

Les nutriments dans les écosystèmes côtiers : évolution à long terme, forçages du changement global et conséquence sur la biomasse et la diversité du phytoplancton

Arnaud Lheureux

► To cite this version:

Arnaud Lheureux. Les nutriments dans les écosystèmes côtiers : évolution à long terme, forçages du changement global et conséquence sur la biomasse et la diversité du phytoplancton. Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, 2022. Français. NNT : 2022BORD0137 . tel-03763505

HAL Id: tel-03763505 https://theses.hal.science/tel-03763505

Submitted on 29 Aug 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers. L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE PRÉSENTÉE POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE Sciences et Environnements SPÉCIALITÉ Biogéochimie et Écosystèmes

Par Arnaud LHEUREUX

Les nutriments dans les écosystèmes côtiers : évolution à long terme, forçages du changement global et conséquence sur la biomasse et la diversité du phytoplancton

Sous la direction de : Valérie DAVID, Nicolas SAVOYE et Yolanda DEL AMO

Soutenue le 31 mars 2022

Président du jury : Patrick Raimbault

<u>Membres du jury :</u>

M. Bacher Cédric, Directeur de Recherche, Ifremer,RapporteurM. Dray Stéphane, Directeur de Recherche, Université Claude Bernard,RapporteurM. Raimbault Patrick, Directeur de Recherche, MIO,ExaminateurM. Siano Raffaele, Chargé de Recherche, Ifremer,ExaminateurMme. David Valérie, Maître de Conférence, Université de Bordeaux,Co-directrice de thèseMme. Del-Amo Yolanda, Maître de Conférence, Université de Bordeaux,Responsable scientifiqueM. Savoye Nicolas, Physicien-adjoint CNAP-SCOA, Université de Bordeaux,Co-directeur de thèse

« À Grand-père et Manou, puissiez-vous, à jamais voguer sur un océan de sérénité »

Table des matières

| RESUME EN FRANÇAIS | iv |
|--|---------------|
| ENGLISH SUMMARY | v |
| AVANT-PROPOS | vi |
| REMERCIEMENTS | viii |
| CHAPITRE 1 | 10 |
| INTRODUCTION GENERALE DES EFFETS DU CHANGEMENT GLOBAL SUR LES NUTRIMENTS ET L | E |
| PHYTOPLANCTON DANS LES ECOSYSTEMES COTIERS | 10 |
| 1. LE CHANGEMENT GLOBAL | 11 |
| 1.1. Qu'est-ce que le changement global | |
| 1.2. Influences à différentes échelles | |
| 1.3. Conséquences du changement global | |
| 2. LES ECOSYSTEMES COTIERS | 15 |
| 2.1. Particularités des écosystèmes côtiers | 15 |
| 2.2. Les écosystèmes côtiers français | |
| 2.3. Écosystèmes côtiers et changement global | |
| 3. Les nutriments et le phytoplancton | |
| 3.1. Les nutriments | |
| 3.2. Le phytoplancton | 20 |
| 3.3. Nutriments et phytoplancton sous l'influence du changement global | 22 |
| 4. ÉTUDIER L'EFFET DU CHANGEMENT GLOBAL : UN CAS D'ETUDE | 23 |
| 4.1. Intérêt des suivis à long terme | 24 |
| 4.2. Cas d'étude : Bi-decadal variability in physico-biogeochemical characteristics of tempe | erate coastal |
| ecosystems: from large-scale to local drivers | |
| 5. OBJECTIFS DE LA THESE | 28 |
| CHAPITRE 2 | |
| | |
| MATERIEL ET METHODES | |
| 1. LES ECOSYSTEMES COTIERS ETUDIES ET LES PARAMETRES UTILISES | |
| 1.1. Une grande diversité | |
| 1.2. Les paramètres | |
| 2. Le traitement des donnees | 52 |
| 2.1. Pré-traitement des séries temporelles | 53 |
| 2.1.1. Pré-traitement commun à toutes les données | 53 |
| 2.2. Traitement des séries temporelles | 55 |
| 2.2.3. Pré-traitement spécifique aux données phytoplancton | |

| 2.3. Relations paramètres cœurs / paramètres forçants | 64 |
|--|--------|
| CHAPITRE 3 | |
| TRAJECTOIRES DES CONCENTRATIONS EN NUTRIMENTS ET DE LEURS RAPPORTS DANS LES ECOSYS | TEMES |
| COTIERS FRANÇAIS : 20 ANNEES DE CHANGEMENT EN RELATION AVEC LES FORÇAGES LOCAUX ET I | ARGE- |
| ECHELLE | 73 |
| 1. INTRODUCTION | |
| 2. Material and methods | 79 |
| 2.1. Ecosystems and stations | 79 |
| 2.2. Data | 79 |
| 2.3. Statistical analyses | 87 |
| 3. RESULTS | |
| 3.1. Overall characteristics of the ecosystems based on nutrient concentrations and ratios | |
| 3.2. Ecosystem trajectories and typologies | |
| 4. Discussion | 104 |
| 4.1. Differences between ecosystems | 104 |
| 4.2. Temporal changes of ecosystems | 106 |
| 4.3. Conclusion | 114 |
| References | 117 |
| CHAPITRE 4 | |
| | |
| EVOLUTIONS BI-DECENNALES DES CONCENTRATIONS EN NUTRIMENTS ET DE LEURS RAPPORTS DA | NS LES |
| ECOSYSTEMES COTIERS : LE CAS DU BASSIN D'ARCACHON, FRANCE | 127 |
| 1. INTRODUCTION | 131 |
| 2. MATERIAL AND METHODS | 133 |
| 2.1 Study site | 133 |
| 2.2 Data | 134 |
| 2.3 Statistical analyses | 138 |
| 3. RESULTS | 143 |
| 3.1. Nutrient bi-decadal changes in the bay waters | 143 |
| 3.1.3 Bi-decadal seasonality | 144 |
| 3.2 Bi-decadal changes of possible drivers | 150 |
| 3.3. Relationships between the nutrients and the abiotic drivers | 158 |
| 4. DISCUSSION | 159 |
| 4.1 Changes in external drivers and consequences to nutrients | 159 |
| 4.2 Changes in internal processes and consequences to nutrients | 161 |
| 4.3 Synthesis of the nutrient changes and perspectives | 166 |
| Aknowledgements | 168 |

| CREDIT AUTHOR STATEMENT | 169 |
|--|------------|
| References | 169 |
| SUPPLEMENTARY MATERIAL A - NUTRIENTS AND ADDITIONAL PARAMETERS INTER-ANNUAL LONG TERM CHANGES IN T | ΉE |
| Arcachon Bay | 179 |
| SUPPLEMENTARY MATERIAL B - NUTRIENTS AND ADDITIONAL PARAMETERS LONG TERM SEASONALITY CHANGES IN TH | e Arcachon |
| Вау | 192 |
| SUPPLEMENTARY MATERIAL C - POTENTIAL NUTRIENT LIMITATION IN THE ARCACHON BAY BASED ON THE MODIFIED R | EDFIELD |
| RATIOS (HARRISSON ET AL., 1977). | 205 |
| CHAPITRE 5 | 209 |
| ÉVOLUTIONS BI-DECENNALES DES DIVERSITES SPECIFIQUE ET FONCTIONNELLE DU PHYTOPLANCTO | ON FACE AU |
| CHANGEMENT GLOBAL DANS LES ECOSYSTEMES COTIERS FRANÇAIS | 209 |
| 1. INTRODUCTION | 211 |
| 2. Materiel et Methode | 214 |
| 2.1. Stations et écosystèmes d'étude | 214 |
| 2.2. Données utilisées | 216 |
| 2.3. Traitement des données | 221 |
| 3. Resultats | 238 |
| 3.1. Diversité phytoplanctonique dans les écosystèmes côtiers français | 238 |
| 3.2. Évolution bi-décennale de la diversité du phytoplancton | 257 |
| 4. Discussion | 267 |
| 4.1. Diversité et niches écologiques | 267 |
| 4.2. Caractérisation de la diversité du phytoplancton | 268 |
| 4.3. Dynamique temporelle de la diversité du phytoplancton | 270 |
| 4.4. Conclusion | 274 |
| CHAPITRE 6 | 277 |
| DISCUSSION / SYNTHESE GENERALE ET PERSPECTIVES | 277 |
| 1. CHANGEMENT GLOBAL ET NUTRIMENTS / PHYTOPLANCTON DANS LES ECOSYSTEMES COTIERS | 278 |
| 1.1. Changement global : conséquences sur les services écosystémiques | 278 |
| 1.2. Changement global : conséquences sur les nutriments et le phytoplancton | 281 |
| 2. IMPORTANCE DES RESEAUX D'OBSERVATION ET INTERETS A COUPLER DES ETUDES MULTI-ECHELLES | 287 |
| 3. PERSPECTIVES | 289 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 292 |
| ANNEXE I : | 310 |

Résume en français

Titre : Les nutriments dans les écosystèmes côtiers : évolution à long terme, forçages du changement global et conséquence sur la biomasse et la diversité du phytoplancton

Résumé : Du fait de leur position à l'interface entre les écosystèmes continentaux, les écosystèmes océaniques et l'atmosphère, les écosystèmes côtiers sont soumis à de nombreuses pressions et sont particulièrement sensibles aux perturbations. En effet, ils sont un lieu important pour de nombreux processus biogéochimiques et comptent parmi les zones les plus productives de la planète. Ainsi, étudier l'évolution des écosystèmes côtiers au travers des prismes des concentrations en nutriments et de la structure des communautés phytoplanctoniques devient intéressant et indispensable afin de comprendre l'impact du changement global sur ces écosystèmes.

Les pressions qu'ils subissent sont en grande partie d'origine naturelle, mais, au cours du dernier siècle, ces dernières ont été modifiées en nombre, en intensité et en magnitude par les activités de l'homme. En effet, les pratiques agricoles et industrielles ont engendré une augmentation des apports nutritifs dans les écosystèmes côtiers. L'augmentation de la température, couplée aux perturbations des régimes des vents et des précipitations, a entrainé des modifications des échanges entre les écosystèmes côtiers et les compartiments voisins (continent, océan, sédiment, atmosphère).

Afin de déterminer l'influence du changement global sur les écosystèmes côtiers, cette thèse se base sur des services d'observation français (SOMLIT, REPHY), au travers de 29 stations réparties dans 11 écosystèmes sur les 3 façades maritimes françaises. Des données d'apports continentaux et de la variation climatique locale et régionale ont été couplées aux mesures *in-situ* et considérées comme données forçantes. Les relations entre les forçages environnementaux et les écosystèmes côtiers ont été étudiées au travers d'un panel d'analyses statistiques univariées et multivariées.

Il en ressort que les écosystèmes côtiers français présentent une grande diversité de caractéristiques (statut trophique, habitat, climat, apports continentaux...) et que cette diversité permet de différencier spatialement les écosystèmes. Cependant, leurs évolutions temporelles, étudiées au travers de 3 prismes (concentrations en nutriments, structures taxonomique et fonctionnelle des communautés phytoplanctoniques), ont permis de grouper certains écosystèmes entre eux, en fonction de leurs caractéristiques, selon l'approche considérée. Certains écosystèmes se sont démarqués en montrant des évolutions opposées au schéma général détecté (e.g. vers une diminution des concentrations en nutriments).

Cela met en lumière le caractère dynamique et la complexité des écosystèmes côtiers, bien que les écosystèmes côtiers français soient situés dans une zone géographique limitée.

Mots clés : Nutriments, Changement global, Phytoplancton, long terme, Écosystèmes côtiers

English summary

Title: Nutrients in coastal ecosystems: long-term changes, global change drivers and consequences on the phytoplankton biomass and diversity

Abstract: Because of their position at the interface between continental ecosystems, the ocean and the atmosphere, coastal ecosystems struggle with numerous pressures and are particularly sensitive to disturbances. Indeed, they are of particular importance for many biogeochemical cycles and are among the most productive zones of the planet. Thus, studying changes in coastal ecosystems through the nutrients concentrations and the phytoplankton communities structure is thought to be of primary importance and mandatory in order to understand the impact of global change onto these ecosystems.

The pressures they struggle with are mainly of natural origins, but they have been modified in number and in magnitude by anthropogenic activities during the last century. Indeed, agrarian and industrial activities lead to an increase nutritive matter load to coastal ecosystems. The increase in temperature, coupled to the changes observed in wind regimes and precipitations are responsible for changes in the exchange between coastal ecosystems and the neighbouring compartment (continent, ocean, sediment, atmosphere).

In order to determine global change influence on coastal ecosystem, this thesis is based on two French monitoring networks (SOMLIT, REPHY), through 29 stations sprayed over 11 ecosystems belonging to the three French coastlines. Continental discharges data as well as climate variability data were coupled to *in-situ* observations and considered as driver variables. The relationship between environmental drivers and coastal ecosystems was studied through a panel of both uni- and multivariate statistical analyses.

The principal messages are that the French coastal ecosystems were very diverse in terms of functioning (trophic status, habitat, climate, continental discharges...) and that this diversity enabled to spatially differentiate the ecosystems. However, their temporal evolutions, studied through 3 prisms (nutrients concentrations, taxonomic and functional structures of the phytoplankton communities), enabled to group some ecosystems together, through their characteristics, depending on the considered prism. Some of them were different and showed changes opposed to the general detected scheme (e.g. towards decreasing nutrients concentrations).

This highlights that the French coastal ecosystems are dynamic and complex and that although they are geographically close, they are still different.

Keywords: Nutrients, Global change, Phytoplankton, Long-term, Coastal

ecosystems

Avant-propos

Ce travail de thèse fait suite à mon stage de master 2 intitulé « Local and climatedriven changes in the French coastal marine systems » qui consistait à identifier des forçages locaux et climatiques ayant une influence sur les paramètres physicobiogéochimiques de la colonne d'eau dans les écosystèmes côtiers français. Ce travail de stage de master est finalement devenu un travail de thèse à part entière après qu'il ait été complété, modifié et transformé avant d'être soumis à un journal scientifique international. Bien que les objectifs de la thèse étaient déjà définis, ce travail a mis en évidence une différence entre les paramètres dissous et les paramètres particulaires. De fait, il fait une bonne introduction aux travaux de thèse. De plus il est légèrement en décalage par rapport aux autres chapitres de thèse, que ce soit sur la période de temps, sur les paramètres utilisés ou encore sur les analyses de traitement de données utilisées. Cet article ne fait donc pas partie intégrante du manuscrit, mais est résumé dans l'introduction. Il apparait également dans sa version publiée en annexe. Également durant mon stage de master 2, et dans le cadre du projet PHYSALI, j'ai participé à l'élaboration de la base de données qui a permis de calculer les traits fonctionnels de phytoplancton. Ce travail a été effectué en collaboration avec Elsa Breton (UMR LOG, Wimereux) et une publication dans le journal « Frontiers in Marine Science » en a découlé : « Seasonal Variations in the Biodiversity, Ecological Strategy, and Specialization of Diatoms and Copepods in a Coastal System With Phaeocystis Blooms: The Key Role of Trait Trade-Offs ».

Durant la thèse, Mathieu Cazeres, un stagiaire de master 2, est intervenu sur ce projet de janvier à juin 2021. Mathieu a participé au travail sur l'évolution à long terme du phytoplancton. Pendant les premiers mois de son stage, il a entièrement nettoyé et homogénéisé les données d'abondances phytoplanctoniques. Il a ensuite étudié la diversité taxonomique du phytoplancton. Son rapport de stage s'intitule : « Évolution spatio-temporelle de la diversité du microphytoplancton sur le littoral français : réponses aux forçages environnementaux ». Ce travail est intégré dans le chapitre 5 « Évolutions bi-décennales de la diversité spécifique et fonctionnelle du phytoplancton face au changement global dans les écosystèmes côtiers français » et il sera valorisé sous la forme d'une publication scientifique internationale focalisée sur la diversité spécifique.

Cette thèse aboutira à quatre publications scientifiques de rang A dont je serai premier auteur. Au jour de la soumission de ce manuscrit, deux articles internationaux ont été publiés (Lheureux et al., 2021, 2022). Il est prévu qu'un article supplémentaire soit soumis à un journal scientifique international d'ici la soutenance orale : il s'agit du chapitre 3. Le dernier article, consacré à la diversité fonctionnelle du phytoplancton, sera mis en forme après la soutenance. Ces travaux apparaissent dans le chapitre 5. En plus des publications, j'ai présenté mes travaux dans trois colloques (dont deux internationaux) et j'ai présenté trois fois mes travaux aux journées scientifiques du SOMLIT. De plus, j'ai participé à différentes missions d'enseignement en traitement de données. D'abord à l'université de Bordeaux où je suis intervenu 58 heures devant des élèves de master 1 de spécialités biologiques et environnementales, puis 18 heures face à des étudiants de master 2 à l'INSEEC MSc & MBa à Bordeaux.

Remerciements

Alors que les remerciements se situent dans les toutes premières pages du manuscrit, leur écriture intervient juste avant de tourner la dernière page de mon aventure en thèse. Contrairement au reste de ce manuscrit, c'est donc la tête légère et à 300 km/h dans le TGV que j'écris ces quelques lignes.

Dans un premier temps je tiens à remercier Antoine Grémare directeur du laboratoire EPOC et Xavier de Montaudouin directeur de l'équipe ECOBIOC, structures au sein desquelles j'ai été accueilli pour effectuer ce travail de thèse. Je tiens également à remercier tous les personnels de la station marine d'Arcachon que j'ai croisé durant ces trois années.

Je tiens également à remercier chaleureusement Cédric Bacher et Stéphane Dray (rapporteurs) ainsi que Patrick Raimbault et Raffaele Siano (examinateurs) pour avoir accepté de faire partie du jury de cette thèse, pour vos commentaires sur ce manuscrit ainsi que pour les discussions que nous avons eues lors de la soutenance. Ces dernières restent gravées dans ma mémoire et me serviront pendant de nombreuses années.

Ce travail de thèse est ce qu'il est en partie grâce aux échanges que j'ai eu avec les membres de mon comité de suivi de thèse, membres qui nous ont donné des pistes à suivre qui ont été fructueuses. Merci à Frédéric Garabétian, Pascal Claquin, Thierry Moutin et Eric Goberville. J'ai également reçu de «l'aide extérieure» de la part de Dominique Soudant qui m'a fait découvrir les modèles DLM qui tiennent une place importante dans ce travail, et sans toi je n'aurais jamais pu les utiliser ; de la part d'Elsa Breton dès le début de mon stage de Master 2 et pour m'avoir associé à ton travail et à ce fameux papier qualité ; et de la part d'Eric Goberville avec qui les premiers contacts lors de mon stage, et mon premier article publié ont dessiné les bases de mon après-thèse. Je te dis donc merci et à tout à l'heure.

Merci également à tous les membres des réseaux REPHY et SOMLIT car mon travail de recherche se faisant au travers d'analyses de séries temporelles, il aurait été impossible à réaliser sans la quantité astronomique de données récoltées au cours des 20 dernières années (au minimum). Merci également aux membres du réseau SOMLIT pour m'avoir écouté lors de mes quelques participations aux journées scientifiques.

Je tiens également à remercier mes co-auteurs, dont la grande majorité est membre de ces réseaux, avec qui j'ai beaucoup échangé (notamment Isabelle Auby et Florian Ganthy de l'IFREMER Arcachon) et qui ont participé à produire des articles scientifiques que j'espère être de qualité.

Enfin, dernier paragraphe, géographiquement au plus proche de ce travail, je tiens à remercier chaleureusement Valérie, Nicolas et Yolanda pour m'avoir fait confiance à la fin de mon stage de M2 et pour m'avoir permis d'aller au concours de l'école doctorale, ce n'était pas gagné ! Merci également pour m'avoir épaulé, conseillé et supporté durant ces 3 années de thèse, je n'en serais pas là sans vous. Merci également à Mathieu pour le travail de qualité que tu as effectué lors de ton stage qui m'a permis de creuser plus en détail certains points du manuscrit.



Chapitre 1

Introduction générale des effets du changement global sur les nutriments et le phytoplancton dans les écosystèmes côtiers

Contenu du chapitre :

- Description du changement global : définition, causes et conséquences
- Description des écosystèmes côtiers : rôle, influence du changement global
- Description des nutriments et du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers sous l'influence du changement global
- Cas d'étude du changement global : Étude de l'évolution des paramètres physico-biogéochimiques des écosystèmes côtiers français durant 20 ans

Lheureux, A., (2021). Bi-decadal variability in physico-biogeochemical characteristics of temperate coastal ecosystems: from large-scale to local drivers. Marine Ecology Progress Series, 660, 19–35. https://doi.org/10.3354/meps135

1. Le changement global

1.1. Qu'est-ce que le changement global

Le GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat) définit le changement global comme étant un terme générique permettant de décrire les changements, quels qu'ils soient, dans les systèmes planétaires. Cela inclut donc le changement climatique (IPCC, 2014), l'érosion de la biodiversité, l'acidification des océans, ou la modification des paysages... En d'autres termes, on appelle changement global tout changement dans le temps, qu'il soit dû à la variabilité climatique naturelle ou aux activités de l'homme. Par exemple, la succession des ères glaciaires est un changement climatique naturel, alors que l'augmentation de la température du fait de l'augmentation des gaz à effet de serre est un changement climatique induit par l'homme. Cependant, la variabilité climatique n'est parfois pas en jeu comme lors de la perte des caractéristiques propres aux deltas des grands fleuves asiatiques (Mimura, 2006) à la suite de la diminution des apports de sédiments par les rivières, diminution qui est causée par l'urbanisation des bassins versants et la construction de barrages. L'homme tient donc une part importante dans le changement global. Il en est un acteur important du fait de ses activités qui modifient le climat, de façon directe ou indirecte, ce qui a une influence sur l'équilibre naturel entre écosystèmes et biomes. De plus, au travers du changement global, l'homme met en péril ses propres activités, ce que l'on pourrait voir comme un effet boomerang. Par exemple, la pêche intensive et l'exploitation de ressources vivantes entrainent une déplétion des communautés présentes dans les océans, ce qui fragilise les écosystèmes et impacte cette même exploitation. Les pressions anthropiques participent donc à la détérioration des services écosystémiques (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

1.2. Influences à différentes échelles

Le changement global a lieu à différentes échelles. La variabilité climatique correspond aux changements climatiques aperçus sur une longue échelle temporelle et sur une large échelle spatiale. Étudier les variations de températures, de régimes des vents ou de précipitations à différentes échelles est primordial, car un changement de vents dans l'atlantique nord peut avoir, par exemple, des répercussions sur des épisodes de sécheresse dans les régions méditerranéennes (EAP ; Barnston & Livezey, 1987). On considèrera donc que les décompositions du signal climatique, telles que les indices de téléconnexion, sont de bons indicateurs de la variabilité climatique naturelle et / ou d'origine anthropique. Il est également intéressant de considérer des variables climatiques seront perçues différemment en fonction des zones géographiques. De plus, le changement global étant la somme des variabilités d'origine naturelle et anthropique, il apparait indispensable d'utiliser des variables proxies des activités de l'homme afin de comprendre et de modéliser au mieux les évolutions des écosystèmes.

En effet, identifier des paramètres forçants adéquats à différentes échelles temporelles et spatiales, et tenter de démêler les effets naturels des effets anthropiques est indispensable afin de correctement prédire les trajectoires futures de l'état des écosystèmes (Elahi et al., 2015). Étudier l'état des écosystèmes permet de comprendre les réactions et les ajustements de ces derniers à la suite d'une perturbation ou d'une série d'évènements perturbateurs. La résistance d'un écosystème correspond à l'ampleur de l'écart avec l'état d'équilibre de l'écosystème après que ce dernier ait subi une perturbation (e.g. une tempête, David et al., 2020). La résilience correspond au temps nécessaire pour que l'écosystème retrouve son état d'équilibre après la perturbation. Ces deux grandeurs renseignent directement sur la stabilité des écosystèmes. Étudier les trajectoires d'évolution postperturbation devient donc particulièrement intéressant afin de pouvoir prédire les conséquences des activités de l'homme sur les écosystèmes et donc à adapter ces dernières afin de ne pas engendrer de ruptures dans l'état des écosystèmes. Certains écosystèmes pourraient « shifter » vers un nouvel état stable après une perturbation ou retourner à l'état antérieur à la perturbation (Scheffer & Carpenter, 2003, Scheffer et al., 2009).

Les effets du changement global sont souvent complexes et difficiles à étudier, car ils impliquent des réponses non linéaires (Cloern et al., 2010) et des effets en cascade, c'est-à-dire une suite d'évènements déclenchés par un seuil (Chaalali et al., 2013). Par exemple, la diminution des précipitations entraine une diminution de l'apport d'eau douce dans l'Estuaire de la Gironde ce qui induit sa « marinisation » ce qui peut par la suite conduire à des mouvements d'espèces (David et al., 2005 ; Chaalali et al., 2013). Il est en effet possible de détecter des variations induites par le changement global au sein d'une même espèce ou d'une même communauté. Par exemple, Beaugrand (2005) a mis en évidence les variations d'aires géographiques occupées par des espèces de copépodes, ce qui peut entrainer un changement de fonctionnement des écosystèmes, depuis et dans lesquels ces espèces migrent. Laubier (2003) a montré que la mortalité des gorgones en méditerranée sous l'effet de l'augmentation de la température a une influence sur l'hydrodynamisme.

À l'échelle d'un écosystème, l'érosion de la biodiversité peut découler des déplacements d'aires de répartition géographique de certaines espèces (Lotze et al., 2006), ce qui peut modifier la résistance (Isbell et al., 2015) et la résilience (Vogel et al., 2012) des écosystèmes. Chaque espèce joue un rôle dans l'écosystème. Par exemple les prédateurs régulent les populations de leurs proies, et inversement (Lotka, 1925 ; Voltera 1926). Les bactéries, les détritivores et les décomposeurs permettent de recycler la matière organique et de la rendre à nouveau disponible aux végétaux. Il existe également des espèces dites ingénieurs qui, en raison de leur simple présence et leurs actions, façonnent l'écosystème et en augmentent la biodiversité. Il apparait donc que la perte de certaines espèces peut déséquilibrer l'écosystème qui devient alors plus sensible aux perturbations. Par exemple, les herbiers marins stabilisent le sédiment et participent à la régulation de l'érosion côtière. Leur disparition rendrait alors les écosystèmes marins plus sensibles aux tempêtes et aux courants qui pourraient augmenter la quantité de matière en suspension dans la colonne d'eau et diminuer la pénétration de la lumière. On considère donc en général que plus la diversité est importante dans un écosystème plus cet écosystème est stable (Reusch et al., 2005 ; Cardinale et al., 2012).

1.3. Conséquences du changement global

Le changement global a de nombreuses conséquences. Certains exemples particulièrement marquants sont décrits ci-dessous afin d'illustrer au mieux celles engendrées par des modifications à différents niveaux.

Beaugrand et al. ont suggéré que l'hypothèse du match/mismatch (Cushing 1990), à travers la relation temporelle existant entre la production des larves de poisson et la production planctonique, source de nourriture, a causé un changement dans le recrutement des morues d'Atlantique. En effet, l'augmentation de la température a impacté la phénologie des communautés de copépodes calanoïdes dont les blooms surviennent plus tard dans l'année. Cela a en partie causé la diminution de la taille des morues, ce qui aurait handicapé leur recrutement. Parallèlement, la pêche intensive a participé à la diminution du stock de morues (Beaugrand et al., 2003). Cette étude est un très bon exemple de double effet de l'influence naturelle ou pseudo-naturelle (augmentation de la température) et de l'impact de l'homme sur les écosystèmes.

Un autre exemple marquant est celui décrit par Luczak et al. en 2011. Ils ont relié la répartition spatiale du puffin des Baléares à celle de ses proies. Sous l'effet de l'augmentation de la température, les communautés de copépodes ont été redistribuées spatialement, ce qui a causé une redistribution spatiale des sardines, et par effet cascade, une augmentation du flux migratoire du puffin des Baléares, plus au nord, vers les îles Britanniques (Luczak et al., 2011). Cet exemple illustre parfaitement bien les effets cascades et les réponses non linéaires des écosystèmes face au changement global.

2. Les écosystèmes côtiers

2.1. Particularités des écosystèmes côtiers

Les écosystèmes côtiers constituent les parties les plus proches des continents. Ils sont donc un espace d'échange entre le continent et l'océan. Malgré leur faible surface à l'échelle du globe (5% de l'océan global ; Dunne et al., 2007), les écosystèmes côtiers sont d'une importance particulière. En effet, ils font partie des zones les plus productives du globe et abritent plus de 50% de la biodiversité mondiale (de Groot et al., 2012). Ils sont des lieux de nourriceries et de développement des larves ou juvéniles de nombreuses espèces (par exemple dans les estuaires ou les écosystèmes à phanérogame ; Duarte, 2002). Leur position à l'interface entre le continent et l'océan en font donc des zones particulièrement actives des points de vue biogéochimique et biologique. Ils sont un lieu important pour les principaux cycles biogéochimiques (carbone, azote, phosphore, silicium) dans l'océan (Siefert & Plattner, 2004). Ces cycles sont grandement impactés par les activités de l'homme et notamment la combustion d'hydrocarbures (cycle du carbone), l'utilisation d'engrais (cycle de l'azote ; Seitzinger et al., 2010), le déversement des eaux usées (cycle du phosphore ; Bouwman et al., 2005) ou encore les modifications sur les bassins versants (cycle du silicium ; Galloway et al., 2004).

Ces écosystèmes sont aujourd'hui menacés par les activités de l'homme, ce qui impactera les services qu'ils fournissent. À terme, cela pourrait avoir des conséquences sur les sociétés humaines ainsi que sur les organismes vivants dans ces mêmes écosystèmes. On appelle services écosystémiques toute contribution positive, directe ou indirecte, des écosystèmes envers la société humaine ayant un impact sur la survie et la qualité de vie des organismes vivants (Costanza et al., 1997) et donc dont les humains sont bénéficiaires (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Ces services sont classés dans trois grandes catégories : les services de provision, les services de régulation et maintenance et les services culturels d'après « The Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) » (Haines-Young & Potschin, 2018). Par exemple, cette thèse se base sur les services culturels fournis par les écosystèmes marins, car la recherche scientifique est, selon cette classification, une passerelle permettant des interactions entre les humains et les écosystèmes. Cette thèse s'appuie également sur le service de régulation et maintenance dont font partie la qualité chimique de l'eau (cycle biogéochimique des nutriments) ou encore la régulation du climat.

2.2. Les écosystèmes côtiers français

En France, on dénombre près de 6000 kilomètres de côtes abritant une grande diversité d'écosystèmes côtiers. Cette diversité s'exprime notamment au travers de la géomorphologie (estuaire, ria, lagune, baie semi-ouverte, baie ouverte...), des régimes de marée (micro- à méga-tidal), des habitats (herbier à zostère, maerl...), des régimes trophiques (oligo- à eutrophe), des échanges avec le continent (apports des fleuves de 0 à plusieurs milliers de mètres cube par seconde), et du climat (océanique, méditerranéen).

En France, 7 millions d'habitants vivent dans les cantons littoraux, soit 12% de la population répartie sur 6% du territoire (Observatoire du littoral, 2005). Ce chiffre grandira dans les années à venir, car les territoires littoraux sont très attractifs, et ce faisant, les pressions exercées sur les écosystèmes côtiers et leur fonctionnement augmenteront également. C'est dans cette optique que des aires marines protégées ont été créées afin de limiter l'impact de l'homme et de garantir le maintien du bon état des écosystèmes. En France, ces aires marines regroupent les parcs naturels marins et les zones Natura 2000 en mer. On dénombre six parcs naturels marins en France métropolitaine et six sites Natura 2000 en mer couvrant respectivement près de 25000 km² et 2000 km². Ces zones sont de plus en plus nombreuses au fil des années, ce qui montre la volonté de protéger les écosystèmes côtiers.

2.3. Écosystèmes côtiers et changement global

Les écosystèmes côtiers, parce qu'ils recueillent les eaux du continent et de par leurs intérêts économiques et industriels, sont soumis à d'intenses pressions, tant d'origine naturelle que d'origine anthropique. De plus, étant un lieu important de recyclage des nutriments et de production primaire, ils sont très sensibles aux perturbations qui peuvent avoir des effets à différents niveaux.

Du fait du changement global, certains écosystèmes pourraient arriver à des points critiques, des points de rupture. Ces points correspondent à des bornes à partir desquelles les perturbations pourraient augmenter de manière drastique et menacer les écosystèmes tels que nous les connaissons aujourd'hui (Lenton et al., 2008). Les écosystèmes connaitraient alors des changements d'état qui pourraient induire une modification de la biodiversité qu'ils abritent, et donc de leur fonctionnement, comme décrit dans Barnard et al. (2021).

Holligan & Reiners (1992) ont classé les changements dans les écosystèmes côtiers dans quatre catégories : les changements reliés aux activités humaines sur le continent et l'utilisation et la gestion de l'eau douce, ceux reliés à l'utilisation et à la gestion des zones côtières (exploitation des ressources vivantes ou minérales), ceux reliés au changement global (variabilités climatiques naturelle et anthropique) et ceux reliés à l'augmentation du niveau de la mer. La première et la troisième catégorie sont celles qui vont nous intéresser tout au long de cette étude. Il est également intéressant de remarquer que dès le début des années 1990, ces auteurs ont adressé un message quant à l'influence de l'homme sur les apports continentaux (Petts, 1984), l'influence de ces apports sur les cycles biogéochimiques et l'eutrophisation (Paerl, 1988), ils sont allés jusqu'à parler de modifications au sein des écosystèmes et d'effets du changement climatique (Holligan & Reiners 1992). Il est donc étonnant que d'actions aient été mises en place afin de tenter de freiner l'impact négatif de l'homme sur son environnement alors que de tels messages existent depuis plusieurs décennies.

3. Les nutriments et le phytoplancton

Nixon et al. rapportaient en 1986 qu'une des métaphores les plus courantes en écologie marine est que la mer est une ferme gigantesque (Nixon et al., 1986). En effet, on parle d'efflorescence (ou floraisons, ou blooms) lors des développements du phytoplancton et de broutage par le zooplancton. Dans cette métaphore, les nutriments sont les engrais de cette massive ferme océanique, car pratiquement l'entièreté de la production de ressources biologiques fournies par les écosystèmes côtiers est basée sur les cycles de l'azote et du phosphore (Jickells, 1998) ce qui en fait un compartiment particulièrement intéressant à étudier afin de comprendre de potentielles modifications de fonctionnement des écosystèmes.

3.1. Les nutriments

Dans cette partie on ne s'intéressera qu'à trois éléments : l'azote (N), le phosphore (P) et le silicium (Si) dont sont dérivés les principaux macro-nutriments indispensables à la croissance du phytoplancton. Les nutriments en zones côtières sont principalement apportés par les fleuves, par dépôt atmosphérique ou par recyclage. Par ailleurs, ces processus sont très variables dans le temps et dans l'espace. Au cours du 20e siècle, les apports globaux de nutriments du continent vers les écosystèmes côtiers ont doublé (Beusen et al., 2016) en conséquence des activités de l'homme (Paerl, 2009). En parallèle, le changement global influence ces apports. En effet, la température, au travers de son impact sur la stratification des eaux, limite les apports verticaux de nutriment provenant des eaux plus profondes (Doney, 2006). Dans les écosystèmes côtiers oligotrophes, les précipitations peuvent induire des blooms phytoplanctoniques en apportant des nutriments de l'atmosphère (Durrieu de Madron et al., 2011).

L'azote est un des éléments essentiels à la vie. L'azote existe sous forme organique et inorganique et possède l'un des cycles biogéochimiques les plus complexes. L'azote est également un des éléments qui peut prendre le plus de formes chimiques lors de son cycle et il existe un grand nombre de transformations chimiques pour passer d'un état à un autre. Les formes dissoutes les plus étudiées sont l'ammonium (NH4⁺), le nitrate (NO3⁻) et le nitrite (NO2⁻). L'azote est un des nutriments limitant la production primaire dans de nombreux écosystèmes côtiers ou hauturiers (Vitousek & Howarth, 1991), bien que cela ne soit pas toujours le cas, comme dans certains écosystèmes côtiers soumis à des apports anthropiques ou même peu perturbés (Glé et al. 2008, Souchu et al. 2010). Il provient principalement des rivières qui en apportent en grande quantité de manière naturelle et au travers des activités anthropiques.

Le phosphore est également un élément essentiel à tous les organismes. Il est utilisé pour transporter de l'énergie chimique sous forme d'ATP (Adénosine Tri-Phosphate) ainsi que pour stocker et véhiculer l'information génétique des êtres vivants (Benitez-Nelson, 2000). Son cycle est moins complexe que le cycle de l'azote, et la forme dissoute la plus utilisée par les organismes hétérotrophes et autotrophes est l'orthophosphate (PO₄³⁻). Le phosphore arrive majoritairement dans les écosystèmes côtiers par les fleuves et, du fait des activités humaines, qu'elles soient agricoles ou industrielles (Galloway et al., 2004, Metson et al., 2017).

Le silicium, contrairement aux deux éléments précédents qui ne sont présents qu'en faibles quantités dans la croûte terrestre, y est lui très abondant. Le silicium dissous provient principalement du lessivage des roches (Tréguer et al., 1995), et est donc principalement apporté dans les écosystèmes par les rivières (à hauteur de 80%). Le silicium n'est donc pas vraiment influencé par des apports de l'homme, mais plutôt par des modifications sur le bassin versant telles que la création de barrages (Conley, 2002 ; Papush & Danielsson, 2006) ou la modification de réseaux d'irrigation. La forme dissoute la plus trouvée dans les océans est l'acide silicique (Si(OH)₄, environ 97% du silicium dissous, à pH 8). Dans les écosystèmes côtiers, et aquatiques en général, le silicium dissous est principalement utilisé par les diatomées, au sein du compartiment phytoplanctonique, pour la formation de leur frustule. Il est également utilisé par d'autres organismes (phytoplanctoniques ou pas) afin d'assurer des fonctions de support, de protection ou de renforcement de structure (Quéguiner, 2016 et références à l'intérieur).

L'influence de l'homme sur les cycles des nutriments n'est pas à négliger, notamment au travers des apports continentaux qui recueillent des polluants par ruissellement (e.g. engrais provenant de l'agriculture, ou des zones urbaines et / ou industrialisées) et au travers des rejets provenant des stations d'épuration (Purvaja et al., 2008). Il ne faut pas néanmoins sous-estimer les apports atmosphériques qui sont également fortement perturbés par les activités de l'homme, notamment au travers de la combustion des hydrocarbures (Doney, 2010) et qui peuvent influencer grandement le cycle de l'azote. L'influence du changement global peut s'exprimer au travers des changements de régime de précipitation et éventuellement les changements de régime des vents.

3.2. Le phytoplancton

Le mot phytoplancton provient de la contraction des mots grecs « $\varphi u \tau \dot{o} v$ » (phyton) et de « $\pi\lambda\alpha\gamma\kappa\tau\dot{o}\varsigma$ » (planktos), qui signifient « plante errante » ou « plante dérivante ». Le compartiment microphytoplanctonique (dont la taille cellulaire est supérieure à 10µm) regroupe plus de 4000 espèces marines (plus de 14000 avec les espèces d'eau douce) selon Sournia et al. (1991), nombre que les auteurs savaient sous-estimé. Cette relativement faible diversité du microphytoplancton, comparée à celle des plantes terrestres qui peuvent atteindre 300000 espèces, ne reflèterait qu'une infime partie des espèces de l'océan global puisqu'il ne s'agit que de celles décrites morphologiquement au début des années 1990 sur un nombre très limité de zones échantillonnées (Simon et al., 2009). Les études récentes basées sur des aspects moléculaires pourraient faire augmenter ce nombre par un facteur 10 (environ 110000 OTU de microeucaryotes sur les missions Tara Océans, Karlusich et al. 2020). La notion d'espèce phytoplanctonique est depuis l'apparition des outils moléculaires, largement discutée, mais la notion classique de diversité morphologique est souvent plus répandue.

Une grande partie des espèces étudiées lors de cette thèse appartiennent aux phylums Bacillariophyceae et Dinophyceae, respectivement les diatomées et les dinoflagellés. On notera également la présence d'Euglenophyta, d'Haptophyceae et des Chrysophyceae dans le jeu de données utilisé. Pour une description très détaillée des caractéristiques de chacun des phylums (divisions et/ou classes) cidessus, le lecteur peut se référer à l'ouvrage très complet de Colin S. Reynolds (Reynolds, 2006).

Dans les écosystèmes côtiers marins, le phytoplancton est le principal producteur primaire (Falkowski et al. 2004). Les paramètres abiotiques les plus limitants à la croissance du phytoplancton sont la lumière, la température et la quantité de nutriments disponibles (Litchman & Klausmeier, 2008 ; Reynolds, 2006). La lumière est indispensable à la photosynthèse qui permet au phytoplancton de fixer du carbone et donc de se multiplier. Comme nombre de processus métaboliques, la photosynthèse est influencée par la température. Parmi les éléments nutritifs les plus limitants à la croissance du phytoplancton, on retiendra l'azote et le phosphore, indispensables à la synthèse des protéines (N & P) et à la production d'énergie (P). L'azote et le phosphore sont les deux éléments qui contrôlent la production primaire du phytoplancton (Howarth & Paerl, 2008). Le silicium est essentiellement utilisé comme structurant cellulaire par les diatomées (et les silicoflagellés ou Dictyochophyceae) et est nécessaire en faible quantité pour la synthèse de certaines protéines. Il est souvent présent en quantité suffisante dans les écosystèmes côtiers en dehors de certaines périodes limitées.

Face à la très importante diversité du phytoplancton, Hutchinson parle de « plankton paradox » au début des années 1960 (Hutchinson, 1961). Il est en effet contre intuitif que tant d'espèces puissent cohabiter dans un même environnement en étant en compétition pour les mêmes ressources. Cependant, il faut considérer que l'environnement marin, soumis à de nombreux facteurs physiques, est un assemblage de micro-environnements, tous avec des conditions différentes dans le temps et dans l'espace, et qu'aucun état réellement stable ne peut s'instaurer (Reynolds, 2006). Huisman et al. (2001) ont montré que la physiologie et l'histoire de vie sont des paramètres importants dans l'explication de cette grande biodiversité. Il est intéressant de noter que ces deux paramètres sont considérés comme des traits fonctionnels principaux par Litchman et Klausmeier (2008). Les approches fonctionnelles basées sur ces traits (« trait-based approach ») permettent de décrire les communautés phytoplanctoniques en se basant sur des caractéristiques morphologiques (e.g. taille, colonialité), physiologiques (e.g. besoin en nutriments, toxicité), comportementales (e.g. motilité) et d'histoire de vie (e.g. reproduction) plutôt que sur la classification taxonomique (Litchman & Klausmeier 2008), ce qui permet d'affiner l'étude de leur dynamique temporelle et ainsi de mieux comprendre les effets du changement global sur les écosystèmes côtiers.

3.3. Nutriments et phytoplancton sous l'influence du changement global

Le changement global a un impact sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers au travers de ses influences directes et indirectes sur les apports en nutriments et sur le phytoplancton.

La température a une action directe sur la croissance du phytoplancton de par son influence sur le métabolisme, mais également sur sa distribution verticale en relation avec la disponibilité des nutriments dans la colonne d'eau à la suite de périodes de stratification thermique (Holligan & Reiners, 1992). Les vents auront également une influence sur la distribution des nutriments et des cellules phytoplanctoniques, à la fois horizontalement et verticalement. Un vent stable pourra par exemple favoriser une stratification de la colonne d'eau alors qu'un vent irrégulier favorisera le mélange des eaux. Les précipitations ont une double action, d'une part sur le bassin versant en influençant les apports continentaux d'eaux douces chargées en nutriments, également en favorisant les dépôts atmosphériques essentiellement d'azote (Durrieu de Madron et al., 2011).

Ces processus sont naturels. Cependant, leur fréquence et leur amplitude sont modifiées par les activités de l'homme. Il est aujourd'hui bien ancré que l'influence de l'homme sur la hausse des températures au travers des gaz à effet de serre croissants issus de la combustion d'hydrocarbures, les transports, l'industrie (IPCC, 2014) n'est plus à démontrer. De même, il est facile de remarquer que sur le temps d'une vie humaine, l'utilisation des sols, les pratiques agricoles, les surfaces urbanisées changent et que l'impact de l'homme sur les bassins versants, et donc sur les écosystèmes côtiers est grandissant. En effet, les changements d'utilisation des sols sont un facteur important du changement global de par leur influence sur le climat régional, et l'écoulement des eaux (Turner et al., 1993). Il est cependant plus compliqué de montrer l'influence directe de l'homme sur la circulation atmosphérique, mais il est très probable que l'augmentation des températures ait des conséquences sur la circulation générale (océanique et donc atmosphérique), et donc sur les vents et les précipitations (Dore, 2005).

Une des conséquences majeures des activités de l'homme dans les écosystèmes côtiers est l'augmentation des processus d'eutrophisation durant la seconde partie du 20e siècle. Le mot est apparu dans les années 1970 et une définition a été proposée quelque 25 années plus tard : « l'eutrophisation est l'augmentation des apports de matière organique dans un écosystème » (Nixon, 1995). Une des conséquences principales de l'augmentation de ces apports de matière organique est l'augmentation des apports en azote et phosphore inorganiques labiles (Nixon, 1995). Le phénomène d'eutrophisation menace les services écosystémiques fournis par les écosystèmes côtiers (Malone & Newton, 2020). Une des conséquences de ces apports excessifs est l'émergence de blooms phytoplanctoniques plus fréquents et / ou plus intenses et parfois toxiques, dont découlent l'appauvrissement en nutriments et en oxygène des écosystèmes ou la privation de lumière dans ces écosystèmes, ce qui peut entrainer une mortalité excessive des organismes marins.

4. Étudier l'effet du changement global : un cas d'étude

Ce paragraphe est centré autour du premier article publié durant cette thèse. Ce travail étant issu de mon stage de Master 2 il a été décidé de ne pas l'intégrer à part entière dans le manuscrit bien qu'il ait été entièrement revu durant les premiers mois de thèse. Étant issu d'un travail précédent, cet article n'est pas centré exclusivement sur les nutriments ou le phytoplancton, il est donc légèrement en décalage par rapport au cœur de ce manuscrit, mais il sera un très bon exemple d'étude du changement global dans les écosystèmes côtiers et une bonne introduction au travail effectué durant cette thèse.

Cette partie 4 correspond donc à un résumé de ce travail introductif à ma thèse.

4.1. Intérêt des suivis à long terme

Les suivis à long terme ont pour objectif, parmi d'autres, de comprendre le fonctionnement des écosystèmes, de caractériser les changements à long terme et l'influence du climat et de comprendre et quantifier les impacts de l'homme sur les écosystèmes (Cocquempot et al., 2019). Cependant, il faut collecter suffisamment de données dans le temps afin de voir une influence de grands courants climatiques tels que l'AMO (Atlantic Multidecadal Oscillation) ou la NAO (North Atlantic Oscillation) qui ont des cycles de respectivement 60/80 ans et 6/8 ans. Il est bien sûr possible de détecter une influence de la variabilité climatique à courte échelle, en revanche il sera impossible d'être certain de cette relation ni de pouvoir efficacement démêler les effets de la variabilité naturelle des effets anthropiques (Hays et al., 2005).

L'intérêt réside également dans l'acquisition de données à long terme qui permettent de valider ou d'invalider des hypothèses formulées sur des périodes plus courtes. Par exemple, Fromentin & Planque (1996) ont montré une influence de la NAO sur les changements d'abondance du copépode *Calanus finmarchicus* entre 1962 et 1992. Cette hypothèse a été invalidée vingt ans plus tard après que Beaugrand (2012) ait montré que la relation NAO - *C. finmarchicus* s'est atténuée en 1996 et ait formulé la possibilité que ce soient les régimes thermiques de la Mer du Nord qui moduleraient cette relation. Il existe également des cas ou les hypothèses formulées sur de courtes périodes sont confirmées plus tard (e.g. Pimm & Redfearn 1988, Cloern & Jassby 2012, Lheureux et al., 2021).

4.2. Cas d'étude : Bi-decadal variability in physicobiogeochemical characteristics of temperate coastal ecosystems: from large-scale to local drivers

Cet article (Annexe I) est partiellement une revisite de l'article d'Eric Goberville « Climate-driven changes in coastal marine systems of Western Europe » (Goberville

et al., 2010). Ces auteurs ont travaillé avec 10 années de données provenant du Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT). Effectué 10 ans plus tard, notre travail comporte donc 20 années de données d'observation *in-situ*. Eric Goberville a participé à ce travail afin qu'il soit au plus proche de son article dans le but de pouvoir comparer directement les résultats.

Afin de mener à bien cette étude, douze paramètres physico-biogéochimiques (incluant des concentrations en nutriments et matériel particulaire, des paramètres biologiques et physiques de la colonne d'eau), mesurés pendant vingt ans dans huit écosystèmes côtiers français par le SOMLIT ont été utilisés. En parallèle, des mesures de débits et concentration dans les cours d'eau, de paramètres climatiques locaux et à large-échelle ont été utilisées afin d'estimer et de comprendre l'influence du changement global sur les paramètres biogéochimiques dans les écosystèmes côtiers.

Les conclusions de cet article confirment celles évoquées par Goberville et al. (2010) dix ans plus tôt, à savoir un changement abrupt dans l'évolution temporelle des écosystèmes côtiers en 2001 et un autre, moins marqué en 2005 (Figure I.1a, c). De tels changements ont été détectés à de nombreux niveaux dans les écosystèmes côtiers entre la fin des années 1990 et les années 2010 comme par exemple dans les communautés phytoplanctoniques en Manche (Hernández Fariñas et al. 2014) ou dans l'Atlantique (David et al. 2012), mais aussi chez les poissons dans l'estuaire de la Gironde (Chaalali et al., 2013).

Les changements abrupts des paramètres physico-biogéochimiques de la colonne d'eau dans les écosystèmes côtiers ont été reliés à une augmentation de la salinité à l'échelle de l'ensemble des écosystèmes français et à une diminution des concentrations en nutriments (Figure I.1b,d). Cela a également permis de mettre en évidence une dynamique différente des matériels dissous et particulaires et une différence entre l'Estuaire de la Gironde et les écosystèmes océaniques.



Figure I.1: PCA of the variability of the 12 coastal ecosystem stations from 1997 to 2016: on the (a,b) first and (c,d) second principal component, where (a) and (c) show the parameter variability, and (b) and (d) are the eigenvector correlations to the parameters and stations. Green cells mark positive and significant correlations (***p < 0.001; **p < 0.01; *p < 0.05), red cells show negative and significant correlations, and white cells are non-significant correlations. The stations are ordered from north to south along the English Channel and Atlantic Ocean coast and from west to east along the Mediterranean coast; the Gironde Estuary stations are on the right-hand side (see Fig. 1). Chla: chlorophyll a; SPM: suspended particulate matter; PON: particulate organic nitrogen; POC: particulate organic carbon; Si(OH)₄: silicic acid; NO₃⁻⁻: nitrate; NO₂⁻⁻: nitrite; NH₄⁺: ammonium; PO₄³⁻⁻: orthophosphates; dO₂: dissolved oxygen; S: salinity; T: temperature

En parallèle, un changement de l'AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation) a été identifié et aurait généré des modifications des régimes des vents et des pluies en Europe (Jackson et al., 2015, Somavilla et al., 2016) avec un effet cascade entrainant une diminution des débits des fleuves et des concentrations en nutriments suite à des modifications des activités sur le bassin versant (Figure I.2).



Figure I.2 : Year-toyear changes in the coastal ecosystems in relation to changes in the drivers. (a-d) First (e-i) second and principal components (black lines) and correlated (r > 0.5) drivers (dotted blue lines). When the correlation negative, was the driver was inverted (Inv)

Ces processus ne sont pas propres aux écosystèmes côtiers français. Des changements similaires ont été rapportés dans la littérature comme dans le lagon de Patos au Brésil (Cloern et al., 2016).

Au travers des méthodes de traitement de données employées dans cet article, un schéma global de l'évolution des paramètres physico-biogéochimiques des écosystèmes côtiers français a été mis en évidence. Cependant, certaines divergences sont également apparues comme par exemple, la trajectoire du bassin d'Arcachon. Cet écosystème, tout en étant soumis d'un point de vue statistique aux mêmes forçages que les autres écosystèmes, diffère dans sa réponse.

5. Objectifs de la thèse

En conclusion, cet article a permis de confirmer l'influence de la variabilité climatique naturelle sur les paramètres physico-biogéochimiques de la colonne d'eau des écosystèmes côtiers, mais aussi de mettre en évidence l'influence anthropique au travers des apports continentaux. Nous avons également mis en évidence des dynamiques différentes entre les concentrations en nutriments et la matière particulaire. Enfin, cet article a également donné la possibilité de différencier les écosystèmes en ne se basant pas sur les niveaux (e.g. concentrations) des paramètres physico-biogéochimiques, mais sur leurs évolutions bi-décennales.

Ce travail préliminaire aide à mettre en lumière les objectifs de cette thèse qui se concentrent sur deux compartiments clé du fonctionnement des écosystèmes côtiers, à savoir :

- Étudier la dynamique spatio-temporelle à long terme des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes côtiers français en relation avec le changement global.
- Étudier la dynamique spatio-temporelle à long terme de la diversité spécifique et fonctionnelle du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers français en relation avec le changement global

Cette thèse comporte cinq autres chapitres :

- Le chapitre 2 présente le matériel & méthode général qui décrit tous les écosystèmes étudiés, toutes les données et analyses statistiques utilisées dans les chapitres suivants.
- Le chapitre 3 traite de la dynamique spatio-temporelle des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes côtiers français, en réponse aux forçages du changement global.

- Le chapitre 4 est un focus au sein d'un seul écosystème afin d'explorer plus en détail l'influence double du changement global et des processus locaux ainsi que du fonctionnement de l'écosystème sur les concentrations en nutriments et leurs rapports.
- Le chapitre 5 traite de la dynamique spatio-temporelle de la diversité du phytoplancton en réponse au changement global dans les écosystèmes côtiers français. Ainsi, les hypothèses formulées lors des deux chapitres précédents sont directement utilisées dans ce dernier chapitre.
- Le chapitre 6 présente la discussion / synthèse générale dans laquelle les principaux messages des chapitres précédents sont repris et liés.

```
,"/run/media/arnaud/Arna
,"/run/media/arnaud/Arna
cwd(file.path(SysBase,"DLM/LT_Axe3_Nut/1
irce(file.path(SysBase,"R/Fonctions/ipak
ackages_ACharger ← c("devtools", "ade4
                         "githubinstall",'
ak(pkg = .Packages_ACharger)
nstall_github("kassambara/ggpubr")
irce(file.path(SysBase, "DLM/LT_Axe3_Nui
ince(file.path(SysBase, "DLM/LT_Axe3_Nut
ince(file.path(SysBase, "DLM/LT_Axe3_Nut
ince(file.path(SysBase, "DLM/LT_Axe3_Nut
ince(file.path(SysBase, "DLM/LT_Axe3_Nut
: ← read.csv("Data_full_full_2000_2019
nes(Out)
que(Out$Site)
t = as.factor(rep(unique(Out$Site), each
:fac = reorder(sit, rep(1:length(unique))
nes(Out)
/ ← Out[,-c(1,2,4,5,6,8,10:12)] #avec
「 ← Out[,c(4,5,6,8,10:12)]
nes(NUT)
nes(ENV)
cwd("/run/media/arnaud/Arnaud_DD/These/F
g(filename = "indices.png", width = 30,
(mfrow=c(3,2))
ot(unique(Out$Date), Out$NHT[1:240], typ
ot(unique(Out$Date), Out$AMO[1:240], typ
ot(unique(Out$Date), Out$NAO[1:240], typ
ot(unique(Out$Date), Out$EAP[1:240], typ
ot(unique(Out$Date), Out$AO[1:240], type
v.off()
a.env ← dudi.pca(ENV, scale = TRUE, cen
a.nut ← dudi.pca(NUT, scale = TRUE, cen
a.nut = bca(pca.nut, sitfac, scannf = F
a.env = bca(pca.env, sitfac, scannf = F
ot(bca.nut, row.pellipses.col = adegpar
```

Chapitre 2

Matériel et Méthodes

Contenu du chapitre :

- Description des façades, des écosystèmes et des stations de mesures étudiées
- Description des paramètres cœurs et des paramètres proxies de forçages environnementaux
- Description des techniques statistiques et du cheminement statistique suivi

Dans le but de répondre aux objectifs énoncés ci-dessus, ce travail s'appuie principalement sur les données de deux services d'observation : le Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT) et le Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY) ainsi que ses services régionaux tels que ARCHYD (Arcachon Hydrologie) et SRN (Suivi Régional des Nutriments). De plus, un nouveau service a été labellisé récemment, le réseau PHYTOBS. Il regroupe la partie observation du REPHY et les suivis de phytoplancton du CNRS et des universités.

Le SOMLIT est un Service National d'Observation (SNO) labellisé par le CNRS-INSU depuis 1996 et dont les premières données sont bancarisées depuis janvier 1997. Il compte aujourd'hui 11 stations marines qui échantillonnent de manière bimensuelle en surface 11 écosystèmes dans lesquelles sont réparties 20 stations de mesure. Le REPHY a été créé par l'Ifremer en 1984 et comprend 12 centres qui assurent la couverture des façades marines françaises.

1. Les écosystèmes côtiers étudiés et les paramètres utilisés

1.1. Une grande diversité...

Pour mener à bien ces travaux de thèse, 11 écosystèmes répartis sur les trois façades maritimes françaises ont été étudiés. Au sein de ces écosystèmes, plusieurs stations de mesures étaient disponibles, ce qui a permis d'étudier les écosystèmes côtiers au travers de différents gradients « côte-large », encore appelés gradient « continent-océan ».

- La façade Manche/Mer du Nord, quatre écosystèmes ont été étudiés au travers de quatorze stations, il s'agit de la côte d'Opale séparée en deux zones : une zone appelée « Mer du Nord » au niveau de Dunkerque et une zone appelée « Manche Orientale » au niveau de Boulogne-sur-Mer, de la « Baie de Somme » et de la « Manche occidentale ».
- La façade atlantique a été étudiée au travers de cinq écosystèmes et treize stations : la « Rade de Brest », la « Baie de Quiberon », la « Baie de Vilaine », l'« Estuaire de la Gironde » et le « Bassin d'Arcachon ».

• La façade Méditerranéenne a été étudiée au travers de deux comprenant chacun une station : la « Baie de Banyuls » et la « Baie de Marseille ».

Le choix des stations est expliqué en section 1.2.1.3.

1.1.1. ... de topographie, bathymétrie et courants de marées et courants résiduels

Façade Manche / Mer du Nord

La Manche et la Mer du Nord (dans sa partie française) bordent la façade nord de la France et relient l'Océan Atlantique à l'ouest à la Mer du Nord à l'Est. Ces deux mers forment une entité d'environ 600 kilomètres le long des côtes françaises. C'est une mer peu profonde dont les fonds les plus importants se situent à l'ouest et dont les fonds de la partie est ne dépassent que rarement 50 mètres de profondeur. La fosse des Casquets est le point le plus profond (environ 160 mètres), située au niveau du Golfe Normand-Breton dans une faille qui court au milieu de la Manche (Morvan, 2012). Les marnages, macro- à méga-tidaux, et les courants de marées y sont les plus importants du littoral métropolitain. Les marnages les plus importants sont reportés dans le golfe Normand-Breton. Les courants résiduels moyens circulent d'est en ouest, de l'Atlantique vers la Mer du Nord. Les eaux océaniques entrent en Manche le long des côtes de Bretagne, en sortie de la mer d'Iroise. Les eaux provenant de l'océan Atlantique s'engouffrent ainsi dans la Manche et remontent jusqu'en Mer du Nord. Deux gyres principaux sont à noter : un au niveau du golfe Normand-Breton, un autre en Baie de Seine (Salomon et Breton, 1993). La première structure tourbillonnante s'articule autour des îles anglo-normandes et des différents petits archipels présents dans la zone. La seconde structure est générée par la presqu'île du Cotentin : le tourbillon de Barfleur qui tourne dans un sens horaire.

• En sortie de Baie de Seine, un « fleuve côtier », (i.e. comprendre un courant d'eau moins salée et plus turbide, plus riche en phytoplanctons et en polluants) remonte les côtes françaises le long de la côte d'Opale (Brylinski et al. 1991). Le

fleuve côtier serait d'une largeur d'environ 5 à 10 kilomètres de large, plus large au niveau de la Baie de Somme.

- Des écosystèmes ouverts de la côte d'Opale à la Baie de Somme, les écosystèmes de Manche / Mer du nord considérés dans cette thèse sont divers et variés, tous étudiés au travers d'un gradient continent-océan de deux à quatre stations de mesures.
- Au large de Dunkerque (Mer du Nord), trois stations : Point 1 Dunkerque (D1), Point 3 SRN Dunkerque (D3) et Point 4 SRN Dunkerque (D4) sont situées respectivement à 1, 6 et 11 kilomètres de la côte. C'est un écosystème côtier de relativement faible profondeur (entre 10 et 50 mètres le long de la radiale), soumis à de forts apports industriels et des apports continentaux lents (Lefebvre et Perrouchet, 2016).
- Au large de Boulogne-sur-Mer (Manche Orientale), cinq stations réparties en deux radiales : Point 1 Boulogne (B1), Point 2 SRN Boulogne (B2) et Point 3 SRN Boulogne (B3) sont situées respectivement à 3, 5 et 10 kilomètres de la côte dans la radiale Ifremer (la plus au nord des deux) et Point C (PC) et Point L (PL) à respectivement 3 et 10 kilomètres de la côte dans la radiale SOMLIT. C'est un écosystème de profondeur similaire au précédent, soumis à de forts apports continentaux provenant de la baie de Seine et des nombreux fleuves côtiers qui l'en sépare (Brylinski et al. 1991), principalement influencé par des apports agricoles (Lefebvre et Perrouchet, 2016).
- Dans la Baie de Somme, quatre stations : Bif (B), Mimer (M), At So (As) et SRN Somme mer 2 (Sm2) sont respectivement dans la partie médiane, dans la partie externe de la baie et à 4 et 6 kilomètres au large. C'est un écosystème estuarien fortement influencé par les apports de la Somme, et soumis d'un point de vue anthropique à une influence agricole et conchylicole (Lefebvre et Perrouchet, 2016).
- Au large de Roscoff (Manche occidentale), deux stations : Estacade (E) et Astan (A) sont respectivement dans le goulet de l'île de Batz et à 6 kilomètres de la côte. Les profondeurs sont similaires à celles rencontrées sur la côte d'Opale. Alors que les trois précédents écosystèmes sont soumis à un régime
hydrodynamique mégatidal, la Manche occidentale est, quant à elle, soumise à un régime macrotidal. Très peu d'apports continentaux viennent influencer ces deux stations.

Façade Atlantique

L'océan Atlantique borde les côtes françaises en une région appelée Golfe de Gascogne qui s'échelonne du nord au sud entre la pointe de Peblarc'h et l'Espagne. C'est une région caractérisée par un plateau continental, d'une profondeur maximale de 200 mètres, dont la largeur diminue du nord au sud. Les marnages y sont modérés, de type méso- à macro-tidaux, et croissent du sud vers le nord. La circulation générale de cette région est variable d'une saison à l'autre. En hiver, les courants sont en grande partie dirigés vers le nord le long des côtes françaises et le long du talus continental. Le printemps est une période de transition durant laquelle le régime des vents aura tendance à s'inverser, ce qui aura un impact sur les courants (Lazure & Desmare, 2012). Le long des côtes le courant sera toujours dirigé vers le nord, mais s'inverse sur le talus. En été, les courants vont s'inverser et induire une circulation horaire dans le golfe de Gascogne, le long des côtes et sur le talus. Enfin, en automne, un courant dirigé vers le nord-ouest apparait sous l'influence des vents, et transporte les eaux chaudes du sud plus au nord. Les écosystèmes considérés le long de la façade atlantique s'échelonnent entre la Rade de Brest et le Bassin d'Arcachon et sont également très variés. Contrairement aux écosystèmes de la façade Manche / Mer du Nord, seuls deux des cinq écosystèmes étudiés l'ont été au travers d'un gradient continent-océan.

- Dans la Rade de Brest, Portzic (P) est la station située la plus au nord de cette façade : dans le goulet de la rade de Brest, entre la Baie et les eaux marines de l'océan Atlantique. La rade est soumise à une influence macrotidale qui induit un fort mélange des eaux et réduit l'influence des deux fleuves se jetant dans la rade (Le Pape et al., 1996).
- Men er Roué (MeR) est la station de mesure considérée pour la Baie de Quiberon.
 Cette baie (qui est en réalité une partie côtière du golfe de Gascogne) est bien

protégée des eaux marines par la péninsule de Quiberon. Elle est ouverte au sud sur l'océan Atlantique et à l'est sur le golfe du Morbihan (Ong et al., 2013). C'est une zone peu profonde (5 mètres à la station de mesure) soumise à un régime hydrodynamique macrotidal, qui est modifié par l'activité ostréicole (Ehrhold et al., 2010).

- Ouest Loscolo (OL) est la station de mesure considérée dans la Baie de Vilaine.
 C'est une baie fortement influencée par les apports de la Vilaine, peu profonde et soumise à un régime hydrodynamique macrotidal.
- Dans l'estuaire de la Gironde, trois stations : PK30, PK52 et PK86, respectivement situées à 30, 52 et 86 kilomètres du centre de Bordeaux (pont de pierre). C'est le seul écosystème estuarien de cette étude. L'estuaire de la Gironde est soumis à un régime hydrodynamique macrotidal, est de faible profondeur (généralement inférieure à 10 mètres) et reçoit les eaux de la Garonne et de la Dordogne. C'est un estuaire très turbide.
- Dans le Bassin d'Arcachon, sept stations : Comprian (Cp), Girouasse (G), Jacquets (J), Tès (T), Eyrac (Ey), Courbey (Cb) et Bouée 7 (B7) sont situées le long d'un gradient de salinité. Le bassin est soumis à un régime hydrodynamique mésotidal. Les apports continentaux arrivent principalement par la Leyre à l'extrémité sud-est et sont exportés vers l'océan au sud. C'est une lagune d'environ 180 kilomètres carrés dont seulement un tiers est subtidal.

Façade Méditerranée

La Mer Méditerranée est une mer qui a un bilan négatif (plus d'évaporation que de précipitation) et qui échange ses eaux avec l'Océan Atlantique au niveau du détroit de Gibraltar à l'ouest. Le plateau continental est très limité, des fonds de près de 3000 mètres sont donc relativement proches de la côte. Dans le golfe du Lion, la circulation générale au niveau de la côte s'effectue d'est en ouest sous l'influence du courant Liguro-Provençal.

• Sola est la station de mesure considérée dans la Baie de Banyuls. La profondeur y est assez importante et cette station, bien qu'éloignée de grands fleuves,

reçoit les eaux du courant Liguro-Provençal et est donc sous l'influence des apports du Rhône.

• Frioul est la station de mesure considérée dans la Baie de Marseille. C'est une station qui est protégée à l'ouest par les îles du Frioul et qui est sous l'influence anthropique de la ville de Marseille.

1.1.2. ... de climats

Façade Manche et Mer du Nord

Comme une grande partie du littoral français, la Manche est soumise à un climat océanique franc (Joly et al., 2010). Ce climat est caractérisé par des températures moyennes avec une faible amplitude annuelle et peu de jours froids et chauds. Les précipitations y sont abondantes et fréquentes en hiver, bien que soumises à une forte variabilité interannuelle et en été. Les régimes des vents sont soumis à une faible amplitude annuelle et les vents dominants viennent de l'ouest à toutes les saisons. Les données climatiques utilisées dans cette thèse ont permis de qualifier les caractéristiques climatiques des écosystèmes de Manche / Mer du Nord. Les sites de cette façade sont les plus froids des écosystèmes étudiés, ils font également partie des plus pluvieux et des plus venteux. Pour l'ensemble des stations, les températures hivernales sont froides et les températures estivales relativement douces, les hauteurs de précipitations sont maximales à l'automne et minimales, quoique toujours abondantes, au printemps. Quelle que soit la période de l'année, la direction générale est similaire avec des vents venant du sud-ouest et se dirigeant vers le nord-est pour tous les sites.

Les sites au large de Dunkerque ont des températures hivernales autour de 5.46
 °C en moyenne et des températures estivales de 16.82 °C en moyenne. Les
 hauteurs de précipitations à l'automne sont de 80 millimètres par mois en
 moyenne, et au printemps, de 58 millimètres par mois en moyenne. Enfin, les
 vents y sont maximaux en hiver et minimaux au printemps. Quelle que soit la
 période de l'année, la direction générale est similaire avec des vents venant du
 sud-ouest et se dirigeant vers le nord-est.

- Les sites au large de Boulogne-sur-Mer ont des températures hivernales de 5.86
 °C en moyenne et 16.64 °C en moyenne en été. Les hauteurs de précipitations sont de 93 millimètres par mois en moyenne en automne et 62 millimètres par mois en moyenne au printemps. Enfin, les vents y sont maximaux en l'automne et minimaux au printemps.
- Les sites de la Baie de Somme ont des températures hivernales de 5.33 °C en moyenne et 16.48 °C en moyenne en été. Les hauteurs de précipitations sont de 93 millimètres par mois en moyenne en automne et 66 millimètres par mois en moyenne au printemps. Enfin, les vents y sont maximaux à l'hiver et minimaux au printemps.
- Les sites au large de Roscoff ont des températures hivernales de 8.03 °C en moyenne et 16.43 °C en moyenne en été. Les hauteurs de précipitations sont de 100 millimètres par mois en moyenne en automne et 60 millimètres par mois en moyenne au printemps. Enfin, les vents y sont maximaux en automne et minimaux au printemps.

Façade atlantique

Comme la façade Manche / Mer du nord, la façade atlantique est soumise à un climat océanique franc (Joly et al., 2010), quoique plus doux.

• La rade de Brest a des températures hivernales moyennes (8.35 °C en moyenne) et des températures estivales relativement douces (16.70 °C en moyenne). Les hauteurs de précipitations sont maximales en automne (109 millimètres par mois en moyenne) et minimales, quoique toujours abondantes en été (63 millimètres par mois en moyenne). C'est l'écosystème qui reçoit le plus de pluie parmi ceux considérés. Enfin, les vents y sont maximaux à l'automne et minimaux au printemps. En hiver et en automne, les vents viennent du sudouest et se dirigent vers le nord-est alors qu'au printemps et en été les vents ont plutôt tendance à se diriger vers le nord-ouest, bien que principalement sur un axe zonal.

- La Baie de Quiberon a des températures hivernales moyennes (8.20 °C en moyenne) et des températures estivales relativement chaudes (18.05 °C en moyenne). Les hauteurs de précipitations sont maximales à l'automne (101 millimètres par mois en moyenne) et minimales en été (50 millimètres par mois en moyenne). Enfin, les vents y sont maximaux à l'automne et minimaux au printemps. En hiver et en automne, les vents viennent du sud-ouest et se dirigent vers le nord-est et au printemps et en été les vents ont plutôt tendance à se diriger d'ouest en est.
- La Baie de Vilaine a des températures hivernales relativement froides (7.19 °C en moyenne) et des températures estivales relativement chaudes (18.43 °C en moyenne). Les hauteurs de précipitations sont maximales en automne (99 millimètres par mois en moyenne) et minimales en été (54 millimètres par mois en moyenne). Enfin, les vents y sont maximaux en automne et minimaux au printemps. En hiver et en automne, les vents viennent du sud-ouest et se dirigent vers le nord-est alors qu'au printemps et en été les vents ont plutôt tendance à se diriger vers le nord-ouest, bien que principalement sur un axe zonal.
- L'estuaire de la Gironde a des températures hivernales relativement froides (7.41
 °C en moyenne) et des températures estivales chaudes (20.05 °C en moyenne).
 Les hauteurs de précipitations sont maximales en automne (88 millimètres par
 mois en moyenne) et minimales en été (51 millimètres par mois en moyenne).
 Enfin, les vents y sont maximaux en hiver et minimaux au printemps. En hiver et
 en automne, les vents viennent du sud-ouest et se dirigent vers le nord-est alors
 qu'au printemps et en été les vents ont plutôt tendance à se diriger vers le nord ouest.
- Le Bassin d'Arcachon a des températures hivernales moyennes (8.63 °C en moyenne) et des températures estivales relativement chaudes (20.26 °C en moyenne). Les hauteurs de précipitations sont maximales en automne (89 millimètres par mois en moyenne) et minimales en été (54 millimètres par mois en moyenne). Enfin, les vents y sont maximaux en été et minimaux en automne. Ils sont plutôt stables, quelle que soit la saison considérée. En hiver, les vents

viennent du sud, en automne ils viennent du sud-ouest et au printemps et en été les vents ont plutôt tendance à se diriger vers le nord-ouest, bien que principalement sur un axe zonal.

