



HAL
open science

Dynamique de la biomasse phytoplanctonique à haute résolution spatio-temporelle par l'utilisation des données satellitaires et de la surveillance

Antoine Paul Huguet

► **To cite this version:**

Antoine Paul Huguet. Dynamique de la biomasse phytoplanctonique à haute résolution spatio-temporelle par l'utilisation des données satellitaires et de la surveillance. Biodiversité et Ecologie. Nantes Université, 2023. Français. NNT : 2023NANU4042 . tel-04611774

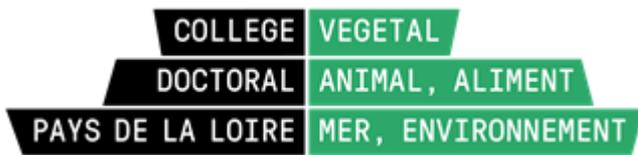
HAL Id: tel-04611774

<https://theses.hal.science/tel-04611774>

Submitted on 14 Jun 2024

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

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



THESE DE DOCTORAT

NANTES UNIVERSITE

Ecole Doctorale N°642

Ecole doctorale Végétal, Animal, Aliment, Mer, Environnement

Spécialité : « Biologie et Ecologie Marine »

Par

Antoine HUGUET

Dynamique de la biomasse phytoplanctonique à haute résolution spatio-temporelle par l'utilisation des données satellitaires et de la surveillance

Thèse présentée et soutenue à Nantes, le 28/11/2023

Unité de recherche : IFREMER – ODE/VIGIES

Rapporteurs avant soutenance :

Hubert LOISEL Professeur des Universités – Université du Littoral Côte d'Opale
Nicolas SAVOYE Physicien Adjoint du CNAP – Université de Bordeaux

Composition du Jury :

Président : Vona MÉLÉDER Professeure des Universités – Nantes Université

Examineurs : Eric GOBERVILLE Maître de Conférence – Sorbonne Université Paris

Dir. de thèse : Laurent BARILLÉ Professeur des Universités – Nantes Université
Co-dir. de thèse : Pierre PETITGAS Cadre de recherche – IFREMER

Invités :

Dominique SOUDANT Cadre de recherche – IFREMER
Dorothee VINCENT Chargée de mission (Docteur, HDR)–Office Français de la Biodiversité (OFB)

Remerciements

Une thèse de doctorat demande un travail ainsi qu'un investissement personnel complet mais toute la réussite qui en découle ne serait rien sans le soutien et l'implication active de nombreuses personnes que je tiens particulièrement à remercier. Tout d'abord, j'exprime ma profonde gratitude à M. Laurent Barillé, M. Pierre Petitgas et M. Francis Gohin mes directeurs de thèse, sans qui cette thèse n'aurait pas eu lieu. Leurs qualités scientifiques exceptionnelles, leur profonde gentillesse, leur bienveillance constante ainsi que leur enthousiasme ont fait que mon travail au quotidien soit toujours agréable, rempli de motivation, ceci malgré les difficultés importantes et la longueur de l'exercice. Vos conseils avisés m'ont guidé durant ces années tout en restant toujours bienveillant par rapport aux contraintes qui se sont exercées sur moi durant cette période. Il est exceptionnel que votre support ait pu se prolonger sur une durée de sept ans, avec les hauts et les bas que nous avons connus.

Je remercie également mon encadrant au quotidien, Dominique Soudant. Je n'ai pas de mot assez fort pour exprimer ma reconnaissance sur le support qu'il a pu m'apporter sur l'implémentation des modèles, la rigueur de la mise en œuvre de la méthode et son aide dans la rédaction. Sans sa présence, j'aurais abandonné depuis longtemps.

Mon comité de thèse, composé de Philippe Bryère, Dominique Durand et Pierre Gernez, a toujours été rassurant et bienveillant malgré tous les écueils rencontrés. Je les remercie pour leur implication. Philippe Souchu du LER MPL a aussi fait preuve d'une extrême bienveillance et ses conseils ont été précieux.

Je souhaite ensuite remercier les membres du jury M. Eric Goberville, M. Hubert Loisel, Mme Vona Méléder, M. Nicolas Savoye et Mme Dorothee Vincent pour l'intérêt qu'ils ont porté à mes travaux, et tout particulièrement aux rapporteurs M. Hubert Loisel et M. Nicolas Savoye pour avoir accepté cette charge.

Je tiens aussi à remercier tous mes collègues d'ODE/VIGIES pour leur bonne humeur et leurs nombreuses plaisanteries, qui, quoi que parfois douteuses, ont soutenu un moral parfois défaillant. Je remercie également l'IFREMER pour avoir financé cette thèse, et tout particulièrement le directeur du département ODE, Philippe Riou dont le coup de pouce final a été essentiel. Céline Renaud, responsable du service VIGIES, m'a aussi apporté un soutien important et je l'en remercie chaleureusement.

Enfin, Mme Fourichon, directrice adjointe de l'école doctorale VAAME, m'a été d'un support très précieux en m'encourageant et me motivant pour la finalisation de cette thèse.

Mes derniers remerciements vont à ma famille, mon père, mon frère et mes enfants, Alexandre, Adrien et Audrey. Ils sont au cœur de ma vie et une motivation profonde pour effectuer cette thèse. Beaucoup d'événements personnels ont marqué ces 7 années et je ne peux m'empêcher une pensée plus sentimentale vis-à-vis des trois femmes de ma vie. La première est ma mère, disparue il y a deux ans, qui serait fière de voir son fils docteur. La seconde, est ma petite sœur, décédée il y a maintenant quatre ans d'une maladie horrible, que je porte au plus profond de mon cœur ainsi que ses trois filles.

Enfin, la troisième est celle à qui je pense tendrement tous les jours ; elle se reconnaîtra. Наконец, третья - та, о которой я с нежностью вспоминаю каждый день; она узнает себя. Инна, я скучаю по тебе и хочу, чтобы ты была рядом со мной, в моих объятиях.

Table des matières

1	Introduction	3
2	Ecologie et dynamique de la biomasse phytoplanctonique marine.....	10
2.1	Introduction	10
2.2	Ecologie du phytoplancton	10
2.2.1	Caractéristiques générales et classification	10
2.2.2	Modes de nutrition	13
2.2.2.1	Une grande variété	13
2.2.2.2	Facteurs influençant la photosynthèse	14
2.2.3	Phytoplancton et réseau trophique.....	19
2.2.4	Distribution spatiale.....	21
2.2.4.1	A l'échelle du globe	21
2.2.4.2	Espèces non indigènes et risques associés.....	23
2.2.5	Dynamique temporelle	24
2.2.5.1	Des dynamiques cycliques et variables à différentes latitudes.....	24
2.2.5.2	Zoom sur la zone tempérée.....	26
2.2.5.3	Contrôle de la biomasse phytoplanctonique	28
2.2.5.4	Efflorescences et toxicité des microalgues.....	29
2.3	Impacts des pressions anthropiques et du changement global sur le phytoplancton	34
2.3.1	Forces motrices.....	34
2.3.2	Pressions anthropiques sur le milieu	38
2.3.3	Définition de l'état écologique	40
2.3.4	Impacts des changements d'état et réponses des communautés	42
2.3.5	Réponses aux pressions : impacts	46
2.4	Conclusion.....	48
3	Données et Méthodes	52
3.1	Introduction	52
3.2	Méthodologie employée	52
3.3	Données et séries temporelles	55
3.3.1	Le réseau d'observation du phytoplancton : le REPHY.....	55
3.3.1.1	Description du réseau.....	55
3.3.1.2	Paramètres mesurés et méthodes	58
3.3.1.3	Sélection des séries temporelles du REPHY	58
3.3.2	Données de débits et de flux	59

3.3.3	Données satellite	59
3.3.3.1	Capteurs et caractéristiques.....	59
3.3.3.2	Algorithme Ocean Colour 5 : OC5.....	60
3.4	Méthodes d'analyse des séries temporelles	67
3.4.1	De l'intérêt des séries temporelles longues	67
3.4.2	Les modèles linéaires dynamiques	69
3.4.2.1	Choix de la méthode.....	69
3.4.2.2	Principes des modèles linéaires dynamiques.....	70
4	Identification des patrons spatiaux et des facteurs influençant le déclin des concentrations de surface en chlorophylle <i>a</i> dans la Manche depuis 20 ans	76
4.1	Introduction	77
4.2	Data and methods	79
4.2.1	Study site	79
4.2.2	Data.....	80
4.2.2.1	Outflows and nutrients fluxes	80
4.2.2.2	In situ	80
4.2.2.3	Satellite data.....	81
4.2.3	Methods.....	81
4.2.3.1	Time-series analysis for outflows, in situ and satellite data.....	81
4.2.3.2	Mapping satellite data and trend.....	82
4.3	Results.....	83
4.3.1	Analysis of river flow time series	83
4.3.2	Analysis of annual nutrients fluxes	84
4.3.3	Analysis of <i>in situ</i> time series: nutrients and chlorophyll-a	84
4.3.4	Explanatory power of outflows and nutrients for <i>in situ</i> stations on the chlorophyll-a dynamic	88
4.3.5	Time window for productive period maps	89
4.3.6	Spatial distribution of productive period chlorophyll-a for dry versus wet years.....	89
4.3.7	Seasonal variations of chlorophyll-a for two wet years: 2001 and 2016	92
4.3.8	Spatial distribution of changes in chlorophyll-a concentration.....	95
4.4	Discussion	95
4.4.1	Chlorophyll-a decrease <i>in situ</i> coastal stations and changes in the Coastal flow	96
4.4.2	River flow and nutrients: what are the main drivers of the chlorophyll-a concentrations?	

4.4.3	Decrease of chlorophyll- <i>a</i> in the central part of the English Channel and link with global changes.....	97
4.4.4	Considerations and limitations	98
4.5	Conclusion.....	99
5	Dynamique de la chlorophylle <i>a</i> dans le golfe de Gascogne et patrons spatiaux associés.....	102
5.1	Introduction	102
5.2	Données et méthodes.....	104
5.2.1	Zone d'étude.....	104
5.2.2	Compléments sur les données.....	107
5.2.2.1	Débits et flux de nutriments.....	107
5.2.2.2	Données In situ	107
5.2.2.3	Données Satellite.....	108
5.2.3	Compléments sur les Méthodes	110
5.2.3.1	Analyse des séries temporelles	110
5.2.3.2	Calcul des tendances	111
5.3	Résultats	111
5.3.1	Analyse des séries temporelles des débits des fleuves	111
5.3.2	Analyse des flux annuels de nutriments.....	112
5.3.3	Analyse des séries temporelles <i>in situ</i> : nutriments et chlorophylle <i>a</i>	113
5.3.4	Pouvoir explicatif des débits et nutriments sur la dynamique de la chlorophylle <i>a</i>	117
5.3.5	Distribution spatiale des changements dans la concentration de chlorophylle <i>a</i>	118
5.4	Discussion	123
5.5	Conclusion.....	128
6	Dynamique de la chlorophylle <i>a</i> autour de Mayotte et des îles Eparses	132
6.1	Introduction	132
6.2	Données et méthodes.....	133
6.2.1	Zone d'étude.....	133
6.2.2	Compléments sur les données.....	136
6.2.1	Compléments sur les méthodes	136
6.2.1.1	Analyse des séries temporelles	136
6.2.1.2	Calcul des tendances et significativité.....	136
6.3	Résultats	136
6.3.1	Distribution spatiale des changements dans la concentration de chlorophylle <i>a</i> à l'échelle de la zone Mayotte/banc du Geysier/Iles Glorieuses.....	136

6.3.2	Distribution spatiale des changements dans la concentration de chlorophylle <i>a</i> à l'échelle de Mayotte.....	140
6.3.3	Distribution spatiale des changements de la température à l'échelle de la zone Mayotte/banc du Geyser/Iles Glorieuses.....	145
6.4	Discussion	147
6.5	Conclusion.....	149
7	Conclusion générale et perspectives.....	151
7.1	Rappels du contexte et objectifs de la thèse	151
7.2	Tendances à long terme à l'échelle régionale de la biomasse phytoplanctonique.....	151
7.3	Phénomènes locaux et analyse des données <i>in situ</i> / satellite	153
7.4	Applications de la méthode à d'autres zones géographiques	155
7.5	Méthodes d'analyse : intérêt, limites et perspectives.....	155
7.6	Approches complémentaires.....	156
7.7	Axes futurs de recherche	157
	Bibliographie.....	159
	Annexe A : Information complémentaire : Article sur la Manche.....	187
	Annexe B: Information complémentaire : Cas d'étude sur le golfe de Gascogne	194
	Annexe C: Information complémentaire : Cas d'étude sur Mayotte	200

Liste des illustrations

Figure 1 : Cycle du carbone naturel et représentation des pompes biologiques et physique. D'après Bopp et al. (2002).....	3
Figure 2 : Répartition du phytoplancton marin par règnes au sein des eucaryotes. D'après (Baldauf, 2003).....	11
Figure 3 : Espèces de dinoflagellés et diatomées couramment présentes dans les eaux françaises métropolitaines. D'après Nadine Neaud-Masson – IFREMER.....	11
Figure 4 : Répartition du phytoplancton selon les différentes classes de taille. D'après (Sieburth et al., 1978).....	12
Figure 5 : Echelles de taille du phytoplancton en relation avec des objets macroscopiques. Repris de (Finkel et al., 2010).....	12
Figure 6 : Exemples de ciliés et dinoflagellés capables d'absorber des chloroplastes et parfois d'autres organites cellulaires issus des proies. (a) Dinoflagellé <i>Dinophysis acuta</i> (b) Cilié <i>Mesodinium major</i> (c) Dinoflagellé <i>Noctiluca scintillans</i> (d) Cilié <i>Strombidium rassoulzadegani</i> . D'après (Stoecker et al., 2017).	14
Figure 7 : Courbe réponse de la photosynthèse en fonction de la luminosité. La photosynthèse peut être limitée par la lumière (A) ou par le taux de carboxylation (B). La courbe peut être décrite par différents paramètres soit : le point de compensation pour la lumière (LCP), le taux de respiration le jour (Rd), le rendement quantique ou le de degré de courbature de la pente(théta). Repris de (Lambers et al., 2008).....	15
Figure 8 : Le phytoplancton : modèle schématique de son positionnement dans le flux de la matière au sein des océans. D'après (Chapelle, 2016).....	19
Figure 9 : Processus biologiques majeurs impliqués dans le cycle du carbone des océans. La pompe biologique par l'intermédiaire des producteurs primaires fixe le CO ₂ ; qui est transporté plus profondément via la matière organique particulaire (POM) ou la matière organique dissoute (DOM). La boucle microbienne utilise la DOM, avant que ses acteurs soient eux-mêmes consommés. De la matière organique dissoute « récalcitrante » (RDOM) est produite dans ce processus et peut persister dans l'océan pendant des millénaires. D'après Jiao et al. (2010).	20
Figure 10 : Modèle semi-quantitatif de la chaîne alimentaire du phytoplancton avec présentation de la « boucle microbienne ». Les flèches pleines indiquent des flux d'énergies et de matières, les flèches vides des flux de matières uniquement. La largeur des flèches représente approximativement la proportion relative des minéraux produits par excrétion aux différents niveaux trophiques. Repris de (Azam et al., 1983).....	21
Figure 11 : Champ moyen annuel de la production primaire totale du phytoplancton (g.C.m ⁻² .an ⁻¹) dans la zone euphotique (Longhurst et al., 1995)	22
Figure 12 : Distribution spatiale de la concentration en chlorophylle a à l'échelle mondiale ; moyenne des concentrations en chlorophylle a dans les océans pour la période allant de 1997 à 2003. Compilation de six années d'observation du satellite SeaWiFs (NASA).....	23
Figure 13 : Représentation des cycles saisonniers du phytoplancton et des herbivores à différentes latitudes d'après (Cushing, 1959).....	25
Figure 14 : Cycle pluriannuel de la chlorophylle a issu d'un traitement utilisant les Modèles Linéaires Dynamiques, lieu REPHY « Ouest Loscolo », Pays de Loire entre 1996 et 2023.	26
Figure 15 : Schéma général du cycle biologique autour de la dynamique des dinoflagellés. Passage d'un stade de repos à un stade actif. Repris de (Figueroa et al., 2018).	28
Figure 16 : Efflorescence rouge-orangé de la micro-algue <i>Lingulodinium polyedra</i> en baie de Vilaine. Image sentinel 2 - Été 2021. @ Nantes Université ISOMer/Pierre Gernez.....	29

Figure 17 : Dépôt littoral d'écumes en fin de floraison de <i>Phaeocystis</i> en mer du Nord.	30
Figure 18 : Cartographie de la concentration en chlorophylle a en Sud Bretagne du 4 septembre 2021 dérivée d'une image satellite Sentinel-3/OLCI, calculée à partir d'un algorithme optimisé pour les concentrations élevées des efflorescences phytoplanctoniques. D'après Mertens et al. (2023).	31
Figure 19 : Présence et concentration de la microalgue <i>Dinophysis</i> en Sud Bretagne au cours de l'année 2020 – Mesures effectuées par le réseau REPHY (REPHY, 2022), disponibles en ligne sur https://envlit.ifremer.fr/Outils-de-synthese/Cartes-de-synthese/Le-phytoplancton-toxique-sur-les-cotes-metropolitaines	33
Figure 20 : Présence de la toxine DSP dans le coquillages en Sud Bretagne au cours de l'année 2020 – Mesures effectuées par le réseau REPHYTOX (REPHYTOX, 2022), disponibles en ligne sur https://envlit.ifremer.fr/Outils-de-synthese/Cartes-de-synthese/Les-phycotoxines-dans-les-coquillages	33
Figure 21 : Indice hivernal de l'Oscillation nord-atlantique (ONA) ou North Atlantic oscillation (NAO) depuis 1823. Cet indice est calculé comme la différence de pression atmosphérique au niveau de la mer entre Gibraltar et l'Islande de décembre à mars. La courbe noire est un lissage des données utilisant un filtre Gaussien de terme 10 (Jones et al., 1998) et en gris son intervalle de confiance à 95%. Données du Climatic Research Unit, University of East Anglia.	35
Figure 22 : Schéma conceptuel des zones de transfert, de rétention et d'élimination de l'azote et du phosphore le long du continuum terre-mer. Repris de (Le Moal et al., 2019).	38
Figure 23 : Réchauffement climatique et stratification de la colonne d'eau. D'après (Winder & Sommer, 2012).....	43
Figure 24 : Modélisations des changements dans les communautés phytoplanctoniques entre une période de référence (moyenne 2005-2024 et la fin du siècle (moyenne de 2081 à 2100). (a) pourcentage de changement dans la biomasse phytoplanctonique totale (b) changements de la pente de la structure de taille de la communauté phytoplanctonique, où des valeurs négatives indiquent une plus grande abondance des espèces de petites tailles. D'après (Henson et al., 2021).	45
Figure 25 : Etapes de la méthodologie employée pour les différents cas d'utilisation	53
Figure 26 : Cartographie des lieux REPHY « observation » pour la France métropolitaine. Un code est systématiquement associé à chaque lieu, ce code ayant une signification géographique en regard d'une segmentation des côtes par zones suivant différents critères. A chacun des lieux est associée une symbologie spécifique indiquant les mesures faites (phytoplancton total, chlorophylle a, hydrologie ou encore nutriments).....	56
Figure 27 : Graphiques du cumul des résultats dans la base Quadrige par thématiques https://envlit.ifremer.fr/Quadrige-la-base-de-donnees	58
Figure 28 : Réflectance R_{rs} pour des eaux de cas 1 en fonction de la concentration en chlorophylle, des conditions d'éclairement solaire (SUN) et de la vitesse du vent (U). D'après (https://www.oceanopticsbook.info/view/inherent-and-apparent-optical-properties/reflectances)	61
Figure 29 : Cas d'eau 1 et 2 en fonction des matières en suspension, des matières jaunes et du phytoplancton. D'après Morel & Prieur (1977)	62
Figure 30 : Validation de l'algorithme OC5. Graphes comparés entre données de chlorophylle a totale <i>in situ</i> à Calvi (mesures HPLC) et données MODIS traitées par l'algorithme OC5 en $ng.l^{-1}$. Comparaison des moyennes hebdomadaires entre 2006 et 2018. D'après Goffart et al. (2019)	64
Figure 31 : Comparaison des valeurs de matières en suspension (SPM : Suspended Particular Matter) issues de mesures <i>in situ</i> et celles calculées par l'algorithme OC5 dans la baie de Liverpool entre 2003 et 2010 depuis des images MODIS. D'après Jafar-Sidik et al. (2017).....	65
Figure 32 : Cartographie des classifications optiques dominantes des eaux suivant OC-CCI v2.0 – Juillet 2003.....	66

Figure 33 : Exemple de série temporelle (a) Y_t se décomposant en une composante (b) « niveau moyen » μ_t et une composante (c) « saisonnière » S_t	71
Figure 34 : Study area, central and Eastern English Channel, and <i>in situ</i> REPHY/SRN monitoring stations	79
Figure 35 : Long-term trend of mean half-month flows from the Seine (a) and Somme (b) rivers that have been seasonally adjusted from 1998 to 2019 using DLM. Shaded areas indicate a 90% confidence interval.....	84
Figure 36 : Annual fluxes (Kt.year ⁻¹) of total nitrogen (a) and total phosphorous (b) for the French English Channel facade from 2000 to 2019. Dark blue values represent wet years and light blue values represent dry years as defined previously by Seine River outflows.	84
Figure 37 : Long-term trends seasonally adjusted <i>in situ</i> chlorophyll-a, nitrate+nitrite and phosphate concentrations from REPHY stations Boulogne 1 (a, b, c), Boulogne 2 (d, e, f) and Boulogne 3 (g, h, i) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval.....	86
Figure 38 : Long-term trends seasonally adjusted <i>in situ</i> chlorophyll-a, nitrate+nitrite and phosphate concentrations from REPHY stations Antifer (a, b, c), Ouistreham 1 mille (d, e, f) and Cabourg (g, h, i) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval.....	87
Figure 39 : Spatial distribution during productive period (April to October) of mean chlorophyll-a concentrations from 1998 to 2019. Legend classes are based on percentiles calculated on the whole period and defined as i) below the 50 th percentile; ii) between 50 th and 70 th percentile; iii) between the 70 th and 80 th percentile; iv) between the 80 th and 90 th percentile; and v) over the 90 th percentile	90
Figure 40 : Spatial distribution of mean chlorophyll-a concentrations during the productive period for wet years (left, mean outflows of the Seine) vs dry years (right) in $\mu\text{g.l}^{-1}$ in the eastern English Channel. Mean Outflows of the Seine river are indicated for each map. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period [1998;2019] (below 50 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 80 th and 90 th percentile; and over the 90 th percentile).....	91
Figure 41 : Seasonal variations in the spatial distribution of monthly mean chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g.l}^{-1}$) for the wet year 2001 in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period [1998;2019] (below 50 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 80 th and 90 th percentile; and over the 90 th percentile).....	93
Figure 42 : Seasonal variations in the spatial distribution of monthly mean chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g.l}^{-1}$) for the wet year 2016 in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period [1998;2019] (below 50 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 80 th and 90 th percentile; and over the 90 th percentile).....	94
Figure 43 : Changes in chlorophyll-a concentration (expressed in percent change) from 1998 to 2019 estimated for each pixel of the time series using the DLM trends. The grey central offshore area to the north of Fécamp is where the linear fitted trend was not significant. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period (below 50 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 80 th and 90 th percentile; and over the 90 th percentile).....	95
Figure 44 : Schéma de circulation des courants dans le golfe de Gascogne : (a) circulation en automne (rouge) et hiver (jaune) (b) circulation au printemps (rouge) et été (jaune). La largeur des flèches est proportionnelle à l'intensité des courants. Les croix marquent les zones de très faibles courantologies. D'après Charria et al. (2013).	105
Figure 45 : Zone d'étude à l'échelle du Golfe de Gascogne (emprise rouge) et en Sud Bretagne (emprise bleue).....	106

Figure 46 : Détails de la zone d'étude sur le Sud Bretagne, baie de la Vilaine et embouchure de la Loire, avec localisation des lieux de surveillance du REPHY choisis dans le cadre de l'étude	106
Figure 47 : Cartographie des moyennes des écarts des concentrations en chlorophylle <i>a</i> en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre les images satellitales de niveau L3 et L4 (L4-L3) pour des pixels tirés aléatoirement sur la zone Sud Bretagne.	109
Figure 48 : Dynamique des écarts de concentrations journalières en chlorophylle <i>a</i> en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre les images satellitales de niveau L3 et L4 (L4-L3) estimés pour les points (a) « Côte Roche sur Yon » (b) Large Nord (Cf. Figure 47).	110
Figure 49 : Tendances désaisonnalisées issues des DLM représentée avec les valeurs moyennes de débits au demi mois pour la Loire (a) et la Vilaine (b). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90%. Chaque point représente une valeur moyenne calculée pour un demi mois, le bleu représentant l'hiver, le vert le printemps, le rouge l'été et le violet l'automne.	111
Figure 50 : Séries des tendances issues des DLM pour les débits de la Loire entre 1998 et 2019 (a) et de la Vilaine entre 2003 et 2019 (b). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90% du calcul.	112
Figure 51 : Flux annuels (Kt.year^{-1}) d'azote total (a) et de phosphore total (b) pour le Sud Bretagne et la Loire entre 1998 et 2019. Les valeurs bleu foncé représentent les années dites « humides » et les valeurs bleu clair représentent les années dites « sèches » comme définies préalablement en rapport aux débits annuels de la Loire.	113
Figure 52 : Flux annuels (kt.year^{-1}) d'azote total (a) et de phosphore total (b) pour le golfe de Gascogne hors Sud Bretagne et Loire entre 1998 et 2019. Les valeurs bleu foncé représentent les années dites « humides » et les valeurs bleu clair représentent les années dites « sèches » comme définies préalablement en rapport aux débits annuels de la Loire.	113
Figure 53 : Tendances désaisonnalisées issues des DLM des concentrations <i>in situ</i> de chlorophylle <i>a</i> , nitrate+nitrite, phosphate et turbidité pour les 4 lieux REPHY choisis : Lorient 16 (a,b,c,d), Mer Roué (e,f,g,h), Nord Dumet (i,j,k,l) et Ouest Loscolo (m,n,o,p). La zone grise indique l'intervalle de confiance à 90% des calculs.	115
Figure 54 : Distribution spatiale durant la période productive (avril à octobre) de la moyenne de la concentration en chlorophylle <i>a</i> ($\mu\text{g.l}^{-1}$) entre 1998 et 2019 sur le golfe de Gascogne. Issue du capteur MODIS. Les classes de légende sont calculées sur toute la période et définies comme (i) inférieur au 50 ^{ème} percentile (ii) entre le 50 ^{ème} et 70 ^{ème} percentile (iii) entre le 70 ^{ème} et le 80 ^{ème} percentile (iv) entre le 80 ^{ème} et 90 ^{ème} percentile (v) supérieur au 90 ^{ème} percentile	119
Figure 55 : Distribution spatiale durant la période productive (avril à octobre) de la moyenne de la concentration en chlorophylle <i>a</i> ($\mu\text{g.l}^{-1}$) entre 1998 et 2019 pour les années dites humides (colonne gauche) et les années sèches (colonne de droite). Issue du capteur MODIS. La moyenne des débits de la Loire est indiquée en haut à gauche pour l'année choisie. Les classes de légende sont calculées sur toute la période et définies comme (i) inférieur au 50 ^{ème} percentile (ii) entre le 50 ^{ème} et 70 ^{ème} percentile (iii) entre le 70 ^{ème} et le 80 ^{ème} percentile (iv) entre le 80 ^{ème} et 90 ^{ème} percentile (v) supérieur au 90 ^{ème} percentile	121
Figure 56 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle <i>a</i> au cours des 21 années de l'étude exprimée en pourcentage sur le golfe de Gascogne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM, capteur MODIS. Les pixels gris sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée	122
Figure 57 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle <i>a</i> au cours des 21 années de l'étude exprimée en pourcentage dans le Sud Bretagne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM, capteur MODIS. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée	122
Figure 58 : Zone d'étude autour de Mayotte, du banc du Geysier et des îles Glorieuses.	134

Figure 59 : Photo aérienne les îles glorieuses	135
Figure 60 : Moyenne de la concentration en chlorophylle <i>a</i> exprimée en en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre 2003 et 2021 sur l'emprise Mayotte/banc du Geyser/ Iles Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées.	137
Figure 61 : Moyenne de la concentration en Matières en suspension (MES ou SPM) exprimée en en g.m^{-3} entre 2003 et 2021 sur l'emprise Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées.....	137
Figure 62 : Intensité des variations de la concentration en chlorophylle <i>a</i> entre 2003 et 2021 exprimée en % sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument MODIS). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou qui correspondent aux zones émergées.	138
Figure 63 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles de concentrations en chlorophylle <i>a</i> calculées sur toute la période [2003;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.....	139
Figure 63 : (a) Distribution spatiale de la concentration moyenne en chlorophylle <i>a</i> exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre 2016 et 2021 sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées. (b) Bathymétrie du SHOM autour de Mayotte. La couleur noire indique les zones émergées, les couleurs blanche et grise indiquent des bathymétries inférieures ou égales à 20m.....	141
Figure 64 : (a) Intensité des variations de la concentration en chlorophylle <i>a</i> entre 2016 et 2021 exprimée en % sur Mayotte. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument OLCI). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels (i) aucune tendance monotone significative n'a été détectée (ii) correspond une zone émergée. (b) Bathymétrie du SHOM autour de Mayotte. La couleur noire indique les zones émergées, les couleurs blanche et grise indiquent des bathymétries inférieures ou égales à 20m.	142
Figure 66 : (a) Distribution spatiale de la concentration moyenne en matières en suspension (MES ou SPM) exprimée en g.m^{-3} entre 2016 et 2021 sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées. (b) Bathymétrie du SHOM autour de Mayotte. La couleur noire indique les zones émergées, les couleurs blanche et grise indiquent des bathymétries inférieures ou égales à 20m.	143
Figure 67 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles des concentrations en chlorophylle <i>a</i> calculées sur toute la période [2016;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.	144
Figure 66 : Distribution spatiale de la température moyenne exprimée en $^{\circ}\text{C}$ entre 2003 et 2021 sur la zone de Mayotte Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données GHRSSST. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées.....	145
Figure 67 : Intensité des variations de la température entre 2003 et 2021 exprimée en % sur la zone de Mayotte Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (GHRSSST). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.....	146

Figure 68 : Mean outflows ($m^3 \cdot s^{-1}$) of the Seine (a) and Somme (b) rivers during the productive period from 1998 to 2019 Dark blue values represent wet years and light blue values represent dry years for the Seine River, same years were kept for the Somme River.	187
Figure 69 : Long-term trend with associated values of mean half-month flows from the Seine (a) and Somme (b) rivers that have been seasonally adjusted from 1998 to 2019 using DLM. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month mean value: blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.	188
Figure 70 : Spatial distribution of the mean concentrations of suspended particulate matter (SPM) in productive period from 1998 to 2019 in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period (below 50 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 80 th and 90 th percentile; and over the 90 th percentile)	189
Figure 71 : Long-term trends with associated values for the <i>in situ</i> chlorophyll-a and nutrient concentrations seasonally adjusted from the REPHY stations Boulogne 1 (a, b, c) and Ouistreham 1 mille (d, e, f) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month value; blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.	190
Figure 72 : Long-term trends with associated values for the <i>in situ</i> chlorophyll-a and nutrient concentrations seasonally adjusted from the REPHY stations Boulogne 2 (a, b, c) and Boulogne 3 (d, e, f) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month value; blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.	191
Figure 73 : Long-term trends with associated values for the <i>in situ</i> chlorophyll-a and nutrient concentrations seasonally adjusted from the REPHY stations Antifer (a, b, c) and Cabourg (d, e, f) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month value; blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.	192
Figure 74 : Intensity of the change in Chlorophyll-a concentrations across the 21 years of the study in $\mu g \cdot l^{-1}$ in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period (below 50 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 70 th and 80 th percentile; between the 80 th and 90 th percentile; and over the 90 th percentile)	193
Figure 75 : Dynamique des écarts (L4-L3) des mesures journalières de concentrations en chlorophylle α en $\mu g \cdot l^{-1}$ pour les points (a) « Embouchure Loire » (b) « Large embouchure Loire » (c) « Large Sud ».	194
Figure 76 : Moyenne des débits cumulés ($m^3 \cdot s^{-1}$) de la Loire, La Gironde et l'Adour sur la période 1998-2021	195
Figure 77 : Moyenne des débits ($m^3 \cdot s^{-1}$) de la Loire entre 1998 et 2019 (a) et de la Vilaine entre 2003 et 2019 (b) durant la période productive. Les valeurs bleu foncé représentent les données des années dites « humides » et les valeurs bleu clair représentent les valeurs pour les années dites « sèches ». Les valeurs définies pour la Loire ont été conservées pour la Vilaine.	195
Figure 78 : Tendances désaisonnalisées des paramètres hydrologiques issus des DLM représentée avec les valeurs moyennes de chlorophylle α , nitrate+nitrite, phosphate et turbidité au demi mois pour les lieux REPHY Lorient 16 (a,b,c,d) et Mer Roué (e,f,g,h). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90%. Chaque point représente une valeur moyenne calculée pour un demi mois, le bleu représentant l'hiver, le vert le printemps, le rouge l'été et le violet l'automne.	196
Figure 79 : Tendances désaisonnalisées des paramètres hydrologiques issue des DLM représentée avec les valeurs moyennes de chlorophylle α , nitrate+nitrite, phosphate et turbidité au demi mois pour les lieux REPHY Nord Dumet (a,b,c,d) et Ouest Loscolo (e,f,g,h). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90%. Chaque point représente une valeur moyenne calculée pour un demi mois, le bleu représentant l'hiver, le vert le printemps, le rouge l'été et le violet l'automne.	197

Figure 80 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle <i>a</i> au cours des 21 années de l'étude exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans le Sud Bretagne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM. Les pixels gris sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée.....	198
Figure 81 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle <i>a</i> au cours des 21 années de l'étude exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans le Sud Bretagne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée.....	199
Figure 82 : Intensité des variations de la concentration en chlorophylle <i>a</i> entre 2003 et 2021 exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geysier/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument MODIS). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.	200
Figure 84 : Comparaison des moyennes saisonnières entre la saison humide et la saison sèche sur toute la période [2003;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geysier/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.	201
Figure 85 : Intensité des variations de la concentration en chlorophylle <i>a</i> entre 2016 et 2021 exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument OLCI). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.	202
Figure 86 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles des concentrations en chlorophylle <i>a</i> calculées sur toute la période [2016;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.	203
Figure 87 : Comparaison des moyennes saisonnières entre la saison humide et la saison sèche calculées sur toute la période [2016;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée correspond aux zones émergées.	204
Figure 88 : Intensité des variations de la température entre 2003 et 2021 exprimée en $^{\circ}\text{C}$ sur la zone de Mayotte Mayotte/banc du Geysier/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (GHRSSST). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.....	205
Figure 89 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles de la température de surface calculées sur toute la période [2003;2021] exprimées en $^{\circ}\text{C}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geysier/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données GHRSSST. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.....	206
Figure 90 : Comparaison des moyennes saisonnières de la température entre la saison humide et la saison sèche sur toute la période [2003;2021] exprimées en $^{\circ}\text{C}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geysier/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données GHRSSST. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.....	207

Liste des tableaux

Tableau 1 : Distribution des pigments majeurs dans les groupes phytoplanctoniques. D'après Jeffrey et al. (1997).....	17
Tableau 2: Espèces toxiques du phytoplancton en mer du nord, d'après (Krock et al., 2009).....	32
Tableau 3 : Valeurs de l'indice climatique NAO et effets attendus.....	35
Tableau 4: Comparaison des éléments évalués par la DCE et la DCSMM ayant un lien avec le phytoplancton. Les informations synthétisées proviennent : (i) du guide relatif aux règles d'évaluation de l'état des eaux littorales dans le cadre de la DCE (MTES, 2018) (ii) de l'arrêté du 9 septembre 2019 relatif à la définition du Bon Etat Ecologique des eaux marines aux normes méthodologiques d'évaluation (https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000039130954)	41
Tableau 5 : Liste des paramètres mesurés par le REPHY « observations » et méthodes associées en 2023.....	58
Tableau 6 : Satellite et instruments embarqués : liste des spectromètres imageur utilisés dans le cadre de la thèse – En gras les paramètres utilisés.....	59
Tableau 7 : Panorama des principales méthodes d'analyse des séries temporelles avec quelques exemples	68
Tableau 8 : <i>In situ</i> REPHY monitoring stations selected in the English Channel providing chlorophyll-a and nutrients concentrations fortnightly.....	80
Tableau 9 : Results of Mann-Kendall test performed on the <i>in situ</i> time-series seasonally adjusted for the selected REPHY, SRN monitoring stations. Variation of chlorophyll-a (Chl a) and nutrients in % and unit of measure. NS = not significant.	88
Tableau 10 : Result of the hierarchical partitioning of variance estimated from the multiple regressions between chlorophyll-a concentration (dependant variable) and nutrients and river flow (Independent variables) from <i>in situ</i> monitoring stations. Independent explanatory power of independent variables is expressed in % of total explained variance. Each result has been tested and has been statistically shown to be greater than 0 (statistical significance in the upper 0.95 confidence interval).....	89
Tableau 11 : Results of the 4 highest Pearson correlations performed on the <i>in situ</i> chlorophyll-a (Chl a) time-series for the selected REPHY monitoring stations and Seine River flows for different time windows expressed in half-months (h-m). NS = not significant.....	89
Tableau 12 : Lieux de surveillance du REPHY en Sud Bretagne et disponibilité des données de chlorophylle <i>a</i> et de nutriments toutes les quinze jours.....	108
Tableau 13 : Résultats des Tests de Mann-Kendall sur les séries temporelles <i>in situ</i> désaisonnalisées pour les lieux de surveillance REPHY sélectionnés en Sud Bretagne. Variations de la chlorophylle <i>a</i> (Chl a), des nutriments et de la turbidité exprimés en % et en unité de mesure. NS = non significatif. ...	117
Tableau 14 : Résultats de la partition de variance estimée à partir de régressions multiples entre la chlorophylle <i>a</i> (variable à expliquer), les nutriments, et le débit de la Loire (variables explicatives). Le pouvoir explicatif est exprimé en % de la variance totale expliquée. Chaque résultat a été testé comme étant statistiquement différent de 0 pour un intervalle de confiance de 95%. La période d'analyse s'étend de 1998 à 2019 pour Men er Roué et Ouest Loscolo, et 2008-2019 pour Lorient 16 et Nord Dumet. X : colinéarité détectée.	117
Tableau 15 : Résultats de la partition de variance estimée à partir de régressions multiples entre la chlorophylle <i>a</i> (variable à expliquer), les nutriments, la turbidité et les débits (variables explicatives). Le pouvoir explicatif est exprimé en % de la variance totale expliquée. Chaque résultat a été testé comme étant statistiquement différent de 0 pour un intervalle de confiance de 95%. La période d'analyse s'étend de 2004 à 2019 pour Men er Roué et Ouest Loscolo, et 2008-2019 pour Lorient 16 et Nord Dumet. X : colinéarité détectée.	118

Stay on these roads

Reste sur ces routes

We shall meet, I know

Nous nous rencontrerons, je le sais

Stay on...my love

Reste-y... mon amour

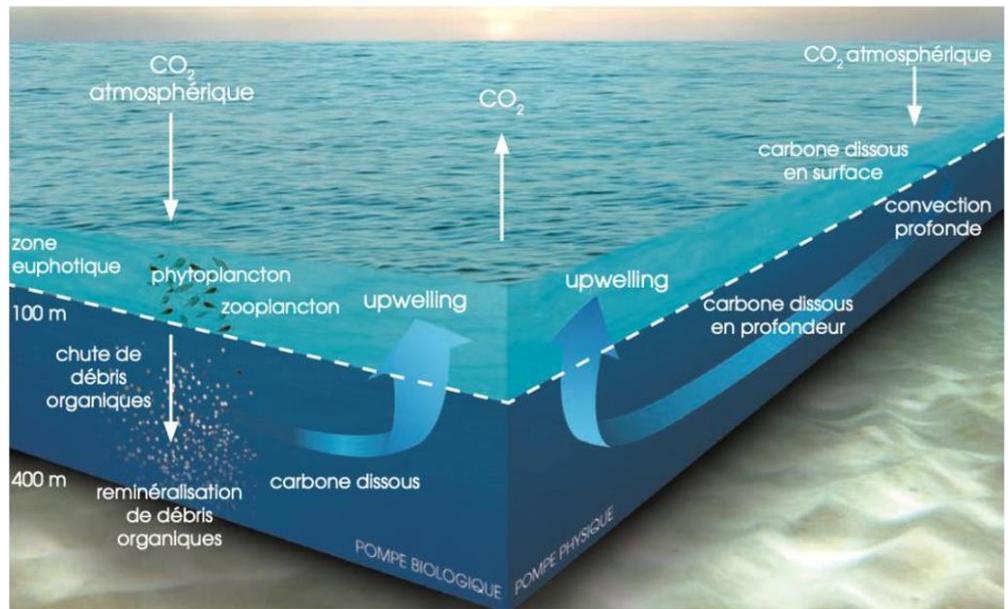
We shall meet, I know

Nous nous rencontrerons, je le sais

I know

Je le sais

Stayed on these roads - A-Ha



CHAPITRE 1 Contenu du chapitre

INTRODUCTION Ce chapitre présente le contexte de la thèse, les questionnements scientifiques et l'organisation du manuscrit.

1 Introduction

Les océans, qui couvrent plus de 70 % de la surface de notre planète et sont responsables d'approximativement la moitié de la production primaire globale (Field *et al.*, 1998), constituent un écosystème vaste et essentiel au maintien de la vie sur Terre. Ainsi, la production primaire apparaît comme la pierre angulaire de la vie océanique et a un impact profond sur les cycles biogéochimiques mondiaux (Litchman *et al.*, 2015 ; Chien *et al.*, 2023). Elle représente la capacité remarquable des organismes marins, en particulier du phytoplancton, à utiliser l'énergie lumineuse du soleil grâce à une famille de molécules, la ou les chlorophylles, pour convertir le dioxyde de carbone et les nutriments en matière organique par le biais de la photosynthèse. Ce processus, schématisé dans la figure 1, constitue non seulement la base du réseau alimentaire marin, qui abrite d'innombrables espèces allant du zooplancton microscopique aux mammifères marins, mais il joue également un rôle essentiel dans la régulation du climat de la Terre en piégeant de grandes quantités de dioxyde de carbone depuis l'atmosphère (McKinley *et al.*, 2017 ; Wilson *et al.*, 2022). Les espèces de phytoplancton autotrophe, en tant que producteurs primaires dans les premières dizaines de mètres à la surface des océans, sont l'un des principaux contributeurs de la pompe biologique à carbone, processus responsable de la distribution verticale du carbone dans les océans (Passow & Carlson, 2012). Le phytoplancton est capable de fixer 50 Gigatonnes de carbone par an (Bach *et al.*, 2016).

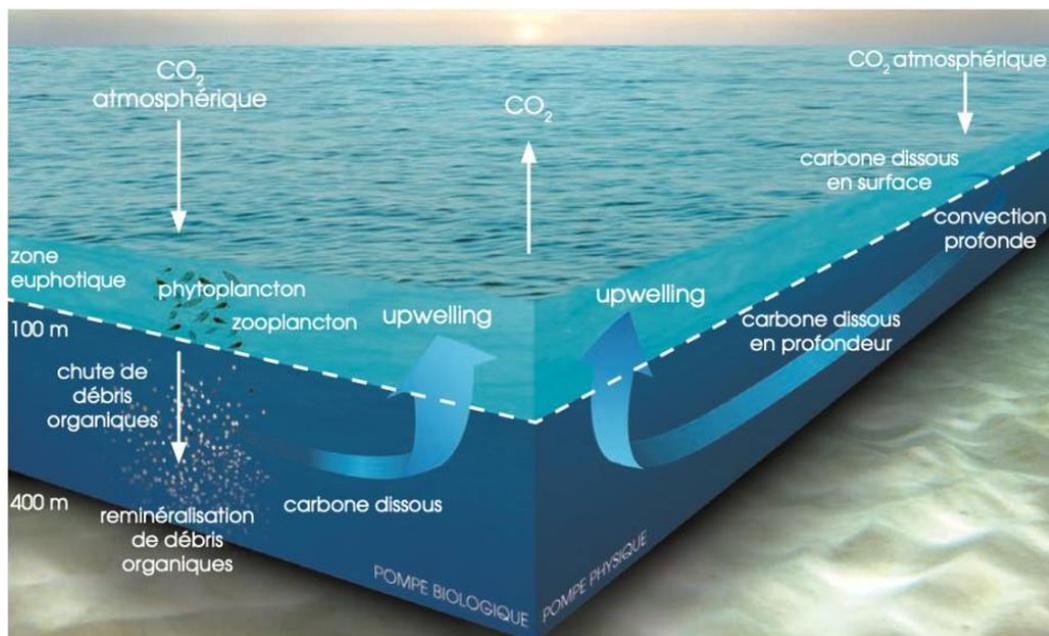


Figure 1 : Cycle du carbone naturel et représentation des pompes biologiques et physique. D'après Bopp *et al.* (2002).

Le CO₂ atmosphérique est ainsi transféré à terme, vers l'océan profond où il sera séquestré pendant plusieurs siècles contribuant ainsi à réguler le climat de la terre (Tréguer *et al.*, 2018). Il est donc essentiel de comprendre l'importance et l'évolution de la production primaire dans les océans pour saisir les interconnexions complexes entre la vie marine, le climat et la santé générale de notre planète. De nombreux modèles de production primaire utilisent la chlorophylle comme proxy de la biomasse phytoplanctonique, estimation qui reste pertinente à ce jour. Huot *et al.* (2007) l'ont ainsi démontré pour des eaux chaudes à tempérées en

comparant plusieurs proxies de la biomasse phytoplanctonique en s'appuyant sur un lot de mesures *in situ*. Les propriétés optiques de la chlorophylle permettent d'en estimer la concentration à la surface de l'océan, à partir de satellites (Bricaud *et al.*, 1995 ; Morel & Maritorena, 2001).

Le phytoplancton marin est constitué d'une diversité d'organismes, comprenant les diatomées, les dinoflagellés et d'autres cellules flagellées et non flagellées (Hasle *et al.*, 1997). L'abondance, la diversité spécifique et la composition biochimique de ces microalgues jouent un rôle clé en influençant l'abondance et la diversité des autres compartiments biologiques (Hernández-Fariñas, 2015). Les besoins de connaissances sont multiples et variés à la fois sur l'aspect temporel à différents pas de temps (décennal, pluriannuel, annuel, saisonnier, journalier) mais aussi spatial (échelles côtière, d'un bassin, d'une mer). Ces besoins répondent à des demandes provenant à la fois de scientifiques, mais aussi des gestionnaires et des décideurs politiques, des professionnels de la mer et des citoyens. Le phytoplancton fait donc logiquement l'objet d'une surveillance spatio-temporelle de l'évolution de sa biomasse et de sa diversité spécifique, souvent à travers la problématique de l'eutrophisation (Le Moal *et al.*, 2019), à l'échelle européenne avec la directive Cadre sur l'Eau (European Commission, 2000) et la Directive Cadre Stratégie Milieu Marin (European Commission, 2008) mais aussi internationale (OSPAR Commission, 2023b). Cette surveillance se concentre dans les zones côtières, qui sont particulièrement vulnérables aux pressions anthropiques (de Jonge *et al.*, 2002). Ces zones subissent en effet en grande partie les impacts des perturbations humaines (Islam & Tanaka, 2004): plus de 4 personnes sur 10 habitent à moins de 100 km des côtes en 2020 au niveau mondial, environ 26 millions de personnes pour le cas français, et on anticipe une croissance de cette population à l'échelle mondiale de plus de 12 % à l'horizon 2035 à plus de 3 milliards de personnes (Maul & Duedall, 2019). La biodiversité et les habitats y auraient diminué de 30 à 60% (Harley *et al.*, 2006 ; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Plus précisément concernant les côtes françaises, de nombreux processus impactant la qualité de l'eau sont liés à la production primaire du phytoplancton. Le premier d'entre eux concerne l'eutrophisation, notamment près des zones côtières densément peuplées. Les apports excessifs de nutriments en provenance de sources terrestres (Ménèsquen *et al.*, 2018a) stimulent la croissance excessive des macroalgues et des microalgues du phytoplancton. Lorsque ces organismes meurent et se décomposent, leur minéralisation consomme l'oxygène de l'eau, créant ainsi des zones anoxiques où la vie marine ne peut survivre (Breitburg, 2018). Cette production phytoplanctonique peut également être associée à des efflorescences massives, certaines espèces produisant de toxines (Gernez *et al.*, 2023). Ces phénomènes se sont intensifiés au niveau mondial (Dai *et al.*, 2023). La pollution chimique est un autre facteur pouvant affecter le phytoplancton, que ce soit le déversement de pétrole, les déchets plastiques (Casabianca *et al.*, 2021) ou les rejets industriels. Ces polluants peuvent être toxiques pour les organismes marins perturbant ainsi les chaînes alimentaires et pouvant inhiber la croissance et la reproduction du phytoplancton. Le changement climatique évoqué plus haut exerce lui-aussi une influence significative (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). L'augmentation de la température peut altérer la structure verticale des eaux (Doney, 2006), le taux de croissance, la distribution et la diversité des espèces, voire entraîner l'introduction d'espèces non indigènes (Occhipinti-Ambrogi, 2007). L'acidification des océans due à

l'absorption accrue du dioxyde de carbone a conduit à une baisse du pH de 8,2 à 8,1 depuis le début de l'ère industrielle avec une prédiction d'une décroissance de 0,3 d'unité pH à l'horizon 2100 (Feely *et al.*, 2009). Celle-ci impacte le phytoplancton (Collins *et al.*, 2013) utilisant par exemple la calcite comme certaines espèces d'haptophytes, les coccolithophores (Delebecque, 2017). Enfin, la surexploitation des ressources, la surpêche par exemple, peut perturber les équilibres écologiques et impacter la biomasse d'espèces de poissons se nourrissant en partie de phytoplancton en affectant sa régulation par la prédation (Reid *et al.*, 2000). Ces problématiques complexes s'entremêlent et nécessitent une capacité d'observation intégrée de l'environnement marin qui permette d'apporter un soutien aux politiques publiques et d'envisager la mise en valeur durable des ressources marines, tout en assurant la viabilité écologique et socio-économique des services associés.

Cette indispensable surveillance permet donc de suivre ces multiples phénomènes ; elle s'effectue à l'aide de différents dispositifs allant des réseaux de surveillance en passant par des bouées automatisées aux séries de données issues de l'imagerie satellite. Concernant les réseaux de surveillance, l'IFREMER a mis en place le Réseau d'Observation et de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY) en 1984, réseau dédié à l'observation du phytoplancton microscopique mais aussi aux toxines produites par ce dernier et aux paramètres physico-chimiques nécessaires à l'interprétation des données (Hernandez-Fariñas, 2015). Il combine observation scientifique et missions réglementaires de prévention sanitaire et d'évaluation de la qualité environnementale (Belin & Soudant, 2018). Ce réseau a la particularité de fournir des séries de données longues parfois supérieures à vingt ans sur des lieux de surveillance pérennes dans le temps couvrant l'ensemble des côtes françaises. Il a donné lieu à de nombreuses publications, notamment via la description de patrons communs de la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques (Gailhard, 2003 ; David *et al.*, 2012), l'analyse de la diversité spécifique du phytoplancton dans la Manche (Hernández-Fariñas *et al.*, 2014) ou encore l'étude de la phénologie des efflorescences d'*Alexandrium minutum* (Guallar *et al.*, 2017). D'autres réseaux couvrent le littoral français et alimentent la recherche scientifique comme le Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT) (Cocquempot *et al.*, 2019). Ces différents réseaux forment un ensemble riche de données, pouvant être exploité à la fois en regard de problématiques locales mais aussi plus générales comme la sensibilité des écosystèmes côtiers au changement climatique (Goberville *et al.*, 2010) ou encore la comparaison entre variabilité côtière et du large (Talarmin *et al.*, 2016). Parallèlement, l'utilisation de l'imagerie satellitale a permis d'étudier la dynamique de la biomasse phytoplanctonique à large échelle (Irwin & Oliver, 2009 ; McClain, 2009) mais aussi à des échelles plus régionales (Gohin *et al.*, 2010). L'apparition de produits dédiés à l'estimation de la concentration en chlorophylle *a* (O'Reilly *et al.*, 1998 ; Gohin *et al.*, 2002) a grandement facilité ces travaux. Ils ont notamment été très utiles dans la détection et la compréhension des efflorescences au large des côtes (Perrot *et al.*, 2018 ; Roux *et al.*, 2022 ; Gernez *et al.*, 2023), mais aussi dans le rapprochement entre résultats satellitaires et données *in situ* sur des séries de données longues (Gohin *et al.*, 2019).

Il reste cependant difficile de visualiser et de quantifier avec précision à l'échelle régionale les tendances sur le long terme de la biomasse phytoplanctonique. La détection de ces tendances, et notamment celles liées au changement climatique, est complexe du fait notamment de la

nécessité de faire des mesures à une échelle suffisamment large spatialement et sur de longues périodes (Koslow & Couture, 2013 ; Cael *et al.*, 2023). Les données issues des réseaux de surveillance sont limitées dans leur représentativité spatiale et il est parfois compliqué d'étendre leur analyse au-delà de phénomènes très locaux. Seules les données satellitaires avec les produits dérivés de la couleur de l'eau permettent d'obtenir des séries temporelles à une échelle globale et sont disponibles pour certaines sur des dizaines d'années (Longhurst *et al.*, 1995 ; Behrenfeld *et al.*, 2006 ; Gregg & Rousseaux, 2014 ; Gohin *et al.*, 2019). Plusieurs études ont ainsi montré qu'au moins 20 à 30 ans de données étaient nécessaires pour détecter des changements liés au climat (Beaulieu *et al.*, 2013). Si les études citées plus haut montrent des tendances ou des situations à l'échelle mondiale, on trouve encore peu de travaux traitant de zones précises, à une échelle régionale et proche de la côte, au maximum de la résolution spatiale disponible des différents capteurs et prenant en compte des éléments explicatifs plus locaux au-delà du seul changement climatique. Les données satellitaires restent néanmoins sujettes à validation et doivent être confrontées à des données plus proches de la vérité terrain : il s'agit donc d'utiliser différentes sources de données avec des typologies se complétant et permettant d'expliquer les phénomènes, chacune apportant des informations particulières (Gregg & Rousseaux, 2014).

L'objectif de cette thèse est donc de se focaliser sur des zones côtières limitées dans l'espace à l'échelle d'un golfe ou d'une région spécifique et d'en comprendre l'évolution sur le long terme à travers l'analyse des tendances extraites des estimations des concentrations en chlorophylle α . Pour cela, la constitution de séries temporelles les plus longues possibles est réalisée à partir de données satellitaires à une résolution spatiale proche du km^2 , mais aussi des mesures *in situ* de réseaux de surveillance et d'autres variables explicatives comme les débits des fleuves et les mesures d'apports anthropiques sur la zone. Le calcul de tendance fait cependant face à des séries de données pouvant être incomplètes ou comporter des valeurs exceptionnelles. Ce calcul doit, d'autre part, être capable de s'affranchir des variations saisonnières afin de permettre une interprétation plus claire sur la tendance à long terme. Afin de tenir compte de ses différentes contraintes, des modèles linéaires dynamiques (West & Harrison, 1997), ou DLM, sont utilisés pour chaque série de données. L'analyse par DLM permet d'extraire une tendance désaisonnalisée pour chacune et d'en spatialiser les variations par des cartographies à l'échelle régionale. La confrontation de ces résultats, homogènes par leur constitution mais issus de typologies de données différentes, apporte des éléments riches et variés de discussions. Ceux-ci permettent de proposer des hypothèses explicitant la dynamique de la zone face à la fois au changement climatique mais aussi aux impacts anthropiques plus locaux.

Le présent travail s'attache donc à apporter une réponse aux questions suivantes :

- Peut-on discerner des tendances dans l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans les deux dernières décennies, les spatialiser et les quantifier en utilisant la meilleure résolution possible des capteurs existants à l'échelle régionale ?
- Peut-on relier ces tendances à des facteurs explicatifs, notamment en lien avec les pressions anthropiques ?

- Existe-t-il en fonction des lieux, des évolutions différentes sur le long terme de cette biomasse et quels sont les paramètres qui permettent d'expliquer ces différences ?

L'étude de ces tendances, leur quantification et leur mise en relation avec des paramètres explicatifs a donc nécessité une méthodologie basée sur l'utilisation de modèles DLM. L'approche détaillée dans ce travail est appliquée à la fois à une variété importante de données mais aussi sur des emprises géographiques différentes. Le manuscrit est ainsi composé de sept chapitres :

- Ce premier chapitre présente le contexte et la problématique de la thèse,
- Un second chapitre est dédié à une présentation générale de l'écologie du phytoplancton, en lien avec les objectifs de la thèse. Il présente les caractéristiques générales du phytoplancton, de son cycle de vie et de l'impact des pressions anthropiques et du changement global sur sa dynamique.
- Un troisième chapitre propose la description des données et méthodes utilisées. On y trouve notamment la description du réseau REPHY et des données acquises par son intermédiaire, des données de flux, puis des données satellitaires, des capteurs et algorithmes utilisés lors de nos traitements. Une section dédiée présente les modèles linéaires dynamiques, appliqués à l'ensemble des données et permettant à la fois des calculs de tendance mais aussi de quantification des variations détectées.
- Un quatrième chapitre, où une première application de la méthodologie a été faite en Manche – mer du Nord. Ce chapitre est organisé lui-même en sous-chapitres données/méthodes, résultats et discussion. Il fait l'objet d'une publication en révision dans le journal *Marine Pollution Bulletin*.
- Un cinquième chapitre applique à une échelle plus large la méthodologie puisqu'il s'agit de la totalité du Golfe de Gascogne. Elle est organisée suivant la même structure et se concentre en particulier sur l'explication d'un phénomène particulier d'augmentation de la chlorophylle *a* en Sud Bretagne.
- Un sixième chapitre se concentre sur une zone tropicale, à savoir Mayotte et sa région. Cette partie permet notamment l'introduction de nouvelles typologies de données, issues des capteurs du satellite Sentinel disposant d'une meilleure résolution et de données de température.
- Enfin, le chapitre sept synthétise les conclusions générales de la thèse en mettant en avant les apports du travail effectués. Il ouvre d'autre part à des perspectives de recherche et d'applications qui devraient suivre ce travail tout en pointant les limites de la méthodologie utilisée.



CHAPITRE 2

ÉCOLOGIE ET DYNAMIQUE DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE MARINE

Contenu du chapitre

Ce chapitre présente une synthèse bibliographique sur l'écologie du phytoplancton et ses caractéristiques générales

- Le changement climatique et son impact sur le phytoplancton sont présentés.
- Puis les liens entre impacts anthropiques locaux et impacts plus globaux sont considérés.
- Enfin, le contexte des évaluations du milieu marin en lien avec l'appui aux politiques publiques liés à l'observation du phytoplancton est examiné.

2 Ecologie et dynamique de la biomasse phytoplanctonique marine

2.1 Introduction

Ce chapitre présente une synthèse de l'écologie du phytoplancton et ses caractéristiques générales. Il se penche notamment sur ses distributions spatiales et temporelles ainsi que son cycle de vie, via notamment l'analyse de la variabilité de la chlorophylle *a*. Le changement climatique et son impact sur le phytoplancton sont présentés. Les liens entre impacts anthropiques locaux et impacts plus globaux sont abordés via différentes études mêlant l'analyse de séries de mesures *in situ*, d'images satellitaires et de modélisations. Dans ce dernier paragraphe, une approche « Forces motrices / Pressions / Etats / Impacts et Réponses » (DPSIR) a été choisie pour effectuer le lien entre l'avancement de la recherche, la mise en œuvre d'évaluations dans le cadre de l'appui aux politiques publiques et les résultats obtenus pour contrer les effets des pressions.

Son organisation et son contenu ont été choisis en regard des objectifs de la thèse : ils permettent de contextualiser l'objet principal de ce travail à savoir l'étude de la biomasse phytoplanctonique à un niveau régional. Il donne des éléments de compréhensions généraux qui se déclineront ensuite dans les études de cas des chapitres suivants. On s'y référera notamment pour tous les éléments de discussions.

2.2 Ecologie du phytoplancton

2.2.1 Caractéristiques générales et classification

Le terme « phytoplancton », du grec *phyton* ou « plante » et *plantos* ou « errant », est un terme générique englobant des organismes appartenant essentiellement aux règnes Chromista et, pour certains, Bacteria selon la classification en sept règnes de Ruggiero *et al.* (2015). Il pourrait être défini simplement comme le plancton végétal, c'est-à-dire l'ensemble des organismes végétaux microscopiques vivant en suspension dans l'eau.

Le phytoplancton marin comprend ainsi une grande variété de micro-organismes, différents à la fois par leurs formes, leurs tailles et aussi par des aptitudes particulières à développer des structures biominérales dont l'intérêt, en termes d'avantages évolutifs, n'est pas encore bien compris.

