data from an environmental monitoring (2001-2014) allowed us to characterise de relationships between climatic drivers, environmental variability et an abrupt modification in zooplankton diversity in Arcachon Bay in the mid-2000's. A comparative approach at the regional scale at the same temporal scale, associating the variability of biodiversity index and multivariate analysis, allowed to identify synchronous changes in zooplankton communities of Arcachon Bay and the Gironde estuary in the mid-2000's. The approach concerning the mexican littoral areas (in the south of the Gulf of California) allowed us to characterise climate, pelagic environment and zooplankton diversity variabilities during

an extreme ENSO event. The results allowed us to define the basis of a future long term survey in this area of interest in terms of biodiversity.