Façade Méditerranée

La façade Méditerranée est sous l'influence du climat méditerranéen franc qui se caractérise par des températures annuelles élevées et une amplitude annuelle élevée également. Les précipitations y sont faibles bien que présentes en hiver malgré un faible nombre de jours de pluie. Enfin, l'été y est très sec (Joly et al., 2010). Les températures hivernales sont douces et les températures estivales sont chaudes, les hauteurs de précipitations sont maximales à l'automne et minimales en été. Enfin, quelle que soit la saison, les vents viennent toujours du nord-ouest et vont vers le sud-est. En outre, les vents y sont maximaux en hiver et minimaux au printemps.

- La Baie de Banyuls a des températures hivernales de 9.58 °C et des températures estivales chaudes de 22.45 °C en moyenne. C'est l'écosystème le plus chaud parmi ceux considérés dans ce travail. Les hauteurs de précipitations sont de 69 millimètres par mois en automne et de 38 millimètres par mois en moyenne en été. Enfin, les vents y sont maximaux en hiver et minimaux en été.
- La Baie de Marseille a des températures hivernales de 9.02 °C et des températures estivales de 22.54 °C en moyenne. Les hauteurs de précipitations sont de 78 millimètres par mois en automne et de 28 millimètres par mois en moyenne en été.

1.1.3 ... d'apports continentaux

Façade Manche et Mer du Nord

La façade reçoit les eaux d'un bassin versant général d'une surface d'environ 120000 km² en France. Le bassin versant est de nature agricole. Toutefois, quelques zones urbaines densément peuplées sont présentes (dont l'agglomération de Paris) et peu

d'espaces naturels sont disponibles. Le fleuve principal de cette façade est la Seine et 22 zones d'apports sont identifiées (Dubois, 2012a). Le bassin versant de la Seine couvre plus de la moitié de la surface du bassin versant de la Manche et abrite plus de 70% des 20 millions d'habitants qui le compose.

Ainsi, les principaux apports continentaux de la façade Manche / Mer du Nord proviennent de la Seine et de la baie de Seine et sont, de par la circulation générale de la Manche, évacués vers l'est. Au-delà des gradients côte-large présents dans chaque écosystème de cette façade, il y a également un gradient d'influence continentale d'ouest en est, centré sur la baie de Seine et la Manche Orientale. Pratiquement aucun apport continental n'est à recenser à Roscoff. Seule la Penzé, un petit fleuve côtier de 40 kilomètres de long (pour un bassin versant de 210 kilomètres carrés) se jette dans la Manche à l'est des stations de mesure de Roscoff.

- Les deux radiales au large de Boulogne-sur-Mer sont les stations les plus influencées par les apports continentaux sur la façade Manche / Mer du Nord. Outre la Seine (454 m³.s⁻¹, 775 km), et les autres tributaires de la baie de Seine, dont l'Orne (22 m³.s⁻¹, 184 km), on recense de nombreux fleuves côtiers se jetant au niveau du pays de Caux ainsi que les non moindres fleuves de la Côte d'Opale. Bien que ces fleuves soient petits, on ne dénombre pas moins de neuf vallées entre Le Havre et Dieppe (DREAL Normandie, 2018). À ces fleuves viennent se rajouter la Somme (38 m³.s⁻¹, 269 km), la Canche (13 m³.s⁻¹, 100 km) et l'Authie (8 m³.s⁻¹, 108 km). Tous ces fleuves ont des bassins versants majoritaires agricoles (environ 70%). Les eaux continentales ainsi apportées sont regroupées en un "fleuve côtier", décrit ainsi par Brylinski et al. (1991), qui est une bande de quelques kilomètres de large qui a des caractéristiques différentes du reste de la Manche : le fleuve côtier est de facto moins salé, plus turbide et plus chargé en nutriments et phytoplancton que les eaux situées quelques kilomètres plus au large (Brylinski et al., 1991).
- Plus au nord, la radiale de Dunkerque est, quant à elle, moins influencée par ce fleuve côtier, bien que l'influence de ces eaux se fasse sentir. On notera tout de même la présence de l'Aa (7 m³.s⁻¹, 103 km), un petit fleuve côtier qui se jette au

niveau de Gravelines, entre Calais et Dunkerque et drainant une région industrialisée.

Façade Atlantique

La façade reçoit les eaux d'un bassin versant d'une surface d'environ 260000km² pour 17 millions d'habitants. Le bassin versant est de nature agricole, peu de zones urbaines sont présentes et l'espace naturel recouvre près de 30% de la surface, surtout dans les bassins versants les plus au sud. Les fleuves principaux de cette façade sont la Loire et la Gironde. On ne dénombre pas moins de 29 zones d'apports (Dubois, 2012c). Les principaux apports continentaux de la façade atlantique proviennent de la Loire et de la Gironde et sont, du fait de la circulation générale de l'Atlantique, évacués vers le nord. Cependant, une dérive continentale évacue une partie des eaux de la Gironde vers le sud, le long de la côte (Idier et al., 2013). De nombreux autres fleuves relativement gros se jettent également le long de la côte Atlantique, on pourra nommer la Vilaine, la Charente ou encore l'Adour.

- La rade de Brest reçoit les apports continentaux de l'Aulne (26 m³.s⁻¹, 144 km) et de l'Elorn (6 m³.s⁻¹, 56 km), deux fleuves qui ont des bassins versants majoritairement agricoles (environ 80% de la surface) et qui comptent pour environ 80% des apports continentaux de la Baie de Brest. En parallèle, une marée moyenne compte pour environ 40% du volume de la baie.
- La Baie de Quiberon est sous l'influence de la Vilaine (82 m³.s⁻¹, 218 km), en période de crue (Ehrhold et al. 2010), et parfois de la Loire (781 m³.s⁻¹, 1005 km) avec l'appui des vents du sud-est (Tessier, 2006). Ces bassins versants sont majoritairement agricoles (environ 75% de la surface).
- La Baie de Vilaine est, comme son nom l'indique, sous influence directe de la Vilaine sur laquelle le barrage d'Arzal a été construit dans les années 70 afin d'en réguler le flux. Les eaux de la Loire ne sont pas souvent rencontrées en Baie de Vilaine, mais ne sont pas à exclure, notamment lors de débits importants et / ou avec des vents du sud (Kerdreux et al., 1986).

- L'estuaire de la Gironde est la confluence de la Garonne (504 m³.s⁻¹, 529 km) et de la Dordogne (244 m³.s⁻¹, 483 km). La Gironde a un bassin versant principalement agricole et notamment viticole (environ 60%), quoique dans des proportions bien inférieures aux bassins versants situés plus au nord, et comporte également une part très importante couverte par des forêts (environ 40%).
- Le Bassin d'Arcachon est principalement alimenté en eaux continentales, à hauteur de 75% environ, par la Leyre (15 m³.s⁻¹, 116 km). La Leyre a le bassin versant le plus forestier parmi les écosystèmes étudiés (environ 85%).

Façade Méditerranée

Elle reçoit les eaux d'un bassin versant d'une surface d'environ 140000km² en France pour 14 millions d'habitants. Le bassin versant est de nature plutôt artificialisé, surtout sur la Côte d'Azur. Le fleuve principal de cette façade est le Rhône dont le bassin versant correspond à près de 75% du bassin total. On dénombre 24 zones d'apports (Dubois, 2012b).

- La Baie de Banyuls est sous l'influence distante du Rhône (1605 m³.s⁻¹, 545 km), mais également sous l'influence plus proche de nombreux fleuves : l'Hérault (29 m³.s⁻¹, 148 km), l'Orb (22 m³.s⁻¹, 135 km), l'Aude (31 m³.s⁻¹, 224 km) et le Têt (8 m³.s⁻¹, 115 km), respectivement classés du plus distant au plus proche. Ces bassins versants sont principalement recouverts par des espaces naturels, bien que la part urbaine soit relativement importante.
- La Baie de Marseille est sous l'influence de l'Huveaune (1 m³.s⁻¹, 48 km), un petit fleuve côtier dont le bassin versant est très urbanisé. Il est important de noter que bien que le Rhône soit proche, des incursions de ses eaux en Baie de Marseille sont rares et éphémères (Fraysse et al., 2014).

1.2. Les paramètres

1.2.1. Les paramètres cœurs dans les écosystèmes côtiers

Les données de nutriments et d'abondances phytoplanctoniques utilisées pour cette étude proviennent de deux services d'observation nationaux : le SOMLIT (Service Observation en Milieu LITtoral) et le REPHY (historiquement REseau de surveillance du PHYtoplancton et des phycotoxines ; Tableau II.1) et ses réseaux régionaux. Ces deux programmes ont été choisis, car ils fournissent tous les deux des données hydrologiques et/ou phytoplanctoniques sur plus de 20 ans sur l'ensemble des façades du littoral métropolitain, avec un pas d'échantillonnage de 15 jours en surface sauf dans l'estuaire de la Gironde où les échantillonnages ont lieu une fois par mois.

Le SOMLIT est un réseau d'observation national crée en 1995, labellisé INSU (Institut National des Sciences de l'Univers du CNRS) en 1996 ce qui lui permet d'être qualifié de SNO (Service National d'Observation). À sa création, le SOMLIT regroupait quatre stations marines auxquelles se sont aujourd'hui rajoutées sept autres stations marines. Les données sont mesurées en vingt-et-une stations de mesures réparties dans onze écosystèmes.

Le REPHY a été créé en 1984 par l'Ifremer a été séparé en deux en 2016. Le REPHY est aujourd'hui la partie qui s'occupe des mesures de diversité phytoplanctonique et d'hydrologie dans les eaux marines (Belin et Soudant, 2019). La composante observation du REPHY est celle d'intérêt dans cette étude. Le REPHY observation comporte aujourd'hui 36 lieux répartis sur le littoral métropolitain dont certains comportent plus de 30 ans de données.

1.2.1.1. Les nutriments

Cinq nutriments ont été utilisés : le nitrate (NO₃⁻), le nitrite (NO₂⁻), l'ammonium (NH₄⁺), l'orthophosphate (PO₄³⁻) et l'acide silicique (Si(OH)₄). Les données utilisées dans cette thèse proviennent de services d'observation nationaux : le SOMLIT et le REPHY. Les deux réseaux SOMLIT et REPHY présentent différentes stations disponibles avec ces paramètres recensés avec des protocoles d'échantillonnage et de mesures assez proches. Les NO₃⁻, NO₂⁻, PO₄³⁻ et Si(OH)₄ sont dosés par colorimétrie selon les méthodes décrites par Alain Aminot et Roger Kerouel en 2004 (Aminot & Kerouel, 2004) puis trois ans plus tard (Aminot & Kerouel, 2007). Le dosage de NH₄⁺ a été historiquement effectué par colorimétrie puis par fluorescence. Les laboratoires impliqués dans ces deux réseaux ont participé à plusieurs reprises à des essais inter-laboratoires communs.

Dans le SOMLIT, les échantillonnages ont lieu à pleine mer en sub-surface tous les 15 jours. Dans le REPHY les échantillonnages ont lieu à +/- 2h autour de la pleine mer en sub-surface tous les 15 jours. La présence de réseaux régionaux dans le REPHY implique certaines déviations du protocole général, c'est le cas notamment dans le réseau ARCHYD (Arcachon hydrologie) ou des sorties en mer ont également lieu à +/- 2h de la basse mer, tous les 15 jours également, mais décalé d'une semaine avec les sorties à pleine mer.

1.2.1.2. Le phytoplancton

Les données d'abondances phytoplanctoniques proviennent de différentes stations échantillonnées par le REPHY. Les échantillonnages ont lieu dans les mêmes conditions que pour les nutriments. Les identifications et les comptages de cellules phytoplanctoniques utilisées ici sont effectués par microscopie optique inversée (Belin et al., 2021). L'identification est basée sur la base de données WoRMS (World Register of Marine Species) au niveau taxonomique le plus précis possible.

1.2.1.3. Sélection des stations

Les stations utilisées dans cette étude ont été choisies sur la base de la disponibilité en données à chaque point de mesure dans les bases de données SOMLIT (21 stations labellisées en 2021) et REPHY (36 stations dans la partie observation et 116 dans la partie surveillance). Dans un premier temps la sélection s'est faite sur la disponibilité des concentrations en nutriments.

| Type de données | Variables | Fournisseurs | Sites web | | | |
|-----------------|--|--------------|---|--|--|--|
| | $NO_{3}^{-}, NO_{2}^{-}, NH_{4}^{+},$ | SOMLIT | www.somlit.fr | | | |
| Nutriments | PO4 ³⁻ , Si(OH)4, T, S, CHLA | REPHY | https://www.ifremer.fr/surval https://doi.org/10.17882/47248 | | | |
| Phytoplancton | Abondance totale | REPHY | https://doi.org/10.17882/47248 | | | |

Table II.1 : Paramètres cœurs, fournisseurs et sites web associés

Parmi les 173 stations éligibles, seules celles comprenant au minimum 20 ans de données à partir de janvier 2000 et pour lesquelles les paramètres hydrologiques ainsi que forçants étaient disponibles. Les stations sélectionnées ne comportent pas de longues périodes sans données. On entend par paramètres hydrologiques : les concentrations en nutriments NO₃⁻, NO₂⁻, NH₄⁺, PO₄³⁻ et Si(OH)₄ ainsi que des paramètres biophysiques hydrologiques forçants comme la température, la salinité et la concentration en chlorophylle-a dans la colonne d'eau. Les paramètres forçants continentaux, météorologiques et climatiques sont décrits ci-après (1.2.2.).

Les stations 'phytoplancton' ont été sélectionnées selon les mêmes critères que précédemment à la différence près qu'une station 'phytoplancton' devait être proche d'une des stations avec des concentrations en nutriments sélectionnées cidessus. Certains critères supplémentaires ont été appliqués au choix des stations phytoplancton de manière à obtenir des suivis du microphytoplancton (taille > 20µm):

 Sur des périodes les plus longues possibles et pour des stations n'ayant pas changé de localisation. Ce dernier point aurait pu engendrer des variations brutales dans les abondances au cours de la période (e.g en Rade de Brest, « Lanvéoc » remplacée par « Lanvéoc Large » située 2,1 km plus au large). Le meilleur compromis 'nombre de stations' / 'plus longue période' est apparu pour 20 ans (de janvier 2000 à décembre 2019) et 16 stations.

- Homogènes en termes de systématique. En effet, les personnes en charge de la détermination des espèces/taxa phytoplanctoniques dans chaque laboratoire sont différentes, et ont souvent changé au cours des 20 ans de suivi au sein d'un même laboratoire. Malgré le niveau d'expertise de ces analystes, les déterminations taxonomiques se faisant en microscopie optique, elles comprennent un certain degré de subjectivité, et résultent en des niveaux d'agrégation différents pour le recensement des abondances (e.g. identification au Genre pour Pseudo-nitzschia à Barcarès et identification à l'espèce principalement au Point 4 SRN Dunkerque). Un important travail a donc été réalisé préalablement pour homogénéiser la base de données à des niveaux communs d'unités taxonomiques pour l'ensemble des stations et la période considérée. Finalement, 38 regroupements taxonomiques ont été considérés sur les 320 unités recensées au départ. Le détail de cette homogénéisation est expliqué dans le paragraphe suivant.
- Pour lesquels l'ensemble des paramètres environnementaux identifiés comme potentiellement forçants étaient disponibles. Certaines séries présentaient en effet de longues périodes d'échantillonnage (30 ans) fiables et précises en termes de détermination sur le long-terme mais les données relatives aux forçages par les sels nutritifs dans la colonne d'eau n'étaient pas disponibles (e.g. Le Cornard et Auger dans le Bassin de Marennes Oléron).

Pour finir, 29 stations ont été conservées pour l'étude des nutriments et 16 stations (Tableau II.2; Figure II.1) pour l'étude de la diversité phytoplanctonique. Cette différence s'explique par 2 facteurs principaux : la présence de nombreuses stations nutriments au sein d'un même écosystème contre une seule station phytoplancton (i.e. bassin d'Arcachon : 7 stations nutriments *versus* 1 station phytoplancton) et l'absence de stations phytoplancton dans certains écosystèmes (i.e. Estuaire de la Gironde).



Figure II.1 : Carte présentant toutes les stations de mesures utilisées lors de cette thèse. Les points roses représentent les stations auxquelles les concentrations en nutriments et l'abondance phytoplanctonique sont mesurées, les points verts représentent les stations auxquelles uniquement les concentrations en nutriments sont mesurées et les points bleus représentent les stations auxquelles uniquement les abondances phytoplanctoniques sont mesurées.

1.2.2. Les paramètres forçants

À chaque série de données (nutriment + phytoplancton si disponible) des proxies de forçages anthropiques et climatiques ont été utilisés afin de comprendre l'évolution spatio-temporelle des paramètres "cœurs' au cours des 20 dernières années (Tableau II.3). Les données biophysiques de la colonne d'eau sont fournies par les réseaux SOMLIT et REPHY. Les données 'continentales' mesurées dans les fleuves ont été fournies par les différentes agences de l'eau françaises et par EauFrance. Les données climatiques locales ont été fournies par MétéoFrance quand elles étaient disponibles et par MERRA-2 (Gelaro et al., 2017) quand les données *in-situ* n'existaient pas. Les données climatiques régionales ont été fournies par les « National Centers for Environmental Protection » et « National Center for Atmospheric Research » (NCEP/NCAR). Enfin les indices de téléconnexion ont été fournis par les « US National Oceanic and Atmospheric Administration » (NOAA), « National Center for Atmospheric Research » (NCAR), « Climate Prediction Center » (CPC) et « National Centers for Environmental Information » (NCEI).

1.2.2.1. Les paramètres forçants à l'échelle locale

Les paramètres biophysiques de la colonne d'eau

Comme évoqué au paragraphe 1.2.1.3., les paramètres cœurs sont accompagnés par trois paramètres biophysiques considérés comme forçants : (i) la température de l'eau qui a un impact sur la stratification et donc sur les apports en nutriments verticaux, (ii) la salinité qui est un indice d'influence continentale et (iii) la chlorophylle-a qui est un proxy de la biomasse phytoplanctonique

Les paramètres continentaux

En parallèle, cinq variables d'origine continentale ont été utilisées : les débits des fleuves ainsi que les concentrations en NO₃⁻, NO₂⁻, NH₄⁺ et PO₄³⁻. Toutes ces variables indiquent les degrés d'influence naturelle et anthropique sur les écosystèmes côtiers en prenant en considération ce qu'il se passe sur le continent dans les différents bassins versants.

Les stations de mesures choisies sont les stations les plus proches des écosystèmes côtiers pour lesquelles 20 ans de données étaient disponibles, et situées en amont de l'influence de la marée dynamique.

| Éconvetàmos | Stat | ions nutriment | Station | s phytoplancton |
|------------------------|--------|--|---------|--------------------------|
| Ecosystemes | Nombre | Nom | Nombre | Nom |
| Mer du Nord | | Point 1 SRN Dunkerque | | Point 1 SRN Dunkerque |
| | 3 | Point 3 SRN Dunkerque | 3 | Point 3 SRN Dunkerque |
| | | Point 4 SRN Dunkerque | | Point 4 SRN Dunkerque |
| Manche orientale | | Point 1 SRN Boulogne Point 2 SRN Boulogne | | Point 1 SRN Boulogne |
| | 5 | Point 3 SRN Boulogne | 3 | Point 2 SRN Boulogne |
| | | Point C Point L | | Point 3 SRN Boulogne |
| Baie de Somme | | Bif | | Bif |
| | 4 | At so | 3 | At so |
| | | SRN Somme mer 2 | | SRN Somme mer 2 |
| Manche occidentale | 2 | Estacade Astan | 1 | St Pol large |
| Rade de Brest | 1 | Portzic | 1 | Lanvéoc large |
| Baie de Quiberon | 1 | Men er Roue | 1 | Men er Roue |
| Baie de Vilaine | 1 | Ouest Loscolo | 1 | Ouest Loscolo |
| Estuaire de la Gironde | | pk30 | | |
| | 3 | pk52 | 0 | |
| | | pk86 | | |
| Bassin d'Arcachon | | Comprian | | |
| | | Girouasse | | |
| | 7 | Jacquets | 1 | Toychan bis |
| | , | Fyrac | I | reychan bis |
| | | Courbey | | |
| | | Bouée 7 | | |
| Baie de Banyuls | 1 | Sola | 1 | Barcares |
| Baie de Marseille | 1 | Frioul | 1 | Antoine |

Table II.2 : Écosystèmes et stations de mesures, nutriments et phytoplancton associées.

| Type de donné | es | Variables | Fournisseurs | Sites web |
|--------------------------|----|--|--|---|
| Apports | | NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , SPM | Agences de l'eau et EauFrance | http://www.naiades.eaufrance.fr/ |
| continentaux | | Q | Eau France | http://www.hydro.eaufrance.fr/ |
| Climat local | | aT, W, Iwind, Vwind, Uwind, MP, P | MERRA-2 | http://www.soda-pro.com/fr/web-services/meteo-data/merra |
| Climat régional | | Données grillées (SST, SLP, Iwind, Uwind, Vwind, MP) | National Centers for Environmental Protection and National Center for Atmospheric Research (NCEP/NCAR) | www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded |
| | | AMO | | https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/ |
| | | AO | National Ocean and Atmosphere Administration (NOAA) National Center for | https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index /monthly.ao.index.b50.current.ascii |
| Indices téléconnexion | de | EAP | Atmospheric Research (NCAR), Climate Prediction Center | https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/ea.shtml |
| teleconnexion | | NAO | (CPC), National Centers for Environmental Information (NCEI) | https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic- oscillation-nao-index-station-based |
| | | NHT | | https://www.ncdc.noaa.gov/monitoring- references/faq/anomalies.php#anomalies |

Table II.3 : Type de données forçantes, variables, fournisseurs et sites web associés.

Les paramètres climatiques

Sept variables climatiques ont été considérées, toute ayant une influence supposée sur les concentrations en nutriments et / ou sur les abondances et biomasses phytoplanctoniques : la température de l'air, l'irradiance, la hauteur de précipitation ainsi que quatre proxies de circulation atmosphérique : l'intensité du vent (décomposée en 3 vecteurs : intensité méridionale, intensité zonale, et l'intensité générale : la somme vectorielle des deux précédentes) et la pression atmosphérique au niveau de la mer.

Les stations de mesures choisies sont les stations les plus proches des écosystèmes côtiers considérés pour lesquelles 20 ans de données pour les paramètres choisis étaient disponibles.

1.2.2.2. Les paramètres forçants à large échelle spatiale

Les paramètres climatiques en grille = climat régional

Les mêmes paramètres que les paramètres climatiques locaux ont été utilisés à large-échelle à l'exception de l'irradiance. Ces données sont le résultat d'analyses et de reconstructions de données satellites afin d'obtenir des données mensualisées de confiance. Ces données sont reconstruites selon des grilles spatiales ayant des pixels de 2,5 degrés de côté (1 degré pour la température de l'eau) sur une fenêtre géographique totale recouvrant l'Europe de l'Ouest (30°N à 60°N et 15°O à 15°E). Les détails méthodologiques sont décrits par Betts et al., (1996), Kalnay et al., (1996) et Kistler et al., (2001).

Ces données ont été analysées avec des analyses en composantes principales afin d'en extraire les messages principaux. Les deux premières composantes ont été gardées pour tous ces paramètres. Une telle approche permet de corréler les tendances (composantes principales) aux différentes sous-parties de la zone d'étude et donc d'affiner les interprétations de manière plus locale.

Les indices de téléconnexion = climat large-échelle

En complément des données de climat à l'échelle de l'Europe de Nord, des indices de téléconnexion ont également été considérés : l'Oscillation Atlantique Multidécennale (AMO), les anomalies de Température dans l'Hémisphère Nord (NHT), le schéma Est Atlantique (EAP), l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) et l'Oscillation Arctique (AO). Ces indices résument le climat à l'échelle de l'Atlantique Nord. Deux indices sont centrés sur les températures : l'AMO (Enfield et al., 2001) représente les changements de température dans l'atlantique nord sans considérer l'influence anthropique alors que la NHT est un index d'anomalies de température par rapport à la moyenne des températures de l'océan Atlantique entre 1901 et 2000. Deux autres sont centrés sur la circulation atmosphérique : la NAO (Hurrell 1995 ; Hurrell & Deser 2009) et l'EAP (Barnston & Livezey 1987) décrivent respectivement les deux modes de variabilité basse fréquence prédominant dans l'atlantique nord. La NAO traque la position de l'anticyclone des Açores et l'EAP est un indice de pression atmosphérique centré sur l'atlantique nord. Enfin, l'AO résume les incursions du climat arctique vers le sud en se basant sur les pressions atmosphériques.

2. Le traitement des données

Ce chapitre a pour but de décrire l'ensemble des techniques statistiques évoquées et utilisées dans les chapitres suivants, tout en proposant une comparaison des analyses afin de justifier l'utilisation des techniques utilisées à chaque fois dans un objectif spécifique soulevé dans l'un ou l'autre des chapitres.

Afin d'illustrer cette comparaison, je propose de suivre l'évolution hypothétique d'une courte série temporelle de température (Y) abstraite de trois ans, échantillonnée à un pas mensuel (pas forcément régulier, données manquantes possibles) qui évoluera au cours des étapes afin d'illustrer les transformations. Je propose de suivre l'évolution d'une courte série temporelle de température (Y) abstraite qui évoluera au cours des étapes afin d'illustrer les transformations. Cette série temporelle a déjà fait l'objet d'une homogénéisation à 1 donnée par mois quand des données sont disponibles.

| | Jan | Fev | Mar | Avr | Mai | Jun | Jul | Aou | Sept | Oct | Nov | Dec |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| A1 | 5 | 6 | 7 | 8 | 10 | 12 | 13 | 12 | 11 | 10 | 9 | 6 |
| A2 | 17 | 5 | 7 | NA | 11 | 12 | 14 | 13 | 11 | 10 | 8 | 6 |
| A3 | 6 | 2 | 8 | 10 | 5 | 14 | 14 | 12 | NA | 9 | 8 | 8 |

Soit A1, A2 et A3 trois années consécutives.



2.1. Pré-traitement des séries temporelles

2.1.1. Pré-traitement commun à toutes les données

Avant d'analyser les séries temporelles au sens strict du terme, les données brutes ont été triées pour ne conserver que les données jugées correctes par les services analystes, et homogénéiser les séries temporelles entre elles. En effet, en pratique, toutes les données issues de mesures *in-situ* issus de services d'observation tels que le SOMLIT ou le REPHY sont accompagnées de commentaires renseignant sur la qualité de la donnée produite.

- Dans le SOMLIT, des codes qualité donnent une vision exhaustive de la 'qualité' des données produites selon dix niveaux différents : « Donnée inférieure à la limite de détection », « Mesure non réalisée », « Mesure bonne, mais échantillon non répliqué », « Mesure douteuse », « Mesure mauvaise », « Valeur pas encore reportée », « Mesure bonne, moyenne de réplicas », « Mesure bonne, mais en dehors protocole SOMLIT », « Donnée non qualifiée », et « Échantillon non prélevé ».
- Dans le REPHY, les données sont accompagnées de quatre niveaux de 'qualité' : « Bon », « Douteux », « Faux » et « Non qualifié ».

De plus, les réseaux SOMLIT et REPHY indiquent si une donnée mesurée correspond à la gamme de mesure de l'appareil. Dans le cas où une donnée mesurée est en dehors des bornes de détection et / ou de quantification de l'analyse (notamment pour les sels nutritifs), les fournisseurs de données renseignent la valeur de la limite concernée. Cela peut bien entendu induire des biais dans les interprétations statistiques, notamment quand un changement de matériel et / ou de technique intervient en cours de série. C'est le cas par exemple des PO₄³⁻ dans le bassin d'Arcachon ou la limite de quantification a changé en cours de période. De fait, les données sont plafonnées à 0.5 µmol.L⁻¹ sur la fin de la période d'étude alors que les mesures sont inférieures à cette limite au début. Ne pas considérer cette information aurait conduit à une conclusion erronée. Les données conservées sont celles qui n'ont pas été classées avec un code douteux ou mauvais et donc la valeur n'est pas celle de la limite de détection ou de quantification quand celle-ci est disponible, même hors bornes. Par exemple, afin d'homogénéiser les données mises en bases entre les deux réseaux, il a été décidé de sommer les concentrations de NO_3^- et NO_2^- .



Après vérification des codes qualité, les valeurs de A2 Jan et A3 Mai sont considérées fausses. Elles sont donc supprimées. En revanche, la valeur A3_Fev est conservée bien qu'elle semble

2.2. Traitement des séries temporelles

On considère qu'une série temporelle est un signal que l'on peut décomposer en plusieurs composantes : la composante inter-annuelle, la composante saisonnière et les résidus aussi appelés bruit statistique. La composante inter-annuelle est proche d'une moyenne d'évolution sans influence de la saison et est utilisée pour interpréter les changements à long terme. La composante saisonnière correspond à l'évolution des variations autour de cette moyenne, elle peut être utilisée pour étudier les évolutions dans le temps des comportements intra-annuels sans prendre en compte le changement long-terme. Le bruit statistique est la partie nonexpliquée du signal et servant à évaluer la qualité de représentation statistique.

Les séries temporelles issues de données de mesures environnementales *in-situ* sont dites non-stationnaires. Cela signifie que la moyenne évolue dans le temps, que les fréquences d'échantillonnages sont non-homogènes, qu'il y a des données manquantes et données exceptionnelles et qu'une composante saisonnière est présente. La complexité est donc d'avoir des techniques statistiques adaptées à ce type de données. Deux workflows statistiques sont présentés ici dans la suite du chapitre. Ils ont tous les deux étés utilisés dans le cadre de la thèse.

2.2.1. Régularisation et moyenne mobile

Une première façon de traiter les séries temporelles est d'appliquer une régularisation temporelle afin d'estimer les variables manquantes et d'homogénéiser les pas de temps entre les données. Différentes techniques de régularisation existent. Parmi ces dernières, nous avons en premier lieu utilisé une régularisation spline. C'est une technique de régression polynomiale qui décompose le jeu de données en de multiples sous-ensembles dans lesquels un modèle polynomial est fait. Les données nouvellement estimées sont contenues dans la gamme de variation des données originelles.

| Après régularisation spline, il n'y a plus de données manquantes. | | | | | | | | | | | | |
|---|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| | Jan | Fev | Mar | Avr | Mai | Jun | Jul | Aou | Sept | Oct | Nov | Dec |
| A1 | 5 | 6 | 7 | 8 | 10 | 12 | 13 | 12 | 11 | 10 | 9 | 6 |
| A2 | 4.5 | 5 | 7 | 9.3 | 11 | 12 | 14 | 13 | 11 | 10 | 8 | 6 |
| A3 | 6 | 2 | 8 | 10 | 11.9 | 14 | 14 | 12 | 10.2 | 9 | 8 | 8 |



Afin de décomposer la série temporelle, une moyenne mobile a été associée à la régularisation. Les moyennes mobiles sont des moyennes glissantes centrées sur la valeur à estimer. La moyenne d'un mois « M » sera calculée sur les x valeurs précédentes, la valeur de M et les x valeurs suivantes. Les moyennes mobiles utilisées ici sont d'ordre 6, on considère donc les 6 mois précédents et les 6 mois suivants dans le calcul. Les moyennes mobiles sont donc sensibles aux effets de bord, il ne faut donc pas considérer les « x » premières et dernières valeurs de moyenne mobile (Legendre & Legendre, 1998).

| La moyenne mobile permet d'extraire la composante inter-annuelle mais on perd les 6 premiers | ; |
|--|---|
| et les 6 derniers mois de la série. | |

| | Jan | Fev | Mar | Avr | Mai | Jun | Jul | Aou | Sept | Oct | Nov | Dec |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| A1 | | | | | | | 8.7 | 8.7 | 8.8 | 9.0 | 9.2 | 9.4 |
| A2 | 9.5 | 9.5 | 9.4 | 9.4 | 9.2 | 9.0 | 9.0 | 8.8 | 9.0 | 9.3 | 9.5 | 9.7 |
| A3 | 9.8 | 9.7 | 9.5 | 9.3 | 9.2 | 9.2 | | | | | | |



2.2.2. Modèles linéaires dynamiques (DLM)

Une autre façon de traiter les séries temporelles est d'utiliser les modèles linéaires dynamiques (DLM, West & Harrison, 1997). Ce sont des modèles linéaires dans lesquels les paramètres évoluent dans le temps.

Un des grands avantages des DLM est qu'ils fonctionnent sur des séries temporelles dont le pas de temps n'est pas homogène, et dont certaines données sont manquantes. Ils fournissent en outre des composantes non stationnaires. Les DLM sont donc particulièrement adaptés à la nature des données environnementales. Les DLM sont des modèles linéaires dans lesquels chaque paramètre prend un sens dynamique et donc peut changer à chaque observation qui a donc sa propre équation. Les DLM se basent sur les observations pour estimer une nouvelle valeur selon le pas de temps choisi. Le paragraphe suivant servira à décrire le cadre d'utilisation des DLM dans cette thèse. Le lecteur peut se référer à la thèse de Dominique Soudant (Soudant, 1997) ou à la vignette du package R dlm (Petris et al., 2009) pour plus d'informations concernant la mise en place et la routine statistique des DLM.

Les modèles utilisés durant cette thèse comportent trois paramètres : le niveau moyen, la saisonnalité et les résidus. Ils ne sont pratiquement pas contraints. Le niveau moyen pourra prendre une forme linéaire monotone ou quadratique selon la meilleure optimisation. La saisonnalité suit une forme trigonométrique et pourra prendre jusqu'à deux harmoniques (i.e. bloom printanier et automnal). La seule contrainte appliquée concerne les valeurs extrêmes ou outliers. Il a été décidé de se baser sur la détection des outliers des boites à moustache (en théorie, 0.7% des données sont considérées outliers en se basant sur une distribution gaussienne). Les outliers se voient alors attribuer une variance d'observation très faible afin qu'ils soient pris en compte dans le modèle sans pour autant en influencer le résultat final.

Après DLM.

La mesure A3_Fev a été considérée comme un outlier. Une nouvelle variance d'observation lui est donnée. Un second modèle est alors fait en prenant en compte cette nouvelle variance. La donnée considérée comme outlier a donc un poids moindre et n'influe pas sur le modèle.

| | Jan | Fev | Mar | Avr | Mai | Jun | Jul | Aou | Sept | Oct | Nov | Dec |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|
| A1 | 8.7 | 8.8 | 8.8 | 8.6 | 8.9 | 8.9 | 9.0 | 9.0 | 9.1 | 9.1 | 9.2 | 9.2 |
| A2 | 9.2 | 9.3 | 9.3 | 9.4 | 9.4 | 9.4 | 9.5 | 9.5 | 9.6 | 9.6 | 9.7 | 9.7 |
| А3 | 9.8 | 9.8 | 9.8 | 9.9 | 9.9 | 10.0 | 10.0 | 10.1 | 10.1 | 10.1 | 10.2 | 10.2 |



2.2.3. Comparaison des deux techniques précédentes

Les DLM apportent sans surprise bien plus de précision et d'information aux traitements des séries temporelles environnementales. D'autres méthodes de décomposition de série permettent d'extraire une composante saisonnière. Cependant, avec les DLM cette composante est dynamique ce qui lui confère un caractère primordial lors de l'interprétation de l'évolution des paramètres étudiés. Outre un grand nombre d'avantages, les DLM présentent deux inconvénients : la difficulté de mise en place et le temps de traitement. En effet, il faut parfois jusqu'à 10 minutes de traitement par série.

La méthode de régularisation spline + moyenne mobile est très facile à mettre en place et rapide dans son exécution. Cependant elle offre moins de possibilités que les DLM, car cette méthode permet d'étudier les séries à long terme uniquement au travers d'un équivalent du niveau moyen. De plus, de nombreuses transformations des données brutes sont nécessaires à sa mise en place.

2.2.4. Test de tendance

Afin de détecter significativement des changements temporels et de les estimer, un test de Mann-Kendall modifié pour prendre en compte l'autocorrélation temporelle (Yue & Wang, 2004) a été couplé à la droite de Sen. Le test de Mann-Kendall trace un modèle linéaire en deux valeurs contiguës sur toute la série et combine ces informations en une droite moyenne : la droite de Sen qui équivaut à une tendance linéaire monotone d'évolution sur toute la période. Si la pente de cette droite est significativement différente de zéro, la série de données présente alors une tendance linéaire monotone. Pour estimer les changements, la différence entre la dernière et la première valeur de la droite de Sen a été calculée.

Pour interpréter les évolutions à long terme, il est également possible d'utiliser l'intervalle de confiance du niveau moyen des DLM. Si l'intervalle en fin de période ne recoupe pas l'intervalle du début de période, alors il y a un changement significatif. En revanche, il est plus compliqué d'estimer quantitativement ces changements. Le test de Mann-Kendall a donc été privilégié dans cette thèse.

2.2.3. Pré-traitement spécifique aux données phytoplancton

important réalisé données d'abondances Un travail а été sur les phytoplanctoniques. Un des problèmes majeurs avec ce type de données vient de l'identification et de la classification des espèces. En effet, outre les changements officiels de dénomination dans la base WoRMS, les identifications peuvent être différentes d'une station à l'autre et parfois même au sein d'une même station du fait de l'opérateur. En effet, les opérateurs sont différents d'une station à l'autre et peuvent changer durant la période d'étude. De plus, ces derniers acquièrent des compétences ce qui influence les identifications.



Figure II.2 : Exemple de séries d'abondances qu'il a fallu modifier

Parmi les 320 taxons représentés dans le jeu de données d'abondances phytoplanctoniques, il a été nécessaire d'éliminer certains taxa ou encore d'en regrouper certains au sein de la même entité. Dans un premier temps, il a fallu trier les 320 taxons identifiés dans le jeu de données d'abondances phytoplanctoniques sur l'ensemble des stations conservées pour ne conserver que ceux qui appartenaient strictement au règne végétal. En effet, certains ciliés appartenant au microzooplancton ont été retrouvés dans les données. Le nettoyage de la base de données a aussi été fait sur les taxons apparaissant en cours de période. Par exemple, la classe des Cryptophyceae n'est identifiée qu'à partir de 2002 à SRN Somme 2 (Figure II.1a). L'apparition tardive de certains taxa dans les jeux de données est généralement due au perfectionnement des agents qui identifient de plus en plus de taxons avec les années d'expertise, mais aussi au perfectionnement de la précision des microscopes utilisés en laboratoire. Il a ensuite fallu homogénéiser le niveau d'identification. Par exemple, les Euglenoidea étaient identifiées à la classe dans le bassin d'Arcachon avant 2006, mais au genre entre 2006 et 2012 puis à la famille après 2012 (Figure II.1b). Finalement, les taxons conservés ont été regroupés au sein d'UTs (Hernández-Fariñas, 2015). Pour finir, 38 UTs ont été conservées (Figure II.2), parmi lesquelles sont retrouvés de nombreux Bacillariophyceae et Dinophyceae.

Il est conseillé de transformer les données d'abondances phytoplanctoniques en biomasse lors d'études de la diversité fonctionnelle. Pour ce faire, les abondances ont été transformées en biomasse par grande unité taxonomique. Les analyses statistiques de diversité spécifique ont été effectuées sur les abondances et les biomasses par souci de vérification, mais, comme attendu, les résultats sont rigoureusement identiques, car les données sont centrées et réduites dans ces analyses et que les transformations en biomasses à partir d'abondances sont effectuées de la même façon d'une station à l'autre et d'une date à l'autre. La gamme de variation n'est donc pas impactée.

| Groupes phytoplanctoniques | Picogramme de carbone par cellule |
|-----------------------------|---|
| Bacillariophyceae < 3000µm³ | $10^{-0.541+0.811 \times log(Biovolume)}$ |
| Bacillariophyceae > 3000µm³ | $10^{-0.933+0.881 \times log(Biovolume)}$ |
| Dictyochophyceae | $10^{-0.541+0.811 \times log(Biovolume)}$ |
| Dinophyceae | $10^{-0.353+0.854 \times log(Biovolume)}$ |
| Euglenoidea | 234 |
| Prymnesiophyceae | $10^{-0.541+0.811 \times log(Biovolume)}$ |

Table II.4 : Tableau présentant les formules de transformation des abondances en biomasse par grande unité taxonomique. (Vincent, 2001)



Figure II.3 : 38 UTs identifiées : Bacillariopyceae (vert), Dinophyceae (rouge) et autres classe (bleu). AmphKato : Amphidinium + Katodinium, GymnGyro : Gymnodinium + Gyrodinium, ScripEnsiPent : Scrippsiella + Ensiculifera + Pentapharsodinium, ProtPeri : Protoperidinium + Peridinium, DiplPrepOble : Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea, CyliCeraNitzHant : Cylindrotheca + Ceratoneis + Nitzschia + Hantzschia, TriceBidd : Triceratiaceae + Biddulphiaceae, CymaPlag : Cymatosiraceae + Plagiogrammaceae, FragiToxa : Fragilariaceae + Toxariaceae, NaviLyre : Naviculaceae + Lyrellaceae, GuinDact : Guinardia + Dactyliosolen, RhizProb : Rhizosolenia + Proboscia, LaudDeto : Lauderia + Detonula.

2.3. Relations paramètres cœurs / paramètres forçants

De nombreuses techniques de traitement multivarié ont été utilisées au cours de cette thèse afin de lier les paramètres cœurs (concentrations en nutriments et abondances phytoplanctoniques) aux forçages environnementaux.

2.3.1. Analyses à un set de variables

On entend par set de variable la façon dont sont considérées les données avant le traitement statistique. Dans le cadre de cette thèse, les analyses effectuées sur un set de variables sont effectuées sur l'entièreté du jeu de données. À l'inverse, si plusieurs sets de variables sont considérés (section 2.3.2.) alors les données sont traitées par « type » (e.g. concentration en nutriments et forçages environnementaux sont séparés en deux sous-jeux de données).

L'objectif des analyses à un set de variables est de décrire une structure (i.e. spatiale et/ou temporelle) basée sur une sélection d'objets sans *a priori* ou sans grande connaissance du jeu de données et de ses implications.

2.3.1.1. Analyses à une table

2.3.1.1.1. Analyses Factorielles

Les analyses factorielles sont des analyses exploratoires qui permettent de dégager une structure présente dans un jeu de données en résumant l'information sous la forme d'axes. Cette structure est dégagée sous la forme d'un gradient, à l'inverse des analyses de groupement qui mettent en évidence des groupes. Ce gradient est mis en évidence par la représentation simultanée des objets et des individus. Parmi ces analyses, l'Analyse en Composantes Principales (ACP) est probablement la plus connue et la plus utilisée.

• ACP

L'Analyse en Composante Principale (ACP) est une analyse sans contrainte qui permet de révéler la ou les structures principales d'un jeu de données (Borcard et al., 2011). C'est une analyse qui a une approche géométrique, car les variables sont représentées dans un nouvel espace, et statistique, car l'espace est formé par des axes indépendants qui expliquent au mieux la variabilité présente dans le jeu de données.

• ACP 3-modes

L'ACP 3-modes est une variante de l'ACP pour les données en trois dimensions (temps x paramètres x sites). Elle a été proposée par Hohn (1993) et un exemple d'application est disponible dans Beaugrand et al. (2000). Le principe est de conjuguer deux dimensions entre elles et de les représenter face à la troisième dans un tableau. Il existe donc trois combinaisons possibles. En combinant les trois, il est possible d'étudier l'organisation des années, des paramètres et des stations au sein du jeu de données.

• ACP inter- et intra-groupes

D'autres variantes d'ACP ont également été utilisées, la Between-Class Analysis (BCA, aussi appelée ACP inter-groupe, Dolédec & Chessel, 1987 ; Culhane et al., 2002) et de la Within-Class Analysis (WCA, aussi appelée ACP intra-groupe, Dolédec & Chessel, 1987). Les BCA et WCA sont des analyses complémentaires dans lesquelles une variable qualitative est considérée en tant que variable explicatrice (i.e. les stations ou les dates). Quand la BCA met l'accent sur les différences entre les groupes (e.g. les stations dans notre cas), la WCA recherche les axes partagés par les sous-espaces. En d'autres termes, la WCA permet d'enlever un effet (e.g. effet spatial) afin de permettre l'étude simultanée des typologies restantes (i.e. typologies temporelles dans notre cas ; Dufour, (2010)). Dans la BCA, on représente les centres de groupes (i.e. centroïdes des moyennes par paramètres) dans le plan factoriel alors que dans la WCA les paramètres sont centrés. Ainsi les centres de groupes sont placés sur l'origine du plan et les individus sont représentés avec une variance maximale autour de l'origine (Dufour, 2010).

2.3.1.1.2. Analyses de groupement

Contrairement aux analyses factorielles, les analyses de groupement permettent de représenter soit les objets soit les individus, mais pas les deux simultanément.

L'objectif des analyses de groupement est de détecter des sous-ensembles dans un jeu de données plus large. Chaque regroupement devra être le plus différent possible des autres regroupements. On distinguera deux types de groupement ici : les « classifications dures » dans lesquelles un objet appartient strictement à un seul groupe et les « partitions floues » dans lesquelles un objet se voit attribuer un pourcentage d'appartenance aux différents groupes identifiés (Borcard et al., 2011). Certaines analyses comme le SIMPROF permettent d'attribuer des pvalues aux groupes détectés. De plus amples détails peuvent être trouvés dans les ouvrages de Legendre & Legendre (1998) et de Borcard et al. (2011).

• Classification Ascendante Hiérarchique

Les CAH effectuées dans cette thèse sont basées sur une matrice de distance euclidienne sur laquelle une classification de Ward a été effectuée. La méthode Ward est basée sur la méthode des moindres carrés, c'est donc celle qui se rapproche le plus d'une ACP en termes d'algorithme.

Bien que différentes techniques existent afin d'optimiser ce type de classification, c'est l'utilisateur qui choisira le nombre de groupes à partir de l'arbre final des objets.

• Partition floue

Dans les partitions floues, l'utilisateur définit le nombre total de groupes en s'appuyant sur un optimum statistique de type k-means. Le nombre de groupes à détecter doit être choisi en amont de l'analyse : l'algorithme permet de détecter le nombre optimal de groupes.

2.3.1.2. Analyses à plusieurs tables

2.3.1.2.1. Analyse Triadique Partielle

L'Analyse Triadique Partielle (PTA, Thioulouse & Chessel, 1987) est une méthode multi-tableaux dans laquelle l'objectif est de définir la structure commune à un ensemble de tableaux ayant les mêmes lignes et colonnes. La PTA fait un bilan de l'évolution temporelle ou de l'organisation spatiale présente dans le jeu de données. Les multi-tableaux sont construits à partir de répétitions dans l'espace ou dans le temps des tableaux originaux. Par exemple, on pourra construire un multitableaux à partir des concentrations en nutriments ou chaque sous-tableau correspondra à une station (avec toutes les dates) ou bien à une date (avec toutes les stations).

La PTA cherche un compromis, une moyenne entre tous les tableaux, qui est la structure commune aux tableaux. Cette structure dépendra donc du « sens » de l'analyse et sera donc soit spatiale soit temporelle. L'analyse de l'intrastructure permet de comparer la représentation des différents tableaux dans ce compromis.

2.3.1.2.2. Analyse de typologie d'évolution

Dans le cadre de cette thèse, une analyse de groupement basée sur des trajectoires a été développée. D'un point de vue méthodologique, cette technique se rapproche des Analyses de Trajectoires Ecologiques (De Cáceres et al., 2019 ; Sturbois et al., 2021), mais sans intégration de l'angle.

Le but de notre méthode de groupement est de calculer une matrice de distance à chacune des dates disponibles. Les couples station x station ainsi formés sont classés dans l'ordre croissant de leur dissimilarité et se voient attribuer un rang dans chacune des matrices (i.e. rang 1 couple de stations les plus proches). Enfin, une matrice finale regroupe toutes ces informations sous forme de somme des rangs. C'est à partir de cette matrice finale que les groupes seront déterminés avec une partition floue. Chaque station se voit alors attribuer un pourcentage d'appartenance à chacun des groupes choisis.

2.3.2. Analyses à plusieurs sets de variables

L'objectif des analyses à plusieurs sets de variables est de décrire une ou des structures (i.e. spatiale et/ou temporelle) basé sur une sélection d'objets en introduisant une notion d'explication d'un jeu de données par un autre ou de corrélation entre jeux de données.

2.3.2.1. Analyses à une table par set

2.3.2.1.1. Partial Least Square Path-Modeling

Les PLS-PM (Partial Least Square Path Modeling) mettent en relation des variables latentes (e.g. regroupements créés *a priori* à partir des variables considérées). Ces variables latentes sont elles-mêmes composées de variables manifestes (e.g. les variables observées). Le choix de l'appartenance des variables manifestes aux variables latentes relève de la décision de l'analyste, mais le modèle nécessite l'unimodalité (e.g. les variables manifestes doivent être positivement corrélées entre elles). Au sein de chaque variable latente, une régression multiple est effectuée afin d'identifier les relations entre les variables manifestes. Seules les variables bien corrélées (i.e. coefficient de corrélation supérieur à 0.7) sont conservées. En parallèle, des modèles linéaires sont effectués de manière stepwise entre toutes les variables latentes afin d'identifier les relations. Les PLS-PM utilisés dans cette thèse ont été modifiés pour prendre en compte l'autocorrélation temporelle. Enfin, des path coefficient (i.e. coefficients proches de ceux d'une régression multiple) permettent de comprendre les relations entre variables latentes.

Les PLS-PM sont basés sur une routine itérative lors de laquelle de nombreux modèles sont effectués puis optimisés jusqu'au modèle final qui respectera toutes les conditions.

Les modèles utilisés dans cette thèse sont composés de 5 variables latentes : Climat large-échelle, Climat local, Influence des rivières, Hydrodynamisme, et les

Nutriments (Figure II.4). Plus d'informations ainsi que des exemples de mise en place sont disponibles dans le livre de Gaston Sanchez (Sanchez, 2013).



Figure II.4 : Structure des PLS-PM

2.3.2.1.2. Analyse sous contraintes

L'analyse de redondance (RDA ; Legendre & Legendre, 1998) est une analyse souscontraintes basée sur des distances euclidiennes.

La RDA est une ACP contrainte par régression multiple. Dans la RDA les variables réponses sont contraintes par les variables explicatives. Grâce à la régression multiple, une significativité est donnée à chaque variable explicative, il est donc possible d'optimiser l'analyse en ne conservant que des variables significatives. De plus, la RDA fournit la variance expliquée par les différents groupes de variables explicatives quand il y en a plusieurs. En revanche, elle ne met en évidence que la variabilité la plus forte dans le jeu de données. Dans le cas de données spatio-temporelles, l'une ou l'autre des dimensions prendra le pas sur l'autre et l'opérateur perdra de l'information dans son jeu de données.
2.3.2.1.3. Analyse en Coinertie

L'analyse en coinertie (Dolédec & Chessel 1994 ; Dray et al., 2003) met en évidence la covariance entre deux tableaux dont les lignes (i.e. couples stations / dates) renvoient au même individu dans chacun des tableaux. Contrairement à la RDA, dans la coinertie il n'y a pas de variables explicatives ni de variables réponses, l'analyse cherche une ordination commune aux deux tableaux afin de révéler la structure commune (ou co-structure) entre ces deux tableaux. Traditionnellement, cette analyse met en relation un tableau avec des données environnementales et un tableau comprenant des données biologiques.

2.3.2.1.4. Outlying Mean Index

Pour définir les niches fondamentales propres à chaque unité taxonomique, un Outlying Mean Index (OMI) a été réalisé sur les données d'estimations mensuelles issues des DLM. L'OMI est une analyse multivariée qui permet d'identifier la position et la largeur de niche théorique fondamentale d'une unité taxonomique dans le plan à deux dimensions d'une ACP (Dolédec et al., 2000). L'OMI ne fait pas d'hypothèse sur la forme de la réponse des unités taxonomique aux conditions environnementales (e.g. linéaire ou unimodal). Elle donne un poids identique aux stations, quelle que soit leur richesse spécifique. On peut considérer que l'OMI permet de définir les niches fondamentales de chaque unité taxonomique si le jeu de données explore une large gamme de données réparties spatialement ou temporellement.

L'OMI renvoie trois valeurs : l'OMI, l'équitabilité et la tolérance. L'OMI traduit la distance entre une unité taxonomique donnée et les paramètres environnementaux. Un faible OMI indique donc une bonne relation entre les paramètres environnementaux utilisés et l'unité taxonomique considérée. L'équitabilité traduit la représentativité des UTs aux différentes stations. Ainsi, une forte équitabilité indique qu'une unité taxonomique est présente à de nombreuses stations. Enfin, la tolérance traduit la gamme de variation des conditions environnementales dans lesquelles une unité taxonomique est identifiée. Ainsi, une forte tolérance indique qu'une unité taxonomique est généraliste (vs spécialiste) et

70

qu'elle donc présente sous une grande gamme de conditions environnementales (Dolédec et al., 2000). La significativité de l'OMI peut être testée par une procédures Monte Carlo à 9999 permutations (Dolédec et al., 2000).

2.3.2.1.5. Outlying Mean Index habitats

Pour définir les niches réalisées propres à chaque unité taxonomique, un OMIhabitat (Karasiewicz et al., 2017) a été réalisé. L'OMI-habitat se base sur des groupes d'habitats (e.g. écosystèmes) dans le but d'identifier les complémentarités entre ces habitats afin de définir l'espace réellement occupé par une unité taxonomique.

Dans l'OMI-habitat, la dynamique des sous-niches par unité taxonomique est estimée en comparant la marginalité (witOMIG) et la tolérance à l'origine du plan : un faible witOMIG traduit une préférence d'une unité taxonomique pour un habitat par rapport à l'environnement global. Comparer la marginalité des unités taxonomique avec leurs habitats moyens permet de mettre en évidence la distribution des UTs au sein d'un habitat. Un faible witOMIGk traduit une bonne représentation dans l'habitat et donc un habitat commun par rapport à la niche potentielle de l'unité taxonomique. La significativité des witOMIG et witOMIGk ainsi que des paramètres environnementaux associés a été testée par des procédures Monte Carlo à 9999 permutations (Karasiewicz et al., 2017).

2.3.2.2. Analyses à plusieurs tables par set

2.3.2.2.1. STATICO

STATICO vient de la contraction de STATIS (Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique) et de CO-inertie. Comme BGCOIA et WGCOIA, STATICO est donc basée sur la coinertie et sur une PTA (la PTA faisant partie de la famille STATIS).

2.3.2.2.2. Analyse en Coinertie inter- ou intra-groupe

Les analyses en coinertie inter- et intra-groupe (respectivement BGCOIA Franquet et al. (1995) et WGCOIA Franquet and Chessel (1994)) sont des analyses complémentaires. Les BGCOIA et WGCOIA sont des analyses constituées de deux analyses. La première étape consiste à effectuer deux BCA ou deux WCA, une par tableau de type de données. La seconde étape consiste à effectuer une analyse en coinertie sur les scores des individus des BCA ou WCA.

Chapitre 3

Trajectoires des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes côtiers français : 20 années de changement en relation avec les forçages locaux et large-échelle

Contenu du chapitre :

- Étude de la dynamique temporelle à long terme des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes côtiers français
- Mise en relation de cette variation avec les forçages du changement global
- Etablir une typologie d'évolution à long terme des écosystèmes côtiers français en se basant sur l'évolution des concentrations en nutriments, de leurs rapports et des forçages

Lheureux et al. (in prep). Trajectories of nutrients concentrations and ratios in the French coastal ecosystems: 20 years of changes in relation with largescale and local drivers. Le but de ce chapitre est de comprendre l'évolution des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes côtiers français face au changement global.

Dans un premier temps, les écosystèmes sont comparés afin de dresser un état des lieux des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes et de comparer les écosystèmes entre eux. Dans un second temps, le but a été de travailler avec des trajectoires d'évolutions afin de comprendre quels sont les forçages à ces évolutions et de voir si des schémas similaires existent entre écosystèmes, et pourquoi.

Ce chapitre comporte donc une vision à large échelle temporelle et spatiale. Il prend la suite des travaux présentés en introduction en se focalisant sur les nutriments et en augmentant le nombre d'écosystèmes étudiés. Il est présenté sous la forme d'un article que nous comptons soumettre au journal « Science of the Total Environment » dans les semaines qui suivent la rédaction de ce manuscrit. Trajectories of nutrients concentrations and ratios in
 the French coastal ecosystems: 20 years of changes in
 relation with large-scale and local drivers.

- 4
- 5 Authors: Lheureux Arnaud(1)*, David Valérie(1), Del Amo Yolanda(1), Soudant
- 6 Dominique(2), Auby Isabelle(3) Bozec Yann(4), Conan Pascal(5), Ganty Florian(3),
- 7 Grégori Gérald(6), Lefebvre Alain(7), Leynart Aude(8), Mousseau Laure(9), Rimmelin-
- 8 Maury Peggy(8), Vantrepote Vincent(10), Savoye Nicolas(1)
- 9
- 10 Keywords: Nutrients, long-term, global change, multi-ecosystem
- 11

(1) Université de Bordeaux-CNRS, UMR 5805, Environnement Paléoenvironnement
 Océaniques et Côtiers (EPOC), 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

- 14 (2) Ifremer Nantes, Valorisation de l'Information pour la Gestion Intégrée Et la
 15 Surveillance (VIGIES), 44311 Cedex 03, Rue de l'Île d'Yeu, 44980 Nantes, France
- 16 (3) Ifremer, LER/AR, 1 Quai du Commandant Silhouette, 33120 Arcachon, France
- 17 (4) Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station18 Biologique de Roscoff, 29680 Roscoff, France
- (5) Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, UMR7621 LOMIC, Observatoire
 Océanologique, F-66650 Banyuls sur Mer, France
- (6) Aix-Marseille Université, Univ. de Toulon, CNRS, INSU, IRD, UM 110 MIO, 163 Avenue
 de Luminy, 13288, Marseille, France
- (7) Ifremer, Unité Littoral, LER/BL, 150 Quai Gambetta, 62320 Boulogne-sur-Mer,
 France
- (8) Univ. de Bretagne occidentale, OSU UMS 3113 IUEM, rue Dumont d'Urville, 29280
 Plouzané, 29280 Plouzané, France
- (9) Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, UMR 7093 LOV, Observatoire
 océanologique, 06230 Villefranche sur mer, France
- (10) Univ. Littoral Côte d'Opale, Univ. Lille, CNRS, UMR 8187 LOG, F-62930 Wimereux,
 France
- 31

32 **1. Introduction**

External inputs and recycling of nitrogen (N), phosphorus (P) and silicon (Si) are 33 major controlling factors of the primary production in marine temperate coastal 34 ecosystems (Bouwman et al., 2013; Nixon et al., 1986). In these ecosystems, nutrients 35 mainly come from rivers and other continental runoff (Seitzinger et al., 2002). Other 36 37 processes participate in the input of nutrients such as vertical advection from deep water, benthic advection in shallow ecosystems, organic matter remineralisation or 38 atmospheric deposition. Indubitably, nutrients are influenced by a set of marine 39 bio-geo-chemical processes (e.g. recycling, consumption) and drivers (e.g. climate, 40 human activities) (Bouwman et al., 2013). In most coastal areas, N and P principally 41 come from anthropogenic activities on land, such as urban expansion, industrial 42 effluents and intensive agriculture (Galloway et al., 2004, Metson et al., 2017), 43 considerably altering their natural cycles. Si principally comes from natural 44 weathering (Tréguer et al. 1995) but its cycle can be altered by modifications on 45 46 lands like the creation of dams (Papush and Danielsson, 2006). During the past century, the export of nutrients from the continent to the coastal ecosystems has 47 almost doubled at the global scale (Beusen et al., 2016) in response to human 48 activities (Paerl 2009). 49

50

Temperate coastal ecosystems are very diverse (Duarte et al. 2008) and this diversity 51 is expressed at different scales. These ecosystems are characterised by different 52 geomorphologies defining their intrinsic characteristics as they shape their 53 54 shoreline, influence their internal processes (Adame et al. 2010) and thus affect exchanges with contiguous ecosystems. Coastal ecosystems are also characterised 55 by their "trophic status": they experience different levels of nutrient concentrations 56 and phytoplankton biomass, from oligo- to eutrophic status. Moreover, coastal 57 58 ecosystems struggle with different tidal regimes or continental influences and are under different anthropogenic pressures and climatic conditions. These diversities 59 60 in coastal ecosystems characteristics may drive the diversity of nutrients origins, dynamics as well as their concentrations and ratios. For instance, among well-61

studied ecosystems, Chesapeake Bay (USA) is a mesotrophic bay facing a macro-62 tidal regime (in its meso- and polyhaline zones). It experiences important 63 freshwater discharges (86 km³.yr⁻¹, (Yang et al. 2015) with 96 000 t DIN per year (Feng 64 et al. 2015)) coming from its large watershed (166 000 km²). In contrast, Venice 65 Lagoon (Italy) is a mesotrophic semi-enclosed bay facing a micro-tidal regime and 66 experiences only few freshwater discharge (1 km³.yr⁻¹ and 4 t DIN per year (Collavini 67 et al. 2005) from its small watershed (1840 km²). Both ecosystems have similar 68 nutrients concentrations (Facca et al. 2011, Harding et al. 2019) but with different 69 70 surface areas and supplying origins: nutrients are mainly brought by the rivers all 71 along the watershed in Chesapeake Bay versus run-off through highly industrialised urban lands in the vicinity of the bay in the Venice lagoon (Pastres et al., 2004, Sfriso 72 73 et al. 1992).

74

In addition to the natural geomorphology and to the nutrient supply origins, the 75 climatic pressure applied to coastal ecosystems plays a role on nutrients 76 77 concentrations in several ways. Climate participates at different levels in nutrient concentration changes (Bouwman et al., 2013). Temperature has various effects on 78 benthic fluxes and remineralisation - through its influence onto the biological 79 compartment — as well as on nutrient vertical fluxes — through the stratification — 80 (Doney 2006). Precipitations mainly influence continental input of nutrients but also 81 influence atmospheric deposition (Durrieu de Madron et al., 2011). Winds and tides 82 influence currents and thus the horizontal nutrients advection and hydro- and 83 sediment dynamics (Christiansen et al., 2006). Light needs differ between 84 phytoplankton species and groups (Litchman et al. 2007), so changes in light 85 availability might favour specific taxa and thus might influence nutrients uptake by 86 the phytoplankton community, and therefore modifying nutrients concentrations 87 and ratios. 88

Anthropogenic pressures can be different depending on the human activities and on the nature of the influenced ecosystems (Borja et al. 2010). In addition to the increasing direct anthropogenic pressures on the coast due to the coastal activities, and in addition to both the growing agricultural and industrial activities to fulfil

humans needs, the increasing population and modifications made on the 93 watersheds directly impact and modifies the coastal ecosystems like for example 94 the Asian major deltas that loses their deltas features due to a reduced load of 95 sediments from the rivers following the implementation of dams (Mimura, 2006). An 96 example of rather unexpected human-induced changes in coastal nutrient 97 concentrations is that management policies implemented to reduce N and P loads 98 in the Rhine and Meuse Rivers induced Si concentrations increase in the coastal 99 North Sea (Prins et al. 2012). It was shown that the retention of Si in the rivers 100 decreased with decreasing eutrophication resulting in increased continent to ocean 101 Si fluxes. 102

103

Within a restricted geographical area, French coastal ecosystems display a wide 104 105 range of characteristics with low to high salinity, poor to high continental influence, 106 micro- to megatidal regime, with geosystems like estuaries, semi-enclosed bays, open littorals, etc. Within this context, we are examining how nutrients 107 concentrations and their respective ratios in different, although contiguous, coastal 108 109 ecosystems responded to global change during the past two decades (i) by investigating the overall ecosystems characteristics based on nutrients 110 concentrations and ratios in relation with their potential drivers, (ii) by investigating 111 the changes of nutrients concentrations and ratios over time and (iii) by establishing 112 113 a typology of ecosystems according to the trajectories of the nutrients concentrations and ratios. 114

115

116 **2. Material and methods**

117 2.1. Ecosystems and stations

Twenty-nine stations representing eleven contrasted French marine coastal 118 119 ecosystems were considered in this study. The diversity of the studied ecosystems (Figure III.1; Table III.1) relies on their geomorphologies (estuary to open systems), 120 tidal regime (micro- to mega-tidal), trophic regimes (oligo- to eu-trophic as stated 121 in Liénart et al. 2017, 2018) and continental influences (annual salinity mean from 3 122 123 to 38) including river flow (from 1 to 1650 m³.s⁻¹) and watershed area (470 to 127535 124 km²). Seven of the eleven ecosystems are represented by two to seven sampling 125 stations, enabling to point out potential continent-ocean gradients within 126 ecosystems. In addition, the climatic conditions of these ecosystems are different: annual air temperature means range from 11 to 16°C and annual monthly 127 128 precipitation from 50 to 83 mm.

129

130 **2.2. Data**

Data for this study run from January 2000 to December 2019. Different databases
were used for gathering data regarding nutrients — the core parameters — and
companion parameters of the coastal ecosystems as well as parameters indicative
of continental and climatic drivers (Table III.2).

135 The coastal parameters were retrieved from two French monitoring programs: the 136 SOMLIT and the REPHY (red dots on Figure III.1). These two monitoring programs produce sub-surface data for more than twenty years, at weekly to monthly 137 frequency. The two programs participated to annual inter-laboratory exercises at 138 national scales (Belin et al., 2021; Breton et al., in prep). For more information 139 140 regarding these programs, see Cocquempot et al., (2019), Goberville et al., (2010), 141 Liénart et al., (2017, 2018) and Lheureux et al., (2021) for SOMLIT, and Belin et al., 142 (2021) for REPHY.



Figure III.1: Map of the study area. Red dots and numbers: coastal sampling stations; blue lines: considered rivers; black lines: corresponding watersheds; blue dots: measuring stations for river flow; green dots: sampling stations for freshwater nutrients concentrations.

- A = North Sea (1,2,3) / Eastern English Channel (4,5,6,7,8) / Bay of Somme (9,10,11,12)
- B = Western English Channel (13,14) / Bay of Brest (15)
- C = Bay of Quiberon (16) / Bay of Vilaine (17)
- D = Gironde Estuary (18,19,20)
- E = Arcachon Bay (21,22,26,24,25,26,27)
- F = Bay of Banyuls (28)
- G = Bay of Marseille (29)
- 143 Continental variables were provided by EauFrance and the French water agencies
- 144 (blue and green dots on Figure III.1).
- 145 The meteorological variables were obtained from MERRA-2 for the local scale (see
- 146 Gelaro et al., 2017) and by the National Centers for Environmental Protection and
- 147 the National Center for Atmospheric Research (NCEP/NCAR) for the regional scale.
- 148 The hydro-climatic teleconnection indices were provided by the US National
- 149 Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) National Center for Atmospheric
- 150 Research (NCAR), Climate Prediction Center (CPC) and National Centers for
- 151 Environmental Information (NCEI).

152 Table III.1: Characteristics of the studied coastal ecosystems

| Ecosystems | Type of ecosystem | Tidal regime* | Trophic status** | Stations | Stations id | Depth (m) | Watershed area (km²)*** | Watershe d land use (%)**** | Mean river flow (m³.s⁻¹) ***** | Distance from river***** |
|-------------------------------|----------------------|------------------|---------------------|--------------------------|----------------|--------------|-------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|
| | | | | | | | | | Aa (7) | 20 |
| North Sea | Littoral | | Eutrophic | Point 1 SRN | | | | | Liane (2) | 76 |
| | | Megatidal | | Dunkerque | 1 | 11 | | Urban: 7 | Canche (13) | 100 |
| | | | | Point 3 SRN Dunkerque | 2 | 7 | 90203 | Agri: 64 | Authie (8) | 120 |
| | | | | Point 4 SRN | 3 | 21 | | Forest: 23 | Somme (38) | 140 |
| | | | | Dunkerque | | | | | Seine (454) | 300 |
| | | | | | | | | | Orne (22) | 310 |
| | | | | Point 1 SRN Boulogne | 4 | 15 | | | Liane (2.only St4) | 3 |
| Eastern English Channel | Littoral | Megatidal | Eutrophic | Point 2 SRN | 5 | 13 | | Ilrhan: 7 | Canche (13) | 20 |
| | | | | Boulogne | 5 | 46 | 88453 | Δσri· 69 | Authie (8) | 40 |
| | | | | Point 3 SRN Boulogne | 7 | -10 21 | 00400 | Forest: 24 | Somme (38) | 60 |
| (EEC) | | | | Point C | , 8 | 50 | | 101030.24 | Seine (454) | 220 |
| | | | | Point L | 0 | 50 | | | Orne (22) | 225 |
| Bay of Somme | Bay | Megatidal | al Eutrophic | Bif | 9 | 3 | | | • (•••) | _ |
| | | | | Mimer | 10 | 2 | | Urban: 7 | Somme (38) | 2 |
| | | | | At so | 11 | 4 | 85600 | Agrı: 69 | Seine (454) | 165 |
| | | | | SRN Somme mer 2 | 12 | 10 | | Forest: 24 | Orne (22) | 170 |

| Western English Channel (WEC) | Littoral | Macrotida l | Mesotrophic | Astan Estacade | 13 14 | 60 11 | - | - | - | - |
|--|-----------------------------|----------------|-------------|--|----------------------------------|-----------------------|--------|------------------------------------|---------------------------------------|----------|
| Bay of Brest | Semi- enclosed ria | Macrotida l | Mesotrophic | Portzic | 15 | 10 | 2267 | Urban: 4 Agri: 78 Forest: 18 | Elorn (6) Aulne (26) | 12 22 |
| Bay of Quiberon | Open bay | Macrotida l | Mesotrophic | Men er Roue | 16 | 5 | 127535 | Urban: 4 Agri: 74 Forest: 22 | Vilaine (82) Loire (781) | 58 91 |
| Bay of Vilaine | Open bay | Macrotida l | Mesotrophic | Ouest Loscolo | 17 | 5 | 127535 | Urban: 4 Agri: 74 Forest: 22 | Vilaine (82) Loire (781) | 12 69 |
| Gironde Estuary | Estuary | Macrotida l | Eutrophic | pk30 pk52 pk86 | 18 19 20 | 8 7 8 | 85050 | Urban: 3 Agri: 58 Forest: 39 | Garonne (504) Dordogne (244) | / |
| Arcachon Bay | Semi- enclosed lagoon | Mesotidal | Mesotrophic | Comprian Girouasse Jacquets Tès Eyrac Courbey | 21 22 23 24 25 26 | 6 5 8 2 3 | 3856 | Urban: 5 Agri: 12 Forest: 83 | Leyre (15) | / |

| | | | | Bouée 7 | 27 | 5 | | | | |
|---------------------|----------|------------|--------------|---------|----|----|-------|-------------------------------------|---|-----------------------------|
| Bay of Banyuls | Open bay | Microtidal | Oligotrophic | Sola | 28 | 27 | 95972 | Urban: 5 Agri: 40 Forest: 55 | Têt (8) Aude (31) Orb (22) Herault (29) Rhône (1605) | 23 82 87 98 202 |
| Bay of Marseille | open bay | Microtidal | Oligotrophic | Frioul | 29 | 60 | 470 | Urban: 20 Agri: 13 Forest: 68 | Huveaune (1) | 7 |

153 * microtidal < 2m, mesotidal > 2m < 4m, macrotidal > 4m < 6m, megatidal > 8m

154 ** based on Liénart et al. (2017, 2018)

155 *** sum of all the considered watershed areas for a given ecosystem

156 **** mean of urban lands, industrial lands, agriculture lands respectively, of all the considered watersheds for a given ecosystem

157 ***** calculated using data from 01-01-2000 to 31-12-2019 used to this study

158 ****** rounded number to fit all stations

159

160 Table III.2: Variables, providers and associated websites used to retrieve the data in this study. NO_x: nitrate + nitrite; NH₄⁺: ammonium; PO₄³⁻: orthophosphate;

161 Si(OH)4: silicic acid; wT: water temperature; S: salinity; CHLA: chlorophyll-a; SPM: suspended particulate matter; Q: river flow; aT: air temperature; W: shortwave solar irradiance; Iwind: wind intensity; Vwind: meridional wind; Uwind: zonal wind; MP: monthly accumulated precipitation; P: atmospheric pressure;

162

163 SST: sea surface temperature; SLP: sea level pressure; AMO: Atlantic Multidecadal Oscillation; AO: Arctic Oscillation; EAP: East Atlantic Patter; NAO: North

164 Atlantic Oscillation; NHT: Northern Hemisphere Temperature anomalies.

| Type of data | Variables Provider | | Website | | | | |
|---------------------|---|---|---|--|--|--|--|
| Coastal ecosystems | | SOMLIT | www.somlit.fr | | | | |
| | NO _x , NH4*, PO4 ³⁻ , Si(OH)₄, wT, S, CHLA | REPHY | https://www.ifremer.fr/surval https://doi.org/10.17882/47248 | | | | |
| Continental input | NO _× , NH₄⁺, SPM | Eau France and French water agencies | http://www.naiades.eaufrance.fr/ | | | | |
| continental input | Q | Eau France | http://www.hydro.eaufrance.fr/ | | | | |
| Local climate | aT, W, Iwind, Vwind, Uwind, MP, P | MERRA-2 | http://www.soda-pro.com/fr/web-services/meteo-data/merra | | | | |
| Regional climate | Gridded data (SST, SLP, Iwind, Uwind, Vwind, MP) | National Centers for Environmental Protection and National Center for Atmospheric Research (NCEP/NCAR) | www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded | | | | |
| | AMO | | https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/ | | | | |
| | AO | National Ocean and Atmosphere Administration (NOAA), National Center for Atmospheric Research (NCAR), Climate | https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/m ly.ao.index.b50.current.ascii | | | | |
| Large-scale climate | EAP | | https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/ea.shtml | | | | |
| | NAO | Prediction Center (CPC), National Centers for Environmental Information (NCEI) | https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic- oscillation-nao-index-station-based | | | | |
| | NHT | | https://www.ncdc.noaa.gov/monitoring- references/faq/anomalies.php#anomalies | | | | |

166 **2.2.1. Core parameters: nutrients concentration and ratios**

Four nutrients (nitrate + nitrite (NO_x), ammonium (NH₄⁺), orthophosphate (PO₄³⁻), and silicic acid (Si(OH)₄) concentrations and their ratios (N:P, Si:N, Si:P) were used to monitor the ecosystems changes.