Il est constitué d'organismes unicellulaires ou coloniaux, qui sont soit des procaryotes, les cyanobactéries, ou des eucaryotes. Leur cycle de vie est généralement aquatique, comme pour les macroalgues. Ce sont le plus souvent des organismes photosynthétiques, mais des exceptions existent¹. Les microalgues sont traitées traditionnellement avec les végétaux et classées suivant la nomenclature botanique, bien que certaines formes ne soient effectivement pas photosynthétiques.

Le phytoplancton marin forme ainsi un ensemble polyphylétique dispersé entre au moins cinq règnes des eucaryotes et le règne des bactéries (figure 2), ce dernier concernant les procaryotes pour les cyanobactéries.

¹ Environ 50% des dinoflagellés sont hétérotrophes

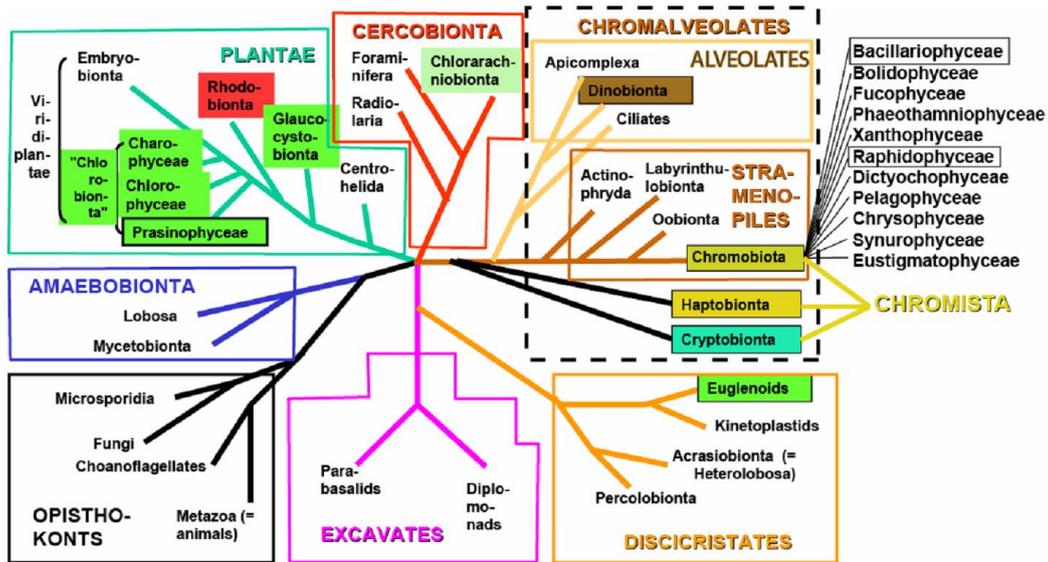


Figure 2 : Répartition du phytoplancton marin par règnes au sein des eucaryotes. D'après (Baldauf, 2003).

Ces petits organismes, dont la taille varie entre quelques dixièmes et quelques millièmes de millimètre sont responsables d'une production de matière organique égale à l'ensemble de la végétation terrestre ; les diatomées et les dinoflagellés dominent avec plus de 6800 espèces (Falkowski & Raven, 2007). Le nombre d'espèces identifiées est en constante évolution. La figure 3 présente quelques espèces couramment trouvées dans les eaux côtières françaises.

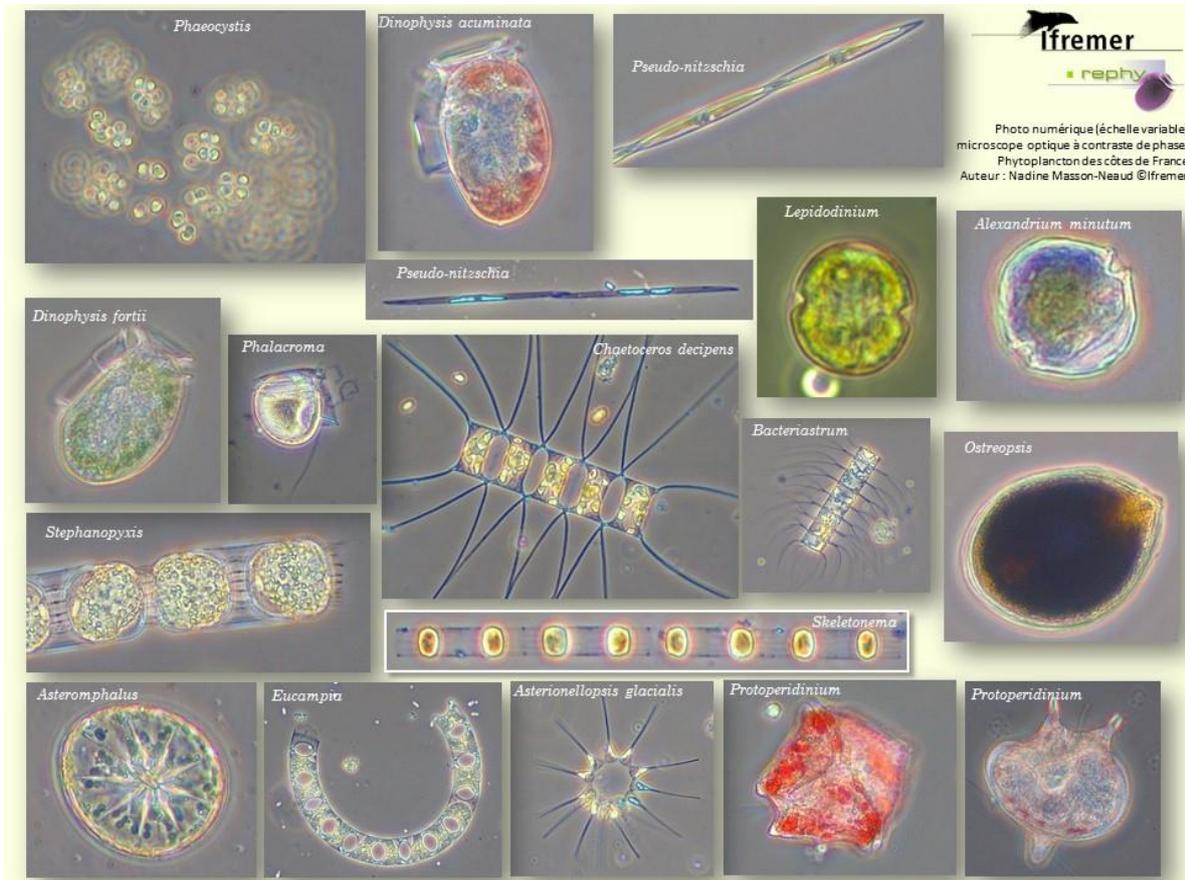


Figure 3 : Espèces de dinoflagellés et diatomées couramment présentes dans les eaux françaises métropolitaines. D'après Nadine Neaud-Masson – IFREMER.

On distingue ainsi plusieurs classes de taille parmi les microorganismes pélagiques, des plus petits, bactéries, jusqu'aux plus grands, qui peuvent former des colonies parfois visibles à l'œil nu. Ces classes se basent sur la classification logarithmique décrite dans la figure 4. Le phytoplancton est essentiellement présent au sein de trois classes de taille : le pico-, le nano- et le microplancton.

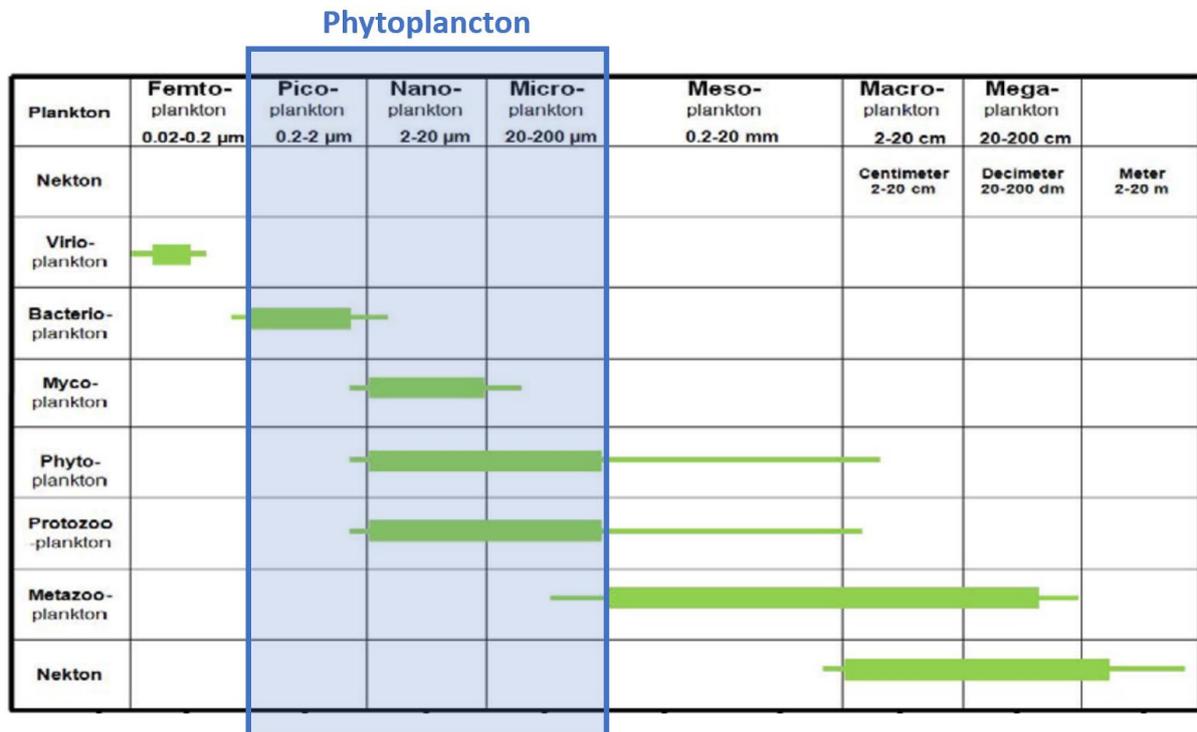


Figure 4 : Répartition du phytoplancton par compartiments selon les différentes classes de taille. D'après (Sieburth et al., 1978)

La taille des microalgues s'étend de 0,1 μm à 2 μm pour le picophytoplancton, de 2 μm à 20 μm pour le nanophytoplancton et de 20 μm à 200 μm pour le microphytoplancton. (figure 4 et figure 5).

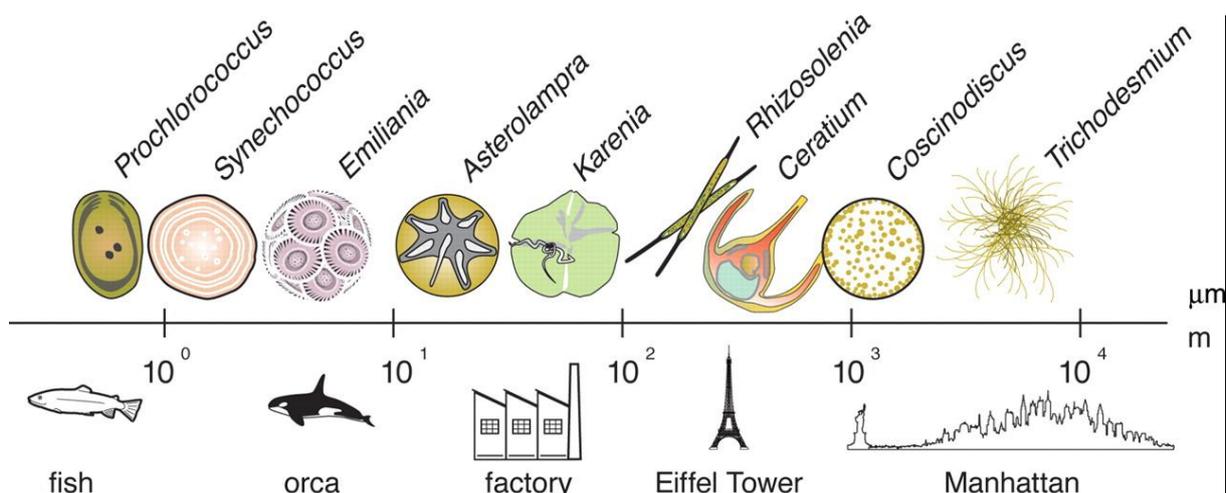


Figure 5 : Echelles de taille du phytoplancton en relation avec des objets macroscopiques. Repris de (Finkel et al., 2010).

Les dinoflagellés, par exemple, comportent des espèces d'une taille variant entre 3 et 50 μm , alors que les diatomées s'échelonnent entre 3 et 200 μm , même si certaines dépassent le

millimètre. Pour leur part, les cyanobactéries sont abondantes dans le picophytoplancton, et se retrouvent aussi dans les classes de taille nano et microphytoplancton. Certaines espèces peuvent former des filaments dépassant 1 mètre de long.

2.2.2 Modes de nutrition

2.2.2.1 Une grande variété

Pour réaliser la photosynthèse oxygénique, le phytoplancton a besoin de dioxyde de carbone, d'eau et d'énergie lumineuse qui est captée par des pigments. Dans ce processus, ces composants inorganiques sont utilisés pour former des sucres complexes avec l'aide de pigments photosynthétiques qui donnent au phytoplancton une couleur caractéristique. Les organismes comme le phytoplancton qui dérivent leur énergie de la lumière sont appelés phototrophes. De même, l'utilisation de composés inorganiques comme seule source de carbone fait référence à l'autotrophie. Les espèces phytoplanctoniques ont cependant une grande variété de modes de nutrition, allant de l'autotrophie à l'hétérotrophie en passant par la mixotrophie.

Autotrophie

Les diatomées sont, la plupart du temps, le groupe dominant d'espèces phytoplanctoniques autotrophes, mais un ensemble de petites espèces flagellées *e.g.* raphidophytes, cryptophytes, haptophytes et euglenophytes jouent aussi un rôle important. Bien que ces organismes disposent de pigments photosynthétiques dans leurs chloroplastes et utilisent généralement le dioxyde de carbone comme source de carbone, plusieurs espèces ont aussi été rapportées comme utilisant des substances organiques dissoutes pour couvrir leur besoin en carbone notamment dans le cas où les conditions lumineuses ne sont pas optimales (Tuchmann *et al.*, 2006).

Hétérotrophie

Presque 50% des espèces du groupe des dinoflagellés (Dinophyceae) n'ont pas de chloroplastes et sont donc obligatoirement hétérotrophes (Lessard, 1991). Elles peuvent absorber des composés organiques dissous (DOM) ou se nourrissent de matières organiques particulaires (POM) et certaines sont même parasitaires (Taylor *et al.*, 2008). Une grande diversité d'organismes, des bactéries aux diatomées jusqu'aux larves de zooplancton (Tillmann, 2003), peut leur servir de nourriture. Des mécanismes variés de capture sont utilisés pour ces diverses proies, allant de l'utilisation d'un pédoncule jusqu'à l'ingestion complète (phagotrophie). Les études scientifiques récentes montrent par exemple que *Dinophysis* est un organisme qui déploie une stratégie originale pour assurer sa croissance ; sa mise en culture nécessite un régime spécifique. Grâce aux observations microscopiques de cellules prélevées dans le milieu, des chercheurs avaient dès les années 1980 soupçonné certaines des espèces du genre *Dinophysis* d'avoir recours à la phagotrophie pour se développer (Hallegraeff & Lucas, 1988 ; Nezan, 2000). De même, la phagotrophie est un phénomène répandu chez les espèces du genre *Alexandrium*. En effet, des bactéries et des flagellés ont été observés dans les vacuoles d'*Alexandrium* par Jeong *et al.* (2004). Dans le même contexte, Jeong *et al.* (2010) ont révélé que *Alexandrium catenella* est doté d'une capacité à ingérer des bactéries et des cyanobactéries hétérotrophes.

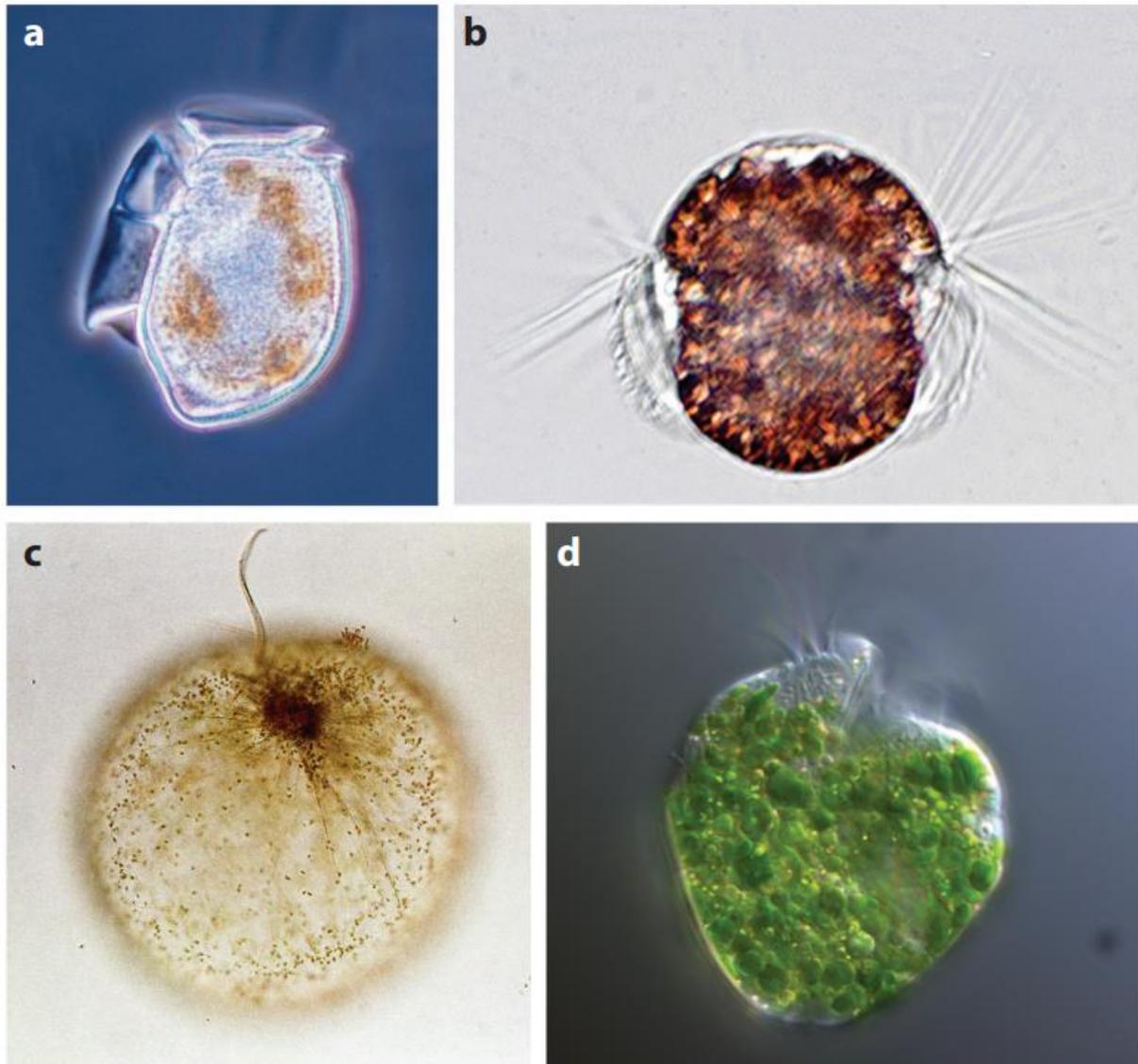


Figure 6 : Exemples de ciliés et dinoflagellés capables d'absorber des chloroplastes et parfois d'autres organites cellulaires issus des proies. (a) Dinoflagellé *Dinophysis acuta* (b) Cilié *Mesodinium major* (c) Dinoflagellé *Noctiluca scintillans* (d) Cilié *Strombidium rassoulzadegani*. D'après (Stoecker *et al.*, 2017).

Mixotrophie

La mixotrophie est un autre mode de nutrition particulièrement répandu au sein des dinoflagellés (Stoecker *et al.*, 2017). Les espèces mixotrophes sont pigmentées et sont donc capables de photosynthèse, tout en pouvant utiliser la matière organique issue de l'ingestion de proies. Les genres *Dinophysis*, *Prorocentrum*, *Scrippsiella*, *Ceratium*, *Fragilidium*, *Gymnodinium* et d'autres contiennent tous des espèces mixotrophes (Jeong *et al.*, 2005). Une stratégie particulière à cette variété d'espèces, appelée kleptoplastidie (figure 6), consiste à utiliser les chloroplastes d'organismes photoautotrophes ingérés, ceux-ci restant fonctionnels temporairement au sein de la cellule prédatrice (Janson, 2004 ; Park *et al.*, 2006 ; Souchu *et al.*, 2013).

2.2.2.2 Facteurs influençant la photosynthèse

La production primaire liée à la photosynthèse dépend fortement de la disponibilité en lumière, de la température de l'eau et de la disponibilité de nutriments.

Photosynthèse et lumière

La qualité de la lumière change considérablement lorsque la profondeur augmente. Les longueurs d'ondes élevées (rouge et infra rouge) sont absorbées en surface. Dans les eaux claires, les petites longueurs d'ondes (bleu) sont celles qui iront le plus en profondeur. Toutefois, dans une eau turbide, les petites longueurs d'onde sont absorbées à la fois par la chlorophylle du phytoplancton, les particules en suspension et les substances organiques dissoutes. Dans ce cas, les longueurs d'onde associées à la couleur verte sont celles qui pénétreront le plus profondément dans la colonne d'eau.

L'efficacité de la photosynthèse dépend donc fortement de la lumière disponible et suit une progression sous la forme d'une courbe typique. Avec l'augmentation du flux de photons, l'efficacité de la photosynthèse augmente jusqu'à un maximum au-dessus duquel elle sature (figure 7). Un flux de photons encore plus important peut cependant aller jusqu'à inhiber la photosynthèse et la faire décroître. Il y a alors photoinhibition. Cette courbe de l'efficacité de la photosynthèse en fonction de la lumière varie suivant les groupes taxonomiques et l'état d'adaptation des espèces aux contextes locaux.

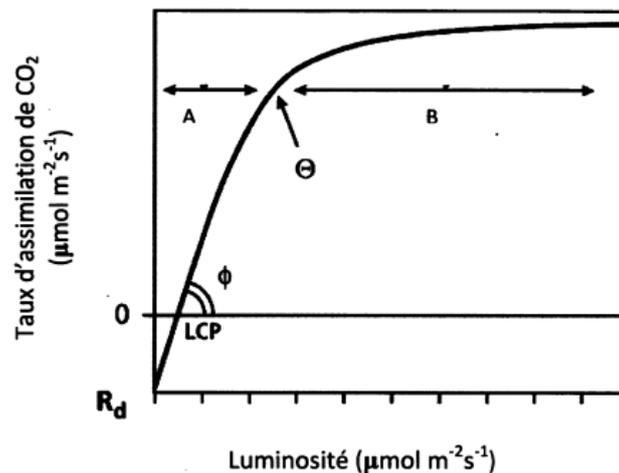


Figure 7 : Courbe réponse de la photosynthèse en fonction de la luminosité. La photosynthèse peut être limitée par la lumière (A) ou par le taux de carboxylation (B). La courbe peut être décrite par différents paramètres soit : le point de compensation pour la lumière (LCP), le taux de respiration le jour (R_d), le rendement quantique ou le de degré de courbature de la pente (théta). Repris de (Lambers et al., 2008).

Chlorophylle et pigments

Pour les plantes eucaryotes, le processus photosynthétique s'effectue au sein des chloroplastes ; ceux-ci contiennent les pigments, dont la chlorophylle, permettant de récupérer l'énergie lumineuse et de la transformer. Ces chloroplastes varient grandement en taille, en composition, en nombre et en morphologie suivant les espèces, voire au sein de la même espèce, en fonction des conditions environnementales. Par exemple, pour les chlorophytes, ou algues vertes, on trouve le plus souvent un chloroplaste par cellule, alors que pour les algues brunes (phaeophytes) leur nombre peut varier de un à plusieurs chloroplastes par cellule (Kirk, 2011). La tâche de collecter l'énergie lumineuse disponible dans la colonne d'eau est effectuée par les pigments qui y sont contenus, molécules dont les structures sont telles qu'elles peuvent absorber efficacement la lumière dans la zone entre 400 nm et 700 nm du spectre lumineux visible. Il existe trois types de pigments photosynthétiques chimiquement

distincts : les chlorophylles, les caroténoïdes et les biliprotéines. Toutes les plantes photosynthétiques contiennent de la chlorophylle et des caroténoïdes ; les algues rouges et bleues-vertes, ainsi que les cryptophytes contiennent de leur côté des biliprotéines.

La chlorophylle, qui est le pigment photosynthétique le plus important pour le phytoplancton marin, est caractérisée par deux pics d'absorption au sein du spectre électromagnétique : le premier dans les longueurs d'onde du bleu et le second dans les longueurs d'onde du rouge. Toutes les longueurs d'onde intermédiaires ne sont pas utilisées efficacement par la chlorophylle. De ce fait, la plupart des espèces disposent de pigments accessoires, permettant une meilleure efficacité de la photosynthèse pour ces longueurs d'onde intermédiaires et ainsi profiter de toute l'énergie lumineuse disponible. Des cyanobactéries et des cryptophycées, par exemple, utilisent des pigments additionnels comme la phycocyanine ou la phycoérythrine, les diatomées la fucoxanthine et les dinoflagellés autotrophes la diadinoxanthine (Dring, 1991).

Le spectre d'absorption de la lumière par le phytoplancton est donc directement influencé par la composition et la concentration des pigments présents dans les cellules. Chaque pigment a des pics d'absorption caractéristiques à certaines longueurs d'onde, permettant au phytoplancton de capter l'énergie lumineuse en utilisant différentes parties du spectre lumineux (Kirk, 2011). Ces diversités dans les spectres d'absorption permettent aux différentes espèces de coexister dans un même environnement. En adaptant leur composition pigmentaire, elles peuvent optimiser l'absorption de la lumière à différentes profondeurs ou dans des conditions d'éclairement variées. Par exemple, dans des eaux du large où la lumière bleue pénètre plus profondément que la lumière rouge, des organismes avec des pigments optimisés pour absorber la lumière bleue peuvent prédominer dans les couches plus profondes. À l'inverse, dans des eaux côtières riches en matières en suspension, où la lumière rouge peut être plus disponible que la lumière bleue, des organismes avec des pigments adaptés à l'absorption de la lumière rouge peuvent être plus compétitifs. La présence (ou pas) de ceux-ci est donc à même de définir, au moins pour partie en lien avec d'autres paramètres environnementaux, les stratégies écologiques et adaptatives des différents groupes phytoplanctoniques face à la lumière disponible dans leur environnement (Kirk, 2011). Hickman *et al.* (2009) ont ainsi observé des gradients verticaux majeurs au sein de la colonne d'eau parmi les espèces phytoplanctoniques dans la mer celtique. La composition pigmentaire et les spectres d'absorption du phytoplancton indiquent que les différentes communautés phytoplanctoniques étaient, au niveau de leur composition pigmentaire, bien adaptées à la composition spectrale de la lumière disponible aux profondeurs où elles se trouvent. Toujours sur le sujet de cette répartition verticale dans la colonne d'eau, Wulff & Wangberg (2004) ont analysé les concentrations en pigments localisées sur plusieurs stations *in situ* du large dans l'Atlantique Sud ; ils ont déterminé une prédominance des diatomées et haptophytes, avec des différences importantes de composition entre les échantillons de surface et de fond

Différentes techniques comme la microscopie et la cytométrie en flux doivent être combinées pour avoir une vision complète de la biomasse phytoplanctonique. La microscopie optique est une bonne option pour identifier et dénombrer le phytoplancton de grande taille, mais la procédure est coûteuse, prend du temps et dépend fortement des compétences du

taxonomiste (Wright & Jeffrey, 2006). La cytométrie en flux et la biologie moléculaire sont mieux adaptées à l'identification du phytoplancton de petite taille (Roy *et al.*, 1996). La présence et l'abondance relatives des pigments peuvent être utilisées pour identifier et quantifier l'ensemble des communautés phytoplanctoniques présents un échantillon d'eau, quelles que soient leurs tailles à la différence des deux techniques évoquées précédemment. Ces caractéristiques pigmentaires varient selon les groupes taxonomiques et leur sont propres (Jeffrey *et al.*, 1997). Ainsi, pour l'évaluation de la composition des communautés phytoplanctoniques en environnement arctique, Coupel *et al.* (2015) ont, au moyen d'analyses utilisant la chromatographie liquide haute performance (HPLC) et de l'outil de chemotaxinomie CHEMTAX, pu déterminer la distribution géographique des principaux groupes phytoplanctoniques. Plus proche de nous, en Méditerranée orientale, Vidussi *et al.* (2001) ont utilisé les analyses pigmentaires comme des marqueurs de classes de taille. A partir de ce critère, et à différentes profondeurs, ils ont conclu que le nanophytoplancton et le picophytoplancton sont les classes dominantes pour toute la zone, avec des exceptions localisées au niveau des gyres cycloniques et anti-cycloniques.

Le tableau 1 synthétise pour les principaux pigments les groupes phytoplanctoniques concernés.

Tableau 1 : Distribution des pigments majeurs dans les groupes phytoplanctoniques. D'après Jeffrey *et al.* (1997)

Pigment	Groupes concernés	Spécificités
Chlorophylles		
Chlorophylle a	Tous	Absorbe principalement la lumière dans les régions bleue (430-450 nm) et rouge (640-680 nm) du spectre
Chlorophylle b	Chlorophytes (algues vertes)	Absorbe la lumière dans les régions bleue (455-470 nm) et orange (640-660 nm)
Chlorophylles c1 et c2	Dinoflagellés et diatomées	Absorbent dans la région bleue
Chlorophylle d	Certaines cyanobactéries	
Caroténoïdes		
		De façon générale, les caroténoïdes absorbent dans le bleu et un peu dans le vert (maxima autour de 420, 440 et 460 nm)
Alloxanthine	Cryptophytes	
19'-butanoyloxyfucoxanthine	Dominant chez les pelagophytes, dictyophytes et présent chez certains haptophytes.	
B-carotène	Présent dans de nombreux groupes	
Diadinoxanthine & Diatoxanthine	Diatomées, haptophytes, pelagophytes, dictyohophytes et certains dinoflagellés	

Fucoxanthine	Dominant pour la plupart des algues rouges ; diatomées, chrysophytes et phaeophytes (algues brunes)
Lutéine	Chlorophytes et prasinophytes
Néoxanthine	Chlorophytes et prasinophytes
Péridinine	Dinoflagellés
Prasinoxanthine	Prasinophytes
Violaxanthine	Dominant chez les chlorophytes, prasinophytes, chrysophytes et certains dinoflagellés
Zeaxanthine	Dominant chez les cyanobactéries, pelagophytes, chrysophytes et certains dinoflagellés
Biliprotéines	
Phycoerythrine & phycoerythrocyanine	Algues rouges et bleu-vertes
Phycocyanine & allophycocyanine	Cryptophytes

L'approche par télédétection devient de plus en plus attrayante grâce aux progrès dans l'interprétation des signaux optiques utilisant les pigments pour détecter les diatomées et d'autres groupes de phytoplancton depuis l'espace (Sathyendranath *et al.*, 2004 ; Alvain *et al.*, 2005 ; Uitz *et al.*, 2006 ; Hirata *et al.*, 2011). Aiken *et al.* (2009) ont, par exemple, montré des résultats très proches sur la distribution des pigments phytoplanctoniques regroupés en classes fonctionnelles dans l'océan Atlantique entre les analyses issues des images SeaWiFS et celles issues des prélèvements d'eau utilisant l'HPLC. Gernez *et al.* (2023) ont développé une approche originale en créant une base de données spécifiques combinant les images Sentinel 2 et des données *in situ* sur une centaine d'efflorescences monospécifique situées dans différentes régions du monde. La réflectance satellite de chaque efflorescence a été analysée pour y distinguer les espèces dominantes, chacune disposant de caractéristiques optiques propres liées aux pigments présents. Six typologies de blooms (Gernez *et al.*, 2023) ont ainsi pu être déterminées, comportant chacune des espèces phytoplanctoniques spécifiques. Ces différentes approches, développées à partir de données *in situ*, doivent encore être adaptées et ajustées aux spécificités locales. La méthode satellitaire reste toutefois limitée à la couche de surface et par la turbidité en zones très côtières.

2.2.3 Phytoplancton et réseau trophique

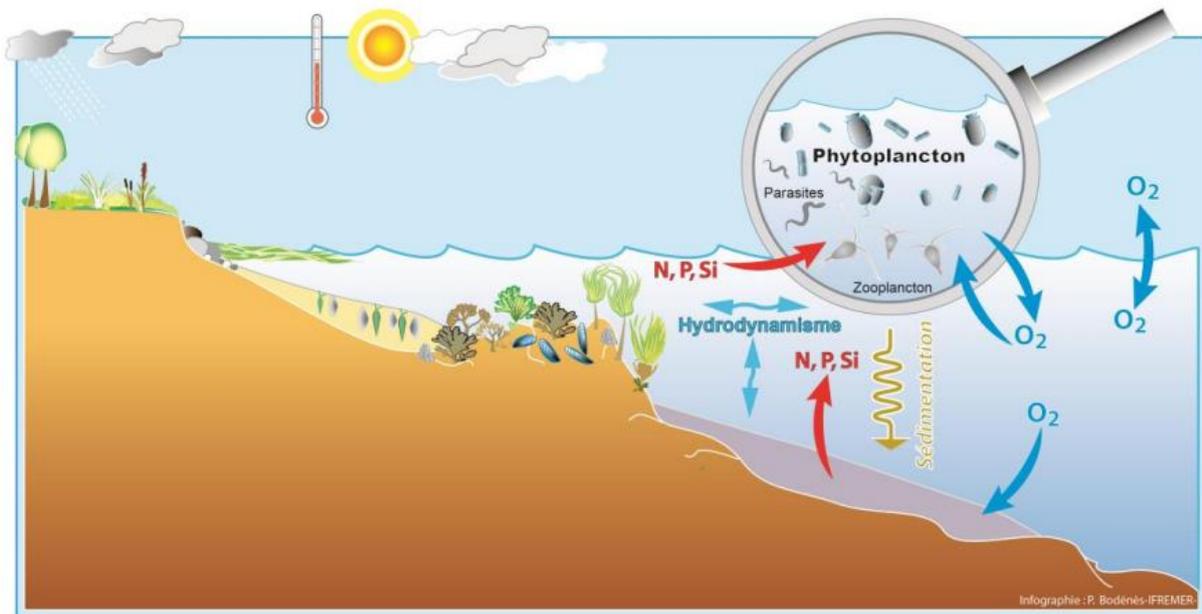


Figure 8 : Le phytoplancton : modèle schématique de son positionnement dans le flux de la matière au sein des océans. D'après (Chapelle, 2016)

Le phytoplancton assimile les sels minéraux (ou nutriments, azote-N, phosphore-P et parfois silice-Si), le dioxyde de carbone (CO₂), produit de l'oxygène (O₂) et de la matière organique en captant l'énergie lumineuse, la plupart des espèces étant autotrophes et utilisant la photosynthèse (figure 8). Du fait de son besoin de lumière, il ne vit que dans la couche éclairée de l'océan, ou couche euphotique. Pour la plupart, les espèces de phytoplancton du fait de leur petite taille se maintiennent en suspension dans cette zone où elles sont soumises à l'action des courants, de la turbulence (advection/diffusion) et au broutage des herbivores. Certaines espèces comme les diatomées, plus grandes, et possédant un frustule siliceux, sédimentent plus rapidement et alimentent alors les chaînes trophiques aphotiques ou benthiques (Chapelle, 2016).

L'idée classique de la chaîne alimentaire marine pélagique est que l'énergie qui est liée à la biomasse du phytoplancton (producteur primaire) est transférée via le zooplancton (consommateurs primaires et secondaires) vers les niveaux trophiques supérieurs comme les poissons ou les mammifères marins. Toutefois, cette approche ne reflète pas la complexité de l'environnement marin mais seulement que la somme des interactions trophiques forme un réseau particulièrement dense. Le phytoplancton regroupe un ensemble très hétérogène d'organismes avec des espèces autotrophes, les diatomées par exemple, mais aussi hétérotrophes et mixotrophes, les dinoflagellés par exemple. Le microplancton (taille entre 20 et 200 µm) comprend donc des organismes végétaux et animaux. On y range des microbes hétérotrophes et mixotrophes comme les ciliés, et aussi des groupes moins étudiés comme les choanoflagellés. Les interactions au sein des réseaux trophiques au niveau de ce microzooplancton sont extrêmement complexes. Les dinoflagellés et les ciliés sont capables de se nourrir sur des classes de taille très larges d'organismes, allant des bactéries jusqu'aux larves de crustacés. Le microplancton forme ainsi un lien entre les hauts niveaux trophiques et les chaînes trophiques bactériennes. Irigoien *et al.* (2005) ont montré que le microplancton

peut avoir un effet supérieur aux copépodes (mésozooplancton) dans le contrôle de la biomasse phytoplanctonique et peut même contrôler les efflorescences de diatomées.

La découverte de l'importance du picophytoplancton, un groupe d'organismes encore plus petits que le nano et le microphytoplancton, a permis d'accroître la connaissance autour de la complexité des réseaux trophiques marins et des flux de matières organiques et inorganiques dans les océans. Au large, le picophytoplancton, principalement des cyanobactéries, sont les producteurs primaires dominants (Le Gall *et al.*, 2008). Ils ont un rôle considérable dans l'alimentation en carbone des eaux plus profondes (Richardson & Jackson, 2007).

L'importance de ces composants de la chaîne trophique, du picophytoplancton et des bactéries en particulier, a aussi amené à la réévaluation des liens et des transferts au sein de la chaîne alimentaire marine. Tous les niveaux trophiques relarguent de la matière organique dissoute (DOM) dans l'eau.

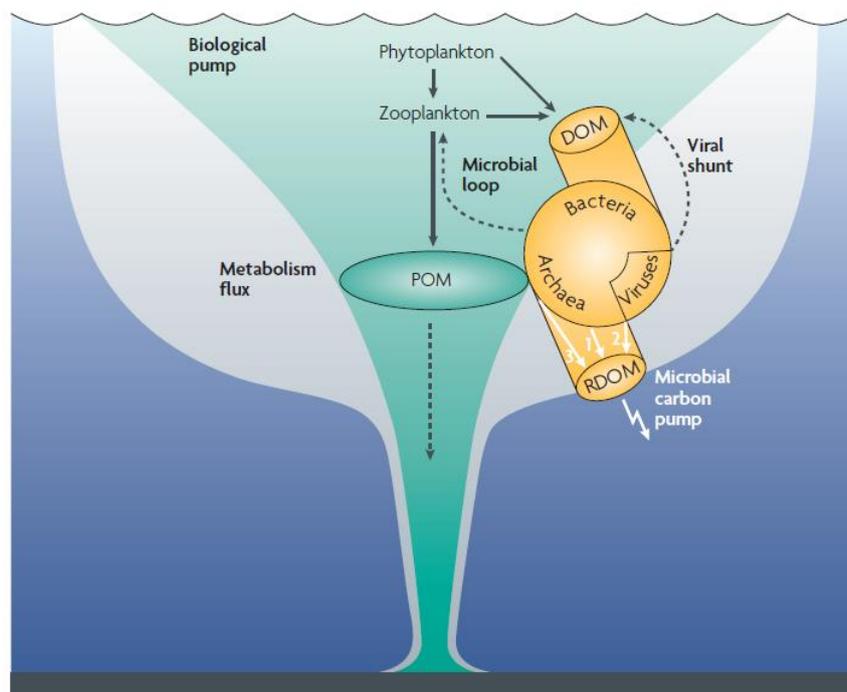


Figure 9 : Processus biologiques majeurs impliqués dans le cycle du carbone des océans. La pompe biologique par l'intermédiaire des producteurs primaires fixe le CO₂ qui est transporté plus profondément via la matière organique particulaire (POM) ou la matière organique dissoute (DOM). La boucle microbienne utilise la DOM, avant que ses acteurs soient eux-mêmes consommés. De la matière organique dissoute « réfractaire » (RDOM) est produite dans ce processus et peut persister dans l'océan pendant des millénaires. D'après Jiao *et al.* (2010).

La majorité de ces substances proviennent du phytoplancton qui sont alors utilisées comme substrat par les bactéries (Jiao *et al.*, 2010). Celles-ci servent ensuite de nourriture aux nanoflagellés hétérotrophes, qui eux-mêmes nourrissent le microzooplancton. Ces derniers alimentent le zooplancton multicellulaire, par exemple les copépodes (figure 9). De cette façon, l'énergie est recyclée et retourne dans la chaîne trophique classique (figure 10). Ce processus cyclique est appelé la « boucle microbienne » (Azam *et al.*, 1983 ; Glibert & Mitra, 2022) : 25% de la production primaire nette serait liée à la matière organique dissoute et à ce processus.

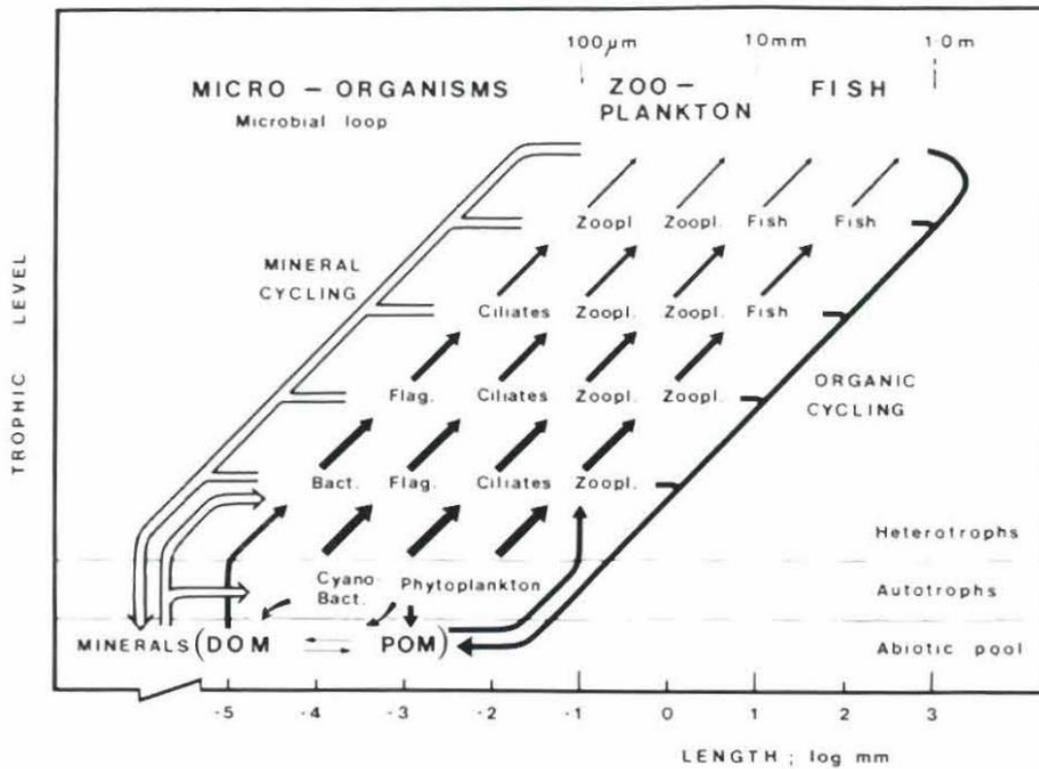


Figure 10 : Modèle semi-quantitatif de la chaîne alimentaire du phytoplancton avec présentation de la « boucle microbienne ». Les flèches pleines indiquent des flux d'énergie et de matières, les flèches vides des flux de matières uniquement. La largeur des flèches représente approximativement la proportion relative des minéraux produits par excrétion aux différents niveaux trophiques. Repris de (Azam et al., 1983).

2.2.4 Distribution spatiale

2.2.4.1 A l'échelle du globe

La distribution spatiale de la biomasse phytoplanctonique dans les océans est très inégale. Les facteurs biogéochimiques comme les flux de nutriments, la présence de prédateurs mais aussi physiques, comme la température, la luminosité, la salinité ou encore la turbulence ont un grand impact sur la production primaire. La dynamique du phytoplancton est ainsi reliée aux caractéristiques des provinces océaniques, dont Longhurst (1995) a été le premier à proposer une classification basée sur la variabilité spatiale des propriétés physiques.

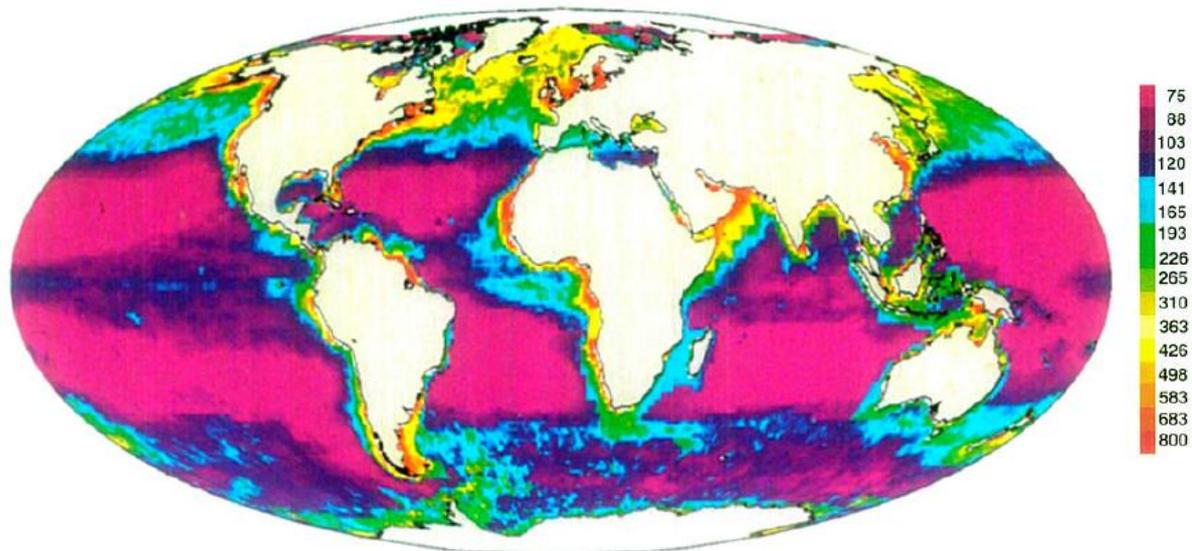


Figure 11 : Champ moyen annuel de la production primaire totale du phytoplancton ($\text{g.C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) dans la zone euphotique (Longhurst et al., 1995)

La distribution mondiale de la production primaire fait apparaître deux grands ensembles (figure 11).

Les zones oligotrophes, à faible production primaire, sont constituées par les parties centrales des grands bassins : Pacifique, Atlantique et océan Indien. Ces zones oligotrophes sont les plus étendues et couvrent 56% de la surface totale des océans. Elles rassemblent près de 44% de la production primaire mondiale ; la production photosynthétique y est dominée à 80% par des organismes de très petite taille, inférieure à $2\text{-}3\ \mu\text{m}$: le picophytoplancton (Antoine & Morel, 1996 ; Worden et al., 2004).

Les régions de grande productivité, ou zones eutrophes, sont typiquement les zones côtières avec des flux importants de nutriments issus des fleuves, ou les zones de remontées d'eau (ou upwellings). Ces derniers peuvent devenir des processus hydrodynamiques très significatifs à l'échelle d'une façade maritime. Il s'agit par exemple des upwellings estivaux côtiers le long de la côte ouest ibérique dans le golfe de Gascogne qui se produisent sous l'effet de vents du nord dominants (Herbert, 2012). Dans ces systèmes marins riches en éléments nutritifs, on constate une compétition entre des organismes phytoplanctoniques à paroi siliceuse, les diatomées, et d'autres à paroi calcifiée, les coccolithophoridés.

La production primaire dans les zones peu profondes des plateaux continentaux est ainsi estimée jusqu'à $200\ \text{g.C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (figure 11). Elle contribue à presque un quart de la production océanique totale bien que ces zones n'occupent que 5% de la surface des océans. Les récents développements de la surveillance satellitaire ont permis une meilleure estimation à l'échelle mondiale de cette production primaire. La contribution de la production primaire marine au cycle global du carbone montre une moyenne de $4,5\ \text{à}\ 5\ 10^{16}\ \text{g.C.an}^{-1}$. D'après Reynolds (2006), la production marine est quasiment équivalente à la contribution des systèmes terrestres.

De la même façon, les concentrations de chlorophylle a ont pu être estimés via les satellites (figure 12). Leurs répartitions sont à rapprocher de celles de la production primaire totale de la figure 11.

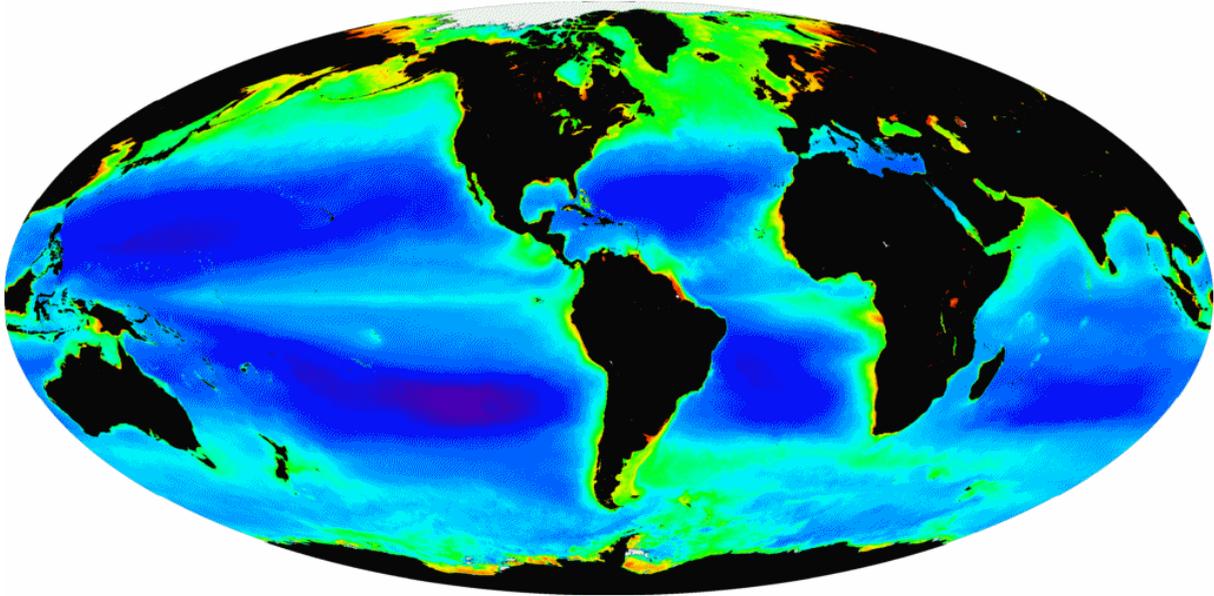


Figure 12 : Distribution spatiale de la concentration en chlorophylle a à l'échelle mondiale ; moyenne des concentrations en chlorophylle a dans les océans pour la période allant de 1997 à 2003. Compilation de six années d'observation du satellite SeaWiFs (NASA)

2.2.4.2 Espèces non indigènes et risques associés

De nos jours, les espèces non indigènes représentent une importante menace pour la biodiversité locale. Le phytoplancton n'échappe pas à cette problématique et sa distribution spatiale peut en être affectée. Une espèce non indigène peut coloniser un nouvel environnement, où elle était absente, et atteindre de fortes densités rapidement, diminuant l'abondance ou remplaçant les espèces natives. Chaque année, des dizaines de nouvelles espèces invasives sont détectées mondialement. On trouve des espèces non indigènes et envahissantes parmi les plantes, les animaux et les microorganismes (bactéries, protistes, ou champignons).

La présence d'espèces non indigènes a été reportée depuis longtemps dans la littérature (Nehring, 2003). Bien que ces espèces soient souvent considérées comme envahissantes, deux processus complètement différents sont à distinguer. Le premier processus concerne l'introduction dans une nouvelle zone du fait de l'action humaine (IUCN, 2000 ; ICES, 2005). Le second est une véritable invasion lorsqu'un organisme augmente son aire de répartition souvent du fait de modifications des conditions environnementales. Ce dernier processus est naturel et un nombre substantiel d'introduction peuvent ne pas être invasives sur le long terme du fait de conditions biotiques et abiotiques non favorables dans la nouvelle aire de distribution. Le phénomène des espèces non indigènes et parfois invasives concerne donc aussi le phytoplancton (Gomez, 2008). Bien qu'un transport naturel puisse être responsable de l'apparition de nouvelles espèces phytoplanctoniques, les eaux de ballast des navires constituent une cause majeure d'introduction tout comme l'aquaculture via le transfert de mollusques cultivés (Quemmerais-Amice *et al.*, 2012 ; Gollasch, 2002 ; Hewitt *et al.*, 2009).

Ainsi, en Scandinavie et Finlande, l'algue microscopique *Gonyostomum semen* est suspectée d'avoir envahi de nombreux lacs. L'occurrence et l'abondance de cette espèce ont augmenté fortement durant les trois dernières décennies (Lebret, 2012). Plus proche de nous

géographiquement, des événements récents ont marqué l'apparition de nouvelles espèces. En mer du Nord, plusieurs espèces non indigènes ont été signalées : *Odontella sinensis*, *Corethron criophyllum*, *Pleurosigma planktonicum*, *Coscinodiscus wailesii* etc. La plupart d'entre elles n'ont pas montré d'effets indésirables. Toutefois, des problèmes peuvent apparaître si l'espèce invasive était toxique ou prolifère du fait de l'absence de prédateurs (Occhipinti-Ambrogi, 2007).

Un exemple récent d'apparition d'une nouvelle espèce phytoplanctonique en France concerne la présence devenue régulière depuis 2018 du genre *Ostreopsis* sur la côte Basque. Celle-ci a conduit à l'intoxication de 800 personnes en 2021 (Amzil *et al.*, 2021 ; Chomérat *et al.*, 2022). *Ostreopsis* se développe habituellement dans les eaux tropicales et s'est établie de façon répétée depuis les années 2000 en Méditerranée (Kermarec *et al.*, 2008). *Ostreopsis ovata* synthétise une toxine appelée palytoxine, à l'origine de plusieurs cas groupés d'irritations après inhalation d'aérosol, accompagnées de toux, de fièvres et de problèmes respiratoires, symptômes décrits en Europe depuis 2002 (Gallitelli *et al.*, 2005). Par ailleurs, l'ingestion de chair de poissons ou de crustacés contenant des phycotoxines peut donner lieu à de graves intoxications (Taniyama *et al.*, 2003). En Sud Bretagne, fin juillet 2021, un bloom de l'espèce *Lingulodinium polyedra* peu familière de cette zone a duré près de six semaines (Mertens *et al.*, 2023). Des précipitations inhabituelles mi-juillet, alimentant les débits de la Loire et de la Vilaine et donc l'écosystème côtier en nutriments, auraient permis l'efflorescence prolongée de cette espèce, avec des concentrations allant jusqu'à plus de 2 millions de cellules par litre.

2.2.5 Dynamique temporelle

2.2.5.1 Des dynamiques cycliques et variables à différentes latitudes

La figure 13 illustre les phénomènes cycliques de croissance et décroissance de la communauté phytoplanctonique à différentes latitudes (Cushing, 1959). Ces patrons saisonniers varient en effet en fonction de la latitude. Dans les régions polaires, l'irradiance commence à augmenter à compter du mois de mars avant d'atteindre son maximum en juin. Cette situation favorise une efflorescence annuelle. Dans les zones tempérées, deux efflorescences annuelles sont présentées, la première, la plus forte, démarrant en mars jusqu'en mai, la seconde, à l'automne courant septembre. Selon l'hypothèse de Sverdrup (1953), lorsque la profondeur de la couche de mélange est en deçà d'un seuil minimal critique, la concentration de phytoplancton croît très rapidement, c'est la floraison printanière. En été, les nutriments sont consommés par l'efflorescence printanière tandis qu'en hiver, la luminosité devient le facteur limitant.

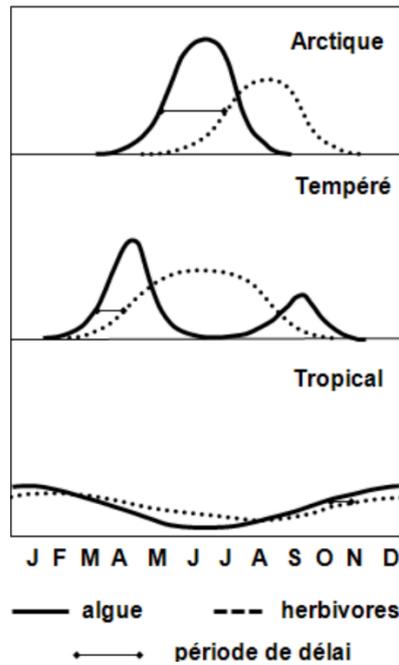


Figure 13 : Représentation des cycles saisonniers du phytoplancton et des herbivores à différentes latitudes d'après Cushing (1959)

Dans les zones tropicales, la production primaire suit un processus continu avec des niveaux stables où la population phytoplanctonique autotrophe s'équilibre avec la prédation. La variabilité des paramètres physiques évoqués permet, ou pas, la croissance d'espèces où chacune exploite des conditions favorables à son développement. Celles-ci restent éphémères pour les parties tempérées et arctiques.

Les cycles décrits demeurent cependant très théoriques, et les conditions locales influent très fortement sur ces grands principes. Un exemple proche, puisqu'au large de la Vilaine dans les Pays de Loire, le point « Ouest Loscolo » du réseau REPHY illustre ces divergences. La figure 14 représente une série temporelle sur 20 ans de mesures de la chlorophylle *a* à laquelle a été appliquée un Modèle Linéaire Dynamique (Cf. §3 « Données et Méthodes »). On y constate bien jusqu'en 2006 la présence des deux blooms attendus. On voit par contre très bien qu'en 2007 et 2008 les blooms automnaux sont devenus plus importants que les printaniers pour une raison partiellement expliquée par la baisse des apports continentaux de phosphore (Ratmaya *et al.*, 2019). On note aussi une grande variabilité de la valeur de ces blooms d'une année sur l'autre et seule une étude précise des conditions environnementales peut expliquer cette hétérogénéité.

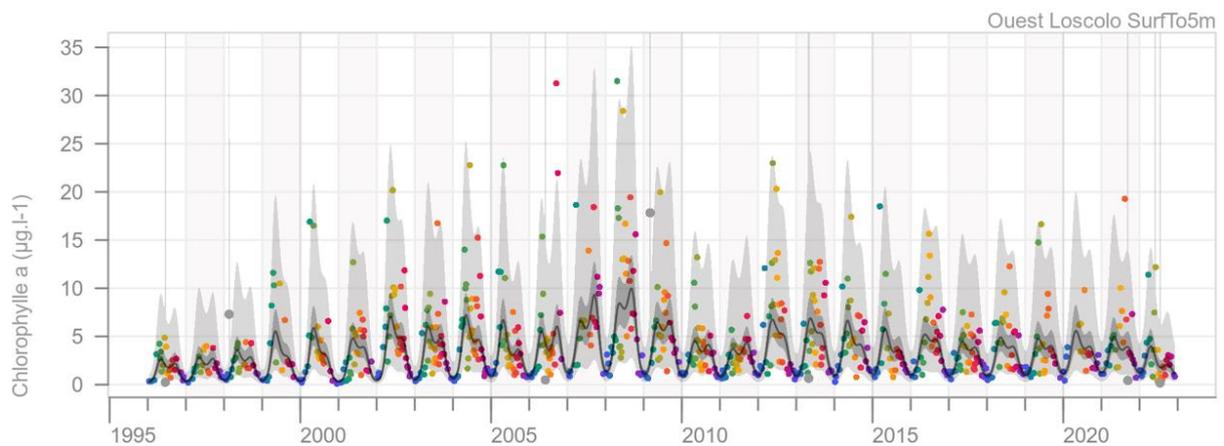


Figure 14 : Cycle pluriannuel de la chlorophylle a issu d'un traitement utilisant les Modèles Linéaires Dynamiques, lieu REPHY « Ouest Loscolo », Pays de Loire entre 1996 et 2023.

Sur cette figure 14, l'aire gris clair est l'enveloppe de confiance à 95 % des observations, le trait continu est le niveau moyen, ou tendance, et l'enveloppe gris foncé est son intervalle de confiance à 95 %, estimés par le Modèle Linéaire Dynamique. Les larges points gris sont des mesures « exceptionnelles » (outliers) qui ont été traitées en tant que telles.

2.2.5.2 Zoom sur la zone tempérée

Quand l'apport en nutriments est suffisant, la production primaire est généralement une fonction de la lumière, de la température et de la concentration en dioxyde de carbone. Selon la théorie « de la profondeur critique » de Sverdrup (1953), la production de biomasse par la photosynthèse s'effectue le jour en surface, là où il y a de la lumière tandis que la perte de phytoplancton s'effectue jour et nuit à tous les niveaux. Ceci implique qu'il existe une « profondeur critique » où la lumière est suffisante pour permettre à la production de surpasser les pertes. Lorsque la profondeur de la couche de mélange est moindre que cette profondeur critique, la production phytoplanctonique augmente et surpasse alors les pertes.

Le rayonnement solaire pénètre l'atmosphère et atteint la surface de l'eau, où il est partiellement réfléchi en fonction de l'angle du soleil. En hiver, lorsque le soleil est bas sur l'horizon, une proportion plus importante de la lumière se réfléchit sur la surface et seule une petite fraction pénètre la surface. La zone euphotique est alors beaucoup moins profonde qu'en été. De plus, les tempêtes en hiver peuvent causer de fortes turbulences dans les zones côtières et remettre en suspension de grandes quantités de matière organique et inorganique depuis les sédiments vers la colonne d'eau, diminuant encore la lumière disponible tout en uniformisant la répartition en nutriments dissous. La décomposition bactérienne se poursuit cependant durant ce temps, mais à une vitesse moindre du fait de la température moins élevée de l'eau. Les nutriments phosphore, azote et silicates sont alors dissous dans leur forme inorganique. S'ajoute à cela, pour les zones côtières, les apports des fleuves, qui ne peuvent pas être assimilés par la vie marine du fait de la faible production primaire en hiver, et qui tendent alors à faire augmenter les concentrations de nutriments dans la colonne d'eau.

Lorsque l'angle du soleil permet à plus de lumière de pénétrer la colonne d'eau, la zone euphotique devient plus profonde. Il peut se produire alors un phénomène de stratification de la colonne d'eau due à ce réchauffement. La couche dite « mélangée » diminue alors

jusqu'à correspondre à la zone euphotique. Les conditions sont alors favorables pour le développement de l'efflorescence phytoplanctonique printanière selon Sverdrup (1953).

Dans les zones côtières, avec une alimentation suffisante en silicates, les diatomées seront le groupe dominant dans la communauté phytoplanctonique. Comme les silicates sont nécessaires pour la constitution de la frustule et que les diatomées ont un temps très court de dédoublement sous des conditions optimales (Malissen & Lasserre, 1979), elles disposent d'un avantage par rapport à d'autres groupes taxinomiques dans les eaux côtières riches en silicates. Plus tard, la concentration en silicates pourra devenir, suivant les cas, le facteur limitant pour la poursuite de la croissance des diatomées. L'efflorescence initiale de phytoplancton est suivie généralement par une efflorescence de microzooplancton et d'espèces plus grandes de zooplancton comme les larves de crustacés ou des copépodes, qui se nourriront du phytoplancton. Concomitamment à la limitation due à la baisse des nutriments disponibles, la pression des prédateurs, *i.e.* le broutage dû au développement de virus et du zooplancton, contribue à la fin de l'efflorescence phytoplanctonique de printemps.

Durant l'été, la biomasse des communautés phytoplanctoniques reste à un niveau faible du fait de la limitation par les nutriments. Dans nos régions, en zones côtières, les espèces dominantes sont alors plutôt des diatomées, avec quelques efflorescences de dinoflagellés comportant à la fois des espèces hétérotrophes et mixotrophes.

En automne, les processus de reminéralisation impliquant les bactéries, associés aux premières tempêtes et aux précipitations accrues, permettent un relargage de nutriments dans la colonne d'eau à partir du sédiment. Des apports fluviaux plus conséquents dus à des précipitations plus élevées peuvent aussi contribuer à des apports plus importants. Les nutriments ne peuvent alors être tous consommés par les populations phytoplanctoniques présentes, et ceux-ci permettent à une seconde efflorescence annuelle de se produire. Les silicates étant à nouveau disponibles et en particulier dans les zones côtières du fait d'un recyclage important, cette efflorescence est aussi dominée par les diatomées. Rapidement, la limitation par la lumière intervient et bloque cette efflorescence automnale. On revient alors à une situation hivernale.

Behrenfeld (2010) a d'autre part noté que des floraisons printanières ont été observées même en l'absence de stratification. Il a démontré que si les plus grandes augmentations de concentrations phytoplanctoniques coïncident avec la diminution de la profondeur de mélange, cela n'implique pas nécessairement qu'il s'agisse de la première fois que le taux de croissance du phytoplancton soit positif. La concentration de celui-ci commence à augmenter au milieu de l'hiver et non au printemps alors que la couche de mélange atteint sa profondeur maximale (Behrenfeld, 2010). A l'automne, la croissance ne serait pas due à une augmentation de production primaire, mais plutôt à une diminution des pertes. Celle-ci s'explique du fait de la dilution provoquée par l'augmentation de la couche de mélange qui diminue les chances des prédateurs de rencontrer leurs proies. La floraison se termine alors lorsque les nutriments viennent à manquer et qu'il s'établit un équilibre entre proies et prédateurs.

L'un des facteurs non encore mentionné est la formation de différents stades de repos par exemple pour les diatomées et les dinoflagellés. De nombreuses espèces phytoplanctoniques

ont des cycles de vie complexes incluant des stades de repos qui apparaissent au moment de conditions environnementales inadéquates à leur développement. On les retrouve alors dans le sédiment, où elles peuvent s'accumuler pendant des années sous forme de kystes (figure 15). Quand les conditions environnementales redeviennent favorables, ces formes végétatives redeviennent actives et participent à une nouvelle efflorescence (Genovesi-Giunti *et al.*, 2006 ; McQuoid & Godhe, 2004 ; Figueroa *et al.*, 2018).

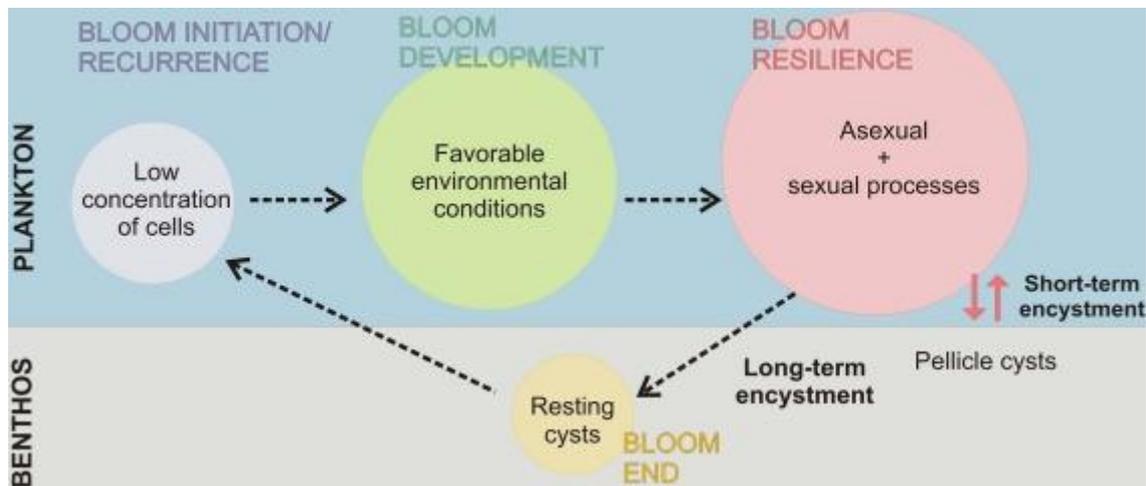


Figure 15 : Schéma général du cycle biologique autour de la dynamique des dinoflagellés. Passage d'un stade de repos à un stade actif. Repris de Figueroa *et al.* (2018).

Ces descriptions concernant le cycle de vie du phytoplancton dans les eaux tempérées côtières résultent d'observations sur le long terme et sont généralisées. Il convient cependant de prendre des précautions quant à cette généralisation. En effet, les débuts, la composition et l'ampleur des efflorescences printanières et automnales peuvent varier d'une année sur l'autre d'une localisation à l'autre et pour une même localisation et dépendent énormément de facteurs locaux associés aux conditions environnementales des zones en question.

2.2.5.3 Contrôle de la biomasse phytoplanctonique

Les développements du phytoplancton et du zooplancton sont causés par des interactions complexes de différents facteurs, dont l'intensité lumineuse, la température, la disponibilité des nutriments ou encore la prédation (Cloern, 1996). S'il est vrai que le timing et l'ampleur de l'efflorescence printanière sont souvent déterminés par des facteurs physico-chimiques, des cas particuliers existent. Ainsi, après des hivers chauds, le taux de survie du zooplancton est plus élevé que pour les années froides. La population printanière de zooplancton a alors une action de prédation plus importante pouvant mener à une absence ou à un retard important de l'efflorescence phytoplanctonique (Wiltshire & Manly, 2004).

Le contrôle par des facteurs abiotiques de la croissance du phytoplancton s'exerce sur les efflorescences printanières et en hiver, notamment par les limitations en nutriments et en luminosité. C'est un contrôle par les ressources disponibles de type bottom-up. En été, la biomasse phytoplanctonique est souvent contrôlée par le nombre de prédateurs présent, comme le zooplancton, avec un processus de type top-down. Lorsque la prédation excède le renouvellement du phytoplancton, la biomasse issue de la production primaire diminue. Il s'agit là d'un contrôle par les niveaux trophiques supérieurs, *i.e.* la présence de prédateurs

plus que la disponibilité de ressources. Les efflorescences phytoplanctoniques peuvent non seulement être affectées par le broutage du zooplancton mais aussi, dans certains cas, par des infections de masse par des virus (Jacobsen *et al.*, 2007).

2.2.5.4 Efflorescences et toxicité des microalgues

Les microalgues regroupent plusieurs espèces pouvant appartenir aux haptophytes, cyanobactéries, diatomées et dinoflagellés susceptibles de connaître ponctuellement des développements massifs, ou efflorescences (figure 16), ou encore de produire des toxines pouvant s'accumuler dans l'eau ou via différents organismes filtreurs. Elles peuvent avoir un effet nocif sur l'environnement marin, à la fois sur les espèces marines mais aussi sur l'homme et peuvent générer un dommage économique important. Il s'agit d'un phénomène mondial, avec de nombreuses espèces toxiques, en particulier sur nos côtes (Elbrächter & Schnepf, 1996). Ces microalgues peuvent perturber l'environnement marin de plusieurs façons.

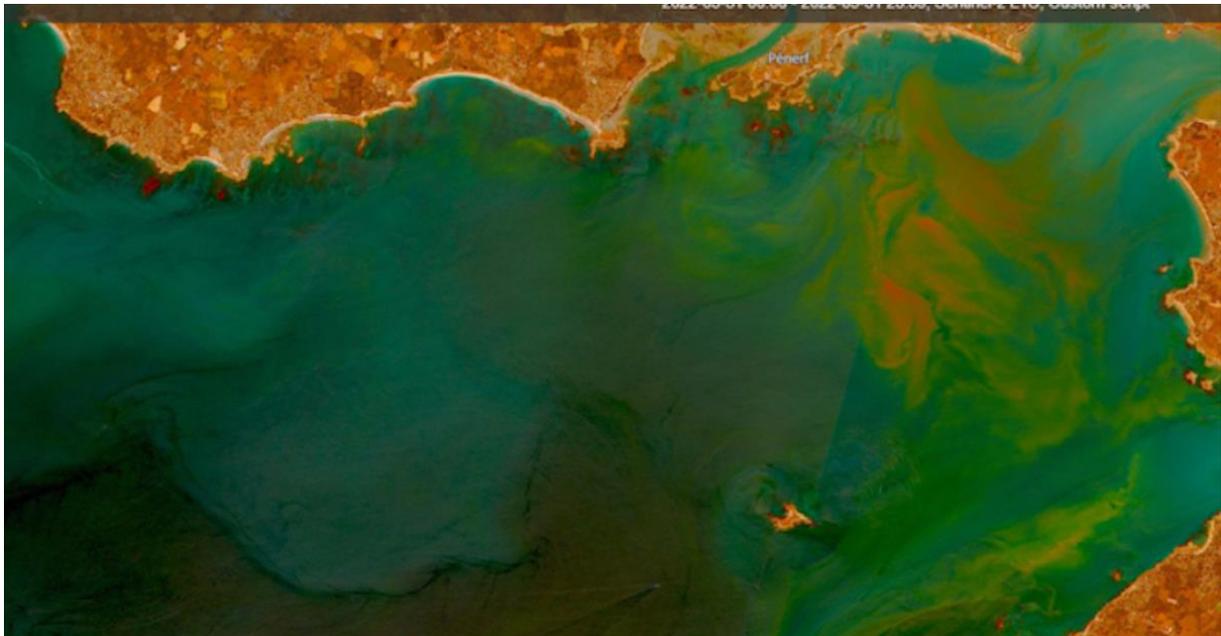


Figure 16 : Efflorescence rouge-orangé de la micro-algue *Lingulodinium polyedra* en baie de Vilaine. Image sentinel 2 - Eté 2021. @ Nantes Université ISOMer/Pierre Gernez

Perturbations par des efflorescences massives

Certaines efflorescences de microalgues peuvent être si massives et avec de telles concentrations qu'elles génèrent des eaux colorées. Elles peuvent provenir d'espèces différentes dont certaines sont toxiques (Beliaeff *et al.*, 2001). En fonction du pigment dominant présent dans la microalgue responsable, ces efflorescences apparaissent rouges, marron ou verte (Siano *et al.*, 2020). Ces efflorescences massives revêtent un caractère nuisible car elles peuvent conduire à la formation de zones anoxiques au moment de leur dégradation et réduisent l'agrément touristique des plages lorsque des masses de cellules mortes ou de mucus arrivent à la côte. L'espèce *Phaeocystis globosa* présente en mer du Nord est responsable d'épisodes récurrents d'efflorescences importantes. Son cycle de vie polymorphique complexe comporte au moins deux types cellulaires différents : unicellulaire

et colonial. Sous cette dernière forme, on observe un ensemble de cellules sans flagelles englobées dans un mucus pour former une colonie dont la taille varie de 10 μm à 3 mm dans le milieu naturel. L'aspect le plus flagrant de la prolifération printanière de *Phaeocystis*, est la formation d'écume observée sur le littoral (figure 17). Pour l'activité de pêche, il y a bien gêne, apparemment plus sensible pour les fileyeurs, qui se traduit notamment par un alourdissement des engins de pêche, donc une manipulation plus difficile, avec colmatage des filets et même des problèmes de refroidissement des moteurs, un poisson qui remonte très sale à bord, et qui nécessite un lavage énergique (Lefebvre & Delpech, 2004).



Figure 17 : Dépôt littoral d'écumes en fin de floraison de *Phaeocystis* en mer du Nord.

Les dinoflagellés forment aussi des efflorescences très denses comme l'espèce *Akashiwo sanguinea* (marées rouges) ou *Karenia mikimotoi*. Les diatomées comme *Asterionellopsis glacialis* (marées brunes) peuvent aussi amener à des eaux colorées. Toutes ces efflorescences massives n'ont pas forcément des effets nuisibles importants, c'est par exemple le cas du dinoflagellé *Lepidodinium chlorophorum* en Sud Bretagne (Schapira *et al.*, 2021). Mertens *et al.* (2023) ont documenté un bloom de *Lingulodinium polyedra* d'une durée inhabituelle de 6 semaines toujours en Sud Bretagne en 2021, efflorescence qui a causé des phénomènes d'hypoxie et la présence de yessotoxines jusqu'à 747 $\mu\text{g}/\text{kg}$ dans les moules. La figure 18 montre l'extension du bloom à son maximum début septembre avec des concentrations en chlorophylle *a* supérieures à 150 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. A une échelle plus large, Gernez *et al.* (2023) ont documenté plus de 100 efflorescences ou « marées rouges » dans une base spécifique regroupant des images Sentinel 2 et des mesures *in situ*. Ils couvrent ainsi les spectres de réflectance de 27 espèces pouvant former ces « marées rouges » et se montrent capables d'en extraire des typologies de blooms avec des formes de réflectance distinctes.

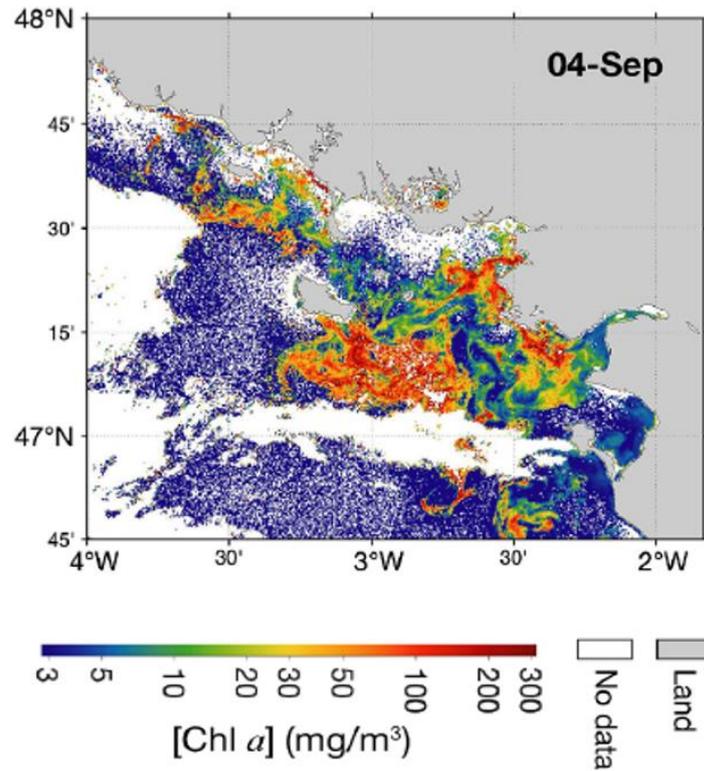


Figure 18 : Cartographie de la concentration en chlorophylle a en Sud Bretagne du 4 septembre 2021 dérivée d'une image satellite Sentinel-3/OLCI, calculée à partir d'un algorithme optimisé pour les concentrations élevées des efflorescences phytoplanctoniques. D'après Mertens et al. (2023).

Perturbations par leur toxicité

Le second effet nuisible majeur de ces efflorescences concerne à la fois la santé et l'économie via la production de toxines par ces microalgues. Quasiment tous les groupes phytoplanctoniques importants sont capables de produire des toxines, des diatomées (*Pseudo-nitzschia*) aux dinoflagellés (e.g., *Alexandrium*, *Protoceratium*, *Dinophysis*) aux autres flagellés (e.g., *Prymnesium*, *Chrysochromulia*) (Pinay et al., 2017). Ces toxines peuvent induire d'importantes mortalités de poissons, ou s'accumuler dans la chair des bivalves cultivés et devenir alors potentiellement toxiques pour l'homme en cas d'ingestion. Les effets peuvent aller de la paralysie, via les toxines PSP (Paralytic Shellfish Poisoning), à des diarrées, via les toxines DSP (Diarrhetic Shellfish Poisoning) ou à des symptômes neurotoxiques, via les toxines NSP (Neurotoxic Shellfish Poisoning) ou ASP (Amnesic Shellfish Poisoning). Dans les cas les plus sévères, elles peuvent conduire à la mort chez l'homme. Le tableau 2 synthétise pour différentes espèces présentes sur le littoral français les toxines produites et leurs effets.

Tableau 2: Espèces toxiques du phytoplancton en mer du nord, d'après (Krock et al., 2009)

Taxon	Toxins					Effect
	Saxitoxin	Okadaic acid	Domoic acid	Spirolides	Yessotoxin	
<i>Alexandrium tamarense</i>	■					PSP
<i>A. minutum</i>	■					PSP
<i>A. ostenfeldii</i>	■			■		PSP + spirolides
<i>Dinophysis acuta</i>		■				DSP
<i>D. acuminata</i>		■				DSP
<i>D. norvegica</i>		■				DSP
<i>Lingulodinium polyedrum</i>					■	Impact on humans uncertain
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>			■			ASP
<i>P. multiseriis</i>			■			ASP
<i>P. delicatissima</i>			■			ASP
Haptophytes						Haemolytic effect

Il n'est pas nécessaire que les espèces concernées soient présentes en très grand nombre pour avoir un effet nuisible puisque les toxines produites s'accumulent dans les organismes qui s'en nourrissent (moules et autres bivalves filtreurs). Leur apparition dans les suspensivores consommés par l'homme amène à des dommages économiques considérables puisque les zones de production conchylicole doivent être fermées tant que leur présence est détectée et, ce, parfois pour de longues périodes de temps. A titre d'exemple, *Dinophysis*, étudiée dans le cadre du projet européen CoClima (<https://www.coclime.eu/>) et a été à l'origine de 68% des 432 arrêtés d'interdiction enregistrés en Sud Bretagne et dans les Pays de la Loire entre 2004 et 2018 d'après une étude du Laboratoire d'Economie et de Management de Nantes Atlantique (LEMNA) (<https://www.ifremer.fr/fr/presse/microalgues-toxiques-et-changement-climatique-un-enjeu-ecologique-majeur>). Ces arrêtés ont entraîné la fermeture automatique d'exploitations conchylicoles. Toujours à titre d'exemple et pour illustrer l'impact de *Dinophysis*, les figure 19 et figure 20 montrent la distribution spatiale pour 2020 en Sud Bretagne (i) de la présence de la microalgue parfois à des concentrations importantes, supérieures à 10 000 cellules par litre (ii) la présence de phycotoxines de type DSP dans les coquillages sur quasiment toute la zone.

Le phytoplancton toxique sur le littoral métropolitain (2003 - 2021)

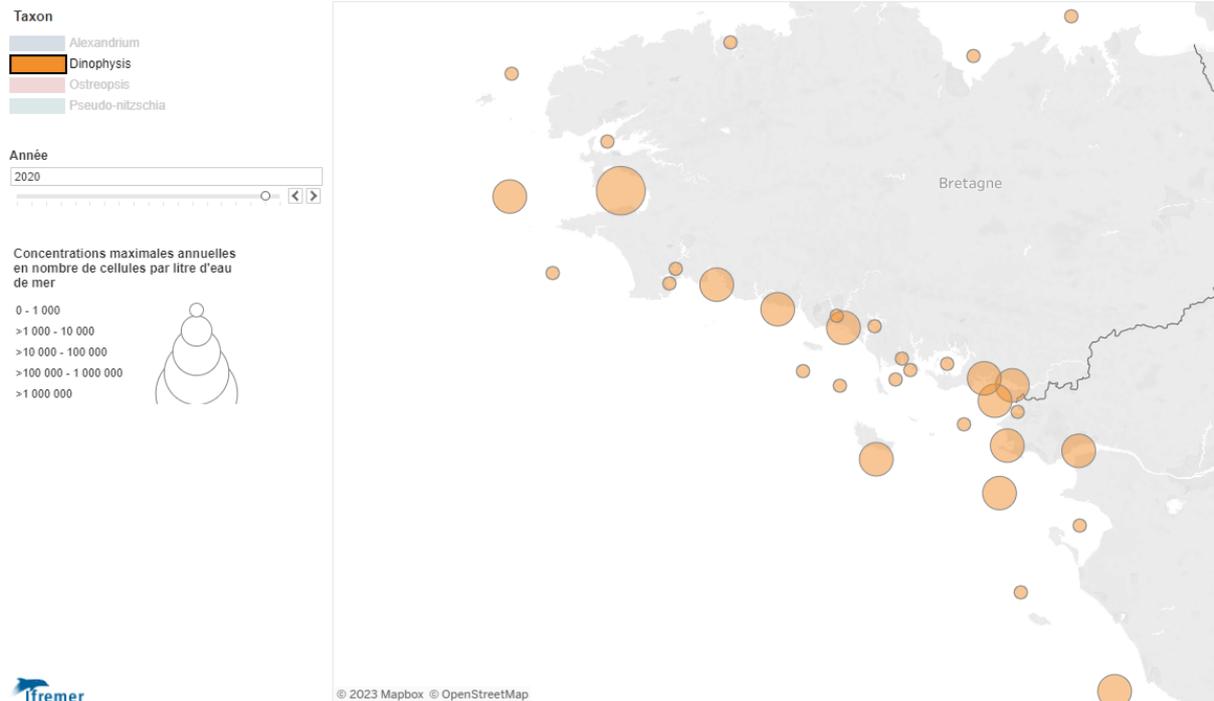


Figure 19 : Présence et concentration de la microalgue *Dinophysis* en Sud Bretagne au cours de l'année 2020 – Mesures effectuées par le réseau REPHY (REPHY, 2022), disponibles en ligne sur <https://envlit.ifremer.fr/Outils-de-synthese/Cartes-de-synthese/Le-phytoplancton-toxique-sur-les-cotes-metropolitaines>

Les phycotoxines dans les coquillages | Résultats du réseau de surveillance REPHYTOX pour la période 2003-2021

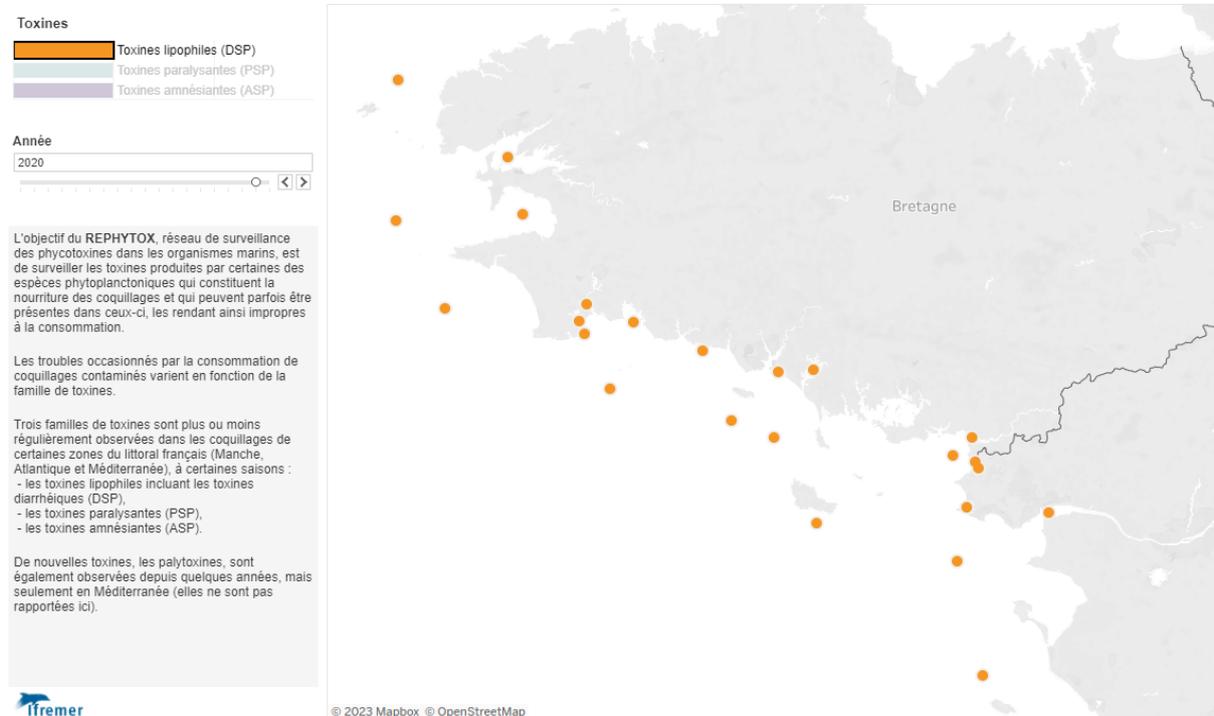


Figure 20 : Présence de la toxine DSP dans le coquillages en Sud Bretagne au cours de l'année 2020 – Mesures effectuées par le réseau REPHYTOX (REPHYTOX, 2022), disponibles en ligne sur <https://envlit.ifremer.fr/Outils-de-synthese/Cartes-de-synthese/Les-phycotoxines-dans-les-coquillages>

2.3 Impacts des pressions anthropiques et du changement global sur le phytoplancton

Les effets du climat et des pressions anthropiques affectent le phytoplancton à la fois directement sur sa physiologie mais aussi indirectement en changeant la stratification de la colonne d'eau et la disponibilité en ressources, principalement les nutriments et la lumière, ou en intensifiant le broutage par les organismes hétérotrophes ou les virus. Ces modifications ont un impact sur plusieurs processus impliquant le phytoplancton. Par exemple, on a pu constater une précocité du bloom printanier et une modification de son ampleur du fait de ces impacts. Le réchauffement climatique affecte aussi la composition des communautés phytoplanctoniques ainsi que leur structure de taille : il favoriserait les espèces les mieux adaptées à ces nouvelles conditions (Winder & Sommer, 2012).

2.3.1 Forces motrices

Facteurs chimiques, physiques et biologiques affectant le phytoplancton (température, lumière, concentration en nutriments, prédation, courantologie...)

Climat et phytoplancton

Différents patrons climatologiques à grande échelle ont été décrits via différents indices dans les hémisphères Nord et Sud afin de pouvoir suivre et caractériser leur dynamique temporelle. L'idée de ces indices est de détecter des anomalies climatologiques plus ou moins importantes par rapport à une ligne de base, la différence par rapport à ce comportement « standard » identifiant des caractéristiques, ou patrons, spécifiques. L'hypothèse générale est que ces indices globaux impactent l'écosystème marin par le biais des caractéristiques météorologiques et océaniques locales. Stenseth *et al.* (2003) ont indiqué que les scientifiques avaient deux alternatives pour étudier les effets du climat sur les écosystèmes : soit utiliser des mesures météorologiques locales, soit un indice plus global, ce dernier choix semblant être le plus performant. Ils ont énuméré les nombreux avantages de l'utilisation des indices climatologiques à grande échelle et ont écrit que "l'utilisation d'un indice à grande échelle est similaire à l'utilisation de l'analyse en composantes principales, où cette dernière permet de réduire le nombre de variables prédictives". Les indices à grande échelle les plus communs, le North Atlantic Oscillation (NAO) par exemple (Hurrell, 1995) (figure 21), sont souvent univariés car dérivés d'une différence basée sur une seule variable météorologique (*e.g.* anomalies de pressions atmosphériques entre deux lieux différents) (tableau 3).

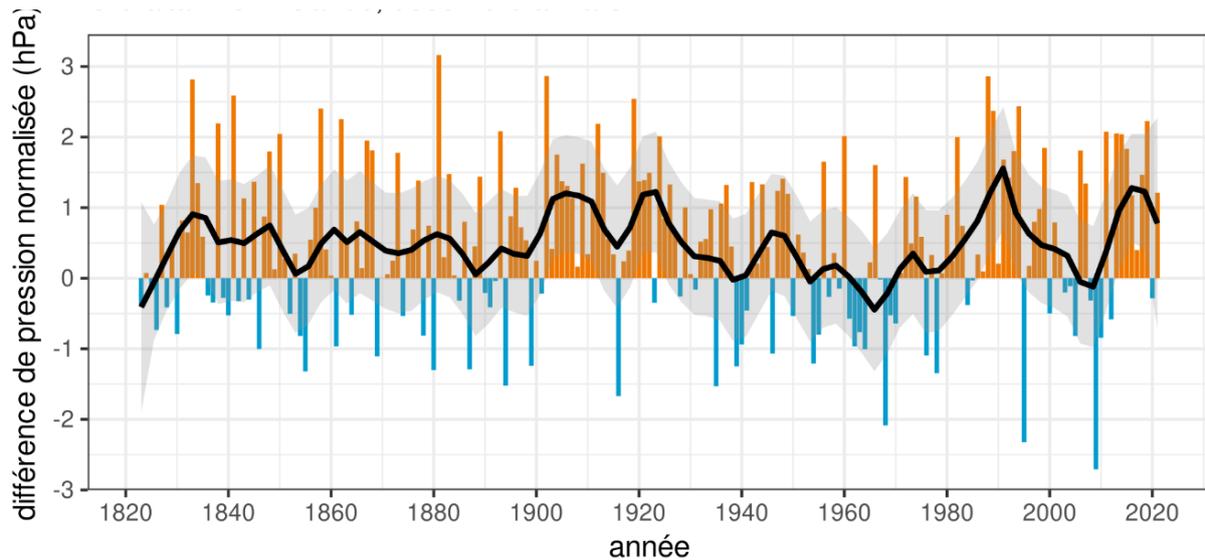


Figure 21 : Indice hivernal de l'Oscillation nord-atlantique (ONA) ou North Atlantic Oscillation (NAO) depuis 1823. Cet indice est calculé comme la différence de pression atmosphérique au niveau de la mer entre Gibraltar et l'Islande de décembre à mars. La courbe noire est un lissage des données utilisant un filtre Gaussien de terme 10 (Jones *et al.*, 1998) et en gris son intervalle de confiance à 95%. Données du Climatic Research Unit, University of East Anglia.

Dickson *et al.* (1988) ont montré que le NAO influence la dynamique du phytoplancton et qu'un NAO positif, amenant des conditions climatiques plus chaudes, permet une efflorescence printanière plus précoce et une augmentation de la production primaire. Cet indice influence aussi la composition des communautés phytoplanctoniques : Irigoien *et al.* (2000) notent ainsi qu'un NAO positif favorise les diatomées par rapport aux autres groupes d'espèces, comme les dinoflagellés ou *Phaeocystis*, qui ont besoin d'une plus grande stabilité de la masse d'eau et d'une luminosité plus importante.

Tableau 3 : Valeurs de l'indice climatique NAO et effets attendus

Valeur de l'indice NAO	Effets attendus	Situation générale
NAO positif	Hivers doux et pluvieux sur l'Europe du Nord mais plus sec autour de la Méditerranée	Complexe dépressionnaire sur le Nord de l'Atlantique provoquant de forts vents d'Ouest. Ce régime couvre environ 30% du temps.
NAO négatif	Hivers froids, moins venteux et précipitations déplacées vers le sud (Méditerranée)	Fortes dépressions peu nombreuses. Ce régime couvre environ 20% du temps.

Hemery *et al.* (2007) préconisent une approche multivariée s'appuyant sur des indices locaux et proposent en prenant l'exemple du golfe de Gascogne, un indice spécifique appelé South Biscay Climatic (SBC). Ce dernier se montre plus performant sur la zone que le NAO en permettant d'établir des corrélations significatives avec les variations d'abondance de plusieurs populations de cétacés. Pour leur part, Gladan *et al.* (2010) ont étudié la variabilité des communautés phytoplanctoniques dans l'Adriatique en relation avec le NAO. Ils ont ainsi pu trouver que la production primaire et la concentration en chlorophylle *a* durant le printemps étaient corrélées avec l'indice NAO hivernal, probablement à cause des précipitations accrues associées permettant des apports importants en nutriments et d'une température plus basse limitant le développement du zooplancton. La production primaire en

hiver est, elle, corrélée positivement avec l'indice NAO hivernal, c'est-à-dire associée avec des températures plus élevées, une luminosité et un brassage plus importants. Boyce *et al.* (2010) détectent une majorité de tendances significatives à la baisse pour la concentration globale en chlorophylle *a* entre 1899 et 2009 en particulier pour l'Atlantique Nord avec un taux de décroissance de l'ordre de $-0,01 \text{ mg.m}^{-3}.\text{an}^{-1}$. Pour la même zone, ils montrent ensuite une corrélation négative entre l'indice NAO et la chlorophylle *a*. Leur analyse révèle que les fluctuations interannuelle ou décennale de la biomasse phytoplanctonique se superposent aux tendances à long terme. Ces fluctuations sont fortement corrélées aux indices climatiques, alors que les tendances à long terme de décroissance sont reliées à l'augmentation de la température.

Concernant la température seule, celle-ci joue un rôle crucial dans la croissance et le cycle de vie du phytoplancton marin. Ses effets sont multiples et complexes, et ils peuvent varier en fonction des espèces ainsi que des conditions environnementales locales. Elle influence directement le taux de croissance du phytoplancton. En général, son augmentation stimule la croissance, car les réactions chimiques impliquées dans la photosynthèse et d'autres processus biologiques sont généralement accélérées à des températures plus élevées. Dans les zones tempérées, les blooms printaniers peuvent en partie s'expliquer par la hausse de la température de l'eau associée à une luminosité plus importante (Cushing, 1959). Il existe des limites optimales de température pour chaque espèce, au-delà desquelles la croissance peut être compromise. La stratification thermique peut aussi influencer la disponibilité des nutriments pour le phytoplancton (Winder & Sommer, 2012). Dans les couches superficielles plus chaudes, les nutriments peuvent être moins abondants en raison de la circulation limitée, ce qui peut restreindre la croissance du phytoplancton. La température peut également influencer son cycle de reproduction et sa durée de vie. Des températures optimales peuvent accélérer la maturation des cellules reproductrices et favoriser la reproduction. En revanche, des températures extrêmes ou inadéquates peuvent réduire la viabilité des cellules reproductrices et altérer la dynamique de la population de phytoplancton. Enfin, les variations de température favorisent certaines espèces de phytoplancton par rapport à d'autres et influencent leur répartition. La mission « Tara Océan » a ainsi démontré l'importance de la température comme l'un des facteurs principaux définissant des patrons d'abondance d'espèces (Lima-Mendez *et al.*, 2015). Certaines espèces peuvent mieux tolérer les températures élevées, tandis que d'autres prospèrent dans les eaux plus froides. Des changements de température à long terme peuvent donc entraîner des modifications dans la composition des communautés phytoplanctoniques (Edwards & Richardson, 2004). Gladan *et al.* (2010) ont déterminé en utilisant des séries temporelles sur 30 ans que l'abondance de diatomées en Adriatique était corrélée négativement avec la température de surface tandis que l'abondance de dinoflagellés était corrélée positivement avec cette dernière.

L'effet du vent, notamment pour les zones proches de la côte, peut avoir une influence importante, notamment en retardant le début de l'efflorescence printanière en cas de forts vents hivernaux (Henson *et al.*, 2006). Henson *et al.* (2006) ont d'autre part montré que l'augmentation de jours de tempête diminue la concentration maximale en phytoplancton. Une couche de mélange hivernale plus profonde serait à l'origine de cette situation. Si la floraison est retardée, elle est aussi de moindre importance, car elle a manqué sa fenêtre

d'opportunité. Dans le golfe de Gascogne, les vents contrôlent les remontées d'eau ou « upwellings » (Garcia-Soto & Pingree, 2012), la direction des courants (Garcia-Soto & Pingree, 2012), l'étendue des zones d'influence des grands fleuves (Puillat *et al.*, 2004) et la propagation des vagues (Bertin *et al.*, 2015). Concernant les « upwellings » côtiers initiés par les vents, Wang *et al.* (2015) constatent, en lien avec le réchauffement climatique, des changements importants dans leur timing (arrivée plus tôt dans l'année, fin plus tard), longueur, intensité et formes. Ces modifications dans leur dynamique et leur contenu auront très probablement une influence sur la distribution géographique de la biodiversité marine. Suivant les zones, le vent est donc un facteur déterminant pour comprendre la dynamique de l'écosystème marin.

Facteurs de croissance

La croissance du phytoplancton nécessite d'autre part lumière, carbone, et un ensemble de nutriments inorganiques. Tous les producteurs primaires autotrophes sont limités à des profondeurs faibles, propices à la photosynthèse : la zone dite euphotique. Sa limite inférieure est déterminée par la fraction de lumière résiduelle qui y subsiste. En dessous de 1% de la lumière incidente de surface, on quitte la zone photique pour entrer dans la zone aphotique. La profondeur de la zone euphotique dépend donc de la pénétration de la lumière autrement dit de la turbidité des eaux. Plus l'eau est turbide, moins la profondeur de la zone euphotique est importante.

Là où certains nutriments sont nécessaires en concentrations importantes (azote, phosphore et silicates), d'autres éléments chimiques doivent aussi être disponibles mais en plus faibles concentrations (Reynolds, 2006), par exemple le soufre, le potassium, le sodium, le calcium, le magnésium ou encore le chlore. Tous sont essentiels pour la biosynthèse des métabolites cellulaires et donc à la production de biomasse. Les conditions optimales en nutriments ne dépendent pas seulement de leur quantité absolue (Justic *et al.*, 1995) mais aussi du ratio entre eux. Ainsi, le ratio dans les cellules de phytoplancton des nutriments principaux carbone/azote/phosphore est 106/16/1 (Redfield *et al.*, 1963). Ce ratio ou « rapport de Redfield » reflète une situation où les apports en nutriments ne sont pas limités. Si le ratio azote/phosphore est plus élevé, un bloom phytoplanctonique sera limité potentiellement par les concentrations en phosphore. A l'inverse, un ratio plus faible serait limité par l'azote car le phosphore ne serait pas épuisé avant celui-ci. Pour les diatomées, les silicates peuvent être inclus, le ratio devient alors 106/15/16/1 (carbone/silicate/azote/phosphore) (Brzezinski, 1985). Ce ratio a d'abord été décrit pour les eaux du large oligotrophes. Dans les eaux côtières riches en apports anthropiques, ce ratio entre les trois principaux nutriments peut considérablement varier (Reynolds, 2006). Les apports de nutriments par les fleuves, couplés à l'hydrodynamisme, jouent un grand rôle dans la distribution et la dynamique des espèces phytoplanctoniques dans cette zone. Ménesguen *et al.* (2018b) ont ainsi modélisé les aires d'influences de différents fleuves français en fonction de leur régime. On constate par exemple qu'en régime de crue, la Loire influence le milieu marin jusqu'en Nord Bretagne, au large de Morlaix, et que La Seine a une influence bien au-delà de Boulogne en mer du Nord.

2.3.2 Pressions anthropiques sur le milieu

Décharges en nutriments dans les eaux côtières, apport massif de plastiques, évolution de la température impactent les populations phytoplanctoniques. Liens avec l'eutrophisation.

Des eaux côtières vulnérables

Les écosystèmes côtiers représentent environ 8 % de l'océan global. Ils sont responsables de 30 % de la production primaire nette des océans ($6,9 \cdot 10^{15}$ g.C.an⁻¹) et de 90 % des captures mondiales de poissons (Alongi, 2004). Ils sont par ailleurs très vulnérables et particulièrement sensibles aux pressions anthropiques. Entre 40 % et 60 % de la population humaine y vit (Shi & Singh, 2003 ; Maul & Duedall, 2019). Au cours des deux cents dernières années, de nombreuses modifications de ces écosystèmes ont été observées (Reusch *et al.*, 2018), causant une diminution des services écosystémiques (Billen *et al.*, 1999 ; de Jonge *et al.*, 2002). L'exploitation intensive des sols par l'agriculture ainsi que les rejets industriels ont conduit à une augmentation des apports en azote et en phosphore dans les eaux douces puis dans la mer.

La figure 22 montre comment, tout au long du continuum terre / mer, le phosphore est principalement retenu dans le sol et les sédiments (Le Moal *et al.*, 2019). Il peut être remobilisé en fonction de la demande biologique, dans des conditions anoxiques ou lors du déplacement des sédiments. L'ensemble du cycle du phosphore se fait sous forme solide ou liquide, tandis que le cycle de l'azote comporte une phase gazeuse. L'azote est plus mobile que le phosphore dans les sols et est transporté principalement sous une forme dissoute (nitrates) directement dans les eaux de surface et les eaux souterraines où il peut être stocké pendant des décennies.

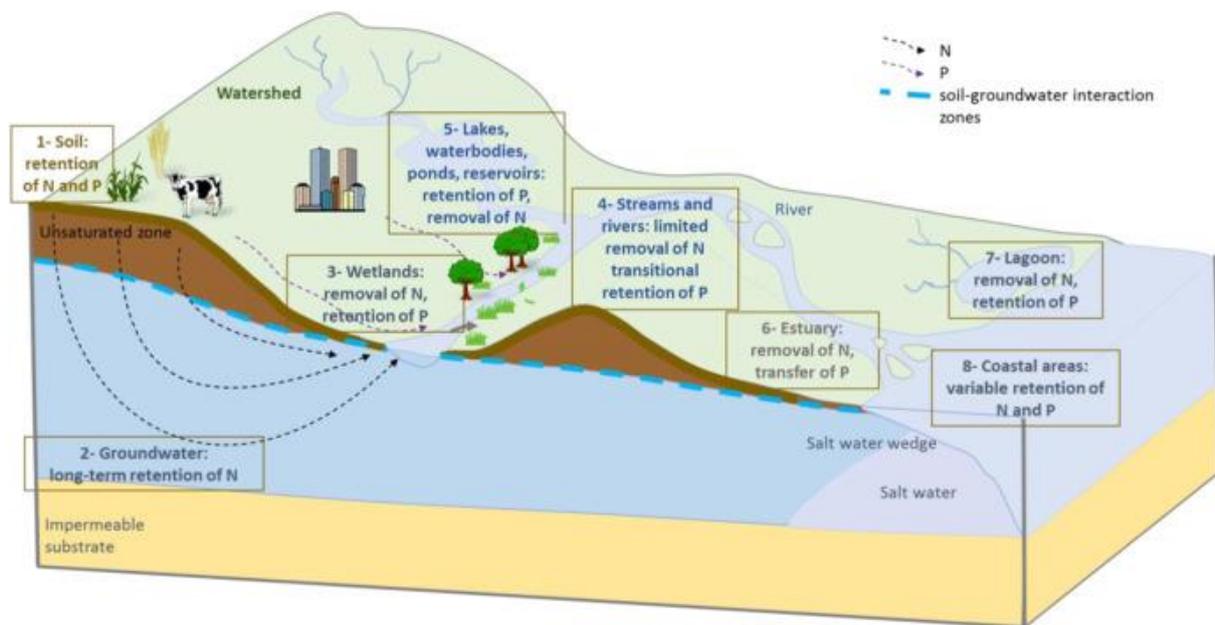


Figure 22 : Schéma conceptuel des zones de transfert, de rétention et d'élimination de l'azote et du phosphore le long du continuum terre-mer. Repris de (Le Moal *et al.*, 2019).

L'excès des apports en nutriments peut conduire au phénomène d'eutrophisation côtière (Ménesguen *et al.*, 2001 ; Billen & Garnier, 2007) avec pour conséquences : i) une

augmentation de la biomasse des macroalgues ou du phytoplancton et une diminution de la concentration d'oxygène dans les eaux de fond (Diaz & Rosenberg, 2008) ; ii) des changements dans la structure de la communauté phytoplanctonique en réponse aux variations des ratios N/P/Si (Radach *et al.*, 1990 ; Philippart *et al.*, 2000) ; iii) une augmentation en intensité des efflorescences algales nuisibles (Hallegraeff, 1993 ; Glibert *et al.*, 2011). Nixon (1995) a produit une analyse descriptive de l'eutrophisation côtière et la définit de façon très synthétique comme « une augmentation des apports en matière organique » dans un écosystème. Ménesguen *et al.* (2001) l'ont décrit pour leur part comme un « état enrichi au point tel qu'il en résulte des nuisances pour l'écosystème, et donc pour l'homme ». Toujours à une échelle globale, Cloern (1991) a illustré la relation entre les apports de nutriments et les réponses à long terme de l'écosystème à la fois dans les systèmes pélagiques et sédimentaires. Le panorama à grande échelle donné par Cloern (1991) et Nixon (1995) a été enrichi par Duarte *et al.* (2009) dans une analyse montrant qu'un retour aux conditions pristines pré-eutrophisation n'était pas direct et prendrait des décennies. Cartensen *et al.* (2011) et David *et al.* (2020) ont plus récemment établi que la plupart des écosystèmes côtiers montrent un comportement non linéaire lors des changements des conditions d'apports en nutriments. La résilience des écosystèmes et leur récupération suite aux impacts négatifs dû à l'eutrophisation peuvent être mises en péril par le réchauffement climatique (Meier *et al.*, 2012). Ces phénomènes ne semblent pas avoir déclinés depuis le début du 21^{ème} siècle à l'échelle mondiale (Conley *et al.*, 2009).

Sur le littoral français, quelques sites, souvent au débouché d'estuaires, sont régulièrement touchés; le seul site ayant atteint le stade de l'anoxie mortelle est la baie de Vilaine, où une mortalité massive de poissons et d'invertébrés benthiques a eu lieu en juillet 1982 (Rossignol-Strick, 1985). Sans que cela entraîne plus qu'une hypoxie légère des eaux de fond, les panaches de dilution de la Loire et de la Seine sont le siège de fréquents blooms phytoplanctoniques printaniers et estivaux. Le Sud Bretagne est ainsi la zone la plus vulnérable sur la côte Atlantique vis-à-vis de l'eutrophisation par le phytoplancton (Bizzozero, 2022). Une multiplication des phénomènes d'eaux colorées a été observée sur ce secteur au cours des 20 dernières années (Souchu *et al.*, 2018). Plus au nord, la bande côtière du Nord- Pas de Calais voit tous les ans, en avril-mai, d'abondantes formations d'écume issues de la prolifération de *Phaeocystis sp* (voir §2.1.5.4). Ce cas représente un exemple du phénomène plus général de modification des flores, favorable à l'accroissement de l'abondance des espèces non-siliceuses, notamment les dinoflagellés en été. Concernant l'eutrophisation, la surveillance de l'état de l'écosystème s'appuie sur les paramètres chimiques détectant le degré de dysfonctionnement de l'écosystème : l'oxygène dissous et la quantité de phytoplancton estimée par la concentration de chlorophylle. Comme on estime à 5 mg.l⁻¹ la teneur en oxygène dissous en dessous de laquelle débute un impact sur l'écosystème, et à 2 mg.l⁻¹ celle qui marque l'entrée dans le domaine de l'hypoxie grave, il s'avère que les panaches eutrophisés de la Seine et de la Loire ne sont pas encore impactés (Ménesguen *et al.*, 2001). Cependant, en prenant 20 µg.l⁻¹ de concentration en chlorophylle *a* comme valeur seuil à partir de laquelle on peut dire qu'il y a une eutrophisation avérée en zone côtière, le panache de la Seine, et parfois ceux de la Vilaine et de la Loire montrent de nets épisodes d'eutrophisation. La zone Nord-Pas de Calais a nécessité, pour son suivi, l'adjonction à la

mesure de la chlorophylle du dénombrement de *Phaeocystis*, cette espèce étant peu riche en chlorophylle.

Eutrophisation et changement climatique

L'eutrophisation ne peut plus être considérée comme une source déconnectée du changement global. Bonsdorff (2021) a analysé plusieurs publications concernant l'eutrophisation et préconise que cette problématique soit intégrée de façon plus globale aux études sur le changement climatique. Ce dernier impactera tous les organismes impliqués dans l'eutrophisation et amplifiera ses symptômes (Moss *et al.*, 2011 ; Paerl *et al.*, 2014 ; Woznicki *et al.*, 2016). La production de biomasse végétale, les transferts à l'intérieur des bassins versants, les apports en éléments nutritifs rejoignant l'environnement marin, la physico-chimie des milieux, notamment en ce qui concerne les paramètres comme l'oxygène, le pH et les rejets de phosphore / métaux depuis les sédiments benthiques, la métabolisation des nutriments, les habitats des organismes et leur répartition, la dynamique des réseaux trophiques ; tous ces processus sont susceptibles d'être modifiés (Meerhoff *et al.*, 2022) ainsi que leurs interactions avec les changements liés à l'activité humaine et aux paysages terrestres (Jeppesen *et al.*, 2014). Le lien et la proportionnalité entre le changement climatique, ses effets locaux, et les impacts anthropiques reste un sujet important de recherche du fait de la complexité à identifier les apports de chacun dans les perturbations de l'environnement marin côtier (Le Moal *et al.*, 2019).

Effets des plastiques

La production massive de matières plastiques pour toute une série d'utilisations et d'applications, et des stratégies de gestion des déchets inadaptées, est un problème environnemental majeur. Selon une estimation récente, 10⁵ tonnes de particules de plastique flottent à la surface des océans (Eriksen *et al.*, 2014). Différentes expériences ont démontré que les micro et nanoplastiques peuvent avoir des effets négatifs sur les communautés phytoplanctoniques marines en affectant le développement des cellules, la composition de la chlorophylle, l'efficacité photosynthétique et en développant la colonisation des substrats de microplastiques (Sjollema *et al.*, 2016 ; Long *et al.*, 2017 ; Zhao *et al.*, 2019 ; hu *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2020). Ces effets sur la physiologie et la structure des populations phytoplanctoniques peuvent affecter négativement la pompe biologique à carbone et, en conséquence, la séquestration du carbone dans les océans (Shen *et al.*, 2020 ; Galgani & Loiseau, 2021). Dans ce contexte, les interactions entre les micro et nanoplastiques et le phytoplancton, pourraient jouer un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes marins avec des effets sur la production primaire et des conséquences sur toute la chaîne trophique (Casabianca *et al.*, 2021).

2.3.3 Définition de l'état écologique

La pollution chimique, la dégradation des écosystèmes naturels côtiers, la surexploitation des stocks de poissons, l'intensification des activités d'aquaculture, l'introduction d'espèces non indigènes sont aussi des modifications qui affectent profondément les écosystèmes côtiers. Les effets néfastes de ces modifications, une fois constatées, ont amené la société à réfléchir à des moyens de surveillance voire de restauration des écosystèmes. Le schéma DPSIR

(« Driving forces » – Forces motrices, « Pressures » - Pressions, « States » - Etats, « Impacts » - Impacts et « Responses » - Réponses) a été développé par l'Agence Européenne de l'Environnement (Smeets & Weterings, 1999) afin de décrire et comprendre les relations complexes entre activités économiques et environnement. Il distribue les relations entre systèmes économiques et systèmes écologiques en cinq catégories : les forces motrices qui sont les activités de l'homme liées à son développement socio-économique, les pressions, résultant des forces motrices, les états de l'environnement qui changent sous l'influence des pressions, les impacts sur l'homme ou l'écosystème dus aux modifications de l'environnement et les réponses de la société pour pallier ces impacts (Brun & Soudant, 2015).

Dérivant de cette approche, la notion d'état écologique des masses d'eau côtière, définie au niveau européen par la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) en 2000 (European Commission, 2000) puis par la directive Cadre Stratégie sur le Milieu Marin (DCSMM) en 2008 (European Commission, 2008), s'appuie directement sur des indicateurs issus du traitement des données relatives au phytoplancton et à son environnement direct. Dans les deux cas, d'une part pour les masses d'eaux littorales (DCE), d'autre part pour la totalité des eaux territoriales de la métropole (DCSMM) via les unités marines de rapportage, la surveillance doit conduire à une évaluation de l'efficacité des programmes de gestion et de mesures à prendre pour atteindre un bon état écologique aux échéances fixées par la commission européenne.

Les données issues des réseaux d'observations et de la surveillance en général trouvent dans ce processus des applications opérationnelles directes. La DCSMM a ainsi dédié deux descripteurs pouvant être liés directement au phytoplancton, le descripteur D1 Habitats Pélagiques (D1 HP) et le descripteur 5 Eutrophisation (D5). Ils contribuent à l'évaluation du Bon Etat Ecologique avec une vision dédiée à ces deux thématiques. La DCE s'est organisée différemment en retenant une vision plus agrégée du bon état des masses d'eau, celui-ci reposant sur de multiples pressions.

Tableau 4: Comparaison des éléments évalués par la DCE et la DCSMM ayant un lien avec le phytoplancton. Les informations synthétisées proviennent : (i) du guide relatif aux règles d'évaluation de l'état des eaux littorales dans le cadre de la DCE (MTEs, 2018) (ii) de l'arrêté du 9 septembre 2019 relatif à la définition du Bon Etat Ecologique des eaux marines aux normes méthodologiques d'évaluation (<https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000039130954>)

Eléments évalués	DCE	DCSMM
Biomasse phytoplanctonique	Elément de qualité « Phytoplancton » : métrique biomasse, percentile 90 de la concentration mensuelle en chlorophylle <i>a</i>	Critères D5C2 « Concentration en chlorophylle <i>a</i> » et D1C6 « Caractéristiques du type d'habitat pélagique » : concentration en Chlorophylle <i>a</i> et biomasse phytoplanctonique
Composition des communautés phytoplanctoniques	Elément de qualité « Phytoplancton » : métrique composition et abondance des taxa phytoplanctoniques	D1C6 « Caractéristiques du type d'habitat pélagique » : changements dans la biodiversité du phytoplancton
Efflorescences phytoplanctoniques	Elément de qualité « Phytoplancton » : métrique fréquence et intensité des efflorescences phytoplanctoniques	D5C3 « Blooms d'algues nuisibles » : occurrence et amplitude des blooms d'algues toxiques

Nutriments	Elément de qualité physico-chimique « Concentration en nutriments » : métrique concentration en azote inorganique dissous	Critère D5C1 « Concentrations en nutriments » : concentrations en nutriments dans la colonne d'eau
Oxygène	Elément de qualité physico-chimique « Oxygène » : métrique oxygène, percentile 10 des valeurs mensuelles de concentrations en oxygène dissous au fond	Critère D5C5 « Concentration en oxygène dissous » : concentration en oxygène au fond
Transparence	Elément de qualité physico-chimique « Transparence » : métrique transparence, P90 des données mensuelles de turbidité	Critère D5C4 « Limite photique (transparence) de la colonne d'eau » : turbidité de la colonne d'eau
Température	Elément de qualité physico-chimique « Température » : métrique température, % des valeurs de température considérées comme exceptionnelles	Non évalué
Changements des groupes fonctionnels du phytoplancton	Non évalué	D1C6 « Caractéristiques du type d'habitat pélagique » : Changements des groupes fonctionnels du plancton

Le tableau 4 compare de façon synthétique les évaluations effectuées par la DCE et la DCSMM sur des thématiques ayant un lien avec la dynamique du phytoplancton. On constate des points de recouvrements importants concernant les paramètres à traiter, que soit au niveau des nutriments ou de la biomasse. La DCSMM, évaluant des unités de rapportages allant jusqu'à 200 milles nautiques des côtes, introduit cependant un changement d'échelle considérable par rapport à la DCE, limitée à 1 mille des côtes. La première fait appel à des données nettement plus diverses et volumineuses (satellites, modèles, campagnes à la mer...). Cela implique des traitements et des outils très différents même si certains indicateurs évaluent les mêmes compartiments. Le présent travail, en proposant une méthodologie orientée vers la détection et l'explication des tendances d'évolution de la biomasse phytoplanctonique, pourrait y trouver des applications intéressantes.

2.3.4 Impacts des changements d'état et réponses des communautés

Comment les changements de la composition et l'abondance du phytoplancton peuvent affecter la chaîne trophique, les niveaux d'oxygène et le cycle du carbone. Conséquences sur les niveaux trophiques plus élevés, la pêche et autres services écosystémiques.

L'hydrosphère océanique a absorbé près de 84 % du réchauffement du système climatique global (océans, atmosphère, continents et cryosphère) au cours des quarante dernières années (Levitus *et al.*, 2005). L'océan global se réchauffe à la vitesse de 0.11 °C par décennie pour la période 1971-2010 (Rhein *et al.*, 2013) et continue à le faire (Ruela *et al.*, 2020). L'impact de ce changement climatique sur le phytoplancton a des répercussions importantes sur l'ensemble du réseau trophique marin. Les modifications structurelles et spatio-temporelles des populations de phytoplancton affectent l'abondance et la distribution d'autres organismes marins, ce qui pourrait à terme entraîner des transformations profondes d'écosystèmes marins entiers. Selon Sverdrup (1953), un printemps plus chaud favoriserait la

stratification et donc impacterait la floraison phytoplanctonique. Par ailleurs, selon Behrenfeld (2010), un hiver plus chaud limiterait l'effet de dilution et donc la concentration en phytoplancton. D'autre part, le métabolisme des prédateurs hétérotrophes est davantage sensible à une hausse des températures. Conséquemment, le réchauffement de l'eau augmente la perte en phytoplancton davantage que la production (Winder & Sommer, 2012). Une plus grande stratification réduit l'apport en nutriments par les couches inférieures, favorise les espèces plus petites et plus actives, comme les cyanobactéries, et appauvrit les couches inférieures en oxygène. La figure 23 présente l'un des effets possibles du réchauffement de la colonne d'eau, avec une stratification accrue pouvant limiter les apports en nutriments en provenance du fond. Le phytoplancton plus petit est avantagé dans un environnement pauvre car il présente un ratio volume/surface plus favorable aux échanges avec son environnement et se divise plus rapidement (Winder & Sommer, 2012).