170 2.2.2. Environmental drivers

171 2.2.2.1. Local bio-physical data

Three bio-physical parameters (water temperature, salinity, chlorophyll-a) were also considered. Instead of using raw salinity measures, salinity was standardised by «facade». Each observation was divided by the relevant percentile 0.975 (North Sea / English Channel = 35.40, Atlantic Ocean = 35.29, Mediterranean Sea = 38.36). Thus, this salinity index, i.e. this standardised salinity, can be used as a proxy of marine versus continental water body influence and is valid for all oceanographic regions. It varies between 0 (freshwater) to 1 (marine water).

179 **2.2.2.2. Continental data**

Four continental variables were collected (three nutrient concentrations (NO_x, NH₄⁺ and PO₄³⁻) and the river flow). The nutrient concentrations and the river flow were monitored upstream the dynamic influence of the tide, when any. When more than one river influenced a given ecosystem, river flows were weighted by distance between the river mouth and the station, and associated nutrients concentrations were weighted by the river flow and the distance between the river mouth and the station (see Liénart et al., 2018).

187 2.2.2.3. Local-scale climate data

Seven meteorological variables were used: four atmospheric circulation variables(the atmospheric pressure, the wind intensity and its meridional and zonal

190 components), along with the air temperature, the short-wave irradiation and the191 monthly accumulated precipitation.

Extra attention is called on the directional components on the wind. As these 192 variables are made from the scalar product between the wind intensity and its 193 194 direction, they can potentially take values between minus and plus infinity. Winds coming from the North (wind direction strictly over 270° and strictly under 90° based 195 on a wind rose) and wind coming from the South are depicted by negative and 196 197 positive meridional wind speeds respectively. Winds coming from the East (wind 198 direction strictly over 0° and strictly under 180°) and winds coming from the West 199 are depicted by negative and by positive zonal wind speeds respectively. Winds 200 coming from the exact North/South or East/West have null meridional or zonal speeds respectively. Therefore, increasing negative meridional or zonal speeds 201 depict increasing winds from the North or the East, respectively. Meridional or zonal 202 speeds close to 0 mean null wind intensity along their respective axis. 203

204 2.2.2.4. Large-scale climate

The same parameters but the short-wave irradiation were collected at regional scale 205 (30°N to 60°N and 15°W to 15°E). Datasets are derived from reanalysis procedures 206 207 and improved statistical methods have been applied to produce stable monthly reconstruction on a 2.5° × 2.5° spatial grid, but on a 1° × 1° spatial grid for SST (see 208 Betts et al. (1996), Kalnay et al. (1996) and Kistler et al. (2001) for further details on 209 210 the methodology). Principal component analyses were applied on each of these parameters in order to extract the overall changes (the two first principal 211 212 components) over the geographical window.

Five hydro-climatic teleconnection indices were used: the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO), the Northern Hemisphere Temperature anomalies (NHT), the East Atlantic Pattern (EAP), the Northern Atlantic Oscillation (NAO) and the Arctic Oscillation (AO). The AMO (Enfield et al., 2001) represents the changes in the north Atlantic Ocean surface temperature after removing the human impact whereas the NHT anomalies is an index based on the 1901-2000 north Atlantic temperature average. The NAO (Hurrell 1995; Hurrell & Deser 2009) and the EAP (Barnston &
Livezey 1987) are the two most predominant mode of low-frequency variability over
the north Atlantic. While the NAO tracks the movements of the Azores high, the EAP
values consist of a north-south dipole of pressure anomalies centred on the north
Atlantic, from east to west. Finally, the AO is based on atmospheric pressures and is
related to the Arctic climate and its southern incursions.

225 **2.3. Statistical analyses**

226 2.3.1. Step 1: Preparation of the data

All the time series were reduced to one data per month by applying a median if more than one observation were available for each month. Nutrients (concentrations and ratios), chlorophyll-a and river flow data were log-transformed before any other statistical analysis.

231

In order to only consider the year-to-year changes, the interannual component was
extracted for each time series, except for the large-scale hydro-climatic indices,
using dynamic linear models (DLM, West and Harrison, 1997). DLMs have already
been used in ecological studies dealing with nutrients, phytoplankton and climate
data (Hernández-Fariñas et al. 2014, Ratmaya et al. 2019, Lheureux et al., in press).

237 DLMs are linear models in that allowed to (i) regularize the bi-decadal time series and (ii) extract several temporal components: the non-monotonic interannual 238 239 component (i.e. the mean level), the seasonal component and the residuals. Outliers were identified as being 0.35% lower or higher than the standardized residuals with 240 reference to the box and whisker plot identification of outliers and were given a 241 proper observational variance to reduce their weight. As for classical linear models, 242 the applicability conditions were tested on the residuals, for each time series. The 243 244 normality of the residuals was checked using a Q-Q plot and tested with the Kolmogorov-Smirnov test (Kolmogorov, 1933, Smirnov, 1939); the residuals 245 independence was checked with plots of estimated auto-correlation function and 246

tested with the Stoffer-Toloi modified test (Stoffer and Toloi 1992) while the
homoscedasticity was tested with the Goldfeld-Quandt test (Goldfeld and Quandt,
1965). The final models for each parameter were those answering to all these
conditions (or to the most) and having the smaller Akaike Information Criterion
(AIK).

The final time series included 240 dates (20 years x 12 months). In some time series, the very first values were missing, the corresponding interannual components values were interpolated using classic linear models on the following 5 months interannual component estimations.

In order to detect significant changes in the time series, modified Mann-Kendall tests (Hamed and Rao, 1998) were performed. This test enabled to detect positive or negative monotonic linear trends, corrected for temporal autocorrelation, based on which quantification of the changes were performed. In addition, three modified Mann-Kendall were performed on each time series for the periods 2000-2009, 2005-2014, 2010-2019 in order to detect trend inversion which was assessed when the three Sen's slopes where not of the same sign.

263 2.3.2. Step 2: Co-inertia analysis (COIA)

The two analyses (Between-Group COInertia Analysis (BGCOIA, Franquet et al. 1995) 264 and Within-Group COInertia Analysis (WGCOIA, Franquet and Chessel 1994)) are 265 266 traditionally used to study the changes in species-environment relationships (Thioulouse et al. 2018) by analysing series of pairs of tables. In this study, they were 267 used to study changes in nutrients concentrations and ratios versus drivers 268 relationships. The COIA was used to reveal the main co-structures (common 269 270 structures to the nutrients and to the drivers data sets) by combining the two 271 separate PCAs into a single analysis (Thioulouse et al. 2018).

272

Each series of pairs of tables (nutrients-drivers) is a repetition of an occasion in space (29 stations) or in time (240 dates). Two standardised Principal Component Analyses (PCAs) were performed, one with the nutrients (concentrations and ratios) considered as variables and 29 x 240 couples stations-dates considered as
observations. The second is a mirror of the first with drivers (continental and
climatic parameters) considered as variables. Then, a co-inertia analysis (Dolédec
and Chessel 1994; Dray et al. 2003) was performed to group these two analyses.

A Between Class Analysis (BCA, Dolédec and Chessel 1987; Culhane et al. 2002) and a Within Class Analysis (WCA, Dolédec and Chessel 1987) were then performed on these two standardized PCAs. The BCA is based on a table of group means and enables to study the differences between groups based on the chosen occasion while the WCA is based on the residuals between the data and the groups means. Therefore, the differences between groups have been removed and WCA focuses on the remaining structure.

287 2.3.3. Step 3: Overall characteristics of the nutrients concentrations and 288 ratios in the ecosystems (BGCOIA)

The BCA allowed thus to focus on the ecosystems overall nutrients concentrations and ratios along the French coast by pointing out the different responses of each station to the environmental drivers. The BCA was computed so that each station is a group. Each pair of tables hence depicts the mean of each parameter at a given station, one table for the nutrients means and the other for the drivers means. This final BGCOIA analysis enabled to point out the overall characteristics and costructures at each station, hence for each ecosystem.

296 2.3.4. Step.4: Bi-decadal changes of the nutrients concentration and 297 ratios per stations (WGCOIA)

The WCA focussed on the remaining co-structure in the data sets at each station, hence for each ecosystem, (i.e temporal changes). An extra standardisation by station was applied on the results of the two PCAs and the two tables of group means were subtracted by the corresponding DLMs interannual components. The analysis enabled thus to focus on the long-term responses of nutrients to drivers during the two past decades for each station and compare them.

2.3.5. Step.5: Typology of stations according to the bi-decadal response

305 of nutrients concentrations and ratios to the drivers

A Euclidean distance matrix was computed for each month, resulting in 240 distance matrices (240 dates) representing the couples stations x stations. The couples were then ranked based on their distance before being summed over the months to constitute a global distance matrix. A fuzzy partitioning coupled to a silhouette analysis were then computed on this global distance matrix in order to find out the relevant number of clusters and the percentage of chance of each station to belong to each identified cluster (Borcard et al., 2011).

313 **2.3.6. Softwares**

DLMs (package "dlm" (Petris, 2010)), BGCOIA and WGCOIA (package "ade4" (Bougeard 314 and Dray, 2018; Chessel et al., 2004; Dray and Dufour, 2007; Dray et al., 2007; 315 316 Thioulouse et al., 2018)), fuzzy partitioning (package "cluster" (Maechler et al., 2021)) and associated figures (packages "ggplot2"(Wickham, 2016), "ggrepel" (Slowikowski 317 2021), "rnaturalearth" (South, 2017), "rnaturalearthhires", (South, 2021), "rgdal" 318 (Bivand and al., 2021), "scatterpie" (Yu, 2021) and "wesanderson" (Ram and Wickham, 319 320 2018) were performed using the R software (R Development Core Team, 2021). 321 The map (Figure III.1) was created with QGIS (QGIS Development Team, 2021).

322



Figure III.2: Scheme of the statistical pathway

324 **3. Results**

325 3.1. Overall characteristics of the ecosystems based on 326 nutrient concentrations and ratios

327 **3.1.1. Mean levels and temporal trends**

 NO_x concentrations ranged between 0 and 385 μ M. The highest and lowest annual 328 329 mean concentrations were recorded in the Gironde Estuary at station 18 (127 μ M) 330 and in the Bay of Marseille at station 27 (0.834 µM), respectively. NH₄⁺ concentrations 331 ranged between 0 and 14.0 µM. The highest and lowest annual mean concentrations 332 were recorded in the Arcachon Bay at station 21 (4.38 µM) and in the Bay of Banyuls 333 at station 28 (0.187 μ M), respectively. PO₄³⁻ concentrations ranged between 0 and 7.76 µM. The highest and lowest annual mean concentrations were recorded in the 334 Gironde Estuary at station 19 (2.18 μ M) and in the Bay of Banyuls at station 28 (0.0320 335 μ M), respectively. Si(OH)₄ concentrations ranged between 0 and 264 μ M. The highest 336 and lowest annual mean concentrations were recorded in the Gironde Estuary at 337 station 18 (120 μ M) and in the Bay of Banyuls at station 28 (1.49 μ M), respectively. 338 339 N/P ratio highest and lowest mean were recorded in the Arcachon Bay (194) and in 340 the EEC (15) respectively. Si/N ratio highest and lowest mean were recorded in the 341 Arcachon Bay (27) and in the WEC (0.75) respectively. Si/P ratio highest and lowest mean were recorded in the Arcachon Bay (302) and in the North Sea (10) respectively. 342

- 343
- 344
- 345
- 346
- 347
- 348



Figure III.3: Boxplot of the distribution of the nutrients concentrations and ratios at each station coloured by ecosystem.

| + 29.9 + 130 % | + 6.54 + 331 % | | -/+ | -0.06 -66.5 % | -0.87 -94.4 % | | 29 | | |
|-------------------------|-------------------------|--------------------|-----------------------------|---------------------|---------------------------|--------------------|---------------------|--|--|
| | - <u>'</u> + | -2.83 -19 % | | + 0.01 + 26 % | -0.19 -82 % | -0.1 -24.7 % | 28- | | |
| | | + 5.37 + 50.6 % | - <u>+</u> | -0.05 -48 % | -/+ | | 27 | | |
| + 88.4 + 138 % | -2.83 -48.7 % | + 32 + 246 %· | + 2.76 + 36.6 % | -0.05 -40.8 % | -/+ | + 1.97 + 136 % | 26 | | |
| + 86.7 + 187 % | | + 40.5 + 368 % | | -0.1 -54.6 % | -0.1 -7.2 % | | 25 | | |
| + 114 + 162 % | -3.07 -54.2 % | + 61.2 + 447 % | - ' + | -0.06 -50.9 % | -/+ | | 24 | | |
| +/- + 104 + 115 % | -3.4 -51.7 % | | + 4.79 + 63.3 % | -0.03 -32.9 % | | + 2.33 + 162 % | 23 | | |
| + 106 + 118 % | -3.92 -59.6 % | + 58.3 + 400 % | +/- 5 + 3.73 + 34.1 % | -0.05 -37.3 % | + 2.21 + 156 % | + 3.95 + 213 % | 22 | | |
| + 107 + 131 % | -2.97 5-53.2 % | + 52.6 5+ 321 % | + 6.6 + 68.9 % | -0.04 -35.1 % | ÷ | + 4.31 + 212 % | 21 | | |
| \ <u>+</u> | + 0.2 + 28.1 % | + 20.1 + 58.2 % | + 12.1 • + 41 % | + 0 + 0.4 % | -0.77 -56.2 % | | 20 | | |
| + 27.6 •+ 62.3 % | + 0.15 6+ 18.1 % | -/+ | + 18.3 6+ 18.8 % | -/+ | ' ; | -3.28 -2.7 % | 19- | | |
| + 37.5 + 69.5 % | + 0.25 6+ 31.1 % | -/+ | + 22.4 6+ 20.1 % | | -0.09 -10 % | + 8.71 + 7 % | -18 | | |
| + 29 6+ 124 % | + 0.28 + 19.3 % | | + 4.93 + 38.3 % | -0.2 -37.3 % | -0.91 -65.5 % | | 17 | | |
| + 22.6 + 95.5 % | ' ' + | + 11.6 + 88.2 % | -0.68 -7.8 % | -0.2 -56.2 % | -0.46 -62.7 % | -0.75 | 16 16 | | |
| ÷ | + 0.27 + 33.2 % | -11.7 -42.1 % | + | + 0.03 6+ 21.3 % | -0.45 6 -50.3 % | -0.88 -21.7 % | 15 tatior | | |
| -9.28 -57.6 % | -0.1 -15.2 % | -11.1 -45.7 % | -1.14 -33.7 % | + 0.1 6+ 48.1 % | + 0.08 + 39.6 % | - | 4 ¹ S | | |
| -10.5 -57.2 % | | -12.4 -55.5 % | -0.86 -27 % | + 0.09 6+ 50.7 % | - <u>+</u> | -0.84 -21.6 % | <u>-1</u> 3 | | |
| ÷ | + 0.57 %+ 142 % | | | + 0.05 + 13.5 % | -0.86 -47.8 % | | 12 | | |
| -'+ | + 0.32 ⁄+ 65.1 % | ÷ | - <u>'</u> + | -/+ | -0.12 5 -26.8 % | | ÷ | | |
| + 1.65 6+ 13.1 % | + 0.39 + 99.4 % | - ' + | -1.01 -21.1 % | -/+ | -0.14 -13.4 % | | 10- | | |
| + 6.43 + 46.2 % | | | + 1.24 + 20 % | | - <u>'</u> + | | -ത | | |
| -9.05 -55.2 % | -0.78 -41.2 % | -2.29 | -2.23 | | -0.29 -58.9 % | -0.63 -35.5 % | -∞ | | |
| ·'+ | -/+ | -1.54 -12.9 % | -1.93 -54.8 % | | +/- 6 -0.48 -57.7 % | -1.22 6 -46 % | - 1 | | |
| - <u>'</u> + % | + 1.21 % + 299 % | -/+ | + | -/+ | -0.34 6 -39.8 % | -1.65 6 -55.7 % | -0 | | |
| + 1.06 | + 0.83 %+ 179 % | -/+ | -0.15 -7.6 % | -/+ | -0.32 6 -34.8 % | -1.72 -51.7 % | -Ю | | |
| + 5.39 + 95 % | + 0.31 %+ 49.2 ° | -/+ | ' ' | -/+ | -0.82 -52.6 % | _ 0 | -4 | | |
| + | (+ 0.45 %+ 64.7 | -/+ + | -1.29 6 -52.6 % | | -0.6 % | -2.14 6 -67.3 % | -m | | |
| + 2.73 %+ 71.4 | + 0.46 %+ 73.5 ° | -/+ % | -0.77 6 -38.2 % | -/+ | -0.76 | -2.06 | -01 | | |
| + 7.64 + 132 % | + 0.35 + 35.1 ° | + 3.24 + 42.6 ° | -1.33 -29.8 % | -0.36 | -1.8 -72 % | -2.15 -48 % | | | |
| $Si(OH)_4/PO_4^{3^-}$ | Si(OH) ₄ /N· | $N/PO_4^{3^-}$. | Si(OH) ₄ . | $PO_{4}^{3^{-}}$ | NH_4^+ | NOx | | | |
| Nutrients and ratios | | | | | | | | | |

Figure III.4 : Bi-decadal changes in nutrient concentrations and ratios at all stations ; green indicates increasing trend, red indicates decreasing trend and blue indicates no significant change. When a change is statistically significant, change in unit (μM) and percentage of change are displayed, +/- means there is one or several trend inversions during the period

Although the four nutrients concentrations tended to decrease or to remain stable at most of the stations within the studied period, their changes as well as changes in ratios, differed both between and within ecosystems. Most of the time, when no significant changes were detected over the bi-decadal period, a trend inversion was noticed (Figure III.5), meaning that some changes occurred during the study period but that the beginning and end of the period were not significantly different.

Overall, NO_x only increased in the Gironde Estuary (station 18) and in the Arcachon Bay (stations 21, 22, 23, 26) and NH₄⁺ only increased in the Western English Channel (station 14). PO₄³⁻ increased at a few scattered stations, one station out of four in the outer Bay of Somme (station 12), both stations of the Western English Channel (stations 13 and 14), the Bay of Brest station (station 15), one out of three in the Gironde Estuary (station 20) and the one station in the Bay of Banyuls (station 28). Si(OH)₄ increased in the inner Bay of Somme (station 9), in the Bay of Quiberon (station 16), in the Bay of Vilaine (station 17), in the Gironde Estuary (stations 18 to 20) and in the Arcachon Bay (stations 21, 22, 23 and 26).

The inner Arcachon Bay (stations 21 to 26) was one of the scarce ecosystems where NO_x and Si(OH)₄ increased at most stations: NO_x concentrations tripled at some stations and Si(OH)₄ was multiplied by 1.5 on average. However, NH₄⁺ remained stable and PO₄³⁻ decreased by almost two folds at all stations in this ecosystem.

Following these nutrients concentrations changes, ratios increased or remained stable at a majority of stations. In the Eastern English Channel, N/P decreased at two (stations 7 and 8) out of five stations (stations 4 to 8) and was associated with decreasing NO_x and NH₄⁺ concentrations and stable PO₄³⁻ concentrations with no inversion. The same patterns were spotted for the Si/P and Si/N as the Si(OH)₄ concentrations decreased. In the Western English Channel and the Bay of Brest (stations 13 to 15), N/P and Si/P decreased following the PO₄³⁻ concentrations increase and Si/N decreased at the one station where NH₄⁺ concentrations increased. In the Arcachon Bay (stations 21 to 27), Si/N decreased because the NO_x concentrations increase was higher than for Si(OH)₄. N/P also decreased in the Bay of Banyuls (stations 28) due to decreasing NO_x and NH₄⁺ and increasing PO₄³⁻.

3.1.2. Spatial discrimination and drivers

Because it was complicated to synthetise the observed diversity in terms of nutrients concentrations and their bi-decadal variability, ordination techniques such as the BGCOIA enabled to discriminate the coastal ecosystems in order to have an overall image.

The BGCOIA discriminates the stations along a 'ratio axis' (first axis on Figure III.5a) from the English Channel (lower Si/P ratio) to the Arcachon Bay (higher Si/P ratio) and along a 'concentration axis' (second axis on Figure III.5a) from the Gironde estuary (higher concentrations) to the Mediterranean Sea (lower concentrations) (Figure III.5a and b). Also, the BGCOIA discriminates the stations along a 'temperature axis' (first axis on Figure III.5c) from the northern (lower temperature) to the southern (higher temperature) stations and along a 'salinity axis' (second axis on Figure III.5c) from the Gironde estuary (lower salinity) to the Mediterranean Sea (higher salinity) (Figure III.5c and d).

Two ecological gradients were highlighted by both the nutrients and drivers. First, a latitudinal-like gradient expressed through temperatures, nutrient ratios, and wind directions that opposed the warm southernmost stations located in the Gironde Estuary, the Arcachon Bay and the Mediterranean Sea, which exhibited a high Si/P ratio, to the cold northernmost stations located in the North Sea, the English Channel and the northern Bay of Biscay, which exhibited a low Si/P ratio. Secondly, a 'trophic status' gradient expressed through continental inputs (river flow, nutrient concentration) and chlorophyll *a* concentration, which opposed the eutrophic Gironde Estuary to the oligotrophic Mediterranean ecosystems. High nutrient concentration was thus associated with low salinity and high precipitations, river flow and chlorophyll *a* concentration. Apart from wind intensity, only local drivers showed up in the expression of these gradients and therefore discriminated the stations and ecosystems from one another.



Figure III.5: Correlation circles from the BGCOIA with the nutrients (a) and drivers (c). NO_x: nitrate + nitrite, NH₄⁺: ammonium, PO₄³⁻: orthophosphate, Si(OH)₄: silicic acid, N/P: nitrogen/phosphorus ratio, Si/N: silicon/nitrogen ratio, Si/P silicon/phosphorus ratio. aT: air temperature, wT: water temperature, iS: salinity index, Uwind: zonal component of the wind, Vwind: meridional component of the wind, W: short-wave irradiance, CHLA: chlorophyll-a, MP: monthly accumulated precipitation, Q: river flows, P: atmospheric pressure, Iwind2: second principal component of the wind intensity at the regional scale. The parameters with the weakest representation were not labelled.

Projection of the stations in the nutrients plan (b) and drivers plan (d). The stations were coloured according to the ecosystem, from the North Sea and English Channel (blue) to the Mediterranean Sea (red).

3.2. Ecosystem trajectories and typologies

3.2.1. Nutrient trajectories

Four groups of stations were identified based on the observed temporal variability. Nutrients concentrations and ratios changes were expressed as trajectories and mean trajectories for each of the four identified groups. These trajectories were projected onto the correlation circle. They indicate the changes in nutrients concentrations and ratios. When a trajectory is directed towards a parameter, it means that this parameter increased. Inversely, when a trajectory is directed away from a parameter, it means that this parameter decreased.

NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ were opposed to the Si/N ratio on the first axis and PO₄³⁻ was opposed to both the N/P and Si/P ratios on the second axis. N and Si both being opposed to Si/N indicated that N-changes range were relatively wider than Si changes. P being opposed to both N/P and Si/P indicated that P-changes range were relatively wider than for N and Si.

The Arcachon Bay group

Group A (Figure III.6b top left, purple in Figure III.6c) encompassed all the stations of the Arcachon Bay (stations 21 to 27). Thus, group A was defined as "The Arcachon Bay group". This group was characterised by increasing NO_x and Si(OH)₄, rather stable NH₄⁺ and decreasing PO₄³⁻ concentrations (Figure III.4) and by increasing N/P and Si/P ratio as well as decreasing Si/N (Figure III.4). The trajectories of the six inner stations were very close one from another and were directed from the top right corner to the bottom left, meaning that the stations were mostly characterised by increasing NO_x, Si(OH)₄ and N/P as well as decreasing Si/N (Figure III.6a and b).

The group of strong continental influence

Group B (Figure III.6b top left, blue in Figure III.6c) encompassed the two inner-most stations of the Bay of Somme (stations 9 and 10), Ouest Loscolo (station 17) in the

Bay of Vilaine, the Gironde Estuary (stations 18 to 20) and Frioul (station 29) in the Bay of Marseille. This group was characterised by rather stable NO_x and PO₄³⁻, rather decreasing NH₄⁺ and rather increasing Si(OH)₄ (Figure III.4). Regarding nutrients ratios, this group was characterized by stable N/P and increasing Si/N and Si/P (Figure III.4). Group B was defined as "The group of strong continental influence" since it includes the estuarine stations and the closest stations to the river mouths, apart from Frioul. Frioul apart (mean salinity index: 0.99), the mean salinity index of each station ranges between 0.08 and 0.92. The trajectories of the stations within this group were not as close as those of the Arcachon Bay stations but they were all directed along the horizontal axis, from left to right, with variations on the vertical axis. The stations within this group were mostly characterised by decreasing ammonium, by increasing Si/N for the first half of the period and increasing Si/P for the second half (Figure III.6a and b).

The group of moderate continental influence

Group C (Figure III.6b bottom left, red in Figure III.6c) encompassed six out of eight stations of the North Sea (stations 1 to 3) and the Eastern English Channel (stations 4 to 6), the two outermost stations of the Bay of Somme (stations 11 to 12) and station Men er Roue (station 16) in the Bay of Quiberon. This group was characterised by decreasing NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ and rather stable PO₄³⁻ concentrations (Figure III.4). Regarding the nutrients ratios, this group was characterized by increasing Si/P and Si/N as well as rather stable N/P (Figure III.4). Group C was defined as "the group of moderate continental influence (MCI)". The mean salinity index of each station ranges between 0.93 and 0.97. The trajectories of all the stations were close one from another and were positioned along the horizontal axis, from left to right with very little variations along the vertical axis. The stations within this group were mostly characterised by decreasing NO_x and NH₄⁺ as well as increasing Si/N and Si/P (Figure III.6).

The group of poor continental influence

Group D (Figure III.6b bottom right, green in Figure III.6c) encompassed the remaining two stations of the Eastern English Channel (stations 7 and 8), the two Stations of the Western English Channel (13 and 14), Portzic (station 15) in the Bay of Brest and Sola (station 28) in the Bay of Banyuls. This group was characterised by decreasing NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄, and increasing PO₄³⁻ concentrations. Regarding the nutrients ratios, this group was characterized by rather stable or decreasing Si/P and Si/N as well as decreasing N/P. Group D was defined as "The group of poor continental influence (PCI)". Except for Point C (station 7; mean salinity index: 0.96) the mean salinity index of each station ranges between 0.98 and 0.99. The trajectories of the stations were not very close one from another, but the mean trajectory was directed from the bottom left to the top right corner. The stations within this group were mostly characterised by decreasing NO_x, Si(OH)₄ and N/P.





Figure III.6: (a) Correlation circles of the nutrients from the WGCOIA, (b) projection of the station trajectories (coloured circles*) and of the mean trajectory per group (black circles) identified in the fuzzy clustering and represented in (c).

*The points were coloured based on the month and the year. NO_x: nitrate + nitrite, NH₄⁺: ammonium, PO₄³⁻: orthophosphates, Si(OH)₄: silicic acid, N/P: nitrogen/phosphorus ratio, Si/N: silicon/nitrogen ratio, Si/P silicon/phosphorus ratio.

D1: Point 1 SRN Dunkerque; D3: Point 3 SRN Dunkerque; D4: Point 4 SRN Dunkerque; B1: Point 1 SRN Boulogne; B2: Point 2 SRN Boulogne; B3: Point 3 SRN Boulogne; PC: Point C; PL: Point L; As: At so; B: Bif; M: Mimer; Sm2: SRN Somme mer 2; A: Astan; E: Estacade; P: Portzic; MeR: Men er Roue; OL: Ouest Loscolo; pk30: Pk 30; pk52: Pk 52; pk86: Pk 86; B7: Bouée 7; Cb: Courbey; Cp: Comprian; Ey: Eyrac; G: Girouasse; J: Jacquets; T: Tès; S: Sola; F: Frioul.

NB: The scatterplots were not georeferenced for reading convenience (although the locations of the stations were respected). For accurate location please refer to Figure III.1.

3.2.2. Drivers changes

Similarly to nutrients, it was possible to project the drivers changes once the spatial effect was removed (Figure III.7a) and to group the stations by common trajectories (Figure III.7b).

Two groups following different changes of the drivers were detected (Figure III.7c). Unlike for nutrients, these drivers segregated the stations along a north-south gradient: group A gathered the northern stations from the North Sea to the Bay of Vilaine (stations 1 to 17) apart from the Bay of Quiberon (station 16), whereas group B gathered the southern stations from the Gironde Estuary to the Mediterranean Sea (stations 18 to 29) in addition to the Bay of Quiberon (station 16). The northern stations exhibited a V-shaped trajectory and the southern stations, wind-speed and direction, as well as pressure were the most involved drivers. Temperature also accounts through the NHT but to a lesser extent. It should be noticed that local drivers, apart from local wind intensity (lwind), are poorly represented on the correlation circle of the WGCOIA (Figure III.7a) in contrast to the correlation circle of the BGCOIA (Figure III.5c and section 3.1.2.





Figure III.7: (a) Correlation circle of the drivers from the WGCOIA, (b) projection of the station trajectories (coloured circles) and of the mean trajectory per group (black circles) identified in the fuzzy clustering and represented in (c).

*The points were coloured based on the month and the year. NHT: Northern Hemisphere Temperatures, .lwind1: first principal component (PC) of the regional wind intensity, SLP1: first PC of the regional sea level pressure, Uwind2: second PC of the regional wind zonal component, Iwind2:, second PC of the regional wind intensity, Iwind: local wind intensity, MP2: second PC of the regional precipitation, MP1: first PC of the regional precipitation, SLP2: second PC of the regional sea level pressure, Vwind2: second PC of the regional meridional wind component, W: local short-wave irradiation, SST1: first PC of the regional sea surface temperature.

D1: Point 1 SRN Dunkerque; D3: Point 3 SRN Dunkerque; D4: Point 4 SRN Dunkerque; B1: Point 1 SRN Boulogne; B2: Point 2 SRN Boulogne; B3: Point 3 SRN Boulogne; PC: Point C; PL: Point L; As: At so; B: Bif; M: Mimer; Sm2: SRN Somme mer 2; A: Astan; E: Estacade; P: Portzic; MeR: Men er Roue; OL: Ouest Loscolo; pk30: Pk 30; pk52: Pk 52; pk86: Pk 86; B7: Bouée 7; Cb: Courbey; Cp: Comprian; Ey: Eyrac; G: Girouasse; J: Jacquets; T: Tès; S: Sola; F: Frioul.

NB: The scatterplots were not georeferenced for reading convenience (although the locations of the stations were respected). For accurate location please refer to Figure III.1.

4. Discussion

4.1. Differences between ecosystems

Although each studied ecosystem is not very distant from the other ones, various studies pointed out their contrasted characteristics. Using a panel of particulate, dissolved and hydro-physical parameters, it was showed that the French coastal ecosystems experienced both similar (salinity) or opposed (dissolved and particulate organic matter) changes during the last two decades (Goberville et al., 2010, Lheureux et al., 2021). At an annual timescale, the contribution of organic matter sources to coastal particulate organic matter along the French coast (including common stations with the present study) followed a continent-ocean gradient (Liénart et al., 2017, 2018). In other French coastal ecosystems, phytoplankton was used as a proxy of shift or trajectory describing the ecosystem trophic status (Derolez et al., 2020, Le Fur et al., 2019; Ratmaya et al., 2019), eutrophication trajectories were different across the ecosystems they studied. The bay of Vilaine showed trajectories towards eutrophication, despite decreasing continental inputs (Ratmaya et al., 2019), whereas the French Mediterranean lagoons showed trajectories towards oligotrophication. The latter were mainly influenced by air temperature, winds and rainfall (Derolez et al., 2020, Le Fur et al., 2019). At a higher trophic level and at a wider spatial scale, different trophic structures and functioning of fish assemblages were identified between the three French ecoregions: the English Channel Bay, the Bay of Biscay and the Gulf of Lions (Cresson et al., 2020). These differences were mainly driven by primary production and environmental drivers, highlighting again the contrast between the French ecosystems.

The *in-situ* parameters used in the present study highlighted the patent contrasts between the studied ecosystems in terms of temperature or continental discharges, on top of their differences in geomorphology, tidal regime and trophic status (Table 1). First, the studied stations and ecosystems were segregated along a temperature gradient (Figure III.5). There is a patent contrast between the French local climates characteristics (Joly et al., 2010): the Mediterranean climate experiences higher temperature (e.g. yearly average temperature of 16°C in the Bay of Marseille) than the oceanic climate of northern France (e.g. yearly average temperature of 11°C in the North Sea). Differences in wind conditions were also pointed out (Figure III.5b). The latter two ecoregions (Mediterranean Sea and North Sea) were two extremes between which the other ecosystems (all under oceanic climate; Joly et al., 2010) were gradually characterised by higher temperatures and lower precipitations (from the Eastern English Channel in the North to the Bays of Marseille and Banyuls in the South). The gradient in nutrients ratios was of the same direction: higher ratios values were recorded in the Mediterranean ecosystems than in the northern ecosystems.

Second, the stations and ecosystems were segregated along a continental influence and trophic status gradient (i.e. the eutrophic Gironde Estuary was opposed to the oligotrophic Mediterranean bays). Both river flows and salinity were proxies of continental discharge. These two parameters were related to the differences in trophic status as illustrated by the concentrations in nutrients and chlorophyll *a*. It was also pointed out by Analysis 1 (Figure III.5). This highlighted the fact that nutrients were principally brought by rivers in the French temperate coastal ecosystems. The other studied ecosystems were gradually distributed between the Gironde Estuary and the Mediterranean bays (Figure III.5). Such a gradient in trophic status of ecosystems has been pointed out as a driver of the composition of the particulate organic matter for similar ecosystems (Liénart et al., 2017, 2018).

The fact that the studied ecosystems are subject to different drivers and / or to different magnitudes implies local consequences, either directly or indirectly due to the drivers. For example, the western Mediterranean Sea is subjected to direct atmospheric deposition with a N/P ratio of 60:1 (Durrieu de Madron et al., 2011). Differences in wind and precipitation regimes could therefore modify the atmospheric deposition, which could have major consequences on the functioning
of Mediterranean ecosystems due to their oligotrophic conditions (Durrieu de Madron et al., 2011). In meso- or eutrophic ecosystems, such differences might not have similar consequences on nutrients concentrations and ratios. The influence of precipitations on nutrients concentrations and ratios does not only stand at local scale but also at the scale of the watershed through a combination of processes. Precipitation leads to nutrient leaching from the soils toward the rivers; it also contributes to river flow (Blöschl et al., 2007). Differences in precipitations then resulted in differences in continental discharges, and consequently in nutrients concentrations and ratios due to the strong connection between rivers and coastal ecosystems (Seitzinger et al., 2002). The consequences of such differences depend on the continental influence in each ecosystem but also on the land use and the associated run-off waters in the watersheds. The consequences were thus expected to be very different between the agricultural lands of French Britany including the Western English Channel (stations 13 and 14) and Bay of Brest (station 15), both under poor continental influence respectively, and the urban and yet subjected to low continental discharges Bay of Marseille (station 29). At last, differences in water temperature may induce differences in nutrients concentrations and ratios because higher water temperature induces stronger stratification that can disrupts vertical nutrient inputs (Doney, 2006).

4.2. Temporal changes of ecosystems

Despite the importance of local drivers to characterise the French coastal ecosystems, it appeared that regional and large-scale drivers were involved in the temporal changes (sections 3.1.2 and 3.2; Figures III.5-7).

Ecosystem response to large-scale climate and anthropogenic drivers is complex to assess because of non-linearity of the involved processes (Cloern et al., 2010) the different pathways, including the return to a previous state or the switch to another equilibrium (Scheffer & Carpenter 2003, Scheffer et al. 2009), and the rather indirect influence of the drivers. For example, precipitation rates and rivers discharge as well as the Eastern Atlantic Pattern influenced winter nutrients concentrations in the Bay of Brest (Tréguer et al. 2014). Yet, river discharge is locally influenced by local precipitations (Blöschl et al., 2007), themselves under the spectrum of large-scale precipitations and wind circulation, thus under the prism of the teleconnection indices that summarise climate (Kingston et al., 2006, Steirou et al., 2017).

For instance, many studies detected abrupt changes during the late 1990s and early 2000s in the western Europe and French coastal ecosystems either using biogeochemical parameters (Goberville et al. 2010, Lheureux et al. 2021), phytoplankton communities (David et al. 2012; Hernández-Fariñas et al. 2014), zooplankton communities (Richirt et al. 2019), fish assemblages (Chaalali et al. 2013) or birds (Luczak et al. 2011). Although the processes that triggered these changes had not been explicitly described as a whole, it appeared that it was due to a combination of both climatic and anthropogenic pressures that were hard to disentangle. The obvious assessment was that the French coastal ecosystems were struggling with obvious changes during the past decades.

4.2.1. Overall changes in nutrients and drivers

This study was also framed by these early 2000s abrupt changes as abrupt changes were noticeable in the nutrients (Figure III.6b) and drivers groups mean trajectories (Figure III.7b) between 2005 and 2010.

The Atlantic Meridional Overturning Circulation (AMOC) was reported to be decreasing with a starting point between 2005 (Chen & Tung, 2018) and 2009/2010 (Roberts et al., 2013). A decreasing AMOC lead to a decrease of precipitations and changes in atmosphere circulation patterns over Europe (Jackson et al. 2015). In the meantime, the winter of 2005 was extremely cold, enough to compensate in two years the 10-year water warming that had just occurred (Somavilla et al. 2009). The alteration of regional climate condition and the introduction of saltier waters were induced by this cold and dry winter (Shein 2006, Somavilla et al. 2016). These changes in the AMOC circulation might explain the abrupt change seen in the regional climate over northern France (Figure III.7b). Moreover, the geographic span

of relative precipitation and wind strength anomalies (Jackson et al., 2015) matches the two groups of stations identified from the drivers in this study (Figure III.7). During all the studied period, regional precipitations appeared to be decreasing in relationship with changes in regional wind direction, so the *ca* 2008 abrupt change in drivers could be related to atmospheric circulation changes. Such changes in regional climate and atmospheric circulation had already been raised and suspected to having caused an abrupt change in ca 2005 in French coastal ecosystems Goberville et al. (2010) and Lheureux et al. (2021). A possible consequence of the decreasing AMOC would be decreasing nutrients concentrations following the decrease in precipitations and continental discharges (Friedland et al. 2021). In addition, a decreasing AMOC would alter the heat transfer from the tropical regions to Europe and would result in decreasing temperature, which was seen from 2000 to ca 2010. However, Somavilla et al. (2009) described the winter of 2007 as the hottest ever recorded by that time. The increase in temperature from 2010 onwards should participate in strengthening water stratification and thus might reduce the vertical advection of nutrients from deeper waters.

In addition to climatic changes, France forbade the use of phosphate in domestic detergent from the middle of year 2007 (Decree n°2007-491, March 29, 2007). Following this decree, PO₄³⁻ concentration dropped in many of the studied ecosystems. This highlights the importance and the need of appropriate management policies and mitigation to fight against eutrophication (Friedland et al. 2021) as PO₄³⁻ was often the limiting nutrient in the French coastal ecosystems at the beginning of the productive period (Glé et al. 2008, Souchu et al. 2010). However, it was hard to disentangle the real impact of this measure from the change in precipitation and associated river discharge that occurred at the same period.

In theory, following these climatic and anthropogenic changes, nutrients concentrations decrease (or trend inversions) as well as changes in their ratios should arise. This happened in most but not all the studied ecosystems. Such discrepancies highlight the need to focus on the local scale with local climatic variations, land use in the watersheds and ecosystems functioning.

4.2.2. Typology of ecosystem trajectories based on changes in nutrients concentrations and ratios

Ecological trajectories are useful tools to analyse and compare changes between ecosystems (Lamothe et al., 2019). They do not only provide synthetic information regarding changes, e.g. in nutrients concentrations and ratios, but also enables to characterize ecosystem status and to identify its potential changes. Ecosystem state changes could either be inexistent, linear, abrupt and sustained or abrupt and temporary (Ratajczak et al., 2018). Identifying state changes could greatly help to understand the temporal variability and its implications for ecosystems.

The Arcachon Bay Group

The Arcachon Bay was the only ecosystem where both N- and Si-nutrients concentrations increased during the studied period. The processes involved in these changes are only summarised here as they are deeply described and discussed in Lheureux et al. (2022). The main hypothesis behind the increase in N- and Sinutrients concentrations is linked to the decrease in the biomass and surface coverage of the seagrass (Zostera noltii) meadow (Plus et al. 2010). This decrease led, on the one hand, to a lowered nutrients consumption by the seagrass as well as, on the other hand, to wobblier sediments, the latter causing an increase in benthic nutrient advection and particulate resuspension. Both processes explained the increase in N- and Si-nutrients concentrations, which led to an increase in phytoplankton biomass (Lheureux et al. 2022). Because of the difference in nutrients needs between Zostera noltii and phytoplankton, with a higher need in P relatively to N and Si for the phytoplankton than for Z. noltii, the increase in N- and Sinutrients concentrations and in phytoplankton biomass induced a decrease in PO4³⁻ concentrations in this ecosystem where the phytoplankton production is mainly Plimited (Glé et al. 2008). Consequently, the N/P and Si/P ratios increased.

Following the classification of Ratajczak et al. (2018), the mean trajectory of the Arcachon Bay group can be considered as a potential sustained change of state (Figure III.6b): the ecosystem shifted between 2002 and 2013 before stabilising in a centred rotating movement indicating a relative stability during the last years of the studied period. The Zostera meadow decrease is likely responsible for the nutrients changes (Lheureux et al. 2022). Studying the Arcachon Bay using this statistical approach enabled to detect a potential beginning of the abrupt change in 2002. It might have been triggered by the extremely low river discharges in 2002 that could then have induced a disequilibrium in the bay.

The group of strong continental influence

All stations of this group, except station 29 (Frioul in the Bay of Marseille), were either in an estuary or close to an estuary within a bay. It is important to note that station Frioul is the station with the lowest affiliation to this group compared to the six others (Figure III.6c).

Station Frioul is geographically close to the Rhône river (40 km eastward the delta) but is in fact slightly under its influence: 1) the Coriolis acceleration flushes the Rhône plume westward; 2) that the intrusion of Rhône water in the Bay of Marseille is scarce (up to 8 times a year and for less than three days each time) and mainly limited to the northern part of the bay (Fraysse et al. 2014), whereas station Frioul is located in its southern part and is protected on its west-side by the Frioul island. It is more likely that the proximity of the city of Marseille is a factor explaining the presence of station Frioul into this group. The Huveaune river (Marseille's river) is a small stream with low continental inputs but with the greatest urban lands share among the studied watersheds. In addition, some of the Huveaune river waters are derived to an outlet in the south of the city (5km eastward the bay of Marseille) and mixed with effluents from wastewater treatment plants (WWTPs). Although the outlet flow is composed by equal proportions of WWTPs and Huveaune waters, more than 80% of the NH_4^+ , NO_2^- and PO_4^{3-} concentrations come from the urban effluents (Oursel et al. 2013). It was therefore possible that the "estuarine-like" characteristics of the trajectory of station Frioul were due to this outlet influence.

The stations of the group of the strong continental influence were the only stations (with the Arcachon Bay stations) where Si(OH)₄ concentrations increased. Si(OH)₄ main origin in the coastal ecosystems is continental, mainly due to rock weathering. Thus Si(OH)₄ concentrations should have decreased following the decrease of both global precipitation and river discharge. The increase in Si(OH)₄ concentrations might have been due to the recovery from eutrophication processes in the rivers, which can induce the release of the retained Si(OH)₄ and consequently can result in the increase in Si(OH)₄ export to the coastal ecosystems (Prins et al., 2012). Similar hypotheses have been pointed out for the Bay of Vilaine, where is located station Ouest Loscolo, and for the Bay of Somme where are located stations Bif and Mimer. Regarding the Bay of Vilaine, PO_4^{3-} and chlorophyll-*a* concentrations decreased in the Loire and Vilaine rivers as well as in the bay, whereas Si(OH)₄ concentrations increased in the bay, in line with internal benthic regeneration (Ratmaya et al., 2019). The eutrophication processes also decreased upstream the Bay of Somme with an increase in Si(OH)₄ concentrations in the inner bay (Lefebvre et al. unpublished). We assume that similar hypotheses also stand for the Gironde estuary.

The mean trajectory of this group enabled to detect a potential abrupt and temporary change of state in 2005. The mean trajectory indicated an abrupt change from the direction towards lower NO_x concentration and higher Si/P ratio to the direction towards lower PO₄³⁻ concentration and higher Si/P ratio, with an overall net trajectory toward lower ammonium concentrations. The abrupt change is coherent with both the start of the AMOC decrease (see section 4.2.1) and the removal of PO₄³⁻ from public detergents. However, this abrupt change was not obvious in the trajectories of all the stations of this group, probably because of the high diversity of local drivers encountered in the concerned ecosystems.

The group of medium continental influence

All stations of this group belong to four ecosystems located in the northern half of the study area. The nutrients concentrations changes of this group were the closest to the expected changes following the decrease of precipitations, continental discharges and the implementation of management policies on land. The mean trajectory is quite smooth. It exhibited an overall change towards a decrease of the N- and Si-nutrients, indicating changes towards mesotrophy, and an increase of Si/N and Si/P ratios. Interestingly, the shape of the trajectory is symmetrical to the shape of the trajectory of drivers group A (Figures III.6b and III.7b) with a similar trend along the first axis and opposite trends along the second axis with an inflexion point at the same year (year 2009). It has to be noted that eight (over nine) stations of the group of medium continental influence belong to drivers group A. This indicates that the change in nutrients concentrations and ratios are clearly in relation to the change (here, the decrease) in precipitations and the change in wind intensity and direction. The year of the inflexion corresponds to the period of change of the AMOC (see section 4.2.1). The mean trajectory indicates a potential abrupt and temporary change of state.

Since the trajectory of this group exhibited a smooth shape, it could be interesting to have a look at the speed of the changes in order to check if the ecosystems of this group are potentially rather moving away or drawing near a state of stability. One way to check this is to study the distance between each observation. If the distance is decreasing, it indicated that the ecosystems might draw near a state of stability (Lamothe et al., 2019). The distance between each observation were greatest at the beginning of the study and kept decreasing between 2016 and 2019. Although declaring that these ecosystems were approaching a period of stability was not possible, the hypothesis should need to be confirmed in the upcoming years.

The group of poor continental influence

The stations of this group belong to four ecosystems distributed along the French coasts. Despite station 7 (Point C in the Eastern English Channel), which is discussed below, the stations of this group are under poor continental influence. Stations 13 and 14 (Estacade and Astan in the Western English Channel) are subjected to very poor continental influence from the Penzé river, a small stream which nutrients concentrations and discharge data were not available for the studied period. Station

15 (Portzic in the inlet of the Bay of Brest) is located in a semi-enclosed ecosystem receiving freshwater from the Aulne River and the Elorn River. However, its location in the inlet of a macrotidal bay combined with the fact that the samplings have been performed at high tide make the sampling water mass mainly influenced by oceanic waters (Le Pape & Menesguen, 1997). This is well illustrated by the mean salinity index of 0.98, indicating that, on average over the study period, the sampled water is 98% composed of marine water. Station 28 (Sola in the Bay of Banyuls) is under the very low influence of some Southern France rivers (mean salinity index of 0.98) that are directed southward because of the overall water circulation in the continental shelf of the Gulf of Lion. Stations 7 (Point C) and 8 (Point L) are located in the Eastern English Channel, such as stations 4, 5 and 6 but these five stations were segregated into two groups: the groups of poor and medium continental influence, respectively. In contrast to station 8, which exhibited a mean salinity index of 0.98 characteristic of this group of 'poor continental influence', station 7 exhibited a mean salinity index of 0.96, which is rather characteristic of the group of 'moderate continental influence'. In fact, station 7 is located within the 'coastal flow', a water mass composed by the diluted panaches of the Seine River, the Somme River and other minor rivers and that flows eastward along the French coast because of the overall water circulation (Brylinski et al., 1991). Nevertheless, station 7 clearly belong to the same group as stations 8, 3, 14, 15 and 28, i.e. the only group where the N/P ratio decreased over the study period (Figure III.4). Surprisingly, stations 4-6 do not belong to the same group as stations 7 and 8. This is probably due to the fact that the former stations are under the influence of the Liane River, a small stream (38 km) pouring in the city of Boulogne-sur-Mer.

The group of poor continental influence was the only group encompassing stations at which the N/P ratio decreased during the study period. This decrease was due to the increase in PO₄³⁻ concentration and/or the decrease in DIN concentration (Figure III.4). Interestingly, these stations exhibited, among all stations of the groups of strong, moderate and poor continental influence, the lowest mean PO₄³⁻ concentrations over the study period (if, again, one excepts Frioul) (Figure III.4). The concerned ecosystems were characterised by low human population density and

watershed made of slow-weathering and nutrient-poor bedrock from which low P pattern should result (Farmer et al., 2018).

The mean trajectory of this group displayed overall changes towards decreasing NO_x , NH_4^+ and Si(OH)_4 concentrations and N/P ratio, and increasing PO_4^{3-} concentrations. The hypotheses explaining these changes in nutrients concentrations and ratios are not straightforward yet. Since these stations are of poor continental influence, possible explanation had to be found among internal processes of the water masses. However, from our data sets, there is no clear evidence of specific higher or lower remineralization processes. These changes may be due to changes in phytoplankton community that may have different needs in N/P/Si ratios nowadays compared to the beginning of the study period.

4.3. Conclusion

The fact that nutrients concentrations were much higher in some ecosystems than in others shaped some of the uses and services that they provide to human communities. For example, levels of nutrients concentrations and ratios, coupled to climatic conditions (i.e. temperature, wind) could have influenced phytoplankton communities (David et al., 2012) which, in turn, could have influenced the whole trophic structure and ecosystem services. For example, the Arcachon bay provided suitable conditions to support oysters farming. These industries had a great influence on local human population by providing them with economical and food services. Due to global change or to pollution strikes induced by extreme events, these farms might be endangered and thus have impact local inhabitants.

The nutrients concentrations and their ratios in all French coastal ecosystems studied here were influenced both by local and large-scale drivers, as well as by climatic and anthropogenic drivers (e.g. AMOC decrease and its implications on temperature and atmospheric circulation, as well as the PO₄³⁻ regulation). Although it was hard to truly ascertain the role of one specific driver at one given scale because they are inter-networked, it was possible to point out significant cascade effects. Such effects results from the non-linear and dynamic characteristics of the

drivers (Cloern et al., 2010) and were previously reported in some of the studied ecosystems (Chaalali et al., 2013). Interestingly, the data sets showed that the spatial variability of nutrients concentrations and ratios mainly depends on local drivers (local climate and river flow) whereas their overall bi-decadal variability depends on large-scale drivers (mainly regional climate). Nevertheless, the geographical typology of the bi-decadal variability was linked to local drivers: the seagrass meadow for the Arcachon Lagoon and the freshwater runoff influence for the other groups of stations. In other words, although large-scale drivers were tangled with local drivers in the definition of the overall nutrients concentrations and ratios changes, it seemed that even under different local characteristics and influence, the ecosystems responded in a similar manner in function of the degree of continental influence.

Environmental trajectories and ordinations were useful tools to track changes in time and space, based on which a classification method enabled to group the stations by co-changing patterns permitting the definition of groups of changing patterns. These patterns could either be defined by local processes and changes like in the Arcachon Bay but also defined by the addition of climatic and anthropogenic changes. The decrease of eutrophication mainly due to management policies but also to changes in precipitations and atmospheric circulation, explained the increased release of Si(OH)₄ in rivers and its increase in related ecosystems.

The need for multi-scaled data in environmental studies in order to identify as many patterns as possible is therefore highlighted. However, studying one ecosystem at a time remained important as it allows going deeper into the processes happening locally and these are of importance to understand the functioning on the appointed ecosystem as illustrated in the Arcachon Bay.

Nutrients concentrations and ratios are essential drivers of phytoplankton production. Their (pluri-)decadal change should undoubtedly affect phytoplankton production and probably phytoplankton diversity, and subsequent trophic levels, which have been reported to change at this time scale (David et al., 2012; Hernández-Farinas et al., 2014). Coupling studies of (pluri-)decadal changes of nutrients concentrations and ratios with phytoplankton diversity would allow to have a broader view and understanding of the ecosystem functioning and its changes in the era of global change.

Références

- Anderson, M.J., Thompson, A.A., 2004. Multivariate Control Charts for Ecologogical and Environmental Monitoring. Ecol Appl 14, 1921–1935. https://doi.org/10.1890/03-5379
- Arcese, P., Sinclair, A.R.E, 1997. The Role of Protected Areas as Ecological Baselines. J Wildl Manage 61, 587–602. https://doi.org/10.2307/3802167
- Barnston, A.G., Livezey, R.E., 1987. Classification, Seasonality and Persistence of Low-Frequency Atmospheric Circulation Patterns. Mon. Weather Rev. https://doi.org/10.1175/1520-0493(1987)115<1083:CSAPOL>2.0.CO;2
- Belin, C., Soudant, D., Amzil, Z., 2021. Three decades of data on phytoplankton and phycotoxins on the French coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX. Harmful Algae 102, 101733. https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101733
- Betts, A.K., Hong, S.-Y., Pan, H.-L., 1996. Comparison of NCEP-NCAR Reanalysis with 1987 FIFE Data. Mon. Weather Rev. 124, 1480–1498. https://doi.org/10.1175/1520-0493(1996)124<1480:CONNRW>2.0.CO;2
- Beusen, A.H.W., Bouwman, A.F., Beek, L.P.H. Van, Mogollón, J.M., Middelburg, J.J., 2016. Global riverine N and P transport to ocean increased during the 20th century despite increased retention along the aquatic continuum 2441–2451. https://doi.org/10.5194/bg-13-2441-2016
- Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., 2021. rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R package version 1.5-23. https://CRAN.Rproject.org/package=rgdal
- Blöschl, G., Ardoin-Bardin, S., Bonell, M., Dorninger, M., Goodrich, D., Gutknecht, D., Matamoros, D., Merz, B., Shand, P., Szolgay, J., 2007.At what scales do climate variability and land cover change impact on flooding and low flows ? Hydrol. Process. 21, 1241–1247. https://doi.org/10.1002/hyp.6669
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. (2001). Numerical Ecology with R. Elsevier. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6
- Bougeard, S., Dray, S., 2018. Supervised multiblock analysis in R with the ade4 package. J. Stat. Softw. 86, 1–17. https://doi.org/10.18637/jss.v086.i01
- Bouwman, A.F., Bierkens, M.F.P., Griffioen, J., Hefting, M.M., Middelburg, J.J., Middelkoop, H., Slomp, C.P., 2013. Nutrient dynamics, transfer and retention along the aquatic continuum from land to ocean: Towards integration of ecological and biogeochemical models. Biogeosciences 10, 1–23. https://doi.org/10.5194/bg-10-1-2013
- Brun, F.G., Hernández, I., Vergara, J.J., Peralta, G., Pérez-Lloréns, J.L., 2002. Assessing the toxicity of ammonium pulses to the survival and growth of Zostera noltii. Mar. Ecol. Prog. Ser. 225, 177–187. https://doi.org/10.3354/meps225177
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B., 2013. Climate-Caused Abrupt Shifts in a European Macrotidal Estuary. Estuaries and Coasts 36, 1193–1205. https://doi.org/10.1007/s12237-013-9628-x

- Chen, X., Tung, K.K., 2018. Global surface warming enhanced by weak Atlantic overturning circulation. Nature 559, 387–391. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0320-y
- Chessel, D., Dufour, A.B., Thioulouse, J., 2004. The ade4 Package I: One-table Methods. R News 4, 5–10.
- Christiansen, C., Vølund, G., Lund-Hansen, L.C., Bartholdy, J., 2006. Wind influence on tidal flat sediment dynamics: Field investigations in the Ho Bugt, Danish Wadden Sea. Mar. Geol. 235, 75–86. https://doi.org/10.1016/j.margeo.2006.10.006
- 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., Winder, M., Jassby, A.D., 2010. Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcings over the North Pacific. Geophys Res Lett 37:L21602. https://doi.org/10.1029/2010GL044774
- Cocquempot, L., Delacourt, C., Paillet, J., Riou, P., Aucan, J., Castelle, B., Charria, G., Claudet, J., Conan, P., Coppola, L., Hocdé, R., Planes, S., Raimbault, P., Savoye, N., Testut, L., Vuillemin, R., 2019. Coastal ocean and nearshore observation: À French case study. Front. Mar. Sci. 6, 1–17. https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00324
- Collavini, F., Bettiol, C., Zaggia, L., Zonta, R., 2005. Pollutant loads from the drainage basin to the Venice Lagoon (Italy). Environ. Int. 31, 939–947. https://doi.org/10.1016/j.envint.2005.05.003
- Cresson, P., Chouvelon, T., Bustamante, P., Bănaru, D., Baudrier, J., Le Loc'h, F., Mauffret, A., Mialet, B., Spitz, J., Wessel, N., Briand, M.J., Denamiel, M., Doray, M., Guillou, G., Jadaud, A., Lazard, C., Prieur, S., Rouquette, M., Saraux, C., Serre, S., Timmerman, C.A., Verin, Y., Harmelin-Vivien, M., 2020. Primary production and depth drive different trophic structure and functioning of fish assemblages in French marine ecosystems. Prog. Oceanogr. 186, 102343. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102343
- Culhane, C.A., Perrière, G., Considine, E.C., Cotter, T.G., Higgins, D.G., 2002. Betweengroup analysis of microarray data. Bioinformatics 18, 1600–1608. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/18.12.1600
- David, V., Ryckaert, M., Karpytchev, M., Bacher, C., Arnaudeau, V., Vidal, N., Maurer, D., Niquil, N., 2012. Estuarine, Coastal and Shelf Science Spatial and long-term changes in the functional and structural phytoplankton communities along the French Atlantic coast 108, 37–51. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.02.017

Decret n°2007-491 du 29 mars 2007

- Derolez, V., Bec, B., Munaron, D., Fiandrino, A., Pete, R., Simier, M., Souchu, P., Laugier, T., Aliaume, C., Malet, N., 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. Ocean Coast Manage 171, 1–10. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012
- Derolez, V., Malet, N., Fiandrino, A., Lagarde, F., Richard, M., Ouisse, V., Bec, B., Aliaume, C., 2020. Fifty years of ecological changes: Regime shifts and drivers in

a coastal Mediterranean lagoon during oligotrophication. Sci. Total Environ. 732. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139292

- Dolédec, S., Chessel, D., 1987. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I- Description d'un plan d'observations complet par projection de variables. Acta Oecol Oecol Generalis 8:403–426
- Dolédec, S., Chessel, D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. Freshw. Biol. 31, 277–294. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x
- Doney, S.C., 2006. Oceanography: Plankton in a warmer world. Nature 444, 695–696. https://doi.org/10.1038/444695a
- Dray, S., Chessel, D., Thioulouse, J., 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. Ecology 84, 3078–3089. https://doi.org/10.1890/03-0178
- Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. J. Stat. Softw. 22, 1–20. https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04
- Dray S., Dufour A.B., Chessel D., 2007. "The ade4 Package II: Two-Table and K-Table Methods." R News, 7(2), 47-52. URL:https://cran.r-project.org/doc/Rnews/.
- Duarte, C.M., Dennison, W.C., Orth, R.J.W., Carruthers, T.J.B., 2008. The charisma of coastal ecosystems: Addressing the imbalance. Estuaries and Coasts 31, 233–238. https://doi.org/10.1007/s12237-008-9038-7
- Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi, P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., Bonsang, B., Bouloubassi, I., Brunet, C., Cadiou, J.F., Carlotti, F., Chami, M., Charmasson, S., Charrière, B., Dachs, J., Doxaran, D., Dutay, J.C., Elbaz-Poulichet, F., Eléaume, M., Eyrolles, F., Fernandez, C., Fowler, S., Francour, P., Gaertner, J.C., Galzin, R., Gasparini, S., Ghiglione, J.F., Gonzalez, J.L., Goyet, C., Guidi, L., Guizien, K., Heimbürger, L.E., Jacquet, S.H.M., Jeffrey, W.H., Joux, F., Le Hir, P., Leblanc, K., Lefèvre, D., Lejeusne, C., Lemé, R., Loÿe-Pilot, M.D., Mallet, M., Méjanelle, L., Mélin, F., Mellon, C., Mérigot, B., Merle, P.L., Migon, C., Miller, W.L., Mortier, L., Mostajir, B., Mousseau, L., Moutin, T., Para, J., Pérez, T., Petrenko, A., Poggiale, J.C., Prieur, L., Pujo-Pay, M., Pulido-Villena, Raimbault, P., Rees, A.P., Ridame, C., Rontani, J.F., Ruiz Pino, D., Sicre, M.A., Taillandier, V., Tamburini, C., Tanaka, T., Taupier-Letage, I., Tedetti, M., Testor, P., Thébault, H., Thouvenin, B., Touratier, F., Tronczynski, J., Ulses, C., Van Wambeke, F., Vantrepotte, V., Vaz, S., Verney, R., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. Prog. Oceanogr. 91, 97-166. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003
- Enfield, D.B., Mestas-Nuñez, A.M., Trimble, P.J., 2001. The Atlantic multidecadal oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental U.S. Geophys. Res. Lett. 28, 2077–2080. https://doi.org/10.1029/2000GL012745
- Facca, C., 2011. Trophic Conditions in the Waters of the Venice Lagoon (Northern Adriatic Sea, Italy). Open Oceanogr. J. 5, 1–13. https://doi.org/10.2174/1874252101105010001

- Farmer, A.M., 2018. Phosphate pollution: A global overview of the problem. In: Schaum, C., (Ed), Phosphorus: Polluter and Resource of the future. Removal and Recovery from Wastewater. IWA Publishing.
- Feng, Y., Friedrichs, M.A.M., Wilkin, J., Tian, H., Yang, Q., Hofmann, E.E., Wiggert, J.D., Hood, R.R., 2015. Chesapeake Bay nitrogen fluxes derived from a land-estuarine ocean biogeochemical modeling system: Model description, evaluation, and nitrogen budgets. J. Geophys. Res. G Biogeosciences 120, 1666–1695. https://doi.org/10.1002/2015JG002931
- Franquet, E., Chessel, D., 1994. Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu. Comptes Rendus de l'Académie des sciences Série 3 317:202–206
- Franquet, E., Dolédec, S., Chessel, D., 1995. Using multiviriate analyses for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships. Hydrobiologia 300–301, 425–431. https://doi.org/10.1007/BF00024484
- Fraysse, M., Pairaud, I., Ross, O.N., Faure, V.M., Pinazo, C., 2014. Generation processes and impacts on ecosystem functioning. J. Geophys. Res. Ocean. 6535–6556. https://doi.org/10.1002/2014JC010022.Received
- Friedland, R., Macias, D., Cossarini, G., Daewel, U., Estournel, C., Garcia-Gorriz, E., Grizzetti, B., Grégoire, M., Gustafson, B., Kalaroni, S., Kerimoglu, O., Lazzari, P., Lenhart, H., Lessin, G., Maljutenko, I., Miladinova, S., Müller-Karulis, B., Neumann, T., Parn, O., Pätsch, J., Piroddi, C., Raudsepp, U., Schrum, C., Stegert, C., Stips, A., Tsiaras, K., Ulses, C., Vandenbulcke, L., 2021. Effects of Nutrient Management Scenarios on Marine Eutrophication Indicators: A Pan-European, Multi-Model Assessment in Support of the Marine Strategy Framework Directive. Front. Mar. Sci. 8, 1–22. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.596126
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Vörösmarty, C.J., 2004. Nitrogen cycles: Past, present, and future, Biogeochemistry. https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0
- Gelaro, R., McCarty, W., Suárez, M.J., Todling, R., Molod, A., Takacs, L., Randles, C.A., Darmenov, A., Bosilovich, M.G., Reichle, R., Wargan, K., Coy, L., Cullather, R., Draper, C., Akella, S., Buchard, V., Conaty, A., da Silva, A.M., Gu, W., Kim, G.K., Koster, R., Lucchesi, R., Merkova, D., Nielsen, J.E., Partyka, G., Pawson, S., Putman, W., Rienecker, M., Schubert, S.D., Sienkiewicz, M., Zhao, B., 2017. The modern-era retrospective analysis for research and applications, version 2 (MERRA-2). J. Clim. 30, 5419–5454. https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0758.1
- Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P., Chardy, P., 2008. Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). Estuar. Coast. Shelf Sci. 76, 642–656. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.07.043
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P., Team, S., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe 8187.