Mélange important / Faible stratification

Mélange faible / Forte stratification

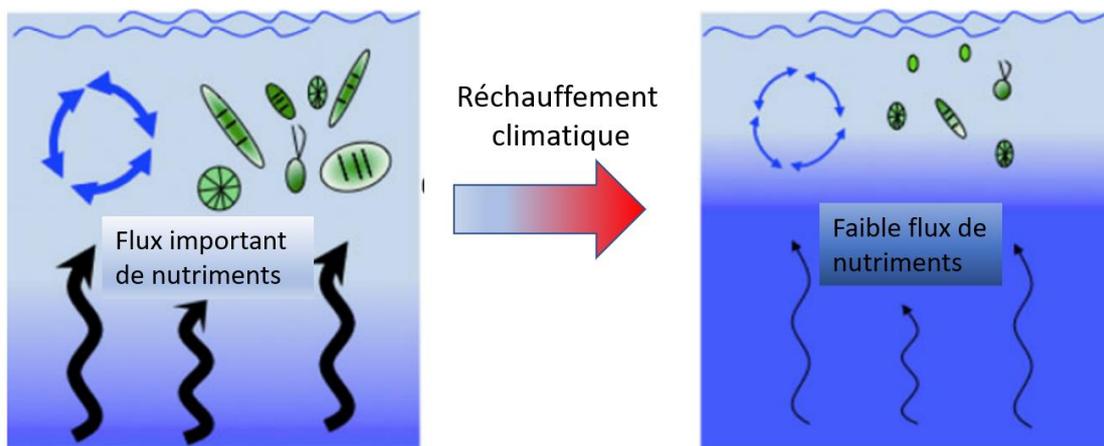


Figure 23 : Réchauffement climatique et stratification de la colonne d'eau. D'après (Winder & Sommer, 2012)

Toutefois, les effets visibles du réchauffement sur un écosystème ne constituent pas un processus graduel et il a été montré pour l'environnement marin qu'il existe des seuils thermiques critiques se manifestant souvent par des changements brusques (Beaugrand *et al.*, 2008). Par conséquent, plutôt qu'un changement progressif, les écosystèmes pourraient connaître une série de changements soudains suivis de périodes de stabilité plus relative. La température module également, directement et indirectement, les interactions entre les espèces (c'est-à-dire la compétition et les interactions entre proies, prédateurs et agents infectieux), ce qui entraîne des modifications de la biodiversité, de la structure et du fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème (Edwards & Richardson, 2004). Au niveau des espèces, l'une des premières conséquences d'un changement de température est observée dans leur phénologie et leur aire de répartition (Beaugrand *et al.*, 2002). Beaugrand *et al.* (2008) ont ainsi montré qu'une augmentation apparemment faible d'un peu plus de 1,1°C de la température de la mer du Nord entre 1965 et 2005 a été suffisamment importante pour impacter l'ensemble de l'écosystème, le faisant passer d'un système boréal à un système tempéré. En utilisant les données du « Continuous Plankton Recorder » (CPR) sur plusieurs groupes de zooplancton dans l'Atlantique Nord, Beaugrand *et al.* (2009) révèlent que leur biodiversité répond rapidement à l'augmentation de la température de surface en se

déplaçant vers le nord à une vitesse d'environ 23 km.an⁻¹. De manière plus précise, cette étude détecte pour la mer du Nord un mouvement marqué vers le nord du groupe des espèces d'eaux peu profondes et du groupe d'espèces du plateau continental, ce dernier groupe enregistrant une diminution importante d'abondance plus au sud dans la zone du golfe de Gascogne. Toujours dans l'Atlantique et en utilisant des séries de données sur le mesoplancton entre 1950 et 2016 et des données satellitaires estimant la concentration en chlorophylle *a* et la température de surface, Vereshchaka *et al.* (2023) ont montré par l'utilisation de modèles « Generalized Linear Mixed Model » une baisse significative de la biomasse. Cette tendance a été couplée avec des effets statistiquement significatifs entre la hausse de la température en lien et la baisse de chlorophylle *a*. Les conclusions des auteurs suivent la logique qu'une augmentation de la température conduit à une augmentation de la stratification, entraînant un déclin de la chlorophylle *a* et une extension des zones peu productives (Vereshchaka *et al.*, 2023). Ceci expliquerait la baisse de biomasse constatée pour les bas niveaux trophiques du zooplancton, et pourrait entraîner l'amplification de la baisse de biomasse pour les plus hauts niveaux trophiques avec un impact conséquent sur la chaîne alimentaire marine, dont les populations halieutiques. Enfin, Hinder *et al.* (2012), à l'aide de données du CPR, ont généré une série temporelle d'occurrences d'espèces de diatomées et dinoflagellés de près de 50 années pour l'Atlantique Nord et la mer du Nord. Les auteurs constatent un déclin de l'abondance des dinoflagellés particulièrement depuis 2006 et une hausse de l'abondance des diatomées. L'abondance relative des diatomées comparée aux dinoflagellés a connu ainsi une croissance marquée : le ratio diatomées / dinoflagellés passerait en 50 ans de 0,6 à 1,8 avec une accélération depuis le début des années 2000. L'origine de ce basculement serait dû à un effet d'interaction entre la hausse de la température de l'eau et des conditions estivales plus venteuses.

Concernant la phénologie, Edwards & Richardson (2004) ont décrit des changements au sein du phytoplancton suite au réchauffement de l'océan. Ce dernier affecte le cycle saisonnier des espèces. Ces changements massifs en termes de phénologie apparaissent dès 0,9 °C d'augmentation de la température de surface. L'ampleur de ces changements apparaît comme plus significative que celle issue d'études terrestres (Root *et al.*, 2003), ce qui pourrait indiquer que les communautés marines ont une sensibilité plus importante au changement climatique. En outre, l'étude d'Edwards & Richardson (2004) a montré une réponse au réchauffement différente entre les communautés biologiques, ce qui crée un décalage entre les niveaux trophiques, conforme à la théorie du match-mismatch (Cushing, 1990). Ce décalage affecte directement les populations de plus haut niveau trophique incluant les espèces commerciales de poissons, les mammifères marins et les oiseaux marins. Beaugrand & Reid (2003) ont par ailleurs établi que le changement climatique avait induit des changements sur le long terme sur les trois niveaux trophiques correspondants respectivement au phytoplancton, zooplancton et saumon. Les variations successives du phytoplancton et zooplancton du fait de l'augmentation de la température sur la zone ont causé la chute des populations de saumons.

Plus récemment, Henson *et al.* (2021) ont analysé, à l'aide de plusieurs modélisations des écosystèmes marins, l'évolution de trente-cinq types de phytoplancton pour ce siècle. Ils ont ainsi pu évaluer les changements intervenants dans la composition des communautés

phytoplanctoniques, dans leur cycle de vie et leur structure de taille tout au long du 21^{ème} siècle. Ils ont pu montrer que le taux de renouvellement de la communauté phytoplanctonique devient de plus en plus rapide au cours du siècle, et que sa composition devient de plus en plus instable en réponse au changement climatique. Les projections établissent que la biomasse phytoplanctonique devrait décroître sur quasiment tous les océans tempérés, tropicaux et subtropicaux, du fait notamment de la baisse en apport de nutriments (figure 24). A l'inverse, une augmentation de la biomasse est attendue aux plus hautes latitudes du fait du recul des glaces, de périodes de croissances plus longues et de taux de croissance plus rapides en relation avec l'augmentation de la température.

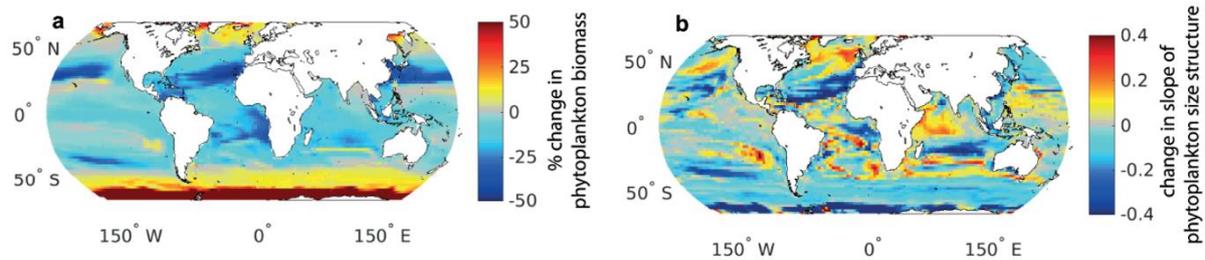


Figure 24 : Modélisations des changements dans les communautés phytoplanctoniques entre une période de référence (moyenne 2005-2024 et la fin du siècle (moyenne de 2081 à 2100)). (a) pourcentage de changement dans la biomasse phytoplanctonique totale (b) changements de la pente de la structure de taille de la communauté phytoplanctonique, où des valeurs négatives indiquent une plus grande abondance des espèces de petites tailles. D'après (Henson *et al.*, 2021).

La richesse phytoplanctonique serait aussi affectée et diminuerait de façon importante d'ici 2100 dans de larges zones de l'hémisphère Nord, des régions tempérées et subtropicales (64 % de l'espace compris en 23 et 55° de latitude nord). A l'inverse, la richesse augmenterait de plus de 30 % dans les régions polaires du fait de la colonisation par de nouvelles espèces de ces océans. Le déclin des apports en nutriments entraînerait la disparition d'espèces moins compétitives et des espèces phytoplanctoniques les plus grandes (Dutkiewicz *et al.*, 2020). Une évolution des communautés phytoplanctoniques vers des espèces de plus petites tailles est une des marques de la « tropicalisation » des latitudes tempérées et polaires (Ibarbalz *et al.*, 2019), avec un accroissement des diatomées et des dinoflagellés mixotrophes. L'étude d'Henson *et al.* (2021) montre que les changements de taille du phytoplancton dus au changement climatique impliquent une dominance plus marquée des espèces de petite taille (figure 24). L'idée que les organismes phytoplanctoniques puissent migrer pour retrouver des conditions environnementales analogues a été évoquée dans la littérature (Parmesan, 2003 ; Burrows *et al.*, 2011). Toutefois, les résultats de modèle montrent que la relocalisation des communautés, en termes de classes de taille et de groupes fonctionnels, n'évite pas forcément leur extinction d'ici 2100 particulièrement pour les diatomées et le phytoplancton de grande taille. Ceci impliquerait que les plus hauts niveaux trophiques n'auraient pas seulement besoin de migrer pour retrouver des conditions climatiques analogues (*e.g.* en suivant les isothermes (Chivers *et al.*, 2017)), mais aussi pour rester dans des zones de régime alimentaire analogues.

De façon complémentaire, l'impact du changement climatique sur le phytoplancton et le zooplancton a fait l'objet d'une série de modèles de distribution pour 336 espèces de phytoplancton par Bennedetti *et al.* (2021). Ces auteurs ont ainsi pu déterminer leurs habitats préférentiels présents et futurs. Pour la fin du siècle, la modélisation montre une

augmentation générale de la richesse spécifique du phytoplancton et un déplacement vers les pôles de la distribution des espèces à la vitesse moyenne de 35 km/décennie. Les changements dans la moyenne annuelle de la richesse en espèces de phytoplancton, la composition et la structure en tailles sont les plus importants dans les latitudes tempérées et dans l'arctique. Des espèces de diatomées et copépodes, plus petites et adaptées aux eaux chaudes, remplaceront des espèces plus grandes aux latitudes élevées. Cela pourrait avoir pour conséquence d'affaiblir l'efficacité de la pompe à carbone, les organismes plus grands disposant de traits fonctionnels qui favorisent l'export de la matière organique. Les océans de l'hémisphère Sud apparaissent comme les zones les moins sensibles au changement climatique et au changement dans la diversité du plancton. La majorité des études indique que la diversité du phytoplancton et du zooplancton est largement contrôlée par le climat (Hays *et al.*, 2005 ; Righetti *et al.*, 2019) avec la température comme principale composante (Rutherford *et al.*, 1999).

2.3.5 Réponses aux pressions : impacts

Stratégies de gestion pour traiter les pressions et en limiter les impacts sur le phytoplancton (diminution des apports en nutriments, mise en place de zones protégées). Efficacité de ces différentes mesures vis-à-vis du phytoplancton et plus globalement de l'écosystème marin.

Gestion de l'eutrophisation et traitements des pressions

Depuis les années 70, les conséquences négatives des pressions anthropiques sont devenues évidentes pour l'environnement marin et des mesures ont commencé à être prises. Les sources de pollution ont été les premières cibles et le traitement des eaux usées a été mis en place sur une large échelle. Les concentrations en nutriments ont diminué graduellement : de rapides progrès ont été faits dans la réduction du phosphore dans les eaux usées urbaines et industrielles. Par contraste, les émissions d'azote sont restées élevées et restent problématiques. Pour s'attaquer à l'eutrophisation, les solutions envisagées doivent prendre en compte l'ensemble du continuum terre – mer (Le Moal *et al.*, 2019).

D'un point de vue réglementaire, plusieurs textes européens mentionnent l'eutrophisation et y associent une surveillance régulière voire y apportent une tentative de régulation. La directive sur les nitrates (European Commission, 1991), qui se concentre sur les nitrates d'origine agricole, exige la définition et la délimitation des zones vulnérables aux nitrates. Ces zones vulnérables concernent les bassins versants, qui contribuent au ruissellement vers les masses d'eau côtières qui ont ou risquent d'avoir (i) une concentration supérieure aux normes relatives à l'eau potable ou (ii) des phénomènes d'eutrophisation. Cette directive exige la collecte et le traitement des rejets d'eaux usées, avec des normes d'émission spécifiques aux sources ponctuelles mais pas de normes pour l'environnement récepteur. La DCE (European Commission, 2000) et la DCSMM (European Commission, 2008) exigent la mise en œuvre des mesures nécessaires pour maintenir ou atteindre l'objectif du bon état écologique par une caractérisation régulière de l'état de santé des hydrosystèmes. A l'exception de la DCSMM, ces directives ne fournissent pas de recommandations spécifiques sur l'eutrophisation, qui est considérée comme faisant partie d'un ensemble de pressions potentiellement impactantes. Une surveillance ciblée est mise en place pour évaluer le respect des normes de qualité de l'eau et des normes écologiques. La norme de potabilité de 50 mg.l⁻¹ pour les nitrates,

fréquemment citée dans la réglementation (European Commission, 1998), n'est pas adaptée à la protection des milieux contre le processus d'eutrophisation. Des concentrations de nitrates de 1 à 3 mg.l⁻¹ sont caractéristiques des zones à très faible pression humaine ; certaines publications identifient un point de basculement pour des valeurs à peine supérieures, par exemple, dans le cas de changements précoces dans la composition des espèces de macrophytes (James *et al.*, 2005).

Les actions permettant de limiter les apports en nutriments venant des bassins versants sont donc essentielles (Conley, 1999 ; Jarvie *et al.*, 2018). Elles doivent s'inscrire dans une perspective de long terme, en lien avec les mécanismes de transfert, de rétention et d'élimination des nutriments le long du continuum terre-mer. Les temps de transit longs expliquent en partie la faible diminution observée des charges en azote, et dans une moindre mesure des charges en phosphore, aux exutoires des bassins versants, malgré les efforts de réduction des apports depuis plusieurs années. Une réduction conjointe des apports en N et P est donc indispensable pour enrayer l'eutrophisation le long du continuum terre-mer (Paerl, 2009 ; Paerl *et al.*, 2016), même si schématiquement, le facteur de contrôle, très débattu dans la littérature scientifique (Blomqvist *et al.*, 2004 ; Howarth & Marino, 2006 ; Elser *et al.*, 2007 ; Conley *et al.*, 2009), se déplace globalement du phosphore en eau douce vers l'azote en milieu marin.

Billen & Garnier (2007) analysent ainsi différents scénarios passés : ils reconstituent le fonctionnement biogéochimique des systèmes fluviaux de la Seine et de l'Escaut et analysé plusieurs études rétrospectives réalisées pour d'autres systèmes fluviaux soumis à des conditions tempérées et à une forte influence humaine. Ces éléments montrent que la zone côtière a reçu dès le début du 19^{ème} siècle de l'azote et du phosphore en excès par rapport à la silice selon les rapports de Redfield et Brzezinski. La période 1950-1990 a été la pire en terme de déséquilibre des apports de nutriments à la zone côtière dans les eaux tempérées (Billen & Garnier, 2007). Depuis les années 1990, les flux de phosphore ont diminué très rapidement, en grande partie grâce à l'amélioration du traitement des eaux usées urbaines et à l'interdiction concomitante des polyphosphates dans les lessives, tandis que les apports d'azote restent élevés en raison des pratiques agricoles intensives, ce qui crée une situation biogéochimique sans précédent dans la zone côtière, avec un faible taux de phosphore mais une forte contamination par l'azote (Billen & Garnier, 2007). De leur côté, Devreker & Lefebvre (2018) rapportent une stagnation ou même une augmentation des flux d'azote provenant de la Somme et de la Seine depuis les années 1990. A l'échelle de l'Atlantique et des états côtiers, la convention OSPAR évalue qu'au cours de cette dernière période, (i) les flux d'azote ont stagné sans tendance significative, sauf dans la partie nord de la zone d'étude où ils ont augmenté (Artois-Picardie) (ii) il y a eu des diminutions significatives des flux de phosphate dans l'ensemble de la zone (OSPAR Commission, 2014a).

La prévision de l'évolution de l'état d'eutrophisation de certaines zones côtières s'appuie sur les modèles numériques de cycles biogéochimiques. L'application de ces modèles (Ménèsquen *et al.*, 2018b) à la façade Manche-Atlantique montre en général que la réduction des apports anthropiques de phosphore a pu, comme en Baie de Seine, faire passer le contrôle de l'eutrophisation printanière dans les panaches de fleuves sous le contrôle du phosphore ;

ces modèles révèlent aussi que des réductions importantes des apports, tant d'azote que de phosphore, n'auraient que peu d'effet sur les blooms dominants de diatomées, alors qu'ils permettraient de diminuer notablement les blooms minoritaires de dinoflagellés, sensibles aux apports d'azote.

Mise en place de zones marines protégées

La conservation des zones côtières et marines est importante pour maintenir la biodiversité et garantir que les écosystèmes et leurs services soient pleinement fonctionnels. Les Aires Marines Protégées (AMP) jouent un rôle essentiel dans la conservation des écosystèmes côtiers et marins (Worm, 2017), par la sauvegarde de la nature, des milieux menacés (Rubies & Zabala, 1990) et de la protection de la biodiversité (Pierpaolo *et al.*, 2013). Cependant, elles procurent aussi d'importants avantages économiques et sociétaux et soutiennent les moyens de subsistance locaux (Badalamenti *et al.*, 2000).

La stratégie de l'Union Européenne (UE) en faveur de la biodiversité pour 2030 a fixé l'objectif suivant (European Commission, 2022): d'ici à 2030, au moins 30 % de la zone maritime devrait être légalement protégée (10 % de la zone maritime devant faire l'objet d'une protection forte). Au cours de la dernière décennie, la superficie totale couverte par les AMP dans l'UE a considérablement augmenté, passant de 5,9 % en 2012 à 12,1 % en 2021. Cette évolution résulte à la fois de l'expansion du réseau Natura 2000 - un réseau de zones protégées désignées en vertu des directives "Oiseaux" et "Habitats" de l'UE (European Commission, 2009) - et des zones protégées créées dans le cadre de désignations nationales complémentaires.

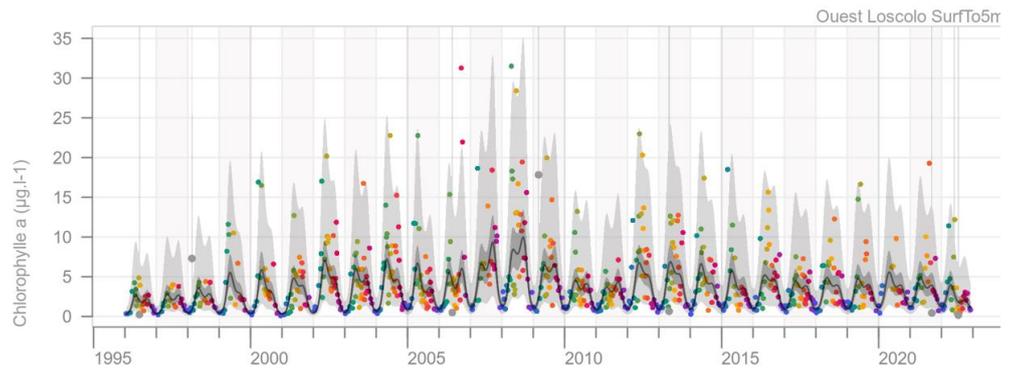
Pour atteindre leurs objectifs de conservation de la biodiversité, les zones marines protégées peuvent bénéficier d'approches écosystémiques. Dans ce cadre, documenter la variation des indicateurs du plancton et leur lien avec le changement climatique revêt une importance particulière mais n'a pas encore fait l'objet d'études nombreuses. Tweddle *et al.* (2018) suggèrent que les impacts potentiels des activités maritimes sur les communautés phytoplanctoniques soient intégrés dans les mesures de gestion des zones protégées dans une démarche écosystémique. Benedetti *et al.* (2019) ont ainsi étudié au sein du Parc National Marin d'Iroise les variations temporelles de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique pour mieux comprendre la dynamique des poissons pélagiques, des mammifères et des oiseaux marins. Cette démarche pourrait permettre de mieux appréhender l'impact du changement climatique sur la biomasse phytoplanctonique en se servant des aires marines protégées comme zones de référence, moins soumises aux pressions anthropiques locales.

2.4 Conclusion

L'évaluation de la dynamique de la biomasse phytoplanctonique, et de son proxy, la chlorophylle *a*, s'inscrit dans des phénomènes particulièrement complexes, impliquant à la fois des processus physiques et biologiques. Les outils permettant d'appréhender cette complexité se sont cependant grandement développés au cours de ces dernières années avec l'utilisation de données satellite de plus en plus résolues dans le temps et l'espace et de modèles hydrodynamiques et d'écosystèmes de plus en plus aboutis opérant sur des séries temporelles conséquentes.

L'action de l'homme sur l'environnement marin est significative, la présentation des pressions environnementales influençant le phytoplancton témoigne de l'étendue des travaux entrepris dans ce domaine, mais également de la complexité de son étude. En effet, le phytoplancton est influencé par un ensemble de facteurs environnementaux variables déterminant son cycle de vie, sa dynamique spatio-temporelle, la structure et la composition des communautés. En particulier, dans les zones côtières, l'ensemble de ces pressions agissent de manière conjointe et les conséquences sur le phytoplancton sont difficilement dissociables. Il reste une vraie difficulté à évaluer aux échelles régionales les effets du changement global au regard des contextes locaux, et en particulier des apports anthropiques issus des grands fleuves. L'application des directives européennes évoquées dans ce paragraphe ne permet pas une vision à long terme des tendances ni de différencier facilement les différents impacts, qu'ils soient globaux ou plus locaux. Le contexte côtier de cette thèse aborde cette problématique et chaque cas d'étude, quoi que bénéficiant d'une méthodologie quasi-similaire, doit être soigneusement analysé en regard des conditions locales.

Dans cette optique, les systèmes d'observation restent essentiels pour l'analyse des changements dans les écosystèmes marins. Les séries temporelles provenant de diverses sources et permettant l'étude de la dynamique du phytoplancton doivent non seulement disposer de séries longues, supérieures à la décennie, mais aussi pouvoir bénéficier de traitements communs afin d'établir des comparaisons pertinentes. Tout l'enjeu de ce travail consiste à établir ce contexte commun de traitements de données et de bénéficier via les différentes typologies d'éléments explicatifs complémentaires.



CHAPITRE 3 Contenu du chapitre

DONNEES ET METHODES

Ce chapitre présente les méthodes et données utilisées.

- La méthodologie générale est présentée.
- Les données *in situ* et satellitaires utilisées sont détaillées, tout comme le choix de l'algorithme OC5.
- Les principes des Modèles Linéaires Dynamiques sont exposés.

3 Données et Méthodes

3.1 Introduction

Ce chapitre présente les données et méthodes utilisées. Les étapes de la méthodologie générale employée sont d'abord détaillées en expliquant les enjeux ayant conduit au choix des données puis les différentes méthodes mises en œuvre pour le traitement des séries temporelles.

La seconde partie décrit les données utilisées et acquises dans le cadre du réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines (REPHY). Les protocoles d'échantillonnage sont présentés, ainsi que les méthodes d'analyse, d'observations et de dénombrement du phytoplancton. Une attention particulière est portée aux analyses des nutriments et de la chlorophylle a , puisque ce sont ces mesures qui sont traitées en lien avec les données issues du satellite. Concernant ces dernières, les différents capteurs sont présentés avec leurs caractéristiques propres ainsi que les algorithmes utilisés pour estimer la chlorophylle a et la turbidité. Une partie spécifique traite de la constitution des séries temporelles afin d'assurer une cohérence de traitements avec les données *in situ* du REPHY.

La troisième partie dresse un panorama des approches utilisées pour le traitement des séries temporelles. Elle décrit ensuite le traitement univarié retenu des séries temporelles, c-à-d. à l'aide de Modèles Linéaires Dynamiques (DLM), que celles-ci proviennent du REPHY ou d'observations satellitaires. Les sorties désaisonnalisées des DLM sont ensuite valorisées par le calcul et la spatialisation des variations de la chlorophylle a puis via une partition hiérarchique de variance permettant la mise en relation des paramètres environnementaux et l'évolution de la chlorophylle a . Il y est aussi précisé les méthodes de spatialisation et de quantification des tendances ainsi que les intérêts et limites pouvant être identifiés à ce stade.

Cette section sert de référence aux chapitres détaillant les cas d'études correspondant aux différentes zones sélectionnées. Ceux-ci ont leur propre partie décrivant les données et méthodes employées dans leurs cas particuliers, tout en se référant à celui-ci.

3.2 Méthodologie employée

La méthodologie employée est conçue pour répondre à notre problématique de départ à savoir : (i) être capable de traiter d'une façon identique des séries temporelles d'origines diverses mais complémentaires (ii) pouvoir spatialiser et quantifier des tendances à l'échelle régionale (iii) exploiter la complémentarité des données pour expliquer à l'aide de l'une des typologies les tendances calculées à plus large échelle par d'autres. Ces éléments étant posés, le choix des données et des méthodes à appliquer en découle.

La méthodologie se décompose en trois étapes que la figure 25 synthétise chronologiquement.

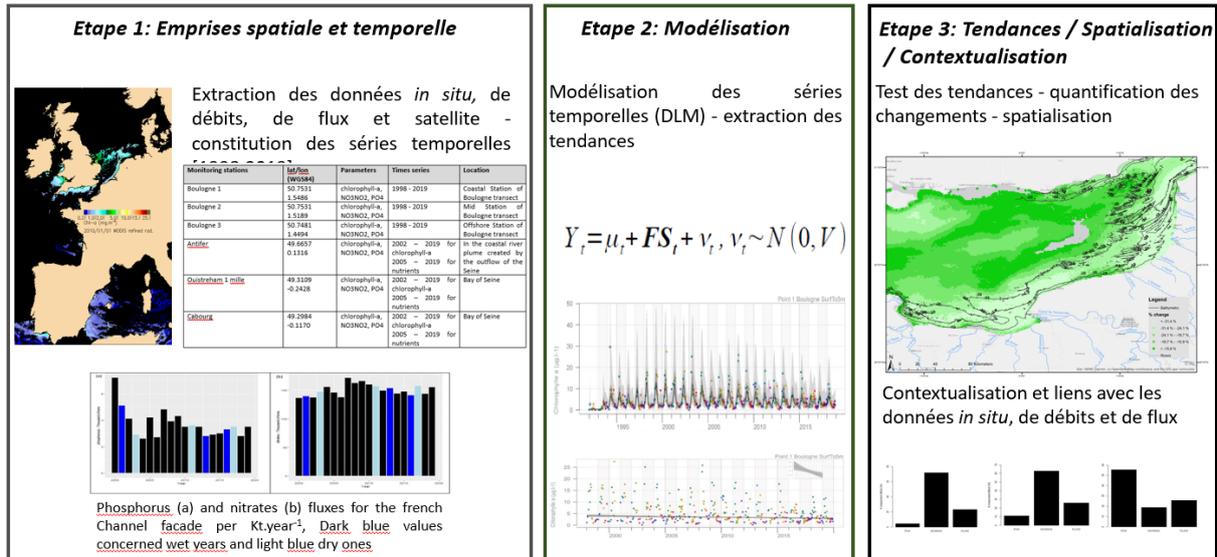


Figure 25 : Etapes de la méthodologie employée pour les différents cas d'utilisation

Emprises spatiale et temporelle

Cette étape permet l'identification des emprises spatiales et temporelles en fonction des objectifs poursuivis et des données disponibles. Les données proviennent du réseau REPHY (REseau d'observation du PHYtoplancton) pour les données *in situ* (REPHY, 2022), du Ministère de l'environnement pour les données de débits des fleuves (<http://hydro.eaufrance.fr/>), d'OSPAR ou du Service des Données et Etudes Statistiques (SDeS – ministère de l'environnement) pour les données de flux et de trois capteurs différents pour les images satellite permettant d'évaluer la chlorophylle : SeaWiFS, MODIS et OLCI.

La fenêtre temporelle d'analyse est choisie pour être commune à l'ensemble des sources de données en tenant compte de deux critères : (i) la possibilité de constituer des séries temporelles du REPHY sur les paramètres choisis (nitrates+nitrites, chlorophylle *a*, phosphate) d'au moins 10 ans (ii) l'existence de séries temporelles issues de l'imagerie satellitaire constituées à partir d'images journalières L3 ou L4 estimant la chlorophylle *a* et les matières en suspension sur une durée d'au moins 15 ans. La fenêtre temporelle annuelle concernant l'imagerie satellitaire est réduite à la période dite « productive » pour le calcul des moyennes annuelles, c'est-à-dire la période de l'année où la lumière ne devient plus limitante et les apports en nutriments en lien plus direct avec la dynamique du phytoplancton. Sa définition est explicitée dans l'étude concernant la Manche. Enfin, des années dites « sèches » et « humides » ont été identifiées en fonction des débits des fleuves majeurs des différentes zones d'étude. Cette méthodologie est valable pour les deux cas d'étude présentés dans les chapitres 4 et 5, le cas d'étude du chapitre 6 sur Mayotte étant particulier du fait de la pauvreté en données *in situ* sur la zone.

L'identification de l'emprise spatiale résulte de l'objectif d'une analyse à une échelle régionale comportant les lieux *in situ* les plus représentatifs et les informations sur les fleuves les plus impactant de la zone. Les lieux représentatifs sont remarquables par leur configuration permettant d'analyser une dynamique spatiale (*e.g.* transect côte-large) ou l'impact d'un fleuve (*e.g.* Baie de Seine). Ces lieux doivent se trouver à plus de 3 km au large pour faciliter

la comparaison avec les données satellite. Seules les données du REPHY (REPHY, 2022) qualifiées à « Bonne » ou « sans qualification » sont retenues. L'imagerie satellitaire journalière est extraite depuis une emprise couvrant toute la zone choisie (*e.g.* La Manche). Le pool d'images ainsi constitué est ensuite lu pour constituer pour chacun des pixels géoréférencés une série temporelle comportant les paramètres choisis. Concernant le capteur OLCI, les images n'étant acquises que depuis 2016, seule six années de données ont pu être traitées et les séries ayant moins de 20 valeurs n'ont pas été utilisées

Les données, quelles que soient leurs sources, sont regroupées suivant un format texte structuré de la même manière. L'agrégation temporelle pour toutes les données est choisie pour être conforme à la fréquence d'échantillonnage du REPHY « observation », c'est à dire au demi mois.

Modélisation

Les DLM sont ensuite utilisés pour décomposer les séries temporelles en tendance et saisonnalité. Le cas échéant, les résultats ont permis d'effectuer un contrôle qualité des séries temporelles. A plusieurs reprises, aussi bien pour le satellite que pour les données *in situ*, des retours ont été faits vers les producteurs pour modifier les données.

Tendances / Spatialisation / Contextualisation

Pour chaque série temporelle, un test de tendance linéaire monotone utilisant un test non paramétrique modifié de Mann-Kendall (MK) (Hamed & Ramachandra Rao, 1998) est effectué sur les tendances désaisonnalisées issues des DLM. Lorsque les tendances monotones sont significatives (c'est-à-dire $p < 0,05$), la ligne robuste de Sen (Sen, 1968) est ajustée et les changements calculés à partir des différences entre le début et la fin de cette droite.

Deux types de cartographies sont produites à partir des données satellites. D'une part, des cartographies générales de situation, illustrant les moyennes, ont été réalisées. D'autre part, la constitution des cartes de tendance de la chlorophylle a s'est appuyée sur le traitement présenté ci-avant des séries de tous les pixels des emprises des cas d'étude et de toute la fenêtre temporelle retenue. Afin de quantifier la variabilité interannuelle, les changements entre le début et la fin des lignes robustes de Sen ont été calculés. Ces changements sont cartographiés à la fois en pourcentages et en concentrations ($\mu\text{g.l}^{-1}$), avec des classes de couleur basées sur les valeurs des cinq percentiles calculés sur toute la série spatio-temporelle : en dessous du 50^{ème}, entre le 50^{ème} et le 70^{ème} percentile ; entre le 70^{ème} et le 80^{ème} percentile ; entre le 80^{ème} et le 90^{ème} percentile ; et au-dessus du 90^{ème} percentile.

Enfin et dans le but d'évaluer les contributions indépendantes des flux de nutriments et des débits à la variance totale de la chlorophylle a , une partition hiérarchique de variance (Mac Nally, 2000 ; Walsh & Mac Nally, 2013) est mise en œuvre sur les séries temporelles *in situ* désaisonnalisées. Cette méthode est utilisée pour évaluer le pouvoir explicatif indépendant (c'est-à-dire le pourcentage de contribution indépendante) des concentrations mensuelles moyennes des nitrates-nitrites, des phosphates et des débits sur les concentrations mensuelles moyennes de chlorophylle a . Le pouvoir explicatif a été exprimé en tant que pourcentage de la variance totale expliquée. L'intérêt de la partition hiérarchique de variance

est de permettre d'atténuer la multi colinéarité (Mac Nally, 2002 ; Heikkinen *et al.*, 2005 ; Jansson *et al.*, 2014) si l'on reste limité à moins de 9 variables explicatives (Olea *et al.*, 2010).

Une procédure de permutation des données permet la réalisation de tests identifiant les variables à retenir (Mac Nally, 2002).

Mise en œuvre technique

Tous les traitements ont été effectués à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2021) en s'appuyant pour le test de Man Kendall sur le package 'modifiedmmk' et pour la partition hiérarchique de variance sur le package 'hier.part'. Une parallélisation des traitements a été nécessaire en utilisant le package « parallel » (R-Core, 2015). Le logiciel de cartographie utilisé est ArcGIS dans sa version 10.7.

3.3 Données et séries temporelles

3.3.1 Le réseau d'observation du phytoplancton : le REPHY

3.3.1.1 Description du réseau

L'objectif du REPHY est l'observation de la biomasse, de l'abondance et de la composition du phytoplancton marin des eaux côtières et lagunaires, ainsi que du contexte hydrologique afférent (Belin & Soudant, 2018). L'acquisition simultanée de paramètres physiques et chimiques permet de caractériser et de comprendre les processus gouvernant les écosystèmes côtiers et en particulier l'étude de la dynamique de la biomasse. Cet objectif général du réseau se décline selon trois composantes : « observation », « surveillance » et « sanitaire ». La composante observation est celle utilisée dans le cadre de ce travail, du fait de la longueur des séries temporelles disponibles, comparables à celles du satellite, et du nombre d'études les utilisant.

La composante « observation » a pour objectif de répondre à des questions de recherche avec en particulier :

- L'analyse de la réponse des communautés phytoplanctoniques aux changements environnementaux,
- La participation à la définition de niches écologiques du phytoplancton, c'est à dire des combinaisons de paramètres environnementaux correspondant aux conditions favorables à une espèce,
- La détection des variations de phénologie, donc du cycle de vie d'une espèce en relation avec les variations saisonnières et climatiques,
- La caractérisation des traits et des groupes fonctionnels, afin de pouvoir classer les espèces phytoplanctoniques d'après leur morphologie et leurs traits physiologiques,
- L'évaluation de la qualité du milieu littoral au travers d'indicateurs tels que ceux décrits pour la DCE et la DCSMM.

Le REPHY « observation » est composé de 36 lieux répartis sur toutes les façades du littoral (figure 26). Nombre de ces lieux ont des séries de données initiées en 1987 et toujours suivies. Les caractéristiques de ce réseau sont :

- Un échantillonnage toute l'année avec une fréquence par quinzaine,
- Une observation du phytoplancton total, qui représente plus de 27 600 flores totales à ce jour, pouvant remonter à 1987,
- Les paramètres de température, salinité, turbidité et oxygène dissous sont mesurés et ceci principalement en subsurface (0-1 m). Des prélèvements d'eau destinés à mesurer la chlorophylle *a* et les sels nutritifs sont effectués à la même profondeur pour être analysés en laboratoire. Sur certains lieux, une analyse pigmentaire phytoplanctonique (11 lieux en Manche-Atlantique, 1 en Méditerranée) ou de cytométrie en flux dans les lagunes méditerranéennes est réalisée.

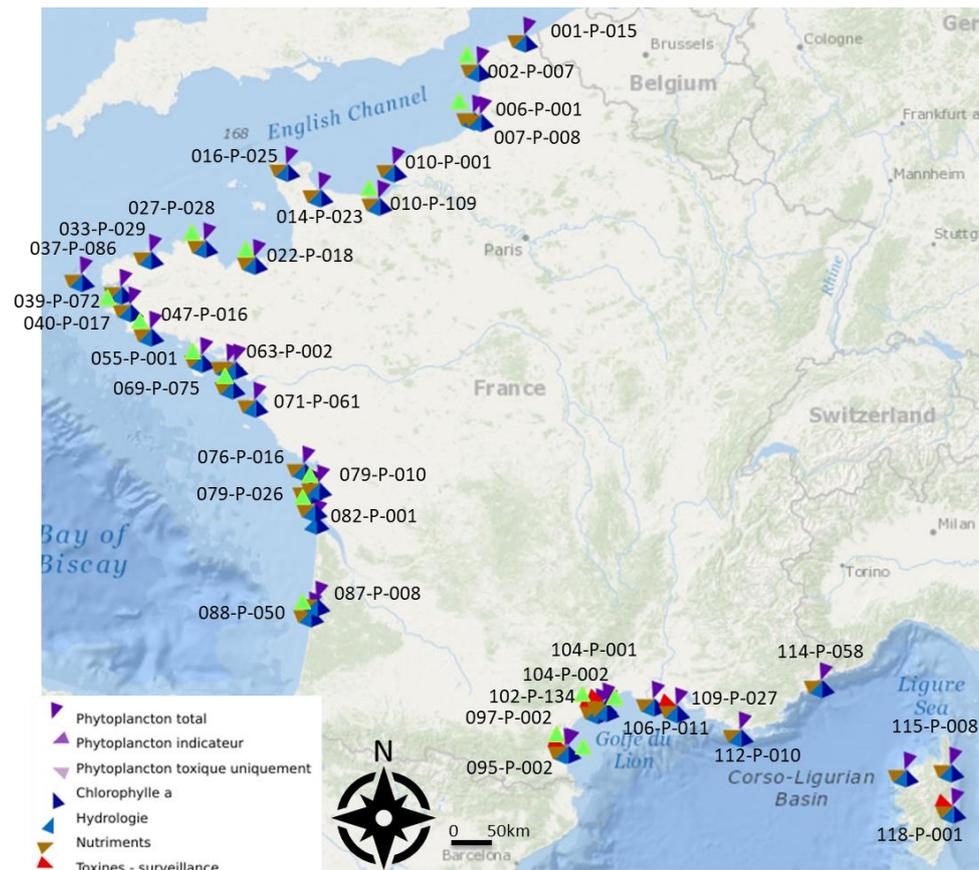


Figure 26 : Cartographie des lieux REPHY « observation » pour la France métropolitaine. Un code est systématiquement associé à chaque lieu, ce code ayant une signification géographique en regard d'une segmentation des côtes par zones suivant différents critères. A chacun des lieux est associée une symbologie spécifique indiquant les mesures faites (phytoplancton total, chlorophylle *a*, hydrologie ou encore nutriments).

La composante « surveillance » s'attache à répondre aux directives européennes (DCE et DCSMM) pour le phytoplancton et l'hydrologie en complétant la composante « observation ». Son fonctionnement est moins contraignant que le REPHY « observation » avec une période d'observation parfois réduite, une fréquence d'échantillonnage mensuelle et une observation du phytoplancton adaptée, basée notamment une flore indicatrice excluant les espèces peu abondantes.

Suite à la mise en place de la DCE, Le REPHY s'est étendu dans les cinq Départements et Régions d'Outre-Mer (DROM : Martinique, Guadeloupe, Guyane, La Réunion et Mayotte) et à Saint Martin (Collectivité d'Outre-Mer). Pour répondre à la directive, le réseau met en œuvre

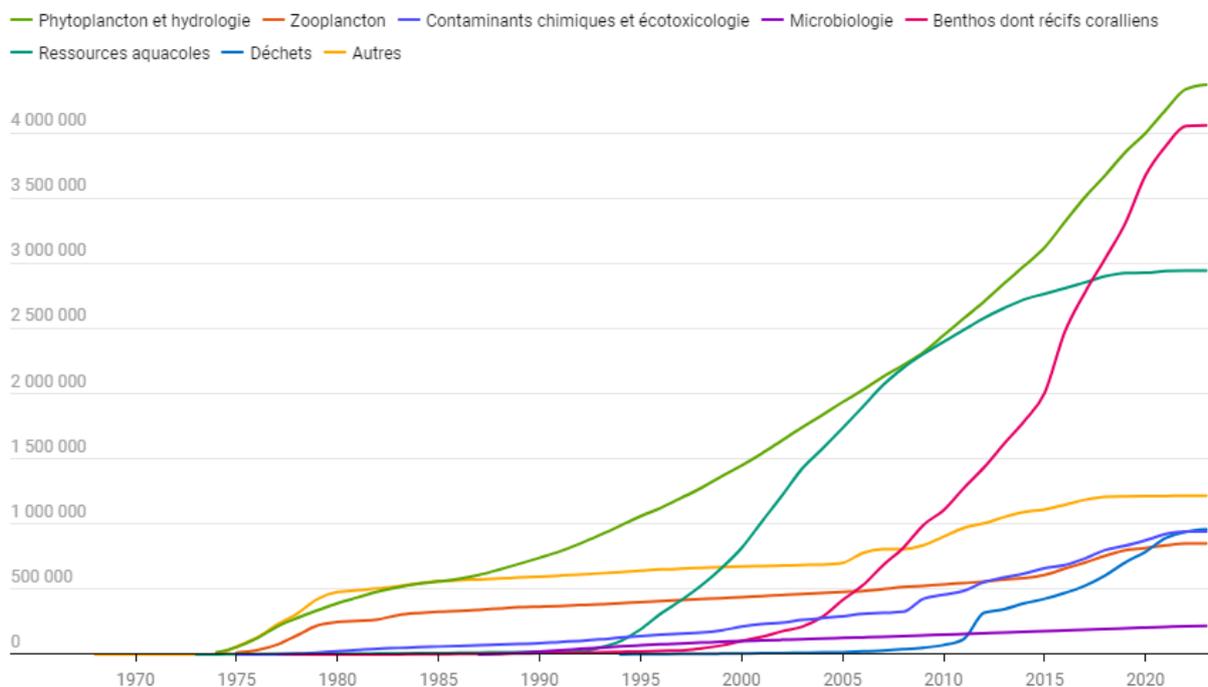
l'équivalent de la composante « surveillance » de la métropole, tout en effectuant systématiquement des flores totales accompagnés des paramètres hydrologiques cruciaux. Les paramètres additionnels comme les pigments ou la mesure par cytométrie en flux sont aussi effectués. Au total, flores totales (observation), flores indicatrices (DCE) et flores partielles (sanitaire) représentent plus de 92 600 lectures depuis 1987 réparties sur 552 lieux de surveillance.

Pour l'ensemble des lieux de surveillance présentés dans la figure 26, le REPHY applique un protocole standardisé d'échantillonnage, d'observation, de dénombrement du phytoplancton et de mesures des paramètres environnementaux (Neaud-Masson *et al.*, 2023). L'ensemble de ces étapes est effectué en métropole par les neuf Laboratoires Environnement Ressources (LER - <https://littoral.ifremer.fr/Laboratoires-Environnement-Ressources>) répartis sur tout le littoral. Régionalement, le REPHY est complété pour certains paramètres par des réseaux de surveillance spécifiques financés localement : il s'agit du Suivi Régional des Nutriments (SRN) en Artois Picardie, du Réseau Hydrologique du Littoral Normand (RHLN) en Normandie et Arcachon Hydrologie (ARCHYD) dans le bassin d'Arcachon.

Enfin, l'ensemble des données est stocké dans le Système d'Informations « Quadrigé2 », qui dispose d'un ensemble de fonctionnalités permettant une qualification des données. Cette procédure permet d'associer à la donnée un niveau de qualité allant de « Bon », puis « Douteux » à « Faux » : elle identifie ainsi les données directement utilisables pour une valorisation et avertit l'utilisateur d'un problème pour les autres dont il faudra tenir compte dans les traitements ultérieurs. Avant d'obtenir ce niveau de qualité, ce qui peut prendre un peu de temps, la donnée est au niveau « Non qualifié ». Comme son nom ne l'indique pas, ce niveau ne veut pas dire que la donnée n'ait pas subi de contrôle préalable. Il indique que le producteur s'est engagé sur sa validité, sans toutefois avoir passé des contrôles qualité rigoureux et remis la donnée dans le contexte de son échantillonnage ou de la série temporelle à laquelle elle appartient. Pour la seule thématique du phytoplancton, la banque Quadrigé recense à ce jour plus de 4 millions de résultats (figure 27).

Cumul annuel, par thématique, des résultats saisis dans la banque Quadrige

Nombre Total de résultat : 15 564 825



Mise à jour : Octobre 2023

Source: © Ifremer, 2023 • Créé avec Datawrapper

Figure 27 : Graphiques du cumul des résultats dans la base Quadrige par thématiques <https://envlit.ifremer.fr/Quadrige-la-base-de-donnees>

3.3.1.2 Paramètres mesurés et méthodes

Le tableau 5 synthétise les paramètres mesurés dans le cadre du REPHY « observations » ainsi que les méthodes utilisées en 2023. Il peut arriver sur certains lieux que plusieurs méthodes aient été utilisées au cours du temps. Ces changements de méthode d'analyse constituent un point de vigilance car il doit être vérifié qu'ils n'induisent de biais dans la série temporelle.

Tableau 5 : Liste des paramètres mesurés par le REPHY « observations » et méthodes associées en 2023

Paramètres	Méthodes
Flores totales	Utermöhl (1931)
Nano et picophytoplancton	Cytométrie en flux - Vaquer <i>et al.</i> (1996)
Chlorophylle <i>a</i> et phéopigments	Spectrophotométrie monochromatique ou fluorimétrie - Aminot & Kérouel (2004)
Pigments	HPLC - Van Heukelem & Thomas (2001) ou Zapata <i>et al.</i> (2000)
Nutriments: NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , PO_4^{3-} , SiOH_4	Fluorimétrie pour l'ammonium sinon Aminot & Kérouel (2007)
Hydrologie : température, salinité, turbidité et oxygène dissous	Mesure <i>in situ</i> avec sonde multiparamètres.

3.3.1.3 Sélection des séries temporelles du REPHY

Les lieux choisis ont dû répondre aux critères suivants :

- Être suffisamment éloignés de la côte, à plus de 3 km, pour que la comparaison avec les données satellite soit pertinente, ces dernières étant susceptibles d’être biaisées lorsque les lieux sont trop proches de la terre.
- Disposer d’une série temporelle concernant au moins la chlorophylle *a* et la matière en suspension d’une durée au moins égale à 15 ans. Des données de nutriments doivent également être disponibles sur les lieux choisis à des échelles temporelles identiques.

Les données extraites de Quadrigé2 ont toutes été sélectionnées suivant un critère d’un niveau qualité égal à « Bon » ou « Non qualifié ». Elles ont été systématiquement contrôlées par l’intermédiaire de l’application des DLM et certaines d’entre elles ont d’ailleurs été corrigées ou exclues. Seules les données de subsurface ont été considérées.

3.3.2 Données de débits et de flux

Les données de débits proviennent du SDeS (<http://hydro.eaufrance.fr/>). Elles ont été extraites sur le point de mesure le plus en aval possible des fleuves choisis. Les mesures sont des moyennes journalières exprimées en $m^3.s^{-1}$.

Les données de flux de nutriments sont issues du Riverine Inputs and Discharges (RID) OSPAR (OSPAR Commission, 2014a ; OSPAR Commission, 2023c). Elles sont exprimées en $kt.ann\acute{e}e^{-1}$ et sont estimées pour chaque bassin versant en azote total et phosphore total (<https://www.ospar.org/work-areas/hasec/hazardous-substances/rid>).

3.3.3 Données satellite

3.3.3.1 Capteurs et caractéristiques

Ne sont décrits dans cette section que les instruments utilisés dans le cadre de la thèse.

Tableau 6 : Satellite et instruments embarqués : liste des spectromètres imageur utilisés dans le cadre de la thèse – En gras les paramètres utilisés

Instrument	Agence spatiale	Satellite	Date de lancement	Fauchée (km)	Résolution spatiale (m)	Nombre bandes spectrales	Couverture spectrale (nm)
SeaWiFS	NASA	Orbview	09/1997	2800	1100 / 4500	8	402-885
MODIS – Aqua	NASA	Aqua (EOS-PM1)	04/05/2002	2330	250/500/ 1000	36	405–14385
MODIS - Terra	NASA	Terra (EOS-AM1)	18/12/1999	2330	250/500/ 1000	36	405–14385
OLCI	ESA/ EUMETSAT	Sentinel 3A	16/02/2016	1270	300 /1200	21	400-1020
OLCI	ESA/ EUMETSAT	Sentinel 3B	25/04/2018	1270	300 /1200	21	400-1020

Instrument SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor)

Les caractéristiques précises de l’instrument peuvent être consultées à [Caractéristiques SeaWiFS](#). Seules les données à 1 km de résolution ont été utilisées dans le cadre de nos travaux (tableau 6).

Instrument MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer)

Les caractéristiques précises de l'instrument peuvent être consultées à [Caractéristiques MODIS](#). Les données à 1 km de résolution ont été les seules à être utilisées (tableau 6).

Instrument OLCI (Ocean and Land Colour Imager)

Les caractéristiques précises de l'instrument peuvent être consultées à [Caractéristiques OLCI](#). Les données à 300 m de résolution ont été les seules à être utilisées (tableau 6).

Données de température de surface de la mer

Les données de température (SST) ont été obtenues auprès du « Group for High Resolution Sea Surface temperature » (GHRSSST - <https://www.ghrsst.org/>). Elles sont de niveau 4² issues du dernier « reprocessing » effectué par la NASA en 2018 et ont une résolution de 0,011°x0,011° (~1km). Le serveur de la NASA (NASA/JPL/PODAAC) a été utilisé pour l'extraction des données sur la zone de Mayotte.

Niveaux de traitements utilisés

Toutes les données satellites utilisées dans le cadre du travail de la thèse ont subi une correction des effets du transfert radiatif dans l'atmosphère (Gilerson *et al.*, 2022). En fonction des données disponibles, des produits de niveaux 3 ou 4, suivant la nomenclature de la NASA³, ont été sélectionnés pour les variables analysées, à savoir la chlorophylle *a*, les matières en suspension (MES), la turbidité ou la température de surface. Les produits L3, tels que définis pour cette thèse, proviennent des données acquises par un capteur unique (*e.g.* MODIS ou OLCI) et constituent des cartographies de variables (*e.g.* chlorophylle *a*, turbidité ...) sur des grilles spatio-temporelles uniformes par l'application d'algorithmes type OC5 sur les images d'origine. Les produits L4, toujours dans le cadre de cette thèse, désignent des produits issus de l'agrégation de plusieurs capteurs en vue de la constitution de cartographies de différentes variables toujours sur des grilles spatio-temporelles uniformes. Pour la chlorophylle, il s'agit d'images interpolées à partir des estimations OC5 de la chlorophylle *a* (Saulquin *et al.*, 2019). Cette interpolation est réalisée à l'aide de techniques de krigeage d'images quotidiennes provenant de plusieurs capteurs (*i.e.* SeaWiFS, MODIS, OLCI et VIIRS). Pour les données SST, les produits L4 utilisés pour le cas d'étude sur Mayotte sont générés en combinant des observations satellitaires et *in situ* et en appliquant des algorithmes d'interpolation (<https://www.ghrsst.org/ghrsst-data-services/for-sst-data-users/products/>).

3.3.3.2 Algorithme Ocean Colour 5 : OC5

De nombreux algorithmes bio-optiques existent pour dériver la chlorophylle *a* dans les eaux côtières à partir des données de luminance mesurées par le spectromètre embarqué. Dans cette section, l'algorithme OC5 conçu par Gohin *et al.* (2002) est présenté ; il est connu pour être robuste, largement utilisé, adapté aux eaux côtières de nos différents cas d'études et facilement exploitable dans un cadre de recherche à l'IFREMER.

² <https://www.earthdata.nasa.gov/engage/open-data-services-and-software/data-information-policy/data-levels>

³ <https://www.earthdata.nasa.gov/engage/open-data-services-and-software/data-information-policy/data-levels>

Principes de l'algorithme

La télédétection permet une vue globale et synoptique de l'océan (Wilson *et al.*, 2008). L'estimation de la concentration de chlorophylle à partir de données d'imagerie satellitaire contribue de façon majeure à l'étude de la dynamique du phytoplancton à l'échelle globale. Sa mesure est basée sur la détection de la lumière réfléchiée par le phytoplancton et la transformation de ces données en concentrations de chlorophylle grâce à des algorithmes dédiés. Plusieurs de ces derniers ont été développés dans cet objectif, en s'appuyant sur les propriétés spectrales de la chlorophylle, celle-ci absorbant principalement dans les bandes spectrales du bleu (autour de 440-450 nm) et rouge (autour de 660-680 nm) (Cf. figure 28). Les plus courants se basent sur le rapport des bandes spectrales, comme l'algorithme CZCS développé pour le premier capteur de couleur de l'océan (Clark, 1981). Il utilise le rapport de la réflectance à deux longueurs d'onde : bleue (443 nm) et verte (550 nm). Plus récemment, les algorithmes OC(x) ont été adaptés pour plusieurs capteurs comme SeaWiFS (O'Reilly *et al.*, 1998) et MODIS (Blondeau-Patissier *et al.*, 2014), où "x" indique le nombre de bandes spectrales utilisées.

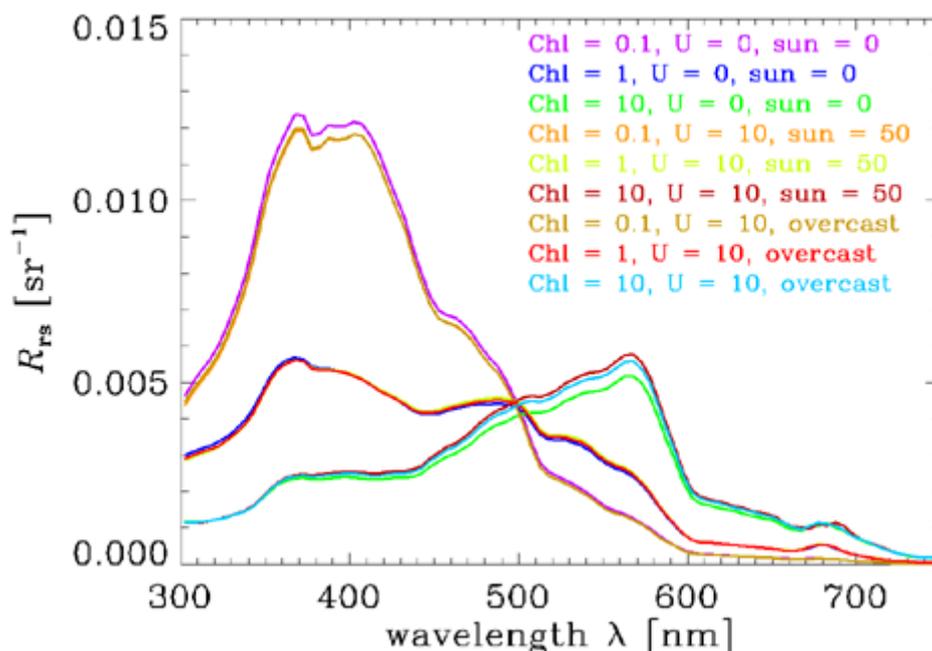


Figure 28 : Réflectance R_{rs} pour des eaux de cas 1 en fonction de la concentration en chlorophylle (Chl), des conditions d'éclairement solaire (SUN) et de la vitesse du vent (U). D'après (<https://www.oceanopticsbook.info/view/inherent-and-apparent-optical-properties/reflectances>)

Les composants bio-optiquement actifs influençant les changements de la couleur de l'eau incluent (i) le phytoplancton (Chlorophylle *a* et pigments associés) (ii) la matière organique dissoute, issues de la décomposition de la matière végétale terrestre et du phytoplancton dégradé par broutage ou photolyse (Coloured Dissolved Organic matter – CDOM, aussi référée comme substances jaunes), absorbant dans les UV et bleu (400-420 nm) (iii) la matière en suspension composée de particules organiques (fragments de cellules de phytoplancton ou zooplancton) et inorganiques (issues de l'érosion des sols, des sédiments etc.), affichant un pic de réflectance notamment dans le vert (550 nm) et dans le rouge (670 nm).

Les bandes spectrales sélectionnées pour les capteurs de la couleur de la mer sont donc 443 nm (pic d'absorption de la chlorophylle *a*), 500-550 nm (absorption par les pigments associés et réflexion particulaire) et 410 nm (absorption par les CDOM).

Les eaux océaniques (eaux du cas 1 – figure 29), caractérisées par des apports terrigènes limités ou inexistants, et donc de faibles concentrations en particules inorganiques et des concentrations plus ou moins fortes en chlorophylle *a*, la réflectance R_{rs}^4 (Remote Sensing Reflectance) affiche un maximum dans les longues d'onde du bleu (440 nm) pour de faibles concentrations en chlorophylle (faible absorption) alors, que pour les fortes concentrations en chlorophylle, R_{rs} devient maximum dans le vert (550 nm) (figure 28). Les eaux côtières (eaux du cas 2 – figure 29), quant à elles, sont généralement optiquement complexes et présentent une plus grande variété des spectres d'absorption/réflexion et donc également de la luminance spectrale mesurée par le capteur satellite.

Le choix de l'algorithme traitant de la couleur de l'eau est donc dépendant de la complexité optique du type d'eau étudié (*e.g.* eaux estuariennes, côtières ou océaniques) et au capteur satellitaire utilisé. De plus, la calibration post-lancement régulière et la validation de l'algorithme à l'aide de mesures *in situ* est cruciale pour garantir la précision des estimations.

La complexité des eaux côtières en termes d'optique évoquée plus haut rend l'estimation des concentrations de chlorophylle *a* difficile depuis les satellites. Cependant, pour des eaux turbides correspondantes au cas 2 (Morel & Prieur, 1977), comme celles des zones d'estuaires, les algorithmes de traitement pour l'estimation de la turbidité et la concentration en matières en suspension a connu des progrès importants ces dernières années (Nechad *et al.*, 2010).

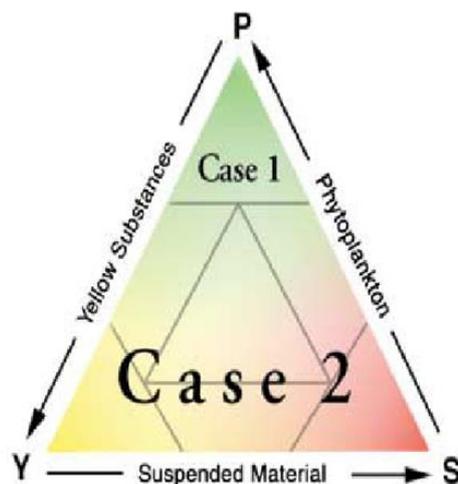


Figure 29 : Cas d'eau 1 et 2 en fonction des matières en suspension, des matières jaunes et du phytoplancton. D'après Morel & Prieur (1977)

⁴ $R_{rs} = L_{w0+}/E_{d0+}$; avec L_{w0+} = « water-leaving radiance above sea surface », qui est la radiance mesurée par le capteur (Top of Atmosphere TOA radiance) après correction atmosphériques. E_{d0+} = éclairement solaire incident. Cf. <https://www.oceanopticsbook.info/view/inherent-and-apparent-optical-properties/reflectances>

Les algorithmes conventionnels (OC4) utilisés pour les eaux claires (généralement oligotrophes) correspondantes au cas 1, y présentent de médiocres performances (Dierssen, 2010 ; Dogliotti *et al.*, 2015 ; Smith *et al.*, 2018).

En se basant sur un ensemble de données d'observations *in situ* provenant de la Manche, du Golfe de Gascogne et de la Méditerranée occidentale, l'IFREMER a développé un algorithme empirique de type OC5, pour les eaux du cas 2 (Gohin *et al.*, 2002). Il a été conçu pour dériver, pour des eaux turbides, des valeurs de chlorophylle *a* de qualité similaire à celles de l'OC4 (ou algorithmes similaires) pour des eaux claires du large. Il permet de discriminer entre l'absorption du CDOM et des particules non-algales (NAP - Non-Algal Particles) et celle de la chlorophylle dans la partie bleue du spectre visible. Cet algorithme estime des concentrations en chlorophylle *a* à partir de tables de correspondance (LUT) utilisant une bande spectrale supplémentaire (412 nm). En effet, à cette longueur d'onde, l'absorption de la lumière par le phytoplancton est faible en comparaison de l'absorption par les NAP et le CDOM. Des tables de correspondance, dédiées à chaque capteur, ont été calibrées pour les réflectances fournies par les différentes agences responsables (tableau 6). Elles se basent sur un triplet d'entrées : le ratio maximum de la réflectance de la bande bleue sur la bande verte utilisé par l'algorithme OC4 et la radiance émise normalisée de l'eau pour les longueurs d'onde à 412 et 555 nm. L'utilisation d'un modèle semi-analytique permet d'estimer les concentrations en matières en suspension (Gohin, 2005). Pour déterminer ce dernier paramètre, l'algorithme utilise la longueur d'onde à 555 nm pour les concentrations inférieures à $4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ et la longueur d'onde à 670 nm pour les concentrations supérieures ; la première longueur d'onde n'étant pas adaptée à de telles concentrations (Gohin, 2005 ; Gohin, 2011). Dans la suite du document, « OC5 » fait référence à l'algorithme développé par Gohin *et al.* (2002).

Validation et limites de l'algorithme OC5

OC5 a été utilisé avec succès pour les images SeaWiifs, MODIS et MERIS pour les eaux côtières du nord-ouest de l'Europe (Sykes & Barciela, 2012 ; Tilstone *et al.*, 2017 ; Gohin *et al.*, 2019) et même à une échelle plus globale (Saulquin *et al.*, 2019). Gohin *et al.* (2002) trouvent ainsi une corrélation significative avec les données *in situ* ($R^2 = 0,7$ pour 178 couples de données *in situ* : satellite) pour la chlorophylle *a* dans le golfe de Gascogne. Sur la même région et dans les mêmes conditions de comparaison, Gohin (2005) obtient un R^2 de 0,6 pour 158 couples de données concernant les matières en suspension. L'algorithme OC5 a aussi été appliqué avec succès dans plusieurs autres régions du monde : la baie du Bengale (Tilstone *et al.*, 2011), le sud du golfe de Gascogne (Novoa *et al.*, 2012), les eaux côtières vietnamiennes (Loisel *et al.*, 2017) et la Méditerranée (Druon *et al.*, 2004 ; Lapucci *et al.*, 2012 ; Fraysse *et al.*, 2014 ; Gomez-Jacobsen *et al.*, 2016).

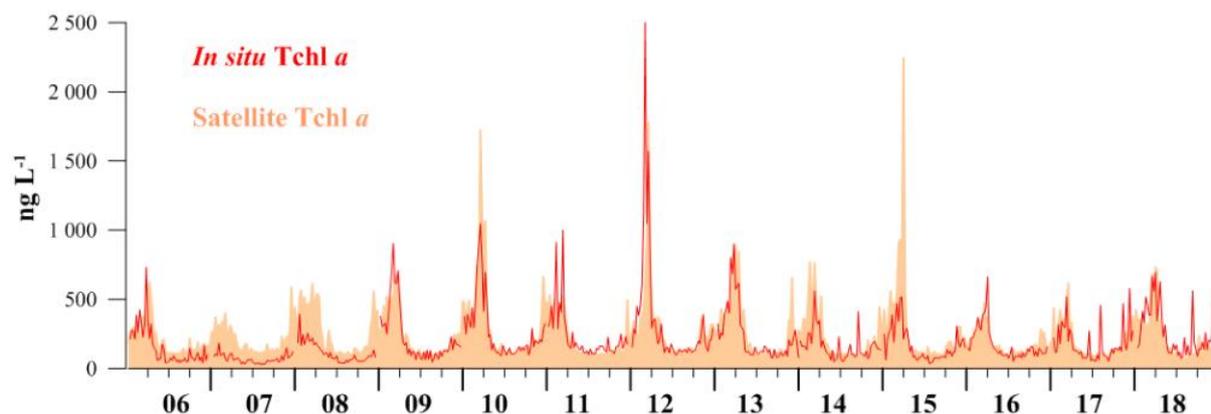


Figure 30 : Validation de l'algorithme OC5. Graphes comparés entre données de chlorophylle *a* totale *in situ* à Calvi (mesures HPLC) et données MODIS traitées par l'algorithme OC5 en ng.L^{-1} . Comparaison des moyennes hebdomadaires entre 2006 et 2018. D'après Goffart et al. (2019)

Lapucci *et al.* (2012) ont confirmé une bonne performance de l'OC5 dans les eaux du cas 2 en Méditerranée occidentale. Récemment, Goffart (2022) a testé les résultats issus d'OC5 dans les eaux oligotrophes méditerranéennes dans l'objectif de leur réutilisation dans le cadre de la DCSMM. Les séries temporelles au large de Calvi montrent une excellente correspondance entre les mesures *in situ* des concentrations en Tchl α^5 de surface (mesures HPLC hebdomadaires ou bi-hebdomadaires) et les produits OC5 (figure 30). Les travaux réalisés par Gohin *et al.* (2020), menés entre autres sur les sites de Calvi, Marseille Frioul et Banyuls Sola, ont confirmé cette correspondance, aussi bien en termes de saisonnalité que d'intensité des efflorescences. Néanmoins, le seuil de détection des mesures satellite, estimé à $0,1 \mu\text{g.L}^{-1}$, peut amener à une surestimation des biomasses quand la couche de surface devient très pauvre en chlorophylle *a* (Goffart, 2022).

Concernant les matières en suspension, plusieurs études ont évalué l'algorithme. Jafar-Sidik *et al.* (2017) l'ont ainsi testé dans la baie de Liverpool (figure 31) et ont trouvé une bonne correspondance entre données *in situ* et données satellitaires.

⁵ La Tchl *a* est ici définie comme étant la somme de la chlorophylle *a* et de la divinyl-chlorophylle *a* (Goffart, 2022)

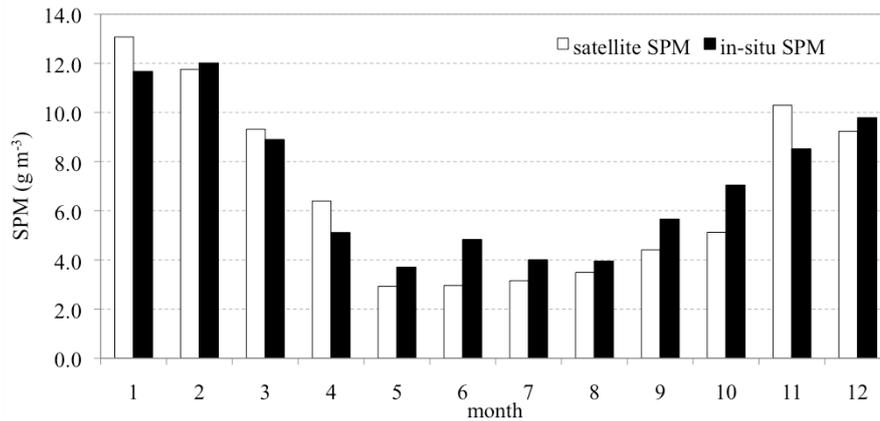


Figure 31 : Comparaison des valeurs de matières en suspension (SPM : Suspended Particulate Matter) issues de mesures *in situ* et celles calculées par l'algorithme OC5 dans la baie de Liverpool entre 2003 et 2010 depuis des images MODIS. D'après Jafar-Sidik *et al.* (2017)

Toutefois, l'algorithme semble moins performant dans des eaux très turbides, avec des matières en suspension très supérieures à celles évoquées précédemment pour le golfe de Gascogne. L'étude de Camiolo *et al.* (2016) a ainsi évalué les performances d'OC5 pour l'estuaire du Rio de La Plata, Argentine, pour la chlorophylle *a* et les matières en suspension. Les résultats issus de traitement d'images MODIS par OC5 montrent une corrélation faible avec les données *in situ* pour les deux paramètres. Qui plus est, la racine de l'écart quadratique moyen (RMSE) excède pour les deux paramètres 35%, indiquant une performance faible de l'algorithme OC5. Ce résultat peut être dû à plusieurs facteurs (i) la nature empirique de l'algorithme, qui se base sur des tables de correspondance issues de données locales (ii) la quantité et la distribution des données utilisées (13 couples de données pour cette étude) (iii) la composition et la taille des populations phytoplanctoniques de la région, cette composition pouvant changer les propriétés optiques de l'eau (Lutz *et al.*, 2006) (iv) la présence d'autres substances optiquement actives dans l'eau (v) des corrections atmosphériques inadéquates (vi) la variabilité spatiale des paramètres analysés. Les concentrations de chlorophylle *a* varient entre 1,25 et 9,16 mg.m⁻³, ce qui correspond à un intervalle de mesures où OC5 a tendance à les surestimer (Gohin *et al.*, 2002). Les valeurs maximales de matières en suspension sont beaucoup plus élevées dans le Rio de la Plata (96 g.m⁻³) que les valeurs maximales trouvées dans le golfe de Gascogne (4,44 g.m⁻³ évoqués dans Gohin (2011), mais pouvant dépasser 10 g.m⁻³ en zone côtière). Comme indiqué précédemment, OC5 utilise la bande spectrale à 670 nm, pour des concentrations en MES supérieures à 4 g.m⁻³.

Gomez-Jacobsen *et al.* (2016) ont testé OC5 dans la mer d'Alboran (entre Espagne et Maroc) sur des images MODIS en parallèle de plusieurs autres algorithmes globaux. OC5 est celui qui fonctionne le mieux, même si le niveau d'incertitude (RMSE) reste élevé et supérieur à 35% pour des valeurs au-delà d'1 g.m⁻³. Les auteurs émettent l'hypothèse que la composition particulière du phytoplancton de la région avec des propriétés optiques spécifiques expliquerait ce résultat. Smith *et al.* (2018) ont évalué différents algorithmes pour MERIS et OLCI et ont estimé que les résultats issus d'OC5 sont de bonne qualité pour des eaux dont les concentrations en chlorophylle *a* sont inférieures à 25 mg.m⁻³.

Le Plymouth Marine Laboratory (PML) a estimé la performance de différents algorithmes d'évaluation de la chlorophylle *a* via l'imagerie satellitaire (Jackson *et al.*, 2016). Il s'appuie pour cela sur les différentes classifications optiques des eaux marines issues de l'« Ocean Colour Climate Change Initiative » (OC-CCI) de l'ESA (figure 32). Leurs conclusions mettent en lumière que les modèles empiriques, comme OC5 en particulier, ont une meilleure performance que les modèles semi-analytiques. OC5 reste le plus performant pour les eaux des catégories 10 à 14 et de façon générale. Pour les eaux les plus claires, concernant les classes optiques inférieures à 10, l'algorithme conçu par Hu *et al.* (2012) est cependant mieux adapté pour des concentrations en chlorophylle *a* inférieures ou égales à $0,2 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$.

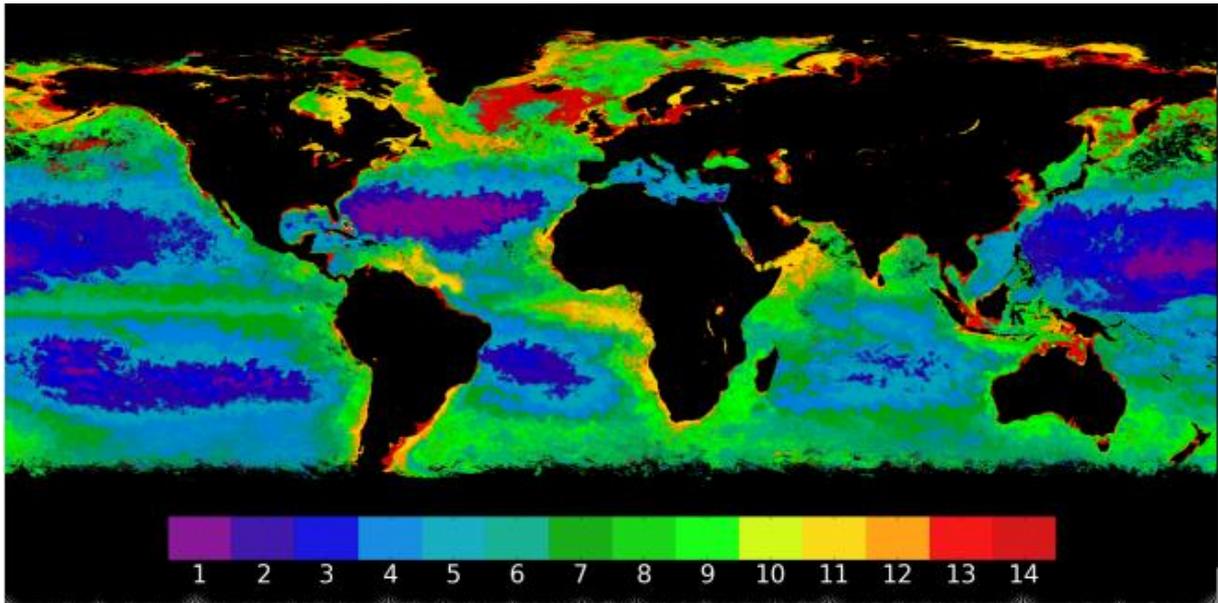


Figure 32 : Cartographie des classifications optiques dominantes des eaux suivant OC-CCI v2.0 – Juillet 2003. La classification démarre à 1 pour les eaux les plus claires jusqu'à 14 pour les eaux les moins claires.

Lavigne *et al.* (2021) ont comparé plusieurs algorithmes permettant l'estimation de la chlorophylle *a* à partir d'images issues du capteur MERIS pour des eaux européennes : i) l'algorithme OC4 basé sur le ratio des bandes spectrales correspondantes au bleu et au vert (ii) l'algorithme OC5 basé sur une LUT permettant notamment de corriger la surestimation faite par l'algorithme OC4 dans les eaux modérément turbides (iii) un algorithme utilisant le ratio proche infrarouge – rouge a priori adapté aux eaux eutrophes. L'approche adoptée a cherché à trouver le meilleur compromis entre la différence relative entre les mesures *in situ* et celles issues du satellite et le nombre de pixels calculés. L'algorithme OC5 est adapté pour la plupart des zones testées, sauf pour les eaux très turbides et eutrophes très côtières où l'algorithme proche infrarouge – rouge se montre plus performant.

Dans la zone tropicale, Dupouy *et al.* (2010) ont testé divers algorithmes pour la surveillance de la chlorophylle dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. Celui-ci appartient à des eaux optiquement complexes (cas 2) où les particules minérales et les matières organiques dissoutes se mélangent avec le phytoplancton (Dupouy *et al.*, 2010b). Les algorithmes OC4 (SeaWiifs) et OC3 (MODIS) développés pour les eaux du large faiblement turbides ne sont pas adaptés pour ces eaux (Dupouy *et al.*, 2010). En utilisant OC5 sur des images MODIS, de

bonnes corrélations sont obtenues avec les données *in situ* pour les valeurs de chlorophylle a , mais en prenant la précaution d'exclure les baies, les eaux peu profondes (< 20m) et les fonds sableux de forte réflectance. L'étude de Loisel *et al.* (2017) des eaux côtières vietnamiennes à partir des données MERIS a montré qu'OC5 présentait les meilleures performances par rapport à d'autres algorithmes existants ; OC5 a été sélectionné pour y évaluer les tendances des concentrations en chlorophylle a .

Synthèse concernant l'utilisation de l'algorithme OC5

OC5 est un algorithme empirique qui cible l'estimation de la concentration de chlorophylle a et des matières en suspension dans les eaux de cas 2. Il est basé sur une table de correspondance (LUT) qui corrige la surestimation de l'algorithme OC4 dans les eaux turbides ou à forte teneur en CDOM. Il utilise un rapport de réflectance utilisant différentes longueurs d'onde, les bandes à 412 – 443 - 490 - 555 et 670 nm, pour calculer la chlorophylle en suivant une relation polynomiale (O'Reilly & Werdell, 2019). Il a d'abord été développé pour SeaWiFs, puis adapté à MODIS, MERIS et OLCI avec une série de LUTs correspondantes. Il est plus performant que l'algorithme OC4 pour les zones à fortes concentrations en matières en suspension ou de CDOM (Dupouy *et al.*, 2010 ; Lavigne *et al.*, 2021). Il est cependant limité par : (i) l'adaptation moindre aux eaux de haute mer de cas 1 à très faible concentration en chlorophylle a où l'algorithme de Hu *et al.* (2012) reste plus adapté (Jackson *et al.*, 2016) (ii) l'adaptation moindre aux eaux très turbides et eutrophes très proches des côtes où l'algorithme NIR-bande rouge évoqué par Lavigne *et al.* (2021) est plus performant (iii) la localisation des données d'entraînement utilisées (données *in situ* des côtes françaises) qui peuvent ne pas être représentatives d'autres zones côtières (Camiolo *et al.*, 2016 ; Lavigne *et al.*, 2021). Les éléments trouvés dans la littérature confirment l'adéquation de l'algorithme OC5 pour l'estimation de la chlorophylle a dans les eaux claires à moyennement turbides, et, ce, tout particulièrement sur les côtes françaises, puisque les données *in situ* ayant servi à l'étalonner y ont été collectées.

3.4 Méthodes d'analyse des séries temporelles

3.4.1 De l'intérêt des séries temporelles longues

Par définition, une série temporelle est une suite d'observations chronologiquement ordonnée. L'utilisation de séries temporelles longues pour l'analyse de l'environnement marin présente plusieurs avantages significatifs : (i) la détection des tendances à longs termes, notamment en lien avec le réchauffement global et/ou les pressions anthropiques (ii) l'identification de cycles climatiques (*e.g.* oscillation de l'indice NAO) (iii) la détection d'événements extrêmes et d'anomalies, comme des ruptures dans les tendances ou l'apparition de valeurs exceptionnelles. Ces séries temporelles sont, d'autre part, essentielles pour valider les modèles numériques et les prévisions à long terme. Elles forment enfin une large base de données indispensable pour la recherche interdisciplinaire, permettant aux scientifiques de divers domaines de collaborer et évaluer l'évolution de l'environnement marin.

Koslow & Couture (2013) ont rappelé leur importance en indiquant que les processus naturels de l'océan varient à des échelles de temps pouvant aller d'annuelle à décennale. Pour

identifier les modifications dues au changement climatique, les observations doivent ainsi s'étendre sur plusieurs dizaines d'années. De telles séries sont rares, le Continuous Plankton Recorder (CPR) constituant pour les données planctoniques l'exemple le plus remarquable au niveau mondial (Richardson *et al.*, 2006). Ce dernier a été exploité via des séries de plusieurs dizaines d'années pour détecter les variations d'abondance de différentes espèces et l'évolution de leur répartition spatiale, en lien notamment avec le réchauffement climatique (Beaugrand *et al.*, 2009 ; Hinder *et al.*, 2012). D'autres exemples concernent l'analyse de séries temporelles issues de la surveillance satellitaire, seules séries permettant une couverture spatio-temporelle optimale aux échelles régionale et globale. Cael *et al.* (2023) ont ainsi exploité une série temporelle de 20 ans de données de réflectance issues de l'instrument MODIS du satellite Aqua et ont trouvé des tendances significatives liées au réchauffement climatique. Beaulieu *et al.* (2013) ont de leur côté démontré qu'une série de données de 10 ans estimant la chlorophylle *a* à partir du capteur SeaWiFS permet de détecter des tendances significatives sur quelques régions. Cependant, à l'échelle mondiale, la tendance ne peut être distinguée du bruit avec une série aussi courte. Hinder *et al.* (2012) et Benedetti *et al.* (2021) s'en sont servis pour alimenter différents types de modèles numériques : modèles linéaires généralisés, modèles additifs généralisés, réseaux de neurones ou encore machine learning (*e.g.* forêt d'arbres de décision ou random forests). Des séries temporelles longues, fiables et de qualité sont donc absolument nécessaire pour établir des diagnostics fiables d'évolutions des écosystèmes marins. Dans notre étude, nous nous sommes attachés à constituer les séries les plus longues possibles à partir de sources de données différentes et à les préparer puis les traiter avec une méthodologie identique. Le tableau 7 donne quelques exemples de méthodes utilisées pour le traitement des séries temporelles.

Tableau 7 : Panorama des principales méthodes d'analyse des séries temporelles avec quelques exemples

Méthode	Applications	Références
Régressions multivariées	Calcul de tendances sur des séries de données satellite couleur de l'eau	(Cael <i>et al.</i> , 2023)
Analyse en composante principale SST puis corrélation linéaire avec les indexes climatiques	Lien entre évolution de la SST et indexes climatiques	(Beaugrand <i>et al.</i> , 2009)
Corrélation de Chelton entre groupes de taxons et SST Modèle de Régression linéaire entre taxons et SST/vents	Changement dans les populations de phytoplancton et évolution spatiale de leur répartition	(Hinder <i>et al.</i> , 2012)
Corrélation de spearman ou de Pearson	Lien entre NAO et production primaire ou concentration en chlorophylle <i>a</i>	(Gladan <i>et al.</i> , 2010) (Boyce <i>et al.</i> , 2010)
Generalize additive models (GAM)	Calcul de tendances pour la chlorophylle <i>a</i>	(Boyce <i>et al.</i> , 2010) (Chust <i>et al.</i> , 2022)
Analyse spectrale	Analyse la dynamique du phytoplancton. Identification du nombre de cycles par an concernant la biomasse	(Vasseur & Gaedke, 2007) (He <i>et al.</i> , 2021)

	phytoplanctonique et variance expliquée de chacun	
Réseau de neurones	Reconstruction de séries temporelles très longues à partir d'imageries satellitaires	(Martinez <i>et al.</i> , 2020)
Modèles linéaires généralisés / Forêt d'arbres / modèles additifs généralisés / réseaux de neurones	Détermination et dynamique temporelle de patrons d'habitat pour les espèces phytoplanctoniques	(Benedetti <i>et al.</i> , 2021)

3.4.2 Les modèles linéaires dynamiques

3.4.2.1 Choix de la méthode

De nombreuses techniques d'analyse sont disponibles pour l'étude des séries temporelles (Hernández-Fariñas, 2015). Il est central dans le cadre de cette étude de pouvoir déterminer des tendances mais aussi des ruptures abruptes au sein de ces séries. La modélisation se doit aussi de rester proche de la donnée sans la transformer de façon radicale, afin de pouvoir plus facilement appréhender ses variations.

Le choix d'une méthode dépend fortement de la nature des données, des objectifs de l'analyse et des hypothèses sous-jacentes. Les paramètres nous intéressant ont des propriétés cycliques, avec d'une année sur l'autre une composante saisonnière qui peut être amenée à varier (*i.e.* début et amplitudes des efflorescences par exemple). Il est donc indispensable de prendre en compte cette caractéristique variable du facteur saisonnier plutôt que de le supposer constant sur l'ensemble de la série. D'autre part, l'acquisition de séries en milieu marin est souvent confrontée à des fréquences d'échantillonnage irrégulières, avec des données manquantes. Enfin, la dynamique particulière du phytoplancton, des apports anthropiques ou d'événements climatiques ponctuels, conduisent à la présence de données dites « exceptionnelles » pouvant largement sortir des valeurs mesurées habituellement sur le lieu d'étude ; celles-ci doivent alors recevoir un traitement particulier pour ne pas impacter les tendances de fond. Les méthodes présentées dans le tableau 7 sont toutes adaptées à des cas spécifiques, mais ne remplissent pas tous les critères évoqués ci-dessus. Elles sont souvent complémentaires les unes par rapport aux autres : l'analyse en composante principale doit, par exemple, être complétée par d'autres méthodes statistiques pour évaluer le caractère significatif des changements (Nicholls, 2011) ou encore des classifications hiérarchiques pour étudier les discontinuités dans les séries.

Dans ce contexte, les modèles linéaires dynamiques (DLM) traitent l'ensemble de ces problématiques et ont été utilisés en écologie marine notamment dans l'analyse des tendances des paramètres environnementaux, la dynamique des populations ou encore les changements phénologiques du phytoplancton (Cottingham & Carpenter, 1998 ; Winder & Schindler, 2004 ; Hernández-Fariñas *et al.*, 2014 ; Ratmaya *et al.*, 2019). Parmi les avantages des DLM (Auger-Méthé *et al.*, 2021), on trouve (i) la flexibilité car ils peuvent modéliser différentes structures de séries temporelles et gérer des tendances, de la saisonnalité, des cycles, des effets autorégressifs, et d'autres composants dynamiques pouvant être irréguliers (ii) une modélisation dynamique qui permet de capturer la dynamique temporelle des données (iii) l'incorporation de l'incertitude associée aux estimations et aux prédictions en

fournissant des intervalles de confiance (iv) l'adaptation aux changements de régime, avec la possibilité de détecter des ruptures significatives dans les séries (v) la facilité d'interprétation : les coefficients du modèle sont interprétables grâce à des formulations simples et linéaires (vi) la possibilité de faire des prévisions en utilisant l'information des données passées (vii) la prise en compte des données manquantes et faire des inférences même en présence de données incomplètes. Plusieurs facteurs dans leur utilisation doivent être cependant considérés avec attention : (i) l'estimation des paramètres d'un DLM peut être complexe nécessitant des algorithmes d'optimisation avancés et une puissance de calcul conséquente (ii) le respect d'une hypothèse de linéarité entre les variables à traiter (iii) la sensibilité aux valeurs aberrantes (iv) le respect de l'hypothèse de normalité des résidus.

Au sein du service VIGIES de l'IFREMER, une infrastructure de développement et des routines logicielles développées autour de R permettent de mettre en œuvre facilement ces modèles. Ceux-ci ont été utilisés depuis plus d'une dizaine d'années pour le traitement des données *in situ* (Hernández-Fariñas *et al.*, 2014 ; Soudant *et al.*, 2018 ; Ratmaya *et al.*, 2019). La nature des données à traiter jusqu'à cette thèse, pour l'essentiel en provenance du réseau REPHY, comportent les particularités évoquées plus haut à savoir : un caractère non stationnaire, données manquantes, fréquence irrégulière, données exceptionnelles et une composante saisonnière, cette dernière étant elle-même variable d'une année sur l'autre (Ratmaya *et al.*, 2019).

Maîtrisés techniquement à l'IFREMER, les DLM ont donc été choisis pour traiter les données en regard des objectifs de la thèse. Bien connus pour les travaux autour des données issues de réseaux de surveillance, ils ont été étendus à d'autres typologies de données à savoir les séries issues de l'imagerie satellitaire. L'idée était de permettre des inter comparaisons en appliquant une méthodologie homogène entre les différentes séries.

3.4.2.2 Principes des modèles linéaires dynamiques

Principes et équations

Les DLM sont des modèles statistiques utilisés pour analyser les données de séries temporelles. Ces modèles prennent en compte les relations dynamiques entre les observations successives dans le temps, en supposant que l'état actuel d'un système est lié à son état précédent et à un terme d'erreur. Les DLM ont ainsi pour principes de (i) décomposer les séries temporelles en plusieurs composants indépendants, chacun représentant un aspect différent de la dynamique sous-jacente (*e.g.* la tendance, la saisonnalité, le cycle, etc.) (ii) supposer une relation linéaire entre les différentes composantes de la série temporelle (iii) décomposer le processus de génération des données en deux parties : le processus d'évolution et le processus d'observation (iv) supposer que l'état du système évolue dans le temps selon un modèle linéaire affecté par des bruits ou des erreurs, l'état actuel du système est alors une mise à jour linéaire de l'état précédent plus une erreur d'évolution (v) intégrer les incertitudes associées à la mesure des données et à l'évolution des états du modèle.

Les DLM sont formulés par deux équations : l'équation d'observation et l'équation d'évolution (West & Harrison, 1997). L'équation d'observation représente la manière dont les données sont mesurées ou observées. L'équation d'évolution est la dynamique sous-jacente

inobservable qui génère les données. Il décrit comment l'état du système évolue dans le temps.

Les bruits d'observation et d'évolution de l'état sont supposés suivre des distributions normales avec moyenne nulle. Le filtre de Kalman est utilisé pour estimer les états cachés, ou niveau moyen dans notre cas, et, éventuellement, faire des prévisions. La structure du modèle, peut être définie sous la forme d'éléments additifs. Ce caractère structurel de l'analyse est illustré sur la figure 33.

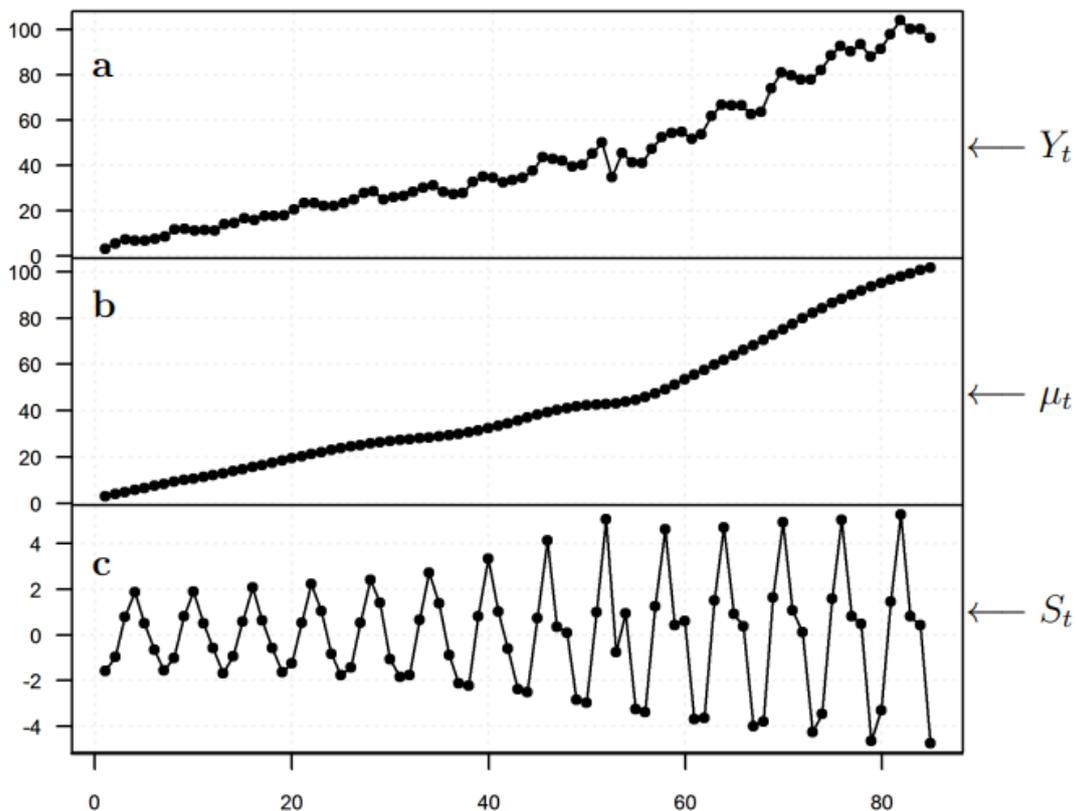


Figure 33 : Exemple de série temporelle (a) Y_t se décomposant en une composante (b) « niveau moyen » μ_t et une composante (c) « saisonnière » S_t

Nos séries d'observations (Y_t) peuvent être décomposées en plusieurs composantes « additives », à savoir un niveau moyen ou tendance sur le long terme (μ_t), une composante saisonnière (S_t) et un terme d'erreur (ou bruit). Un modèle polynomial d'ordre 2 a été choisi afin de pouvoir modéliser une tendance jusqu'à l'ordre quadratique. Ici et par la suite, les caractères gras représentent des vecteurs et des matrices. L'équation d'observation du DLM (Équation 1) devient alors :

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

Équation 1 : Equation d'observation

Le vecteur \mathbf{F} dépend de la forme et de l'unité temporelle de la saisonnalité. Le terme d'erreur v_t représente le bruit venant de toute la variabilité depuis l'environnement jusqu'à la saisie des données et à des facteurs qui ne sont pas pris en compte dans le modèle. La somme du niveau moyen et de la saisonnalité représente le processus inobservable sous-jacent.

L'équation d'évolution du niveau moyen et de la pente du DLM (Équation 2) définit qu'à l'instant t le niveau moyen μ_t est égal à sa valeur au temps $t-1$ additionné à β_{t-1} :

$$\begin{aligned}\mu_t &= \mu_{t-1} + \beta_{t-1} + w_{\mu,t} & w_{\mu,t} &\sim N[0,0] \\ \beta_t &= \beta_{t-1} + w_{\beta,t} & w_{\beta,t} &\sim N[0, W_{\beta,t}]\end{aligned}$$

Équation 2 : Equations d'évolution du niveau moyen et de la pente

Le changement de niveau moyen peut être décrit par β_{t-1} , ce terme exprimant la pente de la droite entre deux unités de temps μ_t et μ_{t-1} . Sa variance étant égale à 0, la seule source de variation dans le niveau moyen est la pente.

La saisonnalité est décrite par l'équation suivante :

$$S_t = G S_{t-1} + w_{S,t} \quad w_{S,t} \sim N[0, W_S]$$

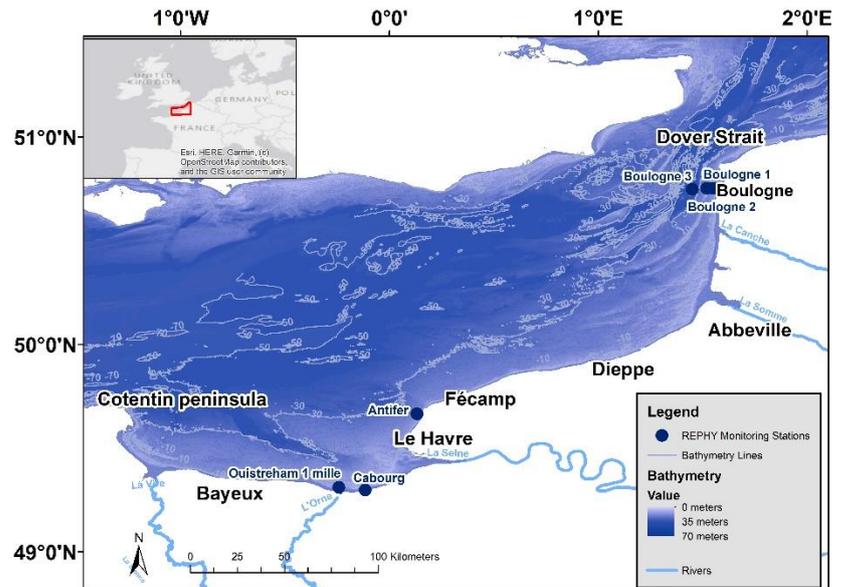
Équation 3 : Equation d'évolution de la saisonnalité

La saisonnalité est donc aussi dynamique, sa forme peut évoluer dans le temps. La matrice G (Équation 3) et le vecteur F (Équation 1) dépendent de la forme (*i.e.* factorielle ou trigonométrique) et de l'unité temporelle de la saisonnalité. Au regard d'une fréquence de prélèvement théorique par quinzaine et de l'observation éventuelle de deux blooms dans l'année pour la biomasse phytoplanctonique pour nos régions (Cushing, 1959 ; Longhurst *et al.*, 1995) avec une dynamique prenant une forme sinusoïdale, en respect du principe de parcimonie (économie du nombre de paramètres du modèle), une forme trigonométrique avec deux harmoniques a été choisie. Cette forme implique pour chaque harmonique un paramètre de phase et un paramètre d'amplitude. Indiquer deux harmoniques n'induit pas nécessairement un modèle présentant deux modes, mais permet de modéliser un système présentant au plus deux modes. Une fois le modèle spécifié, les paramètres des variances d'observation et d'évolution sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance. Viennent ensuite les étapes de filtrage et de lissage à l'aide du filtre de Kalman. C'est cette dernière étape qui fournit les valeurs du niveau moyen, de la pente et des facteurs saisonniers (Petris, 2010).

Valeurs exceptionnelles : détection et traitement

Les valeurs exceptionnelles, également appelées outliers ou qualifiées de hors norme, peuvent être définies comme des mesures avec des variances d'observation inhabituellement élevées. Pour leur détection, l'approche statistique utilisée ici s'appuie sur la représentation des boîte-à-moustaches (*Cf.* Tukey's fences, Tukey, 1977). Dans cette méthode, les *outliers* d'une loi normale centrée-réduite sont des valeurs supérieures à 2,7 ou inférieures à -2,7, ce qui correspond respectivement aux 0,35% des valeurs les plus élevées et 0,35% des valeurs les plus faibles pour un total de 0,7% de la distribution dans son ensemble. Ces valeurs hors norme ont été identifiées à partir des résidus standardisés d'un modèle correspondant à ces critères et ont été ensuite traitées de manière appropriée, c'est-à-dire que des variances d'observation spécifiques ont été estimées pour chaque valeur exceptionnelle. Enfin, des diagrammes Q-Q ont été utilisés pour évaluer la normalité des résidus standardisés et des fonctions d'autocorrélation estimées ont été utilisées pour vérifier leur indépendance.

Toutes les séries temporelles ont été analysées à l'aide du package "dlm" (Petris, 2010) dans le logiciel R (R Core Team, 2021). Le nombre de séries temporelles à traiter étant élevé, jusqu'à 100 000 séries pour le golfe de Gascogne, la parallélisation des traitements a été nécessaire en utilisant le package « parallel » (R-Core, 2015) du logiciel R.



CHAPITRE 4

IDENTIFICATION DES PATRONS SPATIAUX ET DES FACTEURS INFLUENÇANT LE DECLIN DES CONCENTRATIONS DE SURFACE EN CHLOROPHYLLE a DANS LA MANCHE DEPUIS 20 ANS

Contenu du chapitre

Ce chapitre présente l'article en cours de révision dans « Marine Pollution Bulletin » sur la Manche.

4 Identification des patrons spatiaux et des facteurs influençant le déclin des concentrations de surface en chlorophylle *a* dans la Manche depuis 20 ans

Ce chapitre présente l'article en cours de révision dans la revue Marine Pollution Bulletin intitulé :

Identifying the spatial pattern and the drivers of the decline in the eastern English Channel chlorophyll-*a* surface concentration over the last two decades

Antoine Huguet^a, Laurent Barillé^b, Dominique Soudant^a, Pierre Petitgas^c, Francis Gohin^d, Alain Lefebvre^e

^aIFREMER, Service Valorisation de l'Information pour la Gestion Intégrée Et la Surveillance, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

^bNantes Université, Institut des Substances et Organismes de la Mer, ISOMer, UR 2160, 2 rue de la Houssinière, B.P. 92208, 44322 Nantes Cedex 3, France

^cIFREMER, Département Ressources Biologiques et Environnement, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

^dIFREMER, Laboratoire d'écologie pélagique, DYNECO PELAGOS, CS 10070 - 29280 Plouzané, France

^eIFREMER, Laboratoire Environnement côtier et Ressources Aquacoles, 150 quai Gambetta, BP 699, Boulogne-sur-Mer 62321, France

Highlights

- Chlorophyll declined during two decades in the Eastern English Channel
- Satellite images revealed coast to offshore chlorophyll decline gradient
- Changes in river flow were a minor driver of chlorophyll decline
- Phosphate was main explanatory variable for coastal stations chlorophyll decrease
- Nitrate-nitrite were related to offshore stations chlorophyll decrease

Abstract

It has been established from previous studies that chlorophyll-*a* surface concentration has been declining in the eastern English Channel. This decline has been attributed to a decrease in nutrient concentrations in the rivers. However, the decrease in river discharge could also be a cause. In our study, rivers outflows and *in situ* data have been compared to time series of satellite-derived chlorophyll-*a* concentrations. Dynamic Linear Model has been used to extract the dynamic and seasonally adjusted trends of several environmental variables. The results showed that, for the 1998-2019 period, chlorophyll-*a* levels stayed significantly lower than average and satellite images revealed a coast to offshore gradient. Chlorophyll-*a* concentration of coastal stations appeared to be related to the declining fluxes of phosphate while offshore stations were more related to nitrate-nitrite. Therefore, we can exclude that the climate variability, through river flows alone, has a dominant effect on the decline of chlorophyll-*a* concentration.

Keywords

Eastern English Channel, chlorophyll-*a*, Dynamic Linear Model, satellite, time series, climate change

4.1 Introduction

For several decades, European coastal waters have been receiving exceeding amounts of nutrients which has led to a decline in their quality (Vermaat *et al.*, 2008). An increase in the supply of nutrients results in higher phytoplankton production and a greater risk of eutrophication (Nixon, 1995). European directives such as the Water Framework Directive (European Commission, 2000) or the European Marine Strategy Framework Directive (European Commission, 2008) were established to monitor the ecological status of coastal waters and to assess the effect of restoration measures. Regarding the risk of eutrophication, the chlorophyll-*a* concentration was monitored as a core variable related to the phytoplankton biomass. Phytoplankton production and seasonality are primarily controlled by light, nutrient availability and stratification. In most of the temperate marine environments, phytoplankton phenology is dominated by two bloom events (Longhurst, 1995). During winter, when growth is limited by light and water masses are unstable, the phytoplankton biomass is low. Spring blooms start when the increase in daily solar irradiance and increased stratification trigger phytoplankton growth in the upper mixed layer. Autumn blooms occur when and if seasonally increasing vertical mixing renews the supply of nutrients in the euphotic zone before light availability becomes limiting (Findlay *et al.*, 2006). Considerable improvements in the quality of terrestrial waters in terms of nutrients concentrations affect the phytoplankton biomass and its phenology (Desmit *et al.*, 2020): it is particularly true in the case of the eastern English Channel.

The eastern English Channel is also a temperate marine environment but with a well-mixed eutrophic sea (Gentilhomme & Lizon, 1998) and is characterized by a particular hydrological structure called the 'Coastal Flow' structure (Brylinski *et al.*, 1991). In the French part of the eastern Channel, water fluxes stay parallel to the coast due to a frontal area strictly linked to tidal cycles (Brylinski & Lagadeuc, 1990). The area is under the influence of multiple environmental disturbances such as temperature rises (McLean *et al.*, 2019) and nutrient inputs, mainly from the Seine and Somme rivers (Thieu *et al.*, 2009), as a result of anthropogenic activities in the watersheds, especially intensive agriculture practices (Garnier *et al.*, 2019). It can be considered that these very eutrophic waters receive the highest levels of nutrient discharge along French coasts (Belin & Soudant, 2018). Thus, several studies have been carried out to assess the impact of anthropogenic inputs to the area. These works have used different types of data, including model outputs, satellite images and *in situ* data from monitoring networks. Ménesguen *et al.* (2018a) mapped the dilution zones of the plumes of major French rivers, including the Seine and the Somme, for low, medium and high flow regimes respectively, using a hydrodynamic model between 2000 and 2010. These dilution zones went far beyond the mouth of the rivers: for the Seine, for example, they followed the specific hydrological conditions of the French part of the Channel to reach the south of Boulogne, 200 kilometers north. Beyond the exploitation of models, long-term time-series are required to identify shifts resulting from climate change (Koslow & Couture, 2013) or to assess the impact of human actions on nutrient flows. Some works have been based on *in situ* data series from monitoring networks and satellite imagery. Gailhard *et al.* (2002) compared the seasonal, inter-annual and spatial variability patterns of 17 sites during the period 1992-2000, but did not assessed possible trends. Hernández-Fariñas *et al.* (2014) used Dynamic Linear

Model (DLM) to model the trends of *in situ* time series of the different variables monitored by REPHY/IFREMER network (REPHY, 1997). These authors showed an evolution of specific diversity over the last twenty years in the eastern English Channel, in relation to hydroclimatic changes measured by large-scale salinity and temperature data. Romero *et al.* (2013) and Groetsch *et al.* (2016) observed a decrease of the mean biomass in western European seas. The decline of the phytoplankton biomass (Romero *et al.*, 2016) is generally attributed to lower phosphate concentrations in rivers, with a decrease close to 75% between 1970 and 2013 for the Seine River whereas nitrogen is not a limiting factor. These changes in phosphate concentration may affect the phytoplankton biomass and its phenology, but the variability in river flows, with wet and dry periods (driven by climate variability), may also significantly contribute to the variability of nutrient inputs into coastal waters, and therefore to the phytoplankton biomass trend.

Using satellite imagery, maps of temperature variations over the last twenty years (Saulquin & Gohin, 2010) as well as chlorophyll-*a* and turbidity data series for the European marine sub-regions under French responsibility have been established (Gohin, 2011). These maps contributed to a better knowledge of the eastern English Channel and have been widely used to establish its initial state for the Marine Strategy Framework Directive (Gohin *et al.*, 2010) and the following eutrophication status assessment (Devreker & Lefebvre, 2018b). These satellite products were validated with data from coastal stations of monitoring networks such as SOMLIT/INSU and REPHY, SRN/IFREMER; they were also compared with observations from instrumented ferries and buoys. Gohin *et al.* (2019) concluded that the spring phytoplankton bloom (March – April) in the eastern English Channel has not evolved significantly in the last 20 years and the decline of chlorophyll-*a* was mostly from May to September. Recent dry years in Western Europe raised the hypothesis that low river flow was the main driver of low phytoplankton biomass. Previous works have provided a good understanding of the situation in the English Channel for the biomass variable (Gentilhomme & Lizon, 1998; Cappuzzo *et al.*, 2018; Gohin *et al.*, 2019). However, they did not provide a clear explanation of the causes of the decline in chlorophyll-*a* in the area, nor did they allowed the trends to be finely spatialised at a large scale. Finally, the particular hydrology of the area has not been exploited in conjunction with data covering the entire eastern English Channel area.

The aim of this study was to understand how river flows and nutrient inputs impact the chlorophyll-*a* dynamics in the Eastern English Channel and determine which variable was the main driver of its decline over the 1998-2019 period. In particular, we wanted to challenge the assertion that the trend of lower phosphate concentrations found in river flows was controlling the chlorophyll-*a* concentration in coastal waters. To determine the areas of influence of the two main rivers exporting nutrients to the French part of the eastern English Channel, “La Seine” and “La Somme”, rivers flows from the French Ministry of Environment, *in situ* measurements provided by the coastal network REPHY, SRN/IFREMER and satellite data were used. These data constituted time series for about 20 years and included variables such as outflows, nutrients, chlorophyll-*a* and turbidity with a high spatio-temporal resolution. The difficulty in processing these data, particularly in extracting trends, lied in incomplete series with missing data and the presence of exceptional values (Ratmaya *et al.*, 2019). An adapted method was the use of Dynamic Linear Models (West & Harrisson, 1997), which allowed to consider (i) potentially time-varying and non-stationary variables (ii) outliers (iii) irregular sampling frequencies and (iv) missing data. These models were used to extract trends from *in situ* monitoring time series and then to identify and quantify the changes that occurred.

DLM were also applied for each pixel of satellite time series to visualize and still quantify the spatial changes during two decades in the Eastern part of the English Channel.

4.2 Data and methods

4.2.1 Study site

The study area (figure 34) included central English Channel and eastern English Channel between Cotentin peninsula, to the south-west on the map, and the town of Boulogne, to the north-east, on the French coast, approximately between 49°N/51°N and 1°W/1,5°E. The English Channel is characterized by a macrotidal regime (*e.g.* in the Straits of Dover, during neap and spring tides, tidal range of, respectively, 3 and 9 m) that generates fast tidal currents essentially parallel to the coast and a northeast-flowing tidal residual current from the English Channel to the North Sea (Lefebvre *et al.*, 2011).

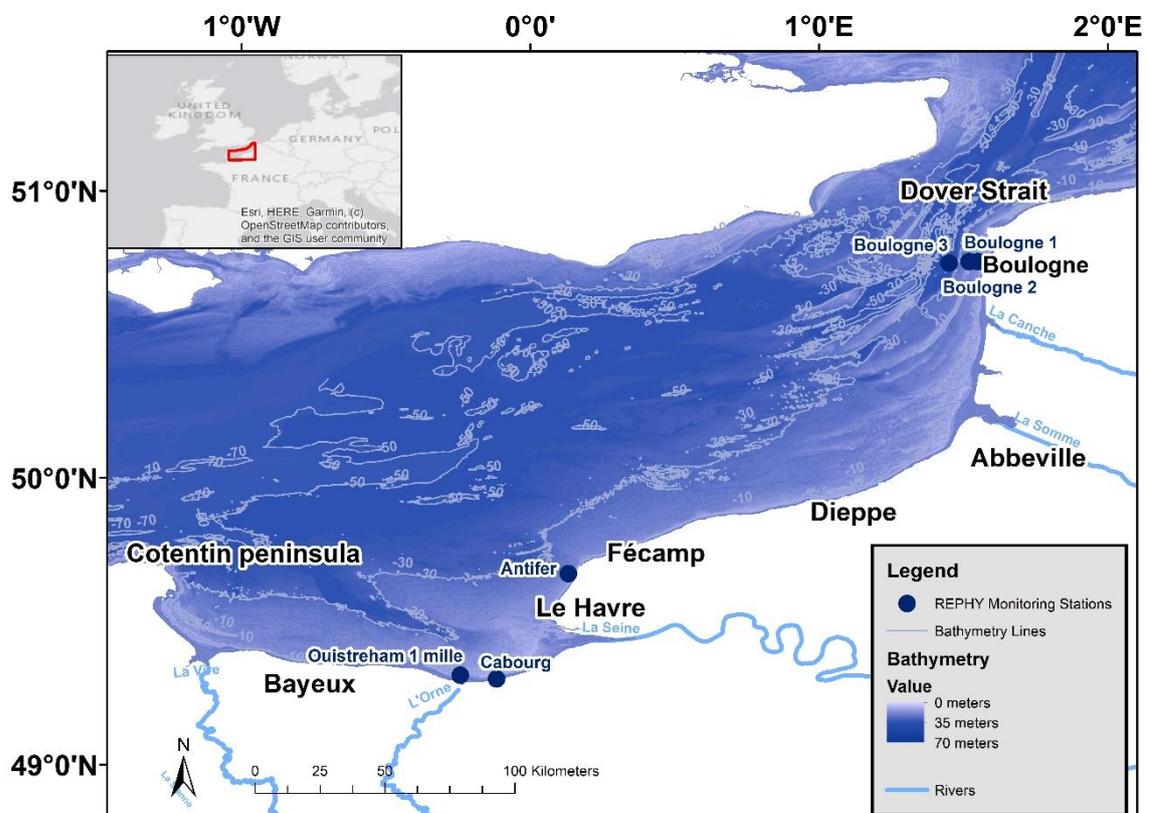


Figure 34 : Study area, central and Eastern English Channel, and in situ REPHY/SRN monitoring stations

Along the French coast, fluvial supplies from the Bay of Seine to Boulogne generate a coastal water mass that drifts nearshore, separated from the open sea by a frontal area (Brylinski & Lagadeuc, 1990). Exchanges between inshore and offshore water masses, inducing the transportation of particles and nutrients, depend basically on the tide and are more notable during the neap than during the spring tide. In the Seine Bay area, the Seine River accounts for up to 80-85% of the freshwater inflow (Romero *et al.*, 2013) and contributes to more than 50% of nitrate inputs and between 80% to 60% of phosphate inputs during the 1990-2015 period for the French part of the English Channel (OSPAR Commission, 2014b). Besides, the Somme River is important for the eastern Channel, as its bay was known to be an area where

the chlorophyll-*a* concentrations were among some of the highest on the French coast (Belin & Soudant, 2018). Hence, data from these two main river outlets were sought and collected.

4.2.2 Data

4.2.2.1 Outflows and nutrients fluxes

Outflow datasets have been obtained from the public information system, “Banque hydro” (<http://hydro.eaufrance.fr/>). Measurements were taken at the “Poses” station for the Seine River and at the city of Abbeville for the Somme River. Daily data were extracted from 1998 and 2019. However, the year 2006 was missing for the Seine River, due to a complete lack of measurements.

For the entire French side of the Channel seaboard, from 2000 to 2019, yearly aggregated phosphate and nitrate fluxes data were obtained from the French Ministry of the Environment, and more specifically the Data and Statistical Studies Department (SDeS). SDeS calculated these fluxes from outflow values of the rivers of the French side of the Channel seaboard associated with nutrient concentrations measured in estuarine stations.

4.2.2.2 In situ

The *in situ* dataset was provided by the REPHY (REseau d'observation et de surveillance du PHYtoplancton et de l'hydrologie dans les eaux littorales) (REPHY, 2022) and by the SRN (Suivi Régional des Nutriments) monitoring networks (Lefebvre & Devreker, 2022). Based on the length of the available time-series, six monitoring stations were selected for the present study (figure 34). Three monitoring stations (*i.e.* “Boulogne 1”, “Boulogne 2”, “Boulogne 3”) are located along a transect offshore the Boulogne harbour. The other three monitoring stations (“Antifer”, “Ouisseham 1 mille”, “Cabourg”) are located south of this area. With the exception of “Antifer”, all stations have been used by Gohin (2011). For all sites, samples were taken between 0 and 1 meter depth. The sampling frequency in the REPHY, SRN networks is fortnightly (Belin *et al*, 2019). Chlorophyll-*a* concentrations were obtained successively by spectrophotometry following Aminot & Chaussepied (1983), Van Heukelem & Thomas (2001) and Aminot & K  rouel (2004). Nutrient concentrations, *i.e.* the sum of nitrate and nitrite (NO₃NO₂) and phosphates (PO₄) were determined by flow spectrophotometry (Aminot & K  rouel, 2007). Finally, for the Bay of Seine stations, a known analytical issue induced that nutrient measurements before 2005 could not be used (tableau 8).

Tableau 8 : *In situ* REPHY monitoring stations selected in the English Channel providing chlorophyll-*a* and nutrients concentrations fortnightly.

Monitoring station name	Location	Time window
Boulogne 1	Coastal Station on the Boulogne transect	1998 - 2019
Boulogne 2	'Intermediate' Station on the Boulogne transect	
Boulogne 3	Offshore Station on the Boulogne transect	
Antifer		2002- 2019 for chlorophyll- <i>a</i>
Ouisseham 1 mille	Bay of Seine	2005- 2019 for nutrients
Cabourg		

4.2.2.3 Satellite data

Concerning chlorophyll-*a*, SeaWiFS, MERIS, MODIS/AQUA and VIIRS remote-sensing reflectance data were processed by the coastal OC5 algorithm with Look-Up-Tables (LUT) dedicated to each sensor (Gohin *et al.*, 2002; Gohin, 2011). The images used in this study were interpolated from OC5 estimates of chlorophyll-*a* (Saulquin *et al.*, 2019), and are therefore a Level 4 product⁶ as per the nomenclature defined by NASA. The interpolation was performed using kriging techniques of daily imagery coming from several sensors and different satellites, which enable the creation of a daily multi-sensor dataset of complete images over the 1998–2019 period⁷. The spatial resolution of the interpolated images was 0,01° in latitude and 0,015° in longitude (*ca.* 1,2×1,2 km²). Despite possible artefacts on some images, the kriged products are unbiased and the interpolated chlorophyll-*a* showed an excellent relationship with the *in situ* observations in term of means and 90th percentiles (Saulquin *et al.*, 2011).

Suspended Particulate Matter (SPM), defined as suspended matter not related to dead or live phytoplankton, was determined from reflectance measured in the green wavelength at 550 nm and in the red wavelength at 670 nm. Inorganic SPM was estimated by an inversion of a semi-analytical radiative transfer model considering the theoretical absorption and backscatter coefficients of the medium at 550 and 670 nm. These coefficients were expressed as the sum of the coefficients of pure water, phytoplankton and inorganic SPM, neglecting the specific role of coloured dissolved organic matter. Knowing the coefficients for pure water and chlorophyll-*a*, inorganic SPM was estimated from the total diffusion coefficient related to the observed reflectance in the green (550 nm) and red (670 nm) wavelengths. The algorithm was based on the method described in (Gohin *et al.*, 2005).

Time-series were derived from satellite chlorophyll-*a* and SPM images for each pixel of *ca.* 1,44 km² and each day.

4.2.3 Methods

4.2.3.1 Time-series analysis for outflows, *in situ* and satellite data

Time-series analysis needed to define a time unit for which, at most, one measurement was available. Considering that sampling frequencies of *in situ* variables was fortnightly, the time unit used here was half-month. This frequency was applied also to satellite and outflow data, which were originally collected on a daily basis.

Time-series may be affected by outliers, irregular sampling frequencies and missing data, particularly for *in situ* data. Furthermore, Ratmaya *et al.* (2019) has shown that seasonality of environment variables may vary with time. According to the *ceteris paribus* principle, it appeared necessary to treat all time series with the same method. In this context, Dynamic Linear Models (DLM) (West & Harrison, 1997) were identified as particularly suitable for environmental data series (Auger-Méthé *et al.*, 2021). The model decomposed the observed time-series as a trend, a seasonal component (*i.e.*, seasonality) and residuals. Hence, all time series have been analysed using DLM with the “dlm” package (Petris, 2010) in R software (R

⁶<https://www.earthdata.nasa.gov/engage/open-data-services-and-software/data-information-policy/data-levels>

⁷ <https://sextant.ifremer.fr/Donnees/Catalogue#/metadata/73c61398-3d8a-4387-ad17-047cac1a69aa>, Ifremer, 2019

Core Team, 2021). The outliers were identified from the standardised residuals belonging to the highest and lowest 0,35% of their distribution and they were treated in an appropriate manner; *i.e.*, specific observational variances were estimated for each outlier. Finally, Q–Q plots were used to assess the normality of the standardized residuals, and estimated autocorrelation functions were used to check their independence.

Interannual trend

DLM did not assessed interannual trend. Hence, for each time series, a monotonic linear trend test using a modified non-parametric Mann–Kendall (MK) test (Hamed & Ramachandra Rao, 1998) was performed on raw data deseasonalized with the time varying seasonality estimated by DLM. This trend component was called ‘seasonally adjusted’ further in this paper. When monotonic linear trends were significant (*i.e.* $p < 0,05$), changes were adjusted with Sen’s robust line (Sen, 1968) and then calculated from the differences between the beginning and end of the trend seasonally adjusted time series.

Chlorophyll-*a* relationship with outflows and nutrients

In order to evaluate the independent contributions of nutrients and outflows to the total explained variation in chlorophyll-*a* dynamics, we calculated multiple linear regressions with a hierarchical partitioning of variance (Mac Nally, 2000; Walsh & Mac Nally, 2013) on the *in situ* seasonally adjusted time series. This method was used to assess an independent explanatory power (*i.e.* % independent contribution) for mean monthly nitrate concentrations, phosphate concentrations and outflows of the Seine River on the dependant variable: chlorophyll-*a* mean monthly concentrations. The explanatory power was expressed as a percentage of the total explained variance. These results were completed by 100 randomly sampling from the explanatory variables to test whether the percentages were significantly greater than 0.

4.2.3.2 Mapping satellite data and trend

Definition of productive period

During the spring and summer period, light is no longer a limiting factor for the phytoplankton growth, and nutrient inputs become pregnant for the development of the latter. In order to address a more direct link between chlorophyll-*a* production and nutrient flux inputs from rivers, we decided to define and focus on a period called “productive period”. The following process was used to define the most appropriate period. For outflow and chlorophyll-*a*, an arbitrary 6 months length time window was considered. For both variables, different starting date were defined by half-month, from half month 4 (*i.e.* mid-February) to half month 8 (*i.e.* mid-April) for outflow and from half month 6 (*i.e.* mid-March) to half month 10 (*i.e.* mid-May) for chlorophyll-*a*. For each year, time window means were computed, and then for each pairs of time window, Pearson correlation coefficient on means were computed. The pair of windows with the highest significant correlation was selected and the productive period was defined as the corresponding chlorophyll-*a* time window.

Definition of wet and dry productive period

All years of the time-series were not equally rainy. In order to consider this factor, we defined “wet” and “dry” years according to river outflows during the productive period. These years have been used to compare the dynamics of chlorophyll-*a* more than ten years apart between years belonging to the same categories. Mean outflow values were calculated for productive period defined as the period between the months of April and October inclusive. “Wet years” were defined as years when the annual mean Seine outflows were above 500 m³.s⁻¹ (*i.e.* 2001, 2013, 2016) whereas “dry years” years correspond to annual mean Seine outflows below 300 m³.s⁻¹ (*i.e.* 2003, 2011, 2017) (figure 70).

Maps of dry and wet productive periods

Annual maps of chlorophyll-*a* mean concentrations at the scale of the study area for productive period were produced from the satellite dataset, for the whole period [1998-2019]. For all these maps, mean concentrations by pixel were represented using classes based on percentiles calculated over the entire period. Five classes were chosen for the chlorophyll-*a* values: i) below the 50th percentile; ii) between 50th and 70th percentile; iii) between the 70th and 80th percentile; iv) between the 80th and 90th percentile; and v) over the 90th percentile. Percentiles above 50th have been favoured: most of the changes appeared in this range with an associated spatial gradient from the coast to the offshore area. In addition, monthly mean concentrations maps have been produced for years containing wet or dry productive period. These maps are represented at an identical scale and legend in order to show the variations of the spatial extensions of chlorophyll-*a* over time.

Maps of interannual trends estimated for each pixel

For each pixel, as mentioned above, chlorophyll-*a* time series analysis has been performed. In order to assess interannual variability, changes between beginning and end of the Sen’s robust lines were computed, showing the amount of change in chlorophyll-*a* concentrations. These changes were expressed both as percentages and as concentrations (µg.l⁻¹), with classes based on the five percentiles: below 50th, between 50th and 70th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile and mapped.

4.3 Results

4.3.1 Analysis of river flow time series

Seasonally adjusted trends of mean river flow were estimated by the DLM for the Seine and the Somme (figure 35). The Seine river showed punctually high discharges up to more than 2000 m³.s⁻¹ at the beginning of the time series (year 2000) (figure 71). From 2003 to 2011, values slightly exceeded 1000 m³.s⁻¹ (figure 71). After 2010, a new cycle began with increasing flows followed by a decrease again. Over the two decades, an overall decreasing trend was identified: it was driven by the largest flow of the first decade (figure 35a). A similar trend was observed for the Somme River although the flow values were an order of magnitude smaller (figure 35b and figure 71).