- Goldfeld, S.M., Quandt, R.E., 1965. Some Tests for Homoscedasticity. J. Am. Stat. Assoc. 60, 539–547. https://doi.org/10.1080/01621459.1965.10480811
- Harding, L.W., Mallonee, M.E., Perry, E.S., Miller, W.D., Adolf, J.E., Gallegos, C.L., Paerl, H.W., 2019. Long-term trends, current status, and transitions of water quality in Chesapeake Bay. Sci. Rep. 9, 1–19. https://doi.org/10.1038/s41598-019-43036-6
- Hernandez-Farinas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A., Bacher, C., 2014. Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. Encycl. Environ. Soc. 71, 821–833. https://doi.org/10.4135/9781412953924.n678
- Hurrell, J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic oscillation: Regional temperatures and precipitation. Science (80-.). 269, 676–679. https://doi.org/10.1126/science.269.5224.676
- Hurrell, J.W., Deser, C., 2009. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. J. Mar. Syst. 78, 28–41. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.026
- Jackson, L.C., Kahana, R., Graham, T., Ringer, M.A., Woollings, T., Mecking, J. V., Wood, R.A., 2015. Global and European climate impacts of a slowdown of the AMOC in a high resolution GCM. Clim. Dyn. 45, 3299–3316. https://doi.org/10.1007/s00382-015-2540-2
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. CyberGeo 2010, 0–25. https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Higgins, W., J, J., Mo, K.C., Ropelewski, C., Wang, J., Leetmaa, A., Reynolds, R., Jenne, R., Joseph, D., 1996. The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project. Bull. Am. Meteorol. Soc. 77, 437–471.
- Kingston, D.G., Lawler, D.M., McGregor, G.R., 2006. Linkages between atmospheric circulation, climate and streamflow in the northern North Atlantic: Research prospects. Prog. Phys. Geogr. 30, 143–174. https://doi.org/10.1191/0309133306pp471ra
- Kistler, R., Kalnay, E., Collins, W., Saha, S., White, G., Woollen, J., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Kanamitsu, M., Kousky, V., Van Den Dool, H., Jenne, R., Fiorino, M., 2001. The NCEP-NCAR 50-year reanalysis: Monthly means CD-ROM and documentation. Bull. Am. Meteorol. Soc. 82, 247–267. https://doi.org/10.1175/1520-0477(2001)082<0247:TNNYRM>2.3.CO;2
- Kolmogorov, A., "Sulla Determinazione Empirica di una Legge di Dis tributione," Giornale dell'Istituto Italiano degli Attuari, 4 (1933), 1-11
- Labry, C., Herbland, A., Delmas, D., 2002. The role of phosphorus on planktonic production of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. J Plankton Res 24, 97–117. https://doi.org/10.1093/plankt/24.2.97

- Lamothe, K.A., Somers, K.M., Jackson, D.A., 2019. Linking the ball-and-cup analogy and ordination trajectories to describe ecosystem stability, resistance, and resilience. Ecosphere 10(3):e02629. 10.1002/ecs2.2629
- Lanoux, A., Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolicho, A., Chabaud, G., Richard, M., Abril, G., 2013. Factors contributing to hypoxia in a highly turbid, macrotidal estuary (the Gironde, France). Environ Sci Pollut Res Int 15, 585–595. https://doi.org/doi: 10.1039/c2em30874f
- Le Pape, O., Menesguen, A., 1997. Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. J Mar Syst 12, 171–186. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00096-6
- Lefebvre, A., Devreker, D., 2020. First comprehensive quantitative multi-parameter assessment of the eutrophication status from coastal to marine french waters in the english channel, the celtic sea, the bay of biscay, and the mediterranean sea. J. Mar. Sci. Eng. 8. https://doi.org/10.3390/JMSE8080561
- Lheureux, A., Savoye, N., Del Amo, Y., Goberville, E., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Rimelin-Maury, P., Seuront, L., Vuillemin, R., Caparros, J., Cariou, T., Cordier, M., Corre, A., Costes, L., Crispi, O., Crouvoisier, M., Crouvoisier, M., Derriennic, H., Devesa, J., Durozier, M., Ferreira, S., Garcia, N., Grossteffan, E., Gueux, A., Lafont, M., Lagadec, V., Lecuyer, E., Leroux, C., Macé, E., Maria, E., Mornet, L., Nowaczyk, A., Parra, M., Petit, F., David, V., 2021. Bi-decadal variability in physico-biogeochemical characteristics of temperate coastal ecosystems: from large-scale to local drivers. Mar. Ecol. Prog. Ser. 660, 19–35. https://doi.org/10.3354/meps13577
- Liénart, C., Savoye, N., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., David, V., Feunteun, E., Grangeré, K., Kerhervé, P., Lebreton, B., Lefebvre, S., L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Richard, P., Riera, P., Sauriau, P.G., Schaal, G., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bréret, M., Caparros, J., Cariou, T., Charlier, K., Claquin, P., Cornille, V., Corre, A.M., Costes, L., Crispi, O., Crouvoisier, M., Czamanski, M., Del Amo, Y., Derriennic, H., Dindinaud, F., Durozier, M., Hanquiez, V., Nowaczyk, A., Devesa, J., Ferreira, S., Fornier, M., Garcia, F., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaudeau, J., Guillou, G., Joly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lamoureux, J., Lecuyer, E., Lehodey, J.P., Lemeille, D., Leroux, C., Macé, E., Maria, E., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Rimelin-Maury, P., Sultan, E., 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: A spatio-temporal study at multi-systems scale. Prog. Oceanogr. 156, 221–239. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.03.001
- Liénart, C., Savoye, N., David, V., Ramond, P., Rodriguez Tress, P., Hanquiez, V., Marieu, V., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bozec, Y., Bréret, M., Breton, E., Caparros, J., Cariou, T., Claquin, P., Conan, P., Corre, A.M., Costes, L., Crouvoisier, M., Del Amo, Y., Derriennic, H., Dindinaud, F., Duran, R., Durozier, M., Devesa, J., Ferreira, S., Feunteun, E., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaudeau, J., Guillou, G., Jolly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lagadec, V., Lamoureux, J., Lauga, B., Lebreton, B., Lecuyer, E., Lehodey, J.P., Leroux, C., L'Helguen, S., Macé, E., Maria, E., Mousseau, L., Nowaczyk, A., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Raimbault, P., Rimmelin-Maury, P., Rouaud, V., Sauriau, P.G., Sultan, E., Susperregui, N., 2018. Dynamics of particulate organic matter

composition in coastal systems: Forcing of spatio-temporal variability at multisystems scale. Prog. Oceanogr. 162, 271–289. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.02.026

- Le Fur, I., De Wit, R., Plus, M., Oheix, J., Derolez, V., Simier, M., Malet, N., Ouisse, V., 2019. Re-oligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series. Mar. Ecol. Prog. Ser. 608, 13–32. https://doi.org/10.3354/meps12814
- Luczak, C., Beaugrand, G., Jaffré, M., Lenoir, S., Supplement, D., 2011. Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade Subject collections Email alerting service Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. Biol. Lett. 7, 702–705. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0225
- Madsen, J.D., Chambers, P.A., James, W.F., Koch, E.W., Westlake, D.F., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. Hydrobiologia 444, 71–84. https://doi.org/10.1023/A:1017520800568
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., Hornik, K., 2021. cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.1.2.
- Metson, G.S., Lin, J., Harrison, J.A., Compton, J.E., 2017. Linking terrestrial phosphorus inputs to riverine export across the United States. Water Res. 124, 177–191. https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.037
- Milner, A.M., Woodward, A., Freilich, J.E., Black, R.W., Resh, V.H., 2016. Detecting significant change in stream benthic macroinvertebrate communities in wilderness areas. Ecol Indic 60, 524–537.
- Mimura, N. (2006). State of the environment in the Asia and Pacific coastal zones and effects of global change. In: Global Change and Integrated Coastal Management, The Asia-Pacific Region. Ed Harvey, N. Springer.
- Muylaert, K., Sanchez-Pérez, J.M., Teissier, S., Sauvage, S., Dauta, A., Vervier, P., 2009. Eutrophication and its effects on dissolved Si concentrations in the Garonne River (France). J Limnol 68, 368–374. https://doi.org/10.3274/JL09-68-2-19
- Nixon, S.W., 1981. Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems, in: (eds.), B.J.N. et al. (Ed.), Estuaries and Nutrients. The Humana Press Inc.
- Oursel, B., Garnier, C., Durrieu, G., Mounier, S., Omanović, D., Lucas, Y., 2013. Dynamics and fates of trace metals chronically input in a Mediterranean coastal zone impacted by a large urban area. Mar. Pollut. Bull. 69, 137–149. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.01.023
- Paerl, H.W., 2009. Controlling eutrophication along the freshwater-Marine continuum: Dual nutrient (N and P) reductions are essential. Estuaries and Coasts 32, 593–601. https://doi.org/10.1007/s12237-009-9158-8
- Papush, L., Danielsson, Å., 2006. Silicon in the marine environment: Dissolved silica trends in the Baltic Sea. Estuar. Coast. Shelf Sci. 67, 53–66. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.09.017

- Pastres, R., Solidoro, C., Ciavatta, S., Petrizzo, A., Cossarini, G., 2004. Long-term changes of inorganic nutrients in the Lagoon of Venice (Italy). J. Mar. Syst. 51, 179–189. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2004.05.011
- Petris, G., 2010. An R package for dynamic linear models. J. Stat. Softw. 36, 1–16. https://doi.org/10.18637/jss.v036.i12
- Plus, M., Dalloyau, S., Trut, G., Auby, I., de Montaudouin, X., Emery, E., Noël, C., Viala, C., 2010. Long-term evolution (1988-2008) of Zostera spp. meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). Estuar. Coast. Shelf Sci. 87, 357–366. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.016
- Plus, M., Jeunesse, I. La, Bouraoui, F., Zaldívar, J.M., Chapelle, A., Lazure, P., 2006. Modelling water discharges and nitrogen inputs into a Mediterranean lagoon: Impact on the primary production. Ecol. Modell. 193, 69–89. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.07.037
- Prins, T.C., Desmit, X., Baretta-Bekker, J.G., 2012. Phytoplankton composition in Dutsh coastal waters responds to changes in riverine nutrient loads. J Sea Res 73, 49–62.
- QGIS Development Team, 2021. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.osgeo.org"
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.Rproject.org/.
- Ram, K., Wickham, H., 2018. wesanderson: A Wes Anderson Palette Generator. R package version 0.3.6. https://CRAN.R-project.org/package=wesanderson
- Ratmaya, W., Soudant, D., Salmon-Monviola, J., Plus, M., Cochennec-Laureau, N., Goubert, E., Barillé, L., Souchu, P., 2019. Reduced phosphorus loads from the Loire and Vilaine rivers were accompanied by increasing eutrophication in the Vilaine Bay (south Brittany, France). Biogeosciences 16, 1361–1380. https://doi.org/10.5194/bg-16-1361-2019
- Richirt, J., Goberville, E., Ruiz-Gonzalez, V., Sautour, B., 2019. Local changes in copepod composition and diversity in two coastal systems of Western Europe. Estuar. Coast. Shelf Sci. 227. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106304
- Roberts, C.D., Waters, J., Peterson, K.A., Palmer, M.D., McCarthy G.D., Frajka-Williams E., Haines, K., Lea, D.J., Martin, M.J., Storkey, D., Blockley, E.W., Zuo, H., 2013. Atmosphere drives recent interannual variability of the Atlantic meridional overturning circulation at 26.5°N. Geophys Res Lett. 40:5164–5170. https://doi.org/10.1002/grl.50930
- Scheffer M., Carpenter S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends Ecol Evol 18:648-656. https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.002
- Scheffer M., Bascompte J., Brock W.A., Brovkin V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., van Nes, E.H., Rietkerk, M, Sugihara, G., 2009. Early-warning signals for critical transitions. Nature 461:53–59. https://doi.org/10.1038/nature08227

- Seitzinger, S.P., Kroeze, C., Bouwman, A.F., Caraco, N., Dentener, F., Styles, R. V., 2002. Global patterns of dissolved inorganic and particulate nitrogen inputs to coastal systems: Recent conditions and future projections. Estuaries 25, 640– 655. https://doi.org/10.1007/BF02804897
- Sfriso, A., Pavoni, B., Marcomini, A., Orio, A.A., 1992. Macroalgae, nutrient cycles, and pollutants in the Lagoon of Venice. Estuaries 15, 517–528. https://doi.org/10.2307/1352394
- Shein, K.A., 2006. State of the climate in 2005. Bull. Am. Meteorol. Soc. 87. https://doi.org/10.1175/BAMS-87-6-shein
- Slowikowski, K., 2021. ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'. R package version 0.9.1. https://CRAN.Rproject.org/package=ggrepel
- Smirnov, H., "Sur les Ecarts de la Courbe de Distribution Empirique" Recueil Mathématique (Matematiceskii Sbornik), N.S. 6 (1939), 3-26
- Somavilla, R., González-Pola, C., Rodriguez, C., Josey, S.A., Sánchez, R.F., Lavin, A., 2009. Large changes in the hydrographic structure of the Bay of Biscay after the extreme mixing of winter 2005. J. Geophys. Res. Ocean. 114, 1–14. https://doi.org/10.1029/2008JC004974
- Somavilla, R., González-Pola, C., Schauer, U., Budeús, G., 2016. Mid-2000s North Atlantic shift: Heat budget and circulation changes. Geophys. Res. Lett. 43, 2059– 2068. https://doi.org/10.1002/2015GL067254
- Souchu, P., Bec, B., Smith, V.H., Laugier, T., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V., Collos, Y., Vaquer, A., 2010. along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67, 743–753.
- Souissi, S., Yahia-Kéfi, O.D., Daly Yahia, M.N., 2000. Spatial characterization of nutrient dynamics in the Bay of Tunis (south-western Mediterranean) using multivariate analyses: Consequences for phyto- and zooplankton distribution. J. Plankton Res. 22, 2039–2059. https://doi.org/10.1093/plankt/22.11.2039
- South, A., 2017. rnaturalearth: World Map Data from Natural Earth. R package version 0.1.0. https://CRAN.R-project.org/package=rnaturalearth
- South, A., 2021. rnaturalearthhires: High Resolution World Vector Map Data from Natural Earth used in rnaturalearth. https://docs.ropensci.org/rnaturalearthhires, https://github.com/ropensci/rnaturalearthhires.
- Steirou, E., Gerlitz, L., Apel, H., Merz, B., 2017. Links between large-scale circulation patterns and streamflow in Central Europe: A review. J. Hydrol. 549, 484–500. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.04.003
- Stoffer, D.S., Toloi, C.M.C., 1992. A note on the Ljung-Box-Pierce portmanteau statistic with missing data. Stat. Probab. Lett. 13, 391–396. https://doi.org/10.1016/0167-7152(92)90112-I
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.B., Jombart, T., Dray, S., Siberchicot, A., Pavoine, S., 2018. Multivariate analysis of ecological data with ade4, Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1

- Tréguer, P., Nelson, D.M., Van Bennekom, A.J., Demaster, D.J., Leynaert, A., Quéguiner, B., 1995. The silica balance in the world ocean: A reestimate. Science (80-.). 268, 375–379. https://doi.org/10.1126/science.268.5209.375
- Wainright, S., 1990. Sediment-to-water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62, 271–281. https://doi.org/10.3354/meps062271
- Wasserman, J.-C., Dumon, J.-C., Latouche, C., 1992. Bilan de 18 éléments-trace et de 7 éléments majeurs dans un environnement peuplé de zostères Zostera noltii. Vie milieu 42, 15–20.
- West, M., Harrison, J., 1997. Bayesian Forecasting & Dynamic Models, Springer S. ed. Springer-Verlag New York, Inc., 175 Fifth Avenue, New York, NY 10010, USA, New-York.
- Wickham, H., 2016. ggplot2-Elegant Graphics for Data Analysis. Springer International Publishing. Cham, Switz.
- Willems, J.L., 1970. Stability theory of dynamical systems. Wiley and Sons, New-York, USA. https://doi.org/10.1109/TSMC.1971.4308335
- Wright, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97–159.
- Yang, Q., Tian, H., Friedrichs, M.A.M., Liu, M., Li, X., Yang, J., 2015. Hydrological responses to climate and land-use changes along the north american east coast: A 110-Year historical reconstruction. J. Am. Water Resour. Assoc. 51, 47– 67. https://doi.org/10.1111/jawr.12232
- Yu, G., 2021. scatterpie: Scatter Pie Plot. R package version 0.1.7. https://CRAN.Rproject.org/package=scatterpie



Chapitre 4

Évolutions bi-décennales des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans les écosystèmes côtiers : le cas du Bassin d'Arcachon, France.

Contenu du chapitre :

- Étude de la dynamique temporelle à long terme et saisonnière des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans le Bassin d'Arcachon
- Mise en relation de cette variation avec les forçages du changement global
- Évaluation de différentes hypothèses pouvant expliquer les changements des concentrations en nutriments et de leur rapport
- Mise en évidence du rôle prépondérant de l'herbier à zostère dans la dynamique temporelle des nutriments

Lheureux, A., et al. (2022). Bi-decadal changes in nutrient concentrations and ratios in marine coastal ecosystems: The case of the Arcachon bay, France. Progress in Oceanography, 201, 102740. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102740 Dans le chapitre précédent nous avons mis en évidence les différences qu'il existe entre les écosystèmes côtiers français en termes de concentrations en nutriments et de leurs rapports. De plus, les concentrations en nutriments n'évoluent pas de la même manière dans tous les écosystèmes, et parfois même au sein d'un même écosystème. Nous avons mis en avant que quelle que soit la position géographique ou le statut trophique des stations de mesure, les nutriments ont tendance à évoluer de manière similaire à des stations soumises à des influences continentales similaires.

Néanmoins, un écosystème diffère : le Bassin d'Arcachon. D'après la typologie, c'est le seul écosystème ou les concentrations en nitrate + nitrite, en ammonium et en acide silicique augmentent. En parallèle, les concentrations en orthophosphate diminuent. De plus, c'est un écosystème qui semble avoir subi une perturbation importante. Cela aurait entrainé un point de rupture au début des années 2000, suivi par un nouvel état stable quelques années plus tard. Les proxies de forçages du changement global utilisés ont permis de mettre en évidence ce changement d'état, mais cette étude seule ne permet pas réellement de l'expliquer. Cela souligne le besoin de coupler les études multi-écosystémiques à des études intraécosystémiques afin de comprendre finement les changements, au sein des écosystèmes, d'écosystèmes liés aux processus internes. Le chapitre suivant est une donc une étude focalisée sur les évolutions à long terme des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans le Bassin d'Arcachon en lien avec les forçages du changement global et les processus internes. Ce travail a été publié dans le journal « Progress in Oceanography ». Les annexes de cet article ne sont pas reportées ici. mais sont disponibles au travers du DOI (https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102740).

Bi-decadal changes in nutrient concentrations and
 ratios in marine coastal ecosystems: the case of the
 Arcachon bay, France.

- Authors: Lheureux A. (1)*, David V. (1), Del Amo Y. (1), Soudant D. (2), Auby I. (4), Ganthy 5 F. (4), Blanchet H. (1), Cordier M-A. (1), Costes L. (1), Ferreira S. (1), Mornet L. (1), 6 Nowaczyk A. (1), Parra M. (1), D'Amico F. (4), Gouriou L. (4), Meteigner C. (4), Oger-7 Jeanneret H. (4), Rigouin L. (4), Rumebe M. (4), Tournaire M-P. (4), Trut F. (4), Trut G. 8 9 (4), Savoye N. (1). *Corresponding author: arnaud.lheureux@u-bordeaux.fr: Station Marine 10 d'Arcachon, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France. 11 12
- (1) Université de Bordeaux-CNRS, UMR 5805, Environnement Paléoenvironnement
 Océaniques et Côtiers (EPOC), 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France.
- 15 (2) Ifremer Nantes, Valorisation de l'Information pour la Gestion Intégrée Et la
 16 Surveillance (VIGIES), 44311 Cedex 03, Rue de l'Île d'Yeu, 44980 Nantes, France.
- 17 (3) Sorbonne Université, MNHN, UNICAEN, UA, CNRS, IRD, UMR 7208, Biologie des
 18 Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), 61 rue Buffon, CP 53, 75005 Paris,
 19 France
- 20 (4) Ifremer, LER/AR, 1 Quai du Commandant Silhouette, 33120 Arcachon, France
- 21
- 22 Keywords: Nutrients, global change, seagrass regression, coastal ecosystem, 23 Arcachon bay
- 24
- 25 Highlights :
- [NO_x], [NH₄⁺] and [Si(OH)₄] increased but [PO₄³⁻] decreased between 2000 and
 2019.
- Seagrass meadow decline directly and indirectly explained through
- - reduced nutrient consumption and sediment stabilization,
- 30 - increased phytoplankton biomass with high P-need.
- Increase in temperature and changes in wind conditions also mattered.
- 32 *Colour should be used for all figures in print.

33 Abstract:

34 Large amounts of nutrients have been released to the coastal ecosystems during the 20th century. Since then, management policies have been implemented and 35 these amounts decreased in the economically developed countries. We examined 36 the bi-decadal changes in nutrients (nitrate + nitrite, ammonium, orthophosphate 37 and silicic acid) in the Arcachon bay, a semi-enclosed lagoon that hosts one of the 38 largest but declining seagrass meadow in Europe. Seven sites have been sampled 39 40 for nutrients and biogeochemical parameters during twenty years at low and/or 41 high tide. In addition, continental and climatic data as well as hydro-climatic indices 42 were used. Dynamic linear models were used to assess the bi-decadal changes in nutrient concentrations and ratios, their seasonality, and the bi-decadal changes of 43 their potential drivers. Partial least square path modeling were used to investigate 44 the relationships between potential abiotic drivers and nutrients. During the study 45 period, the concentration of N and Si nutrients increased whereas the concentration 46 47 of orthophosphate decreased, leading to deep changes in nutrient ratios. Clear relationships between abiotic drivers (local climate, continental inputs and the bay 48 hydrodynamism) and N, P and Si nutrients were highlighted. However, the bi-49 decadal change in nutrient concentrations and ratios was mainly ascribed to the 50 51 seagrass meadow decline through direct (less nutrient consumption) and indirect 52 (increase in phytoplankton biomass) processes. Changes in temperature and wind direction may also influenced the nutrients concentrations through processes of 53 remineralisation and flushing time, respectively. This study illustrates (1) the top-54 55 down control of seagrass on the nutrients concentrations and stoichiometry, and (2) the competition between primary producers (seagrass vs phytoplankton) for their 56 nutrients resource. 57

58

59 1. Introduction

Primary production in coastal ecosystems is mainly controlled by the input and the 60 recycling of nutrients — mainly nitrogen (N), phosphorus (P) and silicon (Si) — and 61 their availability (Bouwman et al., 2013; Nixon et al., 1986). Hence, nutrients 62 63 availability can indirectly affect all trophic levels through bottom-up effects, and therefore influence ecosystem structure and functioning (Borum and Sand-Jensen, 64 1996; Bouwman et al., 2013; Nielsen and Richarson, 1996). Nutrients mostly enter 65 coastal ecosystems through river discharge (Seitzinger et al., 2002). While N and P 66 are mostly by-products of human activities (such as agrarian activities that induce 67 the use and release of fertilizers), or urban and industry settlement along the 68 waterways (that release waste-waters; (Galloway et al., 2004, Metson et al., 2017)), Si 69 mostly comes from natural weathering (Tréguer et al. 1995). 70

71 Anthropogenic activities disturb the three N, P and Si coastal biogeochemical cycles (Lerman et al., 2004) principally due to modifications on the watershed. Intensive 72 agriculture (including fertilizer use and irrigation) and land artificialisation 73 (including urban expansion and power dam creation) are responsible for changes in 74 N. P and Si concentrations in the rivers (Ragueneau et al., 2006; Rosier and Ritchie, 75 2013) and consequently in the coastal ecosystems. During the past century, the 76 77 export of nutrients from the continent to the coastal ecosystems has almost 78 doubled (Beusen et al., 2016) due to the human activities (Paerl 2009). During the 79 second half of the twentieth century, the world population increased by 2.5 folds (United Nation, Department of Economic and Social Affairs, Population Division, 80 2019) and the food and fertilizers productions increased respectively by 3 and more 81 than 4 folds (Roser and Ritchie, 2013). Anthropogenic activities also affect the 82 atmospheric nutrient input to marine ecosystems: the di-nitrogen fixation along 83 84 with the dissolved N-deposition from the atmosphere have greatly increased, mainly due to fossil fuel combustion (Bouwman et al., 2013; Seitzinger et al., 2002; 85 Xenopoulos et al., 2017). Such alteration of the biogeochemical cycles (nutrient 86 concentrations and ratios) can increase eutrophication episode rates and 87 88 magnitudes (Ménesguen and Piriou, 1995; Sinha et al., 2017) that affect the whole ecosystem, from phytoplankton assemblages, sediment and benthic communities,
to top trophic levels (Cloern, 2001).

Following the growing concern and knowledge on eutrophication, human societies 91 have implemented management policies to regulate the nutrients export to the 92 coastal ecosystems in the recent decades (i.e. the 1972 US Clean Water Act (33 U.S.C.), 93 94 the 1991 EU Nitrates Directive (Directive 91/676/EC)). Recent studies in various 95 developed countries pointed out decreasing N and P concentrations in the coastal 96 ecosystems during recent decades, leading to various and numerous impacts. In the 97 Chesapeake bay, the nitrate + nitrite inputs increased by 90% between 1945 and 1980 98 and then decreased by 5.3% between 1981 and 2012 due to nutrient-management strategies launched in the 1980s (Harding et al., 2016). Due to these N loads 99 reduction, more areas in Chesapeake bay were N-limited or not subjected to 100 apparent nutrient limitation (Zhang et al., 2021). In Moreton bay (Australia), the 101 102 implementation of a sewage treatment plant helped to reduce the dissolved 103 nitrogen export leading to a decrease of the N:P ratio as well as of the chlorophyll-104 a concentrations (Saeck et al., 2013). The nutrients exported to the San Francisco 105 bay also decreased but it led to an increase of the phytoplankton biomass through cascade effects following the decrease of their predators' population (Cloern et al., 106 107 2007). In the Baltic Sea, the dissolved Si concentration decreased at the end of the twentieth century and it had been attributed to a decrease in the river Si export 108 109 (Conley et al., 2002), following the implementation of dams in the watershed (Papush and Danielsson, 2006). Although clear evidences of recovery from eutrophication 110 111 occurred following large reduction in nutrients concentrations like in Boston Harbor (Taylor et al., 2020), a lack of response could occur when nutrients concentrations 112 113 reductions were weaker (Duarte et al., 2008). This highlighted that even though extra 114 human-induced nutrients loads played a key role in coastal ecosystems 115 eutrophication, it was not the only parameter to take into account to reduce eutrophication because the response of ecosystems are non-linear and complex 116 (Cloern et al., 2010), and because ecosystems could change from a state equilibrium 117 to another (Scheffer & Carpenter, 2003, Scheffer et al., 2009) towards the re-118 119 oligotrophication process.

Coastal ecosystems and their intrinsic functioning are not only under the direct 120 anthropogenic influence but also under climatic influence. The climatic influence is 121 expressed through a large set of drivers such as precipitations, temperature and 122 123 wind circulation (Bouwman et al., 2013). For instance, the atmospheric deposition, enhanced by the precipitations, can induce phytoplankton blooms in some 124 ecosystems (Durrieu de Madron et al., 2011). Solar radiation and the associated 125 temperature increase enhance water stratification, which reduces the amount of 126 127 vertical input from deeper waters (Doney 2006). Also, wind circulation — and tides 128 - can modify hydro- and sediment dynamics (Christiansen et al., 2006) and thus 129 favour benthic nutrient input to the water column in shallow ecosystems.

Within this context of long-term changes in nutrients inputs under anthropogenic and natural drivers, we investigated (i) the bi-decadal (1999 – 2018) inter-annual and seasonal changes in nutrients concentration and ratios, (ii) their spatial variability, and (iii) their drivers at local and large scales in a semi-enclosed and poorlyanthropized ecosystem that also experienced primary producers long-term changes: the Arcachon bay, France.

136

137 2. Material and methods

138 **2.1 Study site**

139 The Arcachon bay is a 180 km² semi-enclosed lagoon located on the South-western 140 coast of France (Figure IV.1). It faces a semi-diurnal meso- to macro-tidal regime (0.8 to 4.6 m) and has an average depth of 4.6 m and a maximum depth of 20 m in the 141 142 main channels. The channels run through large intertidal mudflats that account for 143 two third of the total surface area of the bay. Freshwater mainly comes from the 144 Leyre River (75%) with an average flow of 1.3 x 106 m3 per day, from two manregulated canals (Porge canal and Landes canal) and from several small streams. 145 146 Freshwater inputs are low compared to ocean water tidal exchange (ca. 400 x 106 m3 in average). In this bay, three main water masses were defined (Bouchet 1968, 147 148 Robert et al., 1987): (i) the external neritic waters (ENW), directly influenced by the oceanic waters (the highest salinity and the lowest annual salinity and temperature
amplitudes), (ii) the intermediate neritic waters (ItNW) and (iii) the inner neritic
waters (InNW), particularly influenced by the continental inputs (the lowest salinity
and the highest annual salinity and temperature amplitudes).

The watershed of the Arcachon bay has an area of 3500 km². It is mainly covered by forests (ca 80%) and agricultural lands (ca 10%). The urban areas (5%) are mainly located along the bay coastline. The urban effluents are derived since the 1970s and released after treatment in the Atlantic waters outside of the bay (Figure IV.1). This ecosystem can therefore be considered as poorly anthropized.

158 The intertidal flats of the bay are colonized by dwarfgrass (Z. noltei), while eelgrass 159 (Z. marina) occupies the shallow subtidal sector around the channel edges. The area colonized by these two species drastically declined during the past decades (Plus et 160 161 al., 2010). Between 1989 and 2007, the total area of Z. noltei meadows has decreased 162 by 33% (from 68.5 km2 to 45.7 km2) while the area of Z. marina meadows has decreased by 74% (from 3.7 km2 to 1.0 km2). Between the 1980s and 1990s, 163 macroalgae proliferations were reported in the bay, Enteromorpha clathrata since 164 165 1985 and Monostroma obscurum since 1989 (Auby et al., 1994; Ménesguen et al., 1997), but these blooms are no longer observed at present. The bay is also an 166 167 important mariculture site, especially for the oyster Crassostrea gigas farming and 168 production of spats (Buestel et al., 2009), and is the main site for the production of 169 Manilla clam Ruditapes phillipinarum in France (Caill-Milly et al., 2008).

170

171 **2.2 Data**

The present study is based on data sets stored in different databases (Table IV.1). These data sets gather nutrients concentrations in the Arcachon bay (core parameters of the study) as well as parameters indicators of environmental drivers used as explanatory variables. These latter parameters were selected as proxies of processes potentially linking drivers and nutrients. For instance, salinity can be considered as a proxy of freshwater inputs, riverine nutrients concentrations can be



Figure IV.1 : The Arcachon bay with the location of the sampling sites and water masses. Cp: Comprian; T: Tès; G: Girouasse; E: Eyrac; J: Jacquets; Cb: Courbey and B7: Bouée 7 are the seven coastal sampling sites in the bay, C: site recording the nutrients concentrations in the Leyre river (Lamothe); Q: site recording the Leyre river discharge (Salles , 2 sites on the Leyre river), M: meteorological site (Cap Ferret).

The plain blue lines are the freshwater inputs and the black dotted line represents the main urban effluents tubes. The background colours represent the land use: red for urban lands; light green for agricultural lands; dark green for forestrial lands; gray for land outside the Arcachon bay watershed, light blue for intertidal waterand dark blue for subtidal waters (Corine Land Cover, 2018). The shades delimit the external (western side), intermediate (in the middle) and internal (eastern side) neritic waters (adapted from Bouchet (1968)).

- 178 considered as a proxy of nutrient river load, meteorological parameters relate to
- 179 the climatic influence.
- 180 All the data were analysed from March 1999 to December 2018. Data providers are
- 181 reported in Table IV.1.
- 182
- 183

184 **2.2.1 Arcachon bay data**

185 In the bay, two monitoring programs are running: ARCHYD, a local survey that 186 samples seven sites weekly, alternately at high and low tide, some from 1989 and 187 others from 2007; and SOMLIT, a national network that samples, in this bay, three stations bi-monthly at high tide some from 1997 and others from 2005. For the 188 present study six ARCHYD sites (Bouée 7 in the ENW, Courbey and Tès in the ItNW, 189 190 and Comprian, Girouasse and Jacquets in the InNW) and one SOMLIT site (Eyrac in 191 the ItNW) were selected based on their sampling duration and monitored parameters. Bouée 7, Comprian and Jacquets are also sites monitored within the 192 193 REPHY, which is another national network. These programs participated to inter-194 laboratory exercises, both at the local and national scales (Belin et al., 2021; Breton 195 et al., in prep).

In the following, low tide and high tide (LT and HT respectively) samplings are
differentiated for each site (e.g. Tès LT versus Tès HT). Sites refer to geographic
position and stations refer to the combination of a site and a tidal moment.

199 The nutrients used in this study are: nitrate + nitrite (NO_x), ammonium (NH₄⁺), 200 dissolved orthophosphates (PO₄³⁻) and silicic acid (Si(OH)₄). NO_x and NH_{4⁺} were summed before calculating the Si:N and N:P ratios. Water temperature, salinity, 201 suspended particulate matter (SPM) and chlorophyll-a were selected as proxies of 202 potential drivers. In the following, they are referred to as 'biophysical parameters'. 203 204 For more information regarding these programs, see Cocquempot et al., (2019), 205 Goberville et al., (2010) and Liénart et al., (2017, 2018) for SOMLIT, and Ifremer (2017) 206 for ARCHYD.

207

208 2.2.2 Continental data

Three continental variables were collected: two nutrients (NO_x and NH₄⁺) and the river discharge (Q). The nutrients were monitored at Lamothe and the discharge at Salles (Figure IV.1), upstream the dynamic influence of the tide. These data sets were provided by EauFrance and the Adour-Garonne water agency.

213 **2.2.3 Climate data**

214 2.2.3.1 Local-scale climate

Seven meteorological variables were used: four atmospheric circulation variables (the atmospheric pressure at sea-level, the wind intensity and its meridional and zonal components), along with the air temperature, the short wave irradiation and the monthly accumulated mean precipitation. The meteorological variables were obtained from the MeteoFrance forecast weather station located at Cap Ferret. The short wave irradiation was a reconstructed variable provided by MERRA-2 (see Gelaro et al., 2017).

222 Extra attention is called on the directional components on the wind. As these 223 variables are made from the scalar product between the wind intensity and its 224 direction, they can potentially take values between minus and plus infinity. Winds coming from the North (wind direction strictly over 270° and strictly under 90° based 225 on a wind rose) and wind coming from the South are depicted by negative and 226 positive meridional wind speeds respectively. Winds coming from the East (wind 227 228 direction strictly over 0° and strictly under 180°) and winds coming from the West are depicted by negative and by positive zonal wind speeds respectively. Winds 229 coming from the exact North/South or East/West have null meridional or zonal 230 speeds respectively. Therefore, increasing negative meridional or zonal speeds 231 232 depict increasing winds from the North or the East, respectively. Meridional or zonal 233 speeds close to 0 mean null wind intensity along their respective axis.

234 2.2.3.2 Large-scale climate

Five hydro-climatic indices were used: the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO), the Northern Hemisphere Temperature anomalies (NHT), the East Atlantic Pattern (EAP), the Northern Atlantic Oscillation (NAO) and the Arctic Oscillation (AO). The AMO (Enfield et al., 2001) represents the changes in the north Atlantic sea surface temperature after removing the human impact whereas the NHT anomalies is an index based on the 1901-2000 north Atlantic temperature average. The NAO (Hurrell 1995; Hurrell & Deser 2009) and the EAP (Barnston & Livezey 1987) are the two most

predominant mode of low-frequency variability over the north Atlantic. While the 242 NAO tracks the movements of the Azores high, the EAP values consist of a north-243 south dipole of pressure anomalies centred on the north Atlantic, from east to west. 244 Finally, the AO is based on atmospheric pressures and is related to the Arctic climate 245 and its southern incursions. The data was provided by the US National Oceanic and 246 Atmospheric Administration (NOAA) National Center for Atmospheric Research 247 (NCAR), Climate Prediction Center (CPC) and National Centers for Environmental 248 Information (NCEI). 249

250

251 2.3 Statistical analyses

In order to standardise all the time series, the data was aggregated to the month by applying a median if more than one observation were available for each month. In this study, all the time series have 238 values (238 months from March 1999 to December 2018) based on the available data and the maximum lag in the raw data.

Nutrients, SPM and chlorophyll-a concentrations as well as river discharge datawere log-transformed prior to any other statistical treatment.

258

259 2.3.1 Time series decomposition

260 Each time series, except the hydro-climatic indices, was decomposed using dynamic 261 linear models (DLMs; West and Harrison, 1997). The DLM approach had already been 262 used succesfully with environmental data series (Hernández-Fariñas et al. 2014, 263 Ratmaya et al. 2019). They can be viewed as a dynamic version of linear models: their 264 parameters are allowed to vary with time. The model that has been used here decompose each time series into an inter-annual component and a seasonal 265 component. This model is based on a second-order polynomial that, when 266 267 appropriate, can produce a quadratic inter-annual component. The time varying 268 seasonal component is based on a trigonometric function with two harmonics that

Table IV.1: Variables, providers and associated website for the Arcachon bay, the main river, meteorological data and large scale hydro-climatic indices from
 March 1999 to December 2018.

| Туре | Variables | Provider | Website |
|--|---|--------------------------|---|
| Coastal ecosystem | NOx, NH4+, PO43-, Si(OH)4, wT S, SPM, CHLA | SOMLIT | www.somlit.fr |
| | | , ARCHYD | https://wwz.ifremer.fr/surval https://doi.org/10.17882/47248 |
| Leyre river | NOx, NH4+, SPM | Eau france | http://www.naiades.eaufrance.fr/ |
| | Q | | http://www.hydro.eaufrance.fr/ |
| Meteorological data | aT, Iwind, Vwind, Uwind, MP, P | Meteo-France | https://donneespubliques.meteofrance.fr/?fond=contenu&id_contenu=37 |
| | W | MERRA-2 | http://www.soda-pro.com/fr/web-services/meteo-data/merra |
| Large-scale hydro-climatic indices | АМО | NOAA, NCAR, CPC, NCEI | https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/ |
| | AO | | https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index /monthly.ao.index.b50.current.ascii |
| | EAP | | , https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/ea.shtml |
| | NAO | | https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic- oscillation-nao-index-station-based |
| | NHT | | https://www.ncdc.noaa.gov/monitoring- references/faq/anomalies.php#anomalies |

allows the expression of bi-modal patterns (e.g. spring and autumn blooms). As 272 outliers may have strong influence on models, a procedure has been set up to 273 identify and treat them. Data were considered as outliers when their standardized 274 residuals were outside the interval defined by the whiskers of a box-and-whiskers 275 plot applied to a standardized gaussian distribution: in other words, outliers were 276 the 0.35% higher values and the 0.35% lower values. Different models were run 277 278 following an iterative process where identified outliers were given a proper 279 observational variance so that they had less weight. This step was repeated until no 280 more outliers were detected. DLMs were applied with the dlm package (Petris, 2010) 281 using the R software (R Development Core Team, 2021).

Residuals of the models are used to assess their validity. The normality of the 282 residuals was checked using a Q-Q plot and tested with the Kolmogorov-Smirnoff 283 284 test (Kolmogorov, 1933); the residuals independence was checked with plots of estimated auto-correlation function and tested with the Stoffer-Toloi modified test 285 286 (Stoffer and Toloi 1992); and finally, the homoscedasticity was tested with the 287 Goldfeld-Quandt test (Goldfeld and Quandt, 1965). The models used in the study 288 were those answering to the most of these conditions and with the smaller Akaike Information Criterion (AIC). 289

290

291 2.3.2 Bi-decadal trends

292 A modified Mann-Kendall test (Yue and Wang, 2004) was applied on the DLMs interannual components to assess the significance of the bi-decadal changes (i.e. 293 presence of a positive or negative monotonic linear long-term trend). When a 294 295 significant trend was detected, the Sen's line (Helsel and Hirsh, 2002) was used to 296 calculate the amplitude of change that occurred between 1999 and 2018. The 297 modified Mann-Kendall was chosen upon the regular Mann-Kendall test in order to 298 remove the serial correlation effect on the test on hydrobiological time series that 299 have autocorrelation.

300

301 **2.3.3 Nutrient ratios**

302 Nutrient ratios (Si:N, N:P, Si:P) were calculated from the nutrients monthly medians. 303 The value for each month was then compared to the extended Redfield ratio 304 N16:P1:Si16 (Harrison et al., 1977) in order to calculate the most potentially limiting nutrient. Six combinations were thus possible (from the most to the lesser probably 305 limiting nutrient: P:N:Si, P:Si:N, N:P:Si, N:Si:P, Si:N:P, Si:P:N). One should keep in mind 306 307 that deviation from the Redfield ratios gives an information on the potential 308 limitation of phytoplankton growth by nutrients but is not a measure of 'real' 309 limitation. The latter also depends on the nutrient concentrations and phytoplankton intrinsic physiology (i.e. Km constants). Thus, none, one or even all 310 the nutrients could (co-)limit phytoplankton growth depending on the difference 311 312 between their concentrations and the Km constants.

313

314 **2.3.4 Potential abiotic drivers**

315 The potential abiotic drivers influence was assessed using Partial Least Square Path Modeling (PLS-PM). PLS-PM models were applied using the plspm package (Sanchez, 316 2013) in the R software (R Development Core Team, 2021). PLS-PM enable to study 317 the links between blocks of variables. The blocks are defined a priori, and the links 318 319 are estimated by ordinary least squares in multiple linear regressions (Sanchez, 320 2013). PLS-PM are made of two sets of linear equations. The first set define the inner model (measurement model) that determines the links between the latent variables 321 (LV; unobservable variables). The second set define the outer model (structural 322 323 model) that identifies the links between one LV and its manifest variables (MV; 324 observable variables). The PLS-PM framework consists of building successive 325 models that are assessed, before reaching to the final model. The temporal auto-326 correlation was taken into account using the Chatfield (1996) modified Box-Jenkins 327 auto-correlation function (Box & Jenkins 1976) coupled with the Chelton formula (Chelton, 1984) to adjust the degrees of freedom in the correlation between the MVs. 328 An auto-correlation correction (AR1) was applied to the linear models of the outer 329 model. Path coefficients are used to estimate the relative influence of a block onto 330
another. Path coefficients are close to multiple linear regression coefficientsmeaning that they depict standard deviations changes around the mean.

A few requirements are needed before reaching the final PLS-PM model. First, the 333 unidimensionality of the loadings is required, (i.e. all the correlations between MVs 334 need to be of the same sign). Therefore when a loading is negative, the opposite of 335 336 the data is taken. Secondly, it is recommended to keep only MVs with loadings higher than 0.7 (Sanchez, 2013). An iterative process was applied here so that after 337 338 the removal of the weakest MV, a new model was made using the remaining MVs, 339 until all the loadings were over 0.7. This was preferred rather than removing all the 340 loadings that did not meet this requirement, in order to stay as close as possible to the iterative properties of the PLS-PM algorithm. 341

342 In this study, six blocks of variables were used: the Large scale Climate (AMO, AO, 343 EAP, NAO, NHT), the Local Climate (Iwind, Uwind, Vwind, P, MP, W, aT), the River (Q, 344 NOx, NH4+), the Ecosystem characteristics (S, SPM, wT) and the Nutrients separated 345 into two blocks (NOx, NH4+, Si(OH)4 in the first and PO43- in the second). A total of 14 links were considered. The Large-scale climate could influence the five other 346 347 blocks, the Local climate all the other blocks but the large scale climate, the River 348 nutrients could influence the Ecosystem characteristics and the two Nutrients blocks and finaly the Ecosystem characteristics could influence the two Nutrients 349 blocks. Only the significant relationships were considered. As the goal of these 350 351 models was to point out the drivers influencing the nutrients, if the loading of a 352 nutrient was lower than 0.7 a new block was created with the concerned nutrient 353 instead of removing it.

The goodness of fit of the models ranged between 0.49 and 0.74.

355 **3. Results**

356 **3.1. Nutrient bi-decadal changes in the bay waters**

357 **3.1.1 Overview of the spatial and temporal nutrients changes**

In the Arcachon bay, the main freshwater inputs come from the Leyre river at the 358 359 southeastern end of the bay. Hence, a salinity gradient exists between the Leyre 360 mouth (mean over the studied period: 29.0 ± 4.4 at Comprian) and the channel to the ocean (mean over the studied period: 34.4 ± 0.8 at Bouée 7), at the southwestern 361 362 side of the bay. Gradients of nutrients are associated to this salinity gradient. Winter 363 concentration of NO_x averaged 42 μ M at Comprian LT and 4.8 μ M at Bouée 7 HT, with 364 maximum values up to 136 and 13.4 μ M respectively. Winter concentration of Si(OH)₄ averaged 49 µM at Comprian LT and 4.3 µM at Bouée 7 HT, with maximum values up 365 to 105 and 13.0 µM respectively. The seasonality of these nutrients is large with 366 367 summer values often lowering to 0.1 μ M. The seasonal variations are larger in the InNW than in the ENW by a factor of ca 10. Overall, PO₄³⁻ ranges between 0.02 and 368 369 0.96 µM, with higher values usually encountered in winter and autumn in the InNW, and $NH_{4^{+}}$ between ca 0.05 and 17.0 μ M, with higher values usually encountered in 370 winter and autumn in the InNW. In the whole data set considered in the present 371 372 study, mean values of NO_x, NH₄⁺, PO₄³⁻ and Si(OH)₄ are 7.8, 2.3, 0.11 and 13.7 μ M 373 respectively.

374

375 3.1.2 Bi-decadal inter-annual variability

In the following, and for convenience, the results are reported for only two contrasted stations: Comprian LT in the InNW (the most influenced by the Leyre river) and Courbey HT in the ItNW (the inner station the most influenced by oceanic inputs). The other figures are available in Supplementary Material. Table IV.2 presents the changes in nutrients concentration at all the stations when a trend was detected using a modified Mann-Kendall test (p-value < 0.05; Yue and Wang, 2004).</p>

Nutrients concentrations in the Arcachon bay evolved similarly regardless of the 382 different water masses (Figure IV.2; Supplementary Material A). The NO_x inter-annual 383 components significantly increased (according to the modified Mann-Kendall test 384 385 (Yue and Wang, 2004)) at all the stations. The NO_x concentrations were multiplied by 386 3 to 4 folds in the InNW — the strongest absolute change was recorded at Comprian LT — and by 1,5 fold in the ENW (Table IV.2). The NH₄⁺ inter-annual components 387 significantly increased at 6 out of 13 stations (Table IV.2), either in the ItNW or in the 388 389 InNW and at high or low tide. The strongest changes occurred in the InNW, where 390 the nutrients were the most concentrated. The strongest NH4⁺ concentration change 391 occurred in the InNW at Jacquets (Supplementary Material A) that is under the direct influence of the Porge canal — the second most important tributary to the bay. The 392 393 PO4³⁻ inter-annual components significantly decreased at all the stations but Jacquets LT (no trend). The strongest PO₄³⁻ concentrations decrease occurred in the 394 ENW and the weakest in the InNW. The Si(OH)4 inter-annual components showed 395 similar patterns to NO_x, with a significant increase at all stations of the ItNW and 396 397 InNW (with the exception of Tès HT) however not in the ENW. The Si(OH)₄ 398 concentrations were multiplied by 3 to 4 folds in the InNW (strongest absolute 399 change in Comprian LT), and by 1.5 in the ItNW.

400

401 3.1.3 Bi-decadal seasonality

In addition to the overall concentration increase (NO_x, of NH₄⁺, Si(OH)₄) or decrease
(PO₄³⁻) across the bay, seasonal patterns were modified during the 20 studied years
(Figure 3, Supplementary Material B).

The seasonal component amplitude of NO_x decreased at almost all the stations and was related to both an increase of the minimal (*ca.* summer) values and a decrease of the maximal (*ca.* winter) values. In the InNW and the ItNW, the occurrence of the seasonal maximum did not change over the time period whereas the occurrence of the seasonal minimum occurred later in summer. It remained stable in the ENW. The seasonal component amplitude of NH₄⁺ decreased at most of the stations in relation to the decrease of the maximal values in autumn and winter and to the increase of



Figure IV.2: Bi-decadal inter-annual component of nitrate + nitrite (a,b), ammonium (c,d), orthophosphate (e,f) and silicic acid (g,h) at two contrasted stations: Comprian low tide (a, c, e, g) and Courbey high tide (b, d, f, h), respectively representative of the inner and intermediate neritic waters in the Arcachon bay. In each panel, the plain black line is the DLM bi-decadal inter-annual component, the gray shadow is its confidence interval at 90%, the dots are the observations for each month coloured in function of the season. The bi-decadal change was estimated with a modified Mann-Kendall test (Yue and Wang, 2004). When the test was significant, the Sen's line was drawn in dashed black.

413 Table IV.2: Bi-decadal (1999 – 2018) trend changes of all the nutrients at all sites based on the modified Mann-Kendall test (Yue and Wang, 2004). Values are

414 the relative (%) and absolute (Δ in μM) change when it was significant (p-value < 0.05). The stations are displayed following a decreasing continental influence, 415 from low tide to high tide.

416

| | | Inner Neritic Waters | | | | | | | Interme | External Neritic Waters | | | | |
|---------------------------------------|---|----------------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|-------------|-----------|-------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | Comprian LT | Comprian HT | Girouasse LT | Girouasse HT | Jacquets LT | Jacquets HT | Eyrac HT | Tès LT | Tès HT | Courbey LT | Courbey HT | Bouée 7 LT | Bouée 7 HT |
| NOx (µM) | % | +182 | +337 | +312 | +350 | +279 | +240 | +412 | +354 | +186 | +142 | +194 | +53 | +16 |
| | Δ | +13.7 | +4.9 | +4.3 | +4.2 | +2.6 | +2.5 | +4.7 | +8.1 | +2.3 | +1.6 | +2.2 | +0.5 | +0.1 |
| NH₄+ (μM) | % | | +88 | | ns | +265 | +120 | +2 +0.02 | ns | +32 | +85 | ns | ns | ns |
| | Δ | ns | +1.4 | ns | | +2.5 | +1 | | | +0.4 | +0.9 | | | |
| ΡΟ ₄ ³⁻ (μΜ) | % | -16 | -38 | -21 | -36 | ns | -34 | -59 | -27 | -57 | -36 | -41 | -51 | -54 |
| | Δ | -0.03 | -0.05 | -0.02 | -0.05 | | -0.03 | -0.10 | -0.04 | -0.07 | -0.04 | -0.05 | -0.05 | -0.05 |
| Si(OH)₄ (µM) | % | +94 | +65 | +49 | +49 | +100 +11.7 | +64 | +70 | +63 | ns | +55 | +32 | ns | ns |
| | Δ | +21.6 | +6.1 | +6.2 | +5.0 | | +4.7 | +4.1 | +9.40 | | +4.3 | +2.4 | | |

417

the minimal values in summer. The occurrence of the seasonal maximum was 418 advanced by a couple of months at most of the stations from winter to autumn, 419 420 regardless the tide and the water mass (e.g. Figure 3c). The occurrence of the 421 seasonal minimum remained stable at most of the stations, but it was advanced from July to June at Comprian LT (e.g. Figure 3c). The strongest changes occurred in 422 the ItNW and ENW. The seasonal component amplitude of PO₄³⁻ increased at most of 423 424 the stations except in the InNW where it remained stable (e.g. Figure IV.3e, f). This increase coincided with an increase of the maximal values in winter and a decrease 425 426 of the minimal values in summer. The occurrence of the seasonal maximum and minimum were delayed from autumn to winter and from spring to summer, 427 428 respectively. The seasonal component amplitude of Si(OH)₄ either remained quite 429 stable or increased. The increasing amplitude coincided more with an increase of the maximal values in winter than to a decrease of the minimal value. The 430 occurrence of the seasonal maximum remained stable in winter or was delayed from 431 December to January at some stations and the occurrence of the seasonal minimum 432 433 was often delayed from spring to autumn (see Supplementary Material B).



Figure IV.2: Bi-decadal seasonality of nitrate + nitrite (a,b), ammonium (c,d), orthophosphate (e,f) and silicic acid (g,h) at two contrasted stations: Comprian low tide (a, c, e, g) and Courbey high tide (b, d, f, h), respectively representative of the inner and intermediate neritic waters in the Arcachon bay. The dots are the DLM estimations for each month coloured in function of the season. When seasonal values equal to 1 (horizontal black line), the fitted values were equal to the inter-annual component.

The dots at the top of each graph represent the month of maximum (top) and of minimum (bottom) of seasonality for each complete year.

434 **3.1.4 Nutrient ratios**

435 In the Arcachon bay the period of phytoplankton production runs from late February to late October (Glé et al., 2008). Despite large differences in phytoplankton 436 437 production among the three water masses (Glé et al., 2008), the nutrients ratios evolved similarly over the two decades (Figure IV.4; Supplementary Material C). At 438 the beginning of the period (ca. 1999-2003), phytoplankton growth was potentially 439 limited by P in early spring but by N from late spring to autumn (Figure IV.4b). 440 441 However, over the two decades, the potential N limitation period was shortened 442 from 6-7 month in the early 2000s to 3-4 month in the late 2010s, and even disappeared at Comprian LT (Figure IV.4a). 443



Figure IV.3: Bi-decadal changes in the potential nutrient-limitation based on the extended Redfield ratio N16:P1:Si16 (Harrison et al., 1977) at two contrasted stations: Comprian low tide (a) and Courbey high tide (b), respectively representative of the inner and intermediate neritic waters in the Arcachon bay. The order of the elements within the ratios indicate the strength of the potential limitation (for instance P:N:Si indicates that N is potentially less limiting than P but more than Si). Note that all the possible combinations were investigated (see section 2.3.3) but that only three were detected.

444

445 **3.2 Bi-decadal changes of possible drivers**

446 **3.2.1. Biophysical parameters of the bay waters**

Changes in biophysical parameters were observed concomitantly to changes in
nutrients concentrations and ratios (Table IV.3, Figure IV.5 and IV.6, Supplementary
Material A and B).

450 The water temperature inter-annual components in the Arcachon bay significantly increased at 7 over 13 stations. The increase was more pronounced in the inner and 451 452 southernmost part of the bay (e.g. at Comprian and Eyrac HT with an increase of more than 0.4 °C over the two decades; Figure IV.5a, Table IV.3). The salinity inter-453 454 annual components significantly increased at 3 sites at high tide and showed a high inter-annual variability at all the stations. The SPM inter-annual components 455 456 significantly increased at low tide at the all the InNW sites and at Tès. The 457 chlorophyll-a inter-annual components significantly increased at most of the 458 stations, especially at low tide in the InNW and ItNW (Table IV.3).

The seasonal component amplitude of water temperature remained stable such as 459 460 the occurrence of the seasonal maximum (July or August) and minimum (January or February). The seasonal component amplitude of salinity remained stable even 461 though there was a high variability in the inter-annual maximal and minimal values. 462 The occurrence of the seasonal maximum remained stable in summer and autumn 463 464 yet for some years the maximum was in winter or spring. The occurrence of the 465 seasonal minimum remained stable in winter and spring. No clear pattern emerged from the seasonal component amplitude of SPM: it increased (e.g. Courbey HT, 466 Bouée 7 LT), remained stable (e.g. Girouasse LT, Bouée 7 HT) or decreased (e.g. 467 Comprian LT). The seasonal maximum occurred in winter and remained stable at 468 469 most stations but Comprian LT where it was delayed from winter to summer and Comprian HT where it remained stable in spring. The chlorophyll-a seasonal 470 component amplitude remained stable at a majority of stations. The occurrence of 471 the seasonal maximum remained stable in spring or in summer but at Comprian LT 472 where it was delayed from summer to spring. The occurrence of the seasonal 473 minimum remained stable in autumn or winter. 474

Table IV.3: Table representing the bi-decadal (1999 – 2018) trend changes of the additional parameters at all stations. Values are the relative (%) and absolute (Δ in μM) change when it was significant (p-value < 0.05). The stations are displayed following a decreasing continental influence, from low tide to high tide.

| | | Inner Neriti | c Waters | | | | | Intermedia | ate Neritic W | External Neritic Waters | | | | |
|------------------|--------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|--------------|---------------|-------------------------|---------------|---------------|--------------|--------------|
| | | Comprian LT | Comprian HT | Girouasse LT | Girouasse HT | Jacquets LT | Jacquets HT | Eyrac HT | Tès LT | Tès HT | Courbey LT | Courbey HT | Bouée 7 LT | Bouée 7 HT |
| wT (°C) | % Δ | +3 +0.52 | +3 +0.44 | ns | +2 +0.29 | ns | ns | +4 +0.56 | ns | +2 +0.30 | ns | ns | +3 +0.37 | +1 +0.10 |
| Sali (psu) | % Δ | ns | ns | ns | +3 +0.98 | ns | ns | ns | ns | +3 +1.04 | ns | +4 +1.17 | ns | ns |
| SPM (mg.L-1) | % Δ | +72 +7.17 | ns | +164 +9.90 | ns | +107 +5.90 | ns | ns | +62 +5.13 | ns | ns | ns | ns | ns |
| CHLA (µg.L-1) | % Δ | +93 +2.22 | ns | +42 +0.79 | ns | +28 +0.62 | ns | +37 +0.53 | +41 +0.81 | +22 +0.36 | ns | +10 +0.13 | +13 +0.29 | +14 +0.22 |



Figure IV.4: Bi-decadal inter-annual component of water temperature (a,b), salinity (c,d), suspended particulate matter (e,f) and chlorophyll-a (g,h) at two contrasted stations (Comprian low tide (a, c, e, g) and Courbey high tide (b, d, f, h)) respectively representative of the inner and intermediate neritic waters in the Arcachon bay. In each panel, the plain black line is the DLM bi-decadal inter-annual component, the gray shadow is its confidence interval at 95%, the dots are the observations for each month coloured in function of the season. The bi-decadal changes were estimated with a modified Mann-Kendall test (Yue and Wang, 2004). When the test was significant, the Sen's line was drawn in dashed black.



Figure IV.5: Bi-decadal seasonal components of water temperature (a,b), salinity (c,d), suspended particulate matter (e,f) and chlorophyll-a (g,h) at two contrasted stations (Comprian low tide (a, c, e, g) and Courbey high tide (b, d, f, h)) respectively representative of the inner and intermediate neritic waters in the Arcachon bay. The dots are the DLM estimations for each month coloured in function of the season. When seasonal values equal to 0 (water temperature and salinity) or to 1 (suspended particulate matter and chlorophyll-a; horizontal black line), the fitted values were equal to the inter-annual component.

The dots at the top of each graph represent the month of maximum (top) and of minimum (bottom) of seasonality for each complete year.

479 3.2.2. River parameters

480 The Leyre discharge inter-annual component showed a strong inter-annual 481 variability but no significant increase nor decrease over the two decades (Figure 482 IV.7a). The NO_x inter-annual component also showed a strong inter-annual 483 variability although less important than the discharge rates (Figure IV.7c) No 484 significant increase nor decrease were detected. The NH4⁺ inter-annual component showed no significant increase nor decrease although two distinct periods occurred 485 486 with an increase from 1999 to ca. 2007 and a decrease from 2008 to 2018 (Figure IV.7e). The SPM inter-annual component showed a significant decrease in the Leyre 487 488 River (Figure IV.7g).

489 The seasonal component amplitude of the river discharge, the maximal and minimal 490 values as well as their occurrence (seasonal maximum in winter/spring and 491 minimum in autumn) remained stable over the study period although they were characterised by a high year-to-year variability (Figure IV.7b). The seasonal 492 493 component amplitude of NO_x was higher in the middle of the period resulting in a slight decrease of the maximal and minimal values at the end of the period. The 494 period of occurrence of the seasonal maximum remained stable in late autumn / 495 496 early winter, and the occurrence of the seasonal minimum was delayed from 497 summer to autumn (Figure IV.7d). The seasonal component amplitude of NH4⁺ 498 increased and was characterised by both an increase of the maximal and a decrease 499 of the minimal values. Except for the two first years, the occurrence of the seasonal 500 maximum remained stable in winter and the minimum was stable in autumn (Figure 501 IV.7f). The seasonal component amplitude of SPM increased with both an increase of the maximal and a decrease of the minimal values but the occurrence of the 502 seasonal maximum and minimum remained stable in spring and autumn, 503 504 respectively (Figure IV.7h).



Figure IV.6: Bi-decadal inter-annual (a, c, e, g) and seasonality (b, d, f, h) components of river discharge (a,b), nitrate + nitrite (c,d), ammonium (e,f) and suspended particulate matter (g,h) in the Leyre river. In the right-hand side panels the plain black line is the DLM bi-decadal inter-annual component, the gray shadow its confidence interval at 90%, the dots are the observations for each month coloured in function of the season. In the left-hand side panels the dots are the DLM estimations for each month coloured in function of the season. When seasonal values equal to 1 (horizontal black line), the fitted values were equal to the inter-annual component.

The bi-decadal changes were estimated with a modified Mann-Kendall (Yue and Wang, 2004). When the test was significant, the Sen's line was drawn in dashed black. At the top of each panel.

505 **3.2.3. Local climate**

506 The air temperature, irradiance, atmospheric pressure, and zonal component of the 507 wind did not show any trend whereas the wind intensity, meridional component of 508 the wind and monthly accumulated precipitation significantly decreased (Figure 509 IV.8a, c, e, g, i, k, m). The air temperature and irradiance seasonal component amplitude, seasonal maximal and minimal values as well as their period of 510 occurrence (seasonal maximum in summer and minimum in winter and seasonal 511 512 maximum in spring and minimum in autumn, respectively) remained stable over the studied period (Figure IV.8b, d). The seasonal component amplitude of the 513 atmospheric pressure decreased over the studied period and was characterised by 514 a decrease of the maximal values. The period of occurrence of the minima changed 515 516 from summer to spring in 2005 whereas the occurrence of the maximum always occurred in winter (Figure IV.8f). The seasonal component amplitude of the 517 accumulated rain increased over the studied period. It was characterised by both 518 an increase of the maximal and minimal values and the seasonal maximum and 519 520 minimum occurred in autumn and summer respectively (Figure IV.8h). The seasonal 521 component amplitude of the wind intensity increased and was characterised by 522 both an increase in maximal and minimal values. The period of occurrence of the 523 seasonal maximum and minimum remained stable in winter and summer 524 respectively (Figure IV.8j). The seasonal component amplitude of the zonal 525 component of the wind decreased and was characterised by the decrease of the maximal values and the increase of the minimal values. The period of occurrence of 526 the seasonal maximum changed from summer to spring and the seasonal minimum 527 remained in autumn (Figure IV.81). The seasonal component amplitude of the 528 meridional component of the wind remained stable, as well as the value and period 529 530 of occurrence of the seasonal maximum (autumn) and minimum (summer) (Figure IV.8n). 531



Figure IV.7: Bi-decadal inter-annual components (a, c, e, g, i, k, m) and seasonality (b, d, f, h, j, l, n) of air temperature (a,b), irradiance (c,d), sea level pressure (e,f), monthly accumulated rain (g,h), wind intensity (i,j), zonal wind (k,l) and meridional wind (m,n) at Cap Ferret. In the right-hand side panels the plain black line is the DLM bi-decadal inter-annual component, the gray shadow its confidence interval at 90%, the dots are the observations for each month coloured in function of the season. In the left-hand side panels the dots are the DLM estimations for each month coloured in function of the season. When seasonal values equal to 0 (horizontal black line), the fitted values were equal to the inter-annual component.

The bi-decadal changes were estimated with a modified Mann-Kendall (Yue and Wang, 2004). When the test was significant, the Sen's line was drawn in dashed black. At the top of each panel.

532 3.3. Relationships between the nutrients and the abiotic





Figure IV.8: Relative influence of the potential drivers on the nutrients at Comprian LT (a) and Courbey HT (b). In each circle (latent variable; groups) are given and are followed by each manifest variable (parameter) and its loading (= correlation) to the latent variable. Green and red arrows represent positive and negative link respectively, with the associated path coefficient, the width of the arrow represents the strength of the relationship. Goodness of fit are 0.56 (a) and 0.62 (b).

534

Among the considered drivers, all groups but the Large scale climate had a 535 significant direct and/or indirect influence on the bi-decadal inter-annual 536 components of one or more nutrients (Figure IV.9). The Local climate always 537 influenced a block of nutrients and was mostly expressed by wind and 538 precipitations. At most stations, the NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ group was more 539 influenced by the River nutrients and the PO₄³⁻ by the Ecosystem characteristics. The 540 541 river influence on the N- and SI-nutrients was inversely proportional to the distance 542 to the river (stronger in the InNW and at low tide than in the ENW and at high tide; 543 Figure IV.9a, b). At most of the sites, the Ecosystem characteristics influence on the PO₄³⁻ was expressed by the SPM at low tide and by salinity at high tide (Figure IV.9a, 544 b). 545

546 4. Discussion

In the Arcachon bay, NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ concentrations increased in the beginning 547 of the twenty-first century whereas PO₄³⁻ concentrations decreased. These results 548 were inconsistent with results reported about other economically-developed 549 550 countries. For example, NO_x and organic phosphorus decreased in the lagoon of 551 Venice (Sfriso et al. 2019). In the bay of Seine, NO_x concentrations remained stable since 2007 and NH4⁺ concentration decreased since the 1990s (Romero et al., 2016). 552 553 Other French ecosystems also exhibited overall decreases of N- and Si-nutrients 554 over the last two decades (Lheureux et al., 2021). During the past decades, nutrients concentrations usually decreased following the implementation of dams and the 555 application of management policies (Ragueneau et al., 2006). 556

557 Two categories of processes were investigated in order to explain the changes in 558 nutrients concentrations in the Arcachon Bay: (1) external nutrients inputs from 559 adjacent ecosystems and (2) internal processes occurring within the Arcachon bay.

560 **4.1 Changes in external drivers and consequences to nutrients**

561 a) Leyre river inputs

As in most temperate coastal ecosystems, N- and Si-nutrients in the Arcachon bay mainly come from the rivers (Rimmelin et al., 1998). In this ecosystem, they mainly come from the Leyre River (Canton et al., 2012), as illustrated by the combined nutrients and salinity gradient from the internal to the external neritic waters (section 3.1.1; Table IV.2). Thus, any increase or decrease of river nutrients concentrations and/or discharge would lead to any subsequent change in nutrients concentrations in the bay as suggested by the results of the PLS-PM (Figure IV.9).

There was no significant change in the river concentrations nor discharge (Figure IV.7) during the two past decades. Thus, the bi-decadal increase in NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ concentrations in the bay cannot be explained by changes in river input. The observed relationship between river inputs and the nutrients in the Arcachon bay (section 3.1.1; Figure IV.9) came from their similar inter-annual variability. In contrast to N- and Si-nutrients, PO₄³⁻ did not mainly come from the Leyre River but from the sediment through remineralisation and tidal pumping (Canton et al., 2012; Deborde
et al., 2008; Delgard et al., 2013; Glé et al. 2008; Plus et al., 2015). Thus, the Leyre River
hypothesis does not stand for PO₄³⁻ either.

578 In addition, there was no significant correlation between changes in nutrients 579 concentrations and changes in salinity, which can be considered as a proxy of 580 freshwater inputs. Therefore, the freshwater inputs were not suspected to having 581 influenced the bi-decadal nutrients changes in the bay.

582

583 b) External drivers to flushing time

An increase of the flushing time might lead to a decrease in nutrients export to the ocean and thus an increase in nutrients retention and concentrations within the bay. Flushing time is driven by the combination of freshwater inputs, residual currents, geomorphology, and indirectly by wind conditions.

The wind and the river discharge were quantified as being of similar importance on 588 the Arcachon bay flushing time (Plus et al., 2009). In the Arcachon bay, because of 589 590 its geomorphology (the connection to the ocean is toward a narrow channel 591 oriented along a North-South axis), the meridional component of the wind is of 592 interest. A decrease (or a shift) in the South to North wind component would thus 593 participate in an increase of the flushing time (Plus et al., 2009) and consequently to a decrease of the nutrients retention and concentrations within the bay (Figure 594 595 IV.8). In addition, there was a negative relationship between the meridional wind and the N- and Si-nutrients and, when any, positive with PO_{4³⁻} (Figure IV.9). 596

597 Thus, the wind was suspected to have an influence on the PO₄³⁻ changes in the 598 Arcachon bay although it cannot explain the increase in NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ 599 concentrations over the past two decades.

600

601 c) Direct urban inputs

Compared to open bays, semi-enclosed bays are highly influenced by anthropogenic
activities due to their geomorphological characteristics (Peng et al., 2012). However,
the Arcachon bay might not struggle with such influence. Indeed, 151 thousand

inhabitants were living in the municipalities surrounding the Arcachon bay in 2019
(INSEE, Populations légales en vigueur à compter du 1er janvier 2019) despite a 1.5fold increase during the study period. Both the population distribution and its
increase were well balanced between the Northern and Southern sides of the
Arcachon bay.

Since the 1970's, the waste-water effluents are collected all around the bay, treated and poured into the ocean at around 15 km at the South of the bay (Figure IV.1). As the long shore wave direction is oriented southward (Idier et al., 2013), these effluents were thus not likely to enter the bay. Therefore, urban effluents are not expected to have contributed to the observed changes in nutrient concentrations within the bay due to the coupled management actions were taken prior to the data collection and the regional water circulation.

617

618 4.2 Changes in internal processes and consequences to 619 nutrients

620 a) Direct influence of the seagrass decline

As mentioned above, seagrass beds extent drastically declined in Arcachon bay between 1988 and 2007, with a sharp drop between 2005 and 2007, resulting in a decline of C sequestration capacity as seagrass biomass from 25,000 to 16,500 ton C.y-1 (Plus et al., 2010; Ribaudo et al., 2016). Since that time, the seagrass beds have declined further and winter biomasses are lower than in the past (Cognat, 2019)

Since these two species contain and take up N, P and Si, the seagrass meadows in
the Arcachon bay acts as a sink for nutrients (Wasserman et al., 1992; de Wit et al.,
2005; Plus et al., 2015 and references therein). Following the decline of the seagrass
beds extent, the *Z.noltei* nutrients consumption and N, P and Si stock capacity
decreased.

The decrease in N and P uptake by the seagrass meadow was quantified at ca. 30%
between 2005 and 2009 (Plus et al., 2015). Si uptake decrease was not quantified but
probably followed the same pattern. The *Z. noltei* loss was particularly strong in the

InNW (Plus et al. 2010), where the NH4+ seasonality changed the most (Figure IV.3c).
The period of occurrence of the NH4⁺ maxima values was advanced from January to
October and the minima from early summer to late spring (e.g. Figure IV.3c),
suggesting a modification of the biogeochemical processes in the Arcachon bay.

Clearly, a direct consequence of the decrease in *Z.noltei* biomass is its decrease in
nutrient uptake. This can explain the increase in NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄
concentrations but not the decrease in PO₄³⁻ concentration in the bay.

641

642 b) Indirect influence of the seagrass decline

The seagrass meadow plays a role in the sediment stability. Its action on the sediment results in a more active particle trapping and storage (Ward et al., 1984), in a weakened hydrodynamic pressure (Fonseca and Fisher, 1986) and finally in a reduction of particle resuspension and an improvement of the water transparency. A reduction of the sediment stability could enhance the sediment resuspension (Madsen et al., 2001) that consequently enhances the inputs of benthic nutrients stored in the sediment pore water into the water column (Wainright, 1990).

650 In the Arcachon bay, the decrease of the surface covered by Z. noltei altered the 651 sediment stability of tidal flats (Ganthy et al., 2011) and overall, the sediment dynamics (Cognat, 2019). There was an increase in SPM during the study period 652 (Table IV.3, Figure IV.5e) which coincided in space with the decline of the seagrass 653 654 meadow in the InNW (Figure IV.5e) where a lot a seagrass patches disappeared (Plus 655 et al., 2010). Thus, the decrease of the surface covered by Z. noltei had likely increased the advection of benthic nutrients to the water column. In addition, the 656 nutrients flux from the sediment to the water column is higher in bare sediments 657 658 than in vegetated sediments in the Arcachon bay (Delgard et al., 2013). Consequently, the decrease of the seagrass meadow induced an increase of the 659 nutrients concentrations in the water column through the enhancement of the 660 661 nutrient flux from the sediment to the water column. Again, this can explain the increase in NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ concentrations but not the decrease in PO₄³⁻ 662 concentration in the bay. 663

In oxic conditions like in the Arcachon bay, PO₄³⁻ ion has the property of adsorbing 664 onto the particles (Froelich et al., 1988). Consequently, an increase in SPM 665 concentration could enhance the PO₄³⁻ adsorption and consequently decrease the 666 PO₄³⁻ concentration in the dissolved phase, as seen at Comprian LT, Girouasse LT 667 and Tès LT (Table IV.2 and IV.3; Figures IV.2e, IV.5e, IV.9a and Supplementary Material 668 A). However, the capacity of resuspended sediment particles to adsorb water 669 column PO_{4³⁻} partly depends on the (under)saturation of the adsorption sites of the 670 671 particles. In the absence of information regarding the saturation state of these sites, the influence of resuspended sediment on the PO₄³⁻ concentration in the Arcachon 672 673 bay cannot be assessed.

674

675 c) Complementary physical influence

676 Water temperature increased significantly at many stations (Table IV.3). An increase 677 in temperature could increase the remineralisation processes and the benthic flux of nutrients to water column in muddy sediments (Nowicki & Nixon 1985), thus 678 679 favouring an increase in remineralised-nutrients (NH₄⁺, PO₄³⁻, Si(OH)₄) concentrations 680 in the water column. Also, an in-situ experiment revealed that an increase in 681 ambient temperature could increase the PO₄³⁻ adsorption to the sediment (Zhang and Huang, 2011). Thus, the increase in water temperature may have contributed to 682 683 the increase of the concentrations in NH_4^+ , PO_4^{3-} , Si(OH)₄ and may have concurrently decreased PO₄³⁻ concentration in the Arcachon bay. 684

685

686 d) Biotic compartment: influence of phytoplankton

It was assumed that the seagrass decline has led to an increase in nutrients 687 688 concentrations in the Arcachon bay. Phytoplankton, as all primary producer, has a 689 tight relationship with nutrients since nutrients are mandatory for their growth. 690 Chlorophyll-a concentration increased during the study period (Table IV.3; Figure IV.5g, h; Supplementary Material A) suggesting an increase in phytoplankton 691 biomass, increase probably due to the concomitant increase in nutrients 692 concentrations. However, the response of N-nutrients and Si(OH)₄ (increase) to the 693 694 seagrass decrease and to the phytoplankton increase was opposed to the PO4³⁻ response (decrease). This may be explained by the higher N:P:Si ratios for Z. noltei
than for phytoplankton: Z. noltei N:P ratio and Si:P ratio range between 15 and 35
mol mol-1 (Brun et al., 2002; Plus et al., 2006) and between 25 and 80 mol mol-1
(Wasserman et al., 1992), respectively, whereas the reference value of phytoplankton
N:P:Si ratios is 16:1:16 mol mol-1 (Harrison et al., 1977). This indicates that, for a given
need in N and Si, the need in P is higher for the phytoplankton (which is essentially
diatom-dominated, Glé et al. 2008) than for Z. noltei.

- 702 At the beginning of the study period in the Arcachon bay, the phytoplankton was 703 potentially more often limited by N (N:P:Si ratio < 16:1:16) during most of the 704 production period (Figure IV.4, Supplementary material C). Thus, the increase in N 705 (and Si) availability due to the seagrass decline has led to the increase in phytoplankton biomass. Because the need in P (for a given need in N and Si) is 706 707 higher for the phytoplankton than for Z. noltei, the increase in phytoplankton 708 biomass have favoured the decrease in PO₄³⁻ concentration. Consequently, along the 709 study period, the potential nutrient-limitation has switched from N to P during the 710 phytoplankton production period (Figure IV.4, Supplementary material C). 711 Depending on the site, the potential P-limitation occurred during most or during all the phytoplankton production period. 712
- To summarize, the increase in NO_x and Si(OH)₄ concentrations may have supported
 the phytoplankton biomass that have concurrently favoured the PO₄³⁻ decrease in
 the bay.
- 716

717 e) Biotic compartment: influence of fauna

In coastal ecosystems, benthic primary consumers have two main direct and indirect 718 719 influence on nutrients. First, filter feeders consume phytoplankton as a main trophic resource (Kaspar et al., 1985); thus, they extract organic matter from the water 720 column preventing its export to the ocean, they transform it into benthic biomass 721 722 and then transfer it to the sediment as faeces and pseudo-faeces (Lindström 723 Swanberg, 1991). Therefore, filter feeders contribute to maintain nutrients within the 724 coastal ecosystems by enhancing the intra-ecosystem organic material recycling 725 into nutrients (Kaspar et al., 1985; Dame and Dunkers 1988), especially in well-mixed

shallow systems Del Amo et al. 1997). Second, benthic species can stimulate benthic
algal productivity and bioturbation processes, thus enhancing the benthic nutrient
release (Lindström Swanberg, 1991). Concerning the pelagic realm, zooplankton also
participates to the nutrient remineralisation through organic matter feeding and
excretion.

731 In the Arcachon bay, the estimated stock of benthos was around 100 kt. This 732 included around 17 kt of the cultivated oyster Crassostrea gigas and 65 kt of wild 733 oysters, in 2009 and 2011 respectively (Scourzic et al., 2012); around 2kt of the Manila 734 clam Ruditapes philippinarum (Sanchez et al., 2018); around 0.4 kt of the cockle 735 Cerastoderma edule (calculated from Blanchet (2004) and Ricciardi and Bourget (1998)); around 0.32 kt of the crepidula Crepidula fornicata in 2011 (de Montaudouin 736 et al., 2018) and around 15 kt of other species (calculated from Blanchet (2004) and 737 Ricciardi and Bourget (1998)). C. edule and C. fornicata biomasses increased during 738 the study period but they were not considered having an influence on the nutrients 739 740 regarding their very low biomasses. R. philippinarum biomass remained similar 741 between 2003 and 2018. Although the stock of cultivated oysters decreased between the end of the twentieth century and 2009 (Scourzic et al., 2012), there is 742 unfortunately no information regarding the wild oysters stock changes (H. Blanchet 743 744 and X. de Montaudouin, pers. com.).

Thus, it would be speculative to consider a major influence of these species on the 745 746 nutrients but one can consider that the oysters being the major compartment, their 747 biomass changes might drive the bivalve species influence on the nutrients. If the wild oysters biomass had increased, it might have induced an increase in the 748 trapping of phytoplankton and its direct remineralisation into nutrients, directly or 749 750 through the bacterial remineralisation of faeces and pseudo-faeces; and thus it might have contributed to the increase in N- and Si- nutrient concentrations in the 751 752 Arcachon bay avoiding its flush out of the system through tidal turnover. If the wild 753 oysters biomass had decreased, the inverse processes were expected.

754

755 **4.3 Synthesis of the nutrient changes and perspectives**

756 Upon these hypotheses, it appeared that nutrients changes in the Arcachon bay 757 principally resulted from internal processes, and that most of them were linked. The 758 seagrass meadow decline was at the centre of our explanation as it was involved in 759 most of the processes (Figure IV.10).

First, less nutrients were consumed by seagrasses, leaving more available nutrients in the water column. These newly available nutrients supported an increase of the phytoplankton biomass that participated in the change in nutrient ratios: the higher phytoplankton need in P than the Z. noltei (for a given need in N and Si) shifted the main potential limitation of phytoplankton production from N to P. This phytoplankton biomass increase triggered the P depletion when NO_x, NH₄⁺ and Si(OH)₄ increased.

Second, the decrease of surface covered by the seagrass meadows increased bare
 sediment surface, leading to a rise of both sediments and nutrients fluxes from the
 bed to the water column. However, the impacts of resulting higher SPM
 concentrations on PO₄³⁻ concentrations (through sorption processes) could not be
 assessed yet.

Finally, despite the increase in water temperature that probably might have had a
synergistic effect on the enhancement of remineralisation, the observed wind
direction changes, through their influence on the flushing time, could have
contributed to the decrease in PO₄³⁻ concentrations.

776 Many studies described the (pluri-)decadal bottom-up control of nutrient 777 concentration on primary producers and even on higher trophic levels (Carpenter 778 and Kitchell, 1993; Derolez et al., 2019, 2020; Sand-Jensen et al., 2017). The present 779 study illustrates on the one hand the top-down control of primary producers on the 780 nutrients concentrations and stoichiometry, and on the other hand the competition 781 between primary producers through their resource in nutrient. Specifically, the 782 study highlights the major role of the seagrass meadow on the bi-decadal changes 783 in nutrients concentrations and ratios, and indirectly on phytoplankton biomass, in the Arcachon bay. The potential nutrient limitation of the phytoplankton growth 784

changed during the studied period due to more available nutrients but different
relative uptake needs between phytoplankton and Zostera. Other studies found that
changes in phytoplankton specific and functional diversity were related to changes
in sediment resuspension — as microphytobenthos is related to sediment dynamics
(Lucas et al., 2000) — or to climatic and climate-driven physical factors (David et al.
,2012; Hernández-Fariñas et al. ,2014).

791 Thus, the seagrass meadow might not have had a direct and/or indirect influence 792 only on the phytoplankton biomass but also on its community structure. It would 793 therefore be interesting to study the long-term changes in nutrient ratios, which 794 seem to be important in the ecosystems functioning changes, in relation to phytoplankton community changes. It would also be interesting to put into 795 perspective the patent influence of local processes in the Arcachon bay functioning 796 by including it in a multi-ecosystemic study. Indeed, some studies revealed the 797 798 influence of large-scale climate onto physico-biogeochemical parameters 799 (including nutrients; Goberville et al. (2010), Lheureux et al. (2021)) and onto phytoplankton communities (David et al. (2012), Hernández-Fariñas et al. (2014)). 800 One question would be: at multi-ecosystem scale, do changes in nutrient 801 concentrations and ratios in coastal ecosystems mainly respond to changes in local 802 803 or in large-scale drivers?



Figure IV.9: Global scheme summarizing the changes between 1999 and 2018 in the Arcachon bay. NO_x: Nitrate + Nitrite; NH₄⁺: Ammonium; PO₄³⁻: Orthophosphate; Si(OH)₄: Silicic acid; Q: River flow; SPM: Suspended Particulate Matter. "+" stands for an increase (concentration, consumption, biomass or flux), "-" stands for a decrease (concentration, consumption, biomass or flux) and "=" stands for no change (concentration, biomass, consumption or flux; either knows or not known so considered not changing).

Aknowledgements

This article is a contribution of the SOMLIT network (CNRS/INSU), a network of the Research Infrastructure ILICO, and of the ARCHYD and REPHY networks (Ifremer). SOMLIT and ARCHYD samplings were performed using the research vessel Planula IV of the French Oceanographic Fleet (FOF) and Caprelle of Ifremer, respectively. We thank the crew members of these vessels. This work was funded by MESRI (PhD thesis of A.L.) and the research project EVOLECO-v¢ (LEFE-CYBER). Data sets

regarding the drivers were provided by NOAA, NCEP/NCAR, MeteoFrance, EauFrance and the different French Water Agencies. We also thank all members of these different institutions, from the field workers and analysts to the coordinators, who made the use of the data possible.

CRediT author statement

Study design: AL, VD, YdA, NS. Data collection, either on the field or in the lab, and/or to the data analysis: AL, VD, YdA, DS, IA, HB, MAC, LC, SF, LM, AN, MP, FDA, FG, LG, CM, HOJ, LR, MR, MPT, FT, GT, NS. Writing: AL, VD, YdA, NS. Writing-reviewing and editing: VD, YdA, DS, IA, HB, FG, NS.

References

- Auby, I., Manaud, F., Maurer, D., Trut, G., 1994. Étude de la prolifération des algues vertes dans le bassin d'Arcachon. Ifremer, Cemagref, SSA, SABARC 292.
- Barnston, A.G., Livezey, R.E., 1987. Classification, Seasonality and Persistence of Low-Frequency Atmospheric Circulation Patterns. Mon. Weather Rev. https://doi.org/10.1175/1520-0493(1987)115<1083:CSAPOL>2.0.CO;2
- Belin, C., Soudant, D., Amzil, Z. 2021. Three decades of data on phytoplankton and phycotoxins on the French coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX. Harmful Algea 102, 101733. https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101733
- Beusen, A.H.W., Bouwman, A.F., Beek, L.P.H. Van, Mogollón, J.M., Middelburg, J.J., 2016. Global riverine N and P transport to ocean increased during the 20th century despite increased retention along the aquatic continuum 2441–2451. https://doi.org/10.5194/bg-13-2441-2016
- Blanchet, H., 2004. Structure et Fonctionnement des Peuplements Benthiques du Bassin d'Arcachon. Université de Bordeaux.
- Borum, J., Sand-Jensen, K., 1996. Is Total Primary Production in Shallow Coastal Marine Waters Stimulated by Nitrogen Loading? Oikos 76, 406. https://doi.org/10.2307/3546213
- Bouchet, J.M., 1968. Étude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Thèse d'état, Université de Bordeaux , France.
- Bouwman, A.F., Bierkens, M.F.P., Griffioen, J., Hefting, M.M., Middelburg, J.J., Middelkoop, H., Slomp, C.P., 2013. Nutrient dynamics, transfer and retention

along the aquatic continuum from land to ocean: Towards integration of ecological and biogeochemical models. Biogeosciences 10, 1–23. https://doi.org/10.5194/bg-10-1-2013

- Box GEP, Jenkins GW (1976) Time series analysis: forecasting and control, Holden-Day. San Francisco, CA.
- Buestel, D., Ropert, M., Prou, J., Goulletquer, P., 2009. History, status, and future of oyster culture in France. J. Shellfish Res. 28, 813–820. https://doi.org/10.2983/035.028.0410
- Caill-Milly, N., Bobinet , J., Lissardy, M., Morandeau, G, Sanchez, F. 2008. Campagne d'évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon Année 2008.
- Canton, M., Anschutz, P., Coynel, A., Polsenaere, P., Auby, I., Poirier, D., 2012. Nutrient export to an Eastern Atlantic coastal zone: First modeling and nitrogen mass balance. Biogeochemistry 107, 361–377. https://doi.org/10.1007/s10533-010-9558-7
- Carpenter S.R. and Kitchell J.F., 1993. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chatfield, C (1996) The analysis of time series: an introduction, Chapman&Hall. London.
- Chelton, DB (1984) Commentary: short-term climatic variability in the northeast Pacific Ocean. In: The influence of ocean conditions on the production of salmonids in the North Pacific. Pearcy W (ed) Corvalis, OR, Oregon State University Press, p 87–99
- Christiansen, C., Vølund, G., Lund-Hansen, L.C., Bartholdy, J., 2006. Wind influence on tidal flat sediment dynamics: Field investigations in the Ho Bugt, Danish Wadden Sea. Mar. Geol. 235, 75–86. https://doi.org/10.1016/j.margeo.2006.10.006
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastaleutrophication problem. Mar Ecol Prog Ser Natl. Res. Counc. 210, 223–253.
- Cloern, J.E., Jassby, A.D., Thompson, J.K., Hieb, K.A., 2007. A cold phase of the East Pacific triggers new phytoplankton blooms in San Francisco Bay. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 104, 18561–18565.
- 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., Winder, M., Jassby, A.D., 2010. Biological communities in San Francisco Bay tracl large-scale climate forcing over the North Pacific. Geophys. Res. Lett. 37, L21602. http://dx.doi.org/10.1029/2010GL044774
- Cocquempot, L., Delacourt, C., Paillet, J., Riou, P., Aucan, J., Castelle, B., Charria, G., Claudet, J., Conan, P., Coppola, L., Hocdé, R., Planes, S., Raimbault, P., Savoye, N., Testut, L., Vuillemin, R., 2019. Coastal ocean and nearshore observation: À French case study. Front. Mar. Sci. 6, 1–17. https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00324
- Cognat, M., 2019. Rôles des facteurs environnementaux et des interactions biomorphologiques sur l'évolution spatio-temporelle des herbiers de zostères dans une lagune mésotidale. Université de Bordeaux.

- Conley, D.J., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. Global Biogeochem. Cycles 16, 68-1-68–8. https://doi.org/10.1029/2002gb001894
- Dame, R.F., Dankers, N., 1988. Uptake and release of materials by a Wadden sea mussel bed. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 118, 207–216. https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90073-1
- David, V., Ryckaert, M., Karpytchev, M., Bacher, C., Arnaudeau, V., Vidal, N., Maurer, D., Niquil, N., 2012. Estuarine, Coastal and Shelf Science Spatial and long-term changes in the functional and structural phytoplankton communities along the French Atlantic coast. Estuar. Coast. Shelf Sci. 1–15. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.02.017
- De Montaudouin, X., Blanchet, H., Hippert, B., 2018. Relationship between the invasive slipper limpet Crepidula fornicata and benthic megafauna structure and diversity, in Arcachon Bay. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 98, 2017–2028. https://doi.org/10.1017/S0025315417001655
- De Wit, R., Leibreich, J., Vernier, F., Delmas, F., Beuffe, H., Maison, P., Chossat, J.C., Laplace-Treyture, C., Laplana, R., Clavé, V., Torre, M., Auby, I., Trut, G., Maurer, D., Capdeville, P., 2005. Relationship between land-use in the agro-forestry system of les Landes, nitrogen loading to and risk of macro-algal blooming in the Bassin d'Arcachon coastal lagoon (SW France). Estuar. Coast. Shelf Sci. 62, 453–465. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.09.007
- Deborde, J., Abril, G., Mouret, A., Jézéquel, D., Thouzeau, G., Clavier, J., Bachelet, G., Anschutz, P., 2008. Effects of seasonal dynamics in a Zostera noltei meadow on phosphorus and iron cycles in a tidal mudflat (Arcachon Bay, France). Mar. Ecol. Prog. Ser. 355, 59–71. https://doi.org/10.3354/meps07254
- Delgard, M.L., Deflandre, B., Deborde, J., Richard, M., Charbonnier, C., Anschutz, P., 2013. Changes in Nutrient Biogeochemistry in Response to the Regression of Zostera noltei Meadows in the Arcachon Bay (France). Aquat. Geochemistry 19, 241–259. https://doi.org/10.1007/s10498-013-9192-9
- Derolez, V., Bec, B., Munaron, D., Fiandrino, A., Pete, R., Simier, M., Souchu, P., Laugier, T., Aliaume, C., Malet, N., 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. Ocean Coast Manage 171, 1–10. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012
- Derolez, V., Malet, N., Fiandrino, A., Lagarde, F., Richard, M., Ouisse, V., Bec, B., Aliaume, C., 2020. Fifty years of ecological changes: Regime shifts and drivers in a coastal Mediterranean lagoon during oligotrophication. Sci Total Environ732, 139292. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139292
- Doney, S.C., 2006. Oceanography: Plankton in a warmer world. Nature 444, 695–696. https://doi.org/10.1038/444695a
- Duarte, C.M., Conley, D.J., Cartensen, J., Sánchez-Camacho, M., 2008. Return to Neverland: Shifting Baselines Affect Eutrophication Restoration Targets. Estuaries Coasts 32, 29–36. http://doi.org/10.1007/s12237-008-9111-2
- Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi,

P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., Bonsang, B., Bouloubassi, I., Brunet, C., Cadiou, J.F., Carlotti, F., Chami, M., Charmasson, S., Charrière, B., Dachs, J., Doxaran, D., Dutay, J.C., Elbaz-Poulichet, F., Eléaume, M., Eyrolles, F., Fernandez, C., Fowler, S., Francour, P., Gaertner, J.C., Galzin, R., Gasparini, S., Ghiglione, J.F., Gonzalez, J.L., Goyet, C., Guidi, L., Guizien, K., Heimbürger, L.E., Jacquet, S.H.M., Jeffrey, W.H., Joux, F., Le Hir, P., Leblanc, K., Lefèvre, D., Lejeusne, C., Lemé, R., Loÿe-Pilot, M.D., Mallet, M., Méjanelle, L., Mélin, F., Mellon, C., Mérigot, B., Merle, P.L., Migon, C., Miller, W.L., Mortier, L., Mostajir, B., Mousseau, L., Moutin, T., Para, J., Pérez, T., Petrenko, A., Poggiale, J.C., Prieur, L., Pujo-Pay, M., Pulido-Villena, Raimbault, P., Rees, A.P., Ridame, C., Rontani, J.F., Ruiz Pino, D., Sicre, M.A., Taillandier, V., Tamburini, C., Tanaka, T., Taupier-Letage, I., Tedetti, M., Testor, P., Thébault, H., Thouvenin, B., Touratier, F., Tronczynski, J., Ulses, C., Van Wambeke, F., Vantrepotte, V., Vaz, S., Verney, R., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in Mediterranean. the Prog. Oceanogr. 97-166. 91. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003

- Enfield, D.B., Mestas-Nuñez, A.M., Trimble, P.J., 2001. The Atlantic multidecadal oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental U.S. Geophys. Res. Lett. 28, 2077–2080. https://doi.org/10.1029/2000GL012745
- Fonseca, M.S., Fisher, J.S., 1986. A comparison of canopy friction and sediment movement between four species o seagrass with reference to their ecology and restoration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 29, 15–22. https://doi.org/10.1016/S0300-9629(76)80020-5
- Froelich, P.N., 1988. Kinetic control of dissolved phosphate in natural rivers and estuaries: A primer on the phosphate buffer mechanism. Limnol. Oceanogr. 33, 649–668. https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0649
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Vörösmarty, C.J., 2004. Nitrogen cycles: Past, present, and future, Biogeochemistry. https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0
- Ganthy, F., Sottolichio, A., Verney, R., 2011. The stability of vegetated tidal flats in a coastal lagoon through quasi in-situ measurements of sediment erodibility. J. Coast. Res. 1500–1504.
- Gelaro, R., McCarty, W., Suárez, M.J., Todling, R., Molod, A., Takacs, L., Randles, C.A., Darmenov, A., Bosilovich, M.G., Reichle, R., Wargan, K., Coy, L., Cullather, R., Draper, C., Akella, S., Buchard, V., Conaty, A., da Silva, A.M., Gu, W., Kim, G.K., Koster, R., Lucchesi, R., Merkova, D., Nielsen, J.E., Partyka, G., Pawson, S., Putman, W., Rienecker, M., Schubert, S.D., Sienkiewicz, M., Zhao, B., 2017. The modern-era retrospective analysis for research and applications, version 2 (MERRA-2). J. Clim. 30, 5419–5454. https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0758.1
- Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P., Chardy, P., 2008. Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). Estuar. Coast. Shelf Sci. 76, 642–656. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.07.043

- 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. https://doi.org/10.3354/meps08564
- Goldfeld, S.M., Quandt, R.E., 1965. Some Tests for Homoscedasticity. J. Am. Stat. Assoc. 60, 539–547. https://doi.org/10.1080/01621459.1965.10480811
- Harding, L.W., Gallegos, C.L., Perry, E.S., Miller, W.D., Adolf, J.E., Mallonee, M.E., Paerl, H.W., 2016. Long-Term Trends of Nutrients and Phytoplankton in Chesapeake Bay. Estuaries and Coasts 39, 664–681. https://doi.org/10.1007/s12237-015-0023-7
- Harrison, P.J., Conway, H.L., Holmes, R.W., Davis, C.O., 1977. Marine Diatoms in Chemostats under Silicate or Ammonium Limitation. III. Cellular Chemical Composition and Morphology of Chaetoceros debilis, Skeletonema costatum, and Thalassiosira gravida*. Mar. Biol. 43, 19–31.
- Helsel, D.R., Hirsch, R.M., 1992. Statistical methods in water resources, in: Techniques of Water-Resources Investigations of the United States Geological Survey Book 4, Hydrologic Analysis and Interpretation. https://doi.org/10.2307/1269385
- Hernández-Fariñas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A., Bacher, C., 2014. Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. Encycl. Environ. Soc. 71, 821–833. https://doi.org/10.4135/9781412953924.n678
- Hurrell, J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic oscillation: Regional temperatures and precipitation. Science, 80 269, 676–679. https://doi.org/10.1126/science.269.5224.676
- Hurrell, J.W., Deser, C., 2009. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. J. Mar. Syst. 78, 28–41. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.026
- Idier, D., Castelle, B., Charles, E., Mallet, C., 2013. Longshore sediment flux hindcast: spatio-temporal variability along the SW Atlantic coast of France. J. Coast. Res. 165, 1785–1790. https://doi.org/10.2112/si65-302.1
- Ifremer, 2017. Bulletin de la Surveillance de la Qualité du Milieu Marin Littoral 2016. Résultats acquis jusqu'en 2016. Ifremer/ODE/LITTORAL/LERAR/17.004. http://envlit.ifremer.fr/content/download/83308/602948/file/Bull_2017_AR.p dfpp. 55.
- Kaspar, H.F., Gillespie, P.A., Boyer, I.C., MacKenzie, A.L., 1985. Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand. Mar. Biol. 85, 127–136. https://doi.org/10.1007/BF00397431
- Kolmogorov, A. (1933) Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione. Giornale dell'Istituto Italiano degli Attuari, 4, 83-91.
- Lerman, A., Mackenzie, F.T., Ver, L.M., 2004. Coupling of the perturbed C-N-P cycles in industrial time. Aquat. Geochemistry 10, 3–32. https://doi.org/10.1023/B:AQUA.0000038955.73048.c1

- Lheureux, A., Savoye, N., Del Amo, Y., Goberville, E., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Rimelin-Maury, P., Seuront, L., Vuillemin, R., Caparros, J., Cariou, T., Cordier, M., Corre, A., Costes, L., Crispi, O., Crouvoisier, M., Crouvoisier, M., Derriennic, H., Devesa, J., Durozier, M., Ferreira, S., Garcia, N., Grossteffan, E., Gueux, A., Lafont, M., Lagadec, V., Lecuyer, E., Leroux, C., Macé, E., Maria, E., Mornet, L., Nowaczyk, A., Parra, M., Petit, F., David, V., 2021. Bi-decadal variability in physico-biogeochemical characteristics of temperate coastal ecosystems: from large-scale to local drivers. Mar. Ecol. Prog. Ser. 660, 19–35. https://doi.org/10.3354/meps13577
- Liénart, C., Savoye, N., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., David, V., Feunteun, E., Grangeré, K., Kerhervé, P., Lebreton, B., Lefebvre, S., L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Richard, P., Riera, P., Sauriau, P.G., Schaal, G., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bréret, M., Caparros, J., Cariou, T., Charlier, K., Claquin, P., Cornille, V., Corre, A.M., Costes, L., Crispi, O., Crouvoisier, M., Czamanski, M., Del Amo, Y., Derriennic, H., Dindinaud, F., Durozier, M., Hanquiez, V., Nowaczyk, A., Devesa, J., Ferreira, S., Fornier, M., Garcia, F., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaudeau, J., Guillou, G., Joly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lamoureux, J., Lecuyer, E., Lehodey, J.P., Lemeille, D., Leroux, C., Macé, E., Maria, E., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Rimelin-Maury, P., Sultan, E., 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: A spatio-temporal study at multi-systems scale. Prog. Oceanogr. 156, 221–239. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.03.001
- Liénart, C., Savoye, N., David, V., Ramond, P., Rodriguez Tress, P., Hanquiez, V., Marieu, V., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bozec, Y., Bréret, M., Breton, E., Caparros, J., Cariou, T., Claquin, P., Conan, P., Corre, A.M., Costes, L., Crouvoisier, M., Del Amo, Y., Derriennic, H., Dindinaud, F., Duran, R., Durozier, M., Devesa, J., Ferreira, S., Feunteun, E., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaudeau, J., Guillou, G., Jolly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lagadec, V., Lamoureux, J., Lauga, B., Lebreton, B., Lecuyer, E., Lehodey, J.P., Leroux, C., L'Helguen, S., Macé, E., Maria, E., Mousseau, L., Nowaczyk, A., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Raimbault, P., Rimmelin-Maury, P., Rouaud, V., Sauriau, P.G., Sultan, E., Susperregui, N., 2018. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: Forcing of spatio-temporal variability at multi-systems scale. Prog. Oceanogr. 162, 271–289. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.02.026
- Lindström Swanberg, I., 1991. The influence of the filter-feeding bivalve Cerastoderma edule L. on microphytobenthos: a laboratory study. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 151, 93–111. https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90018-R
- Lucas, C.H., Widdows, J., Brinsley, M.D., Salkeld, P.N., Herman, P.M.J., 2000. Benthicpelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 1. Pigment analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 196, 59–73. https://doi.org/10.3354/meps196059
- Madsen, J.D., Chambers, P.A., James, W.F., Koch, E.W., Westlake, D.F., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. Hydrobiologia 444, 71–84. https://doi.org/10.1023/A:1017520800568
- Ménesguen, A., Piriou, J.Y., 1995. Nitrogen loadings and macroalgal (Ulva sp.) mass accumulation in brittany (France). Ophelia 42, 227–237.

- Ménesguen, A., Piriou, J.Y., Dion, P., Auby, I., 1997. Les "marées vertes", un exemple d'eutrophisation à macroalgues . In Dauvin, J.-C. (Ed.) (1997). Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord: synthèse, menaces et perspectives. Collection Patrimoines naturels: Série Patrimoine ecologique, 28. Muséum national d'Histoire naturelle: Paris. ISBN 2-86515-102-6. chap.5.6, pp.212-217. (MNHN)
- Metson, G.S., Lin, J., Harrison, J.A., Compton, J.E., 2017. Linking terrestrial phosphorus inputs to riverine export across the United States. Water Res. 124, 177–191. https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.037
- Nielsen, E., Richardson, K., 1996. Can changes in the fisheries yield in the Kattegat (1950-1992) be linked to changes in primary production? ICES J. Mar. Sci. 53, 988– 994. https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0123
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A., Frithsen, J., Sullivan, B., 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. J. Limnol. Soc. South. Africa 12, 43–71. https://doi.org/10.1080/03779688.1986.9639398
- Nowicki, B.L., Nixon, S.W., 1985. Benthic nutrient remineralization in a coastal lagoon ecosystem. Estuaries 8, 182–190. https://doi.org/10.2307/1352199
- Paerl, H.W., 2009. Controlling eutrophication along the freshwater-Marine continuum: Dual nutrient (N and P) reductions are essential. Estuaries and Coasts 32, 593–601. https://doi.org/10.1007/s12237-009-9158-8
- Papush, L., Danielsson, Å., 2006. Silicon in the marine environment: Dissolved silica trends in the Baltic Sea. Estuar. Coast. Shelf Sci. 67, 53–66. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.09.017
- Peng, S., Qin, X., Shi, H., Zhou, R., Dai, M., Ding, D., 2012. Distribution and controlling factors of phytoplankton assemblages in a semi-enclosed bay during spring and summer. Mar. Pollut. Bull. 64, 941–948. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.03.004
- Petris, G., 2010. An R package for dynamic linear models. J. Stat. Softw. 36, 1–16. https://doi.org/10.18637/jss.v036.i12
- 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. A modelling approach. Estuar. Coast. Shelf Sci. 165, 52–60. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.09.003
- Plus, M., Dalloyau, S., Trut, G., Auby, I., de Montaudouin, X., Emery, E., Noël, C., Viala, C., 2010. Long-term evolution (1988-2008) of Zostera spp. meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). Estuar. Coast. Shelf Sci. 87, 357–366. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.016
- 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. https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.12.016
- R Development Core Team: R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, available at: https://www.R- project.org/ (last access: 15 May 2021), 2021.

- Ragueneau, O., Conley, D.J., Leynaert, A., Longphuirt, S.N., Slomp, C.P., 2006. Responses of coastal ecosystems to anthropogenic perturbations of silicon cycling, in: V. Ittekot, D. Unger, C. Humborg, & N.A.A. (Ed.), The Silicon Cycle -Human Perturbations and Impacts on Aquatic Systems. Washington: Island press, pp. 197–213.
- Ribaudo, C., Plus, M., Ganthy, F., Auby, I., 2016. Carbon sequestration loss following Zostera noltei decline in the Arcachon Bay (France). Estuar. Coast. Shelf Sci. 179, 4–11. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.01.024
- Ricciardi, A., Bourget, E., 1998. Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 163, 245–251. https://doi.org/10.3354/meps163245
- Rimmelin, P., Dumon, J.C., Maneux, E., Gonçalves, A., 1998. Study of annual and seasonal dissolved inorganic nitrogen inputs into the Arcachon Lagoon, Atlantic Coast (France). Estuar. Coast. Shelf Sci. 47, 649–659. https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0384
- Robert, R., Guillocheau, N., Collos, Y., 1987. Hydrobiological parameters during an annual cycle in the Arcachon Basin. Mar. Biol. 95, 631–640. https://doi.org/10.1007/BF00393107
- Romero, E., Le Gendre, R., Garnier, J., Billen, G., Fisson, C., Silvestre, M., Riou, P., 2016. Long-term water quality in the lower Seine: Lessons learned over 4 decades of monitoring. Environ. Sci. Policy 58, 141–154. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.01.016
- Roser, M. and Ritchie, H., 2013). Fertilizers. Published online at OurWorldInData.org. Retrieved from: 'https://ourworldindata.org/fertilizers' [Online Resource] Accessed 22nd January 2021
- Saeck, E.A., O'Brien, K.R., Weber, T.R., Burford, M.A., 2013. Changes to chronic nitrogen loading from sewage discharges modify standing stocks of coastal phytoplankton. Mar. Pollut. Bull. 71, 159–167. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.020
- Sanchez, F., Caill-Milly, N., Lissardy, M., 2018. Campagne d'évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon Année 2018. Rapport Ifremer R.ODE/LITTORAL/LER AR 18.015, 61 p.
- Sanchez, G., 2013. PLS Path Modeling with R. R Packag. Notes 235. https://doi.org/citeulike-article-id:13341888
- Sand-Jensen, K., Bruun, H.H., Baastrup-Spohr, L., 2017. Decade-long time delays in nutrient and plant species dynamics during eutrophication and reoligotrophication of Lake Fure 1900–2015. J Ecol 105, 690–700. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12715.
- Scourzic T., Loyen M., Fabre E., Tessier A. Dalias N., Trut G., Maurer D. et Simonnet B., 2011. Evaluation du stock d'huîtres sauvages et en élevage dans le Bassin d'Arcachon. Contrat Agence des Aires Marines Protégées & OCEANIDE, Fr : 70

- Seitzinger, S.P., Kroeze, C., Bouwman, A.F., Caraco, N., Dentener, F., Styles, R. V., 2002. Global patterns of dissolved inorganic and particulate nitrogen inputs to coastal systems: Recent conditions and future projections. Estuaries 25, 640–655. https://doi.org/10.1007/BF02804897
- Scheffer M;, Carpenter S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends Ecol Evol 18:648-656. doi:10.1016/j.tree.2003.09.002
- Scheffer M., Bascompte J., Brock W.A., Brovkin V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., van Nes, E.H., Rietkerk, M., Sugihara, G. 2009. Early-warning signals for critical transitions. Nature 461:53–59. doi:10.1038/nature08227
- Sfriso, A., Buosi, A., Mistri, M., Munari, C., Franzoi, P., Sfriso, A.A., 2019. Long-term changes of the trophic status in transitional ecosystems of the northern Adriatic Sea, key parameters and future expectations:The lagoon of Venice as a study case. Nat. Conserv. 34, 193–215. https://doi.org/10.3897/natureconservation.34.30473
- Sinha, E., Michalak, A.M., Balaji, V., 2017. Eutrophication will increase during the 21st century as a result of precipitation changes. Science (80-.). 357, 1–5. https://doi.org/10.1126/science.aan2409
- Stoffer, D.S., Toloi, C.M.C., 1992. A note on the Ljung-Box-Pierce portmanteau statistic with missing data. Stat. Probab. Lett. 13, 391–396.
- Taylor, D.I., Oviatt, C.A., Giblin, A.E., Tucker, J., Diaz, R.J., Keay, K., 2020. Wastewater input reductions reverse historic hypereutrophication of Boston Harbor, USA. Ambio 49, 187–196. https://doi.org/10.1007/s13280-019-01174-1
- Tréguer, P., Nelson, D.M., Van Bennekom, A.J., Demaster, D.J., Leynaert, A., Quéguiner, B., 1995. The silica balance in the world ocean: A reestimate. Science (80-.). 268, 375–379. https://doi.org/10.1126/science.268.5209.375
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division 2019. World Population Prospects 2019, custom data acquired via website. Accessed 22nd January 2021
- Wainright, S., 1990. Sediment-to-water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62, 271–281. https://doi.org/10.3354/meps062271
- Ward, L.G., Michael Kemp, W., Boynton, W.R., 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. Mar. Geol. 59, 85–103. https://doi.org/10.1016/0025-3227(84)90089-6
- Wasserman, J.-C., Dumon, J.-C., Latouche, C., 1992. Bilan de 18 éléments-trace et de 7 éléments majeurs dans un environnement peuplé de zostères Zostera noltei. Vie milieu 42, 15–20.
- West, M., Harrison, J., 1997. Bayesian Forecasting & Dynamic Models, Springer S. ed. Springer-Verlag New York, Inc., 175 Fifth Avenue, New York, NY 10010, USA, New-York.
- Xenopoulos, M.A., Downing, J.A., Kumar, M.D., Menden-Deuer, S., Voss, M., 2017. Headwaters to oceans: Ecological and biogeochemical contrasts across the
aquatic continuum. Limnol. Oceanogr. 62, S3–S14. https://doi.org/10.1002/lno.10721

- Yue, S., Wang, C.Y., 2004. The Mann-Kendall test modified by effective sample size to detect trend in serially correlated hydrological series. Water Resour. Manag. 18, 201–218. https://doi.org/10.1023/B:WARM.0000043140.61082.60
- Zhang, J.Z., Huang, X.L., 2011. Effect of temperature and salinity on phosphate sorption on marine sediments. Environ. Sci. Technol. 45, 6831–6837. https://doi.org/10.1021/es200867p

Zhang, Q., Fisher, T.R., Trentacoste, E.M., Buchanan, C., Gustafson, A.B., Karrh, R., Murphy, R.R., Keisman, J., Wu, C., Tian, R., Testa, J.M., Tango, P.J., 2021. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay: Development of an empirical

approach for water-quality management. Water Res. 188, 166407. https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.116407

Supplementary Material A - Nutrients and additional parameters interannual long term changes in the Arcachon Bay.



1/ Comprian low tide - Internal Neritic Waters



2/ Comprian high tide - Internal Neritic Waters



3/ Girouasse low tide - Internal Neritic Waters



4/ Girouasse high tide - Internal Neritic Waters



5/ Jacquets low tide - Internal Neritic Waters



6/ Jacquets high tide - Internal Neritic Waters



7/ Tès low tide - Intermediate Neritic Waters



8/ Tès high tide - Intermediate Neritic Waters



9/ Eyrac high tide - Intermediate Neritic Waters



10/ Courbey low tide - Intermediate Neritic Waters



11/ Courbey high tide - Intermediate Neritic Waters



12/ Bouée 7 low tide - External Neritic Waters



13/ Bouée 7 high tide - External Neritic Waters

Supplementary Material B - Nutrients and additional parameters long term seasonality changes in the Arcachon Bay.



1/ Comprian low tide - Internal Neritic Waters



2/ Comprian high tide - Internal Neritic Waters



3/ Girouasse low tide - Internal Neritic Waters



4/ Girouasse high tide - Internal Neritic Waters



5/ Jacquets low tide - Internal Neritic Waters



6/ Jacquets high tide - Internal Neritic Waters



7/ Tès low tide - Intermediate Neritic Waters



8/ Tès high tide - Intermediate Neritic Waters



9/ Eyrac high tide - Intermediate Neritic Waters



10/ Courbey low tide - Intermediate Neritic Waters



11/ Courbey high tide - Intermediate Neritic Waters



12/ Bouée 7 low tide - External Neritic Waters



13/ Bouée 7 high tide - External Neritic Waters

Supplementary Material C - Potential nutrient limitation in the Arcachon Bay based on the modified Redfield ratios (Harrisson et al., 1977).











Chapitre 5

Évolutions bi-décennales des diversités spécifique et fonctionnelle du phytoplancton face au changement global dans les écosystèmes côtiers français

Contenu du chapitre :

- Identification des niches fondamentales, potentielles et réalisées des unités taxonomiques présentes dans les écosystèmes côtiers
- Identification de traits fonctionnels significatifs
- Étude de la dynamique spatio-temporelle des diversités spécifique et fonctionnelle du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers français

Le chapitre précédent dédié à l'évolution des concentrations en nutriments et de leurs rapports dans le Bassin d'Arcachon a permis de comprendre, ou du moins d'apporter des explications sur l'évolution des concentrations en nutriments dans cet écosystème. Le déclin de la surface couverte par l'herbier de zostère semble influencer le fonctionnement de l'écosystème et donc la disponibilité en nutriment. Ainsi, coupler les études intra- et multi-écosystémiques parait être un bon moyen d'apporter des réponses précises quant à l'évolution des écosystèmes.

Le premier objectif de la thèse étant complété, et afin de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes côtiers français et leurs réponses face au changement global, il apparait intéressant d'étudier le principal consommateur des nutriments : le phytoplancton. Le phytoplancton est le principal producteur primaire dans les écosystèmes côtiers et, de par son cycle de vie très court, il répond très rapidement aux perturbations.

Le chapitre suivant vient alimenter les deux chapitres précédents en se focalisant sur l'étude de la variabilité spatio-temporelle des communautés phytoplanctoniques dans les écosystèmes côtiers français et de la mettre en relation avec la variabilité des concentrations en nutriments et de leurs rapports. Au-delà des interactions nutriments - phytoplancton, il serait intéressant de voir si la variabilité des communautés phytoplanctoniques suit la même typologie d'évolution que les concentrations en nutriments et leurs rapports, et si d'autres processus rentrent en jeu.

1. Introduction

Les écosystèmes côtiers ne représentent qu'une dizaine de pourcent de la surface terrestre, mais sont à l'origine de 25% de la production primaire globale et abritent 50% de la biodiversité marine (Crossland et al., 2005 ; de Groot et al., 2012). Ils constituent ainsi des zones clés de la biosphère planétaire, subissant d'une part les variations climatiques et permettant d'autre part la transition entre les milieux océaniques et continentaux. Au cours du 20ème siècle, les apports en nutriments venant du continent ont doublé (Beusen et al., 2016) du fait des activités humaines sur le continent (Paerl et al., 2009). Les écosystèmes côtiers sont donc particulièrement sensibles aux variations climatiques et anthropiques et ces apports excessifs en nutriments peuvent causer des phénomènes de déséquilibre trophique et d'eutrophisation qui sont particulièrement nocifs pour la biodiversité.

Le phytoplancton au sens large est un compartiment biotique indispensable aux écosystèmes aquatiques pouvant représenter un bon indicateur de l'évolution des systèmes côtiers sous l'effet des changements climatique et anthropique. En premier lieu, il en est le principal producteur primaire (Falkowski et al. 2004). En outre, du fait de son cycle de vie très court (de quelques heures à quelques jours), le phytoplancton répond très vite aux fluctuations de son environnement (Reynolds, 2006), tout en constituant le premier maillon de la chaine alimentaire. Des modifications dans la composition taxonomique des assemblages naturels peuvent donc influencer toute la trophodynamique de ces écosystèmes. C'est également un compartiment très diversifié en termes de morphologie (e.g. taille, forme...), de régime alimentaire (e.g. autotrophe, mixotrophe...), de fitness (réactivité face à la disponibilité et accessibilité en nutriments), de type de reproduction et même de réponse face aux paramètres environnementaux (intensité lumineuse, température, salinité...; Litchman and Klausmeier, 2008). Par exemple, la lumière étant indispensable au phytoplancton photo-autotrophe pour la photosynthèse, les variations spatio-temporelles de l'intensité lumineuse façonnent leur dynamique et leurs communautés. Certains groupes taxonomiques sont mieux adaptés à de

faibles intensités lumineuses : c'est le cas notamment des diatomées qui sont donc bien adaptées à un brassage des eaux, ou encore certaines cyanobactéries qui sont, quant à elles, plus adaptées aux faibles conditions lumineuses causées par la présence de particules (Richardson et al. ,1983). De plus, du fait de son cycle de vie court, le phytoplancton répond très vite aux changements de constitution de la colonne d'eau (Reynolds, 2006). Un autre exemple pourrait concerner la quantité et le type de nutriments disponibles dans la colonne d'eau. Les diatomées ont besoin d'acide silicique en plus des autres sels nutritifs, alors que certains groupes taxonomiques sont favorisés par des apports brusques et importants de sels nutritifs. Enfin, d'autres groupes sont quant à eux, adaptés aux faibles quantités de nutriments (Sommer, 1989).

Depuis le début des années 2000, un nouveau type d'approche gagne en popularité et se développe rapidement : l'approche fonctionnelle (Litchman et al., 2007). Cette approche s'est développée autour du compartiment phytoplanctonique, car les niches du phytoplancton sont définies par des processus physiologiques fondamentaux, tels que la croissance, ainsi que par la présence de ressources telles que les nutriments et la lumière (Litchman et al., 2007). Cette approche apporte un complément à l'approche taxonomique, plus classique et utilisée depuis de très nombreuses années, à la classification des espèces. De plus, l'approche fonctionnelle se base sur l'approche taxonomique, car la détermination des caractéristiques des espèces nécessite qu'elles aient été préalablement identifiées. Étudier la diversité du phytoplancton au travers de groupes fonctionnels permet d'affiner l'étude de la diversité du phytoplancton en permettant de lier les changements de communautés aux conditions environnementales de manière mécaniste (Breton et al., 2006 ; McGill et al., 2006). En effet, les groupes fonctionnels permettent de regrouper des espèces selon des traits biologiques, physiologiques, morphologiques, comportementaux ou selon d'autres caractéristiques (Iglesias-RodrÍguez et al. 2002 ; Pena, 2003 ; Le Quéré et al. 2005). De ce fait, des espèces présentes dans un même groupe fonctionnel partagent donc des caractéristiques communes. Il reste néanmoins intéressant de coupler l'approche fonctionnelle à l'approche taxonomique morphologique classique afin d'avoir une vision globale

des processus écologiques régnant au sein des écosystèmes côtiers et de leurs conséquences sur les communautés phytoplanctoniques. En effet, en reprenant l'exemple de l'intensité lumineuse ci-dessus, les dinophycées et les cyanobactéries seraient classées dans deux groupes différents selon l'approche taxonomique, mais pourraient être regroupées au sein d'un même groupe fonctionnel basé sur la tolérance aux faibles intensités lumineuses. Coupler les abondances phytoplanctoniques aux forçages environnementaux permettra de définir les niches écologiques des espèces.

Le concept de niche écologique, ou du moins le fait que les espèces aient un habitat et soient influencées par des variations environnementales a été rapporté par Aristote (Pocheville, 2015). La niche écologique d'une espèce peut être vue comme un espace dans lequel une espèce pourrait exister (aire de répartition) et est définie en fonction des paramètres environnementaux qui influencent son état (toute fonction ou processus qui décrit son comportement ; Hutchinson, 1957). Deux niches sont couramment distinguées :

- La niche fondamentale, i.e. l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles une espèce pourrait persister indéfiniment et donc se reproduire. La niche fondamentale ne prend pas en considération les contraintes biotiques.
- La niche réalisée (une portion de la précédente), i.e. l'espace réellement occupé en fonction des interactions biotiques et abiotiques présentes (e.g. compétition, prédation, climat...; Hutchinson, 1957).

Le concept de niche écologique permet d'évaluer l'impact des facteurs environnementaux sur les communautés biotiques (Aguirre-Gutiérrez et al. 2015, David et al. 2020, Hernández-Fariñas et al. 2015, Karasiewicz et al. 2020, Soberón & Nakamura 2009).

Les objectifs de ce chapitre sont (1) de caractériser les niches écologiques des communautés phytoplanctoniques dans les écosystèmes côtiers français, (2) d'identifier des traits fonctionnels permettant d'expliquer ces niches, (3) de
caractériser et comprendre les évolutions des écosystèmes côtiers français au cours des vingt dernières années par le prisme des communautés phytoplanctoniques, au travers des approches taxonomique et fonctionnelle, et (4) d'identifier des liens entre évolution des nutriments et des communautés phytoplanctonique.

2. Matériel et Méthode

2.1. Stations et écosystèmes d'étude

Seize stations représentant dix écosystèmes côtiers français contrastés ont été sélectionnées pour cette étude. La diversité des écosystèmes sélectionnés s'exprime au travers de leurs caractéristiques géomorphologiques, de leurs régimes de marées, de leur influence climatique, de leurs apports continentaux, de leurs concentrations en nutriments et de leurs évolutions temporelles.

Les stations sélectionnées sont conjointes aux « stations nutriments » utilisées dans les chapitres précédents (Figure V.1 ; Tableau V.1).



Figure V.1 : Carte représentant les positions géographiques des « stations phytoplancton » (rose quand nutriments au même point et bleu quand nutriments proches) et des « stations nutriments » associées quand différentes (vert).

Table V.1 : Stations et écosystèmes étudiés

| Écosystèmes | Type décosystème | Régime de marée* | Status trophique** | Stations Phytoplancton | Stations Nutriment | Stations id |
|-----------------------------|-------------------------|---------------------|--------------------|------------------------|-----------------------|----------------|
| | | | | Point 1 SRN Dunkerque | Point 1 SRN Dunkerque | 1 |
| Mer du Nord | Littoral | Mégatidal | Eutrophique | Point 3 SRN Dunkerque | Point 3 SRN Dunkerque | 2 |
| | | | | Point 4 SRN Dunkerque | Point 4 SRN Dunkerque | 3 |
| Mancho Oriontalo | | | | Point 1 SRN Boulogne | Point 1 SRN Boulogne | 4 |
| (FEC) | Littoral | Mégatidal | Eutrophique | Point 2 SRN Boulogne | Point 2 SRN Boulogne | 5 |
| (LLC) | | | | Point 3 SRN Boulogne | Point 3 SRN Boulogne | 6 |
| | | | | Bif | Bif | 9 |
| Baie de Somme | Baie | Mégatidal | Eutrophique | At so | At so | 11 |
| | | | | SRN Somme mer 2 | SRN Somme mer 2 | 12 |
| Manche occidentale (WEC) | Littoral | Macrotidal | Mésotrophique | St Pol Large | Astan | 13 |
| Rade de Brest | Ria semi-fermé | Macrotidal | Mésotrophique | Lanvéoc Large | Portzic | 15 |
| Baie de Quiberon | Baie ouverte | Macrotidal | Mésotrophique | Men er Roue | Men er Roue | 16 |
| Baie de Vilaine | Baie ouverte | Macrotidal | Mésotrophique | Ouest Loscolo | Ouest Loscolo | 17 |
| Bassin d'Arcachon | Lagune semui- fermée | Mésotidal | Mésotrophique | Teychan bis | Tès | 24 |
| Baie de Banyuls | Baie ouverte | Microtidal | Oligotrophique | Barcarès | Sola | 28 |
| Baie de Marseille | Baie ouverte | Microtidal | Oligotrophique | Antoine | Frioul | 29 |

* microtidal < 2m, mésotidal > 2m < 4m, macrotidal > 4m < 6m, mégatidal > 8m ** basé sur Liénart et al. (2017, 2018)

2.2. Données utilisées

Les données utilisées dans cette étude proviennent de différentes banques de données nationales et internationales dans lesquelles des abondances phytoplanctoniques (paramètre cœur) ainsi que différents marqueurs de forçages environnementaux sont mesurés et archivés sur une base de fréquence mensuelle ou inférieure, et disponibles pour la période de janvier 2000 à décembre 2019 (Tableau V.2).

Les données concernant les identifications taxonomiques et les abondances phytoplanctoniques sont issues des suivis REPHY et antennes régionales. Ces données concernent des masses d'eaux échantillonnées sur une base bi-mensuelle à pleine mer en sub-surface (-1m). Parmi les paramètres environnementaux, les concentrations en nutriments et les rapports stoïchiométriques associés s'ajoutent à tous les forçages considérés dans les deux chapitres précédents : à savoir des proxies d'influence continentale et des proxies d'influence climatique locale, et à large échelle.

Les données provenant des fleuves ont été fournies par EauFrance et les agences de l'eau. Les données de climat local (données météorologiques) ont été fournies par MERRA-2 (voir Gelaro et al., 2017), les données de climat régional ont été fournies par les « National Centers for Environmental Protection and the National Center for Atmospheric Research » (NCEP/NCAR) et enfin les indices hydro-climatique de téléconnexion ont été fournis par les « US National Oceanic and Atmospheric Administration » (NOAA), « National Center for Atmospheric Research » (NCAR), « Climate Prediction Center » (CPC) et « National Centers for Environmental Information » (NCEI). Table V.2: Variables, fournisseurs et sites web associés des données utilisées dans cette étude. NOx: Nitrate + nitrite; NH4+: Ammonium; PO43-: orthophosphate; Si(OH)4: Acide silicique; wT: Température de l'eau; S: Salinité; SPM: Matières en suspension; Q: Débits rivières; aT: Température de l'air; W: Irradiance; Iwind: Intensité du vent; Vwind: Vent méridional; Uwind: Vent zonal; MP: Hauteur de précipitation mensuelle, P: Pression atmosphérique; SST: Sea surface temperature; SLP: Sea level pressure; AMO: Atlantic Multidecadal Oscillation; AO: Arctic Oscillation; EAP: East Atlantic Patter; NAO: North Atlantic Oscillation; NHT: Northern Hemisphere Temperature anomalies.

| Détermination et abondances phytoplanctoniques | REPHY | https://www.ifremer.fr/surval https://doi.org/10.17882/47248 |
|--|---|---|
| NO _x , NH4 ⁺ , PO4 ³⁻ , Si(OH)4, wT, S | SOMLIT | www.somlit.fr https://www.ifremer.fr/surval https://doi.org/10.17882/47248 |
| NO _x , NH₄⁺, SPM Q | Eau France et les agences de l'eau Eau France | http://www.naiades.eaufrance.fr/ http://www.hydro.eaufrance.fr/ |
| aT, W, Iwind, Vwind, Uwind, MP, P | MERRA-2 | http://www.soda-pro.com/fr/web-services/meteo-data/merra |
| Gridded data (SST, SLP, Iwind, Uwind, Vwind, MP) | National Centers for Environmental Protection and National Center for Atmospheric Research (NCEP/NCAR) | www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded |
| AMO AO EAP NAO | National Ocean and Atmosphere Administration (NOAA), National Center for Atmospheric Research (NCAR), Climate Prediction Center (CPC), National Centers for Environmental Information (NCEI) | https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/ https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/monthly.ao.i ndex.b50.current.ascii https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/ea.shtml https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao- index-station-based |
| | AMO AO AMO AMO AMO AMO AMO AMO AMO AMO A | Determination etabondancesREPHYphytoplanctoniquesSOMLITNOx, NH4*, PO43*,SOMLITSi(OH)4, wT, SREPHYNOx, NH4*, SPMEau France et les agences de l'eauQEau FranceaT, W, Iwind, Vwind, Uwind, MP, PMERRA-2Gridded data (SST, SLP, Iwind, Uwind, Vwind, MP, PNational Centers for Environmental Protection and National Center for Atmospheric Research (NCEP/NCAR)AMONational Ocean and Atmosphere Administration (NOAA), National Center for Atmospheric Research (NCAR), Climate Prediction Centers for CREV, National Centers for Environmental Information (NCEI) NHT |

2.2.1. Paramètres cœurs

Les données disponibles dans la base de données Quadrige et qui concernent le compartiment « phytoplancton » sont présentes sous l'entité « Flore totale ». Il s'agit plus particulièrement du compartiment microphytoplanctonique visible et identifiable en microscopie optique (généralement > 10 μ m). Les données d'abondances des différents taxa répertoriés ont été utilisées pour étudier la diversité spécifique du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers français. Un important travail a été effectué sur les jeux de données disponibles afin d'homogénéiser les unités taxonomiques (UT) dont les abondances avaient été relevées à des niveaux d'identification identiques. Ce travail d'homogénéisation a été réalisé entre les stations et dans le temps (cf Chapitre 2). Finalement, 38 unités taxonomiques ont été conservées (Tableau V.3).

| Groupe | Code | Unité taxonomique | Genres représentés |
|-------------------|---------|--|--|
| Bacillariophycées | BID | Biddulphiaceae + Triceratiaceae | Amphitetras, Biddulphia, Isthmia, Odontella, Tricerattium, Trieres, Trigonium |
| | СНА | Chaetocerotaceae | Attheya, Bacteriastrum, Chaetoceros |
| | COS | Coscinodiscaceae | Coscinodiscus, Stellarima |
| | CYL.NIT | Cylindrotheca + Ceratoneis + Nitzschia + Hantzschia | Ceratoneis, Cylindrotheca, Hantzschia, Nitzschia |
| | СҮМ | Cymatosiraceae | Brockmanniella, Campylodiscus, Campylosira, Minutocellus, Plagiogramma, Plagiogrammopsis |
| | DIP | Diploneis | Diploneis |
| | FRA.TOX | Fragilariaceae + Toxariaceae | Asterionella, Asterionellopsis, Asteroplanus, Bleakeleya, Diatoma, Fragilaria, Podocyctis, Synedra, Synedropsis, Toxarium |

Tableau V.3: Description des UTs phytoplanctoniques utilisées

| | GUI.DAC | Guinardia + Dactyliosolen | Dactyliosolen, Guinardia |
|---------------|---------|---|--|
| | HEM | Hemiaulaceae | Cerataulina, Climacodium, Eucampia, Hemiaulus |
| | LAU.DET | Lauderia + Detonula | Detonula, Lauderia, Schroederella |
| | LEP | Leptocylindraceae | Leptocyclindrus |
| | LIC | Licmophoraceae | Licmophora |
| | LIT | Lithodesmiaceae | Ditylum, Helicotheca, Lithodesmium, Streptotheca |
| | NAV | Naviculaceae + Lyrellaceae | Caloneis, Fallacia, Haslea, Lyrella, Meuniera, Navicula, Petroneis, Trachyneis |
| | PAR | Paralia | Paralia |
| | PLE | Pleurosigmataceae | Donkinia, Gyrosigma, Pleurosigma, Toxonidea |
| | PSE | Pseudo-nitzschia | Pseudo-nitzschia spp et complexes |
| | RHA | Rhaphoneidaceae | Delphineis, Rhaphoneis |
| | RHI.PRO | Rhizosolenia + Proboscia | Neocalyptrella, Proboscia, Pseudolenia, Rhizosolenia |
| | SKE | Skeletonema | Skeletonema |
| | STR | Striatellaceae | Grammatophora, Striatella |
| | THN | Thalassionemataceae | Lioloma, Thalassinema, Thalassiothrix |
| | THS | Thalassiosiraceae | Porosia, Thalassiosira |
| Dinoflagellés | AMP.KAT | Amphidinium + Katodinium | Amphidinium, Katodinium |
| | CEI | Ceratiaceae | Ceratium, Neoceratium, Tripos |
| | DIN | Dinophysiales | Dinophysis, Metaphalacroma, Ornithocercus, Oxyphysis, Phalacroma, Sinophysis |
| | DIPp | Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea | Diplopelta, Diplopsalis, Diplopsalopsis, Oblea, Preperidinium |

| | GON | Gonyaulacaceae | Alexandrium, Amylax, Gonyaulax, Lungulodinium, Protoceratium |
|-----------------|-----|---|--|
| | GYM | Gymnodinium + Gyrodinium | Gymnodinium, Gyrodinium |
| | HET | Heterocapsa | Heterocapsa |
| | KAR | Kareniaceae | Karenia, Karlodinium |
| | POL | Polykrikaceae | Polykrikos |
| | PRO | Prorocentrum | Prorocentrum |
| | PRP | Protoperidinium + Peridinium | Archaeperidinium, Peridinium, Protoperidinium |
| | SCR | Scrippsiella + Ensiculifera + Pentapharsodinium | Ensiculifera, Pentapharsodinium, Scrippsiella |
| Euglenophycées | EUG | Euglenoidea | Euglena, Eutrepsia, Eutrepsiella, Trachelomonas |
| Haptophytes | PRY | Prymnesiophyceae | Acanthoica, Chrysochromulina, Coccolithus, Corymbellus, Discosphaera, Emilliania, Ophiaster, Phaeocystis, Pleurochrysis, Prymnesium, Rhabdolithes, Rhabdoshaera, Syracosphaera |
| Silicoflagellés | DIC | Dictyochophyceae | Apedinella, Dichtyocha, Octactis, Pedinella, Pseudopedinella |

2.2.2. Paramètres environnementaux forçants

2.2.2.1. Nutriments et paramètres hydrobiologiques

Les concentrations de 4 catégories de nutriments (nitrate + nitrite (NOx), ammonium (NH4+), orthophosphate (PO43-), et l'acide silicique (Si(OH)4)) ainsi que leurs rapports stoïchiométriques (N:P, Si:N, Si:P) ont été utilisés. En parallèle, deux paramètres biophysiques (température de l'eau et salinité) ont également été considérés. La salinité a été standardisée par façade maritime. Chaque mesure/observation a donc été divisée par la moyenne de la façade (Mer du Nord /EEC = 35,40, Océan Atlantique = 35,29, Mer Méditerranée = 38,36).

2.2.2.2. Paramètres continentaux

Quatre variables continentales ont été utilisées : trois nutriments (NO_x, NH₄⁺ et PO₄³⁻) dans les eaux douces et les débits des fleuves. Ces données proviennent de stations situées en amont de la marée dynamique le cas échéant. Quand plus d'un fleuve influence une station, les débits ont été pondérés par la distance entre la station et l'embouchure du fleuve et les concentrations en nutriments ont été pondérées par la distance et le débit (voir Liénart et al., 2018).

2.2.2.3. Paramètres climatiques locaux

Sept paramètres climatiques ont été considérés à l'échelle locale : quatre marqueurs de la circulation atmosphérique (pression atmosphérique, l'intensité et les composantes méridionale et zonale des vents), la température de l'air, l'irradiance et la hauteur de précipitation mensuelle cumulée. La direction des vents étant représentée sous la forme d'un produit scalaire, elle peut prendre des valeurs positives et négatives qui renseigneront donc sur la direction du vent.

2.2.2.4. Paramètres climatiques large-échelle

À l'échelle régionale (Europe de l'Ouest), les mêmes paramètres que précédemment ont été utilisés à l'exception de l'irradiance. Ces données proviennent de reconstructions mensuelles effectuées à partir de données satellites sur une grille de pixels d'1° de côté pour la SST et de 2.5° de côté pour les autres. Plus d'informations sont disponibles dans Betts et al. (1996), Kalnay et al. (1996) et Kistler et al. (2001).

2.3. Traitement des données

2.3.1. Préparation des données

Toutes les séries temporelles ont été homogénéisées sur la base d'une donnée par mois par médiane quand plusieurs données étaient disponibles. Les données de concentrations en nutriments et de débit sont traitées sous la forme de logarithme népérien et les données d'abondance sous la forme de logarithme base 10.

Les séries temporelles ont été traitées et décomposées à l'aide des DLM (West & Harrison, 1997).

2.3.2. Niches fondamentale, potentielle et réalisée

Les données utilisées pour calculer les niches des 38 UTs sont les estimations du DLM sans décomposition. Les conditions environnementales considérées dans cette partie sont uniquement des variables locales afin de représenter l'environnement le plus proche des UTs (concentrations en nutriments et rapports, variables hydrologiques, climat local). Ce sont également les estimations des DLM sans décomposition qui ont été utilisées.

2.3.2.1. Niche fondamentale

Un OMI (Outlying Mean Index) a été fait sur les données de distribution spatiotemporelles du phytoplancton (biomasse) dans le but de définir les niches relatives à chaque unité taxonomique (Doledec et al., 2000). Les auteurs parlent de niche réalisée, mais nous avons fait l'hypothèse ici de pouvoir assimiler celle-ci à la niche fondamentale pour chaque UT, car l'OMI est fait sur un panel très large d'écosystèmes côtiers français pendant 20 ans, en continu. Ces niches fondamentales sont définies à partir d'un environnement global calculé sur la base de l'ensemble des conditions définies par l'ensemble des paramètres environnementaux considérés (i.e. concentrations en nutriments et rapports, variables hydrologiques, climat local). Le but de l'OMI est de contraindre les marginalités de chaque unité taxonomique par l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles elles sont trouvées et de chercher un juste milieu à ces marginalités (Figure V.2). L'OMI renvoie trois valeurs : la marginalité, la tolérance et la tolérance résiduelle.

- La « marginalité » est d'un point de vue statistique la distance euclidienne au carré entre le centre de gravité de l'environnement total (G) et le centre de gravité des conditions environnementales dans lesquelles une unité taxonomique sera présente. D'un point de vue écologique, la marginalité renseigne sur le décalage entre les conditions environnementales dans lesquelles une unité taxonomique existe et l'ensemble des conditions environnementales du jeu de données. Une faible marginalité sera associée à une unité taxonomique présente dans les conditions environnementales les plus fréquentes.
- La « tolérance » correspond d'un point de vue statistique à la surface dans laquelle une unité taxonomique sera présente. D'un point de vue écologique, la tolérance renseigne sur le caractère généraliste (présence dans une large gamme de conditions environnementales ou euryèce) ou spécialiste (présence dans une gamme de conditions environnementales restreintes ou sténoèce) d'une unité taxonomique. Une forte tolérance sera associée à une unité taxonomique présente dans une grande gamme de conditions environnementales.
- La «tolérance résiduelle » correspond à la part de variance d'une unité taxonomique non expliquée par sa niche. Une forte tolérance sera associée à une unité taxonomique mal expliquée par l'analyse.



Figure V.2 : Exemple de niches fondamentales calculées avec l'OMI. L'environnement global est représenté en bleu. Les niches fondamentales de deux UTs (UT1 en vert et UT2 en jaune) sont positionnées selon les conditions environnementales dans lesquelles elles sont retrouvées. Les marginalités sont représentées par des flèches noires entre le centre de gravité de l'environnement (G) et le centre de gravité des niches fondamentales.

UT1 a une marginalité supérieure à UT2, car son centre de gravité est plus éloigné de G. UT1 a également une tolérance supérieure à UT2, car la gamme de conditions environnementales dans lesquelles elle est présente est plus étendue.

La significativité de chaque unité taxonomique et des conditions environnementales utilisées a été vérifiée à l'aide d'un test de Monte Carlo à 9999 permutations (Doledec et al., 2000).

2.3.2.2. Niche potentielle / réalisée

Un witOMI (within-OMI ou OMI-habitat ; Karasiewicz et al., 2017) a été fait afin de déterminer les niches potentielles et réalisées de chaque unité taxonomique. La niche potentielle est l'espace qu'une unité taxonomique pourrait occuper dans un habitat donné. C'est donc le recoupement de la niche fondamentale et d'un habitat (Figure V.3).

Quatre habitats ont été considérés et sont issus de la typologie d'évolution des nutriments au chapitre 3. Le groupe « BA » correspond au groupe Bassin d'Arcachon, les groupes « FI », « MI » et « PI » correspondent respectivement aux stations les plus, moyennement et les moins influencées par les apports continentaux.



Figure V.3 : Exemple de niches potentielles c'est-à-dire le recoupement entre un habitat et une niche fondamentale. L'environnement global est représenté en bleu, les deux habitats (k1 et k2) sont délimités par un trait noir et la niche potentielle est l'espace d'intersection en un habitat et la niche fondamentale.

La niche réalisée est l'espace réellement occupé par une unité taxonomique dans un habitat donné.

La marginalité (witOMIG) est la distance entre G et Gk_{uT} c'est-à-dire la distance entre le centre de gravité de l'espace environnemental et le centre de gravité de l'unité taxonomique dans un habitat (Figure V.4). Une faible marginalité traduira un habitat préférentiel, car l'unité taxonomique sera dans cet habitat proche des conditions globales.



Figure V.4 : Exemple de niches réalisées calculées avec le witOMI. L'environnement global est représenté en bleu. Les niches réalisées d'une unité taxonomique dans deux habitats (UTk1 et UTk2) sont positionnées selon les conditions environnementales dans lesquelles elles sont retrouvées, au sein de la niche potentielle. Les marginalités (witOMIG) sont représentées par des flèches noires entre le centre de gravité de l'environnement (G) et le centre de gravité des niches réalisées. UTk1 a une marginalité supérieure à UTk2, car son centre de gravité est plus éloigné de G. UTk1 a également une tolérance supérieure à UTk2, car la gamme de conditions environnementales dans lesquelles elle est présente est plus étendue

La marginalité (witOMIGk) est la distance entre Gk et Gk_{UT} c'est-à-dire la distance entre le centre de gravité d'un habitat et le centre de gravité de l'unité taxonomique dans cet habitat (Figure V.5). Une faible marginalité traduira un habitat commun, car l'unité taxonomique sera bien représentée par rapport aux conditions environnementales de cet habitat.



Figure V.5 : Exemple de niches réalisées calculées avec le witOMI. L'environnement global est représenté en bleu. Les niches réalisées d'une unité taxonomique dans deux habitats (UTk1 et UTk2) sont positionnées selon les conditions environnementales dans lesquelles elles sont retrouvées, au sein de la niche potentielle. Les marginalités (witOMIGk) sont représentées par des flèches noires entre le centre de gravité de l'habitat (Gk) et le centre de gravité des niches réalisées. UTk1 a une marginalité supérieure à UTk2, car son centre de gravité est plus éloigné de G. UTk1 a également une tolérance supérieure à UTk2, car la gamme de conditions environnementales dans lesquelles elle est présente est plus étendue

2.3.3. Détermination des traits et groupes fonctionnels

2.3.3.1. Base de données « traits »

Les traits fonctionnels utilisés sont ceux recensés dans le cadre du projet EC2CO DRIL « Etat de SAnté des écosystèmes et diversité fonctionnelle du PHYtoplancton sur le LIttoral français » (2018-2020, porteur V. David). Ce projet impliquait 21 partenaires répartis dans 6 Unités mixtes de recherche (l'UMR 5805 EPOC, l'UMR 7208 BOREA, l'UMR 6539 LEMAR, l'UMR 8187 LOG, l'UMR 7144 SBR, l'UMR 7266 LIENSs), deux laboratoires Ifremer (DYNECO Centre de Brest et VIGIES Centre de Nantes) et trois universités étrangères (University of South Carolina, Universités de Carthage et de Bizerte - Tunisie). Ce projet avait pour objectif de tester l'utilisation de différents traits fonctionnels et des caractéristiques de la diversité fonctionnelle du phytoplancton pour décrire l'évolution à long terme du fonctionnement et des propriétés émergentes des écosystèmes littoraux. Les habitats d'intérêt étaient les écosystèmes interconnectés du continuum « proche bassin versant / marais / vasières intertidales / baies littorales semi-fermées / plateau continental », à partir du cas des côtes françaises (réseaux nationaux REPHY, RESOMAR, PHYTOBS, PELGAS, suivis patrimoniaux de marais anthropisés, programmes ponctuels sur les côtes françaises etc...) et impliquent donc l'espace géographique dans lesquels les 16 stations considérées pour ce travail sont échantillonnées.

Un des travaux réalisés dans le cadre du projet était la constitution d'une base de données rassemblant un grand nombre de suivis de diversité phytoplanctonique et des forçages environnementaux associés afin de recenser les taxa présents et réaliser le recensement de différents traits fonctionnels, soit à travers une synthèse bibliographique, soit à partir de calculs réalisés sur les données de la base disponible (Tableau V.4). En effet, certains traits fonctionnels comme les gammes de tolérance aux paramètres environnementaux ou la limitation par certains sels nutritifs n'étaient malheureusement pas disponibles pour la majorité des espèces dans la littérature contrairement à d'autres caractéristiques (ex : colonialité, degré apparent de silicification, mode nutritif...).

Les données « stations », « état de santé », « observations environnementales » et « espèces » sur le littoral français ont été reliées par une base de données SQL à travers différentes tables (Figure V.6). Cette base comprend 109 lignes pour la table HEALTH (résultats de modèles en analyse inverse pour 109 stations /dates), 564 lignes pour la table STATIONS, 332111 lignes pour la table OBS_SPECIES (recensements d'abondances des suivis pour les différents taxa aux différentes stations/dates), 17797 table lignes pour la OBSERVATIONS (forçages environnementaux pour chaque stations /dates où le phytoplancton a été recensé) et 975 lignes pour la table SPECIES (unités taxonomiques recensées et traits associés). Bien évidemment, tous les taxa ainsi que tous les forçages ne sont pas répertoriés à toutes les stations / dates, mais le grand nombre de données permet d'avoir des calculs de traits fiables pour une grande majorité des taxa.

| | Туре | Moyen (personnes référentes de leurs réalisations sur la base) |
|---------------------------|---|--|
| Taxonomie | Phylum, Classe, Ordre, Famille, Genre, Espèce | Site WORMS (V. David) |
| Traits morphologiques | Biovolume Colonialité Degré apparent de silification | Bibliographie (V. David) Bibliographie (E. Breton) Bibliographie (E. Breton) |
| Traits physiologiques | Mode nutritif Sel nutritif dissous le plus limitant (NOx, PO4, SiOH4) selon les rapports de Redfield (1963) et Brzezinski (1985) Optimum et gamme de tolérance et de nutrition selon Goberville (comm. pers.) des Sels nutritifs (NO3, NO2, PO4, SiOH4) Rapports N/P, Si/N et Si/P Lumière (PAR) Température Salinité Matière en suspension | Bibliographie (F. Rigault- Jalabert) Calcul (V. David) Calcul (V. David) |
| Traits comportementaux | Habitat (pélagique/tychopelagique) Production de toxine Stratégie CSR | Bibliographie (E. Breton/A. Lheureux) Bibliographie (J. Fauchot) Bibliographie (V. David) |

Tableau V.4 : Taxonomie et trais fonctionnels



Figure V.6 : Localisation des stations de prélèvement pour le phytoplancton, pour les paramètres environnementaux et de météorologie contenus dans la base de données SQL Physali

2.3.3.2. Les traits

2.3.3.2.1. Les traits morphologiques

Certains traits morphologiques peuvent avoir des implications sur l'utilisation des ressources ou le devenir des taxa. La taille d'une cellule phytoplanctonique peut avoir par exemple des implications sur sa capacité à assimiler les sels nutritifs, à sédimenter dans la colonne d'eau ou sa manière d'être ingérée par les maillons trophiques supérieurs (Reynolds, 2006). Cette taille a été intégrée dans un premier temps à travers le trait morphologique 'biovolume' qui traduit une taille individuelle par cellule. Toutefois, la taille apparente d'une espèce peut dépendre également de sa colonialité (du fait de la modification des rapports surface / volume), i.e. sa

capacité à exister sous forme de cellules de la même espèce associées entre elles, ou non, pour améliorer par exemple leur flottabilité (Reynolds, 2006). Pour les diatomées, le degré apparent de silicification (DAS) des frustules peut être un élément déterminant sur la capacité des maillons trophiques supérieurs à les utiliser comme ressources nutritives ou sur leur vitesse de dégradation après leur mort (Breton et al., 2021 ;Reynolds, 2006).

• Biovolume

Les biovolumes exacts des taxa par dates /stations n'ont été que très peu mesurés et donc peu disponibles pour l'ensemble des données de la base 'Physali' et des 16 stations considérées dans ce travail. Ils ont donc été acquis sous la forme d'intervalles pour l'ensemble des taxa au niveau du genre/espèce selon Olenina et al. (2006). Ils ont ensuite été regroupés selon la médiane de tous les taxa possiblement présents pour chacune des UTs considérées ici et classés selon une variable semi-quantitative par rang (Tableau V.5).

| Biovolume (µm3) | Code considéré |
|---|----------------|
| <100 | 1 |
| 50-500 | 1,5 |
| 10 ² -10 ³ | 2 |
| 10 ³ -10 ⁴ | 3 |
| 10 ⁴ -10 ⁵ | 4 |
| 10 ⁵ -10 ⁶ | 5 |
| 10 ⁶ -10 ⁷ | 6 |
| >10 ⁷ | 7 |

Tableau V.5 : Code pris en compte comme variable quantitative en rang pour les intervalles de biovolumes considérés pour chaque unité taxonomique

• Colonialité

Pour chacune des UTs considérées, la colonialité potentielle a été recensée comme une variable qualitative selon que les taxa étaient solitaires (0) ou coloniaux (1). Si certains taxa étaient recensés solitaires et coloniaux, ils étaient notés (0-1).

• Degré apparent de silicification (DAS)

Selon les données fournies par Breton et al. (2021), quatre modalités ont été répertoriées pour le trait qualitatif DAS – 0 pour aucune silicification, 1 pour une silicification moyenne, 2 pour une forte silicification et 0-1 pour une unité taxonomique regroupant des taxa à la fois silicifiés et non silicifiés.

2.3.3.2.2. Traits physiologiques

Parmi les traits physiologiques à prendre en compte pour traduire le rôle fonctionnel d'une espèce phytoplanctonique, la tolérance et l'optimum de l'espèce face à divers facteurs abiotiques présents dans la colonne d'eau ainsi que son mode nutritif peuvent être particulièrement intéressants.

• Mode nutritif

Chaque UT a donc été recensée selon son mode nutritif : soit purement autotrophe (A), soit mixotrophe (MH), soit recensant des taxa autotrophes ou mixotrophes (Mixte).

• Sel nutritif dissous le plus limitant selon les rapports de Redfield (1963) et Brzezinski (1985)

Il s'agit d'un trait calculé pour l'ensemble des taxa disponibles dans la base (que ce soit à l'espèce, au genre ou au niveau supérieur). Il a également été acquis au niveau des UTs identifiées dans le cadre de cette thèse. Il s'agissait de déterminer pour chaque unité taxonomique le sel nutritif le plus limitant (Si, N ou P). Trois zones graphiques correspondant à une limitation en azote, une limitation en phosphore ou une limitation en silicium sont identifiées selon les rapports de Redfield (Si : N : P = 16 : 16 : 1). Le calcul des pourcentages associés aux recensements totaux du taxa pondérés par les abondances a permis de déterminer pour quelle zone les pourcentages étaient les plus faibles et donc quel élément était le plus limitant (Figure V.7, exemple pour *Pseudo-Nitzchia complexe seriata*).



Figure V.7 : Graphique des rapports N/P et Si/N avec les droites ou courbes des rapports de Redfield Si/N, N/P et Si/P. Pour Pseudo-Nitzchia complexe seriata, le plus faible pourcentage correspond à la zone de limitation par P (11). L'espèce est probablement plus sensible à une limitation par ce nutriment (réalisé à partir de n=2701 données d'abondances disponibles dans la base pour ce taxa).