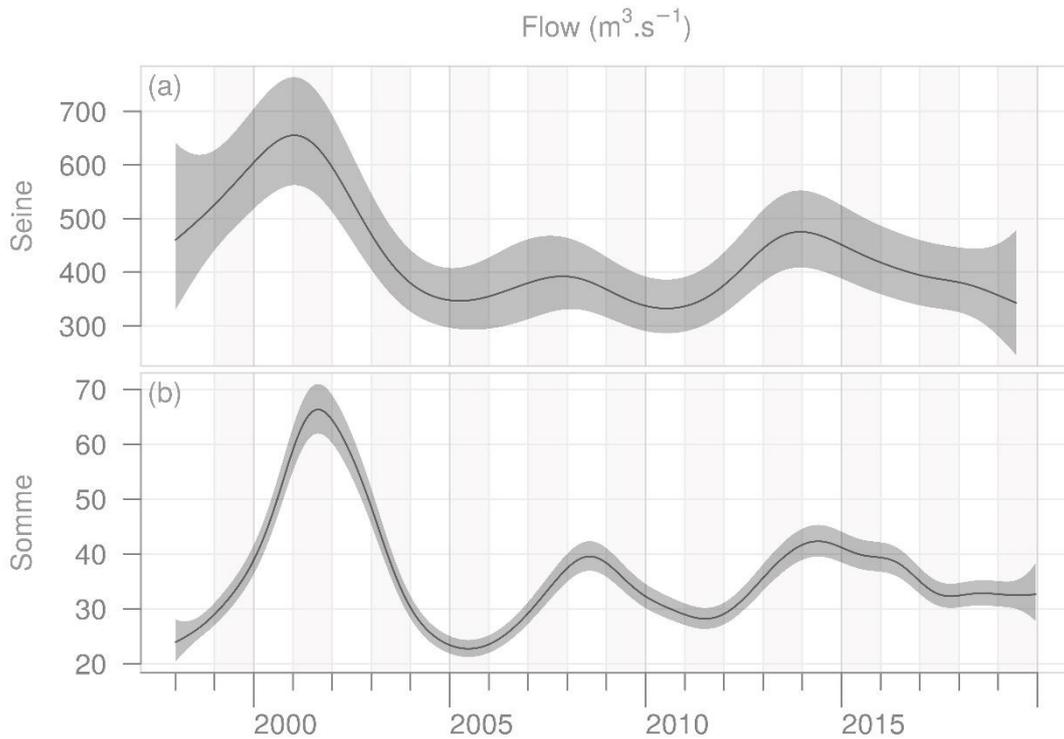


Figure 35 : Long-term trend of mean half-month flows from the Seine (a) and Somme (b) rivers that have been seasonally adjusted from 1998 to 2019 using DLM. Shaded areas indicate a 90% confidence interval.

4.3.2 Analysis of annual nutrients fluxes

For the entire French side of the Channel seaboard, annual nitrogen fluxes showed less variations around $150 \text{ Kt} \cdot \text{year}^{-1}$ and have not decreased in recent years compared to the beginning of the time-series (figure 36a). Annual phosphorous fluxes globally decreased from $7 \text{ Kt} \cdot \text{year}^{-1}$ at the beginning of the time series and then since 2014, they stabilized around $3 \text{ Kt} \cdot \text{year}^{-1}$ (figure 36b).

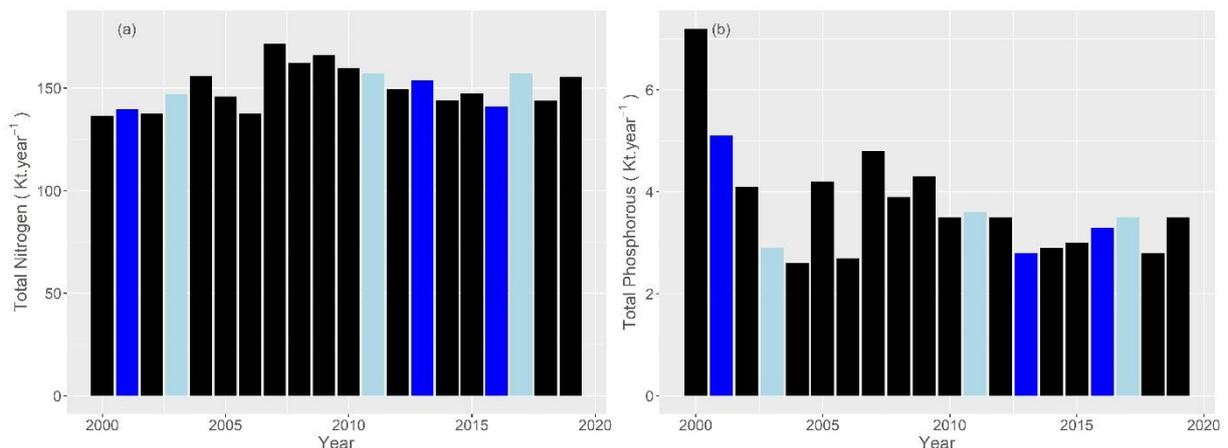


Figure 36 : Annual fluxes ($\text{Kt} \cdot \text{year}^{-1}$) of total nitrogen (a) and total phosphorous (b) for the French English Channel facade from 2000 to 2019. Dark blue values represent wet years and light blue values represent dry years as defined previously by Seine River outflows.

4.3.3 Analysis of *in situ* time series: nutrients and chlorophyll-*a*

The estimated seasonally adjusted trend of the three *in situ* stations close to the Somme River (Boulogne 1 to 3) showed a continuous decrease in the chlorophyll-*a* concentration since 1998

(figure 37). The chlorophyll-*a* concentrations were punctually as high as 25 $\mu\text{g.l}^{-1}$ in spring or at the beginning of summer in the first decade but lower than 10 $\mu\text{g.l}^{-1}$ at the end of the period (figure 73 and figure 74). This decreasing monotonic trend in chlorophyll-*a* was significant for the two stations closest to the coast (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, table 2). The trends for nitrate+nitrite nutrients at the three stations were very similar to the trend detected for the Somme River flow, with an overall decrease (figure 38). Globally, the sum of the nitrate and nitrite concentrations decreased from maximum values of 60 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ in the early 2000s to 10 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ in the last decade (figure 73 and figure 74). The decreasing trend in nitrogen was significant for Boulogne 2 and 3 (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 9). Phosphate had a significant increasing trend between 2005 and 2007, with a maximum value of 2 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ followed by a decrease over the last decade, with maximum concentrations reaching 0,6 $\mu\text{mol.l}^{-1}$. This decreasing trend in the phosphate concentration was significant for Boulogne 1, which was the closest to the coast (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 9).

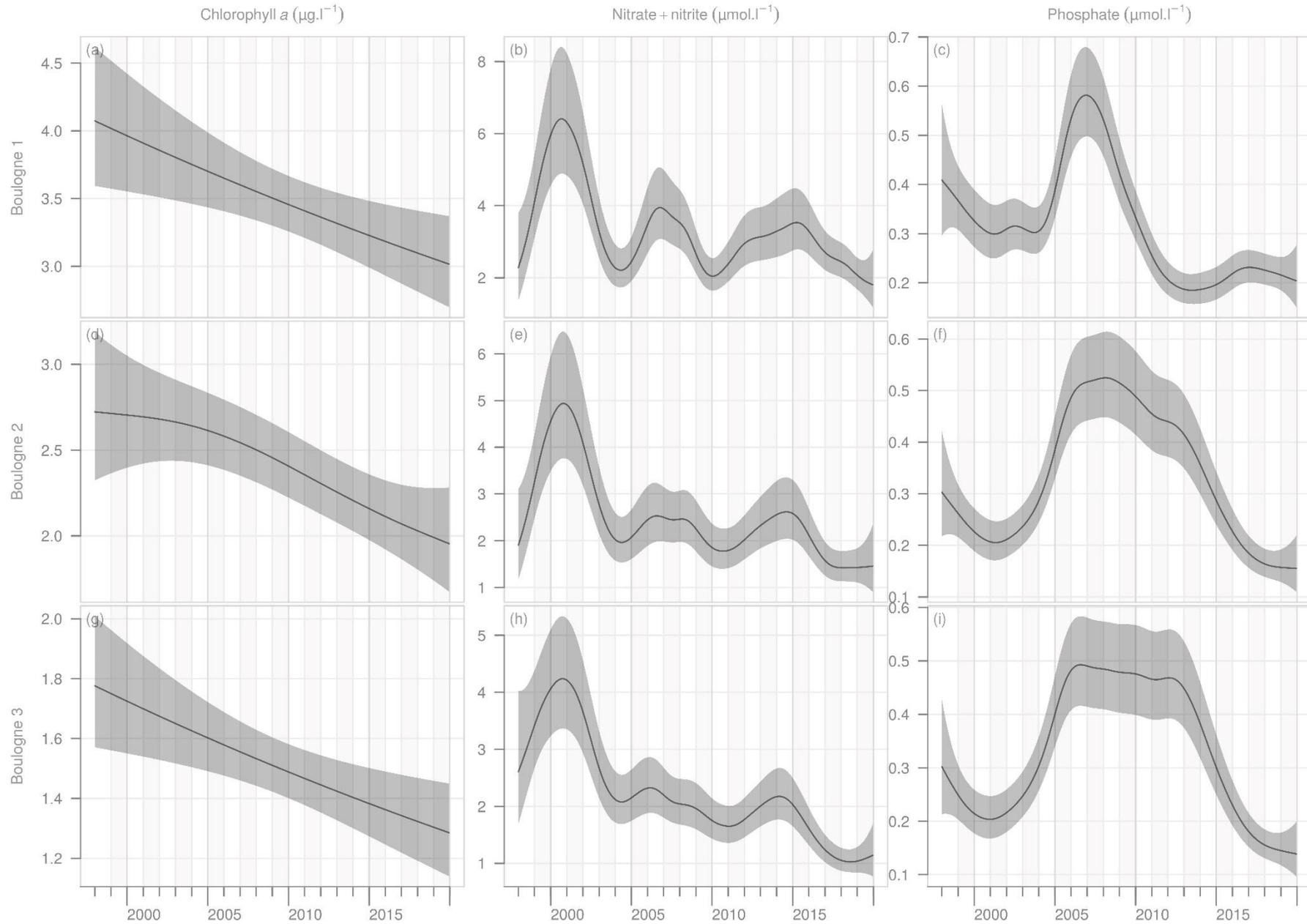


Figure 37 : Long-term trends seasonally adjusted in situ chlorophyll- a , nitrate+nitrite and phosphate concentrations from REPHY stations Boulogne 1 (a, b, c), Boulogne 2 (d, e, f) and Boulogne 3 (g, h, i) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval.

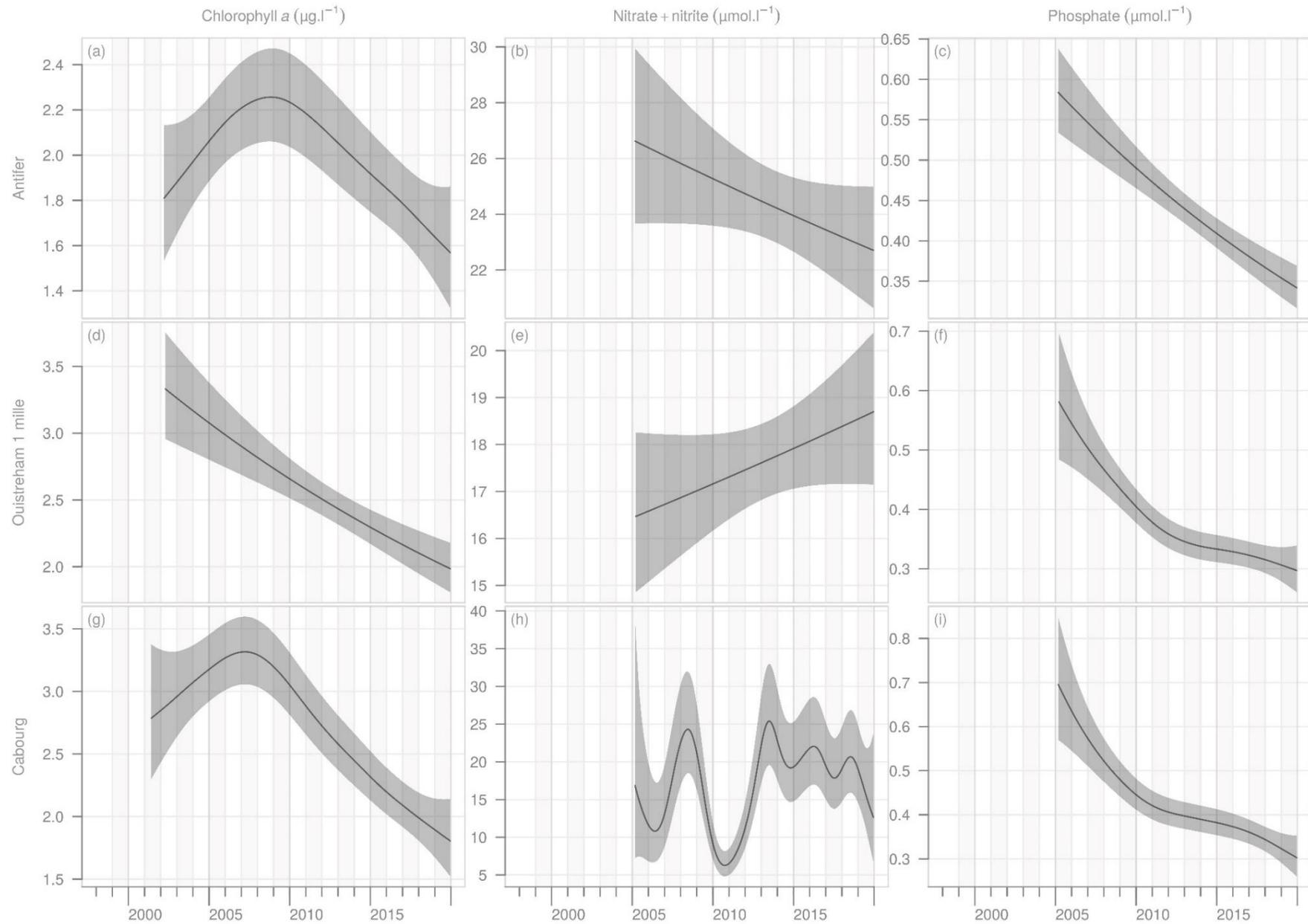


Figure 38 : Long-term trends seasonally adjusted in situ chlorophyll- a , nitrate+nitrite and phosphate concentrations from REPHY stations Antifer (a, b, c), Ouistreham 1 mille (d, e, f) and Cabourg (g, h, i) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval.

For *in situ* stations in the vicinity of the Seine River (Antifer, Ouistreham 1 mille and Cabourg), a significant decrease in chlorophyll-*a* concentrations (figure 38) has been observed. These concentrations were as high as 69 µg.l⁻¹ at the beginning of the first decade but lower than 10 µg.l⁻¹ at the end of the period (figure 73 and figure 75). However, for the Antifer site, an exceptional value higher than 40 µg.l⁻¹ was observed in 2018 (figure 75). The decreasing trends in chlorophyll-*a* was significant for the three stations (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 9). Nitrate+nitrite measurements showed different trends between the three stations with large non-significant variations at Cabourg (figure 38), and concentrations ranging from 60 to 140 µmol.l⁻¹. For phosphate, there was a significant decreasing trend for the three stations (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 9). Overall, an 80 % decrease was observed in phosphate concentrations from maximum values of 2,3 µmol.l⁻¹ in the first decade to 0,9 µmol.l⁻¹ at the end of the time-series.

Tableau 9 : Results of Mann-Kendall test performed on the *in situ* time-series seasonally adjusted for the selected REPHY, SRN monitoring stations. Variation of chlorophyll-*a* (Chl *a*) and nutrients in % and unit of measure. NS = not significant.

Monitoring stations		Chl <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	NO ₃ NO ₂ (µmol.l ⁻¹)	PO ₄ (µmol.l ⁻¹)
Boulogne 1	Changes (%)	-0.76 (-19.8%)	-0.84 (-25.6%)	-0.25 (-59.4%)
	p-value	0.027	NS	< 10 ⁻⁴
Boulogne 2	Changes (%)	-0.71 (-26.3%)	-1.10 (-42.4%)	-0.26 (-54.4%)
	p-value	0.020	0.003	NS
Boulogne 3	Changes (%)	-0.27 (-17.5%)	-1.04 (-46.5%)	-0.27 (-17.5%)
	p-value	NS	0.016	NS
Antifer	Changes (%)	-0.34 (-16.7%)	-8.70 (-30.5%)	-0.85 (-81.1%)
	p-value	0.032	< 10 ⁻⁴	0.003
Ouistreham 1 mille	Changes (%)	-1.08 (-34.7%)	5.89 (50%)	-0.75 (-83.3%)
	p-value	0.012	0.042	< 10 ⁻⁴
Cabourg	Changes (%)	-0.93 (-30%)	1.46 (9.8%)	-0.80 (-82%)
	p-value	0.004	NS	< 10 ⁻⁴

4.3.4 Explanatory power of outflows and nutrients for *in situ* stations on the chlorophyll-*a* dynamic

The hierarchical partitioning of variance, used to determine the proportion of variance explained independently and jointly by each variables revealed that nutrients accounted more of the explained chlorophyll-*a* variations than the river flows (tableau 10). For the coastal stations (Boulogne 1, Antifer, Cabourg and Ouistreham), phosphate showed high explanatory power, ranging from 43,6 to 87,4%. For the offshore stations, Boulogne 2 and Boulogne 3, the explanatory power of phosphate was smaller and even very low for Boulogne 3: less than 5% of the total explanatory power. In fact, the sum of nitrate and nitrite concentrations significantly contributed to explain the chlorophyll-*a* concentrations variations for Boulogne 2 and 3, with respectively 62,8 and 71,9 % of the total variance, but were also significant independent correlates for Antifer and Ouistreham. The Seine outflows appeared to have the lowest explanatory power compared to nitrate-nitrite and phosphate with percent of total variance explained lower than 5% for the three monitoring stations at the vicinity of the Seine estuary. The Somme river flow explained *ca.* 25% of the chlorophyll variations at the three Boulogne stations.

Tableau 10 : Result of the hierarchical partitioning of variance estimated from the multiple regressions between chlorophyll-*a* concentration (dependant variable) and nutrients and river flow (Independent variables) from in situ monitoring stations. Independent explanatory power of independent variables is expressed in % of total explained variance. Each result has been tested and has been statistically shown to be greater than 0 (statistical significance in the upper 0.95 confidence interval).

Monitoring stations	Outflows (m ³ .s ⁻¹)	NO ₃ NO ₂ (μmol.l ⁻¹)	PO ₄ (μmol.l ⁻¹)
Boulogne 1	25.7%	18.9%	55.5%
Boulogne 2	26.0%	62.8%	11.2%
Boulogne 3	23.3%	71.9%	4.7%
Antifer	2.5%	48.7%	48.7%
Ouistreham 1 mille	3.6%	52.8%	43.6%
Cabourg	4.6%	8.0%	87.4%

4.3.5 Time window for productive period maps

The best correlation (tableau 11) during summer between outflows and chlorophyll-*a* concentrations coming from the monitoring stations along the Boulogne transect were found between half-months 6 and 18 (outflows) and 8 and 20 (chlorophyll-*a*).

Tableau 11 : Results of the 4 highest Pearson correlations performed on the in situ chlorophyll-*a* (Chl *a*) time-series for the selected REPHY monitoring stations and Seine River flows for different time windows expressed in half-months (h-m). NS = not significant.

Time windows		Boulogne 1	Boulogne 2	Boulogne 3
Flows starting h-m 5	correlation	0.46	0.53	0.62
Chl <i>a</i> starting h-m 7	p-value	0.02	0.006	0.001
Flows starting h-m 5	correlation	0.52	0.57	0.62
Chl <i>a</i> starting h-m 8	p-value	0.008	0.003	0.006
Flows starting h-m 6	correlation	0.52	0.57	0.63
Chl <i>a</i> starting h-m 8	p-value	0.007	0.003	0.001
Flows starting h-m 7	correlation	0.51	0.55	0.6
Chl <i>a</i> starting h-m 8	p-value	0.009	0.004	0.001

4.3.6 Spatial distribution of productive period chlorophyll-*a* for dry versus wet years

Mean chlorophyll-*a* concentrations ranged from less than 1 μg.l⁻¹ in the middle of the English Channel, to concentrations higher than 3 μg.l⁻¹ in coastal areas, mainly near the mouth of the Vire, Orne and Seine rivers, and further north of the Somme and Canche rivers (figure 39). The coast-to-offshore gradient was visible, as was the influence of river plumes and the 'Coastal Flow' parallel to the coast. The influence of the Seine River visually extended far north of Le Havre. In the northern part of the English Channel, high concentrations were detected between Dieppe and Abbeville, in shallow areas under the influence of the Somme River.

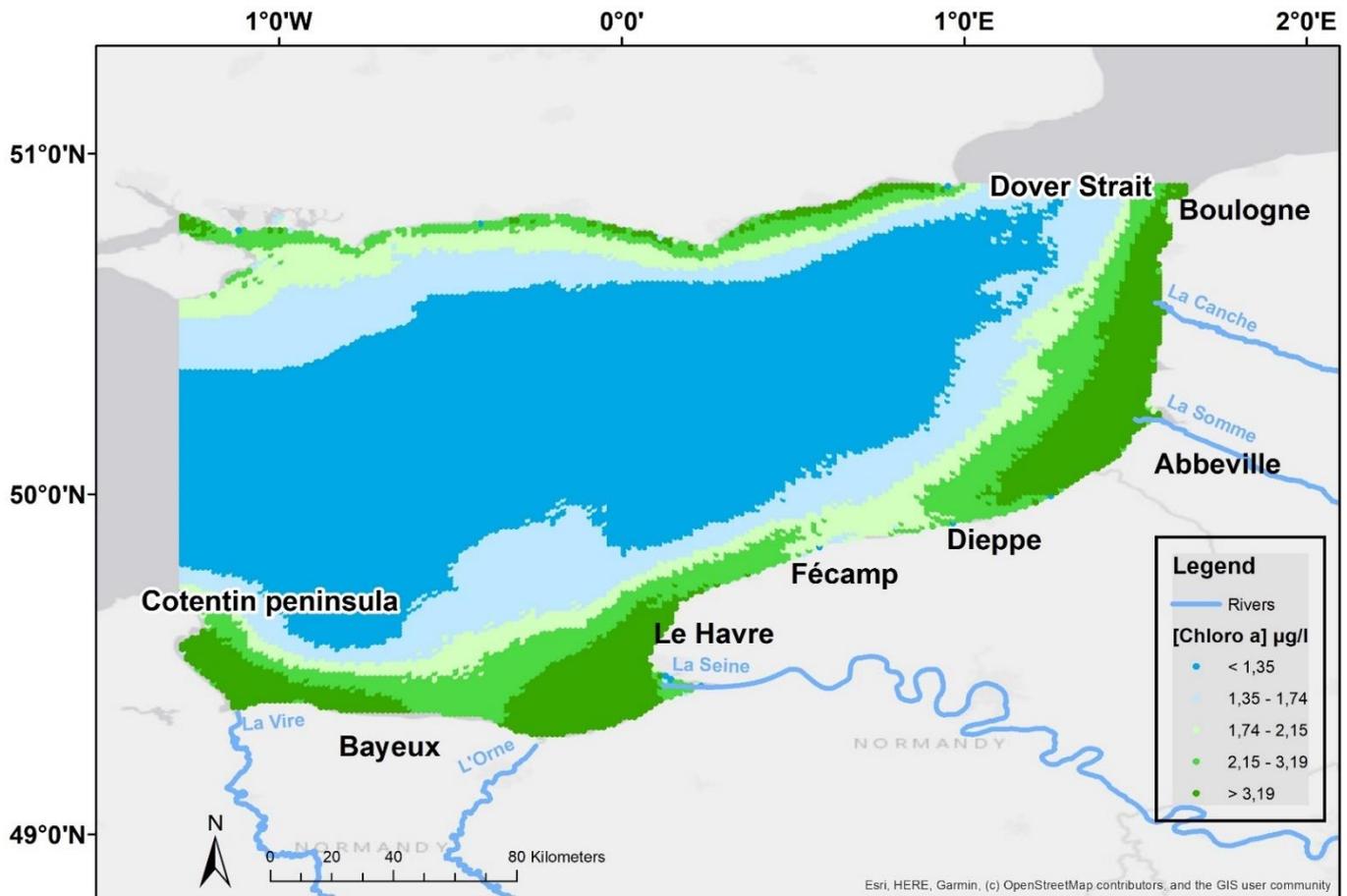


Figure 39 : Spatial distribution during productive period (April to October) of mean chlorophyll-*a* concentrations from 1998 to 2019. Legend classes are based on percentiles calculated on the whole period and defined as i) below the 50th percentile; ii) between 50th and 70th percentile; iii) between the 70th and 80th percentile; iv) between the 80th and 90th percentile; and v) over the 90th percentile

For SPM, a coast/offshore gradient was similarly visible with an influence of the two rivers estimated up to 25 km offshore for the Seine and 15 km for the Somme (figure 72). The ‘Coastal Flow’ was visible with SPM concentrations above $3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ along the coast. Offshore waters stayed under $1,4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ with a gradient from the coast.

The spatial distribution of the mean productive period chlorophyll-*a* concentrations is presented in figure 40 for wet years (2001, 2013 and 2016) and dry years (2003, 2011 and 2017). Among the wet years, 2001 was by far the wettest year of the study and showed a distribution of chlorophyll-*a* along almost the entire coastline, up to 40 km offshore, with values above $3 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. The ‘Coastal Flow’ was particularly well defined and remained continuous along the coast. The more recent years of 2013 and 2016 were more comparable in terms of maximum mean outflows ($539 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ and $586 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) and showed a much smaller extension than 2001, with localized values above $3 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ at the river mouths and with a discontinuity of the ‘Coastal Flow’ that stopped near the town of Fécamp.

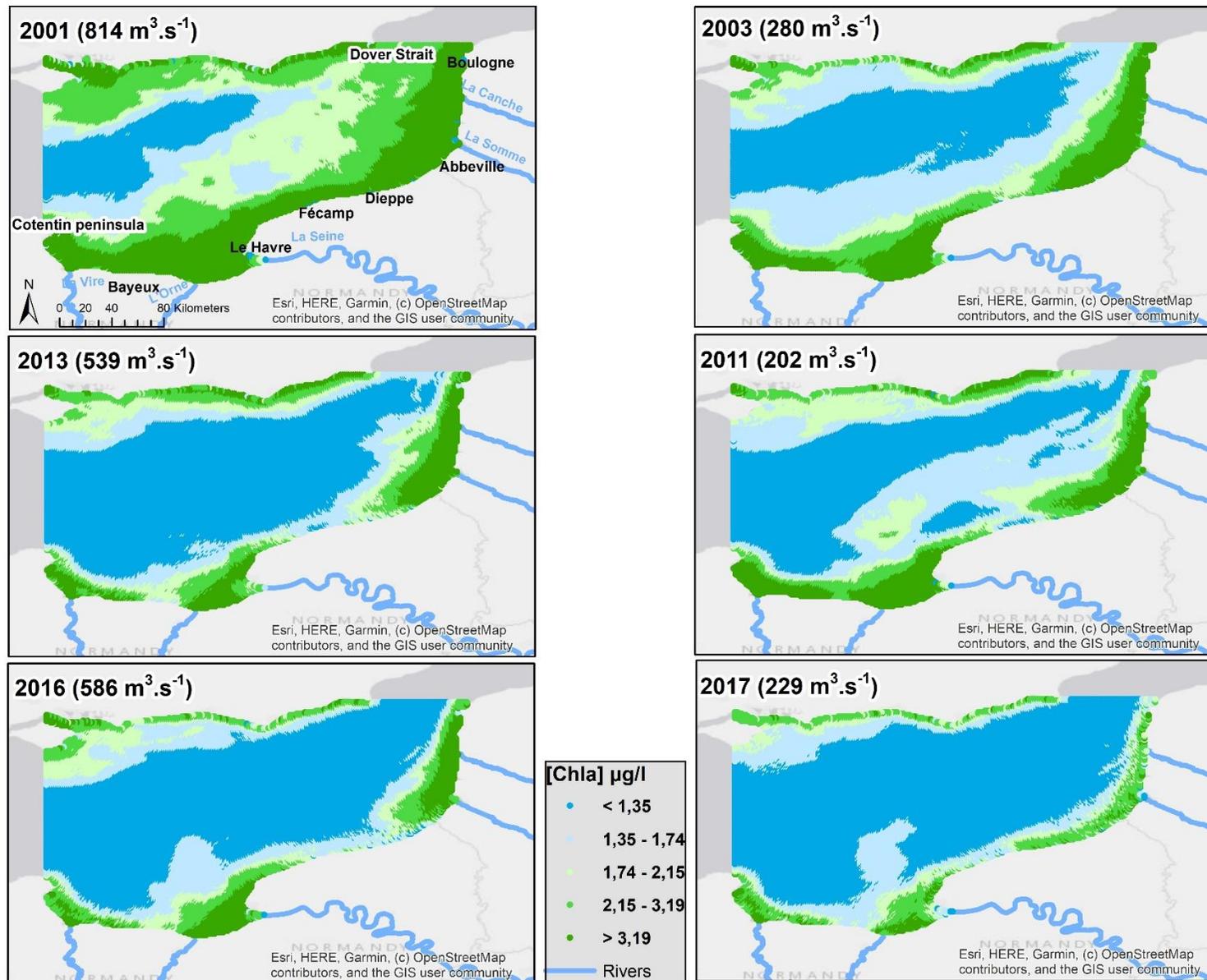


Figure 40 : Spatial distribution of mean chlorophyll-a concentrations during the productive period for wet years (left, mean outflows of the Seine) vs dry years (right) in $\mu g \cdot l^{-1}$ in the eastern English Channel. Mean Outflows of the Seine river are indicated for each map. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period [1998;2019] (below 50th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile)

Among the dry years, 2003 had the highest chlorophyll-*a* values at the river mouths as well as further offshore with a near continuity of the 'Coastal Flow'. In recent years, with low flows values ($202 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ for 2011 and $229 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ for 2017) the spatial distribution of chlorophyll-*a* was confined to river mouths. In 2017, few areas had a chlorophyll-*a* concentration that exceeded $3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ except at the most productive areas of river mouths and the 'Coastal Flow' had almost disappeared.

Overall, irrespective of the river flow, areas of high chlorophyll-*a* concentrations decreased over time, with their spatial extensions decreasing from over 40 km offshore (2001) to 10 km (2017, the most recent dry year).

4.3.7 Seasonal variations of chlorophyll-*a* for two wet years: 2001 and 2016

The year 2001 had the highest mean annual river flows of the time-series with values for the Seine River as high as $1600 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ in April and above $1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ during the first five months of the year. For the Somme River, river flows were above $75 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ during the first six months of the year, with a maximum of $90 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ in April and May. The seasonal dynamics of the two rivers were therefore similar. Spatial distribution maps of chlorophyll-*a* showed low concentrations of chlorophyll-*a* during winter months with an increase beginning in February in the northern part of the study area, at the mouth of the Somme River (figure 41). From April, concentrations sharply increased at the mouth of the Seine with large parts of the English Channel showing concentrations above $3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in May. An extended spatial distribution of the high chlorophyll-*a* concentrations persisted during the productive period months.

In the last decade, 2016 was the most recent year with the highest mean productive period river discharge ($586 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ for the Seine). Peaks of $1450 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ and $58 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ were observed in June for the Seine River and Somme River, respectively. Until March and from October, few areas had monthly average values of chlorophyll-*a* exceeding $1,35 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (figure 42). From April, values increased significantly in the northern part of the study area at the mouth of the Somme and then from May at the mouth of the Seine. The 'Coastal Flow' was continuous in June with mean concentration values higher than $3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. However, the extent of the chlorophyll-*a* distribution did not encompass the whole Channel as observed in 2001. The 90th percentile values remained limited to coastal areas and the immediate vicinity of the mouth of the Seine and Somme rivers. The extension of the Seine plume did not exceed 23 km in June, whereas the Somme plume reached a maximum of 20 km.

The annual and monthly chlorophyll-*a* mean maps (figure 41 and figure 42) highlighted that the areas with the highest values (> 50th percentile class) tended to decrease over time particularly in coastal areas in the north of Le Havre and in the centre of the English Channel. Areas in the bays of Somme and Seine with high chlorophyll-*a* values tended to be severely reduced for recent years.

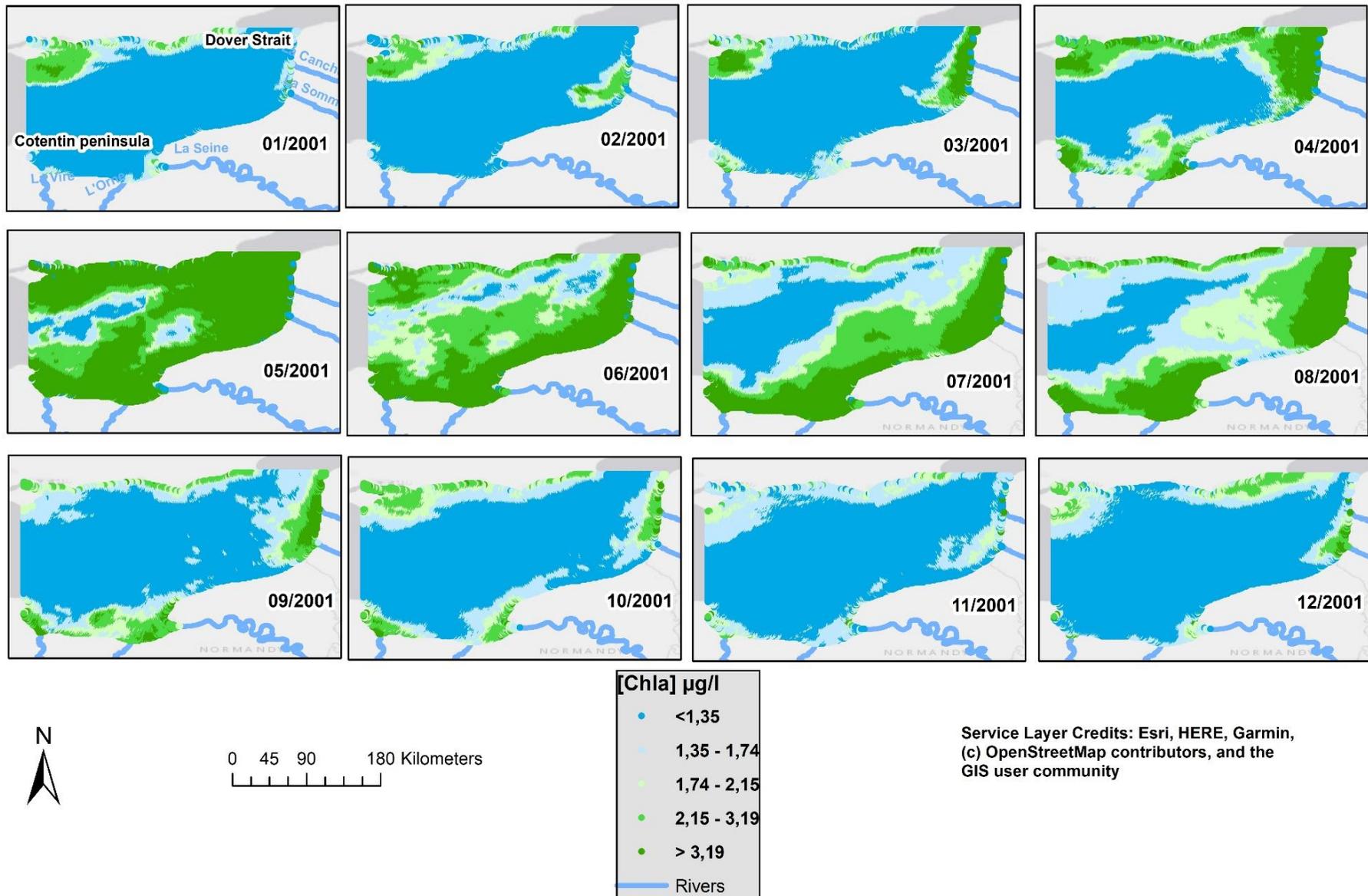


Figure 41 : Seasonal variations in the spatial distribution of monthly mean chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g.l}^{-1}$) for the wet year 2001 in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period [1998;2019] (below 50th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile)

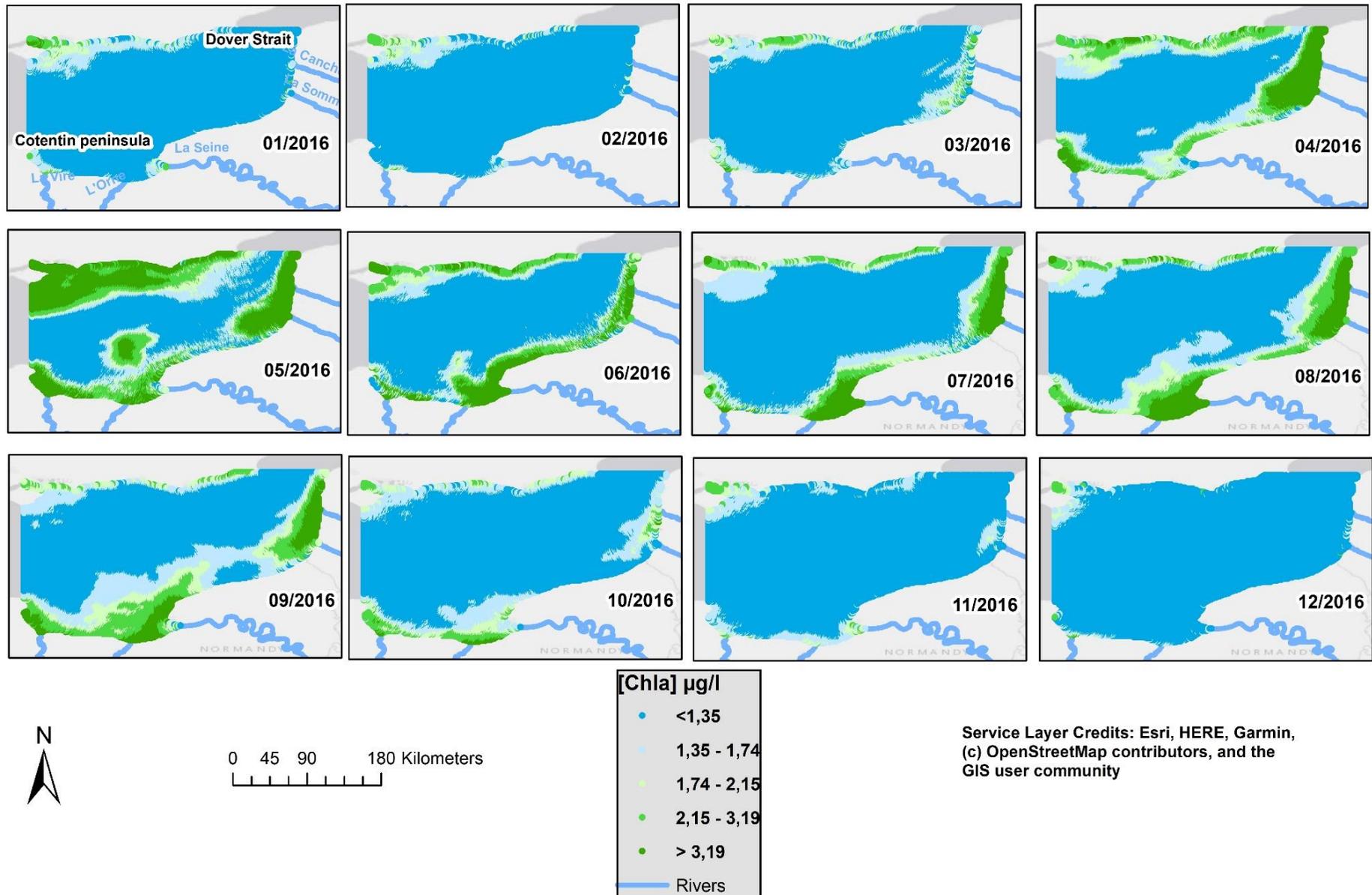


Figure 42 : Seasonal variations in the spatial distribution of monthly mean chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) for the wet year 2016 in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period [1998;2019] (below 50th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile)

4.3.8 Spatial distribution of changes in chlorophyll-*a* concentration

Over the 21 years of this study, a significant decrease in the chlorophyll-*a* concentrations was evidenced in the French part of the English Channel. These trends extracted from the DLM analysis applied to the time series for each pixel were spatialized and quantified (figure 43 and figure 76). This decrease showed a spatial pattern related to the ‘coastal flow’. It was higher in the most productive areas under the influence of the rivers. A spatial gradient could be seen from north to south: between the Cotentin peninsula and Bayeux, the mouth of the Seine and the coastal area from Dieppe to Boulogne where the decrease reached 67%. Chlorophyll-*a* concentrations were decreasing by at least by 25% on almost the entire French side of the Channel up to 40 km offshore. The ‘Coastal Flow’ was also impacted by this decline between Le Havre and Dieppe. In these areas, the mean decrease in chlorophyll-*a* concentration was higher than $0,4 \mu\text{g.l}^{-1}$ (figure 76). Although less affected by these changes, the offshore central part of the Channel generally experienced a decline of more than 15% over the time period.

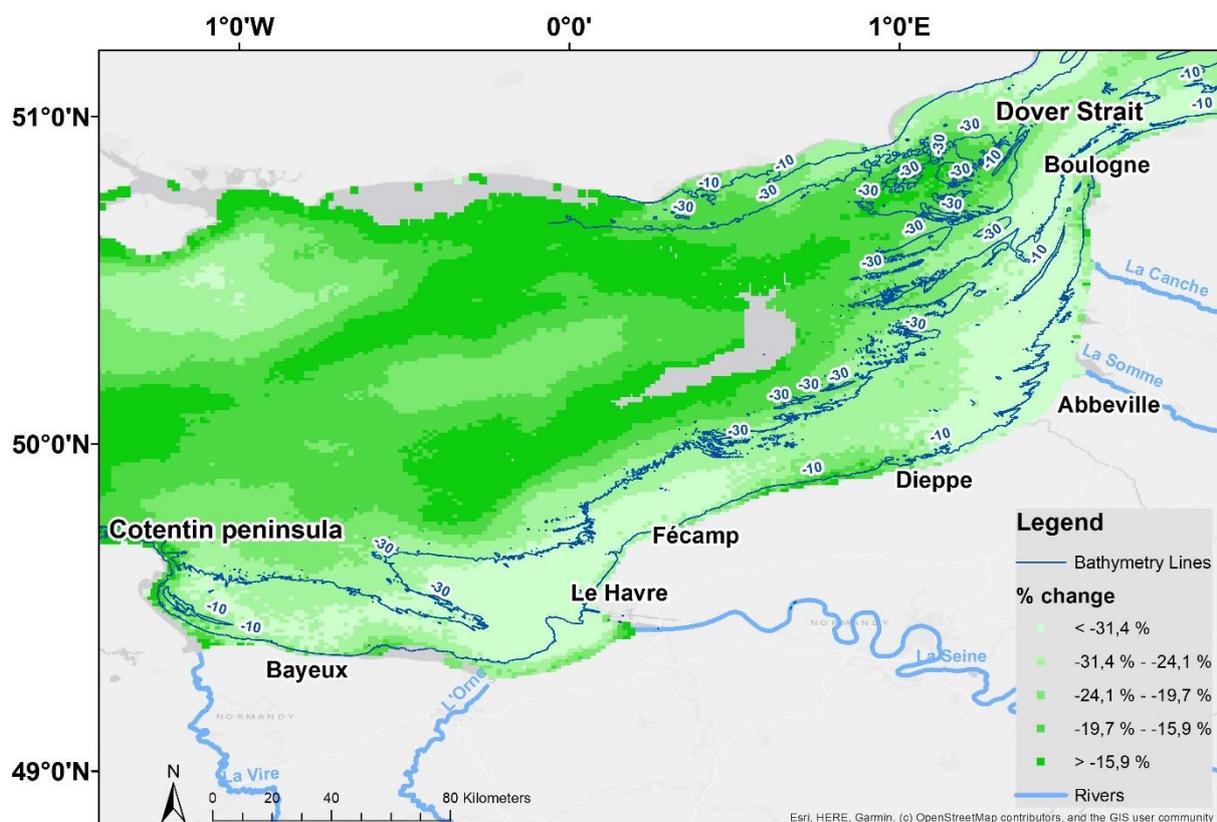


Figure 43 : Changes in chlorophyll-*a* concentration (expressed in percent change) from 1998 to 2019 estimated for each pixel of the time series using the DLM trends. The grey central offshore area to the north of Fécamp is where the linear fitted trend was not significant. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period (below 50th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile)

4.4 Discussion

The concentration of chlorophyll-*a*, used as a proxy of phytoplankton biomass can be influenced by a range of factors. These include variables having a direct effect such as light, grazing, interspecific competition, nutrient availability, and variables having an indirect effect such as river flow by carrying nutrients and suspended particulate matter into coastal areas or winds which can regulate stratification (Gomez & Souissi, 2007; Hernández-Fariñas *et al.*,

2015). In the English Channel, fluctuations in these variables have the potential to affect the growth and abundance of microalgae, leading to corresponding changes in chlorophyll-*a* concentration. In this study, we analysed these changes during the productive period for which light was supposed not to be a limiting factor and challenged the paradigm stipulating that the decrease of chlorophyll-*a* in the last decades was mainly due to the decrease in nutrients and that river flows played no role. The analysis of *in situ* data from monitoring stations confirmed the role of phosphate in the most coastal stations but indicated that the sum of nitrate and nitrite concentrations was also related to the chlorophyll-*a* decrease in offshore stations. The spatial distribution of changes assessed with satellite images time-series confirmed a seaward gradient of chlorophyll-*a* concentration decrease from the coast to offshore.

4.4.1 Chlorophyll-*a* decrease *in situ* coastal stations and changes in the Coastal flow

In this study, decreasing trends of chlorophyll-*a* concentration have been found during two decades over the 1998-2019 period in the Eastern part of the English Channel for *in situ* monitoring stations and satellite data. For stations close to the coast, a decrease in chlorophyll-*a* was systematically recorded, up to -30% in the area directly influenced by the Seine River. The decline observed at Boulogne and Cabourg were consistent with the conclusions of Devreker & Lefebvre (2018a). A lower decrease was seen further offshore, however it remained within the order of 15% or more. Spatial distribution maps also showed this coast to offshore gradient as well as its spatial extent, indicating that the strongest decline occurred in the areas directly influenced by the river outflows. In particular, we found this decline in recent wet years and the maps for 2016 with lower and lower values of chlorophyll-*a* in the most productive areas: the Bay of Seine and the Bay of Somme. Changes in the area under the influence of the 'coastal flow' were observed. This coastal flow, characterized by higher chlorophyll concentrations, has a width of *ca.* 3 to 5 miles and corresponds to the movement of water along the coastline, driven with a north-eastward direction by prevailing winds, tides, and ocean currents (Brylinski *et al.*, 1991; Brylinski & Lagadeuc, 1990). The satellite-derived maps of chlorophyll-*a* analysed in this study showed that the coastal flow became less and less visible with years to the point that, for 2016 and 2017, it almost disappeared north of Fécamp regardless of the river flows.

4.4.2 River flow and nutrients: what are the main drivers of the chlorophyll-*a* concentrations?

Our study confirmed large and significant decrease in phosphate over the period at the *in situ* monitoring stations but it also showed significant decrease in the river flow of the Seine and the Somme rivers. These concomitant decreases illustrated the need to quantify the influence of these two drivers on the temporal variations of the chlorophyll-*a* concentration. The hierarchical partitioning of variance indicated that in spite of an overall decrease over the two decades, the flow variations of the Seine river had almost no influence on the variations of chlorophyll-*a* concentrations. It contributed to less than 5% of the total explained variance of chlorophyll-*a* for the three *in situ* stations (Antifer, Cabourg, Ouistreham). The pattern was different for the Somme river as it explained 25% of the chlorophyll variations as an average for the three Boulogne stations. Stations closest to the Seine (Antifer, Ouistreham 1 mille and Cabourg) showed the largest decrease in phosphate, up to -80%. For these stations,

hierarchical partitioning of variance indicated the importance of phosphate but also suggested that for two stations nitrate+nitrite contributed to explain the variations of chlorophyll-*a* concentrations. Nitrate+nitrite displayed idiosyncratic variations at the different *in situ* stations which seemed more dictated by local conditions. In line with these results, Devreker & Lefebvre (2018) reported a stagnation or even an increase in nitrogen fluxes coming from the Somme and the Seine rivers since the 1990s. OSPAR Convention assessed that over this later period, (i) nitrogen flows stagnated without any significant trend except in the northern part of the study area it increased (Artois-Picardie) and (ii) there were significant decreases in phosphate flows throughout the entire area (OSPAR Commission, 2014b). Lefebvre *et al.* (2018) modelled diffuse inputs of nutrients over the last 50 years nitrogen inputs were found highly dependent on hydrology, without however detecting a trend over recent years. Concerning diffuse phosphate, there has been a decreasing trend since the mid-1980s until the early 2000s. Romero *et al.* (2016) indicated that diffuse sources of nitrate have stabilized in recent years and that polluted aquifers have prolonged discharges in coastal systems, especially during summer. Although atmospheric inputs represent a smaller source of nutrient input than rivers and diffuse inputs, it has been estimated that atmospheric inputs account for up to 20% of the total nitrogen marine inputs between 1995 and 2008 (Devreker & Lefebvre, 2016). The most recent European Monitoring and Evaluation Program (EDMED) report (OSPAR Commission, 2017a) showed a stabilization of these annual atmospheric inputs for our study area since 2007. Anthropogenic nitrogen inputs have therefore not decreased significantly in recent years, they appeared to continue to have an important impact on the dynamic of the primary production for the offshore part of the Eastern English Channel. In our study, nitrate+nitrite significant decrease was detected at Boulogne 2 & 3 and Antifer. The hierarchical partitioning of variance revealed a striking spatial pattern for the Boulogne stations. The role of phosphate declined along a coast to offshore gradient to the benefit of nitrogen forms. The explanatory power of phosphate to the variance of chlorophyll-*a* concentrations decreased from 55,5 % for Boulogne 1 (coastal) to 4,7 % for Boulogne 3 (offshore). Simultaneously, nitrate+nitrite explanatory power increased from 18,9 % for Boulogne 1 to 71,9% for Boulogne 3. This result suggests that, nitrogen can play an important role on the dynamic of chlorophyll-*a* for offshore areas of the Eastern English Channel.

4.4.3 Decrease of chlorophyll-*a* in the central part of the English Channel and link with global changes

The maps produced from the trends in seasonally adjusted chlorophyll-*a* concentrations quantified a generalised decrease at regional scale, higher for the coastal zone, lower but still detectable in the central part of the English Channel. The area's specific hydrological configuration with the presence of the 'Coastal flow' seemed to isolate the offshore part from the influence of the river outflows. Nevertheless, the central Channel has seen a decrease in chlorophyll-*a* of up to 20% in some places. In contrast to the coastal area under the influence of river inputs, the decrease in chlorophyll-*a* in the central area could be attributed to other causes and in particular to factors related to global changes. Desmit *et al.* (2020) showed that increase in sea surface temperature was a significant driver, along with de-eutrophication, of chlorophyll-*a* decline and a shift in the spring bloom. Temperature changes have an impact on stratification which is an important driver of phytoplankton growth. Increased stratification was related to lower phytoplankton production (Winder & Sommer, 2012). Similarly, Lheureux *et al.* (2021) attributed 20-year changes in different monitored environmental parameters to broad-scale and regional climate changes detected through proxies such as temperature and

atmospheric circulation. Using *in situ* data, they concluded that ecosystem trajectories tended to show increases in temperature and salinity, with decreases in chlorophyll-*a*, nutrients and suspended particulate matter. Cappuzzo *et al.* (2018) also demonstrated a correlation between the increase in sea surface temperature and the decrease in phytoplankton production in the North Sea. Finally, Richardson & Schoeman (2004) related this increase in temperature to changes in phytoplankton abundance in the North-East Atlantic. Our *in situ* and flux analysis, coupled with the satellite data analysis and mapping at a larger scale, were in line with the hypothesis that a more global phenomenon was at work and impacted the production of chlorophyll-*a* particularly in the offshore part of the English Channel. Some large-scale processes could be put forward to explain this such as the influence the Atlantic Ocean inputs (Salomon *et al.*, 1993; Pingree & Maddock, 1977), which may be changing or the atmospheric input of nitrogen (Dulière *et al.*, 2019).

4.4.4 Considerations and limitations

DLMs provide a general framework for modelling many environmental time-series (Laine, 2019). They were used in this study to decompose into several components the signal from chlorophyll-*a* measurements and each pixel of satellite images processed by the OC5 algorithm. A strength of this approach was to process *in situ* and satellite data using the same methodology. The second main interest concerned the treatment of chlorophyll-*a* seasonality, which was variable over time (Ratmaya *et al.*, 2019). We used the trend component and calculated seasonally adjusted chlorophyll-*a* concentrations values for each pixel of the satellite imagery. This methodology allowed to work on the whole time series without seasonal effects. The spatialization of these series provided a global view of the eastern English Channel regarding the evolution of chlorophyll-*a* in both relative (figure 43) and quantitative terms (figure 76). It revealed spatial patterns with a clear distinction between the coast under the influence of the rivers and the central zone of the Channel under the influence of more global phenomena. A limitation of our approach is that we did not consider changes in the phytoplankton community structure (Hernández-Fariñas *et al.*, 2013). A decrease in chlorophyll-*a* could also be associated with changes in phytoplankton communities. The North Atlantic Oscillation (NAO) has been described as a key driver of ecological variations through direct, indirect or integrated effects at individual and population levels, in terms of recruitment, abundance, growth, rate, distribution, phenology, species assemblage and survival (Hallett *et al.*, 2004; Drinkwater *et al.*, 2010). These changes in the phytoplankton community impacted the concentration of chlorophyll-*a*. The presence and distribution of ecological niches remained dependent on several environmental parameters linked to seasonal changes: diatoms were dominant in nutrient-rich waters, whereas dinoflagellates and the other family taxa were associated to less nutrient-rich waters and summer conditions (Karasiewicz & Lefebvre, 2022). This affinity of taxa to environmental conditions and their spatial distribution, in relation to the results of our study on this coast-wide gradient, should be explored. The dominant phytoplankton genera in the area were *Phaeocystis* and *Chaetoceros* (Belin *et al.*, 2019) with a succession of strong seasonal blooms of *Phaeocystis* (Lefebvre & Delpech, 2004). Alvera-Azcarate *et al.* (2021) observed from satellite imagery that the typical spring bloom in the Greater North Sea happened earlier each year, with about 1 month difference between 1998 and 2020. Therefore, spring blooms could have been affected enough to be partly the cause of the drastic drop in chlorophyll-*a* observed in the coastal zone.

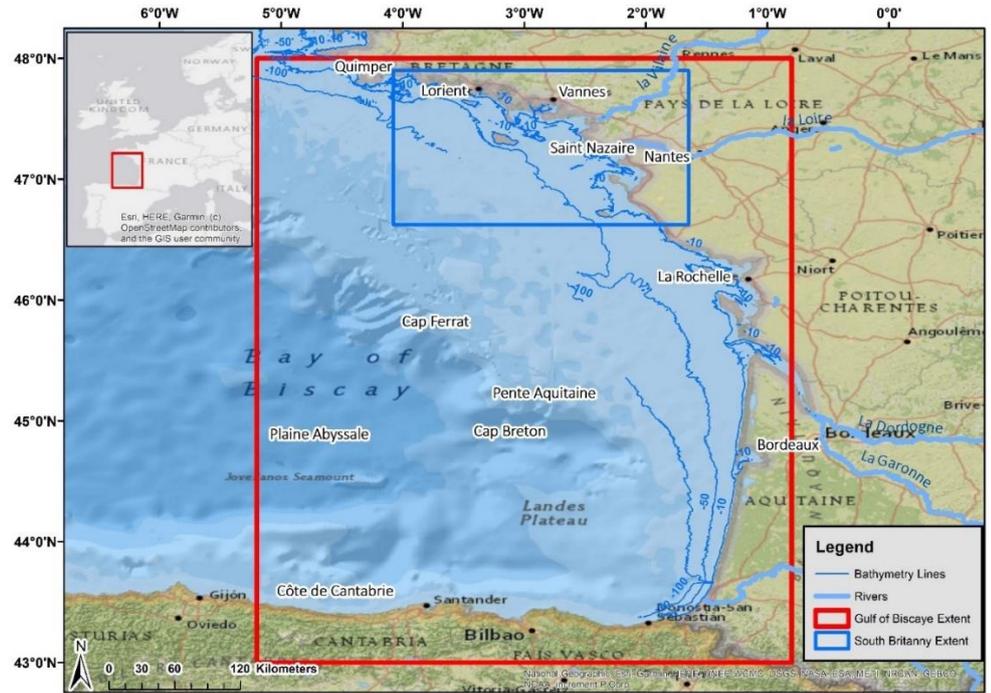
Although this study has partially addressed the subject, the analysis of the changes in SPM concentrations should be further explored to understand its impact on the temporal dynamic

of chlorophyll-*a*. The spatial distribution of SPM (figure 72) showed values over 3,4 g.m³ in the coastal zone while they stayed very low offshore. Although SPM could partly explain the decrease in chlorophyll-*a* in the coastal area (Cappuzzo *et al.*, 2018), it likely did not play a role in the central part of the Eastern English Channel. In addition, SPM values during winter months preceding the spring bloom did not show a clear trend in the period (Alvera-Azcarate *et al.*, 2021).

In this area, the relationship found in this study between nitrate+nitrite and chlorophyll-*a*, should be nuanced in the light of seasonal aspects and in particular the evolution of the Redfield ratio (Redfield *et al.*, 1963). Seasonality is fundamental in the area and this ratio can change significantly over time (Ward *et al.*, 2011). Lheureux *et al.* (2021) exhibited for some of *in situ* stations (*i.e.* "Boulogne 1", "Boulogne 2", "Boulogne 3") an overall change towards a decrease of the nitrogen and silicate nutrients, corresponding to an increase of silicate/nitrogen and silicate/phosphorous ratios. It cannot be excluded that changes in these ratios for nitrogen, phosphorus, but also silicates not considered in this work, contributed to limiting the growth of phytoplankton.

4.5 Conclusion

The chlorophyll-*a* concentration in the eastern English Channel has undergone a significant decline over the last two decades. This decline showed a spatial pattern, with a strong decrease in the areas directly influenced by rivers and a lower but still significant decrease in the area further offshore. This study has shown that nutrients were the main driver of the trends in chlorophyll-*a* concentration in coastal stations close to the Seine estuary and that the variations in river flow did not play a significant role. For the Boulogne stations, the decrease in river flow though lower than the role of nutrients could not be discarded as an explanatory factor. The decline of phosphate is having a significant role in the decrease of chlorophyll-*a* but nitrogen could also contribute to the observed variance of chlorophyll-*a* in particular for offshore stations. The situation appeared therefore to be more complex in the offshore area. During the productive period, the offshore area was probably subject to hydrological and climate drivers other than anthropogenic inputs. The influence of climate change cannot be excluded, with an impact on the species composition of the phytoplankton community, associated with the decrease in chlorophyll-*a*. A perspective to this study could be to map phytoplankton community changes using for example the PHYSAT classification method (Alvain *et al.*, 2008) and relate them to the decrease of chlorophyll-*a* in order to link this phenomenon to global changes. On the other hand, DLMS generated a great deal of information that deserves to be more fully exploited. Indeed, this study only considered the trend component. Another perspective would be to use the seasonal component of DLM, which could be classified in order to find patterns of chlorophyll-*a* phenology and evaluate their change over time.



CHAPITRE 5 Contenu du chapitre

Dynamique de la chlorophylle *a* dans le golfe de Gascogne et patrons spatiaux associés

Ce chapitre présente le cas d'étude sur le golfe de Gascogne et le Sud Bretagne.

5 Dynamique de la chlorophylle *a* dans le golfe de Gascogne et patrons spatiaux associés

5.1 Introduction

Exposés au changement climatique et aux pressions anthropiques, les écosystèmes marins peuvent évoluer de façon soudaine en basculant brusquement d'un état à un autre (Scheffer *et al.*, 2001). De tels basculements, ou changements de régime, ont déjà été observés et sont généralement liés à des changements prononcés dans les forçages hydrométéorologiques à grande échelle (Woillez *et al.*, 2010). Ils entraînent des réorganisations structurelles et fonctionnelles, ce qui peut avoir des conséquences importantes sur les espèces à travers toute la chaîne alimentaire (Beaugrand *et al.*, 2008). Identifier et décrire les mécanismes gouvernant de tels changements est une démarche complexe puisqu'elle nécessite la confrontation de phénomènes et de processus qui se déroulent à des échelles d'espace, de temps et d'organisation écologique très différentes (Scheffer *et al.*, 2001). La plupart des changements de régime ont été attribués à des modifications à grande échelle de l'environnement physique qui peuvent ensuite se répercuter sur les niveaux trophiques supérieurs par un effet en cascade *bottom-up* (Pershing *et al.*, 2015). Le suivi de paramètres physiques et de bas niveaux trophiques permet donc de détecter les changements de régimes et d'anticiper de potentielles cascades trophiques. Dans le contexte du changement climatique et de l'exploitation croissante des ressources marines, un tel suivi constitue un apport majeur pour développer un modèle de gestion durable des écosystèmes marins en permettant de comprendre les variations observées dans les niveaux trophiques supérieurs (Conversi *et al.*, 2015).

Au cours des dernières décennies, l'Atlantique Nord s'est réchauffé plus rapidement que tout autre océan. Cette partie relativement petite de l'océan mondial serait responsable d'un tiers de l'augmentation du réchauffement global de 1955 à 1998 (Levitus *et al.*, 2005). Ce réchauffement anormal correspond à une augmentation de la température de 0,27°C sur les 700 m supérieurs de la colonne d'eau, de 1955 à 2003. La continuité de la tendance est difficile à analyser, car elle se superpose à des oscillations pluriannuelles. A une échelle plus régionale, le golfe de Gascogne est touché par ces phénomènes ; il est d'autre part affecté par divers processus physiques, qui agissent sur une grande variété d'échelles spatiales. Le courant polaire ibérique (IPC), qui s'écoule de l'angle nord-ouest de l'Espagne, le long de la côte de Cantabrie, apporte des eaux plus chaudes durant l'hiver (Garcia-Soto *et al.*, 2002). Des tourbillons (« swoddies ») sont générés au-dessus de la pente continentale et transportent des anomalies « d'eaux chaudes » dans les parties plus océaniques (Pingree & Le Cann, 1991 ; Pingree & Le Cann, 1992). Les apports considérables des fleuves français créent des panaches d'eaux plus fraîches qui s'étendent sur plusieurs centaines de kilomètres sur la côte (Puillat *et al.*, 2004 ; Ménesguen *et al.*, 2018b). Les vents, qui s'inversent de façon saisonnière, induisent des conditions favorables à la remontée d'eaux du fond (« upwelling »), ou inversement à la descente d'eaux de surface (« downwelling ») dans ces zones particulières de l'étroit plateau espagnol (Fontan *et al.*, 2007). Les flux de chaleur air-mer présentent également une forte variabilité interannuelle dans cette région, en relation avec l'Oscillation de l'Atlantique Nord (NAO) (Cayan, 1992).

A cette échelle, les données *in situ* sont souvent trop rares pour obtenir des estimations fiables des changements à long terme. Néanmoins, dans le golfe de Gascogne, de nombreuses sources d'observation montrent de fortes variations de température, qu'il s'agisse d'oscillations annuelles et des tendances décennales (Koutsikopoulos *et al.*, 1998 ; Garcia-Soto *et al.*, 2002 ; Michel *et al.*, 2009a ; Michel *et al.*, 2009b ; Lima & Wetthey, 2012 ; Costoya *et al.*, 2015). Cependant, cette variabilité interannuelle n'est pas quantifiée précisément, sa distribution géographique est encore incertaine et ses causes n'ont pas encore été identifiées. La vulnérabilité des écosystèmes du golfe de Gascogne aux impacts d'événements extrêmes et aux changements globaux est accrue par les activités humaines telles que l'exploitation des ressources marines et les rejets industriels et urbains (Chust *et al.*, 2022). De fait, des changements de régimes climatiques ont d'ores et déjà été observés au Sud-Est du golfe avec des impacts potentiels sur les espèces benthiques au large de la côte Basque induits par un réchauffement des eaux (Chust *et al.*, 2022). Ces impacts sur la biomasse phytoplanctonique sont encore peu connus et quantifiés à l'échelle du golfe et il est difficile aujourd'hui d'avoir une image globale des tendances pour ce paramètre sur le long terme.

A une échelle plus réduite encore, des phénomènes remarquables et plus locaux sont à l'œuvre, notamment en Sud Bretagne, zone sous l'influence directe de la Loire et de la Vilaine et recevant quasiment la moitié des apports en azote et phosphore de tout le golfe de Gascogne (OSPAR Commission, 2023c). Ces deux grands fleuves ont vu leur biomasse phytoplanctonique et leur concentration en phosphore diminuer depuis le début des années 1990, accompagnées d'une baisse simultanée mineure, voire inexistante, des concentrations d'azote (Romero *et al.*, 2013 ; Minaudo *et al.*, 2015). Affectés par les fleuves Loire et de la Vilaine (Guillaud *et al.*, 2008 ; Gohin, 2012 ; Ménesguen *et al.*, 2018b), la baie de Vilaine est l'un des écosystèmes côtiers atlantiques européens les plus sensibles à l'eutrophisation (Chapelle *et al.*, 1994 ; Belin & Soudant, 2018 ; Ménesguen *et al.*, 2019). Les eaux côtières du bassin de la Vilaine sont classées comme une zone à problème en raison d'une biomasse phytoplanctonique élevée, selon les critères établis par OSPAR (OSPAR Commission, 2017b) et la directive-cadre européenne sur l'eau (Ménesguen *et al.*, 2018b). Ratmaya *et al.* (2019) ont étudié cette zone et montré que la biomasse phytoplanctonique y augmente avec une arrivée plus tardive du pic printanier de phytoplancton. Gohin *et al.* (2019) ont comparé les cycles saisonniers des mesures de chlorophylle *a* issues du satellite et les mesures *in situ* pour sept lieux côtiers dont Ouest Loscolo et Men ar Roue dans le Sud Bretagne. Il s'avère que les deux types de séries sont en accord et que leur dynamique est corrélée avec les débits des fleuves. Cependant, il existe peu d'informations au-delà de la Baie de Vilaine sur la dynamique côtière de la chlorophylle *a* sur tout le Sud Bretagne. Les apports respectifs des débits la Loire et de la Vilaine sur toute cette zone, et ceci même au sein de la Baie Vilaine, sont, d'autre part, peu explorés vis-à-vis de leur impact sur la dynamique sur la chlorophylle *a* comparativement aux apports de nutriments.

L'objectif de ce chapitre est (i) à l'échelle du golfe de Gascogne, déterminer et quantifier les tendances de la biomasse phytoplanctonique par son proxy, la concentration en chlorophylle *a*, et les relier à des phénomènes globaux (ii) à l'échelle du Sud Bretagne, mieux comprendre l'impact des débits des fleuves et des flux de nutriments sur la dynamique de la chlorophylle *a* et apprécier quels sont les principaux phénomènes expliquant celle-ci sur le long terme. Sur

ce dernier point, à l'image du cas concernant la Manche, il s'agit d'estimer si la baisse généralisée du phosphore a un impact important pour la biomasse phytoplanctonique sur toute cette zone ou si d'autres facteurs entrent en jeu. Pour répondre à ces questions, une série temporelle composée d'images satellite couvrant 21 années [1998-2019] et toute la superficie du golfe a été constituée afin d'approximer les concentrations en chlorophylle *a* pour chaque pixel. Les débits des fleuves impactant le Sud Bretagne ont été aussi récupérés auprès du Ministère de l'Environnement ainsi que les mesures issues des lieux du réseau REPHY présents sur la zone. Les difficultés rencontrées pour traiter ces données sont les mêmes que pour la Manche, à savoir pour calculer des tendances, la présence de données manquantes et exceptionnelles, la non stationnarité des variables à traiter et leur évolution dans le temps. Les modèles linéaires dynamiques (DLM) ont donc été systématiquement utilisés pour extraire les tendances, puis les quantifier, sur la durée des séries disponibles quelles que soient les typologies de données.

5.2 Données et méthodes

5.2.1 Zone d'étude

Le golfe de Gascogne est situé dans la zone tempérée de l'océan Atlantique nord-est, entre le nord-ouest de la France (au large de la Bretagne) et le nord-ouest de l'Espagne (Galice) (figure 45). Le golfe est inclus dans la province lusitanienne et dans l'écorégion du plateau atlantique sud-européen (Spalding *et al.*, 2007). Le nom de cette écorégion est également utilisé dans la directive-cadre européenne "Stratégie pour le milieu marin" (DCSMM) et comprend le golfe de Gascogne et les côtes ibériques. Les limites du golfe vont du cap Finistère, à 43°N, en Galice, au nord-ouest de l'Espagne, et à 48°N, à Brest (Lavin *et al.*, 2006). Au total, la baie occupe environ 175 000 km². La zone d'étude générale est précisée dans la figure 45, la zone plus restreinte du Sud Bretagne faisant l'objet d'un traitement spécifique est localisée par la figure 46.

Le golfe de Gascogne se décrit comme une unité géomorphologique bien différenciée, orientée vers le nord-ouest. Le bassin abyssal, qui représente environ 50 % de la surface totale, a une profondeur moyenne de 4 800 m. Il est adjacent à la plaine de Porcupine dans la partie nord, mais il est séparé du bassin abyssal ibérique et de la marge ibérique occidentale par les monts sous-marins de Charcot et le banc de Galice (Lavin *et al.*, 2006). Le plateau continental au sud de la baie est quant à lui assez étroit (entre 12 et 30 km), mais il est beaucoup plus large au niveau de la côte française, en particulier au nord, où il peut atteindre plus de 150 km de large. Le talus continental, zone de transition entre le plateau et les grands fonds, est très prononcé, avec une pente de l'ordre de 10 à 12 %, voire plus dans la partie sud-est. Le talus est formé de trois zones principales d'orientations différentes, le versant armoricain nord-ouest/sud-est, le versant aquitain nord-sud, et le versant cantabrique d'orientation est-ouest. Ce versant est traversé par de nombreux canyons, dont les chenaux sont généralement étroits, abrupts, linéaires et sinueux, le plus visible étant le canyon du Cap Breton (Lavin *et al.*, 2006). Les vallées profondes permettent le transport des sédiments continentaux vers les bassins océaniques à partir des principaux fleuves (Vilaine, Loire, Gironde et Adour), tous

situés en France, tandis que les rivières du nord de l'Espagne sont plus courtes et ont un faible débit.

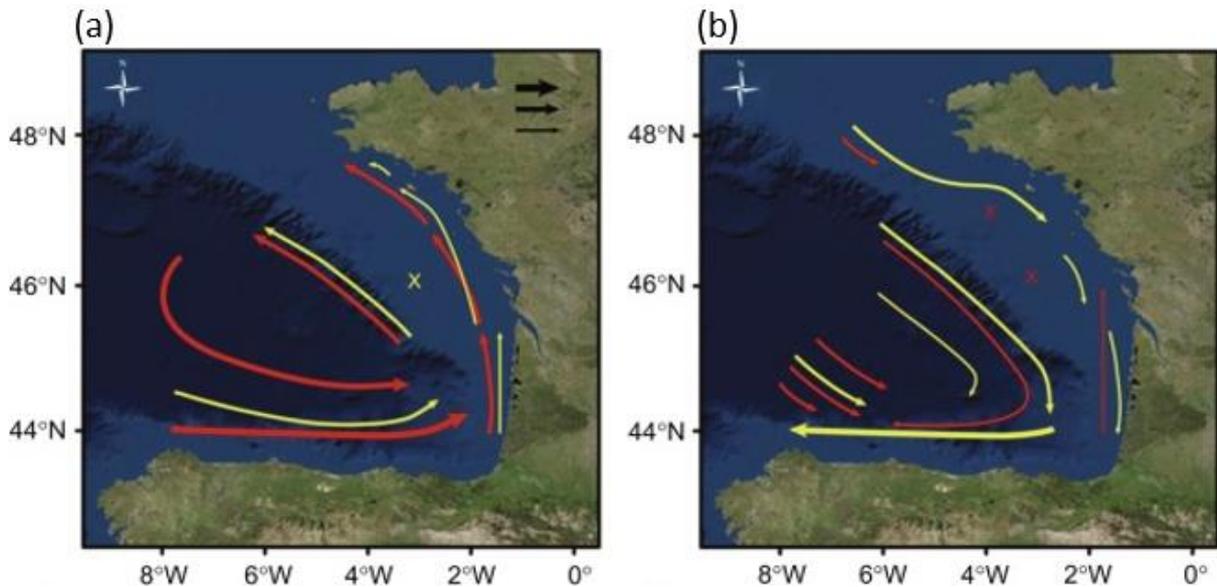


Figure 44 : Schéma de circulation des courants dans le golfe de Gascogne : (a) circulation en automne (rouge) et hiver (jaune) (b) circulation au printemps (rouge) et été (jaune). La largeur des flèches est proportionnelle à l'intensité des courants. Les croix marquent les zones de très faibles courantologies. D'après Charria *et al.* (2013).

La circulation dans le Golfe de Gascogne est complexe et dépend de la bathymétrie, des marées, des courants induits par la densité de l'eau et du vent. Ses principales caractéristiques macroscopiques sont résumées dans la figure 44 de Koutsikopoulos & Le Cann (1996) et modifiée par Charria *et al.* (2013). Les vents contrôlent les upwellings dans le golfe de Gascogne (Garcia-Soto & Pingree, 2012) entraînant des courants (Garcia-Soto & Pingree, 2012 ; Caballero *et al.*, 2016 ; Kersalé *et al.*, 2016), l'étalement du panache fluvial (Puillat *et al.*, 2004 ; Costoya *et al.*, 2016) et la propagation des vagues (Bertin *et al.*, 2015). La circulation atmosphérique aux latitudes moyennes de l'Atlantique Nord, dans le Golfe de Gascogne en particulier, est principalement gouvernée par l'existence d'une zone de haute pression, l'anticyclone des Açores, et d'une zone de basse pression, la dépression d'Islande. Par conséquent, les vents ont tendance à avoir une composante orientale marquée. La position des deux zones de pression varie selon les saisons. Ainsi, l'anticyclone dérive vers le sud-est en hiver et vers le nord-ouest en été. Les roses des vents sont représentées par Alvarez *et al.* (2014) qui ont utilisé des données de bouées à différents endroits du golfe. La bouée Gascogne, située dans la partie centrale de la baie (45,20°N, 5°W), montre la prédominance de vents d'ouest intenses. Des vents du nord-est et du nord sont également observés, mais à des fréquences moindres.

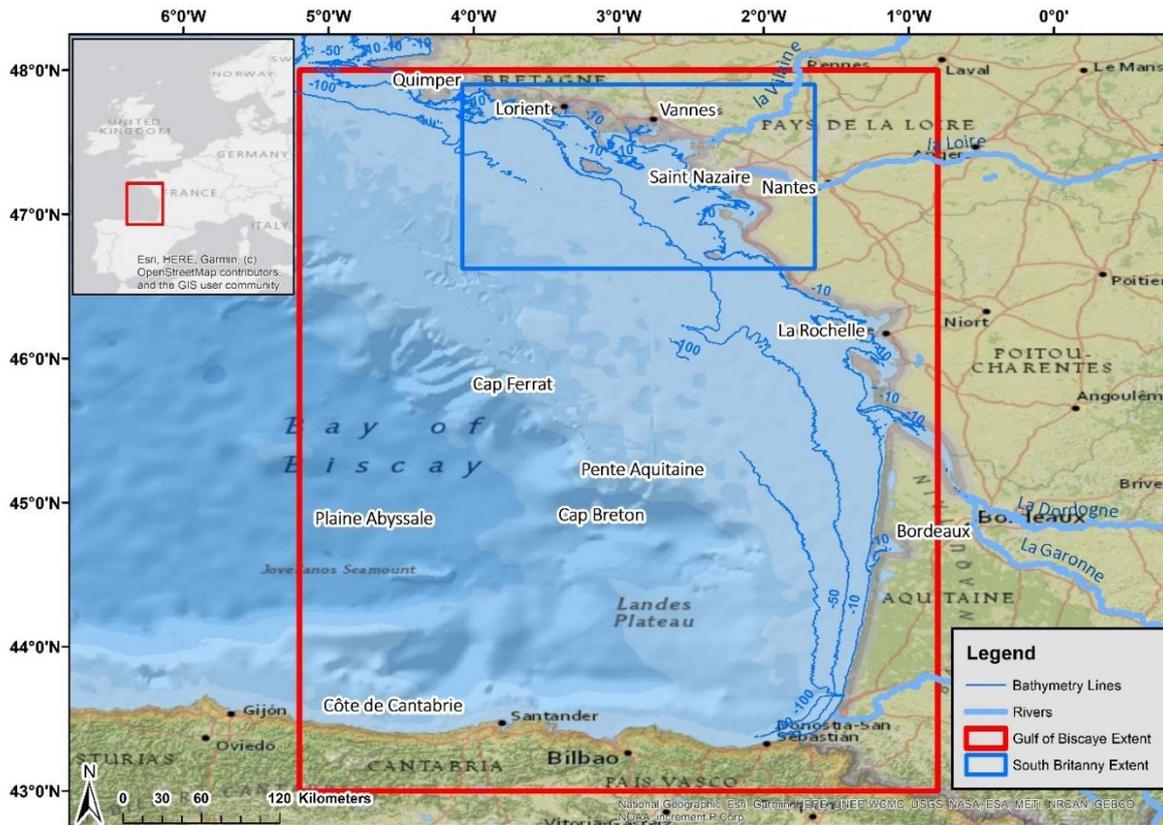


Figure 45 : Zone d'étude à l'échelle du Golfe de Gascogne (emprise rouge) et en Sud Bretagne (emprise bleue)

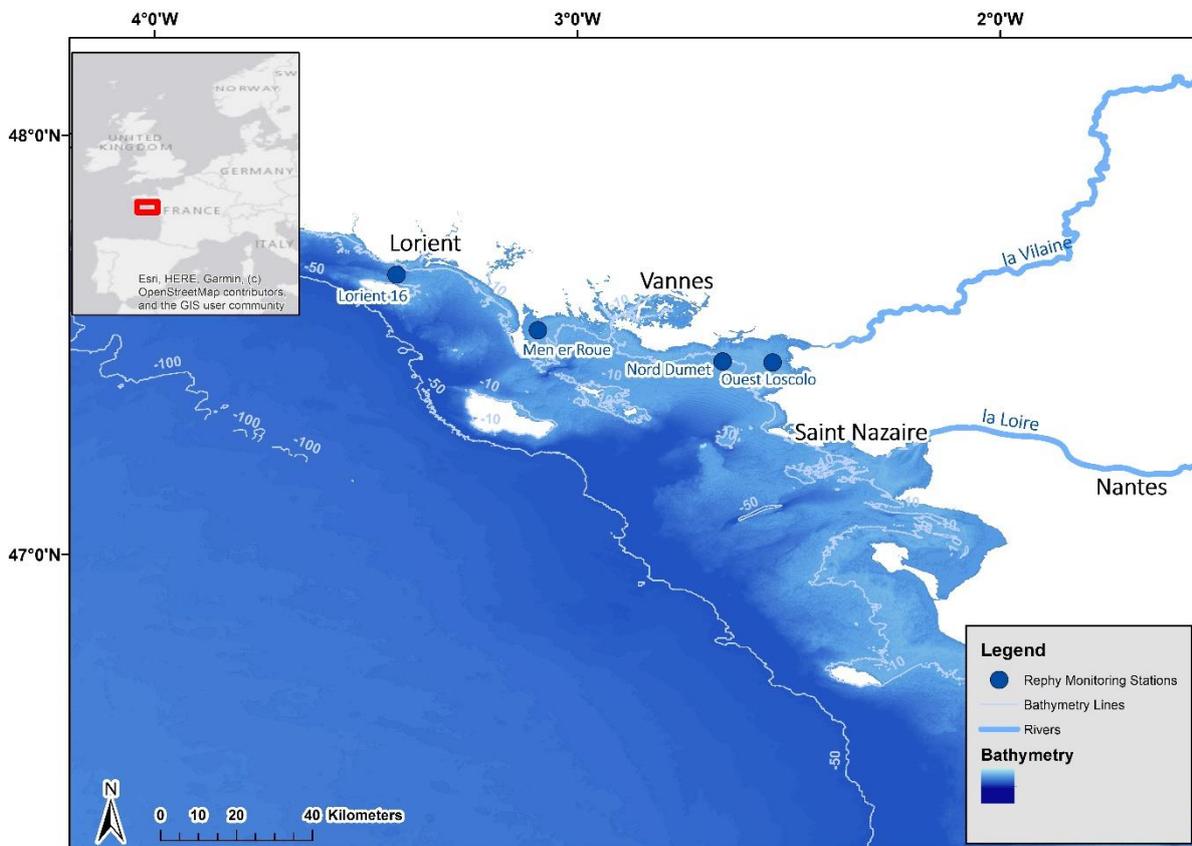


Figure 46 : Détails de la zone d'étude sur le Sud Bretagne, baie de la Vilaine et embouchure de la Loire, avec localisation des lieux de surveillance du REPHY choisis dans le cadre de l'étude

Concernant le Sud Bretagne, la Loire et la Vilaine ont un impact majeur sur la dynamique de la biomasse phytoplanctonique côtière. La Loire est le plus long fleuve de France (1012 km) avec un bassin versant de 117 000 km², alors que le bassin versant de la Vilaine n'a qu'un dixième, avec une superficie de 10 800 km² (figure 46). Les bassins versants de ces deux fleuves sont dominés par l'activité agricole, qui alimente deux tiers du cheptel national et la moitié de la production céréalière (Bouraoui & Grizzetti, 2008 ; Aquilina *et al.*, 2012). Les deux fleuves étudiés, en particulier la Loire, sont les principales sources de nutriments dans le nord du golfe de Gascogne (Guillaud *et al.*, 2008 ; Ménesguen *et al.*, 2018a).

La baie de la Vilaine, d'une profondeur moyenne de 10 m, est située sous l'influence directe des deux fleuves (figure 46). Le panache de la Loire tend à s'étendre vers le nord-ouest avec une dilution de 20 à 100 fois avant d'atteindre le bassin de la Vilaine (Ménesguen & Dussauze, 2015 ; Ménesguen *et al.*, 2018b). Le modèle ECO-MARS3D, utilisant des traceurs numériques (Ménesguen *et al.*, 2018a), estime que la Loire contribue en moyenne à 30 % des concentrations en azote inorganique dissous (DIN) de la baie de Vilaine lors des crues et à 18 % en période d'étiage. Les contributions de la Loire aux concentrations en phosphore inorganique dissous de la baie (DIP) peuvent atteindre 36 % en période de crue (moyenne 12 %) mais restent inférieurs à 5 % en période d'étiage.

Le panache de la Vilaine s'étend dans toute la baie avant de se déplacer vers l'ouest (Chapelle *et al.*, 1994). L'apport de la Vilaine en DIN dans cette baie, calculé par le modèle, est légèrement inférieur à celui de la Loire, quelle que soit la période, en moyenne entre 23 % et 17 % pour les périodes de crue et d'étiage respectivement. La Vilaine contribue en moyenne à 5 % et 8 % des concentrations en DIP de la baie, toujours respectivement en période de crue et d'étiage.

5.2.2 Compléments sur les données

En fonction des données disponibles et en cohérence avec l'étude menée sur la Manche, la fenêtre temporelle de ce travail est fixée à [1998,2019]. Lorsque cela est possible, toutes les séries sont constituées sur cet intervalle. Certains lieux ne disposent malheureusement pas d'une telle durée disponible (Lorient 16 et Nord Dumet).

5.2.2.1 Débits et flux de nutriments

Les débits journaliers de la Vilaine ne sont disponibles qu'à partir de 2003 sur le site du SDeS (<http://hydro.eaufrance.fr/>). La station de mesure à Férel, la plus au sud, a été choisie. Les flux de nutriments ont été récupérés à partir du dernier RID OSPAR et ont été utilisés pour le dernier Quality Status Report (QSR) (OSPAR Commission, 2023c).

5.2.2.2 Données *In situ*

Le jeu de données *in situ* provient du réseau de surveillance REPHY (REPHY, 2022) et de sa partie « observation » évoquée dans le §3.3.1.1. La sélection de quatre lieux parmi ceux existants s'est basée sur les critères évoqués précédemment, à savoir (i) la longueur des séries temporelles disponibles (ii) l'éloignement à la côte pour assurer une comparaison cohérente avec les données satellite. Du nord au sud, un premier lieu est situé au large de Lorient, le suivant se trouve dans la Baie de Quiberon, adossé à l'est de la presqu'île et au large de Carnac (Men er Roué). Les deux derniers sont situés plus au sud dans la Baie de la Vilaine, dans le

panache de la rivière (Nord Dumet et Ouest Loscolo). Les concentrations en chlorophylle *a* ont été mesurées par spectrophotométrie en utilisant principalement la méthode d'Aminot & Kérouel (2004). Sur les deux lieux ayant les séries les plus longues (Men er Roué et Ouest Loscolo), les premières mesures ont été faites en suivant Aminot & Chaussepied (1983) et Van Heukelem & Thomas (2001). Les nutriments, la somme des nitrates et nitrites (NO₃NO₂) et les phosphates (PO₄), ont été analysés par spectrophotométrie en utilisant la méthode d'Aminot & Kérouel (2007), avec pour les lieux plus anciens, des débuts de série analysés via la méthode de Tréguer & Le Corre (1975).

Tableau 12 : Lieux de surveillance du REPHY en Sud Bretagne et disponibilité des données de chlorophylle *a* et de nutriments toutes les quinze jours.

Lieux de surveillance	Localisation	Fenêtre temporelle des données disponibles
Lorient 16	Large de Lorient	2008 – 2019
Men er Roué	Large de Carnac, dans la baie de Quiberon	1998 - 2019
Nord Dumet	Ouest de la Baie de la Vilaine	2008 - 2019
Ouest Loscolo	Baie de la Vilaine, proche de son embouchure	1998 - 2019

Le paramètre turbidité pour ces différents lieux a dû faire l'objet d'une qualification particulière. Les DLM ont détecté des ruptures dans les séries temporelles dues à des changements de méthodes (changement de sonde multiparamètres). Certaines données ont été exclues des traitements et qualifiées de « douteuses ».

5.2.2.3 Données Satellite

Contrairement à l'étude sur la Manche, les images de niveau L4 interpolées par la méthode de Saulquin *et al.* (2019) sur toute la fenêtre spatio-temporelle nécessaire n'ont pu être obtenues. Les séries temporelles de chlorophylle *a* de cette étude sont donc constituées par l'application de l'algorithme OC5 (Gohin *et al.*, 2002 ; Gohin, 2011) sur des images journalières SeaWifs et MODIS pour générer un produit de niveau L3 suivant la nomenclature de la NASA⁸. Afin de comprendre l'impact de cette modification dans les données source sur les traitements ultérieurs, une analyse comparative entre produits L3 et L4 a été conduite et développée ci-dessous.

Analyse des écarts entre produits L4 et L3

Afin de mesurer l'écart entre les deux types de produits, une comparaison a été faite sur le Sud Bretagne où les deux séries d'images étaient disponibles entre 2003 et 2019. La méthodologie consiste à effectuer un tirage aléatoire de 5000 pixels et d'en extraire pour chacun la série temporelle correspondante. Un calcul de la différence des concentrations de chlorophylle *a* entre L4 et L3 est effectué pour chaque mesure journalière pour le pixel choisi. Pour les 6,7 millions de mesures analysées, la moyenne des écarts de la concentration en chlorophylle *a* s'élève à -0,032 µg.l⁻¹ avec une médiane à 0,01 µg.l⁻¹. La distribution des écarts

⁸ <https://www.earthdata.nasa.gov/engage/open-data-services-and-software/data-information-policy/data-levels>

indique que 2% de ceux-ci dépassent $1 \mu\text{g.l}^{-1}$. Cinq points ont, de plus, été choisis pour comparer les dynamiques des deux séries, avec une répartition égale entre côte et large.

La cartographie de la moyenne des écarts (figure 47) indique que les produits L4 sous-estiment la chlorophylle *a* par rapport aux produits L3 à la côte. Une inversion s'effectue lorsqu'on progresse vers le large, où les valeurs estimées de chlorophylle *a* des produits L4 deviennent globalement supérieures à celles issues des produits L3.

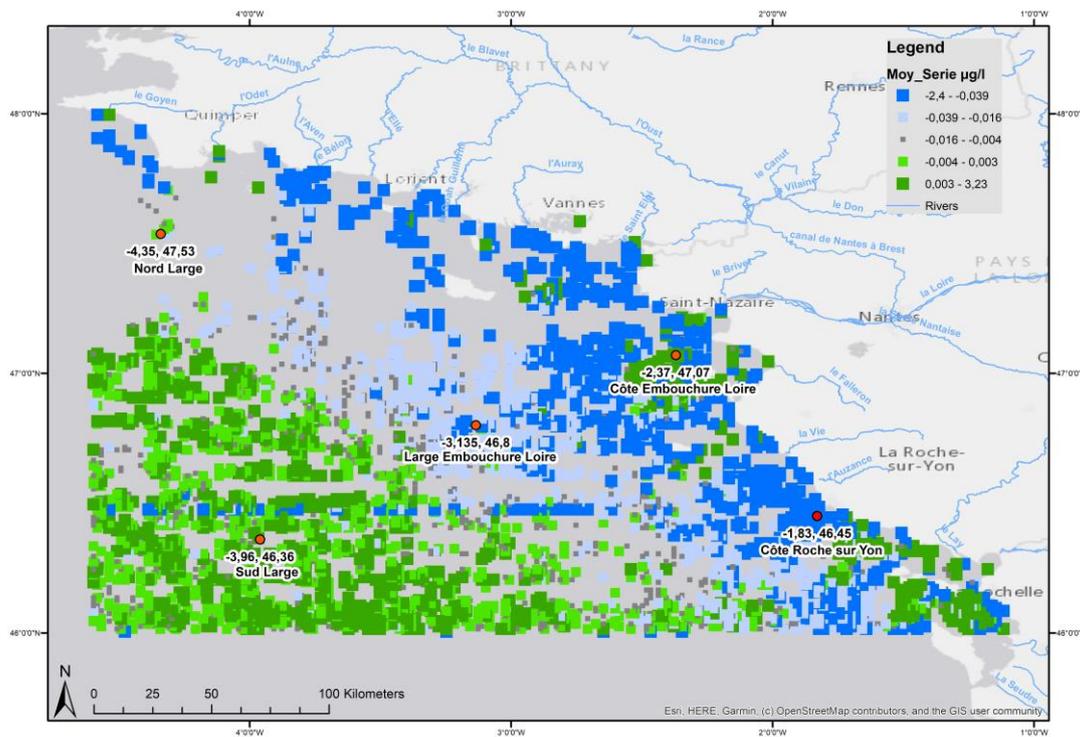


Figure 47 : Cartographie des moyennes des écarts des concentrations en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre les images satellitales de niveau L3 et L4 (L4-L3) pour des pixels tirés aléatoirement sur la zone Sud Bretagne.

L'analyse des séries temporelles des 5 points choisis indique que les dynamiques de la chlorophylle *a* sont identiques pour les deux produits (figure 48 et figure 77), avec des maximums et minimums aux mêmes dates. Les séries issues des produits L4 sont cependant moins marquées par des valeurs extrêmes

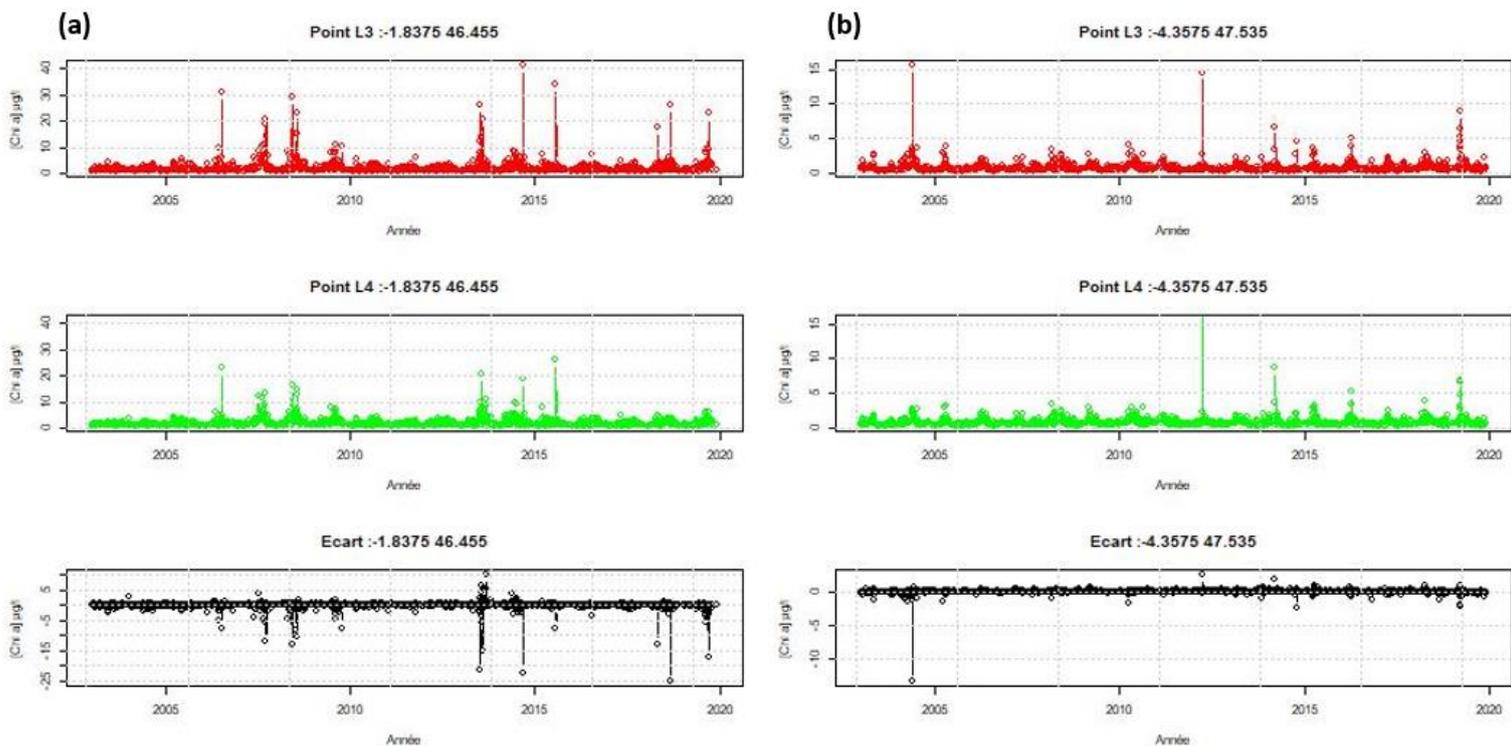


Figure 48 : Dynamique des écarts de concentrations journalières en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre les images satellitales de niveau L3 et L4 (L4-L3) estimés pour les points (a) « Côte Roche sur Yon » (b) Large Nord (Cf. figure 47).

Pour synthétiser cette comparaison, on peut noter que (i) la dynamique entre séries temporelles issues des images L3 et images L4 est identique (ii) les séries L3 comportent plus de valeurs extrêmes et surestime par rapport aux séries L4 les valeurs de chlorophylle *a* à la côte (iii) les écarts restent faibles, voire négligeables, quand on compare les séries dans leur intégralité.

5.2.3 Compléments sur les Méthodes

5.2.3.1 Analyse des séries temporelles

L'unité de temps pour l'analyse des séries temporelles s'est basée comme pour la Manche, sur la plus petite fréquence d'échantillonnage disponible. La fréquence d'échantillonnage des données *in situ* étant au demi mois, cette unité de temps a été retenue. Les autres typologies de données, collectées elles sur une base journalière, ont été agrégées à ce pas de temps. Les DLM ont ensuite été appliquées sur ces séries selon les principes évoqués dans le paragraphe « Données et méthode ».

La définition de la période productive suit les mêmes principes que ceux évoqués pour l'étude concernant la Manche. Il s'agit de la période où la lumière n'est plus limitante pour la croissance du phytoplancton et où les apports nutriments deviennent les facteurs les plus importants pour son développement. Elle est définie d'avril à octobre.

Les années dites « sèches » et « humides » ont été définies suivant le critère des débits moyens de la Loire pendant la période productive. Les années « sèches » sont celles pour lesquelles son débit moyen est inférieur à $280 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ (2003, 2011 et 2017) et les années « humides » sont celles pour lesquelles son débit moyen est supérieur à $750 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ (2001,

2008, 2013 et 2016). Quatre années ont été choisies pour être cartographiées, deux par catégorie, en privilégiant une comparaison entre début et fin de période.

5.2.3.2 Calcul des tendances

L'application de la méthode utilisée pour la Manche sur les tendances issues des DLM pour tester leur caractère continu monotone via un test modifié non paramétrique de Mann-Kendall (Hamed & Ramachandra Rao, 1998) s'est heurtée à la production d'un grand nombre d'erreurs liées à l'algorithme ou son implémentation. Pour cette raison, le test modifié de Mann-Kendall proposé par Yue & Wang (2004) a été utilisé et s'est révélé à même de dépasser les limitations de son prédécesseur.

5.3 Résultats

5.3.1 Analyse des séries temporelles des débits des fleuves

Le graphe des débits cumulés sur les trois grands fleuves français (Loire, Garonne et Adour (figure 78)) alimentant l'ensemble du golfe ne donne pas une tendance claire pour leur évolution et indique plutôt une continuité.

En utilisant les DLM, des tendances sont estimées à partir des moyennes des séries temporelles des débits de la Loire et de la Vaine (figure 50). La Loire montre ponctuellement des débits importants pouvant dépasser $3500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au début de la série temporelle (figure 49a). Ces valeurs ne sont ensuite plus jamais atteintes, un maximum étant observé en 2013 avec $3200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Depuis 2004, pour les années les plus humides (2008 2013 et 2016), les débits restent inférieurs à $2500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ sauf ponctuellement durant l'hiver 2013 (figure 49a).

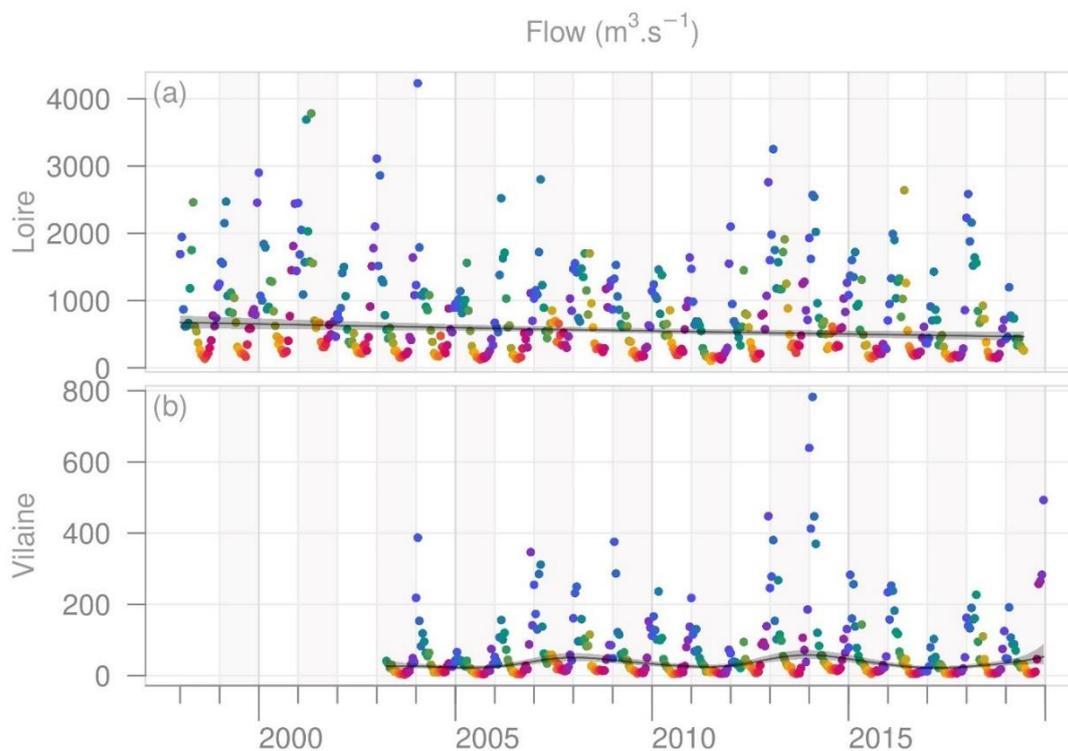


Figure 49 : Tendance désaisonnalisée issue des DLM représentée avec les valeurs moyennes de débits au demi mois pour la Loire (a) et la Vaine (b). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90%. Chaque point représente une valeur moyenne calculée pour un demi mois, le bleu représentant l'hiver, le vert le printemps, le rouge l'été et le violet l'automne.

La tendance sur les 20 années de la série est continuellement décroissante (figure 50a). Concernant la Vilaine, les débits restent en dessous de $400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, sauf pour l'année 2014 où plusieurs débits dépassent cette valeur jusqu'à atteindre $800 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en hiver (figure 49b). L'examen de la tendance montre un cycle sinusoïdal se répétant sur 5 ans avec une augmentation entre 2006 et 2008, puis une diminution, puis à nouveau une croissance entre 2011 et 2013 (figure 50b).

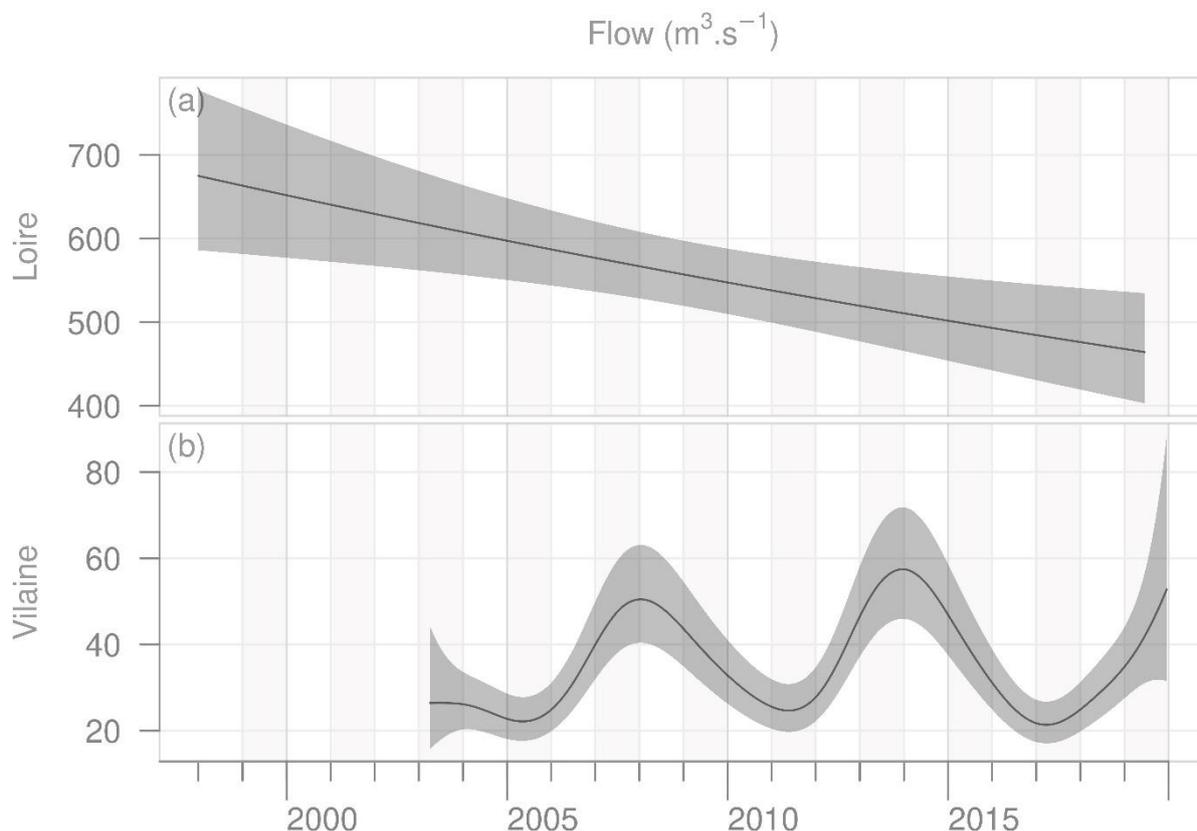


Figure 50 : Séries des tendances issues des DLM pour les débits de la Loire entre 1998 et 2019 (a) et de la Vilaine entre 2003 et 2019 (b). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90% du calcul.

5.3.2 Analyse des flux annuels de nutriments

Entre 1998 et 2019, pour le Sud Bretagne, les apports en azote total montrent des variations allant de $200 \text{ Kt} \cdot \text{année}^{-1}$ à $100 \text{ Kt} \cdot \text{année}^{-1}$ et n'ont pas décliné par rapport au début de la série temporelle (figure 51a). Le phosphore total pour la même zone et la même période, a connu une forte baisse : les valeurs du début des années 2000, de l'ordre de 6 à $7 \text{ Kt} \cdot \text{année}^{-1}$, sont tombées à $2,5 \text{ Kt} \cdot \text{année}^{-1}$ en fin de série (figure 51b).

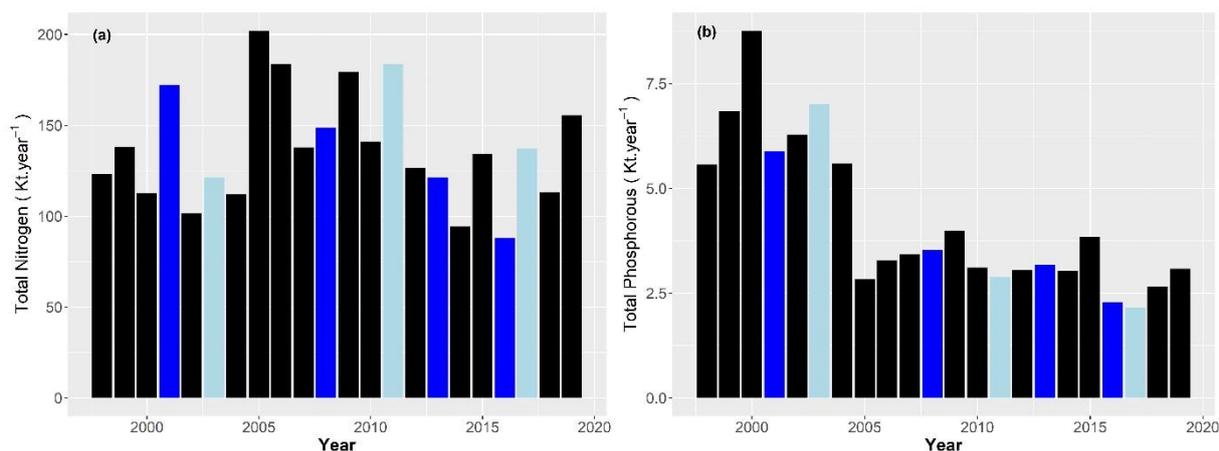


Figure 51 : Flux annuels (Kt.year⁻¹) d'azote total (a) et de phosphore total (b) pour le Sud Bretagne et la Loire entre 1998 et 2019. Les valeurs bleu foncé représentent les années dites « humides » et les valeurs bleu clair représentent les années dites « sèches » comme définies préalablement en rapport aux débits annuels de la Loire.

Pour le reste du golfe de Gascogne, sur la période [1998,2019], les apports en azote total se maintiennent autour de 150 Kt.année⁻¹ sans variation à la hausse ou à la baisse notable (figure 52a). Les flux de phosphore total ont connu une décroissance importante en passant de valeurs de l'ordre de 10 Kt.année⁻¹ à 5 Kt.année⁻¹ en fin de période (figure 52b). Il faut cependant noter l'année 2018 pour laquelle les flux de phosphore total sont remontés à plus de 9 Kt.année⁻¹.

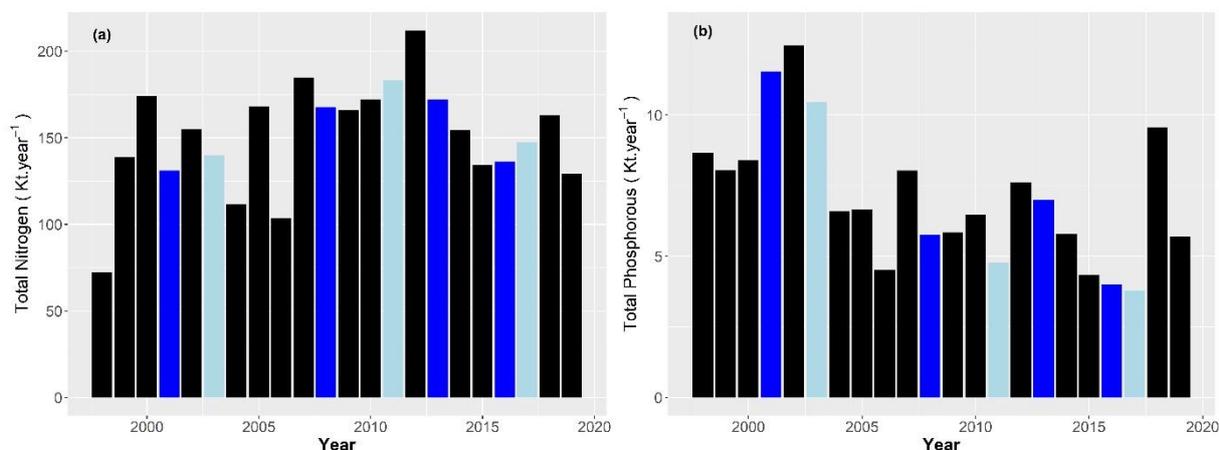


Figure 52 : Flux annuels (kt.year⁻¹) d'azote total (a) et de phosphore total (b) pour le golfe de Gascogne hors Sud Bretagne et Loire entre 1998 et 2019. Les valeurs bleu foncé représentent les années dites « humides » et les valeurs bleu clair représentent les années dites « sèches » comme définies préalablement en rapport aux débits annuels de la Loire.

Le Sud Bretagne, incluant la Loire, reçoit à lui seul la moitié des apports en azote et phosphore du golfe de Gascogne.

5.3.3 Analyse des séries temporelles *in situ*: nutriments et chlorophylle *a*

Du nord au sud, l'analyse des tendances désaisonnalisées de la chlorophylle *a* indique une baisse significativement continue (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 13) à Lorient 16 (figure 53a), même si une stabilisation est perceptible en fin de période. Avant 2013, la concentration en chlorophylle *a* atteint des valeurs supérieures à 6 $\mu\text{g.l}^{-1}$, et atteint même à 8 $\mu\text{g.l}^{-1}$ en 2009 (figure 80a). Elle reste inférieure à 5 $\mu\text{g.l}^{-1}$ pour le reste de la série. Pour le lieu Men er Roué,

la tendance pour la chlorophylle *a* est croissante jusqu'en 2010 (figure 53e) avec plusieurs valeurs dépassant $15 \mu\text{g.l}^{-1}$, pour décroître par la suite, avec des concentrations restant inférieures à $10 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (figure 80e). Le lieu Nord-Dumet connaît sur toute la période [2008,2019] une tendance à la baisse (figure 53i) pour la chlorophylle *a* avec des valeurs atteignant jusqu'à $14 \mu\text{g.l}^{-1}$ en 2015 (figure 81a). Ouest Loscolo connaît une tendance croissante jusqu'en 2008 (figure 53m) avec des concentrations atteignant jusqu'à $30 \mu\text{g.l}^{-1}$ (figure 81e) puis une décroissance jusqu'en 2019 avec des valeurs ne dépassant pas $18 \mu\text{g.l}^{-1}$.

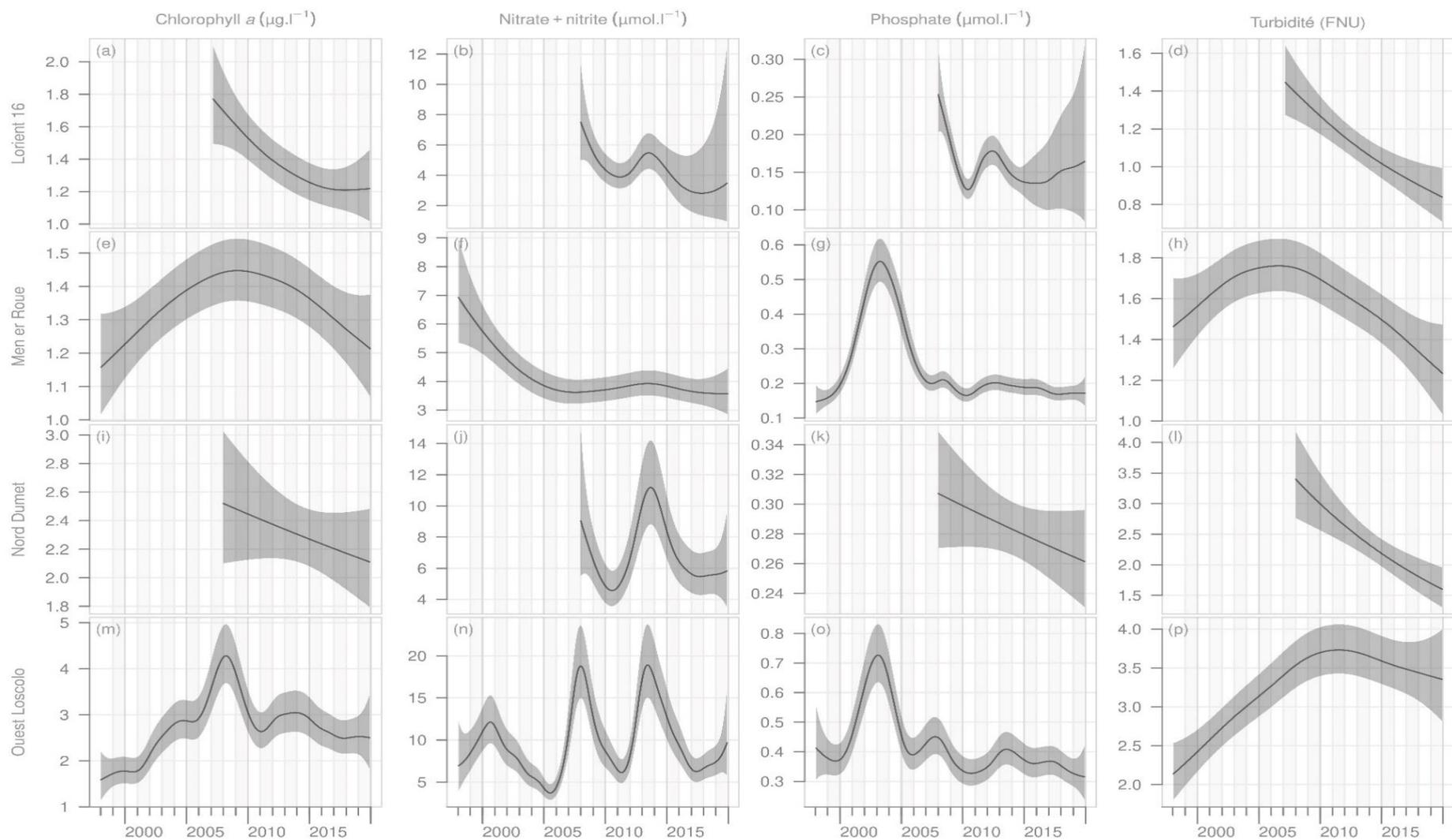


Figure 53 : Tendances désaisonnalisées issues des DLM des concentrations in situ de chlorophylle *a*, nitrate+nitrite, phosphate et turbidité pour les 4 lieux REPHY choisis : Lorient 16 (a,b,c,d), Men er Roué (e,f,g,h), Nord Dumet (i,j,k,l) et Ouest Loscolo (m,n,o,p). La zone grise indique l'intervalle de confiance à 90% des calculs.

Concernant les nitrates-nitrites, on constate pour Lorient 16 et Men er Roué une tendance à la baisse sur la période (figure 53b et figure 53f). Les valeurs pour Lorient 16 atteignent jusqu'à $80 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en 2013 (figure 80b), pour redescendre ensuite à moins de $50 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Men er Roué connaît une concentration maximum en nitrates-nitrites à $150 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en 2008 (figure 80f) ; sur la suite de la période, ces valeurs restent inférieures mais dépassent régulièrement $50 \mu\text{mol.l}^{-1}$. La baisse est significative (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 13) pour Men er Roué pour une décroissance estimée à plus de 28% sur la période. Concernant Nord Dumet et Ouest Loscolo, les tendances visualisent une évolution cyclique, avec des maximums présents en 2014 pour les deux lieux, et des minimums en 2011 et 2017 (figure 53j et figure 53n). Les deux lieux atteignent des concentrations supérieures à $220 \mu\text{mol.l}^{-1}$ ponctuellement respectivement en 2014 et 2008 (figure 81b et figure 81f). Dans les années intermédiaires du cycle, les valeurs de concentrations en nitrates-nitrites restent aux alentours de $100 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en hiver et au printemps.

Pour le phosphate, tous les sites montrent une tendance à la baisse (figure 53c, figure 53g, figure 53k et figure 53o). Pour trois de ces sites (Lorient 16, Men er Roué et Ouest Loscolo), cette tendance est significative (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 13) et indique des diminutions supérieures à 20% et pouvant atteindre plus de 50% sur la période. Pour Lorient 16, les valeurs de concentrations en phosphates restent inférieures à $0,6 \mu\text{mol.l}^{-1}$ avec une valeur maximum à $0,9 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en 2013 (figure 80c), tandis qu'à Men er Roué, ces concentrations s'élèvent jusqu'à $1,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en 2001 pour ne plus dépasser $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ depuis 2006 (figure 80g). Nord Dumet atteint un maximum en 2013 à $1,4 \mu\text{mol.l}^{-1}$, plus aucune concentration ne dépassant $0,9 \mu\text{mol.l}^{-1}$ à partir de 2015 (figure 81c). Ouest Loscolo montre des valeurs élevées en début de période allant jusqu'à $1,9 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en 2003, pour ne plus dépasser ensuite $1,3 \mu\text{mol.l}^{-1}$ depuis 2010 (figure 81g).

La turbidité a tendance à diminuer sur trois sites (figure 53d, figure 53h et figure 53l) : Lorient 16, Men er Roué et Nord Dumet. Cette tendance est significative pour Lorient 16 et Nord Dumet, avec une baisse respectivement de plus de 38% et 47% sur la période (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 13). Lorient 16 voit ainsi des valeurs de turbidité régulièrement au-dessus de 3 FNU en début de période puis descendre en dessous de 2 FNU en fin de période avec un maximum en 2015 à 7 FNU (figure 80d) pour l'hiver et le printemps. Men er Roué atteint un maximum à 40 FNU en 2016, mais les valeurs restent inférieures à 10 FNU, voire 5 FNU pour la fin de la période toujours durant l'hiver et le printemps (figure 80h). Pour Nord Dumet, plusieurs valeurs dépassent 10 FNU jusqu'en 2016 avec un maximum à 35 FNU en 2014 ; au-delà de 2016, les valeurs restent inférieures à 10 FNU (figure 81d). A l'inverse, Ouest Loscolo montre une tendance significative à la hausse (Mann-Kendall test, $p < 0,05$, tableau 13), avec une pente importante entre 1998 et 2010 et une légère baisse depuis (figure 53p). Les valeurs y dépassent régulièrement 10 FNU depuis 2005, et atteignent régulièrement 15 FNU en fin de période avec un maximum de 24 FNU en 2014 (figure 81h).

Tableau 13 : Résultats des Tests de Mann-Kendall sur les séries temporelles *in situ* désaisonnalisées pour les lieux de surveillance REPHY sélectionnés en Sud Bretagne. Variations de la chlorophylle *a* (Chl *a*), des nutriments et de la turbidité exprimés en % et en unité de mesure. NS = non significatif.

Lieux de surveillance		Chl <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	NO ₃ NO ₂ (µmol.l ⁻¹)	PO ₄ (µmol.l ⁻¹)	Turbidité (FNU)
Lorient 16	Changes (%)	-0.48 (-30.3%)	-1.32 (-24.1%)	-0.04 (-23.6%)	-0.54 (-38.8%)
	p-value	< 10 ⁻⁴	NS	0.04	< 10 ⁻⁴
Men er Roué	Changes (%)	-0.02 (-1.8%)	-1.37 (-28.8%)	-0.15 (-51.3%)	-0.2 (-12.3%)
	p-value	NS	0.01	0.005	NS
Nord Dumet	Changes (%)	-0.38 (-15.9%)	-0.93 (-14.3%)	-0.03 (-10.9%)	-1.35 (-47.2%)
	p-value	NS	NS	NS	0.001
Ouest Loscolo	Changes (%)	0.62 (26.9%)	-0.02 (-0.2%)	-0.17 (-34.7%)	1.20 (48.8%)
	p-value	NS	NS	0.02	0.002

On notera en synthèse de cette analyse des tendances pour les données *in situ* que (i) pour la chlorophylle *a*, seul le lieu le plus au nord montre une tendance significative à la baisse (ii) les nitrates-nitrites montrent peu d'évolution sauf à Men er Roué (iii) les phosphates ont une tendance systématique à la baisse pour des pourcentages importants et significatifs pour 3 lieux sur 4 (iv) la tendance de la turbidité décroît pour les lieux les plus au nord et de manière significative pour 2 d'entre eux, alors qu'elle affiche une hausse significative pour Ouest Loscolo dans l'embouchure de la Vilaine.