 Optimum, gamme de tolérance et de croissance pour les paramètres environnementaux

Il s'agit également de traits calculés pour l'ensemble des taxa disponibles dans la base (que ce soit à l'espèce, au genre ou au niveau supérieur) et également acquis au niveau des 38 unités taxonomiques identifiés dans le cadre de cette thèse. Ils traduisent des optima et gammes de tolérance ou de gammes de croissance des UTs aux différents paramètres abiotiques environnementaux. Ils ont été calculés pour différents paramètres environnementaux -température de l'eau, salinité, NO₃⁻, NO₂⁻, NH₄⁺, MES, PAR (lumière en surface), rapports Si/N, Si/P et N/P. Les calculs font l'hypothèse que les abondances des taxa suivent une courbe en cloche selon chaque paramètre dans leur niche fondamentale. Pour l'ensemble des données disponibles dans la base, les abondances ont été projetées pour un taxa donné selon le paramètre considéré et lissées selon une densité de Kernel pondérée par les abondances. Il a été considéré que le cumul de probabilités des densités de Kernel à 50% pouvaient représenter l'optimum de développement du taxa selon un paramètre donné, que l'intervalle entre 10 et 90% pouvaient représenter la gamme de tolérance et celui entre 20 et 80% la gamme pour laquelle le taxa était en mesure de croitre. Le modèle gaussien est exposé en exemple, mais les calculs ont été réalisés sur les densités de Kernel pour assurer un meilleur ajustement aux données (Figure V.8, exemple pour *Pseudo-Nitzchia complexe seriata* pour la température de l'eau).



Figure V.8 : Abondances recensées dans la base en fonction des valeurs de températures de l'eau pour l'espèce Pseudo-Nitzchia complexe seriata pour les 6446 dates disponibles pour lesquelles les

abondances sont non nulles. Pour ce taxa, l'optimum de développement est à 13,4°C, la gamme de tolérance entre 8,2 et 18,5°C et la gamme de croissance entre 10,1 et 16,8°C.

2.3.3.2.3. Les traits comportementaux

• Habitat

Chaque UT considérée dans ce travail a été classifiée en tant que purement pélagique (0), benthique ou tychopélagique (1) et parfois en rassemblant des taxa des deux (0-1).

• Production de toxines

La production de toxines est une forme de résistance à la prédation reconnue pour certaines espèces de diatomées (e.g. *Pseudo-Nitzchia*), de dinoflagellés (e.g. *Dinophysis, Alexandrium*), d'haptophytes (e.g. *Chrysochromulina*), de cyanobactéries (e.g. *Microcystis, Oscillatoria*) dans les milieux côtiers (Reynolds 2006). Ce trait a été intégré comme une variable qualitative avec « non production de toxine » (0), « production de toxine potentielle » (1) ou le rassemblement de ces deux types de taxa (0-1).

• Stratégie CSR

Le modèle des stratégies C-S-R de Reynolds est adapté des stratégies de Grime (1977)¹. Bien que développé pour les diatomées et les dinoflagellés, il est facilement extrapolable (ou applicable) aux autres groupes taxonomiques présents en zones côtières (Smayda et Reynolds 2001, 2003, Reynolds 2006 ; Alves-de-Souza et al. 2008). Les espèces à stratégie C (« Colonialistes »), i.e. les opportunistes invasifs, sont caractéristiques de milieux riches en nutriments et de colonnes d'eau stratifiées. Ils présentent en général des taux de sédimentation faibles, des rapports surface/volume élevés et sont sensibles au broutage. Les espèces à stratégie R sont adaptées aux milieux turbulents riches en nutriments. Elles sont souvent

¹ Le modèle C-S-R de Grime (1977) a été développé selon les niveaux de productivité et de durée des habitats chez les plantes terrestres

caractérisées par des cellules allongées de grande taille et un rapport surface / volume élevé. Enfin, les espèces à stratégie S, i.e. tolérantes au stress, se retrouvent dans les milieux peu turbulents et limités en sels nutritifs. Ils présentent des rapports surface/volume faibles et développent des stratégies alimentaires pour pallier au manque de ressources nutritives, i.e. fixation de diazote atmosphérique ou mixotrophie. Ces stratégies sont abordables via la combinaison de traits morphologiques du moins pour les diatomées et les dinoflagellés, i.e. le rapport surface/volume et le produit dimension linéaire maximale *x* surface/volume. Pour chaque unité taxonomique, la présence d'une seule ou d'une grande majorité de stratégie(s) a été nommée du nom de celle-ci. Si plusieurs stratégies coexistaient, elle a été nommée par le double nom et enfin si beaucoup de taxa étaient indéterminés au sein de l'unité, elle a été notée indéterminée (I).

2.3.3.3. Détermination des traits significatifs

Afin de déterminer les traits fonctionnels significatifs, les axes significatifs de l'OMI ont été reliés aux traits fonctionnels par des modèles additifs généralisés (GAM). Dans les GAM, les scores de chaque UT sur les deux axes de l'OMI sont considérés comme variables réponse et les traits comme variables explicatives (Kleyer et al., 2012).

Afin d'optimiser au mieux les GAM, les modèles ont été construits en suivant une procédure par étape, en ajoutant une variable explicative à chaque fois et en ne conservant que celle qui permettait d'avoir le modèle avec le critère d'Akaike (AIC) le plus faible (forward step-wise). À partir de trois variables explicatives, une procédure backward a été ajoutée. Cela consiste à enlever tour à tour chaque variable et à vérifier l'AIC. Si l'AIC est plus faible en enlevant une variable, alors cette variable est enlevée.

Enfin, à partir des traits fonctionnels optimisant au mieux les GAMs sur deux axes, les scores des UTs ont été prédits. À partir de ces prédictions, les UTs les plus proches ont été regroupées par une analyse de groupement k-means. Au total, neuf groupes ont été retenus statistiquement.

2.3.4. Évolutions spatio-temporelles de la diversité du phytoplancton

La diversité spécifique du phytoplancton et l'influence des forçages climatiques et continentaux ont été étudiées grâce au BGCOIA (Between-Group COInertia Analysis; Franquet et al. (1995)) et WGCOIA (Within-Group COInertia Analysis; Franquet and Chessel (1994)). Ce sont deux analyses miroir qui résultent du groupement de deux analyses : une ACP (inter- ou intra-groupe) et d'une analyse en coinertie (cf Chapitre 2).

Ces analyses permettent d'étudier à la fois les variations spatiales et les variations temporelles. Chaque groupe a été considéré comme la répétition d'un seul site, ainsi la BGCOIA permet d'étudier les différences entre stations et la WGCOIA les différences au sein de chaque station une fois l'effet de site enlevé.

Une « régionalisation » a été développée afin de sur les trajectoires d'évolution du phytoplancton issues de la WGCOIA. À chaque date, les similarités entre stations sont testées, et les couples station-station se voient attribuer un rang selon leur similarité. Une matrice globale est constituée comme étant la somme des rangs des 240 dates. Cette matrice finale est ensuite analysée par partition floue afin de déterminer des groupes ayant des trajectoires d'évolution similaire.

3. Résultats

3.1. Diversité phytoplanctonique dans les écosystèmes côtiers français

3.1.1. Diversité taxonomique

3.1.1.1. À l'échelle de l'ensemble des écosystèmes

L'analyse OMI est significative (9999 permutations Monte Carlo, p < 0.001) bien que certaines UTs aient des tolérances résiduelles relativement élevées (Figure V.9). Les deux premiers axes expliquent 89% de l'inertie. Le premier axe contribue à 63 % de l'inertie et s'explique par l'opposition entre températures de l'eau et de l'air, rapport Si:N *versus* la pression atmosphérique et les vents méridionaux ainsi qu'avec les précipitations et les concentrations en PO4³⁻ à moindre échelle. Le deuxième axe contribue à 26 % de l'inertie et s'explique par l'opposition entre la salinité *versus* les concentrations en NO_x, NH4⁺, Si(OH)4 et rapport N:P. Ainsi, le premier axe traduit un gradient climatique alors que le second représente plutôt un gradient continental.



Figure V.9 : Résultat de l'analyse OMI représentant le plan environnemental et les forçages considérés (a), l'espace environnemental dans lequel les UTs sont présentes avec les 4 habitats (b) et l'OMI et tolérance pour chaque unité taxonomique (c).

L'habitat violet correspond au bassin d'Arcachon, les habitats bleu, vert et rouge correspondent respectivement aux groupes FI, PI et MI.

Les niches fondamentales des UTs (i.e. niche théoriquement occupée en fonction des paramètres environnementaux) ont été analysées grâce à l'OMI global sur l'ensemble des couples stations-dates en considérant les variables locales pour établir les conditions environnementales. Les niches fondamentales sont exprimées en pourcentage de surface occupée par rapport à l'environnement global (Tableau V.6).

| Unité taxonomique | ОМІ | Tolérance | Tolérance résiduelle | pvalue | % surface NF |
|---|------|-----------|----------------------|--------|--------------|
| Biddulphiaceae + Triceratiaceae (BID) | 25.4 | 19.6 | 55.0. | 0.0001 | 85 |
| Chaetocerotaceae (CHA) | 6.8 | 26.6 | 66.6 | 0.0001 | 100 |
| Coscinodiscaceae (COS) | 11.2 | 23.7 | 65.1 | 0.0001 | 62 |
| Cylindrotheca + Ceratoneis + Nitzschia + Hantzschia (CIL.NIT) | 3.8 | 19.3 | 76.9 | 0.0001 | 100 |
| Cymatosiraceae (CYM) | 9.9 | 19.6 | 70.5 | 0.0001 | 75 |
| Diploneis (DIP) | 3.9 | 16.0 | 80.1 | 0.0001 | 16 |
| Fragilariaceae + Toxariaceae (FRA.TOX) | 17.2 | 19.1 | 63.7 | 0.0001 | 99 |
| Guinardia + Dactyliosolen (GUI.DAC) | 2.1 | 14.7 | 83.3 | 0.0001 | 100 |
| Hemiaulaceae (HEM) | 7.0 | 18.2 | 74.8 | 0.0001 | 99 |
| Lauderia + Detonula (LAU.DET) | 3.5 | 15.7 | 80.9 | 0.0001 | 46 |
| Leptocylindraceae (LEP) | 9.0 | 11.2 | 79.9 | 0.0001 | 100 |
| Licmophoraceae (LIC) | 44.0 | 14.6 | 41.3 | 0.0001 | 19 |
| Lithodesmiaceae (LIT) | 18.8 | 31.5 | 49.7 | 0.0001 | 96 |
| Naviculaceae + Lyrellaceae (NAV.LYR) | 0.5 | 10.0 | 89.5 | 0.0001 | 100 |
| Paralia (PAR) | 7.2 | 11.1 | 81.7 | 0.0001 | 97 |
| Pleurosigmataceae (PLE) | 0.6 | 12.5 | 86.8 | 0.0001 | 97 |
| Pseudo-nitzschia (PSE) | 9.4 | 32.7 | 57.9 | 0.0001 | 100 |
| Rhaphoneidaceae (RHA) | 7.3 | 6.3 | 86.3 | 0.0001 | 46 |
| Rhizosolenia + Proboscia (RHI) | 0.9 | 16.1 | 82.9 | 0.0001 | 100 |
| Skeletonema (SKE) | 41.1 | 16.3 | 42.5 | 0.0001 | 100 |
| Striatellaceae (STR) | 9.5 | 25.2 | 65.3 | 0.0001 | 6 |

Tableau V.6 : Caractéristiques des niches fondamentales (NF, % de surface occupée par rapport à l'environnement global) de chaque unité taxonomique

| Thalassionemataceae (THN) | 1.4 | 9.8 | 88.8 | 0.0001 | 100 |
|---|------|------|------|--------|-----|
| Thalassiosiraceae (THS) | 12.1 | 28.0 | 59.9 | 0.0001 | 100 |
| Amphidinium + Katodinium (AMP.KAT) | 9.7 | 6.6 | 83.7 | 0.0001 | 36 |
| Ceratiaceae (CEI) | 14.4 | 16.1 | 69.6 | 0.0001 | 86 |
| Dinophysiales (DIN) | 11.2 | 22.4 | 66.4 | 0.0001 | 68 |
| Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea (DIPp) | 1.7 | 21.7 | 76.6 | 0.0001 | 43 |
| Gonyaulacaceae (GON) | 12.6 | 19.8 | 67.6 | 0.0001 | 88 |
| Gymnodinium + Gyrodinium (GYM) | 2.8 | 13.0 | 84.2 | 0.0001 | 99 |
| Heterocapsa (HET) | 2.4 | 3.8 | 93.7 | 0.0001 | 99 |
| Kareniaceae (KAR) | 4.8 | 20.0 | 75.2 | 0.0001 | 27 |
| Polykrikaceae (POL) | 3.4 | 26.6 | 70.0 | 0.0001 | 14 |
| Prorocentrum (PRO) | 6.8 | 10.2 | 83.0 | 0.0001 | 96 |
| Protoperidinium + Peridinium (PRP) | 4.6 | 23.7 | 71.7 | 0.0001 | 96 |
| Scrippsiella + Ensiculifera + Pentapharsodinium (SCR) | 9.7 | 13.9 | 76.4 | 0.0001 | 94 |
| Euglenoidea (EUG) | 16.1 | 11.0 | 72.9 | 0.0001 | 93 |
| Prymnesiophyceae (PRY) | 5.8 | 11.3 | 82.8 | 0.0001 | 48 |
| Dictyochophyceae (DIC) | 2.1 | 9.9 | 88.0 | 0.0001 | 94 |

Certaines UTs (UTs) ont une faible marginalité et une forte tolérance ce qui indique une bonne représentation de l'UT dans les conditions environnementales choisies et une présence de l'UT avec une grande gamme de variation. Ces UTs peuvent être qualifiées de généralistes, c'est le cas de Guinardia + Dactyliosolen, Rhizosolenia + Proboscia ou encore Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea qui occupent respectivement 100%, 100% et 43% de l'espace environnemental global (Figure V.10).



Figure V.10 : Exemple de 3 niches fondamentales d'espèces généralistes présentes dans des conditions environnementales universelles.

a) Niche fondamentale de Guinardia + Dactyliosolen qui occupe 99% de la surface de l'environnement global. b) Niche fondamentale de Rhizosolenia + Proboscia qui occupe 100% de la surface de l'environnement global. c) Niche fondamentale de Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea qui occupe 43% de la surface de l'environnement global

À l'inverse, certaines UTs ont une forte marginalité associée à une forte tolérance. Ces UTs sont également généralistes, mais présentent dans des conditions environnementales plus rares. C'est le cas par exemple des Licmophoraceae, Lithodesmiaceae et Skeletonema qui occupent respectivement 19%, 96% et 100% de l'espace environnemental global (Figure V.11).



Figure V.11 : Exemple de 3 niches fondamentales d'espèces généralistes présentes dans des conditions environnementales rares.

a) Niche fondamentale de Licmophoraceae qui occupe 19% de la surface de l'environnement global. b) Niche fondamentale de Lithodesmiaceae qui occupe 96% de la surface de l'environnement global. c) Niche fondamentale de Skeletonema qui occupe 100% de la surface de l'environnement global. Enfin, d'autres UTs ont une faible tolérance qui peut être associée à une faible ou une forte marginalité. C'est le cas des *Heterocapsa*, Rhaphoneidaceae et des *Amphidinium + Katodinium* qui ont les tolérances les plus faibles du jeu de données (Figure V.12).



Figure V.12 : Exemple de 3 niches fondamentales d'espèces spécialistes présentes dans un panel des conditions environnementales.

a) Niche fondamentale de Heterocapsa qui occupe 19% de la surface de l'environnement global. b) Niche fondamentale de Rhaphoneidaceae qui occupe 96% de la surface de l'environnement global. c) Niche fondamentale de Amphidinium + Katodinium qui occupe 100% de la surface de l'environnement global.

3.1.1.2. Au sein de différents types d'écosystèmes

Quatre types d'écosystèmes ont été considérés. Ils ont été identifiés par la typologie d'évolution des concentrations et des rapports de nutriments au chapitre 3. Les quatre groupes identifiés sont corrélés significativement à l'environnement (p < 0.001) bien que certaines variables ne soient pas corrélées dans certains groupes (BA pas corrélé à NO_x, SWI, Iwind et HP; FI pas corrélé à PO₄³⁻, SWI et Iwind; MI pas corrélé à NO_x, NH₄⁺, SWI et Iwind; PI pas corrélé à N:P, Si:N, Si:P, SWI, Iwind, HP et Uwind).

Le groupe « Bassin d'Arcachon » (BA) (violet Figure V.9) est caractérisé par de fortes concentrations en NH4⁺ et Si(OH)4, de faibles concentrations en PO4³⁻ associées à de forts ratios N:P, Si:N et Si:P. Le groupe BA est également caractérisé par de fortes températures de l'eau, de faibles salinités ainsi que par de fortes températures de l'air, pressions atmosphériques et précipitations et par de faibles vents méridionaux et du sud.

- Le groupe « Fortement influencé par les apports continentaux » (FI) (bleu Figure V.9) est caractérisé par de fortes concentrations en NO_x et Si(OH)₄. Le groupe FI est également caractérisé par des températures de l'air relativement élevées et par de faibles pressions atmosphériques et précipitations.
- Le groupe « Moyennement influencé par les apports continentaux » (MI) (rouge Figure V.9) est caractérisé par de fortes concentrations en PO₄³⁻ associées à de faibles ratios N:P et Si:P. Bien que les concentrations en N et Si soient intermédiaires, le groupe MI est aussi caractérisé par de faibles ratio Si:N. Le groupe MI est également caractérisé par de faibles températures de l'eau et par de faibles températures de l'air et par de forts vents du nord et méridionaux.
- Le groupe « Peu influencé par les apports continentaux » (PI) (vert Figure V.9) est caractérisé par de faibles concentrations en NO_x, NH₄⁺ et Si(OH)₄. Le groupe PI est également caractérisé par de fortes salinités.

Les différences intra UT entre chaque habitat ont été étudiées grâce au witOMI. Les niches potentielles correspondent au recoupement entre un habitat et la niche fondamentale des UTs et sont exprimées en pourcentage de surface par rapport à la surface de la niche fondamentale. Les niches réalisées, quant à elles, correspondent à la part de la niche potentielle dans laquelle les UTs sont réellement présentes et sont estimées en pourcentage de recouvrement de la niche potentielle.

Un faible witOMIG traduit la préférence d'une UT pour un groupe d'écosystème par rapport à l'environnement global. Un faible witOMIGk traduit une bonne représentation dans l'habitat et donc un habitat commun par rapport à la niche potentielle de l'unité taxonomique. Toutes les UTs ont des witOMIG et witOMIGk significatifs (Monte Carlo 9999 permutation, pvalue < 0.001).

Par exemple, les diatomées Licmophoraceae présentent des caractéristiques différentes en fonction des habitats. Licmophoraceae a une forte marginalité (fort witOMIG) et une faible tolérance aux conditions environnementales présentes dans le groupe BA, sa niche potentielle occupe seulement 9% de l'habitat. La niche réalisée de Licmophoraceae dans le groupe BA est inexistante. À l'inverse, Licmophoraceae a une marginalité moyenne et une tolérance moyenne aux

conditions environnementales présentes dans le groupe PI, sa niche potentielle occupe 96% de la surface de l'habitat. Sa niche réalisée occupe 19% de la niche potentielle. Cela fait de Licmophoraceae une unité taxonomique spécialiste, qui n'a pas réellement d'habitat commun et préférentiel, car elle se trouve éloignée des conditions des différents habitats, mais présente dans peu d'entre eux (Figure V.13).



FIgure V.13 : Niches potentielles (bleu) et réalisées (jaune) de Licmophoraceae dans deux habitats différents (trait marron). Le trait vert représente la niche fondamentale de Licmophoraceae. Gk représente le centre de gravité de l'habitat et le point marron, le centre de la niche réalisée.

Cet exemple est assez représentatif de l'ensemble des UTs. Licmophoraceae a une niche fondamentale parmi les plus petites du jeu de données. En effet, une grande majorité d'UTs a des niches potentielles et fondamentales différentes en fonction des habitats considérés.

À l'inverse, les dinoflagellés *Protoperidinium + Peridinium* occupent pratiquement l'entièreté des leurs niches potentielles et réalisées dans les quatre habitats. Alors que *Protoperidinium + Peridinium* est plutôt marginal par rapport aux conditions environnementales globales, il est plus proche des conditions relatives à chacun des habitats. *Protoperidinium + Peridinium* présente également une tolérance élevée à toutes les conditions environnementales rencontrées (Figure V.14).



FIgure V.14 : Niches potentielles (bleu) et réalisées (jaune) de Protoperidinium + Peridiniumdans deux habitats différents (trait marron). Le trait vert représente la niche fondamentale de Protoperidinium + Peridinium. Gk représente le centre de gravité de l'habitat et le point marron le centre de la niche réalisée (masqué par Gk dans ce cas).

C'est également le cas des Chaetocerotaceae, Cylindrotheca + Ceratoneis + Nitzschia + Hantzschia, Fragilariaceae + Toxariaceae, Guinardia + Dactyliosolen, Leptocylindraceae, Pleurosigmataceae, *Pseudo-nitzschia*, Rhizosolenia + Proboscia, *Skeletonema*, Thalassionemataceae, Thalassiosiraceae, Gymnodinium + Gyrodinium et *Protoperidinium + Peridinium*, des diatomées à l'exception des deux dernières UTs.

En résumé, les UTs considérées sont présentes dans des conditions environnementales assez variées. Certaines, à l'image des Lithodesmiaceae et *Skeletonema*, sont présentes dans l'ensemble des conditions environnementales considérées et sont bien présentes dans tous les habitats : ces UTs sont qualifiées de généralistes et tolérantes. D'autres, à l'image des Kareniaceae, ne sont présentes que dans un panel restreint de conditions environnementales et dans peu d'habitats, ces UT sont spécialistes et peu tolérantes.

| Unité taxonomique | Habitat | witOMI G | witOMIG Tolérance | witOMIG Tolérance résiduelle | pvalue | % surface NP | witOMIGk | witOMIGk Tolérance | witOMIGk Tolérance résiduelle | pvalue | % surface NR |
|---|------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------------|--|-------------------------|-----------------------------|------------------------------|-------------------------------------|--|-----------------------|
| Biddulphiaceae + Triceratiaceae (BID) | 1 2 3 4 | 46.4 28.5 14.0 19.4 | 10.7 18.4 18.0 14.9 | 42.9 53.1 68.0 65.7 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 88 99 98 | 0.1 22.8 16.6 0.0 | 12.0 18.2 10.6 3.2 | 87.9 59.1 74.8 96.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 54 99 0 |
| Chaetocerotaceae (CHA) | 1 2 3 4 | 41.5 23.8 5.6 28.9 | 8.3 21.5 9.7 22.9 | 50.2 54.7 84.8 48.2 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 0.8 17.3 1.3 5.3 | 37.0 35.4 4.5 43.3 | 62.2 47.3 94.1 51.4 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Coscinodiscaceae (COS) | 1 2 3 4 | 58.6 25.8 7.5 26.3 | 6.6 22.1 22.7 21.1 | 34.7 52.1 69.8 52.6 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 60 90 78 73 | 5.6 16.9 7.0 2.8 | 7.4 23.8 18.8 45.9 | 87.0 59.2 74.3 51.3 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 75 82 69 0 |
| Cylindrotheca + Ceratoneis + Nitzschia + Hantzschia (CIL.NIT) | 1 2 3 4 | 44.9 14.3 6.4 17.7 | 9.2 15.5 11.6 14.4 | 45.9 70.2 82.0 67.9 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 0.1 5.8 0.7 0.2 | 39.4 27.8 13.6 23.0 | 60.5 66.4 85.6 76.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Cymatosiraceae (CYM) | 1 2 3 4 | 44.0 27.9 22.9 27.0 | 7.6 22.7 3.3 3.9 | 48.4 49.4 73.8 69.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 72 89 91 | 1.0 22.9 10.9 19.1 | 34.6 22.9 3.1 26.3 | 64.5 54.3 86.0 54.6 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 39 48 12 |
| Diploneis (DIP) | 1 2 3 4 | 46.6 12.0 10.8 28.9 | 11.5 15.5 8.3 4.9 | 41.9 72.5 80.9 66.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 1 16 46 52 | 0.3 4.6 2.6 22.2 | 29.4 28.4 6.4 23.9 | 70.3 67.0 91.0 53.9 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 0 60 38 19 |

Tableau V.7 : Résultats des witOMIG et witOMIGk

| Fragilariaceae + Toxariaceae (FRA.TOX) | 1 2 3 4 | 47.3 26.5 9.1 43.5 | 12.2 19.1 7.7 18.6 | 40.5 54.4 83.1 37.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 99 | 0.4 20.6 3.7 19.7 | 37.0 20.0 3.8 30.8 | 62.6 59.4 92.5 49.5 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 99 85 |
|---|------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|-------------------------|----------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|-----------------------|
| Guinardia + Dactyliosolen (GUI.DAC) | 1 2 3 4 | 39.7 10.1 9.8 20.1 | 7.2 4.3 7.6 20.7 | 53.1 85.6 52.6 59.2 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 2.0 1.6 0.5 0.9 | 35.1 30.4 4.3 21.7 | 62.9 67.9 95.3 77.4 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Hemiaulaceae (HEM) | 1 | 37.8 | 4.9 | 57.3 | <0.0001 | 100 | 5.8 | 35.5 | 58.7 | <0.0001 | 99 |
| | 2 | 10.5 | 11.8 | 77.7 | <0.0001 | 100 | 1.0 | 41.0 | 58.0 | <0.0001 | 99 |
| | 3 | 6.3 | 14.8 | 78.8 | <0.0001 | 99 | 2.7 | 16.4 | 81.0 | <0.0001 | 80 |
| | 4 | 43.6 | 18.8 | 37.9 | <0.0001 | 99 | 20.1 | 30.8 | 49.1 | <0.0001 | 92 |
| Lauderia + Detonula (LAU.DET) | 1 2 3 4 | 44.5 20.5 8.3 16.9 | 9.3 22.1 7.8 6.9 | 46.1 57.4 84.0 76.2 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 32 70 98 99 | 0.2 13.0 0.8 1.9 | 31.5 25.2 5.1 43.1 | 68.3 61.8 94.0 55.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 0 63 84 2 |
| Leptocylindraceae (LEP) | 1 2 3 4 | 50.8 11.8 4.5 59.2 | 12.4 5.7 4.6 7.8 | 36.8 82.5 90.9 33.0 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 1.6 2.2 4.7 39.4 | 27.9 4.7 12.2 13.5 | 70.5 93.1 83.1 47.2 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Licmophoraceae (LIC) | 1 | 40.7 | 6.9 | 52.4 | <0.0001 | 9 | 1.8 | 36.8 | 61.4 | <0.0001 | 0 |
| | 2 | 60.2 | 3.3 | 36.5 | <0.0001 | 25 | 56.7 | 3.8 | 39.5 | <0.0001 | 24 |
| | 3 | 5.3 | 8.8 | 85.9 | <0.0001 | 50 | 0.2 | 10.1 | 89.7 | <0.0001 | 0 |
| | 4 | 16.9 | 11.2 | 73.9 | <0.0001 | 96 | 1.1 | 36.2 | 62.8 | <0.0001 | 56 |
| Lithodesmiaceae (LIT) | 1 | 53.4 | 14.0 | 32.5 | <0.0001 | 100 | 4.2 | 35.6 | 60.2 | <0.0001 | 94 |
| | 2 | 21.3 | 25.5 | 53.2 | <0.0001 | 98 | 12.8 | 27.1 | 60.1 | <0.0001 | 76 |
| | 3 | 6.1 | 12.9 | 81.1 | <0.0001 | 99 | 1.2 | 12.7 | 86.1 | <0.0001 | 100 |
| | 4 | 16.5 | 2.8 | 80.7 | <0.0001 | 99 | 13.2 | 28.8 | 58.0 | <0.0001 | 26 |
| Naviculaceae + | 1 | 57.3 | 10.7 | 32.0 | <0.0001 | 100 | 4.8 | 10.9 | 84.3 | <0.0001 | 77 |
| | 2 | 17.0 | 21.6 | 61.4 | <0.0001 | 100 | 9.3 | 27.8 | 62.9 | <0.0001 | 99 |

| Lyrellaceae (NAV.LYR) | 3 | 10.5 | 5.5 | 84.0 | <0.0001 | 99 | 1.2 | 10.9 | 88.6 | <0.0001 | 100 |
|-----------------------------------|------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|-------------------------|----------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|-----------------------|
| | 4 | 21.7 | 18.0 | 60.3 | <0.0001 | 100 | 0.6 | 43.9 | 55.6 | <0.0001 | 99 |
| Paralia (PAR) | 1 | 52.8 | 12.2 | 35.1 | <0.0001 | 100 | 2.4 | 22.5 | 75.1 | <0.0001 | 99 |
| | 2 | 28.8 | 17.4 | 53.7 | <0.0001 | 98 | 22.4 | 17.6 | 60.0 | <0.0001 | 76 |
| | 3 | 9.9 | 6.8 | 83.3 | <0.0001 | 99 | 0.7 | 1.9 | 97.4 | <0.0001 | 100 |
| | 4 | 36.9 | 4.6 | 58.5 | <0.0001 | 99 | 31.9 | 15.1 | 53.0 | <0.0001 | 43 |
| Pleurosigmataceae (PLE) | 1 2 3 4 | 47.8 13.8 6.3 29.7 | 11.3 23.1 8.3 19.9 | 40.9 63.1 85.5 50.4 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 95 99 100 | 0.7 4.7 1.1 4.9 | 14.5 38.6 6.0 42.2 | 84.8 56.8 92.9 52.9 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 93 92 99 |
| Pseudo-nitzschia (PSE) | 1 2 3 4 | 49.7 30.9 10.7 66.1 | 13.3 20.2 5.6 2.8 | 36.9 48.9 83.7 31.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 1.5 25.0 1.0 48.3 | 38.2 29.4 4.5 5.3 | 60.4 45.6 94.4 45.4 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Rhaphoneidaceae (RHA) | 1 2 3 4 | 44.7 27.1 7.7 19.4 | 10.7 22.0 5.5 14.9 | 44.6 50.9 86.8 65.7 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 32 70 99 99 | 0.0 21.9 3.8 0.0 | 8.9 21.4 3.0 3.2 | 91.1 56.7 93.2 96.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 0 62 99 0 |
| Rhizosolenia + Proboscia (RHI) | 1 2 3 4 | 44.0 19.3 7.3 46.5 | 9.9 24.1 8.4 16.3 | 46.1 56.6 84.3 37.3 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 0.1 11.7 0.5 22.5 | 38.5 27.1 6.5 29.6 | 61.5 61.2 93.0 48.0 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Skeletonema (SKE) | 1 | 37.2 | 6.1 | 56.7 | <0.0001 | 100 | 18.3 | 22.0 | 59.7 | <0.0001 | 99 |
| | 2 | 55.3 | 7.0 | 67.7 | <0.0001 | 100 | 51.3 | 9.1 | 39.6 | <0.0001 | 99 |
| | 3 | 7.7 | 6.8 | 85.5 | <0.0001 | 99 | 1.0 | 12.3 | 86.7 | <0.0001 | 100 |
| | 4 | 14.6 | 10.4 | 75.0 | <0.0001 | 100 | 1.4 | 30.7 | 67.9 | <0.0001 | 99 |
| Striatellaceae (STR) | 1 | 41.4 | 6.5 | 52.1 | <0.0001 | 0.1 | 2.1 | 35.3 | 62.6 | <0.0001 | 0 |
| | 2 | 47.1 | 12.3 | 40.6 | <0.0001 | 5 | 42.5 | 17.9 | 39.6 | <0.0001 | 23 |
| | 3 | 5.0 | 8.6 | 86.3 | <0.0001 | 18 | 0.4 | 10.0 | 89.6 | <0.0001 | 0 |
| | 4 | 20.8 | 2.7 | 76.6 | <0.0001 | 36 | 7.7 | 35.1 | 57.2 | <0.0001 | 45 |
| Thalassionemataceae (THN) | 1 2 3 4 | 37.2 14.2 6.9 56.8 | 4.6 17.3 10.7 10.4 | 58.2 68.5 82.4 32.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 11.9 4.8 1.4 35.6 | 24.9 34.8 10.4 17.8 | 63.2 60.4 88.2 46.6 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
|--|------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|-------------------------|----------------------------|------------------------------|------------------------------|--|-----------------------|
| Thalassiosiraceae (THS) | 1 2 3 4 | 46.9 25.4 7.5 19.1 | 11.7 22.6 12.2 4.3 | 41.4 51.9 80.3 76.6 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 0.2 20.3 1.4 23.3 | 33.0 22.0 10.4 16.6 | 66.7 57.7 88.2 60.0 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 100 99 |
| Amphidinium + Katodinium (AMP.KAT) | 1 2 3 4 | 44.7 13.5 12.1 15.9 | 10.7 11.1 5.3 2.8 | 44.6 75.4 82.6 81.3 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 16 50 99 99 | 0.0 7.0 2.4 21.6 | 8.6 21.8 7.7 17.6 | 91.1 71.3 89.9 60.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 0 79 100 51 |
| Ceratiaceae (CEI) | 1 2 3 4 | 51.9 20.3 7.0 33.3 | 10.5 24.5 7.8 23.8 | 37.6 55.4 85.3 42.9 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 91 71 74 | 1.5 10.9 9.6 9.6 | 11.3 29.9 10.6 39.0 | 87.2 59.2 79.8 51.3 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 95 57 10 |
| Dinophysiales (DIN) | 1 2 3 4 | 49.0 22.2 4.3 17.9 | 12.6 25.6 7.1 18.6 | 38.4 52.2 88.6 63.5 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 86 76 48 40 | 0.9 12.9 3.2 0.5 | 34.2 30.1 11.3 6.1 | 64.9 57.0 85.5 93.4 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 85 81 0 0 |
| Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea (DIPp) | 1 2 3 4 | 46.9 1.6 7.5 12.6 | 11.7 20.6 9.3 2.4 | 41.4 65.8 83.2 85.0 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 25 69 79 69 | 0.2 4.4 0.5 10.1 | 33.0 32.0 6.4 28.8 | 66.8 63.6 93.1 61.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 0 83 74 0 |
| Gonyaulacaceae (GON) | 1 2 3 4 | 51.4 20.7 6.3 13.4 | 12.4 25.0 6.8 2.7 | 36.3 54.3 86.9 84.0 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 90 79 92 | 1.8 11.2 8.8 9.2 | 36.4 29.6 11.6 30.4 | 71.8 59.2 79.7 60.4 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 84 95 46 38 |
| Gymnodinium + | 1 | 46.7 | 11.0 | 42.3 | <0.0001 | 100 | 0.3 | 10.5 | 89.2 | <0.0001 | 99 |

| Gyrodinium (GYM) | 2 | 18.3 | 25.5 | 56.1 | <0.0001 | 99 | 11.0 | 27.7 | 61.4 | <0.0001 | 99 |
|---------------------------------------|------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|-------------------------|--------------------------|------------------------------|------------------------------|--|----------------------|
| | 3 | 10.5 | 4.8 | 84.7 | <0.0001 | 99 | 1.9 | 7.8 | 90.4 | <0.0001 | 100 |
| | 4 | 29.7 | 24.4 | 45.9 | <0.0001 | 99 | 7.1 | 37.4 | 55.5 | <0.0001 | 98 |
| Heterocapsa (HET) | 1 | 57.1 | 8.1 | 34.8 | <0.0001 | 100 | 3.8 | 4.4 | 91.8 | <0.0001 | 76 |
| | 2 | 18.1 | 27.4 | 54.6 | <0.0001 | 99 | 8.9 | 34.0 | 57.1 | <0.0001 | 99 |
| | 3 | 13.6 | 3.6 | 82.8 | <0.0001 | 99 | 5.0 | 12.5 | 82.5 | <0.0001 | 100 |
| | 4 | 36.0 | 22.5 | 41.5 | <0.0001 | 99 | 11.9 | 37.5 | 50.7 | <0.0001 | 79 |
| Kareniaceae (KAR) | 1 | 50.5 | 9.6 | 39.9 | <0.0001 | 53 | 1.0 | 7.2 | 91.8 | <0.0001 | 83 |
| | 2 | 10.9 | 3.8 | 85.2 | <0.0001 | 35 | 1.5 | 14.8 | 83.7 | <0.0001 | 7 |
| | 3 | 5.1 | 8.6 | 86.3 | <0.0001 | 16 | 0.4 | 9.7 | 89.9 | <0.0001 | 0 |
| | 4 | 12.9 | 2.7 | 84.3 | <0.0001 | 18 | 9.2 | 29.9 | 60.9 | <0.0001 | 0 |
| Polykrikaceae (POL) | 1 | 47.4 | 10.4 | 42.2 | <0.0001 | 2 | 0.2 | 9.5 | 90.3 | <0.0001 | 0 |
| | 2 | 14.8 | 23.1 | 62.0 | <0.0001 | 18 | 7.4 | 30.4 | 62.1 | <0.0001 | 74 |
| | 3 | 7.9 | 15.9 | 76.2 | <0.0001 | 40 | 2.0 | 14.8 | 83.2 | <0.0001 | 59 |
| | 4 | 19.4 | 14.9 | 65.7 | <0.0001 | 36 | 0.0 | 3.2 | 96.8 | <0.0001 | 0 |
| Prorocentrum (PRO) | 1 | 53.1 | 11.4 | 35.5 | <0.0001 | 100 | 2.3 | 16.5 | 81.2 | <0.0001 | 99 |
| | 2 | 12.4 | 3.4 | 84.5 | <0.0001 | 94 | 2.6 | 16.4 | 81.0 | <0.0001 | 93 |
| | 3 | 4.0 | 6.4 | 89.6 | <0.0001 | 98 | 1.1 | 11.0 | 87.9 | <0.0001 | 86 |
| | 4 | 33.9 | 23.4 | 42.6 | <0.0001 | 99 | 10.6 | 39.2 | 52.2 | <0.0001 | 92 |
| Protoperidinium + Peridinium (PRP) | 1 2 3 4 | 43.9 18.6 5.2 14.9 | 10.2 26.4 6.6 13.0 | 46.0 55.0 88.2 72.0 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 100 99 100 | 0.0 8.6 0.6 1.2 | 36.0 35.3 16.8 22.6 | 64.0 56.0 82.7 76.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 99 90 99 |
| Scrippsiella + | 1 | 54.2 | 11.7 | 34.1 | <0.0001 | 100 | 3.0 | 17.5 | 79.4 | <0.0001 | 99 |
| Ensiculifera + | 2 | 16.7 | 16.6 | 66.7 | <0.0001 | 91 | 6.7 | 20.3 | 73.0 | <0.0001 | 96 |
| Pentapharsodinium | 3 | 8.4 | 8.4 | 83.2 | <0.0001 | 91 | 13.3 | 10.9 | 75.8 | <0.0001 | 87 |
| (SCR) | 4 | 13.4 | 10.8 | 75.8 | <0.0001 | 100 | 3.1 | 23.5 | 73.3 | <0.0001 | 99 |
| Euglenoidea (EUG) | 1 | 41.8 | 8.9 | 49. | <0.0001 | 100 | 10.1 | 28.8 | 61.1 | <0.0001 | 99 |
| | 2 | 52.2 | 9.9 | 37.9 | <0.0001 | 90 | 0.6 | 36.4 | 63.0 | <0.0001 | 95 |
| | 3 | 5.2 | 11.4 | 83.5 | <0.0001 | 90 | 48.0 | 14.7 | 37.3 | <0.0001 | 83 |

| | 4 | 20.2 | 3.9 | 75.9 | <0.0001 | 100 | 0.3 | 5.1 | 94.6 | <0.0001 | 58 |
|---------------------------|------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|--|------------------------|---------------------------|------------------------------|------------------------------|--|----------------------|
| Prymnesiophyceae (PRY) | 1 2 3 4 | 44.7 15.6 8.5 19.4 | 10.7 14.4 7.7 14.9 | 44.6 70.0 83.9 65.7 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 33 73 99 99 | 0.0 8.5 0.7 0.0 | 8.9 21.4 3.4 3.2 | 91.1 70.1 95.9 96.8 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 0 98 99 0 |
| Dictyochophyceae (DIC) | 1 2 3 4 | 48.1 12.1 3.2 17.1 | 9.0 10.0 5.4 2.8 | 42.9 77.9 91.4 80.1 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 100 91 91 100 | 0.4 2.3 2.0 23.2 | 13.1 12.1 13.0 16.3 | 86.4 85.6 85.0 60.5 | <0.0001 <0.0001 <0.0001 <0.0001 | 99 91 87 58 |

3.1.2. Diversité fonctionnelle

3.1.2.1. Traits fonctionnels significatifs pour relier la diversité à l'environnement

Parmi les 39 traits fonctionnels testés (section 2.3.3.2), 19 ont été gardés en se basant sur l'AIC des GAM faits sur les deux premiers axes de l'OMI. Six traits conservés sont qualitatifs et les treize autres sont quantitatifs. Parmi eux, la stratégie CSR, le style de vie et le rapport Si/N optimal ont été significativement identifiés sur les deux axes. Les traits significativement identifiés à un seul axe sont le DAS, le régime trophique, la toxicité, la colonialité, le biovolume, les optima en Si/P, N/P, [PO4³⁻], température, la tolérance aux concentrations en NH4⁺, la gamme de croissance en Si/N, Si/P, N/P, [NH4⁺], la température et la salinité.

3.1.2.2. Les groupes fonctionnels identifiés

Neuf groupes fonctionnels ont été identifiés sur la base de ces traits par un partitionnement k-means (Figure V.15).



Figure V.15 : Positions des groupes fonctionnels dans le plan environnemental de l'OMI, identifiés par kmeans.

- Le groupe 1 est caractérisé par une unité taxonomique (BID) et est corrélé positivement à NH4⁺, NO_x, Si(OH)4 et anti-corrélé à la salinité (Figure V.16). Ce groupe fonctionnel est fortement silicifié (DAS = 2), tychopélagique (Life style = 1), présent dans des eaux où le rapport Si/N est faible (0.6) par rapport aux rapports théoriques de Redfield, la gamme de concentration en NH4⁺ pour sa croissance et la gamme tolérée sont importantes (respectivement 1.2 et 2 µM) et où les concentrations en PO4³⁻ sont importantes également (0.15 µM). Ce sont des cellules plutôt grosses (biovolume ~50000 µm³) (Figure V.16).
- Le groupe 2 est caractérisé par sept UTs (COS, CYM, GUI.DAC, GYM, PAR, POL, THS) plutôt coloniales (colonialité = 1) qui sont corrélées aux concentrations en PO₄³⁻, aux vents et à la pression et anti-corrélées à la température et au rapport Si/N. Il comprend des UTs vivant dans des eaux plutôt froides (13 C).
- Le groupe 3 est caractérisé par six UTs (CEI, CYL.NIT, GON, HEM, KAR, SCR) et est corrélé au rapport Si/P et anti-corrélé aux vents et à la salinité. Il comprend des UTs qui croissent dans des eaux où les rapports Si/P et N/P sont importants (respectivement 25, 11) et où les concentrations en PO₄³⁻ sont faibles (0.10 μM). Ce sont des cellules relativement petites (< 5000 μm³).
- Le groupe 4 est le groupe dans lequel le plus d'UTs (DIC, DIPp, HET, LAU.DET, NAV, PRP, RHI.PRO, THN) sont représentées avec la plus grande diversification de traits fonctionnels par rapport aux autres groupes.
- Le groupe 5 est caractérisé par quatre UTs (DIN, FRA.TOX, LIT) et est corrélé aux concentrations en NH₄⁺, Si(OH)₄ et au rapport N/P et anti-corrélé à la salinité. Il comprend des UTs aux stratégies S et R avec des tolérances salines plutôt élevées (5 psu).
- Le groupe 6 est caractérisé par deux UTs (EUG, LEP) et est corrélé au rapport Si/P et en moindre mesure à la température et anti-corrélé aux vents, à la pression et aux concentrations en PO₄³⁻. Il comprend des UTs aux stratégies S et R qui croissent dans des milieux avec un rapport Si/P élevé (15) et des eaux plus tempérées (18°C), mais avec une faible gamme de croissance vis-à-vis de la température (6°C) et de taille plutôt petites (< 5000 µm³).

- Le groupe 7 est caractérisé par quatre UTs (CHA, PRO, PSE, STR) et est corrélé au rapport Si/N, à la température et anti-corrélé aux vents, aux précipitations, à la pression et aux concentrations en PO₄³⁻. Il comprend des UTs légèrement silicifiées (DAS = 1), plutôt coloniales (colonialité = 1), toxiques et de taille plutôt petite (< 5000 μm³).
- Le groupe 8 est caractérisé par deux UTs (LIC, SKE) et est corrélé au rapport Si/N, à la température et anti-corrélé aux vents, aux précipitations, à la pression et aux concentrations en PO₄³⁻. Il comprend des UTs légèrement silicifiées (DAS = 1), de stratégie R, toxiques qui croissent dans des milieux où le rapport Si/N est élevé (1.5) avec une gamme de croissance importante (2.5) et où le rapport N/P est faible (2.5) avec une gamme de croissance faible (3). La gamme de croissance du rapport Si/P y est également faible (5). Ces UTs ont des gammes de croissance et de tolérance aux concentrations en NH₄⁺ faibles (respectivement 0.4 et 0.6 µM) avec une gamme de croissance de salinité faible (1 psu).
- Le groupe 9 est caractérisé par quatre UTs (AMP.KAT, DIP, PLE, RHA) et est corrélé aux vents et anti-corrélé aux rapports Si/P et N/P. Il comprend des UTs plutôt benthiques qui croissent dans des milieux où le rapport Si/P est plutôt faible (12).





Figure V.16 : Valeurs des traits fonctionnels en fonction de chaque groupe fonctionnel.

1 = BID, 2 = COS, CYM, GUI.DAC, GYM, PAR, POL, THS, 3 = CEI, CYL.NIT, GON, HEM, KAR, SCR, 4 = DIC, DIPp, HET, LAU.DET, NAV, PRP, RHI.PRO, THN, 5 = DIN, FRA.TOX, LIT, 6 = EUG, LEP, 7 = CHA, PRO, PSE, STR, 8 = LIC, SKE, 9 = AMP.KAT, DIP, PLE, RHA.

3.2. Évolution bi-décennale de la diversité du phytoplancton

3.2.1. Évolution de la diversité taxonomique

3.2.1.1. Variabilité spatiale des évolutions

Les deux premiers axes de la BGCOIA représentent 70% et 19% de la variabilité totale (Figure V.17). La plupart des dinoflagellés sont représentés sur la partie supérieure droite du cercle de corrélation à l'exception des Amphidinium + Katodinium (AMP.KAT; en bas à gauche), et des *Heterocapsa* (HET), Gymnodinium + Gyrodinium (GYM), Polykrikaceae (POL) et des Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium + Oblea (DIPp; en haut à gauche). Les diatomées sont, quant à elles, représentées de manière équitable sur les quatre sous-parties du cercle de corrélation. On notera également la présence des euglénophycées en haut à droite, des silicoflagellés (DIC) en haut au centre et des haptophytes (PRY) en bas à gauche.

Les stations sont représentées selon deux gradients écologiques. Sur le premier axe, les stations du nord (à gauche) sont opposées aux stations du sud (à droite) et sur le deuxième axe les stations les moins salées (en haut) sont opposées aux stations les plus salées (en bas).



Figure V.17 : Variabilité spatiale de la diversité taxonomique du phytoplancton.

Les variables environnementales permettent de mettre en évidence les gradients écologiques mentionnés précédemment (Figure V.18). Sur le premier axe les variables de température ainsi que les rapports Si/N et Si/P sont opposés aux vents méridionaux indiquant un gradient nord-sud qui traduit l'opposition des stations plus chaudes et plus concentrées en acide silicique (par rapport aux autres nutriments) de Méditerranée et du Bassin d'Arcachon, par rapport aux stations plus froides de la Manche / Mer du Nord. Sur le second axe la salinité est opposée aux débits des fleuves, aux concentrations en nutriments dans les fleuves et dans les écosystèmes côtiers. Cela traduit l'opposition entre les stations du Bassin d'Arcachon, de Baie de Vilaine et de Baie de Somme interne, par rapport aux stations de Méditerranée et du Manche occidentale.

Comme dans le chapitre 3, ce sont des variables locales qui permettent de mettre en évidence les gradients existants entre les stations considérées.



Figure V.18 : Variabilité spatiale des forçages environnementaux à la diversité taxonomique du phytoplancton.

3.2.1.2. Changements temporels à l'échelle des écosystèmes côtiers français

Les évolutions temporelles des UTs et des forçages environnementaux ont été exprimées au travers de moyennes par groupes identifiés : trois groupes pour les évolutions du phytoplancton et deux groupes pour les forçages environnementaux. Ces évolutions sont à reporter sur les plans à deux axes relatifs aux WGCOIA phytoplancton et environnement.

La grande majorité des UTs sont sur la partie droite de l'axe 1 à l'exception de deux dinoflagellés (POL et DIN) et de cinq diatomées (GUI.DAC, COS, BID, STR et LIC). Sur l'axe 2 une majorité de diatomées est présente sur la partie haute alors qu'une majorité de dinoflagellés est présente sur la partie basse (Figure V.19).

Trois groupes ont été identifiés par la partition floue avec deux groupes bien distincts (groupes A et C) et le groupe B qui regroupe des stations moins proches entre elles. Le groupe A à une trajectoire en forme de 'V' et le groupe C a une trajectoire linéaire sur l'axe B. Le groupe B aurait plutôt une trajectoire moyenne proche de celle du groupe A avec une variabilité moindre, cependant les trajectoires des stations étant assez différentes, il est difficile d'être catégorique. Les stations du groupe A (Manche /Mer du Nord) montrent un changement abrupt de trajectoire de leurs communautés phytoplanctonique au début des années 2010, principalement dû à une augmentation de certains dinoflagellés (HET, GON, AMP.KAT) et d'une diatomée (LAU.DET). Le groupe C (Bassin d'Arcachon, Méditerranée) ne montre pas de tel shift, mais des augmentations des mêmes groupes taxonomiques sont recensées.



Figure V.19 : Variabilité temporelle de la diversité taxonomique du phytoplancton. Les diagrammes circulaires représentent le pourcentage d'appartenance à chacun des groupes identifiés.

Les paramètres environnementaux identifiés comme exerçant une influence sur les changements temporels sur l'ensemble des sites sont tous des paramètres climatiques locaux à l'exception des concentrations en NH₄⁺ et de la NHT (Figure V.20). Les deux premiers axes expriment majoritairement des variables de circulation atmosphérique telles que les précipitations et les régimes des vents. Les précipitations sont également bien représentées sur les deux axes. La température, au travers de la NHT est présente sur le premier axe.

Deux groupes ont été identifiés : le premier groupe regroupe les stations de Manche / Mer du Nord et le second groupe regroupe les stations au sud de la Bretagne. La station du Portzic en mer d'Iroise, quant à elle, appartient à 50% aux deux groupes.

Les stations du premier groupe ont une trajectoire en forme de «V» et sont caractéristiques de stations ou un changement a eu lieu dans le régime des vents méridionaux ainsi que dans les régimes de précipitations notamment. Le second groupe a une trajectoire linéaire et est caractéristique de stations dans lesquelles les précipitations ont tendance à diminuer alors que la température et l'intensité des vents méridionaux et l'intensité des vents globaux ont augmenté.

On notera une trajectoire similaire, quoiqu'inversée, entre les stations du groupe A dans le plan phytoplancton et les stations du groupe A dans le plan forçages, mais les deux groupes sont constitués des mêmes stations.





Figure V.20 : Variabilité temporelle des forçages environnementaux à la diversité taxonomique du phytoplancton. Les diagrammes circulaires représentent le pourcentage d'appartenance à chacun des groupes identifiés.

3.2.2. Évolution de la diversité fonctionnelle

3.2.2.1. Variabilité spatiale des évolutions

Les deux premiers axes de la BGCOIA représentent 68% et 23% de la variabilité totale (Figure V.21). Parmi les 9 groupes fonctionnels, les GF 1, GF 2, GF 3, GF 4, GF 6, GF 7 et GF 9 sont les mieux représentés. Les GF 2 et 7 sont opposés aux GF 3 et 9 selon un axe bas-gauche, haut-droit tandis que les GF 1, 4 et 6 sont exprimés sur la partie haut-gauche du cercle de corrélation.

Les groupes fonctionnels sont discriminés spatialement avec une dominance du groupe GF2 dans les écosystèmes de Manche / Mer du Nord, une dominance des

groupes GF1, 4 et 6 en Baie de Vilaine et dans le Bassin d'Arcachon et une dominance des GF 3 et 9 en Méditerranée.



Figure V.21 : Variabilité spatiale de la diversité fonctionnelle du phytoplancton.

Comme précédemment, ce sont à nouveau des variables locales qui discriminent spatialement les groupes fonctionnels (Figure V.22). Le gradient de température est toujours présent sur l'axe 1 et le gradient d'influence continentale sur l'axe 2. Les écosystèmes méditerranéens se retrouvent donc naturellement placés sur la partie gauche et opposés aux écosystèmes de Manche / Mer du Nord. Les écosystèmes de Baie de Vilaine et du Bassin d'Arcachon sont opposés aux écosystèmes méditerranéens et aux écosystèmes de Manche / Mer du Nord sur l'axe continental.



Figure V.22 : Variabilité spatiale des forçages environnementaux ಠla diversité fonctionnelle du phytoplancton.

3.2.2.2. Changements temporels à l'échelle des écosystèmes côtiers français

Les évolutions temporelles des groupes fonctionnels sont à reporter sur les plans à deux axes relatifs aux WGCOIA phytoplancton et environnement.

Les groupes fonctionnels se situent sur la partie gauche de l'axe 1 à l'exception des GF 6 et 7 qui sont situés au centre. Les GF 1, 3, 5, 6, 7 et 8 sont situés sur la partie haute de l'axe 2 quand les GF 2, 4 et 9 sont situés sur sa partie basse.

Quatre groupes ont été identifiés par la partition floue avec trois groupes bien distincts (groupes B, C et D) et le groupe A qui regroupe des stations moins proches entre elles. Le groupe B (bleu) a une trajectoire en forme de 'U', le groupe C (rouge) est plutôt linéaire et le groupe D (vert) a une trajectoire en forme de 'L'. Le groupe A (violet) est bien moins clair et semble regrouper des stations qui n'appartiennent pas à un groupe à part entière avec cette classification. Un changement abrupt semble avoir eu lieu aux stations des groupes B (Baie de Somme interne, Manche occidentale, Rade de Brest, Bassin d'Arcachon) et D (Mer du Nord large, Manche orientale) au début des années 2010.

Ce sont à nouveau des variables 'large échelle' qui expliquent la variabilité temporelle de la diversité fonctionnelle du phytoplancton. Les deux premiers axes expriment des gradients basés sur des variables de circulation atmosphérique.

Deux groupes ont été identifiés : le premier groupe regroupe les stations du Manche / Mer du Nord et le second groupe regroupe les stations du sud de la Bretagne. Les stations des deux groupes ont une trajectoire en forme de «V» et sont caractéristiques de stations ou un changement de trajectoire a eu lieu dans la circulation atmosphérique. La variabilité semble néanmoins plus importante pour les stations du groupe 1.



Figure V.23 : Variabilité temporelle de la diversité fonctionnelle du phytoplancton. Les diagrammes circulaires représentent le pourcentage d'appartenance à chacun des groupes identifiés.



Figure V.24 : Variabilité temporelle des forçages environnementaux à la diversité fonctionnelle du phytoplancton. Les diagrammes circulaires représentent le pourcentage d'appartenance à chacun des groupes identifiés.

4. Discussion

4.1. Diversité et niches écologiques

Afin de définir les niches écologiques des différentes unités taxonomiques, un sousensemble de conditions environnementales a été utilisé dans le but de se rapprocher le plus des conditions affectant directement les communautés phytoplanctoniques. Ce sous-ensemble comprend les concentrations en nutriments et leurs rapports, la température, la salinité et le climat local. Ces variables sont en accord avec celles utilisées par Hernández-Fariñas et al. (2015). La salinité ainsi que les concentrations en nutriments et leurs rapports font partie des variables expliquant au mieux les différences de niches entre UTs. La pression atmosphérique et les vents méridionaux sont également importants dans la définition spatiale des niches.

L'approche par niches écologiques permet de mettre en évidence le caractère généraliste ou le caractère spécialiste des UTs. De nombreuses UTs comme par exemple les diatomées Guinardia + Dactyliosolen ou les dinoflagellés Gymnodinium + Gyrodinium sont généralistes, car leurs niches fondamentales occupent 100% de l'espace environnemental. Toutefois, d'autres UTs comme par exemple les dinoflagellés Kareniaceae sont essentiellement présentes dans des conditions environnementales particulières : elles ne sont retrouvées presque uniquement que dans le bassin d'Arcachon. Elles affichent une affinité pour des conditions de faible salinité, des eaux pauvres en PO₄³⁻ et présentant des rapports Si/P relativement élevés. L'abondance de ces dernières a diminué entre 2000 et 2010 puis augmenté depuis entre 2010 et 2019, probablement en lien avec la diminution des concentrations en PO₄³⁻ et l'augmentation des concentrations en Si(OH)₄ suite aux changements de fonctionnement détectés dans le bassin d'Arcachon lié à la diminution de l'herbier de zostères (Lheureux et al., 2022 ; Plus et al., 2010). De plus, il a été montré que la présence de zostères Zostera marina a un effet négatif sur l'abondance des dinoflagellés (Jacobs-Palmer et al., 2020). Ainsi, la diminution de la surface couverte par l'herbier dans le Bassin d'Arcachon (Plus et al., 2010) pourrait avoir entrainé des conséquences sur la structure des communautés

phytoplanctoniques en favorisant le développement des dinoflagellés durant les dernières décennies.

4.2. Caractérisation de la diversité du phytoplancton

La diversité du phytoplancton est spatialisée selon des gradients nord-sud et continentaux. Ces gradients sont détectés aussi bien au travers de l'approche taxonomique que fonctionnelle. Il existe néanmoins des similitudes à l'échelle de l'ensemble des écosystèmes côtiers français comme l'augmentation de l'abondance d'*Heterocapsa*. Cette unité taxonomique est tolérante à des températures et salinités élevées, ce qui semble expliquer son apparition brutale à partir de 2010, certainement en lien avec une forte augmentation de la température et de la salinité (Yamaguchi et al., 1997).

La façade Manche / Mer du Nord est une façade relativement froide, avec de forts vents et de fortes concentrations en PO₄³⁻. De plus, l'augmentation des diatomées (e.g; UTs Thalassiosiraceae et Rhizosolenia + Proboscia) est favorisée en Manche / Mer du Nord, car la faible profondeur (moins de 50m en moyenne) associée à un important brassage des eaux et à de faibles températures et à une disponibilité en nutriments suffisante favorisent ces dernières. Ce sont les groupes fonctionnels GF2 et GF5 qui semblent caractériser la façade Manche / Mer du Nord. Ces deux groupes sont caractéristiques des eaux froides, ils sont constitués de petites cellules, majoritairement des diatomées aux stratégies S et R et donc adaptées au mélange des eaux (Smayda & Reynolds, 2001).

Les sites de l'océan Atlantique sont quant à eux caractérisés par des eaux un peu plus chaudes, des précipitations abondantes et une stratification des eaux plus importante (Gailhard et al., 2003). La communauté phytoplanctonique est légèrement dominée par les dinoflagellés. Ces conditions favorisent le développement d'UTs telles que Protoperidium + Peridinium et Ceratiaceae. D'un point de vue fonctionnel, cette façade est caractérisée par de petites cellules plutôt thermophiles, majoritairement présentes dans des eaux ou les concentrations en PO₄³⁻ sont faibles par rapport aux autres sels nutritifs. Cette façade est caractérisée par la présence d'UTs tychopélagiques. Dans l'océan Atlantique, les courants de marée et ceux induits par les vents favorisent en milieu côtier la remise en suspension de microalgues benthiques dans la colonne d'eau du fait de l'érosion des fonds sédimentaires (De Jonge et Van Beusevekoom, 1995 ; Guarini et al., 2004). Les courants de marées peuvent considérablement intervenir dans le réseau pélagique planctonique et notamment augmenter l'efficacité trophique des maillons trophiques supérieurs (David et al., 2016). Cette façade est également caractérisée par la présence d'euglénophycées, et donc de taxa mixotrophes. Ces UTs ont la capacité d'ingérer certains autres organismes phytoplanctoniques (e.g. petits dinoflagellés ou cryptophytes) et la capacité d'absorber certains composants organiques dissous (par osmotrophie, e.g. euglénophytes). Ces modes de nutrition peuvent être utilisés de manière permanente, soit apparaitre lorsque les sels nutritifs inorganiques dissous sont limitants. Cela procure donc un sérieux avantage aux euglénophycées par rapport aux taxa strictement autotrophes (Reynolds, 2006).

Enfin, la Méditerranée est caractérisée par de faibles concentrations en nutriments, des eaux plus chaudes et de faibles précipitations. La communauté phytoplanctonique est relativement équilibrée entre diatomées et dinoflagellés. D'un point de vue fonctionnel, cette façade est caractérisée par des diatomées benthiques qui croissent dans des eaux ou le rapport Si/P est relativement faible. Il faut cependant noter que les cyanobactéries n'ont pas été prises en compte dans cette étude, car elles n'ont pu être considérées au même niveau taxonomique, ni dans le temps ni dans l'espace. Ce groupe est cependant caractéristique des écosystèmes oligotrophes du fait de sa capacité à fixer le diazote (Derolez et al., 2020). Cela aurait pu plus largement différencier les écosystèmes méditerranéens oligotrophes des autres.

4.3. Dynamique temporelle de la diversité du phytoplancton

D'après les résultats obtenus, de grandes tendances d'évolution de la diversité phytoplanctonique se dégagent de cette étude à long terme. Néanmoins, il existe des différences entre façades maritimes vis-à-vis des réponses aux forçages environnementaux. Bien que les changements abrupts aperçus au travers de l'approche fonctionnelle soient partagés entre les façades Manche / Mer du Nord et Atlantique, ils se traduisent par des changements abrupts dans la diversité taxonomique du phytoplancton en Manche / Mer du Nord, et donc cela traduit des réponses différentes entre façades. Bien que ce soient les mêmes processus environnementaux qui semblent influencer cette diversité sur l'ensemble des façades maritimes françaises, ils semblent néanmoins jouer différemment selon les façades considérées.

Boyce et al. (2010) indiquent une diminution générale de l'ordre de 1% de la biomasse de phytoplancton par an, dans l'océan global, durant le dernier siècle à travers l'étude de la concentration en chlorophylle-*a*. Cette diminution semble particulièrement liée à l'augmentation de la température de surface de la mer (SST) et à une moindre disponibilité des nutriments en surface et ce dû à la stratification thermique des eaux.

La température, que ce soit de manière directe ou indirecte, a des effets sur la composition et la distribution des communautés phytoplanctoniques (Edwards & Richardson, 2004). Une augmentation de température favorisera la stratification des eaux, perturbant ainsi les apports verticaux de nutriments (Doney 2006). De plus, il a été reporté que des augmentations de température, notamment en hiver, induisent une augmentation du broutage par le zooplancton et ainsi un retard dans l'apparition des floraisons printanières dans la baie de San Francisco et en mer Baltique (Smetacek & Cloern, 2008). L'influence de la température sur les communautés phytoplanctoniques du littoral français a déjà été montrée au travers de l'AMO (Hernández-Fariñas, 2014). Dans notre étude, c'est la NHT et la SST qui montrent un lien avec les communautés phytoplanctoniques. De manière générale,

cela montre une influence de la température à large-échelle sur les communautés phytoplanctoniques et donc sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers français. En parallèle, des changements de circulation atmosphérique et de régime de précipitations sont détectés au début des années 2010. Ces modifications sont probablement dues à la diminution de l'AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation; Chen & Theung, 2018) entre 2005 et 2010 (Roberts et al., 2013), qui a ont induit des modifications des vents et une diminution des précipitations en Europe (Jackson et al., 2015). Cela a pour conséquence une diminution des débits des fleuves et des apports de nutriments. Cette diminution des concentrations en nutriments en provenance du continent est probablement l'effet de la diminution des précipitations et des politiques mises en place sur le continent pour limiter les phénomènes d'eutrophisation comme par exemple le décret sur l'utilisation des phosphates dans les détergents domestiques (Decret n°2007-491 du 29 mars 2007).

La façade Manche / Mer du nord se caractérise par une tendance à l'augmentation du rapport dinoflagellés sur diatomées (Figure V.25). Entre 1992 et 2007 dans l'ouest de la Manche, une diminution significative de l'abondance des diatomées est recensée, parallèlement à une augmentation de l'abondance des dinoflagellés (Widdicombe et al. 2010). En effet, l'augmentation de la température et la diminution de la concentration en nutriments sont des conditions défavorables pour les diatomées (Marinov et al., 2010). De plus, plusieurs espèces mixotrophes font partie des dinoflagellés. Ces espèces peuvent atteindre des taux de croissance très élevés et sont donc particulièrement adaptées à l'augmentation des épisodes de stratification de la colonne d'eau (Liu et al., 2017). Plus récemment, Hernández-Fariñas et al. (2014) ont montré que les unités taxonomiques Gymnodinium + Gyrodinium, Amphidinium + Katodinium et ProtoPeridinium + Peridinium, trois dinoflagellés, ont particulièrement contribué à la modification du rapport dinoflagellés / diatomées suggérant une augmentation de l'abondance des dinoflagellés plutôt qu'une diminution de l'abondance des diatomées.

Dans ce travail, une augmentation des silicoflagellés Dictyochophyceae, des dinoflagellés Amphidinium + Katodinium, Gymnodinium + Gyrodinium,

Prorocentrum, Protoperidinium + Peridinium, Scrippsiella + Ensiculifera + Pentapharsodinium et des diatomées Chaetocerotaceae, Cymatosiraceae, Leptocylindraceae, Rhaphoneidaceae et Rhizosolenia + Proboscia est observée en Manche / Mer du Nord. Ces augmentations sont mises en lien avec des changements de régime des vents et une diminution des précipitations. Cela coïncide avec augmentation de l'abondance d'UTs plutôt coloniales et benthiques entre 2000 et 2010 dans des milieux ou le rapport Si/P est faible (groupe D, Figure V.23). À partir de 2010 une augmentation des dinoflagellés Ceratiaceae, Gonyaulacaceae, Heterocapsa, Kareniaceae et des diatomées Lauderia + Detonula, en lien avec une augmentation de la température est également observée.

Légèrement plus au sud, Men er Roue, Ouest Loscolo et Lanvéoc large semblent avoir des tendances climatiques et hydrobiologiques similaires. Leurs évolutions sont principalement caractérisées par une augmentation des températures, et de la composante zonale du vent ainsi que par une diminution de la composante méridionale du vent et des concentrations en nutriments. En sud Bretagne, les vents exercent une influence sur le transport des eaux douces de la Loire et de la Gironde le long de la côte française (Koutsikopoulos & Cann, 1996). Sous l'influence des conditions météorologiques les plus courantes, les panaches de ces deux cours d'eau s'étendent vers le nord-ouest, mais, dans des conditions météorologiques particulières, un transport vers le sud-ouest peut participer à la diminution des apports nutritifs continentaux. Concernant la diversité du phytoplancton, le rapport dinoflagellés sur diatomées reste constant au cours de cette période à ces stations sauf à Teychan bis (Figure V.25). Men er Roue et Ouest Loscolo sont sous l'influence directe de la Loire et de la Gironde. Cette façade est principalement caractérisée par une augmentation de l'abondance de thermophiles à partir de 2010 et une augmentation d'unités taxonomiques tychopélagiques et silicifiantes.



Figure V.25 : Évolution du rapport dinoflagellés / diatomées dans les écosystèmes côtiers français entre 2000 et 2019

En ce qui concerne les stations de Méditerranée, les caractéristiques hydrologiques et climatiques semblent suivre une tendance plus linéaire sur ces 20 dernières années contrairement aux deux autres façades. L'augmentation de la température et de la composante zonale du vent est continue sur l'ensemble de la période. Derolez et al. (2020) met en avant une diminution des concentrations en nutriments dans les lagons méditerranéens et la relie à l'évolution de la diversité du phytoplancton. Des tendances différentes ont été observées pour Skeletonema (forte diminution) et les Chaetoceraceae (stagnation). Ces UTs présentent toutes deux une croissance rapide (Collos, 1986), mais sont caractérisées par des cinétiques d'absorption d'azote différentes (Collos et al., 1997). Les Chaetoceraceae seraient plus adaptées que Skeletonema aux faibles teneurs en azote qui prévalent lors de l'oligotrophisation (Derolez et al., 2020). De plus, certains auteurs ont montré que lors de période d'oligotrophisation, les communautés phytoplanctoniques peuvent passer d'une dominance des diatomées à celle des dinoflagellés (Yamamoto, 2003). Enfin, le rapport dinoflagellés sur diatomées augmente légèrement (Figure V.25). Une augmentation des dinoflagellés Ceratiaceae, Gonyaulacaceae, Heterocapsa, Kareniaceae et des diatomées Lauderia + Detonula, en lien avec une augmentation de la température et une augmentation des petites cellules en lien avec la diminution de la salinité, les changements de vents, l'augmentation des températures et les augmentations des rapports en nutriments N/P et Si/P sont également observés sur l'ensemble de la période d'étude

4.4. Conclusion

Cette étude a montré que des tendances générales se dégagent à l'échelle du littoral français. Néanmoins des gammes de variations différentes peuvent être observées à l'échelle de chaque façade maritime française (Manche / Mer du Nord, Atlantique et Méditerranée).

Nos résultats confirment que la diminution générale de la disponibilité en nutriments observée entre les années 2000 et 2019 (chapitre 3), quelles qu'en soient les causes (diminution des apports continentaux, atmosphériques, océaniques due à la diminution des précipitations et des apports continentaux, à l'augmentation de la température ou aux changements de régime des vents), ont des conséquences sur la diversité du phytoplancton. À l'échelle de l'ensemble des écosystèmes côtiers français, ces changements ont pour conséquence de favoriser le développement de cellules de petite taille (Daufresne et al., 2009 et références à l'intérieur) et de favoriser les espèces plutôt thermophiles. Cela se ressent au travers du rapport dinoflagellés sur diatomées qui augmente en Manche / Mer du Nord et en Méditerranée. Les dinoflagellés sont mieux adaptés à des milieux soumis à des stress nutritifs (e.g. limitation en sels nutritifs ; Reynolds, 2006).

En 2010, un changement abrupt intervient dans les paramètres climatiques avec de fortes conséquences en termes de communautés phytoplanctoniques en Manche / Mer du Nord. Alors que durant les dix premières années les communautés phytoplanctoniques de Manche / Mer du Nord montraient des trajectoires opposées à celles d'Atlantique et de Méditerranée, il semblerait que le changement abrupt de la variabilité climatique de 2010 ait rapproché les évolutions de ces façades. Cela se traduit notamment avec une augmentation d'unités taxonomiques thermophiles post-2010 en Manche / Mer du Nord alors que ces dernières augmentaient déjà en 2000 et augmentent toujours en 2019 dans les écosystèmes plus au sud. De plus, les changements de la circulation atmosphérique et des vents, associés à l'augmentation de la température pourraient avoir favorisé une stratification plus importante en Manche / Mer du Nord, stimulant l'augmentation observée de certains dinoflagellés tels que Ceratiaceae, Kareniaceae ou Gonyaulacaceae. Cela pourrait expliquer le rapprochement entre les communautés phytoplanctoniques de Manche / Mer du Nord avec les communautés phytoplanctoniques de l'Atlantique.

Afin de considérer un plus grand nombre d'unités taxonomiques et obtenir ainsi une vision plus complète des interactions entre le changement global et la structure des communautés phytoplanctoniques, il serait intéressant de coupler cette étude longterme multi-écosystèmes à des études intra-écosystémiques plus détaillées. En effet, certaines limites de cette étude sont principalement liées à l'homogénéisation préalable des UTs considérées, nécessaire pour le traitement conjoint de tous les sites. De plus, cibler des écosystèmes dans lesquels d'autres suivis à long terme de la faune et de la flore permettrait d'avoir une vision multi-compartiments. Intégrer de nombreux compartiments dans une même étude permettrait de dresser une carte plus complète de l'évolution des écosystèmes sous l'influence du changement global.



Chapitre 6

Discussion / synthèse générale et perspectives

Contenu du chapitre :

- Conséquences du changement global et des modifications des concentrations en nutriments et des communautés phytoplanctoniques
- Intérêt des réseaux d'observation à long terme et études multi-échelles
- Perspectives futures

1. Changement global et nutriments / phytoplancton dans les écosystèmes côtiers

1.1. Changement global : conséquences sur les services écosystémiques

Du fait du changement global, les services écosystémiques sont impactés (Schröter et al., 2005). Il reste néanmoins difficile à ce jour de réellement évaluer l'impact sur la valeur totale de ces services (Pendleton et al., 2016).

Services de provision

La provision de nourriture par les écosystèmes côtiers est impactée par le changement global. Au-delà des études de Beaugrand et al. (2003) et Luczak et al. (2011) qui montrent des migrations de poissons et le double effet de la variabilité climatique et des activités de l'homme sur les mouvements de population de certains poissons, des exemples plus côtiers sont également assez clairs.

Le littoral français est réputé pour être une zone très importante de production de ressources alimentaires. Parmi ces dernières, l'ostréiculture est la première activité aquacole en France et est très sensible à l'environnement (David, 2016). En effet, différentes crises ont eu lieu dans le milieu ostréicole, parfois reliées à la présence de contaminants tel que le cadmium dont les concentrations dans les huîtres flirtent avec la limite de consommation (Strady et al., 2011), ou encore la présence de pathogènes (Murray & Peeler, 2005), ou bien même le climat, qui au travers de l'augmentation des températures influence directement et indirectement les huîtres : directement en influençant leur phénologie (David, 2016) et indirectement au travers des abondances de phytoplancton, la première ressource nutritive des huîtres (Robert, 2003). Les communautés phytoplanctoniques sont elles-mêmes modifiées et influencées par la disponibilité en nutriments et par le climat. Ainsi, ce sont à la fois la variabilité climatique et les activités anthropiques qui influencent

les services écosystémiques en entrainant des conséquences socio-économiques directes sur les producteurs (Thomas et al. 2016).

Un autre exemple de service de provision pourrait être la provision en énergie au travers des vents avec l'installation de parcs éoliens en mer, ou au travers des courants avec l'installation d'hydroliennes. Dans ces deux cas, les modifications de circulation atmosphérique entraineront des conséquences directes sur la quantité d'énergie produite. De plus, l'installation de telles structures a des conséquences écologiques à de nombreux niveaux donc des études de projet sont nécessaires afin d'estimer le double impact de l'installation de tells projets et du climat sur les écosystèmes comme vu dans Nogues et al. (2021).

Services de régulation et de maintenance

De nombreux services de régulation et de maintenance se retrouvent impactés par le changement global et les modifications des quantités disponibles en nutriments ainsi que les modifications de la structure des communautés phytoplanctoniques. Parmi eux se trouvent les mécanismes de filtration et séquestration de matières toxiques par certains macrophytes marins qui sont capables de piéger des particules dans leurs racines et ainsi les évacuer de la colonne d'eau (Govers, 2014). Or, les populations de macrophytes marins ont diminué durant les dernières années (Waycott et al., 2009) avec des exemples en France comme notamment dans le bassin d'Arcachon (Plus et al., 2010). Un exemple plus proche de la thématique de cette thèse serait l'impact sur le maintien des nurseries et du bon état écologique des habitats. En effet, il y a fort à parier que le changement global a un impact sur les zones de nurserie, comme dans l'Estuaire de la Gironde où des modifications de la composition des communautés de zooplancton ont eu lieu (David et al., 2005, 2007).

Il apparait évident que le changement global a un impact sur les cycles biogéochimiques des nutriments. Par exemple, la reminéralisation des nutriments est influencée par l'augmentation de la température (Nowicki & Nixon 1985) ou encore par les activités anthropiques (Paerl, 2009). Les nutriments ont eux-mêmes une influence sur la diversité phytoplanctonique qui, à son tour, influence le fonctionnement des écosystèmes étant donné que le phytoplancton est le principal producteur primaire dans les écosystèmes côtiers et que c'est une ressource nutritive pour de nombreux producteurs secondaires. De plus, des changements de prédations et d'apports en nutriments devraient générer des modifications dans la communauté phytoplanctonique (Henson et al., 2021).

Les services de provision et les services de régulation et de maintenance seront potentiellement impactés par les évolutions des écosystèmes côtiers français. Les augmentations des concentrations en nutriments dans le bassin d'Arcachon (nitrate + nitrite, ammonium, acide silicique) et dans les écosystèmes les plus soumis à une influence continentale (acide silicique) sont potentiellement une conséquence de la diminution du service de suppression des nutriments. Dans le bassin d'Arcachon, ce service est probablement impacté par la diminution de la surface de l'herbier à zostères. En parallèle, la diminution de la surface couverte par l'herbier pourrait entrainer un appauvrissement des services de protection contre l'érosion, de séquestration du carbone, de purification des eaux (Barbier et al., 2011) et même de nurserie. Ainsi c'est potentiellement une partie de la biodiversité qui pourrait être impactée. Dans la Rade de Brest, des augmentations de la fréquence de blooms toxiques sont reportées durant ces dernières années (Chapelle et al., 2015), probablement en lien avec la température, les régimes hydrodynamiques et les apports en nutriments. Ces efflorescences, de plus en plus fréquentes, pourraient impacter, au travers de la macrofaune benthique, les services de production (Ragueneau et al., 2018 et références à l'intérieur). Enfin, les changements de circulation en Manche / Mer du Nord pourraient avoir une influence sur la production d'énergie par les parcs éoliens offshores.

1.2. Changement global : conséquences sur les nutriments et le

phytoplancton

Au cours des 20 dernières années, il y a eu de nombreuses évolutions tant au niveau climatique, qu'au niveau des apports continentaux. La majorité des écosystèmes étudiés au cours de la thèse suivent des trajectoires d'évolution proches (e.g. diminution des concentrations en nutriments, diminution des apports continentaux ; Figures III.6, III.7). Les écosystèmes côtiers français ne sont pas les seuls à faire face à des diminutions des concentrations en nutriments (e.g. Port de Boston, Taylor et al., 2020) et des changements de la composition des communautés phytoplanctoniques (e.g. Baie de San Francisco, Cloern & Jassby, 2012) au cours des dernières années.

Cependant, dans certains écosystèmes, ces évolutions diffèrent, principalement en lien avec des processus locaux du fonctionnement des écosystèmes (Chapitre 4).

1.2.1. Forçages environnementaux

1.2.1.1. Des forçages similaires à tous les écosystèmes

Les séries de données de température de l'eau ou de l'air utilisées dans cette thèse montrent un point d'inflexion au début des années 2010. Ce point est précédé d'une légère diminution et suivi d'une augmentation (données non montrées). Ces résultats ne sont pas uniques dans les écosystèmes côtiers français ou de l'Europe de l'Ouest, comme vu dans Chaalali et al., (2013), Reid & Beaugrand (2012) ou encore Lüdecke et al. (2020) matériel supplémentaire). Durant cette relative diminution, les écosystèmes côtiers ont tout de même subi des évènements de température extrêmes, comme notamment la canicule de 2003. Ces évènements sont amenés à se produire de plus en plus souvent à l'échelle de l'Europe (Christidis et al., 2014) comme en témoignent les étés très chauds de 2018 (Holy et al., 2020) et 2019 (Vautard et al., 2020). Résumer l'évolution de la température de 2000 à 2019 reviendrait à dire que la température a augmenté dans les écosystèmes étudiés, plutôt sur l'ensemble de la période en Méditerranée et sur la façade atlantique tandis que, plus au nord sur la façade Manche / Mer du Nord, la température a augmenté à partir de 2010.

1.2.1.2. Des forçages différents en fonction des écosystèmes

La circulation atmosphérique fait référence à toute variable se rattachant à la pression, aux régimes des vents et également aux précipitations, bien que ces dernières puissent être légèrement hors catégorie.

La circulation atmosphérique est un paramètre particulièrement important, car il est possible de détecter les effets du changement climatique au travers de modifications (Bárdossy & Caspary, 1990). La circulation atmosphérique en Europe de l'Ouest est influencée par les interactions air-mer et notamment par l'AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation). L'AMOC a diminué au cours des dernières années avec un début de diminution situé entre 2005 (Chen & Tung, 2018) et 2009/2010 (Roberts et al., 2013). Cette diminution serait responsable d'un changement dans la circulation atmosphérique ainsi qu'une diminution des précipitations en Europe de l'Ouest (Jackson et al., 2015). La température a également une influence sur la circulation atmosphérique (Frankignoul et al., 2013) ce qui met bien en évidence l'interconnexion existante entre les forçages du changement global. On distingue deux zones différentes avec deux évolutions de la circulation atmosphérique différentes dans la typologie des forçages (Figures III.7, V.20, V.24) : la façade Manche / Mer du Nord d'une part et les façades atlantique et méditerranéenne d'autre part, avec une zone de transitions située en Bretagne. La première est caractérisée par un changement abrupt aux environs de 2010 qui caractérise un changement dans les régimes des vents et des précipitations. La seconde a une trajectoire plus linéaire plutôt caractéristique d'une diminution des précipitations durant l'entièreté de la période étudiée et une augmentation de l'intensité des vents locaux.

Les conséquences de la variabilité climatique sur les apports continentaux sont un bon exemple d'effets cascades mettant en relation les différents forçages. En effet, les changements de circulation atmosphérique et surtout les diminutions de précipitations évoquées ci-dessus ont un impact direct sur les débits des fleuves (Blöschl et al., 2007). De plus, les climatologues suspectent une influence de la température sur les débits (Labat, 2010) bien que le sens de cette relation ne soit ni unique, ni partout le même à l'échelle du globe (Nash & Gleick, 1991 ; Labat et al., 2004). En France, on peut s'attendre à une modification des débits par la température à la suite de son action sur la fonte des glaces et sur les quantités de neiges qui tombent en hiver. Durant la période étudiée, la diminution des quantités d'eau douce apportées dans les écosystèmes côtiers a un impact direct sur la salinité des milieux, comme souligné dans David et al. (2005) où les auteurs parlent de « marinisation » de l'Estuaire de la Gironde. En parallèle des débits, et sous l'impulsion de politiques de management des nutriments telle que le décret n°2007-491 du 29 mars 2007 qui proscrit l'utilisation des phosphates dans les détergents domestiques, ou la directive européenne 91/676/EC de 1991 sur l'utilisation des nitrates, une diminution des apports est observée dans les fleuves des trois façades du littoral français, avec des différences locales liées notamment à l'utilisation des sols.

1.2.2. Nutriments et phytoplancton

<u>Nutriments</u>

En conséquence de la diminution des débits et des concentrations en nutriments dans les fleuves à l'échelle de la France, une diminution des concentrations en nutriments était attendue dans les écosystèmes côtiers. Cependant, les concentrations en nutriments et leurs rapports n'ont pas évolué de la même façon à toutes les stations, que ce soit à l'échelle d'un écosystème ou à l'échelle de la France. Il est apparu que ces différences ne sont pas dues à leur position géographique ou à leur statut trophique, mais à leur degré d'influence continentale.

Par exemple, on observe des évolutions similaires dans la partie la plus interne de la Baie de Somme (mais pas à l'échelle de la baie entière), dans la Baie de Vilaine et dans l'Estuaire de la Gironde (section 3.2.1.). Ces écosystèmes estuariens sont les seuls dans lesquels les concentrations en acide silicique ont augmenté parallèlement à la diminution des concentrations en nitrate + nitrite et en orthophosphate. Des résultats similaires ont été reportés dans la littérature dans le Rhin et l'Escaut (Prins et al., 2012) et seraient dues à la diminution de l'eutrophisation en amont des estuaires au travers de processus de relargage d'acide silicique. Le Bassin d'Arcachon apparait également comme une exception parmi les écosystèmes étudiés étant donné que c'est le seul écosystème dans lequel les concentrations en nitrate + nitrite, ammonium et acide silicique ont augmenté alors que les apports continentaux, pourtant responsables des variations des concentrations en nutriments dans les autres écosystèmes, n'ont pas changé. L'hypothèse retenue permettant d'expliquer ces variations se base sur des modifications de fonctionnement de l'écosystème, en particulier à travers l'évolution des compartiments biotiques (e.g. les producteurs primaires). La diminution de l'herbier à zostères a entrainé une diminution de consommation de nutriments par ces dernières, une augmentation des apports verticaux, car le sédiment est moins bien stabilisé et donc une augmentation du pool de nutriments dans la colonne d'eau. La diminution du stock de phosphate s'expliquerait au travers de différences de ratio de consommation entre le phytoplancton, dont la biomasse semble augmenter, et les zostères ainsi que probablement par des processus de sorption sur la matière en suspension. Cependant, cette dernière hypothèse n'a pas pu être vérifiée.

De plus, il apparait également que les écosystèmes côtiers français ont subi des changements abrupts dans les trajectoires d'évolution des nutriments entre 2000 et 2010. Seulement, ces changements abrupts ne sont ni arrivés au même moment ni pour les mêmes raisons et les écosystèmes n'ont pas eu les mêmes réponses à ces perturbations. Par exemple, un changement abrupt dans l'évolution des concentrations en nutriments et des rapports est apparu en 2002 dans le Bassin d'Arcachon, probablement en lien avec la diminution générale de la consommation

de l'herbier. Dans les écosystèmes estuariens, ce changement abrupt apparait en 2005 et a probablement été déclenché par les mesures mises en place afin de réduire l'eutrophisation.

Phytoplancton

La diversité spécifique et la diversité fonctionnelle du phytoplancton sont influencées par les mêmes forçages que les concentrations en nutriments et leurs rapports et selon le même schéma nord-sud. On note une augmentation des abondances de dinoflagellés et une légère diminution des abondances de diatomées (section 5.3.2.1.2) à l'échelle des écosystèmes côtiers français qui sont probablement liées à la variabilité de la température étant donné qu'après 2010 ce sont des unités taxonomiques thermophiles et légèrement plus petites qui prolifèrent le plus. D'un point de vue taxonomique, la diversité phytoplanctonique s'exprime selon un schéma nord-sud. C'est-à-dire que les évolutions de la diversité phytoplanctonique sont similaires par façade. Cela souligne donc le lien entre la croissance phytoplanctonique et la température, l'intensité lumineuse et le statut trophique des écosystèmes. Cependant, d'un point de vue fonctionnel, la diversité phytoplanctonique ne semble pas évoluer selon un schéma nord-sud, ni même selon un schéma d'influence continentale, comme c'est le cas pour les nutriments (Chapitre 3). Ces deux approches sont donc complémentaires car elles n'apportent pas la même information. Sans l'approche fonctionnelle, il aurait été aisé de conclure, d'après notre étude, que l'évolution de la structure des communautés phytoplanctonique est différente entre chaque façade maritime. Bien que les résultats de l'approche fonctionnelle soient plus « chaotiques », ils permettent néanmoins de montrer qu'il y a des différences au sein de chaque façade et qu'il y a également des ressemblances entre écosystèmes éloignés.

Interactions nutriments et phytoplancton

Les nutriments et le phytoplancton sont soumis aux mêmes forçages. Ces forçages sont néanmoins différents entre les trois façades du littoral. De plus, les nutriments
sont considérés comme étant un forçage à la croissance phytoplanctonique. Les groupes identifiés par les typologies d'évolution ne correspondent pas entre la typologie nutriments et les typologies phytoplancton. Il apparait néanmoins logique que la diversité taxonomique du phytoplancton soit différente d'une façade à l'autre étant donné les différences qui existent entre elles en termes de température et de statut trophique. Les niveaux de nutriments et leurs rapports semblent donc jouer, aux échelles étudiées, des rôles secondaires pour expliquer les typologies des communautés phytoplanctoniques (face aux autres facteurs locaux et/ou large échelle).

Une explication possible à ces différences pourrait résider dans les caractéristiques locales des milieux. Outre le lien indéniable et largement exposé dans la littérature entre communautés phytoplanctoniques et disponibilité en nutriments, rapports de nutriments, température et lumière, il apparait que les processus locaux sont particulièrement importants et qu'il faille les prendre en considération afin d'expliquer la variabilité temporelle de la structure des communautés phytoplanctoniques. C'est également le cas pour l'étude de la variabilité temporelle des nutriments (Chapitres 3 et 4). Cependant il semblerait que ça soit plus important encore pour la diversité phytoplanctonique et notamment pour la diversité fonctionnelle au vu des résultats de la typologie. En effet, la succession saisonnière des diatomées est contrôlée par des interactions niches / environnement par suite de changements saisonniers des traits morphologiques (Kléparski et al. 2022). D'après ces derniers travaux, il apparait que cette succession saisonnière est expliquée par la forme des cellules.

L'approche nutriment et les deux approches taxonomique et fonctionnelle de la diversité phytoplanctonique permettent d'étudier l'évolution des écosystèmes côtiers français sous trois prismes différents. Ces trois approches apportent des informations différentes, mais complémentaires, qui soulignent le fait que l'évolution des écosystèmes est un processus complexe et dynamique (Cloern et al.,

2010). L'approche nutriment a permis de montrer que les écosystèmes suivant des trajectoires communes selon leur niveau d'influence continentale, ce qui souligne l'influence importante des fleuves. En revanche, l'approche diversité taxonomique du phytoplancton a permis de mettre en évidence la diversité des climats présents en France, et souligner l'importance de la variabilité climatique sur le fonctionnement des écosystèmes. Enfin, l'approche fonctionnelle apporte des résultats plus « chaotiques » qui montrent que d'autres processus sont en jeu, comme notamment la prédation qui n'a pas été prise en compte dans cette étude.

2. Importance des réseaux d'observation et intérêts à coupler des études multi-échelles

Un point fort de cette thèse est le nombre de séries temporelles que nous avons pu combiner. Cela a été rendu possible grâce aux efforts de la communauté scientifique qui a mis en place les moyens pour échantillonner les mêmes points de mesures à une fréquence hebdomadaire à mensuelle depuis plus de 20 ans et ainsi permettre la mise en place d'études telles que celle-ci. Les programmes d'observation à long terme sont nécessaires afin d'étudier l'influence du changement global sur les écosystèmes côtiers (Hays et al., 2005). De plus, plus la série de données est longue, plus les interprétations peuvent être robustes ; il est déjà arrivé que des études soient revues après plusieurs années et que les conclusions principales aient changé comme, par exemple, l'abondance de *C. finmarchicus* en Manche (Beaugrand & et al., 2012 ; Fromentin & Planque, 1996). Seulement, l'étude de Beaugrand et al. compte 50 années de données.

Du point de vue des paramètres biogéochimiques dans les écosystèmes français, les conclusions obtenues par Goberville et al. (2010) sur 10 années de données sont similaires à celles obtenues avec 20 années (Lheureux et al., 2021). Deux hypothèses sont possibles :

- Les deux études sont faites sur une période au cours de laquelle les principaux changements physico-biogéochimiques sont intervenus et ont induit des modifications persistantes
- Les deux études sont effectuées sur des périodes de temps trop courtes.

La première hypothèse est potentiellement véridique, car dans les deux études des changements abrupts sont détectés en 2001 et 2005. L'étude de Goberville et al. ne bénéficiait pas réellement de suffisamment de recul temporel pour observer la variabilité temporelle passé 2005. Cependant, notre étude confirme les tendances montrées par Goberville et al. (2010).

Pour répondre à la seconde, il faudrait qu'une étude similaire basée sur les mêmes données, et les futures, soit entreprise et répétée dans le futur. S'il en est ainsi, les futurs auteurs pourront comparer leur travail à ces deux études et potentiellement apporter de nouveaux messages. Il est cependant envisageable que leurs messages diffèrent des nôtres, car les grands courants climatiques interviennent sur des périodes de temps longues, parfois plusieurs décennies. De plus, il se pourrait que les pressions locales se soient intensifiées et viennent parasiter les signaux tels que nous les connaissons aujourd'hui.

Les suivis à long terme nous ont permis d'étudier à la fois les changements à long terme à l'échelle du littoral français, mais également au sein d'un seul et même écosystème : le Bassin d'Arcachon qui est suivi en de nombreux points. L'étude centrée sur le bassin d'Arcachon apporte des résultats cohérents avec l'étude multiécosystémique. De plus, les résultats apportés par les deux types d'étude se complètent. En ne faisant l'étude que sur l'ensemble des écosystèmes côtiers français, nous aurions détecté le schéma différent d'évolution du Bassin d'Arcachon (déjà soupçonné à partir des résultats exposés dans Lheureux et al. (2021)), mais probablement sans pouvoir réellement l'expliquer. Cela met donc en évidence l'importance de coupler des études locales aux études à large-échelle. À l'échelle locale, Ratmaya et al. (2019) ont identifié que la diminution des apports continentaux en orthophosphate était accompagnée par une augmentation de l'eutrophisation dans la baie de Vilaine. Au travers de notre étude à plus large emprise spatiale, nous avons pu montrer que d'autres écosystèmes français sont soumis à des changements similaires : les écosystèmes les plus influencés par les apports continentaux.

Les études locales et les études multi-écosystèmes n'ont pas les mêmes objectifs, mais se complètent. Une étude plus large permettra de comparer les écosystèmes considérés et éventuellement, comme c'est le cas dans ce manuscrit, de cibler des écosystèmes qui répondent différemment. Une étude locale aura plutôt pour objectif d'étudier les spécificités d'un écosystème cible, et ainsi de potentiellement mieux comprendre les influences couplées de la variabilité climatique naturelle, des activités anthropiques et du fonctionnement de l'écosystème lui-même. Pour aller plus loin, coupler les données de réseaux d'observation dans différents compartiments pourrait également permettre de détecter des divergences locales plus fortes et à plus large emprise dans le fonctionnement des écosystèmes, comme observé dans l'étude de Capuzzo et al. (2018).

3. Perspectives

L'évolution à long terme des concentrations en nutriments, de leurs rapports et des communautés phytoplanctoniques dans les écosystèmes côtiers français est étudiée sous le prisme des forçages environnementaux. De fait, les forçages considérés dans cette étude sont abiotiques. Seules les interactions entre les nutriments et le phytoplancton sont biotiques et sont de type « bottom-up ». Bien que les données soient manquantes, les interactions entre différents compartiments biotiques (compétition entre herbier et phytoplancton) ont permis d'expliquer en grande partie l'évolution des concentrations en nutriments dans le Bassin d'Arcachon (Chapitre 4). Ainsi, inclure les interactions entre un maximum de compartiments biotiques dans les études à long terme permettrait de mieux appréhender et de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes côtiers, et probablement de prédire les conséquences des perturbations. De la même façon,

considérer des relations de prédation du phytoplancton par le zooplancton et la macrofaune benthique permettrait d'affiner les niches écologiques des espèces phytoplanctoniques, de mieux caractériser les différents habitats. Le compartiment zooplanctonique exerce une influence sur le compartiment phytoplanctonique, et l'inverse est également vrai. Considérer le zooplancton aurait donc un double intérêt, car cela permettrait de mieux appréhender les changements de fonctionnement des écosystèmes côtiers et les conséquences sur l'ensemble du réseau trophique. En effet, la structure du réseau trophique dans les écosystèmes côtiers d'atlantique nord semble autant influencée par les interactions « top-down » par prédations que par les interactions « bottom-up » par les nutriments (Östman et al., 2016).

Un des messages méthodologiques importants de cette thèse est la mise en évidence de l'intérêt de coupler des études multi-échelles, à l'image des chapitres 3 et 4. Des études comme celles présentées dans ce manuscrit ont pour but d'expliquer l'influence du changement global sur les écosystèmes durant une longue période. Il serait donc intéressant de les coupler avec des études à forte emprise spatiale au sein d'un même écosystème, au travers de différents compartiments biotiques et abiotiques, afin d'en extraire des schémas de fonctionnement. Ces schémas seraient ensuite à mettre en relation avec les résultats d'études à long terme qui permettraient donc d'explorer l'influence de la variabilité climatique et des pressions anthropiques.

Pour finir, de nouvelles méthodes font leur apparition telles que le recours à l'intelligence artificielle et au « machine learning » (i.e. réseaux de neurones). Ces techniques sont utilisées dans l'océan ouvert, notamment pour analyser de très larges jeux de données à haute fréquence (i.e. Castrillo & García, 2020). Dans les écosystèmes côtiers, de telles approches permettent d'étudier les données issues des réseaux d'observation. Elles peuvent se montrer efficaces pour détecter des périodes d'évolution similaires, des changements abrupts ou encore des cycles (Grassi et al., 2020). Il serait très intéressant de coupler ce genre de méthodes à des

méthodes plus « classiques » de traitement des données afin de mieux identifier les potentielles causes et conséquences de perturbations dans les écosystèmes côtiers.

MERCI D'AVOIR LU CETTE THESE

Références bibliographiques

- Aguirre-Gutiérrez, J., Serna-Chavez, H. M., Villalobos-Arambula, A. R., Pérez de la Rosa, J. A., & Raes, N. (2015). Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distributions*, 21(3), 245–257. https://doi.org/10.1111/ddi.12268
- Alves-De-Souza, C., González, M. T., & Iriarte, J. L. (2008). Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research*, 30(11), 1233–1243. https://doi.org/10.1093/plankt/fbn079
- Aminot, A., Kerouel, R. (2004). Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses. Ed. Ifremer, 336p
- Aminot, A., Kerouel, R. (2007). Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines : méthodes en flux continu. Ed. Ifremer, Méthodes d'analyse en milieu marin 188p
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, *81*, 169-193.
- Bárdossy, A., & Caspary, H. J. (1990). Detection of climate change in Europe by analyzing European atmospheric circulation patterns from 1881 to 1989. *Theoretical and Applied Climatology*, 42(3), 155–167. https://doi.org/10.1007/BF00866871
- Barnard, P. L., Dugan, J. E., Page, H. M., Wood, N. J., Hart, J. A. F., Cayan, D. R., Erikson, L. H., Hubbard, D. M., Myers, M. R., Melack, J. M., & Iacobellis, S. F. (2021). Multiple climate change-driven tipping points for coastal systems. *Scientific Reports*, 11(1), 1–13. https://doi.org/10.1038/s41598-021-94942-7
- Barnston, A. G., & Livezey, R. E. (1987). Classification, Seasonality and Persistence of Low-Frequency Atmospheric Circulation Patterns. In *Monthly Weather Review* (Vol. 115, Issue 6, pp. 1083–1126). https://doi.org/10.1175/1520-0493(1987)115<1083:CSAPOL>2.0.CO;2
- Beaugrand, G. (2005). Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES Journal of Marine Science*, *62*(3), 333–338. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.002
- Beaugrand, G. (2012). Unanticipated biological changes and global warming. *Marine Ecology Progress Series*, 445, 293–301. https://doi.org/10.3354/meps09493
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S., & Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426(6967), 661–664. https://doi.org/10.1038/nature02164
- Beaugrand, G., Ibañez, F., & Reid, P. C. (2000). Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, 200, 93–102. https://doi.org/10.3354/meps200093

- Belin, C., & Soudant, D. (2018). Trente années d'observation des microalgues et des toxines d'algues sur le littoral.
- Belin, C., Soudant, D., & Amzil, Z. (2021). Three decades of data on phytoplankton and phycotoxins on the French coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX. *Harmful Algae*, *102*(March 2020), 101733. https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101733
- Benitez-Nelson, C. R. (2000). The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems. *Earth Science Reviews*, *51*(1–4), 109–135. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00018-0
- Betts, A. K., Hong, S.-Y., & Pan, H.-L. (1996). Comparison of NCEP-NCAR Reanalysis with 1987 FIFE Data. *Monthly Weather Review*, 124(7), 1480–1498. https://doi.org/10.1175/1520-0493(1996)124<1480:CONNRW>2.0.CO;2
- Beusen, A. H. W., Bouwman, A. F., Beek, L. P. H. Van, Mogollón, J. M., & Middelburg, J. J. (2016). Global riverine N and P transport to ocean increased during the 20th century despite increased retention along the aquatic continuum. 2441–2451. https://doi.org/10.5194/bg-13-2441-2016
- Blöschl, G., Ardoin-Bardin, S., Bonell, M., Dorninger, M., Goodrich, D., Gutknecht, D., Matamoros, D., Merz, B., Shand, P., & Szolgay, J. (2007). At what scales do climate variability and land cover change impact on flooding and low flows? *Hydrological Processes*, *21*, 1241–1247. https://doi.org/10.1002/hyp.6669
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). Numerical Ecology with R. In R. Gentleman, K. Hornik, & G. Parmigiani (Eds.), *Applied Spatial Data Analysis with R*. Elsevier. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78171-6
- Bouwman, A. F., Van Drecht, G., Knoop, J. M., Beusen, A. H. W., & Meinardi, C. R. (2005). Exploring changes in river nitrogen export to the world's oceans. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(1), 1–14. https://doi.org/10.1029/2004GB002314
- Boyce, D. G., Lewis, M. R., & Worm, B. (2010). Global phytoplankton decline over the past century. *Nature*, 466(July), 591–596. https://doi.org/10.1038/nature09268
- Breton, E., Christaki, U., Sautour, B., Demonlo, O., Skouroliakou, D-I., Beaugrand, G., Seuront, L., Kléparski, L., Poquet, A., Nowaczyk, A., Crouvoisier, M., Ferreira, S., Pecqueur, D., Salmeron, C., Brylinski, J-M., Lheureux, A., Goberville, E. (2021). Seasonal Variation in the Biodiversity, Ecological Strategy, and Specialization of Diatoms and Copepods in a Coastal System With *Phaeocystis Blooms*: The Key Role of Trait Trade-Offs. *Frontiers in Marine Science*, 8:656300. https://doi.org/ 10.3389/fmars.2021.656300
- Breton, E., Rousseau, V., Parent, J. Y., Ozer, J., & Lancelot, C. (2006). Hydroclimatic modulation of diatom/Phaeocystis blooms in nutrient-enriched Belgian coastal waters (North Sea). *Limnology and Oceanography*, 51(3), 1401–1409. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.3.1401
- Brzezinski MA (1985) The Si:C:N ratio of marine diatoms : interspecific variability and the effect of some environmental variables. J Phycol 21:347-35
- Brylinski, J.-M., Lagadeuc, Y., Gentilhomme, V., Dupont, J.-P., Lafite, R., Dupeuble, P.-A., Huault, M.-F., Auger, Y., Puskarlc, E., Wartel, M., & Cabioch, L. (1991).

Proceedings of Ihe International Colloquium on the environment of epicontinental seas, Lille, 20-22 March, 1990. *Oceanologica Acta*, *11*, 197–203.

- Capuzzo, E., Lynam, C. P., Barry, J., Stephens, D., Forster, R. M., Greenwood, N., McQuatters-Gollop, A., Silva, T., van Leeuwen, S. M., & Engelhard, G. H. (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(1), e352–e364. https://doi.org/10.1111/gcb.13916
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastana, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Castrillo, M., García, A. L. (2020). Estimation of high frequency nutrient concentrations from water quality surrogates using machine learning methods. *Water Reseach*, 175. https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115490
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., & Sautour, B. (2013). Climate-Caused Abrupt Shifts in a European Macrotidal Estuary. *Estuaries and Coasts*, *36*(6), 1193–1205. https://doi.org/10.1007/s12237-013-9628-x
- Chapelle, A., Le Gac, M., Labry, C., Siano, R., Quere, J., Caradec, F., et al. (2015). The Bay of Brest (France), a new risky site for toxic *Alexandrium minutum* bloom and PSP shellfish contamination. Harmful Algae News 51, 4–5
- Chen, X., & Tung, K. K. (2018). Global surface warming enhanced by weak Atlantic overturning circulation. *Nature*, 559(7714), 387–391. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0320-y
- Christidis, N., Jones, G. S., & Stott, P. A. (2015). Dramatically increasing chance of extremely hot summers since the 2003 European heatwave. *Nature Climate Change*, *5*(1), 46–50. https://doi.org/10.1038/nclimate2468
- Cloern, J. E., Abreu, P. C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., Greening, H., Johansson, J. O. R., Kahru, M., Sherwood, E. T., Xu, J., & Yin, K. (2016). Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global Change Biology*, 22(2), 513–529. https://doi.org/10.1111/gcb.13059
- Cloern, J. E., Hieb, K. A., Jacobson, T., Sans, B., Di Lorenzo, E., Stacey, M. T., Largier, J. L., Meiring, W., Peterson, W. T., Powell, T. M., Winder, M., & Jassby, A. D. (2010). Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific. *Geophysical Research Letters*, 37(21), 1–6. https://doi.org/10.1029/2010GL044774
- Cloern, J. E., & Jassby, A. D. (2012). DRIVERS OF CHANGE IN ESTUARINE-COASTAL ECOSYSTEMS: DISCOVERIES FROM FOUR DECADES OF STUDY IN SAN FRANCISCO BAY. 1–33. https://doi.org/10.1029/2012RG000397.1.INTRODUCTION
- Cocquempot, L., Delacourt, C., Paillet, J., Riou, P., Aucan, J., Castelle, B., Charria, G., Claudet, J., Conan, P., Coppola, L., Hocdé, R., Planes, S., Raimbault, P., Savoye, N., Testut, L., & Vuillemin, R. (2019). Coastal ocean and nearshore observation: À

French case study. *Frontiers in Marine Science*, 6(JUN), 1–17. https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00324

- Collos, Y, Vaquer, A., Bibent, B., Slawyk, G., Garcia, N., & Souchu, P. (1997). Variability in Nitrate Uptake Kinetics of Phytoplankton Communities in a Mediterranean Coastal Lagoon. 369–375.
- Collos, Yves. (1986). Time-lag algal growth dynamics : biological constraints on primary production in aquatic environments. 33, 193–206.
- Conley, D. J. (2002). Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 68-1-68-8. https://doi.org/10.1029/2002gb001894
- Costanza, 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., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. https://doi.org/10.1038/387253a0
- Costanza, R., de Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., Farber, S., & Grasso, M. (2017). Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosystem Services*, *28*, 1–16. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.09.008
- Crossland, C. J., Baird, D., Ducrotoy, J.-P., Lindeboom, H., Buddemeier, R. W., Dennison, W. C., Maxwell, B. A., Smith, S. V., & Swaney, D. P. (2005). *The Coastal Zone* — *a Domain of Global Interactions* (Issue March). https://doi.org/10.1007/3-540-27851-6_1
- Culhane, C. A., Perrière, G., Considine, E. C., Cotter, T. G., & Higgins, D. G. (2002). Between-group analysis of microarray data. *Bioinformatics*, *18*(12), 1600–1608. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/18.12.1600
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. In Advances in Marine Biology (Vol. 26, Issue C). https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3
- Daufresne, M., Lengfellner, K., & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(31), 12788–12793. https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106
- David, V. (2016). La Diversité Planctonique, un outil de compréhension de l'impact du changement global sur les services prodigués par les écosystèmes côtiers. HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES Université de Bordeaux.
- David, V., Ryckaert, M., Karpytchev, M., Bacher, C., Arnaudeau, V., Vidal, N., Maurer, D., & Niquil, N. (2012). Estuarine, Coastal and Shelf Science Spatial and long-term changes in the functional and structural phytoplankton communities along the French Atlantic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1–15. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.02.017
- 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(3–4), 429–442. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.018

- 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*(2–3), 171–184. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.014
- David, V., Tortajada, S., Philippine, O., Bréret, M., Barnett, A., Agogué, H., Robin, F., & Dupuy, C. (2020). Science of the Total Environment Ecological succession and resilience of plankton recovering from an acute disturbance in freshwater marshes. *Science of the Total Environment*, 709. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135997
- David, V., Tortajada, S., Savoye, N., Breret, M., & Lachaussée, N. (2020). Impact of human activities on the spatio-seasonal dynamics of plankton diversity in drained marshes and consequences on eutrophication. *Water Research*, 170. https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.115287
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R. B., Wiser, S. K., Fortin, M. J., Condit, R., & Hubbell, S. (2019). Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs*, 89(2), 1–20. https://doi.org/10.1002/ecm.1350
- Decret n°2007-491 du 29 mars 2007
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L. C., ten Brink, P., & van Beukering, P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 1(1), 50–61. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005
- de Jorge, V. N., & van Beusekom, J. E. E. (1995). Wind- and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnology* and Oceanography, 40(4), 776–778. https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.4.0776
- Derolez, V., Malet, N., Fiandrino, A., Lagarde, F., Richard, M., Ouisse, V., Bec, B., & Aliaume, C. (2020). Fifty years of ecological changes: Regime shifts and drivers in a coastal Mediterranean lagoon during oligotrophication. *Science of the Total Environment*, 732(May). https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139292
- Doledec, S. & Chessel, D. (1987) Seasonal successons and spatial variables in freshwater environments. 1. Description of a complete 2-way layout by projection of variables. Acta Oecologica-Oecologia Generalis, 8, 403-426
- Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater Biology*, *31*(3), 277–294. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x
- Doledec, S., Chessel, D., & Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche Separation in Community Analysis: A New Method. *Ecology*, *81*(10), 2914–2927.
- Doney, S. C. (2006). Plankton in a warmer world. Nature, 444(7120), 695-696.

https://doi.org/10.1038/444695a

- Doney, S. C. (2010). The growing human footprint on coastal and open-Ocean biogeochemistry. *Science*, *328*(5985), 1512–1516. https://doi.org/10.1126/science.1185198
- Dore, M. H. I. (2005). Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International*, *31*(8), 1167–1181. https://doi.org/10.1016/j.envint.2005.03.004
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, *8*4(11), 3078–3089. https://doi.org/10.1890/03-0178
- DREAL, 2018. Accessed online on 13th of Frebruary 2022. http://www.normandie.developpement-durable.gouv.fr/le-pays-de-cauxa1902.html#entete
- Duarte, C. M. (2002). The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation*, 29(2), 192–206. https://doi.org/10.1017/S0376892902000127
- Dubois, A. (2012a). Caractéristiques physiques Débits fluviaux CARACTÉRISTIQUES ET ÉTAT ÉCOLOGIQUE MANCHE - MER DU NORD.
- Dubois, A. (2012b). Caractéristiques physiques Débits fluviaux CARACTÉRISTIQUES ET ÉTAT ÉCOLOGIQUE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE.
- Dubois, A. (2012c). ÉTAT PHYSIQUE ET CHIMIQUE Caractéristiques physiques Débits fluviaux GOLFE DE GASCOGNE.
- Dufour, A. B. (2010). Les analyses en composantes principales inter et intra classes. Accessed online : https://pbil.univ-lyon1.fr/R/pdf/tdr621.pdf
- Dunne, J. P., Sarmiento, J. L., & Gnanadesikan, A. (2007). A synthesis of global particle export from the surface ocean and cycling through the ocean interior and on the seafloor. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(4), 1–16. https://doi.org/10.1029/2006GB002907
- Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi, P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., ... Verney, R. (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 91(2), 97–166. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003
- Edwards, M., & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430(7002), 881–884. https://doi.org/10.1038/nature02808
- Ehrhold, A., Blanchet, A., Hamon, D., Chevalier, C., Gaffet, J. D., & Alix, A. S. (2010). REBENT Réseau de surveillance benthique. Région bretagne. Approche sectorielle subtidale : Identification et caractérisation des habitats benthiques du secteur Morlaix. *Rapport Ifremer*, 143.

Elahi, R., O'Connor, M. I., Byrnes, J. E. K., Dunic, J., Eriksson, B. K., Hensel, M. J. S., &

Kearns, P. J. (2015). Recent Trends in Local-Scale Marine Biodiversity Reflect Community Structure and Human Impacts. *Current Biology*, *25*(14), 1938–1943. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.030

- Enfield, D. B., Mestas-Nuñez, A. M., & Trimble, P. J. (2001). The Atlantic multidecadal oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental U.S. *Geophysical Research Letters*, 28(10), 2077–2080. https://doi.org/10.1029/2000GL012745
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O., & Taylor,
 F. J. R. (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, 305(5682), 354–360. https://doi.org/10.1126/science.1095964
- Frankignoul, C., Gastineau, G., & Kwon, Y. O. (2013). The influence of the amoc variability on the atmosphere in CCSM3. *Journal of Climate*, *26*(24), 9774–9790. https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00862.1
- Franquet, E. and Chessel, D. (1994). Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu. C. R. Acad. Sci. 317 202–206.
- Franquet, E., Dolédec, S., & Chessel, D. (1995). Using multiviriate analyses for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships. *Hydrobiologia*, 300–301(1), 425–431. https://doi.org/10.1007/BF00024484
- Fraysse, M., Pairaud, I., Ross, O. N., Faure, V. M., Pinazo, C. (2014). Intrusion of Rhone River diluted water into the Bay of Marseille: Generation processes and impacts on ecosystem functioning. *Journal of Geophysical Reasearch: Oceans, 119*, 6535-6556. https://doi.org/doi:10.1002/2014JC010022
- Fromentin JM, Planque B (1996) Calanus and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on C. finmarchicus and C. helgolandicus. Mar Ecol Prog Ser 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. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2003.09.002
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P., Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland, E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F., Porter, J. H., Townsend, A. R., & Vörösmarty, C. J. (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. In *Biogeochemistry* (Vol. 70, Issue 2). https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0
- Gelaro, R., McCarty, W., Suárez, M. J., Todling, R., Molod, A., Takacs, L., Randles, C. A., Darmenov, A., Bosilovich, M. G., Reichle, R., Wargan, K., Coy, L., Cullather, R., Draper, C., Akella, S., Buchard, V., Conaty, A., da Silva, A. M., Gu, W., ... Zhao, B. (2017). The modern-era retrospective analysis for research and applications, version 2 (MERRA-2). *Journal of Climate*, 30(14), 5419–5454. https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0758.1
- Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P., & Chardy, P. (2008). Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal

coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 76(3), 642–656. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.07.043

- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., & Tréguer, P. (2010). Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, 408, 129–147. https://doi.org/10.3354/meps08564
- Govers, L. L. (2014). The effects of biogeochemical stressors on seagrass ecosystems. Radboud University Nijmegen.
- Grassi, K., Poisson-Caillaut, E., Bigand, A., Lefebvre, A. (2020). Comparative Study if Clustering Approaches Applied to Spatial or Temporal Pattern Discovery. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8, 713. https://doi.org/10.3390/jmse8090713
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evoluationary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194. https://doi.org/10.1103/PhysRevE.76.042103
- Guarini, J. M., Gros, P., Blanchard, G., Richard, P., & Fillon, A. (2004). Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). Journal of Sea Research, 52(4), 241–258. https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.04.003
- Haines-Young, R. and M.B. Potschin (2018): Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) V5.1 and Guidance on the Application of the Revised Structure. Available from www.cices.eu
- Hays, G. C., Richardson, A. J., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(6 SPEC. ISS.), 337–344. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004
- Henson, S. A., Cael, B. B., Allen, S. R., & Dutkiewicz, S. (2021). Future phytoplankton diversity in a changing climate. *Nature Communications*, 12(1), 1–8. https://doi.org/10.1038/s41467-021-25699-w
- Hernández-Fariñas, T. (2015). Analyse et modélisation des évolutions à long terme de la biodiversité phytoplanctonique dans les zones côtières sous l'effet des pressions environnementales et anthropiques. 285.
- Hernandez-Farinas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A., & Bacher, C. (2014). Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *Encyclopedia of Environment and Society*, 71(4), 821–833. https://doi.org/10.4135/9781412953924.n678
- Hernández Fariñas, T., Bacher, C., Soudant, D., Belin, C., & Barillé, L. (2015). Assessing phytoplankton realized niches using a French national phytoplankton monitoring network. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 159, 15–27. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.03.010
- Hohn ME (1993) Principal component analysis of three-way data. In: Davis JC, Hertzfeld U (eds) Computers in geology: 25 years of progress. Oxford University

Press, NewYork, NY, p 181–194

- Holligan, P. M., & Reiners, W. A. (1992). Predicting the Responses of the Coastal Zone to Global Change. *Advances in Ecological Research*, 22(C), 211–255. https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60137-3
- Howarth, R., & Paerl, H. W. (2008). Coastal marine eutrophication: Control of both nitrogen and phosphorus is necessary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 1–4.
- Hoy, A., Hänsel, S., & Maugeri, M. (2020). An endless summer: 2018 heat episodes in Europe in the context of secular temperature variability and change. International Journal of Climatology, 40(15), 6315–6336. https://doi.org/10.1002/joc.6582
- Huisman, J., Johansson, A. M., Folmer, E. O., & Weissing, F. J. (2001). Towards a solution of the plankton paradox: The importance of physiology and life history. *Ecology Letters*, 4(5), 408–411. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00256.x
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the North Atlantic oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science*, *269*(5224), 676–679. https://doi.org/10.1126/science.269.5224.676
- Hurrell, J. W., & Deser, C. (2009). North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems*, 78(1), 28–41. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.026
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22(0), 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039
- Idier, D., Castelle, B., Charles, E., & Mallet, C. (2013). Longshore sediment flux hindcast: spatio-temporal variability along the SW Atlantic coast of France. *Journal of Coastal Research*, *165*, 1785–1790. https://doi.org/10.2112/si65-302.1
- Iglesias-Rodríguez, M. D., Brown, C. W., Doney, S. C., Kleypas, J., Kolber, D., Kolber, Z., Hayes, P. K., & Falkowski, P. G. (2002). Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 47-1-47–20. https://doi.org/10.1029/2001gb001454
- IPCC. (2014). Summary for Policymakers. In 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. https://doi.org/10.1017/CB09781107415324
- IPCC (2018). Annex II Glossary. Accessed online at : https://www.ipcc.ch/sr15/chapter/glossary/
- IPCC. (2021). Assessment Report 6 Climate Change 2021: The Physical Science Basis. https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/
- Jackson, L. C., Kahana, R., Graham, T., Ringer, M. A., Woollings, T., Mecking, J. V., & Wood, R. A. (2015). Global and European climate impacts of a slowdown of the AMOC in a high resolution GCM. *Climate Dynamics*, 45(11–12), 3299–3316.

https://doi.org/10.1007/s00382-015-2540-2

- Jacobs-Palmer, E., Gallego, R., Ramón-Laca, A., Kunselman, E., Cribari, K., Horwith, M., & Kelly, R. P. (2020). A halo of reduced dinoflagellate abundances in and around eelgrass beds. *PeerJ*, 2020(4), 1–20. https://doi.org/10.7717/peerj.8869
- Jickells, T. D. (1998). Nutrient biogeochemistry of the coastal zone. *Science*, 281(5374), 217–222. https://doi.org/10.1126/science.281.5374.217
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., & Wavresky, P. (2010). Les types de climats en France, une construction spatiale. *CyberGeo*, 2010, 0–25. https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155
- José, J., Karlusich, P., Ibarbalz, F. M., & Bowler, C. (2020). Phytoplankton in the Tara Ocean. Annual Review of Marine Science, 12(233), 233–265. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010419-010706
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Higgins, W., J, J., Mo, K. C., Ropelewski, C., Wang, J., Leetmaa, A., ... Joseph, D. (1996). The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project. *Bulletin of the American Meteorology* Society, 77(3), 437–471.
- Karasiewicz, S., Chapelle, A., Bacher, C., & Soudant, D. (2020). Harmful algae niche responses to environmental and community variation along the French coast. *Harmful Algae*, 93, 1–46. https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101785
- Karasiewicz, S., Dolédec, S., & Lefebvre, S. (2017). Within outlying mean indexes: Refining the OMI analysis for the realized niche decomposition. *PeerJ*, 2017(5), 1–17. https://doi.org/10.7717/peerj.3364
- Kerdreux, M., Merceron, M., Le Hir, P., & Breton, M. (1986). Suivi de flotteurs dans la zone Loire Vilaine. http://archimer.ifremer.fr/doc/1986/rapport-2653.pdf
- Kistler, R., Kalnay, E., Collins, W., Saha, S., White, G., Woollen, J., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Kanamitsu, M., Kousky, V., Van Den Dool, H., Jenne, R., & Fiorino, M. (2001). The NCEP-NCAR 50-year reanalysis: Monthly means CD-ROM and documentation. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(2), 247–267. https://doi.org/10.1175/1520-0477(2001)082<0247:TNNYRM>2.3.CO;2
- Kléparski, L., Beaugrand, G., Edwards, M., Schmitt, F. G., Kirby, R. R., Breton, E., Gevaert, F., & Maniez, E. (2022). Morphological traits, niche-environment interaction and temporal changes in diatoms. *Progress in Oceanography*, 201(February), 102747. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102747
- Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R. J., Strauss, B., Thuiller, W., & Lavorel, S. (2012). Assessing species and community functional responses to environmental gradients: Which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*, 23(5), 805–821. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01402.x
- Koutsikopoulos, C., & Le Cann, B. (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, 60, 9–19.

Labat, D. (2010). Cross wavelet analyses of annual continental freshwater discharge

and selected climate indices. *Journal of Hydrology*, 385(1–4), 269–278. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.02.029

- Labat, D., Goddéris, Y., Probst, J. L., & Guyot, J. L. (2004). Evidence for global runoff increase related to climate warming. *Advances in Water Resources*, *27*(6), 631–642. https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2004.02.020
- Laubier, L. (2003). Changement et vulnérabilité des peuplements marins côtiers. Comptes Rendus - Geoscience, 335(6–7), 561–568. https://doi.org/10.1016/S1631-0713(03)00102-0
- Lauvset, S. K., & Gruber, N. (2014). Long-term trends in surface ocean pH in the North Atlantic. Marine Chemistry, 162, 71–76. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2014.03.009
- Lazure, P., & Desmare, S. (2012). Caractéristiques physiques et état écologique -Manche - Mer du Nord - Etat physique et chimique, caractéristiques physiques, courantologie. Ifremer/Agence des aires marines protégées. https://www.ifremer.fr/sextant_doc/dcsmm/documents/Evaluation_initiale/ MMN/EE/MMN_EE_06_Courantologie.pdf
- Le Quere, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumonts, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klass, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., & Wolf-Gladrow, D. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry. *Global Change Biology*, 2005, 2016–2040. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01004.x
- Lefebvre, A., & Perrouchet, W. (2016). Résultats de la mise en oeuvre des réseaux REPHY et SRN – Zones côtières de la Manche orientale et de la baie sud de la Mer du Nord – Bilan de l'année 2015.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical Ecology, second english edition. In *Developments in Environmental Modelling* (Vol. 20). ElsevierScience BV. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004
- Lenton, T. M., Hermann, H., Elmar, K., Hall, J. W., Lucht, W., Rahmstorf, S., & Schellnhuber, H. J. (2008). Tipping elements in the Earth's climate System. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(6), 1786–1793. https://doi.org/10.1073/pnas.0705414105
- Le Pape, O. (1996). Modélisation des cycles biogéochimiques des éléments limitant la production phytoplanctonique en rade de Brest. Thèse de doctorat. Ecole nationale supérieure d'agronomie de Rennes.
- Lheureux, A., David, V., Del Amo, Y., Soudant, D., Auby, I., Ganthy, F., Blanchet, H., Cordier, M.-A., Costes, L., Ferreira, S., Mornet, L., Nowaczyk, A., Parra, M., D'Amico, F., Gouriou, L., Meteigner, C., Oger-Jeanneret, H., Rigouin, L., Rumebe, M., ... Savoye, N. (2022). Bi-decadal changes in nutrient concentrations and ratios in marine coastal ecosystems: The case of the Arcachon bay, France. *Progress in Oceanography*, 201, 102740. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102740

Lheureux, A., Savoye, N., Del Amo, Y., Goberville, E., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P.,

L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Rimelin-Maury, P., Seuront, L., Vuillemin, R., Caparros, J., Cariou, T., Cordier, M., Corre, A., Costes, L., Crispi, O., ... Bi-decadal variabilitv David. (2021). in physico-biogeochemical V. characteristics of temperate coastal ecosystems: from large-scale to local drivers. Marine Ecology Progress Series. 660. 19-35. https://doi.org/10.3354/meps13577

- Liénart, C., Savoye, N., David, V., Ramond, P., Rodriguez Tress, P., Hanquiez, V., Marieu, V., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bozec, Y., Bréret, M., Breton, E., Caparros, J., Cariou, T., Claquin, P., Conan, P., ... Susperregui, N. (2018). Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: Forcing of spatio-temporal variability at multi-systems scale. *Progress in Oceanography*, 162(March), 271–289. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.02.026
- Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 39*, 615–639. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549
- Litchman, E., Klausmeier, C. A., Schofield, O. M., Falkowski, P. G. (2007). The role of functionam traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, *10*, 1170-1181.
- Liu, Y., Song, S., Chen, T., & Li, C. (2017). Estuarine, Coastal and Shelf Science The diversity and structure of marine protists in the coastal waters of China revealed by morphological observation and 454 pyrosequencing. *Estuarine, Coastal* and Shelf Science, 189, 143–155. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.03.019
- Lotka, A. J. (1925). Elements of Physical Biology. In *Journal of the American Statistical Association* (Vol. 20, Issue 151). williams & Wilkins Company. https://doi.org/10.2307/2965538
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., Jackson, J. B. C., & Bay, M. (2006). and Coastal Seas. *Science*, *312*(June), 1806–1809. https://doi.org/10.1126/science.1128035
- Luczak, C., Beaugrand, G., Jaffré, M., Lenoir, S., & Supplement, D. (2011). Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade Subject collections Email alerting service Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters*, 7(April), 702–705. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0225
- Lüdecke, H. J., Cina, R., Dammschneider, H. J., & Lüning, S. (2020). Decadal and multidecadal natural variability in European temperature. *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*, 205(May), 105294. https://doi.org/10.1016/j.jastp.2020.105294
- Malone, T. C., & Newton, A. (2020). The Globalization of Cultural Eutrophication in the Coastal Ocean: Causes and Consequences. *Frontiers in Marine Science*, 7(August), 1–30. https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00670

- Marinov, I., Doney, S. C., & Lima, I. D. (2010). Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century : partitioning the effects of nutrients , temperature and light. 3941–3959. https://doi.org/10.5194/bg-7-3941-2010
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*(4), 178–185. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002
- Metson, G. S., Lin, J., Harrison, J. A., & Compton, J. E. (2017). Linking terrestrial phosphorus inputs to riverine export across the United States. *Water Research*, 124, 177–191. https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.037
- Millenium Ecosystem Assessment, (2005). Ecosystems and human well-being: Synthesis, Island Press, Washington DC.
- Mimura, N. (2006). State of the environment in the Asia and Pacific coastal zones and effects of global change. In: Global Change and Integrated Coastal Management, The Asia-Pacific Region. Ed Harvey, N. Springer.
- Morvan, G. (2012). Caractéristiques physiques Topographie et bathymétrie des fonds marins Relief.
- Murray, A. G., & Peeler, E. J. (2005). A framework for understanding the potential for emerging diseases in aquaculture. *Preventive Veterinary Medicine*, *67*(2-3 SPEC. ISS.), 223–235. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2004.10.012
- Nash, L. L., & Gleick, P. H. (1991). Sensitivity of streamflow in the Colorado Basin to climatic changes. *Journal of Hydrology*, 125(3–4), 221–241. https://doi.org/10.1016/0022-1694(91)90030-L
- Nixon, S. W., Oviatt, C. A., Frithsen, J., & Sullivan, B. (1986). Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa*, 12(1–2), 43–71. https://doi.org/10.1080/03779688.1986.9639398
- Nixon, Scott W. (1995). Coastal marine eutrophication : A definition , social causes , and future concerns. *Ophelia*, 41(1), 199–219.
- Nogues, Q., Raoux, A., Araignous, E., Chaalali, A., Hattab, T., Leroy, B., Ben Rais Lasram, F., David, V., Le Loc'h, F., Dauvin, J. C., & Niquil, N. (2021). Cumulative effects of marine renewable energy and climate change on ecosystem properties: Sensitivity of ecological network analysis. *Ecological Indicators*, 121(June 2021). https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107128
- Nowicki, B. L., & Nixon, S. W. (1985). Benthic nutrient remineralization in a coastal lagoon ecosystem. *Estuaries*, 8(2), 182–190. https://doi.org/10.2307/1352199
- Olenina, I., Hajdu, S., Edler, L., Andersson, A., Wasmund, N., Busch, S., Göbel, J., Gromisz, S., Huseby, S., Huttunen, M., Jaanus, A., Kokkonen, P., Ledaine, I., & Niemkiewicz, E. (2006). Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. HELCOM Baltic Sea Environment Proceedings. *HELCOM Baltic Sea Environ Proc*, 106(106), 106–144.

- Ong, M. C., Menier, D., Shazili, N. A. M., & Kamaruzzaman, B. Y. (2013). Geochemical characteristics of heavy metals concentration in sediments of Quiberon bay waters, South Brittany, France. *Oriental Journal of Chemistry*, *29*(1), 39–45. https://doi.org/10.13005/0jc/290106
- Östman, Ö., Eklöf, J., Klemens Eriksson, B., Olsson, J., Moksnes, P-O., Bergström, U. (2016). Top-down control as important as nutrient enrichment for eutrophication effects in North Atlantic coastal ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1139-1147.
- Paerl, H. W. (1988). Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnology and Oceanography*, 33(4part2), 823–843. https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0823
- Paerl, H. W. (2009). Controlling eutrophication along the freshwater-Marine continuum: Dual nutrient (N and P) reductions are essential. *Estuaries and Coasts*, 32(4), 593–601. https://doi.org/10.1007/s12237-009-9158-8
- Pape, O. Le, & Menesguen, A. (1997). Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. *Journal of Marine Systems*, 12(1–4), 171–186. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00096-6
- Papush, L., & Danielsson, Å. (2006). Silicon in the marine environment: Dissolved silica trends in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, 67*(1–2), 53–66. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.09.017
- Peña, M. A. (2003). Plankton size classes, functional groups and ecosystem dynamics: an introduction. *Progress in Oceanography*, 57(3–4), 239–242. https://doi.org/10.1016/s0079-6611(03)00098-3
- Pendleton, L. H., Thébaud, O., Mongruel, R. C., & Levrel, H. (2016). Has the value of global marine and coastal ecosystem services changed? *Marine Policy*, 64, 156–158. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2015.11.018
- Petris, G. (2009). dlm: an R package for Bayesian analysis of Dynamic Linear Models. January 2009.
- Petts, G. E. (1984). Impounded Rivers. Perspectives for Ecological Management. Wiley.
- Pimm, S. L., & Redfearn, A. (1988). The variability of population densities. *Nature*, 334(6183), 613–614. https://doi.org/10.1038/334613a0
- 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(1–3), 101–109. https://doi.org/10.3354/meps134101
- Plus, M., Dalloyau, S., Trut, G., Auby, I., de Montaudouin, X., Emery, E., Noël, C., & 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. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.016
- Pocheville, A. (2015). The Ecological Niche: History and Recent Controversies, 547-586. In: Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences, (eds) Heams, T.,

Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein, M. Springer, Dordrecht.

Postma, H. (1988). Tidal Flat Areas. *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*, 22.

- Purvaja, R., Ramesh, R., Ray, A. K., & Rixen, T. (2008). Nitrogen cycling: A review of the processes, transformations and fluxes in coastal ecosystems. *Current Science*, 94(11), 1419–1438.
- Quéguiner, B. (2016). The Biogeochemical Cycle of Silicon in the Ocean. In The Biogeochemical Cycle of Silicon in the Ocean. https://doi.org/10.1002/9781119136880
- Ragueneau, O., Raimonet, M., Mazé, C., Coston-Guarini, J., Chauvaud, L., Danto, A., Grall, J., Jean, F., Paulet, Y-M., Thouzeau, G. (2018). The Impossible Sustainability of the Bay of Brest? Fifty Years of Ecosystem Changes, Interdisciplinary Knowledge Construction and Key Questions at the Science-Policy-Comunity Interface. Frontiers in Marine Science, 5. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00124
- Ratmaya, W., Soudant, D., Salmon-Monviola, J., Plus, M., Cochennec-Laureau, N., Goubert, E., Andrieux-Loyer, F., Barillé, L., Souchu, P. (2019). Reduced phosphorus loads from the Loire and Vilaine rivers were accompagnied by increasing eutrophication in the Vilane Bay (south Brittany, France). *Biogeosciences*, *16*, 1361-1380. https://doi.org/10.5194/bg-16-1361-2019
- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea water. In The Sea, Vol. 2 (Hill, M. N., eds). John Wiley, New York, pp. 26-77
- Reid, P. C., & Beaugrand, G. G. (2012). Global synchrony of an accelerating rise in sea surface temperature. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(7), 1435–1450. https://doi.org/10.1017/S0025315412000549
- Reusch, T. B. H., Ehlers, A., Häùùermi, A., & Wom, B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *PNAS*, *102*(8), 2826–2831.
- Reynolds, C. S. (2006). *The Ecology of Phytoplancton* (P. Adam, H. J. B. Birks, L. Gustafsson, J. McNeely, R. T. Paine, D. Richardson, & J. Wilson (eds.)). Cambridge University Press.
- Richardson, K., Beardall, J., & Raven, J. A. (1983). Adaptation of Unicellular Algae To Irradiance: an Analysis of Strategies. *New Phytologist*, *93*(2), 157–191. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03422.x
- Robert, R. 2003. Microalgae as food for molluscs. Pages 254-263 in J. G. S. L. A. M. Ed., editor. Live feeds in marine aquaculture. Blackwell Publishing.
- Roberts, C. D., Waters, J., Peterson, K. A., Palmer, M. D., McCarthy, G. D., Frajka-Williams, E., Haines, K., Lea, D. J., Martin, M. J., Storkey, D., Blockley, E. W., & Zuo, H. (2013). Atmosphere drives recent interannual variability of the Atlantic meridional overturning circulation at 26.5°N. *Geophysical Research Letters*, 40(19), 5164–5170. https://doi.org/10.1002/grl.50930

- Salomon, J. C., & Breton, M. (1993). An atlas of long-term currents in the Channel. Oceanologica Acta, 16, 439–448.
- Sanchez, G. (2013). PLS Path Modeling with R. *R Package Notes*, 235. https://doi.org/citeulike-article-id:13341888
- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W. A., Brovkin, V., Carpenter, S. R., Dakos, V., Held, H., Van Nes, E. H., Rietkerk, M., & Sugihara, G. (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461(7260), 53–59. https://doi.org/10.1038/nature08227
- Scheffer, M., & Carpenter, S. R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(12), 648–656. https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.002
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I. C., Araújo, M. B., Arnell, N. W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T. R., Gracia, C. A., De La Vega-Leinert, A. C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J. I., Kankaanpää, S., Klein, R. J. T., Lavorel, S., Lindner, M., ... Zierl, B. (2005). Ecology: Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310(5752), 1333–1337. https://doi.org/10.1126/science.1115233
- Seitzinger, S. P., Mayorga, E., Bouwman, A. F., Kroeze, C., Beusen, A. H. W., Billen, G., Van Drecht, G., Dumont, E., Fekete, B. M., Garnier, J., & Harrison, J. A. (2010). Global river nutrient export: A scenario analysis of past and future trends. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(2). https://doi.org/10.1029/2009GB003587
- Siefert, R., & Plattner, G.-K. (2004). The Role of Coastal Zones in Global Biogeochemical Cycles Future Applications of Thorium-234 in Aquatic Ecosystems. *Eos*, 85(45), 470–471. https://doi.org/10.1029/2004EO450005
- Simon, N., Cras, A., Foulon, E., & Lemée, R. (2009). Diversity and evolution of marine phytoplankton. C. R. Biologies, 332(2–3), 159–170. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.09.009
- Smayda, T. J., & Reynolds, C. S. (2001). Community assembly in marine phytoplankton: Application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *Journal of Plankton Research*, 23(5), 447–461. https://doi.org/10.1093/plankt/23.5.447
- Smayda, T. J., & Reynolds, C. S. (2003). Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research*, 49(2), 95–106. https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00219-8
- Smetacek, V., & Cloern, J. E. (2008). On Phytoplankton Trends. 319(March), 1346–1348.
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19644–19650. https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106
- Somavilla, R., González-Pola, C., Schauer, U., & Budeús, G. (2016). Mid-2000s North Atlantic shift: Heat budget and circulation changes. *Geophysical Research Letters*, 43(5), 2059–2068. https://doi.org/10.1002/2015GL067254

- Sommer, U. (1989). *Plankton ecology: succession in plankton communities* (U. Sommer (ed.); Brock/Spri). Springer. https://doi.org/10.5860/choice.27-2716
- Souchu, P., Bec, B., Smith, V. H., Laugier, T., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V., Collos, Y., & Vaquer, A. (2010). along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(4), 743–753.
- Soudant, D. (1997). Application de modeles dynamiques bayesiens aux series temporelles de dinophysis a antifer (normandie, france). Thèse de doctorant, Paris 7.
- Sournia, A., Chrdtiennot-dinet, M. J., & Ricard, M. (1991). Marine phytoplankton: How many species in the world ocean? *Journal of Plankton Research*, 13(5), 1093–1099. https://doi.org/10.1093/plankt/13.5.1093
- Strady, E., Blanc, G., Baudrimont, M., Schäfer, J., Robert, S., & Lafon, V. (2011). Roles of regional hydrodynamic and trophic contamination in cadmium bioaccumulation by Pacific oysters in the Marennes-Oléron Bay (France). *Chemosphere*, 84(1), 80–90. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.02.051
- Sturbois, A., Schaal, G., Gauthier, O., Le, P., Ponsero, A., & Desroy, N. (2021). Extending Community Trajectory Analysis: new metrics and representation. *Ecological Modelling*, 440, 1–53.
- Tessier C., 2006. Caractérisation des turbidités en zone côtière : l'exemple de la région marine Bretagne Sud. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 273 p
- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., & Gernez, P. (2016). Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (Crassostrea gigas) along European coasts: A bioenergetics modelling approach. *Journal of Biogeography*, 43(3), 568–579. https://doi.org/10.1111/jbi.12665
- Tréguer, P., Nelson, D. M., Van Bennekom, A. J., Demaster, D. J., Leynaert, A., & Quéguiner, B. (1995). The silica balance in the world ocean: A reestimate. *Science*, *268*(5209), 375–379. https://doi.org/10.1126/science.268.5209.375
- Turner II, B.L., Moss R.H., Skole D.L. (1993). Relating land use and global land-cover change: A proposal for an IGBP-HDP core project, pp. 65, International Biosphere-Geosphere Program: A study of global change and the human dimensions of global environmental change programme, Stockholm.
- Vautard, R., Van Aalst, M., Boucher, O., Drouin, A., Haustein, K., Kreienkamp, F., Van Oldenborgh, G. J., Otto, F. E. L., Ribes, A., Robin, Y., Schneider, M., Soubeyroux, J. M., Stott, P., Seneviratne, S. I., Vogel, M. M., & Wehner, M. (2020). Human contribution to the record-breaking June and July 2019 heatwaves in Western Europe. *Environmental Research Letters*, 15(9). https://doi.org/10.1088/1748-9326/aba3d4
- Vincent, D. (2001). Dynamique et nutrition du zooplancton en milieu lagunaire macrotidal (Bassin d'Arcachon) : Flux de carbone et d'azote associés, conséquences sur le pool nutritif et sur les organismes. Thèse de Doctorat,

Université Aix-Marseille II.

- Vitousek, P. M., & Howarth, R. W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13(2), 87–115. https://doi.org/10.1007/BF00002772
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. In R. N. Chapman (Ed.), *Animal Ecology* (pp. 31–113). McGraw-Hill.
- Walsh, J. J. (1988). On the nature of the continental shelves. In On the nature of the continental shelves. https://doi.org/10.1016/c2013-0-11665-0
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J. B., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., Short, F. T., & Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(30), 12377– 12381. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106
- West, M., & Harrison, J. (1997). *Bayesian Forecasting & Dynamic Models* (P. Bickel, P. Diggle, S. Fienberg, K. Krickeberg, I. Olkin, N. Wermuth, & S. Zeger (eds.); Springer S). Springer-Verlag New York, Inc., 175 Fifth Avenue, New York, NY 10010, USA.
- Widdicombe, C. E., Eloire, D., & Harbour, D. (2010). Long-term phytoplankton community dynamics in the Western English Channel. 32. https://doi.org/10.1093/plankt/fbp127
- Yamaguchi, M., Itakura, S., Nagasaki, K., Matsuyama, Y., Uchida, T., & Imai, I. (1997). Effects of temperature and salinity on the growth of the red fide flagellates Heterocapsa circularisquama (Dinophyceae) and Chattonella verruculosa (Raphidophyceae). Journal of Plankton Research, 19(8), 1167–1174. https://doi.org/10.1093/plankt/19.8.1167
- Yamamoto, T. (2003). The Seto Inland Sea -eutrophic or oligotrophic ? 47(1-6) :37-42. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00416-2
- Yue, S., & Wang, C. Y. (2004). The Mann-Kendall test modified by effective sample size to detect trend in serially correlated hydrological series. Water Resources Management, 18(3), 201–218. https://doi.org/10.1023/B:WARM.0000043140.61082.60

1 Annexe I :

2

Bi-decadal variability in physico-biogeochemical characteristics of the temperate coastal ecosystems: from large-scale to local drivers

6

7 Arnaud Lheureux^{1*}, Nicolas Savoye¹, Yolanda Del Amo¹, Eric Goberville², Yann Bozec³, Elsa Breton⁴, Pascal Conan⁵, Stéphane L'Helguen⁶, Laure Mousseau⁷, Patrick 8 Raimbault⁸, Peggy Rimelin-Maury⁹, Laurent Seuront⁴, Renaud Vuillemin¹⁰, Jocelyne 9 Caparros⁵, Thierry Cariou¹¹, Marie-Ange Cordier^{1,12}, Anne-Marie Corre⁷, Laurence 10 Costes¹, Olivier Crispi⁵, Muriel Crouvoisier⁴, Hortense de Lary de Latour⁷, Hervé 11 Derriennic¹², Jérémy Devesa⁶, Maïa Durozier⁷, Sophie Ferreira¹³, Nicole Garcia⁸, Emilie 12 Grossteffan⁹, Aurore Gueux⁵, Michel Lafont⁸, Véronique Lagadec⁸, Eric Lecuyer⁴, 13 Cédric Leroux¹¹, Eric Macé³, Eric Maria¹⁰, Line Mornet¹, Antoine Nowaczyk¹, Michel 14 Parra¹, Franck Petit⁷ and Valérie David¹. 15

16

17 Authors affiliations

18 ¹Univ. Bordeaux, CNRS, UMR 5805 EPOC, Station Marine d'Arcachon, 33120 Arcachon,

19 France

20 ²Unité Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), Muséum

21 National d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie,

22 Université des Antilles, CNRS, IRD, Paris, France

³Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique
de Roscoff, 29680 Roscoff, France

⁴Univ. Littoral Côte d'Opale, Univ. Lille, CNRS, UMR 8187 LOG, F-62930 Wimereux,

26 France

- 1 ⁵Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, UMR7621 LOMIC, Observatoire
- 2 Océanologique, F-66650 Banyuls sur Mer, France
- ⁶Univ. de Bretagne occidentale, CNRS, IRD, IFREMER, IUEM, UMR 6539 LEMAR, rue
 Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France
- ⁷Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, UMR 7093 LOV, Observatoire
 océanologique, 06230 Villefranche sur mer, France
- ⁷ ⁸Aix-Marseille Université, Univ. de Toulon, CNRS, INSU, IRD, UM 110 MIO, 163 Avenue
- 8 de Luminy, 13288, Marseille, France
- 9 ⁹Univ. de Bretagne occidentale, OSU UMS 3113 IUEM, rue Dumont d'Urville, 29280
- 10 Plouzané, 29280 Plouzané, France
- 11 ¹⁰Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, FR3724, Observatoire

12 océanologique de Banyuls-sur-Mer, Avenue Pierre Fabre, 66650 Banyuls-sur-Mer,

- 13 France
- 14 ¹¹Sorbonne Université, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, FR2424, Station Biologique de
- 15 Roscoff, 29680 Roscoff, France
- ¹²Univ. Bordeaux, CNRS, UMR 5805 EPOC, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, 33600 Pessac,
 France
- 18 ¹³Univ. Bordeaux, CNRS, OASU, UMS 2567 POREA, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, 33600
- 19 Pessac, France
- 20 *Corresponding author: arnaud.lheureux@u-bordeaux.fr
- 21
- 22 DOI: <u>https://doi.org/10.3354/meps13577</u>
- 23

1 Abstract

Coastal marine ecosystems, which play a crucial role in the biogeochemical and 2 ecological functioning of the earth system, are highly sensitive to the combined 3 effects of climate and human activities. Because of their location, coastal 4 ecosystems are directly influenced by human activities. Thus, it remains challenging 5 to assess the spatial and temporal scales at which climate influences coastal 6 7 ecosystems. Twelve sampling stations distributed in eight ecosystems of Western Europe were monitored during two decades for physico-biogeochemical parameters 8 (temperature, salinity, concentrations of dissolved oxygen, nutrients and particulate 9 10 material). The study encompasses a large diversity of temperate coastal ecosystems regarding geomorphology, trophic status, tidal regime, river influence, turbidity, and 11 so on. Time-series analysis coupled with standardised 3-mode Principal Component 12 Analyses, Partial Triadic Analyses and correlations were used to assess bi-decadal 13 variability and ecosystems trajectories, and to detect the large-scale, regional and 14 local drivers. Overall results highlight two abrupt changes in 2001 and 2005. The bi-15 decadal changes are related to changes in large-scale and regional climate; implying 16 proxies of temperature, atmospheric circulation, and in river discharge. Ecosystem 17 trajectories usually move towards an increase in temperature, salinity and/or a 18 decrease in chlorophyll-a, nutrients and particulate matter. However, the 19 magnitude of change, the year-to-year variability and the sensitivity to the 2001 and 20 2005 changes vary among the ecosystems. This study highlights the need of 21 performing long-term time series and combining data sets as well as multi-22 23 ecosystem and local studies to better understand long-term variability of coastal ecosystems and its associated drivers. 24

25

Keywords: Long-term changes, Coastal ecosystems, Biogeochemistry, Climatechange, Multivariate analysis, Monitoring programme

312

1 1. Introduction

2 Over the last decades, the rate and magnitude of changes in marine ecosystems have critically accelerated and coastal ecosystems - located at the interface 3 between the ocean and the continent - are highly impacted by the combined effect 4 of climate variability and direct anthropogenic pressures (Lima & Wethey 2012, 5 Halpern et al. 2015, Lu et al. 2018). While coastal ecosystems represent 7% of the 6 Earth surface, they play key roles in ecosystems functioning and shelter more than 7 50% of the marine biodiversity; they are also of high economic importance for the 8 provisioning, regulating, habitat and cultural services that they provide to the 9 10 human population (de Groot et al. 2012).

11

Over the twentieth century, the global nitrogen and phosphorus export from the continent has doubled (Beusen et al. 2016) as a consequence of human activities (Paerl 2009). Such changes in nutrient export have altered the global biogeochemical cycles with putative consequences on the increase — in rate and magnitude — of eutrophication episodes (Sinha et al. 2017). In the coming decades, the human fingerprint on coastal ecosystems is likely to increase as a result of fossil fuel combustion, the use of fertiliser and food production (Doney 2010).

19

20 Natural climate variability has also a strong influence on the physicobiogeochemical parameters in coastal ecosystems. At a local scale, an increase in 21 sea surface temperature enhances water stratification, which in turn reduces the 22 23 nutrient inputs from deep waters, and therefore the phytoplankton productivity 24 (Doney 2006). In nutrient-poor ecosystems, such as the Mediterranean Sea, a rise in precipitation can induce phytoplankton blooms through atmospheric deposition 25 (Durrieu de Madron et al. 2011). At a larger spatial scale, strong relationships have 26 been detected between large-scale hydro-climate processes — such as the Northern 27 28 Hemisphere Temperature (NHT) anomalies or the winter North Atlantic Oscillation (NAO) index — and changes in the physico-biogeochemical properties of coastal 29 waters (Breton et al. 2006, Goberville et al. 2010). 30

1

The responses of coastal ecosystems - often characterised as complex and dynamic 2 systems — to both climate and anthropogenic drivers usually occur in non-linear 3 ways (Cloern et al. 2010, Chaalali et al. 2013). Moreover, ecosystems can respond in 4 different ways to changes, they can switch to another equilibrium state or return to 5 the state prior change (Scheffer & Carpenter 2003, Scheffer et al. 2009). Mounting 6 7 evidence suggests that changes in the hydro-climate system can ramify through the 8 food-web, from benthic to pelagic, from species to communities, and from 9 terrestrial to coastal ecosystems. Such alterations can erode ecosystems resilience 10 (Hughes 2000, Parmesan & Yohe 2003) and can trigger, in some cases, sudden, substantial and persistent changes in the state of ecosystems (Carpenter & Brock 11 2006). Another complex response is that large-scale processes do not directly 12 influence coastal ecosystems variability but indirectly through a number of physical 13 and chemical processes and pathways. In the Bay of Brest, the East Atlantic Pattern 14 (EAP) has been related to salinity changes through its patent influence on 15 precipitation patterns and river discharge (Tréguer et al. 2014). Identifying the 16 relevant drivers of change in coastal ecosystems - and their temporal and spatial 17 scales — and disentangling the effects of natural climate variability from the direct 18 / indirect impacts of human activities, are essential to accurately project the future 19 trajectories of changes in coastal ecosystems (Elahi et al. 2015). 20

21

While the influence of large-scale hydro-climatic processes can be detected on 22 short time periods, such oceanic/atmospheric drivers have long cycles (NAO ~6/8 23 years, AMO ~60/80 years). In this context, long-term observation surveys are 24 essential to unambiguously separate the main drivers of changes that can affect 25 coastal ecosystems in order to better understand and anticipate possible 26 alterations of biological and ecological systems as a result of global climate change 27 28 (Hays et al. 2005). Among other coastal surveys the French monitoring programme SOMLIT (Service d'Observation en Milieu LIToral) has gathered, since 1997, a 29 30 database of thirteen physical and biogeochemical parameters at twelve sites

located along the English Channel, the Atlantic coast and the Mediterranean Sea
 (Cocquempot et al. 2019).

3

The sensitivity of these coastal ecosystems to climate variability is noticeable 4 (Goberville et al. 2010). The authors showed a substantial impact of regional 5 atmospheric and ocean circulation on changes in nutrient concentrations, 6 7 particulate matters, salinity and chlorophyll-a, and highlighted that the regional climate variability was significantly correlated to large-scale hydro-climatological 8 processes. Using a decade of observations, the authors also reported a major 9 modification in the state of these coastal ecosystems in 2001. The present study 10 updates their analysis using 20 years of observation and integrates local climate 11 and rivers, as well as an investigation of ecosystem trajectories. 12

It was beyond the scope of the present study to detail the long-term changes in 13 14 each parameter, at each sampling station (see. e.g. Talarmin et al. (2016) and Tréguer et al. (2014) for studies dedicated to particulate organic matter and to the 15 westernmost stations, respectively). It was preferred to synthesize the data set in 16 order to get an overview of the variability of the overall physico-biogeochemical 17 characteristics of coastal ecosystems and finally to highlight the main messages. 18 19 The objectives of the study are (1) to understand the main changes in the physicobiogeochemical characteristics of a panel of temperate ecosystems during a 20-year 20 period (1997-2016), (2) to identify large-scale, regional and local drivers of change, 21 and (3) to investigate changes in ecosystem trajectories. 22

23

24 **2. Material and Methods**

25 **2.1 The coastal ecosystems and their sampling stations**

Twelve stations belonging to eight contrasted ecosystems located along the French coast were considered (Fig. 1 and Table 1): (1) the eastern (Point C and Point L) and (2) western (Astan and Estacade) English Channel, (3) the Iroise Sea (Portzic, in the Channel of the Bay of Brest), (4) the Arcachon Bay (Eyrac), (5) the Gironde Estuary

(pk30, pk52, and pk86), (6) the Bay of Banyuls (Sola), (7) the Bay of Marseille (Frioul)
and (8) the Bay of Villefranche (Point B). In three ecosystems, two (eastern and
western English Channel) and three stations (Gironde Estuary) were distributed
along a continent-ocean gradient. The three stations located in the Gironde Estuary
were referred to as 'estuarine stations', while the other nine stations as 'marine
stations'.

7 The diversity of the studied ecosystems (Table 1) relies on their geomorphological 8 characteristics (estuary, ria, lagoon, bays and littoral ecosystems standing for semi-9 enclosed and open systems) with various bathymetric conditions (from less than 10 10 to 80 meters depth). These ecosystems have different tidal regimes (from micro- to mega-tidal regimes), show a large range of turbidity (the annual mean of suspended 11 particulate matter ranged from less than 1 to more than 300 mg.L-1) and different 12 trophic status (from oligotrophic to eutrophic ecosystems); they also differ from 13 their local climate conditions (e.g. annual air temperature mean ranges from 11 °C 14 to 16 °C) and from their riverine influence: mean annual salinity varies from 2 to 38 15 and river flow ranges from a few to hundreds cubic meters per second (see Table 1). 16 Thus, these ecosystems are representative of most of the coastal ecosystems 17 encountered at mid-latitudes. 18

19

20 2.2 Physico-biogeochemical parameters

The physico-biogeochemical parameters were retrieved from the SOMLIT database, a long-term monitoring programme that uses a standardised sampling procedure since 1997. Samples were collected on a weekly (Bay of Brest) to monthly (Gironde Estuary) basis at high-tide in subsurface waters. A thoughtful description of the SOMLIT network can be found in Goberville et al. (2010), Liénart et al. (2017, 2018) and Coquempot et al. (2019).

Five nutrients (ammonium (NH4⁺), nitrate (NO3⁻), nitrite (NO2⁻), orthophosphate (PO4³⁻)
and silicic acid (Si(OH)4), four particulate parameters (suspended particulate
matter (SPM), particulate organic carbon (POC), particulate organic nitrogen (PON),
and chlorophyll-a), as well as water temperature, salinity and dissolved oxygen

concentration were considered. These parameters were defined as Essential Ocean 1 Variables by the Global Ocean Observing System because they are effective at 2 3 addressing the health and services ocean (http://www.goosocean.org/index.php?option=com_content&view=article&id=14&I 4 temid=114). Water temperature has an impact on water stratification and in turn on 5 the vertical mixing of the nutrients. Dissolved oxygen, directly influenced by the 6 7 water temperature, is essential to the biological component. Chlorophyll-a biomass is a proxy of phytoplankton biomass and is controlled by temperature, light and 8 nutrients. Nutrients, mainly delivered to the coastal ecosystems by the rivers and 9 internal recycling, are essential to autotrophs but can lead to eutrophication 10 episodes when in excess, which in turn can affect the whole ecosystem. Salinity is a 11 proxy of riverine influence. Suspended particulate matter can be considered as a 12 proxy of hydro and sediment dynamics (particle sinking and re-suspension, river 13 load). Finally, POC and PON are useful variables to quantify the particulate organic 14 15 matter.

16 Data providers are listed in Table 2.

17

18 2.3 Drivers of change

19 2.3.1 Large-scale climate

Five teleconnection indices were selected to examine the influence of large-scale hydro-climatic processes on coastal ecosystems of Western Europe: the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO), the winter North Atlantic Oscillation (NAO), the Northern Hemisphere Temperature anomalies (NHT), the Eastern Atlantic Pattern (EAP) and the Arctic Oscillation (AO) (Table 2).

The AMO characterises the multidecadal ocean/atmosphere natural variability in temperatures, in a range of 0.4°C, in many oceanic regions of the North Atlantic, with a periodicity ranging from 60 to 80 years (Enfield et al. 2001). By investigating the influence of the AMO over the period 1997-2016, we focused on its positive (warm) phase, to assess the influence of a large-scale natural increase in sea surface

temperature on coastal ecosystems of Western Europe. NHT anomalies are a proxy 1 of the potential effect of climate change in the Northern Hemisphere, although this 2 index also integrates hydro-climatic variability (Beaugrand & Reid 2003). The winter 3 NAO index describes the basin-scale gradient of atmospheric pressures over the 4 North Atlantic in winter. This oscillation has been correlated with a large range of 5 physical processes such as the frequency and intensity of Atlantic storms and 6 7 precipitation patterns (Hurrell 1995). The EAP is the second most prominent mode of low-frequency variability over the North Atlantic and is structurally similar to the 8 NAO (Barnston & Livezey 1987). This pattern has a strong influence on Western 9 Europe, negative values of the index being in phase with drought episodes over the 10 Mediterranean region. The AO index is characterised by pressure anomalies of one 11 sign in the Arctic and with the opposite anomalies centred about latitudes of 37-12 45°N (Givati & Rosenfeld 2013). During winter, it is one the main driver of intra-13 seasonal variability over the North Atlantic and Europe (Givati & Rosenfeld 2013) 14 with strong consequences on Atlantic cyclones (Thompson & Wallace 1998). While 15 16 its positive phase induces dry conditions in the Mediterranean, its negative phase is associated to extreme cold days in northern Europe (Thompson & Wallace 1998). 17

18

19 2.3.2. Regional and local climate

20 Six regional climatic parameters were selected to examine the influence of regional climate on coastal ecosystems of Western Europe: Sea Surface Temperature (SST), 21 Sea Level Pressure (SLP), wind intensity and its zonal and meridional components 22 (i.e. west-east and south-north components of the wind, respectively) and mean 23 24 precipitation. Datasets are derived from reanalysis procedures and improved statistical methods have been applied to produce stable monthly reconstruction on 25 a a 2.5° × 2.5° spatial grid, but on a 1° × 1° spatial grid for SST (see Betts et al. (1996), 26 Kalnay et al. (1996) and Kistler et al. (2001) for further details on the methodology). 27

Five in-situ: air temperature, wind intensity (and its zonal and meridional components) and mean precipitation and one reconstructed parameter: short-wave

irradiation (see Gelaro et al. (2017) for information on the method) were selected to
 examine the influence of local climate on coastal ecosystems (Table 2).

SST - and air temperature, to a lesser extent - has a direct impact on water 3 stratification and nutrient supply rates (Sarmiento et al. 2004), and influence 4 species' phenologies (Poloczanska et al. 2013). For example, the seasonal occurrence 5 of phytoplankton and meroplankton, larval fishes and ichthyoplankton species 6 7 advanced significantly over the last decades as a response to warming in the North Sea (e.g. plankton species; Edwards et al. 2004), in the English Channel (e.g. sprat 8 9 and sardine; Reygondeau et al. 2015) and in the Mediterranean Sea (e.g. copepod 10 species such as Temora stylifera; Mackas et al. 2012). Short-wave irradiation is the quantity of solar energy incoming from the sun to the ground/ocean and is used by 11 phytoplankton species for photosynthesis. Atmospheric circulation (SLP and wind 12 intensity) contributes to the horizontal and/or vertical mixing of nutrients and 13 dissolved oxygen by its action on oceanic currents and therefore the mixing of river 14 water and impact on the ocean-atmosphere coupling (Reid et al. 2003). Precipitation 15 has both direct and indirect effects on coastal ecosystems. Its direct influence is 16 observed on temperature, salinity and nutrient concentrations in raining periods, 17 whereas its indirect impact appears through water run-off that contributes to river 18 19 discharge. Precipitation can also influence phytoplankton communities (Delphy et al. 2018). 20

21

22 2.3.3 River discharge

Five parameters — selected for their availability over the whole period in all sites — 23 were used to examine the influence of local river discharge to the coastal 24 ecosystems: NH₄⁺, NO₃⁻, and PO₄³⁻, suspended particulate matter and river flows 25 (Table 2). Rivers flowing directly to, or known to influence, the studied ecosystems 26 were selected. The selected monitored stations were located as close to the sea-27 side as possible, upstream the dynamic influence of the tide and with datasets 28 available from 1997 to 2016. For coastal ecosystems influenced by more than one 29 30 river, water discharge was weighted by the distance between the river mouth and

the sampling station. Nutrient concentrations were weighted by considering the
flow and the distance between the river mouth and the sampling station (see Liénart
et al. 2018).

4 2.4 Numerical approach

5 2.4.1 Data pre-treatment

The SOMLIT provides quality codes associated to each data. Data flagged as false 6 were discarded: only 3% of the original dataset was removed and therefore we used 7 97% of the samples. Time series were then regulated and standardised at a monthly 8 basis using the spline method. The Kalman smoothing procedure was applied on 9 the Eyrac dataset to prevent possible bias related to repeated missing values over 10 the study period (Moritz & Bartz-Beielstein 2017). Following the method applied in 11 Goberville et al. (2010), the seasonality was removed from the time series, except for 12 the large-scale hydro-climate indices, using a simple moving average of order m = 13 6. Because the application of a moving average prevents from computing values for 14 15 the first and last (m - 1) values of the sequence (Legendre & Legendre 1988), the first and last 6 months were removed from further analyses. 16

17

18 2.4.2 Statistical analyses

19 Analysis 1: Bi-decadal spatial and temporal changes in coastal ecosystems

Bi-decadal (1997-2016) changes in (1) the coastal physico-biogeochemical 20 parameters, (2) regional and (3) local climate parameter, (4) river parameter 21 concentrations and (5) river flows were assessed separately using 3-mode 22 standardised principal component analyses (PCAs; Hohn 1993, Beaugrand et al. 23 2000, Goberville et al. 2010). Prior each PCA - and to overcome possible biases due 24 25 to parameters with different units of measurement - all parameters were standardised (Jolliffe and Cadima, 2016). This statistical technique allows — in a 26 single analysis - (1) to characterise temporal changes by the examination of the 27 first principal components (PCs) and (2) to identify the parameters and sites (for 28 29 coastal ecosystems) or the geographical cells (for gridded climate parameters)

mainly influenced by the temporal patterns (associated normalised eigenvectors).
Here, the first two principal components (PCs) were retained for further
examination.

4

5 Analysis 2: Influence of environmental and climate drivers on coastal sites

The Pearson linear correlation coefficient was calculated to assess the relationships 6 between the first two PCs obtained from the PCA applied on the physico-7 biogeochemical parameters and (1) the first two PCs calculated from the PCAs 8 9 performed on environmental and climate drivers and (2) large-scale hydro-climatic indices. Probabilities were corrected to account for temporal autocorrelation using 10 11 the Chatfield's (Chatfield 1996) modified Box-Jenkins' function (Box & Jenkins 1976) and by adjusting the degrees of freedom according to the method proposed by 12 Chelton (1984). Because multiple testing may increase the type I error rate (i.e. 13 14 rejection of a true null hypothesis), probabilities were adjusted following the Hochberg method (Hochberg 1988, Legendre & Legendre 1998). 15

16

17 Analysis 3: Identification of patterns of change among the twelve sampling sites

The Partial Triadic Analysis (PTA) method is a triadic analysis introduced in ecology 18 by Thioulouse & Chessel (1987) that can be applied to the analysis of series of 19 ecological tables containing the same variables and observations. While the PTA 20 relies on the STATIS method (Escoufier 1973, L'Hermier des Plantes 1976, Escoufier 21 1980), the analysis is applied directly on the ecological tables rather than on the 22 scalar product derived from the tables (Bertrand & Maumy, 2010). The PTA is a three-23 step procedure, namely the interstructure, the compromise and the intrastructure 24 analyses (Lavit et al. 1994). As this technique has been fully described and applied 25 elsewhere (e.g. Lavit et al. 1994, Thioulouse et al. 2004, Bertrand & Maumy, 2010, 26 Mendes et al. 2010, Thabet et al. 2018), we refer the reader to this literature for a 27 detailed mathematical description and only recall the main steps of calculation. 28 First, a matrix of scalar products is calculated between the k different tables, the 29 diagonalisation of the resulting matrix providing eigenvectors. The coefficients of 30
the first eigenvectors are then used to weight the tables in the calculation of the 1 compromise table (step 2). At this stage, a matrix of vector correlations (called 'Rv') 2 3 can be applied to rescale the importance of the k ecological tables. The second step of the PTA consists in the analysis of the compromise, a fictitious table that results 4 from the linear combination of the k initial tables (i.e. weighted mean of all the 5 tables of the series, using the components of the first eigenvector of the 6 7 interstructure as weights; Lavit et al. 1994, Mendes et al. 2010) in order to construct a mean table of maximum inertia with the aim of capturing the similarities among 8 the k individual matrices. A principal component analysis is then performed on the 9 mean table, the rows and columns of the individual matrices being projected onto 10 the analysis as supplementary individuals and supplementary variables, 11 respectively. Analysis of the compromise depicts the structures which are common 12 to all the tables (Thioulouse et al. 2004, Bertrand & Maumy, 2010). Finally, the third 13 step summarises the variability of the succession of tables in comparison to the 14 common structure defined by the compromise (Mendes et al. 2010), the rows and 15 columns of all the tables of the three-dimensional array being projected onto the 16 factor map of the PCA of the compromise as additional elements (Thioulouse et al. 17 2004). The quality of the compromise can be established by dividing the first 18 eigenvalue of the Rv coefficients by their sum and with the cos², an indicator of the 19 20 representation of the information contained in each original table by the compromise. For each table, each row (column) is a point in the space of its p 21 columns (its n rows) that can be projected as a supplementary individual onto the 22 principal axes of compromise. The points can then be linked to study trajectories. 23

24

In our study, each table contains the values of all the physico-biogeochemical parameters at all the stations at a given (k) month; the compromise is the mean structure of the parameters during the study period. Year-to-year changes at each sampling station, i.e. its dynamic trajectory, can be studied while identifying the possible common temporal structures among stations.

30

1 All statistical analyses were performed using the R software (RCoreTeam 2020, R

- 2 version 4.0.2) and the FactoMineR, ade4, pastecs and ggplot2 packages.
- 3

4 3. Results

5 **3.1 Bi-decadal spatial and temporal changes in coastal ecosystems**

Year-to-year variability in the first PC of the PCA performed on the physico-6 biogeochemical parameters (19.36% of the total variability; Fig. 2a) showed a gradual 7 increase from 1997 to the end of 2001, followed by an overall decrease until 2016 8 9 revealing an abrupt change in 2001. Mapping of the first eigenvectors (Fig. 2b) revealed that PC1 was correlated to almost all the parameters and stations, but the 10 temperature was poorly represented. Most of the correlations were positive, 11 suggesting that the parameters mostly decreased from 2001 to 2016 (e.g. NO_3^- at all 12 13 the English Channel and Atlantic stations), with the exception of salinity that increased at almost all the marine stations and in the upstream part of the Gironde 14 Estuary where an overall increase in nutrients and particulate parameters was also 15 detected. 16

17 Year-to-year variability in the second PC of the PCA (11.37% of the total variability; 18 Fig. 2c) showed two periods of decrease from 1997 to 2001 and from 2005 to 2016, but an increase from 2001 to 2005 pointing out two abrupt changes in 2001 and 2005. 19 20 Mapping of the second eigenvectors (Fig. 2d) revealed that PC2 was positively correlated to the nutrients whereas the salinity, water temperature and particulate 21 parameters (SPM, POC, PON, chlorophyll-a) were negatively correlated at almost all 22 the stations. The PC2 showed a clear opposition between the nutrients on the one 23 24 hand and salinity, temperature and the particulate parameters on the other hand. Salinity and water temperature increased at most of the stations from 2006 25 onwards. The analysis also revealed that the water temperature was not highly 26 related to the first two PCs (Figs. 2b and d). 27

28

29 **3.2 Bi-decadal influence of the drivers**

Results from correlation analyses between the first two principal components of the 1 hydrological and biogeochemical variability along the French coast and the first two 2 3 PCs of the PCAs performed on large-scale hydro-climatic indices, regional climate indices, and local drivers are presented in Fig. 3. In addition, temporal trends for 4 which significant correlations were found are displayed in Fig. 4. Strong correlations 5 (r > 0.5) were found between PC1 and PC2 of the physico-biogeochemical variability 6 7 of the French coastal ecosystems and drivers of the three considered spatial scales: large, regional and local. The correlated drivers were either based on the air 8 temperature or the atmospheric circulation. PC1 and/or PC2 were correlated to the 9 NHT anomalies, to changes in wind intensity and direction, SLP and mean 10 precipitation, and to the river nutrient concentrations and flow (Figs. 3 and 4). The 11 coastal-ecosystem PCs and the correlated drivers exhibited not only a similar long-12 term trend but also a similar year-to-year variability (e.g. Figs. 4g and i). 13

Among the correlated drivers, the zonal wind PC2 influenced all the ecosystems (eigenvalues > 0.5), the SLP PC2 and mean precipitation PC2 influenced the eastern and western English Channel and the Iroise Sea (eigenvalues > 0.5), the wind intensity PC2 influenced the Arcachon Bay and Gironde Estuary (eigenvectors > 0.5) and the meridional wind PC2 influenced the three Mediterranean and the two Atlantic ecosystems (eigenvalues > 0.5). The eigenvalues maps are shown in Supplement I.

21

22 3.3 Inter- and intra-station variability

The PTA compromise explained 84% of the total variability of the original set of 23 matrices. Between 80 and 95% of the information contained in each table was 24 expressed in the compromise. The first two axes of the compromise expressed 25 26 72.47% and 19.58% of the total variability, respectively. By opposing the estuarine (nutrient-rich, particle-rich and low-salt water) and marine sampling stations 27 (nutrient-poor, particle-poor and salty water), the position along the abscissa 28 revealed a continent-ocean gradient (Figs. 5a, b), with a clear opposition between 29 30 salinity on the one hand and nutrients $(NO_3^-, Si(OH)_4 \text{ and } PO_4^{3-})$ and particulate

matter (SPM, POC and PON) on the other hand. The downstream estuarine station 1 (pk86) exhibited an intermediate behaviour. By opposing the Mediterranean 2 stations (warm oligotrophic waters) and the stations located in the English Channel 3 (cold eutrophic waters), the y-axis showed a gradient based on both the latitude 4 and the trophic status. The Atlantic stations (oceanic and estuarine) had an 5 intermediate position in the Euclidean space. The variability between the stations 6 7 was more related to the salinity and the associated parameters than to latitude and trophic status (Figs. 5a, b). In contrast, the variability within the stations was more 8 related to the latitude and trophic status (y-axis) than to the continent-ocean 9 gradient (x-axis) (Fig. 5c), suggesting that this spatial organisation on the Euclidean 10 plan can be related to a temperature effect. While the estuarine stations of the 11 12 Gironde estuary showed an important variability, the stations located in the Iroise Sea and in the western part of the English Channel (Astan, Estacade and Portzic) 13 showed relatively stable trajectories (Fig. 5c). 14

15

Over the period 1997–2016, year-to-year variability in the physico-biogeochemical parameters had gone roughly from the lower or the lower-left to the upper or upperright hand side of the panel for most of the stations (Figs. 5d, e, g, h, k, n) which was associated with an overall increase in temperature, salinity and/or a decrease in chlorophyll-a, nutrients and particulate matter. Few stations exhibited opposite (Fig. 5l) or different (Figs. 5f, i, m, o) behaviours.

At stations such as Frioul (Fig. 5k), the trajectories were approximately linear, 22 meaning that changes over the period 1997-2016 are quite constant without abrupt 23 24 modifications. Frioul tended to be hotter and/or saltier and more oligotrophic. At other stations such as Point L (Fig. 5e), pronounced modification in the trajectories 25 have been observed, after a period of stability: a seesaw to hotter and/or saltier 26 conditions was detected, with less eutrophic waters. Some stations showed 27 28 hysteresis-like behaviours as observed at Point B (Fig. 5l): a pseudo-cyclical variability was observed with two phases of cold, less salty and less oligotrophic 29 30 waters interrupted by a period of warmer and more oligotrophic waters. Such

variations occurred in a relatively small part of the Euclidean space, however,
suggesting that modifications are less intense at the oceanic stations than at the
estuarine stations. The two abrupt changes detected in 2001 and 2005 (Figs. 2a and
c) were patent for most of the stations, as observed at pk86 (Fig. 5o) and Point B
(Fig. 5l).

6

7 4. Discussion

4.1 Importance of long-term monitoring programmes to assess the influence of drivers on coastal ecosystems

Long-term monitoring programmes are precious tools for studying the long-term 10 variability of coastal ecosystems (Hays et al. 2005). However, they are usually not 11 long enough to provide any baseline of ecosystems which would be useful to 12 disentangle the natural climate variability from anthropogenic-induced changes 13 and to detect possible consequences on the ecosystem functioning. The need for 14 long-term environmental and biological time series to assess the climate influence 15 on coastal ecosystems is associated with the time span of the climatic processes. 16 For example, while Fromentin & Plangue (1996) attributed changes in the abundance 17 of Calanus Finmarchicus to the NAO over the period 1962-1992, this relationship 18 broke down from 1996, when one of the most extreme negative phases of the NAO 19 was observed (Beaugrand 2012). By extending the study to five decades of 20 21 observations, Beaugrand (2012) demonstrated that the correlation between the NAO and C. finmarchicus abundance was in fact modulated by the thermal regime of the 22 North Sea, which in turn covaries positively with global temperature anomalies. 23 However, examples of temporal patterns detected and confirmed using extended 24 datasets also exist (e.g. Pimm & Redfearn 1988, Cloern & Jassby 2012). 25

Our study based on assessing changes in the physico-biogeochemical variability of the French coastal ecosystems confirms the results obtained by Goberville et al. (2010), and emphasises the importance of the abrupt episode observed in 2001, even when twenty years of observation are used instead of ten. This highlights the

magnitude of this event, while confirming the main environmental and climate
drivers, i.e. the influence of changes in atmospheric and oceanic patterns.

By combining marine long-term monitoring programmes with other biological, 3 environmental, climatological, meteorological long-term time series, one can 4 compare different ecosystems, while identifying local influences. For instance, 5 Capuzzo et al. (2018) combined different data sets to estimate changes in primary 6 7 production, zooplankton abundances, environmental conditions (SST and riverine) and large-scale hydro-climate processes, and to quantify pathways between these 8 9 ecological compartments. By investigating a possible synchrony among patterns of 10 changes, they showed that the decline in the primary production in the North Sea was induced by a decrease in riverine inputs and revealed patent consequences on 11 higher trophic levels (Capuzzo et al. 2018). 12

In our study, combining several data sets allowed us to assess changes in coastal
ecosystems and to investigate the drivers of these changes.

15

16 4.2 Abrupt changes in Western Europe coastal ecosystems: drivers of

17 change and consequences

Abrupt changes in the late 90s / early 2000s have already been detected in physico-18 biogeochemical parameters, fish communities, local meteorology and sea surface 19 20 temperature in the vicinity of the Gironde Estuary (Chaalali et al. 2013), for phytoplankton communities in the English Channel (Hernández Fariñas et al. 2014) 21 and in the coastal Atlantic Ocean (David et al. 2012). The relationship between large-22 scale hydro-climatic indices and the coastal-ecosystem compartments has already 23 24 been reported in the literature: the NAO was correlated to the abundance of plankton species in the English Channel (Beaugrand et al. 2000) and diatoms in 25 southern Bight of the North Sea (Breton et al. 2006) and significant links between 26 the AMO and phytoplankton blooms, plankton population and fish population have 27 28 been detected at the global scale (Nye et al. 2014 and references therein).

29

According to Somavilla et al. (2016), an extreme winter mixing occurred in the mid-1 2000s potentially due to a particularly cold and dry winter in 2005 (Shein 2006, 2 Somavilla et al. 2009) that had modified the Eastern North Atlantic Central Water 3 (ENACW). These changes induced a modification of the ocean circulation, 4 introducing northern saltier waters to lower latitudes, and altered regional climate 5 conditions in the Northern Atlantic (Somavilla et al. 2016). The Atlantic Meridional 6 7 Overturning Circulation (AMOC) also exhibited changes during the beginning of the twenty-first century. Chen & Tung (2018) reported that the transport of southern 8 warm and saline water northward increased rapidly since 1999 and that the AMOC 9 was decreasing from 2005 onward, confirming changes in circulation patterns in the 10 north Atlantic. A decreasing AMOC could lower precipitation rates and therefore 11 influence water runoff and river flows (Jackson et al. 2015). Goberville et al. (2010) 12 found that the variability in coastal ecosystems was more related to changes in 13 atmospheric circulation than in SST. The patent influence of atmospheric circulation 14 that we detected over the period 1997-2016 corroborates previous results obtained 15 from a decade of observation, while highlighting that the link between atmospheric 16 circulation and rapid/major ecosystem changes (Goberville et al. 2010; Beaugrand 17 et al. 2019) is stronger than when SST was considered. In addition, we found that the 18 riverine influence was of high importance. Indeed, river parameter concentrations 19 were the only driver correlated to the two PCs of the coastal ecosystems. These 20 results are reliable: our data showed an increase in salinity over the study period 21 along with correlations with atmospheric circulation and river discharge. The two 22 abrupt changes detected circa 2001 and 2005 (Figs. 2a, c) can then be attributed to 23 changes in wind intensity and sea level pressure at the regional scale and to 24 changes in river parameter concentrations and river flow at the local scale (Fig. 4). 25

26

The consequences of such changes to coastal ecosystem functioning could be of various types. For example, changes in regional wind intensity and SLP modified water circulation dynamics (Somavilla et al. 2016), inducing saltier waters to the mid-latitudes in combination with decreasing precipitation and therefore a reduction in inputs from the continent: the flows of the main French rivers have

decreased in the end of the twentieth century like in the Loire river (Ratmaya et al. 1 2019). In the literature, similar processes have been reported in the Patos Lagoon, 2 3 Brazil (Cloern et al. 2016). In our ecosystems, the most convincing example is the "marinisation" observed in the Gironde estuary over the last decades (David et al. 4 2007). The increase in salinity in the estuary combined with lower SPM 5 concentration, favoured the colonisation of this ecosystem by the invasive species 6 7 Acartia tonsa. In other low-salinity ecosystems, especially in wetlands and lagoons, an increase in salinity can lead to a decrease in zooplankton abundance and a 8 reduction in species richness (Schallenberg et al. 2003). Richirt et al. (2019) showed 9 that changes in copepod abundance in the Arcachon Lagoon, one of the studied 10 ecosystem, are governed by changes in physico-biogeochemical parameters, 11 including salinity and SPM. 12

13

14 **4.3 Ecosystem trajectories: common patterns and local differences**

Among the trajectories of the oceanic coastal ecosystems studied in the present 15 study, the general trend was towards warmer and saltier waters and/or less 16 nutrient-rich waters. Similar trends were reported worldwide, such as in the Danish 17 coastal ecosystems (Riemann et al. 2016), in the Chesapeake Bay (Harding et al. 2016) 18 19 and in the Moreton Bay, Australia (Saeck et al. 2013). The two abrupt changes that we detected over the period 1997-2016 - and especially the 2001 event which may 20 reflect a response to the global rise in ocean heat content (Levitus et al. 2009, 21 Chaalali et al. 2013) - were associated with warmer, saltier and nutrient-poorer 22 23 waters for most of the sampling sites, with ensuing consequences on the biological compartment: changes in dinoflagellate and zooplankton assemblages in the North 24 Sea (Beaugrand et al. 2014; Goberville et al. 2014), and in fish abundances in the 25 Gironde estuary circa 2001 (Chaalali et al. 2013); alterations in phytoplankton 26 biomass (Somavilla et al. 2009) and copepod diversity (Richirt et al. 2019) in the mid-27 28 2000s in the Bay of Biscay. Despite this overall trend in the studied ecosystems and similar abiotic drivers of changes (Figs. 2 and 3), different responses of individual 29 ecosystems were observed in terms of magnitude, timing and even direction of the 30

trajectories. Local discrepancies from an overall pattern are common, especially in 1 coastal ecosystems that can face strong local drivers as seen in relationships 2 3 between dissolved inorganic nitrogen and chlorophyll-a (Lefebvre & Dezécache 2020). Furthermore, no overall common pattern may be found highlighting the role 4 of local over global drivers in controlling the functioning of coastal ecosystems 5 (Talarmin et al. 2016, Carstensen & Duarte 2019). These variations demonstrate the 6 7 importance of taking into account local events to understand the direction and magnitude of the changes that occurred in coastal ecosystems over the recent 8 decades. 9

10 For example, the trajectory at Eyrac goes from right to left (Fig. 5i), suggesting less saline and more nutrient-rich waters, whereas the overall trend was towards lower 11 nutrient concentrations in the French coastal ecosystems (Fig. 2a). When analysed 12 individually, nutrient concentrations in the Arcachon Bay increased since the late 13 1990s (Lheureux et al. unpub.). The two abrupt changes detected in 2001 and 2005 14 in the overall pattern (Figs. 2a, c) did not seem to have impacted the trajectory of 15 the Arcachon Bay, but other abrupt changes occurred ca. five years later (see the 16 right-hand side of panel i). In this ecosystem, the strong decline of the Zostera noltii 17 seagrass meadow, which had accelerated between 2005 and 2007 (Plus et al. 2010), 18 may explain the increase in nutrient over the study period (Lheureux et al. unpub.). 19 Changes in zooplankton abundance and diversity were also reported in this 20 ecosystem (Richirt et al. 2019). 21

22 The western English Channel tended to be warmer, but without changes regarding salinity or nutrient concentrations (Figs. 5f, g). The Iroise Sea showed an increase in 23 both nutrient concentrations and temperature (Fig. 5h). Although these two 24 25 ecosystems were geographically close with similar large-, regional- and local- scale climate influences, the Iroise Sea was under a greater influence of river discharge 26 than the western English Channel (Charria et al. 2020). We also highlight that the 27 abrupt change in 2001 was very obvious on the trajectories of the two stations 28 29 located in the western English Channel (Astan and Estacade) but not in the Iroise Sea (Portzic). Interestingly, it seems that this abrupt change prevented the western 30

English Channel from shifting towards more nutrient-rich and less saline waters and
 may illustrate the resilience capacity of these ecosystems.

The English Channel ecosystems were more influenced by the 2001 event than other 3 ecosystems, whereas a predominant abrupt change in the Mediterranean 4 ecosystems occurred in 2005 (Fig. 5), which may have also impacted zooplankton 5 abundances and assemblages in the Levantine Basin (Ouba et al. 2016). This 6 difference is not due to riverine influence, since some stations are under the 7 8 influence of rivers (Point C, Sola) and some are not (Astan, Estacade, Point B) in both 9 the English Channel and the Mediterranean Sea. This can be explained by the patent 10 influence of precipitation patterns over the English Channel. Whereas no correlation was detected between the EAP and the physico-biogeochemical properties of the 11 studied ecosystems as a whole, EAP is known to significantly influence precipitation 12 patterns over the English Channel (Casanueva et al. 2014). This relation between the 13 EAP, precipitation patterns and river flows was highlighted by Tréguer et al. (2014) 14 in the Bay of Brest and western English Channel. As the EAP entered in a positive 15 phase at the beginning of the 2000s, it can be assumed the variability in the 16 precipitation patterns played a role in the 2001 abrupt change in the English 17 Channel. 18

The Gironde Estuary exhibited a large variability in the physico-biogeochemical characteristics over the two last decades compared to the marine ecosystems (Figs. 5c, m-o). This was expected since estuarine ecosystems, due to their location, face more pressures, especially from the continent, than marine coastal ecosystems. Estuarine stations were therefore segregated along the salinity-nutrient axis of the PTA compromise (Fig. 5b) rather than on the temperature axis.

Finally, it appears that more work at a local scale is needed in addition to multiecosystem studies in order to better understand the long-term variability of coastal ecosystems and its associated drivers. Thus, our analysis can be seen as a proof of concept that one must consider the environmental and ecological context of each site to better understand how external drivers can influence the functioning of such ecosystems. 1

2 Conclusion

3 Many complex ecosystems have a critical threshold at which the ecosystems can abruptly change from one state to another (Scheffer et al. 2009). Such thresholds 4 can be detected using appropriate statistical analyses. It is difficult to understand 5 how these abrupt changes are affecting the coastal ecosystems. Our study enables 6 to point out the general patterns of changes in the physico-biogeochemical 7 properties of coastal surface waters that occurred in temperate coastal ecosystems 8 9 over the past 20 years. Such a multi-ecosystem approach has the great advantage to highlight overall patterns as well as discrepancies, and potentially to point out 10 gradients and/or typology of ecosystems and ecosystem functioning (e.g. Liénart et 11 al. 2017, 2018). Each ecosystem being influenced by climatic and river related drivers 12 at different spatial and temporal scales, however, and because of the peculiarities 13 of each ecosystem, we recommend to investigate changes also at a local scale. 14 Local-scale studies should allow to deeply document subtle changes and to gather 15 information about local ecological processes such as local changes in water 16 circulation, quantification of the influence of the biology on remineralisation 17 18 processes, impact of direct anthropogenic disturbances such as pollutions. Multiecosystems studies and local studies are complementary approaches to better 19 understand the long-term variability of coastal ecosystems and associated drivers. 20

21

22 ACKNOWLEDGMENTS

This article is a contribution of the SOMLIT network of the CNRS/INSU and of the 23 24 Research Infrastructure ILICO. Most of the samplings were performed using the research vessels of the French Oceanographic Fleet (FOF). The authors thank the 25 crew members of the R/V Antédon, Côtes d'Aquitaine, Côtes de la Manche, Néomysis, 26 Néreis, Planula, Sagitta, Sépia. This work was funded by LaBex COTE (Arnaud 27 28 Lheureux's master thesis), MESRI (Arnaud Lheureux's PhD thesis), EC2CO PHYSALI and LEFE EVOLECO-v ϕ . Data sets regarding the drivers were provided by the NOAA, 29 the NCEP/NCAR, MeteoFrance, EauFrance and the different French Water Agencies. 30

- 1 The authors also thank all the members of these different institution, from the
- 2 analysts to the coordinators, that made the use of the data possible.

1 **REFERENCES**

- Barnston AG, Livezey RE (1987) Classification, Seasonality and Persistence if Low frequency Atmospheric Circulation Patterns. Mon Weather Rev 115:1083–1126.
- Beaugrand G (2012) Unanticipated biological changes and global warming. Mar Ecol
 Prog Ser 445:293-301.
- Beaugrand G, Ibañez F, Reid P (2000) Spatial, seasonal and long-term fluctuations of
 plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea
 and Bay of Biscay. Mar Ecol Prog Ser 200:93–102.
- 9 Beaugrand G, Reid PC (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and
 10 salmon related to climate. Glob Change Biol 9:801–817.
- Beaugrand G, Goberville E, Luczak C, Kirby R (2014) Marine biological shifts and
 climate. Proc R Sob B 281:20133350.
- Beaugrand G, Conversi A, Atkinson A, Cloern J, Chiba S, Fonda-Umani S, Kirby RR,
 Greene CH, Goberville E, Otto, SA, Reid PC, Stemmann L, Edwards M (2019)
 Prediction of unprecedented biological shifts in the global ocean. Nat Clim
 Change 9:137–243.
- Bertrand F, Maumy M (2010) Using Partial Triadic Analysis for Depicting the Temporal
 Evolution of Spatial Structures: Assessing Phytoplankton Structure and
 Succession in a Water Reservoir. Case Stud Bus Ind Gov 4:23–43.
- Betts AK, Hong S-Y, Pan H-L (1996) Comparison of NCEP-NCAR Reanalysis with 1987
 FIFE Data. Mon Weather Rev 124:1480–1498.
- Beusen AHW, Bouwman AF, Van Beek LPH, Mogollón JM, Middelburg JJ (2016) Global
 riverine N and P transport to ocean increased during the 20th century despite
 increased retention along the aquatic continuum. Biogeosciences 13:2441–2451.
- Box GEP, Jenkins GW (1976) Time series analysis: forecasting and control, Holden-Day.
 San Francisco, CA.
- Breton E, Rousseau Vé, Parent J-Y, Ozer J, Lancelot C (2006) Hydroclimatic modulation
 of diatom/ Phaeocystis blooms in nutrient-enriched Belgian coastal waters
 (North Sea). Limnol Oceanogr 51:1401–1409.
- Capuzzo E, Lynam CP, Barry J, Stephens D, Forster RM, Greenwood N, McQuatters Gollop A, Silva T, van Leeuwen SM, Engelhard GH (2018) A decline in primary
 production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in
 zooplankton abundance and fish stock recruitment. Glob Change Biol 24:352–
 364.
- Carpenter SR, Brock WA (2006) Rising variance: a leading indicator of ecological
 transition: Variance and ecological transition. Ecol Lett 9:311–318.
- Carstensen J, Duarte CM (2019) Drivers of pH Variability in Coastal Ecosystems. Environ
 Sci Technol 53:4020-4029.

Casanueva A, Rodríguez-Puebla C, Frías MD, González-Reviriego N (2014) Variability of
 extreme precipitation over Europe and its relationships with teleconnection
 patterns. Hydrol Earth Syst Sci 18:709–725.

Chaalali A, Beaugrand G, Boët P, Sautour B (2013) Climate-Caused Abrupt Shifts in a
 European Macrotidal Estuary. Estuar and Coasts 36:1193–1205.

6 Charria G, Rimmelin-Maury P, Goberville E, L'Helguen S, Barrier N, David-Beausire C, Cariou T, Grossteffan E, Repecaud M, Quémener L, Theetten S, Tréguer P (2020) 7 Temperature and salinity changes in coastal waters of Western Europe: 8 9 variability, trends and extreme events. In: Evolution of Marine Coastal Ecosystems under the Pressure of Global Changes: Proceedings of Coast 10 11 Bordeaux Symposium and of the 17th French-Japanese Oceanography 12 Symposium. Ceccaldi H-J, Hénocque Y, Komatsu T, Prouzet P, Sautour B, Yoshida 13 J (eds) Springer International Publishing, Cham

14 Chatfield C (1996) The analysis of time series: an introduction, Chapman&Hall.15 London.

Chelton DB (1984) Commentary: short-term climatic variability in the northeast Pacific
 Ocean. In: The influence of ocean conditions on the production of salmonids in
 the North Pacific. Pearcy W (ed) Corvalis, OR, Oregon State University Press, p

19 87–99

20 Chen X, Tung K-K (2018) Global surface warming enhanced by weak Atlantic 21 overturning circulation. Nature 559:387–391.

Cloern JE, Abreu PC, Carstensen J, Chauvaud L, Elmgren R, Grall J, Greening H,
 Johansson JOR, Kahru M, Sherwood ET, Xu J, Yin K (2016) Human activities and
 climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal
 ecosystems. Glob Change Biol 22:513–529.

Cloern JE, Hieb KA, Jacobson T, Sansó B, Di Lorenzo E, Stacey MT, Largier JL, Meiring W,
 Peterson WT, Powell TM, Winder M, Jassby AD (2010) Biological communities in
 San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific.
 Geophys Res Lett 37:L21602.

Cloern JE, Jassby AD (2012) Drivers of change in estuarine-coastal ecosystems:
 Discoveries from four decades of study in San Francisco Bay. Rev Geophys
 50:RG4001.

- Cocquempot L, Delacourt C, Paillet J, Riou P, Aucan J, Castelle B, Charria G, Claudet J,
 Conan P, Coppola L, Hocdé R, Planes S, Raimbault P, Savoye N, Testut L, Vuillemin
 R (2019) Coastal Ocean and Nearshore Observation: À French Case Study. Front
 Mar Sci 6:324.
- 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. Estuar Coast Shelf
 Sci 108:37–51.

- 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) –
- 3 Natural or anthropogenic forcing? Estuar Coast Shelf Sci 71:429–442.
- 4 Delpy F, Serranito B, Jamet J-L, Grégori G, Le Poupon C, Jamet D (2018) Pico- and
 5 Nanophytoplankton Dynamics in Two Coupled but Contrasting Coastal Bays in
 6 the NW Mediterranean Sea (France). Estuar Coasts 41:2039–2055.
- 7 Doney SC (2006) Plankton in a warmer world. Nature 444:695-696.
- 8 Doney SC (2010) The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean
 9 Biogeochemistry. Science 328:1512–1516.
- Durrieu de Madron X, Guieu C, Sempéré R, Conan P, Cossa D, D'Ortenzio F, Estournel 10 11 C, Gazeau F, Rabouille C, Stemmann L, Bonnet S, Diaz F, Koubbi P, Radakovitch O, Babin M, Baklouti M, Bancon-Montigny C, Belviso S, Bensoussan N, Bonsang 12 B, Bouloubassi I, Brunet C, Cadiou J-F, Carlotti F, Chami M, Charmasson S, 13 14 Charrière B, Dachs J, Doxaran D, Dutay J-C, Elbaz-Poulichet F, Eléaume M, Eyrolles 15 F, Fernandez C, Fowler S, Francour P, Gaertner JC, Galzin R, Gasparini S, Ghiglione 16 J-F, Gonzalez J-L, Goyet C, Guidi L, Guizien K, Heimbürger L-E, Jacquet SHM, Jeffrey WH, Joux F, Le Hir P, Leblanc K, Lefèvre D, Lejeusne C, Lemé R, Loÿe-Pilot M-D, 17 Mallet M, Méjanelle L, Mélin F, Mellon C, Mérigot B, Merle P-L, Migon C, Miller WL, 18 19 Mortier L. Mostajir B. Mousseau L. Moutin T. Para J. Pérez T. Petrenko A. Poggiale 20 J-C, Prieur L, Pujo-Pay M, Pulido-Villena, Raimbault P, Rees AP, Ridame C, Rontani 21 J-F, Ruiz Pino D, Sicre MA, Taillandier V, Tamburini C, Tanaka T, Taupier-Letage I, Tedetti M, Testor P, Thébault H, Thouvenin B, Touratier F, Tronczynski J, Ulses C, 22 Van Wambeke F, Vantrepotte V, Vaz S, Verney R (2011) Marine ecosystems' 23 24 responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. Prog Oceanogr 91:97-166. 25
- 26 Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic
 27 phenology and trophic mismatch. Nature 430:881–884.
- Elahi R, O'Connor MI, Byrnes JEK, Dunic J, Eriksson BK, Hensel MJS, Kearns PJ (2015)
 Recent Trends in Local-Scale Marine Biodiversity Reflect Community Structure
 and Human Impacts. Curr Biol 25:1938–1943.
- Enfield DB, Mestas-Nuñez AM, Trimble PJ (2001) The Atlantic Multidecadal Oscillation
 and its relation to rainfall and river flows in the continental U.S. Geophys Res
 Lett 28:2077–2080.
- 34 Escoufier Y (1973) Le traitement des variables vectorielles. Biometrics 29:750-760.
- Escoufier Y (1980) L'analyse conjointe de plusieurs matrices de données. In: Biométrie
 et Temps, Jolyvet et al. Société Française de Biométrie, Paris
- Fromentin J, Planque B (1996) Calanus and environment in the eastern North Atlantic.
 II. Influence of the North Atlantic Oscillation on C. finmarchicus and C.
 helgolandicus. Mar Ecol Prog Ser 134:111–118.
- Gelaro R, McCarty W, Suárez MJ, Todling R, Molod A, Takacs L, Randles CA, Darmenov
 A, Bosilovich MG, Reichle R, Wargan K, Coy L, Cullather R, Draper C, Akella S,
 Buchard V, Conaty A, da Silva AM, Gu W, Kim G-K, Koster R, Lucchesi R, Merkova

1 D, Nielsen JE, Partyka G, Pawson S, Putman W, Rienecker M, Schubert SD, Sienkiewicz M, Zhao B (2017) The Modern-Era Retrospective Analysis for 2 Research and Applications, Version 2 (MERRA-2). J Clim 30:5419-5454. 3 Givati A, Rosenfeld D (2013) The Arctic Oscillation, climate change and the effects on 4 precipitation in Israel. Atmos Res 132-133:114-124. 5 6 Goberville E, Beaugrand G, Sautour B, Tréguer P, Somlit T (2010) Climate-driven 7 changes in coastal marine systems of western Europe. Mar Ecol Prog Ser 8 408:129-147. Goberville E, Beaugrand G, Edwards M (2014) Synchronous response of marine 9 10 plankton ecosystems ti climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. J 11 Mar Syst 129:189-202. de Groot R, Brander L, van der Ploeg S, Costanza R, Bernard F, Braat L, Christie M, 12 Crossman N, Ghermandi A, Hein L, Hussain S, Kumar P, McVittie A, Portela R, 13 Rodriguez LC, ten Brink P, van Beukering P (2012) Global estimates of the value 14 of ecosystems and their services in monetary units. Ecosystem Services 1:50-61. 15 Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, 16 17 Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA, Walbridge S (2015) Spatial and temporal 18 changes in cumulative human impacts on the world's ocean. Nat Commun 6:7615. Harding LW, Gallegos CL, Perry ES, Miller WD, Adolf JE, Mallonee ME, Paerl HW (2016) 19 20 Long-Term Trends of Nutrients and Phytoplankton in Chesapeake Bay. Estuar 21 and Coasts 39:664-681. Hays G, Richardson A, Robinson C (2005) Climate change and marine plankton. Trends 22 23 Ecol Evol 20:337-344. Hernández-Fariñas T, Soudant D, Barillé L, Belin C, Lefebvre A, Bacher C (2014) 24 Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of 25 the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. ICES J Mar 26 Sci 71:821-833. 27 Hochberg Y (1988) A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. 28 29 Biometrika 75:800-802. 30 Hohn ME (1993) Principal Component Analysis of three-way data. In: Computers in Geology: 25 years of progress. Davis JC, Hertzfeld U (eds) Oxford University Press, 31 32 New York, NY, p 181–194 Hughes L (2000) Biological consequences of global warming, is the signal already 33 34 apparent. Trends Ecol Evol 15:56-61. Hurrell JW (1995) Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional 35 Temperatures and Precipitation. Science 269:676-679. 36 Jackson LC, Kahana R, Graham T, Ringer MA, Woollings T, Mecking JV, Wood RA (2015) 37 Global and European climate impacts of a slowdown of the AMOC in a high 38 39 resolution GCM. Clim Dyn 45:3299-3316. 40 Jolliffe IT, Cadima J (2016) Principam component analysis: a reviex and recent

41 developments. Phil Trans R Sco A 374:20150202.

Kalnay E, Kanamitsu M, Kistler R, Collins W, Deaven D, Gandin L, Iredell M, Saha S,
 White G, Woollen J, Zhu Y, Chelliah M, Ebisuzaki W, Higgins W, Janowiak J, Mo KC,
 Ropelewski C, Wang J, A Leetmaa, Reynolds R, Jenne R, Joseph Dennis (1996) The
 NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project. Bull Am Meteorol Soc 77:437–471.

5 Kistler R, Collins W, Saha S, White G, Woollen J, Kalnay E, Chelliah M, Ebisuzaki W,
6 Kanamitsu M, Kousky V, van den Dool H, Jenne R, Fiorino M (2001) The NCEP7 NCAR 50-Year Reanalysis: Monthly Means CD-ROM and Documentation. Bull Am
8 Meteorol Soc 82:247-267.

9 Lavit C, Escoufier Y, Sabatier R, Traissac P (1994) The ACT (STATIS method). Comput
10 Stat Data Anal 18:97–119.

Lefebvre A, Dezécache C (2020) Trajectories of Changes in Phytoplankton Biomass,
 Phaeocystis globosa and Diatioms (incl. Pseudo-nitzschia sp.) Abundances
 Related to Nutrient Pressures in the Eastern English Channel, Southern North
 Sea. J Mar Sci Eng 8:401.

- 15 Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology. Elsevier Science B.V.
- Levitus S, Antonov JI, Boyer TP, Locarnini RA, Garcia HE, Mishonov AV (2009) Global
 ocean heat content 1955–2008 in light of recently revealed instrumentation
 problems. Geophys Res Lett 36:L07608.

19 L'Hermier des Plantes H (1976) Structure of Tables ith Three Indices. Theory and
 20 Application of a joint Analysis Method. Thèse de 3ème cycle. Université des
 21 Sciences et Technique du Languedoc.

Liénart C, Savoye N, Bozec Y, Breton E, Conan P, David V, Feunteun E, Grangeré K, 22 Kerhervé P, Lebreton B, Lefebvre S, L'Helguen S, Mousseau L, Raimbault P, 23 Richard P, Riera P, Sauriau P-G, Schaal G, Aubert F, Aubin S, Bichon S, Boinet C, 24 Bourasseau L. Bréret M. Caparros J. Cariou T. Charlier K. Claguin P. Cornille V. 25 Corre A-M, Costes L, Crispi O, Crouvoisier M, Czamanski M, Del Amo Y, Derriennic 26 H, Dindinaud F, Durozier M, Hanquiez V, Nowaczyk A, Devesa J, Ferreira S, Fornier 27 M, Garcia F, Garcia N, Geslin S, Grossteffan E, Gueux A, Guillaudeau J, Guillou G, 28 29 Joly O, Lachaussée N, Lafont M, Lamoureux J, Lecuyer E, Lehodey J-P, Lemeille D, Leroux C, Macé E, Maria E, Pineau P, Petit F, Pujo-Pay M, Rimelin-Maury P, Sultan 30 31 E (2017) Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: A spatio-temporal study at multi-systems scale. Prog Oceanogr 156:221–239. 32

Liénart C, Savoye N, David V, Ramond P, Rodriguez Tress P, Hanguiez V, Marieu V, 33 Aubert F, Aubin S, Bichon S, Boinet C, Bourasseau L, Bozec Y, Bréret M, Breton E, 34 35 Caparros J, Cariou T, Claquin P, Conan P, Corre A-M, Costes L, Crouvoisier M, Del Amo Y, Derriennic H, Dindinaud F, Duran R, Durozier M, Devesa J, Ferreira S, 36 Feunteun E, Garcia N, Geslin S, Grossteffan E, Gueux A, Guillaudeau J, Guillou G, 37 Jolly O, Lachaussée N, Lafont M, Lagadec V, Lamoureux J, Lauga B, Lebreton B, 38 Lecuyer E, Lehodey J-P, Leroux C, L'Helguen S, Macé E, Maria E, Mousseau L, 39 Nowaczyk A, Pineau P, Petit F, Pujo-Pay M, Raimbault P, Rimmelin-Maury P, 40 Rouaud V, Sauriau P-G, Sultan E, Susperregui N (2018) Dynamics of particulate 41 organic matter composition in coastal systems: Forcing of spatio-temporal 42 variability at multi-systems scale. Prog Oceanogr 162:271-289. 43

- Lima FP, Wethey DS (2012) Three decades of high-resolution coastal sea surface
 temperatures reveal more than warming. Nat Commun 3:704.
- Lu Y, Yuan J, Lu X, Su C, Zhang Y, Wang C, Cao X, Li Q, Su J, Ittekkot V, Garbutt RA, Bush
 S, Fletcher S, Wagey T, Kachur A, Sweijd N (2018) Major threats of pollution and
 climate change to global coastal ecosystems and enhanced management for
 sustainability. Environmen Pollut 239:670–680.
- 7 Mackas DL, Greve W, Edwards M, Chiba S, Tadokoro K, Eloire D, Mazzochi MG, Batten
 8 S, Richardson AJ, Johnson C, Head E, Conversi A, Peluso T (2012) Changing
 9 zooplankton seasonality in a changing ocean: Comparing time series of
 10 zooplankton phenology. Prog Oceanogr 97-100:31–62.
- Mendes S, Gómez MJF, Pereira MJ, Azeiteiro UM, Galindo-Villardón MP (2010) The
 efficiency of the Partial Triadic Analysis method: an ecological application.
 Biometrical Letters 47:83–106.
- Moritz S, Bartz-Beielstein T (2017) ImputeTS: Time Series Missing Value Imputation in
 R. R J 9:207.
- Nye JA, Baker MR, Bell R, Kenny A, Kilbourne KH, Friedland KD, Martino E, Stachura MM,
 Van Houtan KS, Wood R (2014) Ecosystem effects of the Atlantic Multidecadal
 Oscillation. J Mar Syst 133:103–116.
- Ouba A, Abboud-Abi Saab M, Stemmann L (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.
- Paerl HW (2009) Controlling Eutrophication along the Freshwater-Marine Continuum:
 Dual Nutrient (N and P) Reductions are Essential. Estuar Coasts 32:593-601.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts
 across natural systems. Nature 421:37–42.
- Pimm SL, Redfearn A (1988) The variability of population densities. Nature 334:613–
 614.
- Plus M, Dalloyau S, Trut G, Auby I, de Montaudouin X, Emery É, Noël C, Viala C (2010)
 Long-term evolution (1988–2008) of Zostera spp. meadows in Arcachon Bay (Bay
 of Biscay). Estuar Coast Shelf Sci 87:357–366.
- Poloczanska ES, Brown CJ, Sydeman, WJ, Kiessling W, Schoeman DS, Moore PJ, Brander
 K, Bruno JF, Buckley LB, Burrows MT, Duarte CM, Halpern BS, Holding J, Kappel
 CV, O'Connor MI, Pandolfi JM, Parmesan C, Schwing F, Thompson SA, Richardson
 AJ (2013) Global imprint of climate change on marine life. Nat Clim Change 3:919–
 925.
- Ratmaya W, Soudant D, Salmon-Monviola J, Plus M, Cochennec-Laureau N, Goubert E,
 Andrieux-Loyer F, Barillé L, Souchu P (2019) Reduced phosphorus loads from the
 Loire and Vilaine rivers were accompanied by increasing eutrophication in the
 Vilaine Bay (south Brittany, France). Biogeosciences 16:1361–1380.
- 40 R Core Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R
 41 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- 1 Reid PC, Edwards M, Beaugrand G, Skogen M, Stevens D (2003) Periodic changes in the
- 2 zooplankton of the North Sea during the twentieth century linked to oceanic
- 3 inflow. Fish Oceanogr 12:260–269.
- 4 Richirt J, Goberville E, Ruiz-Gonzalez V, Sautour B (2019) Local changes in copepod
 5 composition and diversity in two coastal systems of Western Europe. Estuar
 6 Coast Shelf Sci 227:106304.
- 7 Riemann B, Cartensen J, Dahl K, Fossing H., Hansen JW, Jakobsen HH, Josefon AB,
 8 Krause-Jensen D, Markager S, Staehr PA, Timmermann K, Windolf K, Andersen JH
 9 (2016) Recovery of Danish Coastal Ecosystems After Reductions in nutrient
 10 Loadings: A holistic Ecosystem Approach. Estuar Coasts 39:82–97
- Reygondeau G, Molinero JC, Coombs S, MacKenzie BR, Bonnet D (2015) Progressive
 changes in the Western English Channel foster a reorganization in the pankton
 food web. Prog Oceanogr 137:524–532.
- Saeck EA, O'Brien KR, Weber TR, Burford MA (2013) Changes to chronic nitrogen
 loading from sewage discharges modify standing stocks of coastal
 phytoplankton. Mar Pollut Bull 71:159–167.
- Sarmiento JL, Slater R, Barber R, Bopp L, Doney SC, Hirst AC, Kleypas J, Matear R,
 Mikolajewicz U, Monfray P, Soldatov V, Spall A, Stouffer R (2004) Response of
 ocean ecosystems to climate warming. Global Biogeochem Cycles 18:GB3003.
- Schallenberg M, Hall C, Burns C (2003) Consequences of climate-induced salinity
 increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. Mar Ecol
 Prog Ser 251:181–189.
- Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin V, Carpenter SR, Dakos V, Held H, van Nes
 EH, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-warning signals for critical transitions.
 Nature 461:53–59.
- Scheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking
 theory to observation. Trends in Ecology & Evolution 18:648–656.
- 28 Shein KA (2006) State of the Climate in 2005. Bull Am Meteorol Soc 87:1–102.
- Sinha E, Michalak AM, Balaji V (2017) Eutrophication will increase during the 21st
 century as a result of precipitation changes. Science 357:405–408.
- Somavilla R, González-Pola C, Rodriguez C, Josey SA, Sánchez RF, Lavín A (2009) Large
 changes in the hydrographic structure of the Bay of Biscay after the extreme
 mixing of winter 2005. J Geophys Res 114.
- Somavilla R, González-Pola C, Schauer U, Budéus G (2016) Mid-2000s North Atlantic
 shift: Heat budget and circulation changes: Mid-2000S North Atlantic Shift.
 Geophys Res Lett 43:2059–2068.
- Talarmin A, Lomas MW, Bozec Y, Savoye N, Frigstad H, Karl DM, Martiny AC (2016)
 Seasonal and long-term changes in elemental concentrations and ratios of
 marine particulate organic matter: temporal variability of marine particulate
 organic matter. Global Biogeochem Cycles 30:1699–1711.

- 1 Thabet R, Leignel V, Ayadi H, Tastard E (2018) Interannual and seasonal effects of 2 environmental factors on the zooplankton distribution in the solar saltern of
- 3 Sfax (south-western Mediterranean sea). Cont Shelf Res 165:1–11.
- 4 Thioulouse J, Chessel D (1987) Les analyses multitableaux en écologie factorielle. Acta
 5 Oecol 8:463-480.
- 6 Thioulouse J, Simier M, Chessel D (2004) Simultaneous Analysis of a Sequence of
 7 paired Ecological Tables. Ecology 85:272–283.
- 8 Thompson DWJ, Wallace JM (1998) The Arctic oscillation signature in the wintertime
 9 geopotential height and temperature fields. Geophys Res Lett 25:1297–1300.
- Tréguer P, Goberville E, Barrier N, L'Helguen S, Morin P, Bozec Y, Rimmelin-Maury P,
 Czamanski M, Grossteffan E, Cariou T, Répécaud M, Quéméner L (2014) Large and
 local-scale influences on physical and chemical characteristics of coastal waters
- 13 of Western Europe during winter. J Mar Syst 139:79–90.
- 14

1 Table 1: Characteristics of the studied ecosystems

| Ecosystem | Type c ecosystem | of Tidal regime (range in m) | e Trophic status | Station | Depth at sampli station (m) | ng Catchment area (km²) | basin Mean river flow (m3.s-1) | v Distance from the river mouth (km) |
|----------------------------|-------------------------|---------------------------------|---------------------|--------------------|--------------------------------|----------------------------|--|---|
| Eastern English Channel | Littoral ecosystem | Megatidal (7.7) | Eutrophic | Point C Point L | 21 50 | 96315 | Canche (13) Somme (36) Seine (509) | 20 40 212 |
| Western English Channel | Littoral ecosystem | Megatidal (7.5) | Mesotrophic | Estacade Astan | e 11 60 | 612 | Penzé (3) | 13 10 |
| Bay of Brest | Semi-enclosed ria | Megatidal (7.6) | Mesotrophic | Portzic | 10 | 2709 | Aulne (26) Elorn (6) | 50 23 |
| Arcachon Bay | Semi-enclosed lagoon | Mesotidal (4.2) | Mesotrophic | Eyrac | 8 | 3754 | Leyre (15) | 15 |
| Bay of Banyuls | Open bay | Microtidal (centimetric) | Oligotrophic | Sola | 27 | 104200 | Têt (7) Aude (29) Hérault (31) Rhône (1640) | 33 86 93 212 |
| Bay of Marseille | Open bay | Microtidal (centimetric) | Oligotrophic | Frioul | 60 | 524 | Huveaune (1) | 7 |
| Bay of Villefranche | Semi-enclosed bay | d Microtidal (centimetric) | Oligotrophic | Point B | 80 | /* | 1 | 1 |

| | | | | pk30 | 8 | | Caroppo (E00) | 9 |
|-----------------|---------|----------------|-----------|------|---|-------|----------------|----|
| Gironde Estuary | Estuary | Macrotidal (5) | Eutrophic | pk52 | 7 | 81793 | Dordogne (249) | 26 |
| | | | | pk86 | 8 | | Dordogne (249) | 61 |

1 * /: not availableTable 2: Summary of datasets

Provider Website Parameters T, S, O, NH4+4+, NO3-3-, NO2-2-, SOMLIT http://somlit-db.epoc.u-bordeaux1.fr/bdd.php?serie=ST PO43-43-, Si(OH)44, POC, PON, SPM, Chla AMO www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/ www.climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-pc-based NAO National Oceanic and Atmospheric Administration www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/ea.shtml EAP www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/ao AO Hadley Centre for Climate www.ncdc.noaa.gov/monitoring-references/fag/anomalies.php#anomalies NHT Prediction and Research Gridded data National Centers for (SST, SLP, **Environmental Protection** www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded Iwind, Uwind, and National Center for Vwind, MP) Atmospheric Research In-situ local climate (air Meteo France https://donneespubliques.meteofrance.fr/ temperature, Iwind, Uwind, Vwind, MP) Reconstructed Modern-Era https://gmao.gsfc.nasa.gov/reanalysis/MERRA-2/ local climate **Restrospective Analysis** (GLO) for Research and

| | Application Version 2 | | | | | |
|-------------------------------|---|---|--|--|--|--|
| River flows | Banque Hydro | http://www.hydro.eaufrance.fr | | | | |
| Continental concentrations | Naïades, the French water agencies and Ecoflux | http://www.naiades.eaufrance.fr/acces-donnees#/physicochimie | | | | |
| | | http://www.eau-artois-picardie.fr/qualite-de-leau/visualiser-et-telecharger-les-donnees-sur-la-qualite-des- rivieres | | | | |
| | | http://www.adour-garonne.eaufrance.fr/coursdeau | | | | |
| | | http://www.sierm.eaurmc.fr/surveillance/eaux-superficielles/index.php | | | | |
| | | http://www.qualiteau.eau-seine-normandie.fr | | | | |
| | | https://www-iuem.univ-brest.fr/ecoflux/observation/acces-aux-donnees | | | | |
| | | | | | | |

Fig 1: Localisation of the ecosystems and the twelve sampling stations used in this study. The four panels highlight where the sampling stations are located.



Fig 2: Principal Component Analysis (PCA) of the variability of the 12 coastal ecosystems stations from 1997 to 2016, a) and b) on the first and c) and d) on the second principal component (PC).

a) and c) are the parameters variability and b) and d) are the eigenvector correlation to the coastal ecosystems variability. Green cells are positive and significant correlation, red cells are negative and significant correlations and white cells are non-significant correlations. The stations were ordered from north to south along the English Channel and Atlantic Ocean coast and from west to east along the Mediterranean coast. The Gironde Estuary stations were on the right-hand side. T: Temperature; Sal: Salinity; dO₂: dissolved oxygen; PO₄³⁻: Orthophosphates; NH₄⁺: Ammonium; NO₂⁻: Nitrite; NO₃⁻: Nitrate; Si(OH)₄: Silicic acid; POC: Particulate Organic Carbon; PON: Particulate Organic Nitrogen; SPM: Suspended Particulate Matter; Chla : Chlorophyll-a.



Fig 3: Correlations between the first two principal components (PCs) of the coastal ecosystems variability Principal Component Analysis (PCA) and the drivers of change. Coloured bars represented strong positive (green) and negative (red) correlations (r > 0.5), and white bars non-significant correlations. The probability was corrected to account for temporal autocorrelation following Pyper & Peterman (1998) and p values were adjusted to account for multiple testing following Hochberg (1988).



Fig 4: Year-to-year changes in the coastal ecosystems in relation to changes in the drivers. First (a-d) and second (e-i) principal components (in black) and correlated (r > 0.5) drivers (dotted blue line) When the correlation was negative, the driver was inverted (Inv).



Figure 5: Trajectories of the studied stations from 1997 (red) to 2016 (blue). a): Euclidean plot of the stations; b): compromise of the PTA analysis; c): variability of the trajectories among stations; d-o) trajectories of the stations.

The stations were ordered from north to south along the English Channel and Atlantic Ocean coast, and from west to east on the Mediterranean coast. The Gironde Estuary stations are located on the lower part of the figure. The black triangles represented the 2001 abrupt change and the black circles the 2005 abrupt change. T: Temperature; Sal: Salinity; dO₂: dissolved oxygen; PO₄³⁻: Orthophosphates; NH₄⁺: Ammonium; NO₂⁻: Nitrite; NO₃⁻: Nitrate; Si(OH)₄: Silicic acid; POC: Particulate Organic Carbon; PON: Particulate Organic Nitrogen; SPM: Suspended Particulate Matter; Chla : Chlorophyll-a



Titre : Les nutriments dans les écosystèmes côtiers : évolution à long terme, forçages du changement global et conséquence sur la biomasse et la diversité du phytoplancton

Résumé : Les écosystèmes côtiers sont soumis à de nombreuses pressions et sont particulièrement sensibles aux perturbations. Ils sont un lieu important pour de nombreux processus chimiques et comptent parmi les zones les plus diversifiées de la planète. Ainsi, étudier leur évolution devient intéressant et indispensable afin de comprendre l'impact du changement global sur ces écosystèmes. Les pressions qu'ils subissent sont en grande partie d'origine naturelle, mais, au cours du dernier siècle, ces dernières ont été modifiées en nombre, en intensité et en magnitude par les activités de l'homme. Afin de déterminer l'influence du changements global sur les écosystèmes côtiers, cette thèse se base sur 29 stations réparties dans 11 écosystèmes sur les 3 façades maritimes françaises. Des données d'apports continentaux et de la variation climatique locale et régionale ont été couplées aux mesures in-situ et considérée comme données forcantes. Les relations entre les forçages environnementaux et les écosystèmes côtiers ont été étudiées au travers d'un panel d'analyses statistiques. Il en ressort que les écosystèmes côtiers français présentent une grande diversité de caractéristiques (statut trophique, habitat, climat, apports continentaux...) et que leurs évolutions temporelles, étudiées au travers des concentrations en nutriments et de la structure des communautés phytoplanctoniques, ont permis de grouper certains écosystèmes entres eux. Certains écosystèmes se sont démarqués en montrant des évolutions opposées au schéma général

Mots clés : Nutriments, Changement global, Phytoplancton, long terme, Écosystèmes côtiers

Title : Nutrients in coastal ecosystems: long-term changes, global change drivers and consequences on the phytoplankton biomass and diversity

Abstract : Coastal ecosystems struggle with numerous pressures and are particularly sensitive to disturbances. Indeed, they are of particular importance for many biogeochemical cycles and are among the most diversified zones of the planet. Thus, studying changes in coastal ecosystems is thought to be of primary importance and mandatory in order to understand the impact of global change onto these ecosystems. The pressures they struggle with are mainly of natural origins, but they have been modified in number and in magnitude by anthropogenic activities during the last century. In order to determine global change influence on coastal ecosystem, this thesis is based on 29 stations sprayed over 11 ecosystems belonging to the three French coastlines. Continental discharges data as well as climate variability data were coupled to *in-situ* observations and considered as driver variables. The principal messages are that the French coastal ecosystems were very diverse in terms of functioning and that their temporal evolutions, studied through nutrients concentrations and the structure of the phytoplankton communities, enabled to group some ecosystems together. Some of them were different and showed changes opposed to the general detected scheme

This highlights that the French coastal ecosystems are dynamic and complex and that although they are geographically close, they are still different.

Keywords : Nutrients, Global change, Phytoplankton, Long-term, Coastal ecosystems