5.3.4 Pouvoir explicatif des débits et nutriments sur la dynamique de la chlorophylle *a*

La partition de variance appliquée aux mêmes paramètres que pour la Manche (débit du fleuve principal, nitrates-nitrites et phosphates) révèle que, pour Lorient 16 et Ouest Loscolo, le débit de la Loire explique plus de 60 % de la variance de la chlorophylle *a*. Viennent ensuite les nitrates-nitrites pour environ 20% et enfin les phosphates (tableau 14). Le lieu Men er Roué affiche un comportement différent, l'essentiel du pouvoir explicatif étant porté par les nitrates-nitrites avec plus de 76%, puis le débit de la Loire pour quasiment 20% et enfin les phosphates. Concernant Nord Dumet, une colinéarité est détectée par le modèle entre le débit de la Loire et les phosphates, la partition de variance ne peut donc être calculée.

Tableau 14 : Résultats de la partition de variance estimée à partir de régressions multiples entre la chlorophylle *a* (variable à expliquer), les nutriments, et le débit de la Loire (variables explicatives). Le pouvoir explicatif est exprimé en % de la variance totale expliquée. Chaque résultat a été testé comme étant statistiquement différent de 0 pour un intervalle de confiance de 95%. La période d'analyse s'étend de 1998 à 2019 pour Men er Roué et Ouest Loscolo, et 2008-2019 pour Lorient 16 et Nord Dumet. X : colinéarité détectée.

Lieux de surveillance	Débits Loire (m ³ .s ⁻¹)	NO ₃ NO ₂ (µmol.l ⁻¹)	PO ₄ (µmol.l ⁻¹)
Lorient 16	63.61%	23.52%	12.87%
Men er Roué	19.66%	76.63%	3.71%
Nord Dumet	X	X	X
Ouest Loscolo	72.74%	18.17%	9.09%

La même méthodologie a été appliquée en introduisant deux nouvelles variables explicatives dans le modèle : le débit de la Vilaine et la turbidité (tableau 15). Les résultats indiquent que les deux lieux les plus au nord sont essentiellement sous l'influence de la Loire avec plus de

34% de variance expliquée, soit un facteur 10 comparé à la Vilaine, le débit de cette dernière restant de l'ordre de 4% de variance expliquée. Pour ces deux lieux, la turbidité a un poids important avec plus de 35% de la variance expliquée dans les deux cas. Enfin, Ouest Loscolo, quoi que situé dans l'embouchure de la Vilaine, reste fortement sous l'influence de la Loire avec une variance expliquée de 36% contre 20% pour la Vilaine. La puissance explicative des nitrates-nitrites reste aussi importante avec plus de 24% pour ce lieu.

*Tableau 15 : Résultats de la partition de variance estimée à partir de régressions multiples entre la chlorophylle *a* (variable à expliquer), les nutriments, la turbidité et les débits (variables explicatives). Le pouvoir explicatif est exprimé en % de la variance totale expliquée. Chaque résultat a été testé comme étant statistiquement différent de 0 pour un intervalle de confiance de 95%. La période d'analyse s'étend de 2004 à 2019 pour Men er Roué et Ouest Loscolo, et 2008-2019 pour Lorient 16 et Nord Dumet. X : colinéarité détectée.*

Lieux de surveillance	Débits Vilaine (m ³ .s ⁻¹)	Débits Loire (m ³ .s ⁻¹)	NO ₃ NO ₂ (μmol.l ⁻¹)	PO ₄ (μmol.l ⁻¹)	Turbidité (FNU)
Lorient 16	3.81%	34.22%	17.66%	8.64%	35.67%
Men er Roué	4.24%	34.28%	4.52%	7.83%	49.13%
Nord Dumet	X	X	X	X	X
Ouest Loscolo	20.45%	36.32%	24.12%	12.4%	6.7%

5.3.5 Distribution spatiale des changements dans la concentration de chlorophylle *a*

La moyenne des concentrations en chlorophylle *a* sur toute la période [1998,2019] est inférieure à 0,33 μg.l⁻¹ dans la partie abyssale du sud-ouest du golfe. Elle est supérieure à 0,78 μg.l⁻¹ dans les parties plus côtières délimitées grossièrement par la ligne bathymétrique des 50 m et un peu au-delà (figure 54). On distingue clairement un gradient côte-large est-ouest depuis la côte française lié à la fois à la bathymétrie mais aussi à l'influence des fleuves les plus importants avec des zones de plus fortes concentrations dans le nord-est du golfe. Le sud du golfe, le long de la côte espagnole, montre un gradient nettement moins marqué nord-sud avec des valeurs de chlorophylle *a* chutant rapidement.

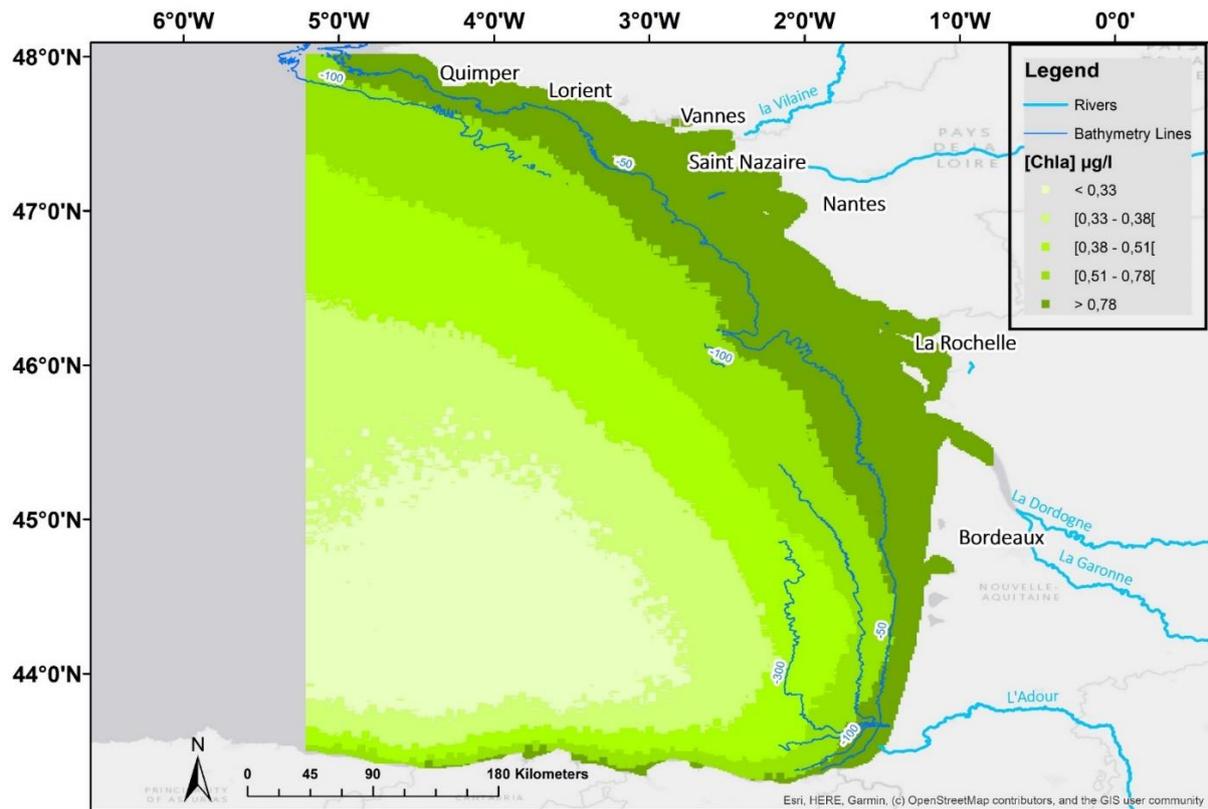


Figure 54 : Distribution spatiale durant la période productive (avril à octobre) de la moyenne de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) entre 1998 et 2019 sur le golfe de Gascogne. Issue du capteur MODIS. Les classes de légende sont calculées sur toute la période et définies comme (i) inférieur au 50^{ème} percentile (ii) entre le 50^{ème} et 70^{ème} percentile (iii) entre le 70^{ème} et le 80^{ème} percentile (iv) entre le 80^{ème} et 90^{ème} percentile (v) supérieur au 90^{ème} percentile

La distribution spatiale de la concentration en chlorophylle *a* pour la période productive pour les années dites « humides » (2001,2016) et « sèches » (2011,2017) est présentée dans la figure 55. L'année 2011 reste une année exceptionnelle pour les débits de la Loire avec un débit moyen supérieur à $1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, tandis que l'année 2016 constitue l'année la plus récente montrant de forts débits (figure 79). Pour 2001, les concentrations les plus fortes en chlorophylle *a* atteignent et dépassent la ligne bathymétrique des 100 m tandis que les zones les plus pauvres du centre du golfe sont réduites au minimum. En 2016, on constate une représentation spatiale proche de celle moyennée sur toute la période (figure 54). Les deux années « sèches » voient les représentations des parties les plus concentrées en chlorophylle *a* nettement réduites aux abords immédiats des côtes et en deçà de la ligne bathymétrique des 50 m. Les zones étendues de fortes concentrations, supérieures à $0,78 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, sont limitées au nord-ouest du golfe, au-delà de l'embouchure de la Gironde (figure 55). Enfin, si l'on compare l'année 2016 et 2017, les fortes concentrations en chlorophylle *a* sont spatialement quasiment identiques en Sud Bretagne, mais se montrent plus étendues au large de la Garonne jusqu'au bord du plateau.

Pour les 21 années de l'étude, l'examen des tendances de la concentration en chlorophylle *a* révèle une baisse généralisée à l'échelle du golfe pour la période productive (figure 56). Ces tendances, extraites des DLM, ont permis d'autre part de quantifier cette diminution (figure 82). Exprimé en pourcentage, une grande partie de la zone en deçà de la ligne bathymétrique des 50 m est caractérisée par une diminution d'au moins 10% sur la période, ce qui correspond à une valeur d'au moins $0,1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. La spatialisation expose cependant plusieurs phénomènes plus locaux. En Sud-Bretagne, de Quimper à Vannes, une particularité émerge avec une tendance à la hausse sur plusieurs kilomètres de large à la côte puis un gradient côte-large marqué (figure 57). Ce gradient comporte une zone où une tendance continue monotone à la hausse est détectée, puis une zone où la tendance devient non significative et enfin, à environ 15 km des côtes, une nouvelle zone où on revient à une tendance significative continue monotone à la décroissance. L'augmentation de la concentration en chlorophylle *a* dans la partie très côtière est supérieure à $0,1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ pour la période (figure 83). Une autre particularité concerne la partie centrale située à la limite du plateau au niveau du Cap Ferrat et de la Pente Aquitaine où une augmentation de chlorophylle *a* est détectée ; les variations y restent cependant faibles car inférieures à $0,1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. A une centaine de kilomètres au large de Saint Nazaire au sud-ouest (figure 57), une zone d'environ 40 par 50 km affiche une diminution de plus de 20 % en chlorophylle *a*, quantifiée à plus de $0,1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ sur la période (figure 83).

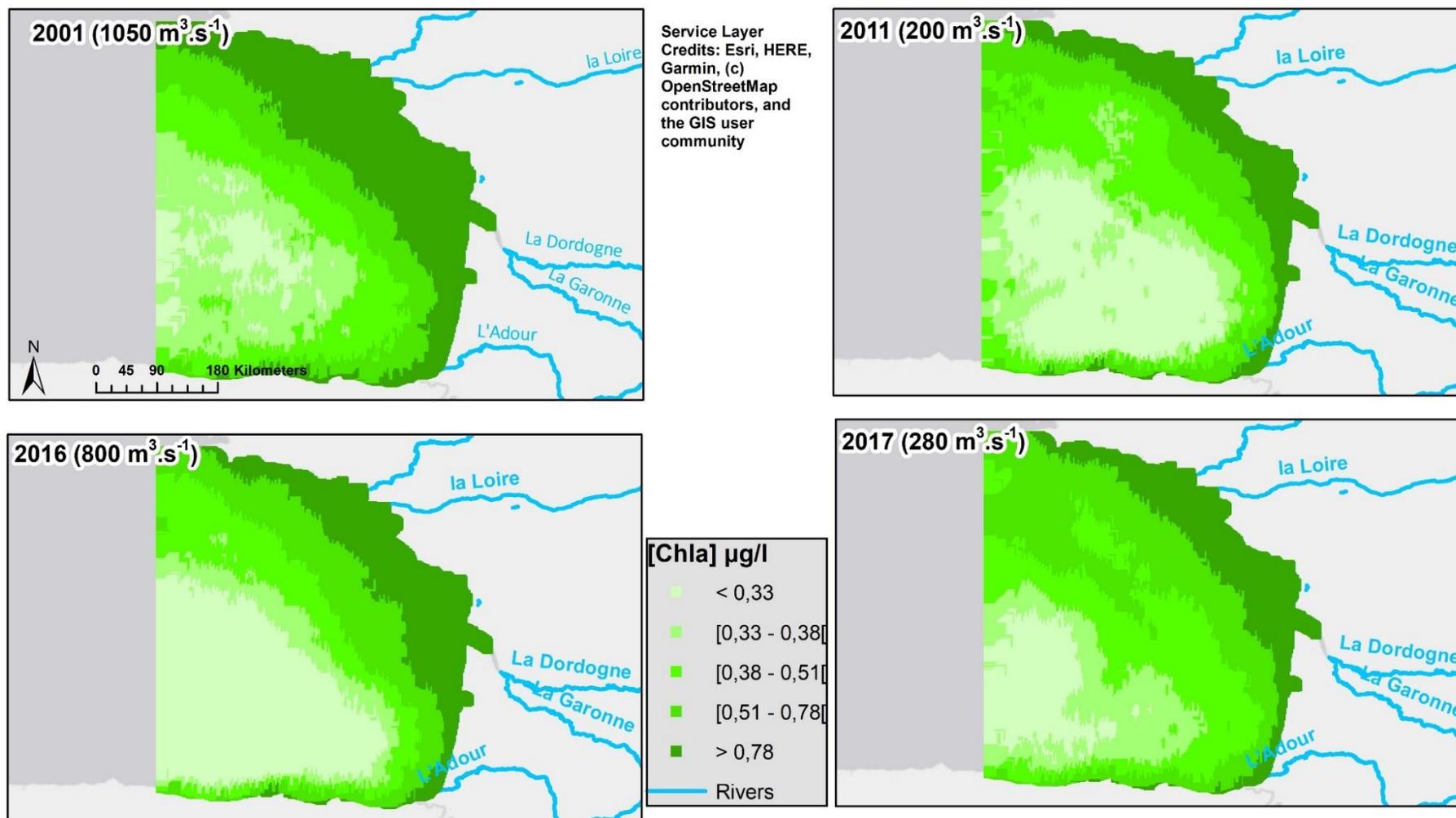


Figure 55 : Distribution spatiale durant la période productive (avril à octobre) de la moyenne de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) entre 1998 et 2019 pour les années dites humides (colonne gauche) et les années sèches (colonne de droite). Issue du capteur MODIS. La moyenne des débits de la Loire est indiquée en haut à gauche pour l'année choisie. Les classes de légende sont calculées sur toute la période et définies comme (i) inférieur au 50^{ème} percentile (ii) entre le 50^{ème} et 70^{ème} percentile (iii) entre le 70^{ème} et le 80^{ème} percentile (iv) entre le 80^{ème} et 90^{ème} percentile (v) supérieur au 90^{ème} percentile

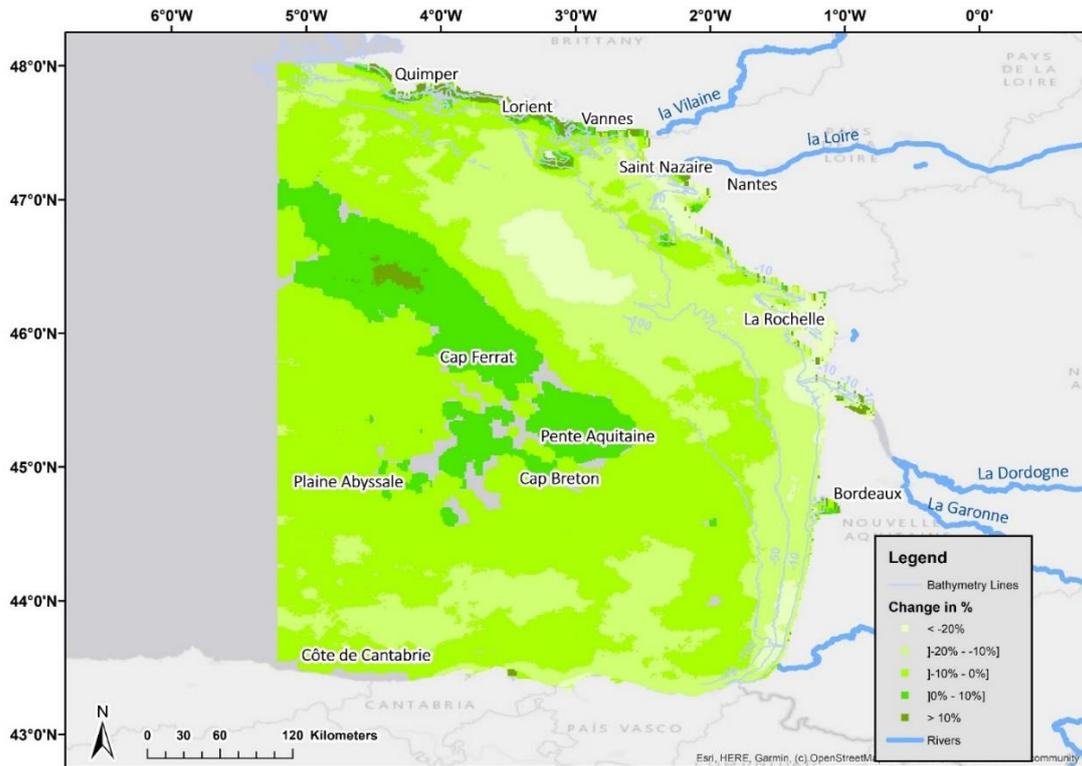


Figure 56 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle *a* au cours des 21 années de l'étude exprimée en pourcentage sur le golfe de Gascogne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM, capteur MODIS. Les pixels gris sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée

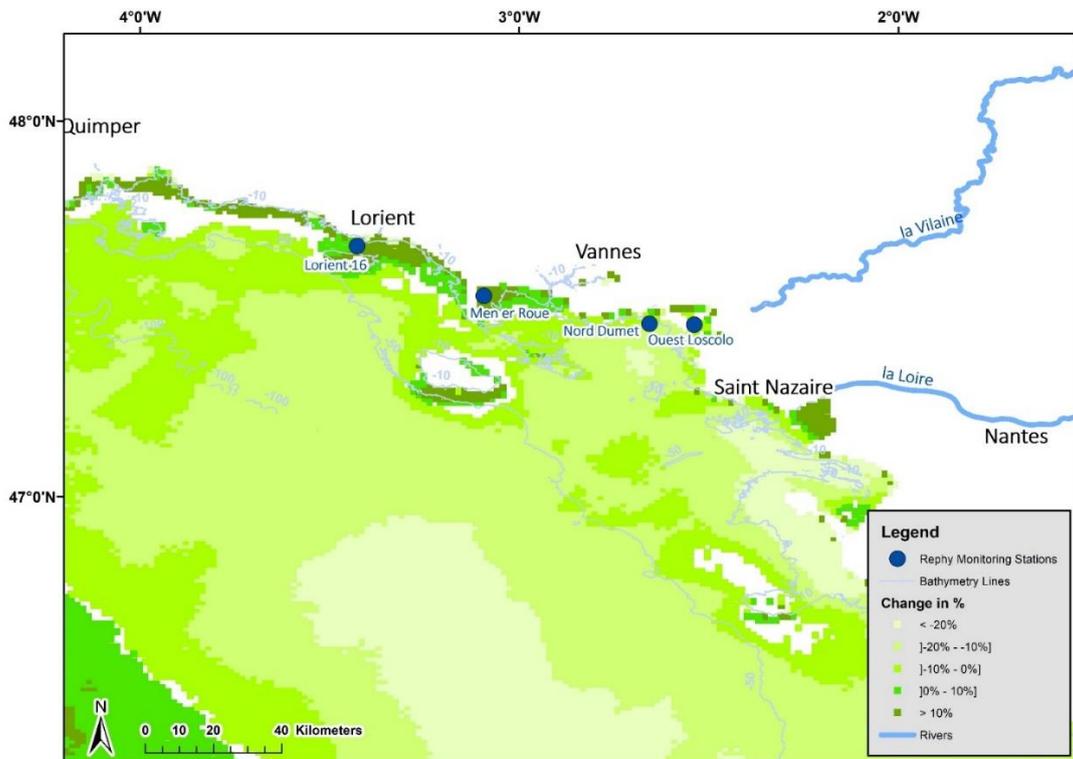


Figure 57 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle *a* au cours des 21 années de l'étude exprimée en pourcentage dans le Sud Bretagne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM, capteur MODIS. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée

5.4 Discussion

L'étude de la dynamique de la chlorophylle *a* comme proxy de la biomasse phytoplanctonique est un sujet complexe du fait des nombreux paramètres environnementaux intervenant dans cette évolution ; et ceci encore plus en milieu côtier avec des impacts anthropiques plus prégnants qu'il est difficile de quantifier. Dans le golfe de Gascogne, la spatialisation des tendances concernant l'évolution de la chlorophylle *a* met en lumière une baisse généralisée des concentrations de façon significative jusqu'à la limite du plateau continental. Les débits des fleuves, dont les apports ont décliné, pourraient être partiellement responsables de cette baisse, mais n'explique pas une spatialisation aussi étendue de ces diminutions, avec un gradient côte-large s'étendant sur plusieurs dizaines de kilomètres. Le lien avec le changement global, bien documenté pour la zone, semble central en limitant le développement du phytoplancton par différents phénomènes qui sont discutés ci-dessous. Le cas particulier des résultats en Sud Bretagne, combinant données satellite et données *in situ*, confirme cependant l'influence majeure à la côte des fleuves et notamment de la Loire. Cette partie de la côte ne montre pas de changement majeur dans la biomasse phytoplanctonique au niveau des lieux *in situ*, mais plutôt une hausse dans la frange très littorale quand on analyse la partie satellite. Bien que les apports de phosphate aient significativement diminué, que les débits de la Loire aient eux aussi connu une baisse importante, les nitrates-nitrites sont présents en quantité équivalente depuis quasiment 20 ans ; leur impact sur la dynamique du phytoplancton reste majeur. On note cependant que pour la station la plus au nord, Lorient 16, moins marquée par l'influence des fleuves, la diminution de chlorophylle *a* devient significative et est associée à une baisse des phosphates et de la turbidité.

Déclin de la chlorophylle a à l'échelle du golfe de Gascogne et liens avec le changement global

Les cartes produites dans le cadre de cette étude indiquent une tendance généralisée à la baisse de l'ordre de 10 à 20 % concernant les concentrations en chlorophylle *a* pour le sud et la partie centrale du golfe de Gascogne. Un gradient est perceptible, les plus fortes diminutions ($< -0,1 \mu\text{g.l}^{-1}$) se situant à la côte, la plaine abyssale restant moins marquée avec des valeurs inférieures à $-0,05 \mu\text{g.l}^{-1}$. La température de surface influence la biomasse phytoplanctonique en impactant les propriétés physiques et chimiques des eaux marines et les espèces qui y vivent avec notamment les relations complexes proies-prédateurs qui s'y tiennent. He *et al.* (2021) sur la période 2002-2019 ont analysé plusieurs zones d'intérêt sur le globe et montré un lien entre température de surface et la concentration de surface en chlorophylle *a*. Leur cartographie indique une association forte entre ces deux paramètres pour la partie au large du golfe de Gascogne et une association moindre pour la partie côtière. L'augmentation de la température favorise la stratification des eaux, menant à des échanges réduits entre les eaux oligotrophes de surface et les eaux plus riches des profondeurs (Sigman *et al.*, 2004 ; Somavilla *et al.*, 2009); la croissance du phytoplancton est alors limitée par les apports en nutriments. Une relation négative a ainsi été démontrée entre la température de surface et la biomasse phytoplanctonique dans l'Atlantique Nord par Van de Poll *et al.* (2013).

Lima & Wethey (2012) estiment qu'entre 1982 et 2010 les eaux côtières marines se sont réchauffées en moyenne de +0,25 °C par décennie et détectent une tendance significative à la hausse pour le golfe de Gascogne. Pour le quart sud-est de cette zone, la température de surface a augmenté de 1,4°C sur la période 1972-1993 (Koutsikopoulos *et al.*, 1998). Gomez-Gesteira *et al.* (2008) confirment une tendance significativement à la hausse de la température de surface pour tout l'arc Atlantique, avec une valeur de +2,7 °C.100a⁻¹ calculée entre les années 1985-2005 pour la partie française. Enfin, Chust *et al.* (2022) analysent un réchauffement de la température de surface allant jusqu'à une profondeur de 100 m à un rythme de 0,10-0,25 °C par décennie sur l'ensemble du golfe. Ils montrent d'autre part que l'épaisseur de la couche mélangée hivernale augmente à un rythme de 21 m par décennie depuis 1986, ceci étant confirmé par d'autres études (Fontan *et al.*, 2007 ; Valencia *et al.*, 2019).

De leur côté, Costoya *et al.* (2015) ont analysé la variabilité de la température de surface de la mer (SST) pour le Golfe de Gascogne sur la période 1982-2014 en utilisant les données journalières de la base de données NOAA 1/4 degré OI. Le réchauffement observé serait principalement dû à l'augmentation de la durée de la saison chaude (entre 6 et 14 jours.déc⁻¹) plus qu'aux hivers plus doux ou aux étés plus chauds. Une différence marquée existe entre le Sud Bretagne, où la durée de la saison chaude atteint jusqu'à 115 jours jusqu'à l'isobathe à 100 m alors qu'elle est plutôt aux alentours des 100 jours dans le reste du golfe. Ce résultat serait responsable de l'augmentation de la fréquence des épisodes de forte chaleur mesurés au printemps ($1,16 \pm 0,23$ jours.déc⁻¹) et en automne ($1,81 \pm 0,42$ jours.déc⁻¹). Les tendances observées pendant le mois le plus chaud (août) sont caractérisées par une augmentation ($\sim 1,0$ jour.déc⁻¹) près du rivage et une diminution ($\sim -1,0$ jour.déc⁻¹) dans la partie océanique du golfe. A la côte, toujours pour le Sud Bretagne, la tendance sur la durée de la saison chaude atteint des valeurs comprises entre 11 et 14 jour.déc⁻¹, ce qui en fait la zone de hausse la plus forte du golfe de Gascogne.

Cet ensemble d'éléments semble démontrer un réchauffement avéré de la température de surface, avec une stratification thermique plus profonde à l'échelle du golfe, qui se prolonge avec des hivers plus doux. Cette dernière n'est pas favorable au développement du phytoplancton (Winder & Schindler, 2004) et les effets attendus du changement climatique dans l'Atlantique nord-est sont une décroissance de la biomasse planctonique (Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019 ; Bindoff *et al.*, 2019). Beaulieu *et al.* (2013) et Gregg & Rousseaux (2014) évaluent une tendance significative à la baisse de la chlorophylle *a* sur l'Atlantique Nord comprise entre 0,9% et 1,3% par an. Ce déclin a déjà été observé par Boyce *et al.* (2014) par l'utilisation de données satellite et le QSR 2023 de la commission OSPAR (OSPAR Commission, 2023b), ce qui est en accord avec les résultats présentés dans cette thèse. Les cartes des années « sèches » et « humides » visualisent d'autre part une baisse de l'influence des fleuves, ce qui contribue à expliquer le gradient de décroissance des tendances côte-large, avec des apports en nutriments réduits pour les années les plus récentes. Dans son QSR 2023 (OSPAR Commission, 2023a), la commission OSPAR relève d'autre part une augmentation de la population de zooplancton à l'échelle du golfe, ce qui pourrait indiquer une pression plus forte sur le développement du phytoplancton et notamment le raccourcissement de sa période d'efflorescence (Wiltshire & Manly, 2004). Concernant la partie très côtière du Sud Bretagne

limitée à des bathymétries faibles, la tendance à la hausse de la chlorophylle *a* peut être en partie liée à la durée accrue de la saison chaude et à l'élévation de la température de l'eau mesurée pour les lieux *in situ* depuis 30 ans (Belin & Soudant, 2018) ; cette zone, en effet, reste sous l'influence directe de la Loire et de la Vilaine avec des apports réguliers en nutriments (Ménèsguen *et al.*, 2018b).

Sud Bretagne : quels phénomènes pourraient expliquer une hausse de la chlorophylle a ?

Cette étude, en cartographiant le Sud Bretagne à l'aide des images satellite, détecte une tendance continue à la hausse de la chlorophylle *a* pour toute la partie très côtière allant de Saint Nazaire jusqu'à Quimper. Un gradient côte-large est ensuite visible avec une diminution progressive de cette tendance jusqu'à devenir significativement négative. Les différents lieux *in situ* analysés ne montrent pas de tendance significative, sauf le plus au nord, Lorient 16, pour lequel une tendance significative à la baisse de la chlorophylle *a* est notée. Ces résultats sont conformes aux observations de Gohin *et al.* (2019) pour le percentile 90 de la chlorophylle *a* pour les lieux Men er Roué et Ouest Loscolo entre 1998 et 2017.

Ratmaya *et al.* (2019) ont étudié l'évolution des paramètres d'eutrophisation, nutriments et biomasse phytoplanctonique, de la baie de Vilaine en relation avec les changements dans les fleuves Loire et Vilaine. Pour la période 1997-2013, une réduction du phosphore inorganique fluvial dissous (PID) est constaté, tandis que les concentrations d'azote inorganique dissous (DIN) n'ont que légèrement diminué dans la Vilaine et augmenté pour la Loire, notamment en été. Les silicates ne sont jamais détectés comme pouvant être limitant. Simultanément, la dynamique du phytoplancton de la baie de Vilaine a subi de profonds changements avec une augmentation de la biomasse et un déplacement du pic annuel du printemps à l'été. L'augmentation de la biomasse du phytoplancton dans la baie se manifeste par une abondance accrue des diatomées en été, du fait d'apports estivaux plus importants en DIN provenant de la Loire, soutenus par la régénération interne du DIP et du silicate dissous à partir des sédiments. Ratmaya *et al.* (2019) concluent qu'une réduction significative des apports en phosphore sans réduction simultanée de l'azote n'est pas encore suffisante pour contrôler l'eutrophisation tout au long du continuum Loire-Vilaine.

L'augmentation de la biomasse phytoplanctonique de cette zone côtière peut résulter de plusieurs causes, à savoir une diminution de la prédation (surpêche), une diminution des suspensivores cultivés commercialement, l'augmentation de la température, une baisse de la turbidité et l'augmentation des apports en nutriments. Costoya *et al.* (2015) ont montré que le Sud Bretagne est la zone où la tendance à l'augmentation de la durée des épisodes de chaleur est la plus forte. Des épisodes d'eaux colorés sont recensés chaque année dans la zone ; Souchu *et al.* (2018), dans le cadre du projet DIETE, ont mis en évidence une multiplication et une intensification de ces phénomènes sur les 40 dernières années. Sur ces mêmes lieux, Belin & Soudant (2018) relèvent sur 30 ans une élévation de la température de l'eau de 0,5°C, tandis que le QSR 2023 d'OSPAR (OSPAR Commission, 2023b) rapporte une augmentation de concentration de la chlorophylle *a* dans le panache de la Loire. Une augmentation de la température de surface peut favoriser la croissance du phytoplancton en raison de la stabilisation de la colonne d'eau (Doney, 2006 ; Boyce *et al.*, 2010) et de la diminution de la turbidité (Cloern *et al.*, 2014). L'augmentation de la prédation sur le plancton

hétérotrophe peut réduire le broutage du phytoplancton (Caddy, 2000). Dans la baie de Vilaine, la pêche commerciale ciblant les petits pélagiques est interdite depuis 1977 (Dintheer, 1980) ; la pression de prédation sur les hétérotrophes est donc limitée. A l'exception de l'hiver et les périodes de forte activité hydrodynamique, la production de phytoplancton de la zone y est limitée par les nutriments (Guillaud *et al.*, 2008). Les résultats de notre cas étude, s'ils factuallisent une baisse des apports en phosphore et des débits de la Loire, ne constatent pas de baisse des débits de la Vilaine ni des apports en nitrates-nitrites. En allant du sud au nord, l'examen des données *in situ* montre une turbidité qui décroît de façon significative pour Nord Dumet et Lorient 16 et une tendance à la baisse sur les dernières années pour Men er Roué. Ce déclin de la turbidité, et donc une limitation moindre par la lumière, au plus près des côtes pourrait expliquer la tendance estimée par le satellite d'une hausse de la chlorophylle, si on tient compte en parallèle de la continuité des apports en nutriments des fleuves et de l'augmentation à la fois en durée et en valeur de la température. Le scénario d'augmentation de la concentration en chlorophylle *a* dans la baie de Vilaine décrit par Ratmaya *et al.* (2019), lié à une disponibilité accrue en nutriments, pourrait donc être étendue au-delà et concerner une partie de la frange très côtière du Sud Bretagne. Des phénomènes comparables ont été constatés dans les eaux côtières chinoises par Wang *et al.* (2018) pour expliquer des phénomènes d'eutrophisation locaux. Au-delà de cette bande très côtière, on constate cependant une tendance à la baisse pour la plus grande partie de la zone de plus de 10% où peut intervenir, pour la période productive, une limitation due au phosphore, une stratification plus importante pour des bathymétries plus importantes et la baisse des débits de la Loire. On visualise ainsi au large de son embouchure, entre 80 et 100 km de la côte, une zone de déclin à plus de 20% sur les tendances en chlorophylle pouvant être liée à ces différents phénomènes.

Impacts des débits de la Loire et de la Vilaine dans le Sud Bretagne

L'évolution et la dynamique des écosystèmes marins côtiers d'Europe de l'Ouest sont liées au climat (Goberville *et al.*, 2010), à son évolution et aux indices associés comme l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) et l'Oscillation Multi décennale Atlantique (AMO). Ceux-ci affectent les débits des fleuves, les apports en nutriments, l'irradiance solaire et la température de surface, qui elle-même impacte la stratification. Les apports en nutriments ont connu une forte diminution en phosphore (Romero *et al.*, 2013) comme le confirme l'analyse des flux depuis le RID OSPAR (figure 51). Gohin *et al.* (2019) ont d'autre part montré une corrélation entre les débits des fleuves pendant la période productive et la moyenne du percentile 90 de la concentration en chlorophylle *a* en accord avec Ratmaya *et al.* (2019). Les analyses de partition de variance sur les lieux *in situ* indiquent un impact important sur la dynamique de la chlorophylle *a* des débits de la Loire, pouvant être associés à une baisse de la turbidité pour les lieux les plus au nord. Le débit de la Loire reste pour tous les points *in situ*, la variable explicative la plus importante de la dynamique de la chlorophylle *a* avec plus de 34% de variance expliquée. L'impact des phosphates reste faible tout comme les débits de la Vilaine, à l'exception du lieu Ouest Loscolo. Ce dernier, situé directement dans l'embouchure de la Vilaine, subit un effet important du débit de ce fleuve (20% de variance expliquée), celui-ci restant inférieur à l'effet de la Loire (36%). En accord avec les travaux conduits par Guillaud *et al.* (2008), Ménesguen & Dussauze (2015) et Ménesguen *et al.* (2018a), cette étude confirme

l'impact majeur des débits de la Loire sur tout le Sud Bretagne, même dans la baie de Vilaine, qui reste prégnant jusqu'au-delà de Lorient. La baisse de son débit semble cependant avoir un effet au nord avec le lieu Lorient 16, où une tendance significative à la baisse de chlorophylle *a* est relevée, concomitante à une baisse de la turbidité.

Réflexions sur la méthode et ses limitations

L'utilisation d'une méthodologie identique pour traiter les séries de données *in situ* et satellite via les DLM est un des intérêts de la méthode présentée. En utilisant la seule tendance, on s'affranchit ainsi des variabilités saisonnière et interannuelle (Ratmaya *et al.*, 2019). La spatialisation permet à la fois d'avoir une vue globale des tendances à l'échelle du golfe, mais aussi de détecter des phénomènes plus locaux, comme le phénomène important de baisse de chlorophylle *a* au large de la Loire ou l'augmentation constatée en Sud Bretagne. Une limitation de notre étude est de ne pas adresser les changements au sein de la communauté phytoplanctonique, qui pourraient expliquer pour partie la baisse de chlorophylle *a* avec, par exemple, un changement vers des espèces de plus petite taille (Henson *et al.*, 2021). Même au sein des diatomées, la modification des populations vers des espèces plus petites pourrait être avéré. Ce changement dans les proportions relatives entre espèces de large taille et des espèces plus petites peut contribuer de manière substantielle à l'estimation de la tendance liée au changement climatique (Steinacher *et al.*, 2010). D'autre part, sous l'effet d'une limitation plus sévère en nutriments, les diatomées et autres espèces phytoplanctoniques de grande taille déclinent plus rapidement que les espèces plus petites (Bopp *et al.*, 2005).

A l'échelle du golfe de Gascogne, et notamment pour la partie au-delà du plateau où les concentrations en chlorophylle *a* peuvent devenir très faibles, l'utilisation d'un algorithme dédié (Hu *et al.*, 2012) tel que préconisé par Jackson *et al.* (2016) pourrait permettre d'améliorer les résultats. Dai *et al.* (2023) ont constaté dans l'hémisphère nord, et dans le golfe de Gascogne en particulier, une tendance à l'augmentation des efflorescences. Des patrons à la limite du plateau au nord du golfe (figure 56) incluant le Cap Ferrat, révélant une tendance à la hausse de la chlorophylle *a*, pourraient y trouver une explication ; ces zones donnent en effet lieu à des efflorescences régulières (Gohin *et al.*, 2003). Elles sont aussi le lieu d'une production primaire importante, comprise entre 700 et 800 mg.C.m⁻².j⁻¹ comme modélisé par Gutknecht *et al.* (2019). Une étude complémentaire prenant en compte le nombre d'efflorescences dans cette zone permettrait d'apporter une contribution à l'explication de ce patron. Elle pourrait s'appuyer notamment sur les données de la base HAEDAT, recensant les épisodes d'efflorescences d'espèces nuisibles à l'échelle mondiale depuis 1985 (Hallegraeff *et al.*, 2021).

L'analyse de la partie Sud Bretagne peut avoir un biais lié à la proximité de la côte et aux techniques liées à la télédétection elle-même, puisque les propriétés optiques et l'environnement marin y sont plus complexes qu'ailleurs avec des effets de voisinage du continent pouvant impacter la qualité des corrections atmosphériques. Gohin *et al.* (2019) ne relèvent cependant pas ces éléments pour les deux lieux communs avec cette étude (Men er Roué et Ouest Loscolo) et des précautions ont été prises en termes de masquage et d'éloignement à la côte. Enfin, sur cette zone d'étude du Sud Bretagne, la turbidité due à la proximité de la Loire pourrait avoir un impact sur les algorithmes de traitement d'images

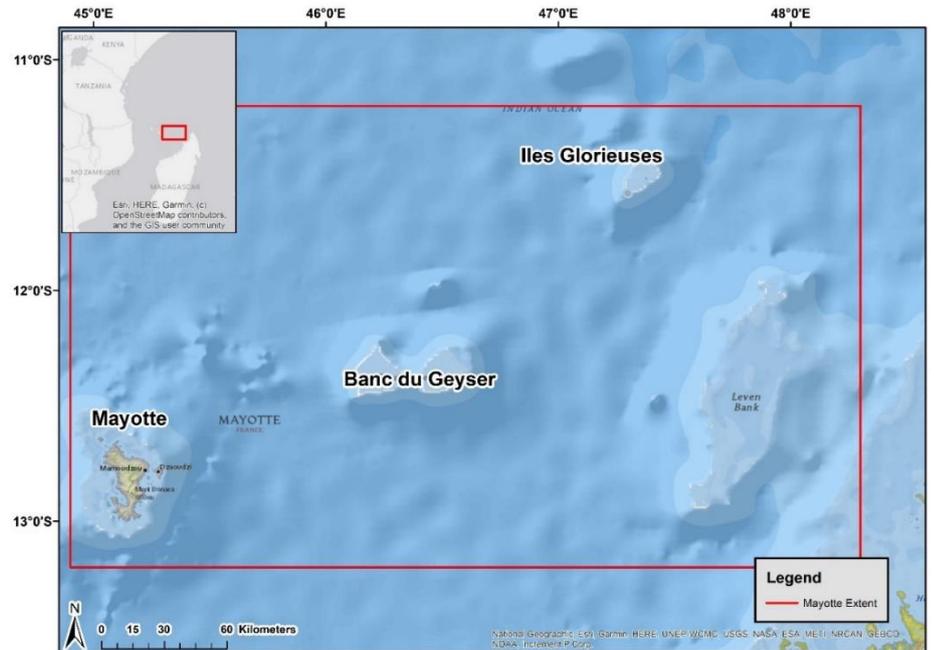
estimant la chlorophylle *a*. Les cartographies du mois de mars des matières en suspension non algales de Gohin *et al.* (2019) pour la période 1998-2017 présentent des valeurs pouvant s'élever jusqu'à plus de 20 g.m⁻³ à l'embouchure de la Loire jusqu'à descendre à moins de 10 g.m⁻³ plus au nord le long de la côte, Men er Roué fixant la limite nord des concentrations de cet ordre. Jusqu'à quelques kilomètres au large, les valeurs restent cependant supérieures à 5 g.m³ avant de diminuer rapidement. Le panache est ainsi orienté sud-nord avec un gradient côte large de quelques kilomètres. Ces valeurs restent compatibles avec l'utilisation de l'algorithme OC5 (Smith *et al.*, 2018), tout comme les concentrations en chlorophylle *a* qui n'excèdent jamais 25 mg.m⁻³ pour les zones traitées par le satellite.

5.5 Conclusion

Les cartographies des tendances de la chlorophylle *a* mettent en avant une baisse significative des concentrations à l'échelle du golfe, avec des patrons visualisant un gradient côte-large mais aussi des particularités plus locales. Au large, l'augmentation de la température constatée de façon générale sur toute la zone impacte négativement la biomasse phytoplanctonique sur le plateau et même au-delà. L'influence du changement climatique semble y jouer un rôle majeur. Au nord du golfe, les zones sous influence de la Loire opposent deux effets, l'un au large de l'embouchure en lien avec les débits plus faibles et la baisse importante de phosphore et l'autre, le long des côtes du Sud Bretagne où la disponibilité en nutriments semble rester à des niveaux élevés permettant une tendance à la hausse des valeurs de chlorophylle *a*.

L'utilisation simultanée de données *in situ* et de données issues de la surveillance satellitaire avec des outils de modélisation communs permet d'avoir une idée plus synthétique de l'évolution des écosystèmes marins côtiers, au-delà de la seule analyse des mesures des lieux de surveillance ponctuels comme ceux du REPHY effectuée jusqu'alors. Pour améliorer encore cette approche, des données plus au large devraient pouvoir être intégrées au processus afin d'être rapprochées des tendances spatialisées des autres typologies de données issues des DLM. Il s'agirait notamment de travailler en parallèle sur les données issues de campagnes à la mer ou du CPR, à l'image des travaux de McQuatters-Gollop *et al.* (2011). La détection des changements la communauté phytoplanctonique à l'aide de ses données devrait aussi être explorée sur le modèle des travaux de Hernández-Fariñas *et al.* (2014) concernant le REPHY. Une approche basée sur la détection par satellite des groupes d'espèces à partir de leurs pigments (Alvain *et al.*, 2008) pourrait aussi être menée, en comparant les évolutions de patrons de ces groupes d'espèces au cours du temps. Les résultats de sorties des modèles, sur la base de ce que fait déjà ECO-MARS3D, seraient d'un apport important notamment pour expliquer la variation des panaches des grands fleuves et la présence de patrons de chlorophylle *a* spécifiques à leur embouchure. Des données satellite plus résolues, utilisant par exemple le capteur OLCI, seraient très utiles pour spatialiser de façon plus complète les tendances notamment en Sud Bretagne à la condition de disposer de séries suffisamment longues. Le lien avec les indices climatiques devrait aussi être exploré plus finement au vu de leur impact sur la dynamique générale du golfe (Goberville *et al.*, 2010). Le NAO a ainsi un

impact majeur sur les variations écologiques à travers des effets directs, indirects ou intégrés au niveau des populations en terme de d'abondance, de croissance, de distribution, de phénologie, d'assemblage d'espèces ou encore de survie (Hallett *et al.*, 2004; Drinkwater *et al.*, 2010). Enfin, on ne peut s'empêcher de penser à l'application des directives sur le milieu marin et de la DCSMM (European Commission, 2008) en particulier. L'application d'une telle méthodologie sur les tendances, quoique ne répondant pas dans ce cas d'étude à l'étendue temporelle voulue, pourrait apporter un élément significatif pour l'évaluation du milieu marin, avec une analyse s'appuyant sur l'ensemble du spectre des données disponibles. Ces données, complémentaires entre elles et traitées de la même façon, permettent d'apporter des explications et de proposer des analyses plus globales sur l'évolution du milieu marin et de la chlorophylle a en particulier.



CHAPITRE 6

Contenu du chapitre

Dynamique de la chlorophylle *a* autour de Mayotte et des îles Eparses

Ce chapitre présente le cas d'étude sur Mayotte / banc du Geyser / îles Glorieuses.

6 Dynamique de la chlorophylle *a* autour de Mayotte et des îles Eparses

6.1 Introduction

Newbold *et al.* (2020) ont montré des réductions plus importantes de la biodiversité dans les zones tropicales par rapport aux zones tempérées. Les écosystèmes tropicaux présentent, en effet, une forte proportion d'espèces vivant à l'extrémité supérieure de leurs limites d'habitats thermiques. Ces espèces proches des limites de leur distribution géographique sont alors plus sensibles aux changements environnementaux. La sensibilité aux pressions est la plus élevée dans les endroits où la saisonnalité du climat est faible, probablement parce que les espèces confinées à des environnements plus stables ne sont pas aussi résistantes aux changements environnementaux (Pacifi *et al.*, 2017). Ces conclusions sont cohérentes avec d'autres études montrant des variations géographiques historiques similaires de la biodiversité en utilisant des séries de données temporelles (Blowes *et al.*, 2019).

De plus, de nombreuses zones tropicales côtières sont aujourd'hui considérées comme étant exposées au problème d'eutrophisation en raison d'une forte croissance économique et démographique. Au sein de celles-ci, les récifs coralliens, les mangroves et les herbiers d'angiospermes marines sont les écosystèmes côtiers les plus riches et les plus productifs (Spalding *et al.*, 2017). Ils assurent la protection des côtes vis-à-vis des vagues et de la houle et limitent ainsi l'érosion. Ils sont considérés comme des zones d'alimentation, de refuge, de reproduction et de nourricerie pour un grand nombre d'organismes, en particulier les poissons (Moberg & Folke, 1999). Ils ont également une importance économique capitale car près de 500 millions de personnes dépendent de ces milieux (Wilkinson, 1999) principalement à travers la pêche et le tourisme. L'enrichissement en nutriments, associé à une pression d'herbivorie réduite liée à la surpêche, peut amener les communautés coralliennes à être remplacées progressivement par des macroalgues puis par des filtreurs hétérotrophes (Fabricius & De'ath, 2004). Celles-ci sont plus compétitives que les coraux et inhibent le recrutement du corail par l'occupation de l'espace, l'envasement ou l'ombrage (Fabricius, 2005 ; Schaffelke *et al.*, 2005). On estime que 25 % des récifs coralliens dans le monde sont menacés par l'exposition croissante aux nutriments qui sont rejetés par les flux terrestres (Burke *et al.*, 2011). Une bonne qualité chimique des eaux est donc une composante importante pour une gestion durable de ces écosystèmes.

La Directive Cadre sur l'Eau (European Commission, 2000) du 23 octobre 2000 délimite un cadre pour la gestion et la protection des eaux au niveau européen. Elle fixe notamment un objectif de bon état écologique et chimique pour les masses d'eau superficielles (rivières, lacs, eaux de transition et eaux côtières). Au niveau national, cette directive a été mise en application en 2007 et définit les caractéristiques du réseau de surveillance. Il s'appuie sur l'évaluation d'un certain nombre d'éléments de qualité biologiques (phytoplancton, macroalgues, angiospermes, invertébrés benthiques de substrats meuble et dur, poissons) et physico-chimiques (T°, oxygène, turbidité, nutriments). La directive concerne l'ensemble des bassins hydrographiques métropolitains mais aussi les départements et régions d'outre-mer (DROM). La mise en œuvre du contrôle de surveillance dans les DROM a été effectuée avec du retard par rapport à la métropole. Ces territoires se distinguent par un manque de données historiques et par de fortes spécificités qui ont rendu difficile l'acquisition de données dans un

contexte de surveillance. Les indicateurs développés pour la métropole n'étant pas toujours adaptés au contexte environnemental des eaux tropicales, les évaluations de certains paramètres ont jusqu'à présent été effectuées avec des métriques « intermédiaires » non validées et nécessitant un recul sur un plan de gestion (6 ans). L'estimation de ces différents phénomènes dans les eaux tropicales reste complexe en raison de leur caractère oligotrophe.

L'objectif de ce chapitre est d'obtenir des informations sur la dynamique de la biomasse phytoplanctonique, de la température et des matières en suspension dans l'un de ces départements français d'Outre-Mer, pour lesquels peu de données sont disponibles. Mayotte en est un bon exemple, avec une démographie en importante croissance (<https://www.senat.fr/rap/r11-675/r11-6753.html>) et peu d'éléments permettant de juger des impacts anthropiques sur le milieu marin en lien avec l'application de la DCE. Cet objectif se décline suivant deux directions (i) à l'échelle de la zone incluant Mayotte, le banc du Geysier et les îles Glorieuses, déterminer les zones de variations importantes et quantifier les tendances de la biomasse phytoplanctonique, des matières en suspension et de la température (ii) à l'échelle du lagon de Mayotte, mieux comprendre la dynamique de la chlorophylle *a* et apprécier quels sont les principaux phénomènes expliquant celle-ci. Du point de vue de l'utilisation des images satellitales, il s'agit d'estimer l'intérêt et les limitations d'un capteur plus résolu spatialement et spectralement (OLCI) que ceux utilisés dans les chapitres précédents. Pour répondre à ces questions, des séries temporelles composées d'images satellite MODIS et GHRSSST couvrant 19 années [2003;2021] et toute la superficie de la zone ont été constituées afin d'analyser les variations spatio-temporelles des concentrations en chlorophylle *a*, en matières en suspension (MES ou SPM) et de la température. Une autre série, géographiquement centrée sur Mayotte et son lagon, a été constituée à partir d'images OLCI pour la période [2016;2021]. Comme pour les deux autres cas d'études, les modèles linéaires dynamiques (DLM) ont été utilisés pour extraire les tendances, puis les quantifier, sur la durée des séries disponibles quelles que soient les typologies de données et les capteurs utilisés.

6.2 Données et méthodes

6.2.1 Zone d'étude

La zone d'étude couvre Mayotte mais aussi plus au nord le Banc du Geysier et les îles glorieuses (figure 58). Le climat y est tropical avec deux saisons principales :

- Une saison chaude et humide, de novembre à avril, caractérisée par de fortes pluies et qui correspond au régime de mousson de nord-ouest. Les précipitations sont importantes, de 107,5 à 214,3 mm par mois, avec un maximum en janvier. Les températures moyennes avoisinent les 28 °C et le taux d'humidité est compris entre 81 et 84%.
- Une saison sèche et plus fraîche, de mai à octobre, pendant laquelle souffle un courant d'alizés de secteur Est à Sud-Est. Durant cette période, les températures moyennes sont de l'ordre de 24,8°C à 27,7°C. La période de sécheresse va de septembre à octobre.

Mayotte

Mayotte (45°08' E ; 12°50' S) est un département français de l'hémisphère Sud situé au Sud-Ouest de l'Océan Indien. L'île abrite une population de plus de 256 000 habitants, soit une densité moyenne de 686 hab/km² (INSEE, 2017). L'archipel est situé au nord du Canal du Mozambique et constitué de deux îles principales (« Grande Terre » et « Petite Terre ») et d'une trentaine d'îlots, pour une surface totale de terres émergées de 374 km². Le relief de l'île est escarpé mais faible avec une altitude maximale de 660 m. En raison de la faible déclivité de l'île, le réseau hydrographique est composé en majorité de ravines et de cours d'eau intermittents. Le plateau continental est vaste avec un complexe récifal de type barrière qui forme un lagon de plus de 1000 km² autour de l'île. Ce territoire est sous l'influence du courant sud-équatorial qui apporte des eaux chaudes de l'Est avec une vitesse moyenne de 0,3 m.s⁻¹ (Idier *et al.*, 2008).

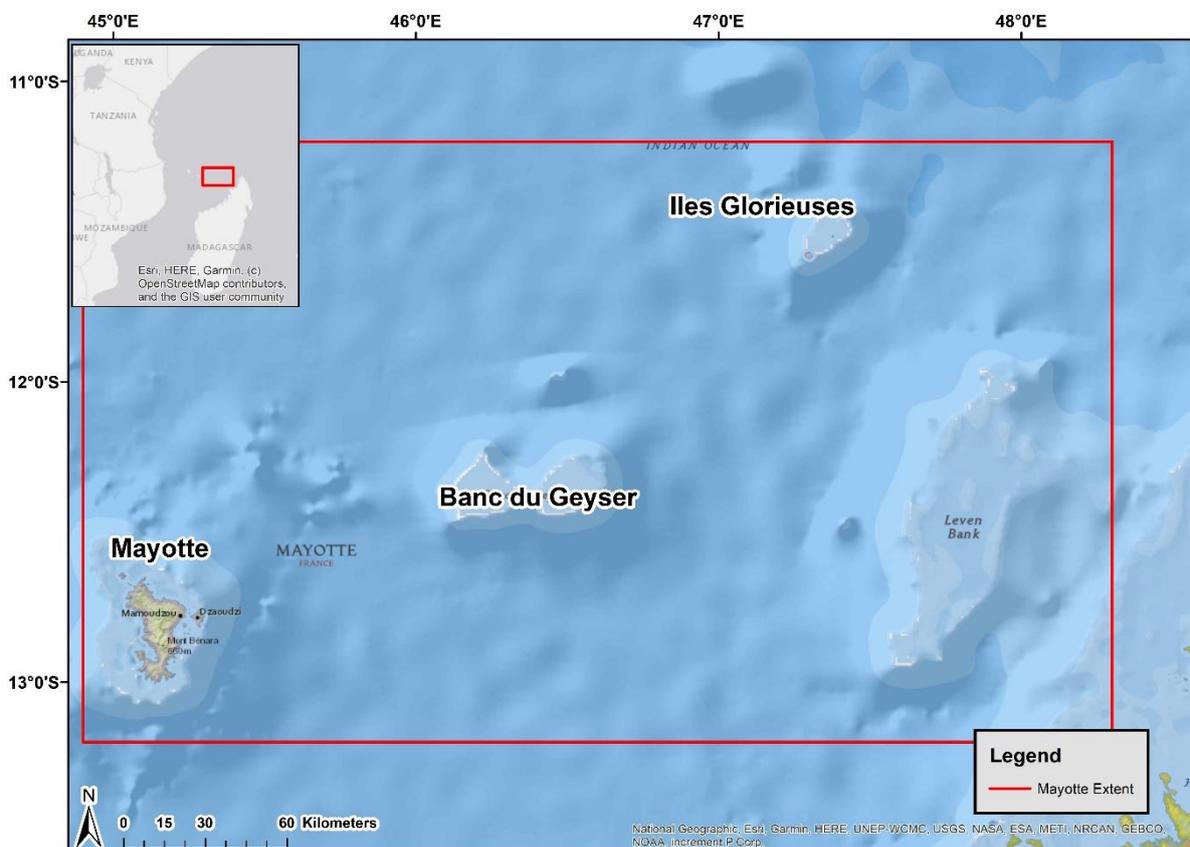


Figure 58 : Zone d'étude autour de Mayotte, du banc du Geyser et des îles Glorieuses.

Banc du Geyser

Le banc du Geyser (46°40' E ; 12°40' S) est un récif corallien situé à 110 km au nord-est de Mayotte, dans l'océan Indien. Il fait partie de l'archipel des glorieuses et des îles Eparses, rattachées administrativement aux Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Le banc du Geyser est situé au sud-ouest des îles Glorieuses, ainsi qu'à 300 km à l'ouest de la pointe nord de Madagascar. Le banc domine des fonds abyssaux de 3 500 m de profondeur qui le séparent de Mayotte.

Il mesure approximativement 8 km de long et son ovale s'étale sur 5 km de large environ, occupant une surface de 175 km². Le plus gros rocher de la partie sud s'élève à près de 8 m, les autres de 1 à 3 m.

Iles Glorieuses

Les Iles Glorieuses (47°20' E ; 11°33' S) forment un archipel de deux îles sablonneuses situées au Nord de Madagascar. Cet archipel fait partie des Iles Eparses qui ont le statut de réserve naturelle et où seules les équipes militaires, scientifiques et météorologiques ont le droit d'accoster. Ces restrictions d'accès leur permettent d'être considérées comme des sanctuaires presque inviolés par l'Homme et donc comme une référence vis-à-vis des pressions anthropiques.



Figure 59 : Photo aérienne des îles Glorieuses

Elles représentent environ 7 km² de terres émergées : elles sont composées de la Grande Glorieuse au sud-ouest (3 km de diamètre) où se trouvent les installations humaines, de l'île du Lys au nord-est (600 mètres de diamètre), de l'île aux Crabes et des Roches Vertes (figure 59).

L'est et le nord-est de la Grande Glorieuse sont caractérisés par un ensemble de dunes atteignant une altitude maximale de 12 m. L'île est bordée par un récif corallien de type frangeant, découvert lors des grandes marées basses. C'est la seule île sableuse de l'archipel, les autres sont des formations coralliennes anciennes. L'archipel est posté en sentinelle à l'entrée du canal du Mozambique et se situe à 253 km au nord-est de Mayotte et à 222 km de Nosy-Be (Madagascar).

6.2.2 Compléments sur les données

Données satellite

Contrairement à l'étude sur la Manche, la disponibilité d'images de niveau L4 interpolées par la méthode de Saulquin *et al.* (2019) sur toute la fenêtre spatio-temporelle nécessaire n'a pu être obtenue. Les séries temporelles de chlorophylle *a* de cette étude sont donc constituées par l'application de l'algorithme OC5 (Gohin *et al.*, 2002 ; Gohin, 2011) sur des images journalières (i) SeaWifs et MODIS, à la résolution du km, pour générer un produit de niveau L3 pour la zone Mayotte/banc du Geysier/Iles Glorieuses (ii) OLCI, à la résolution de 300m, toujours pour générer un produit de niveau L3 sur l'emprise du lagon de Mayotte.

Les images journalières de température ont été récupérées auprès du GHRSSST. Elles sont de niveau L4 et ont une résolution au km.

6.2.1 Compléments sur les méthodes

6.2.1.1 *Analyse des séries temporelles*

L'unité de temps pour l'analyse des séries temporelles satellite s'est basée, comme pour la Manche et le golfe de Gascogne, sur le demi mois. Les DLM ont ensuite été appliquées sur ces séries selon les principes évoqués dans le chapitre 4.

Les saisons dites « sèches » et « humides » ont été définies suivant les critères de météo France, à savoir des mois de novembre à avril pour la saison « humide » et des mois de mai à octobre pour la saison « sèche ».

6.2.1.2 *Calcul des tendances et significativité*

Ce cas d'étude applique la méthode utilisée pour le golfe de Gascogne : le test modifié de Mann-Kendall implémenté par Yue & Wang (2004) pour détecter une tendance monotone significative sur les tendances issues des DLM.

6.3 Résultats

6.3.1 Distribution spatiale des changements dans la concentration de chlorophylle *a* à l'échelle de la zone Mayotte/banc du Geysier/Iles Glorieuses

La moyenne des concentrations en chlorophylle *a* sur toute la période [2003,2021] s'établit à moins de 0,12 $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans les zones au large jusqu'à plus de 0,75 $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans certaines parties du lagon de Mayotte (figure 60). On distingue un gradient côte-large depuis la côte et les concentrations les plus fortes limitées à l'emprise du lagon. Plus au nord, le banc du Geysier et les Glorieuses apparaissent comme deux zones particulières avec une biomasse phytoplanctonique moyenne pouvant excéder 0,38 $\mu\text{g.l}^{-1}$. Le reste de l'emprise est limité à des valeurs très faibles, n'excédant pas 0,12 $\mu\text{g.l}^{-1}$. La moyenne des concentrations en MES (SPM), présentée dans la figure 61, indique globalement de très faibles concentrations inférieures à 0,1 g.m^{-3} , sauf dans les trois zones identifiées ci-dessus pour la chlorophylle *a* : le lagon de Mayotte, banc du Geysier et Glorieuses où des concentrations supérieures à 0,2 g.m^{-3} sont détectées.

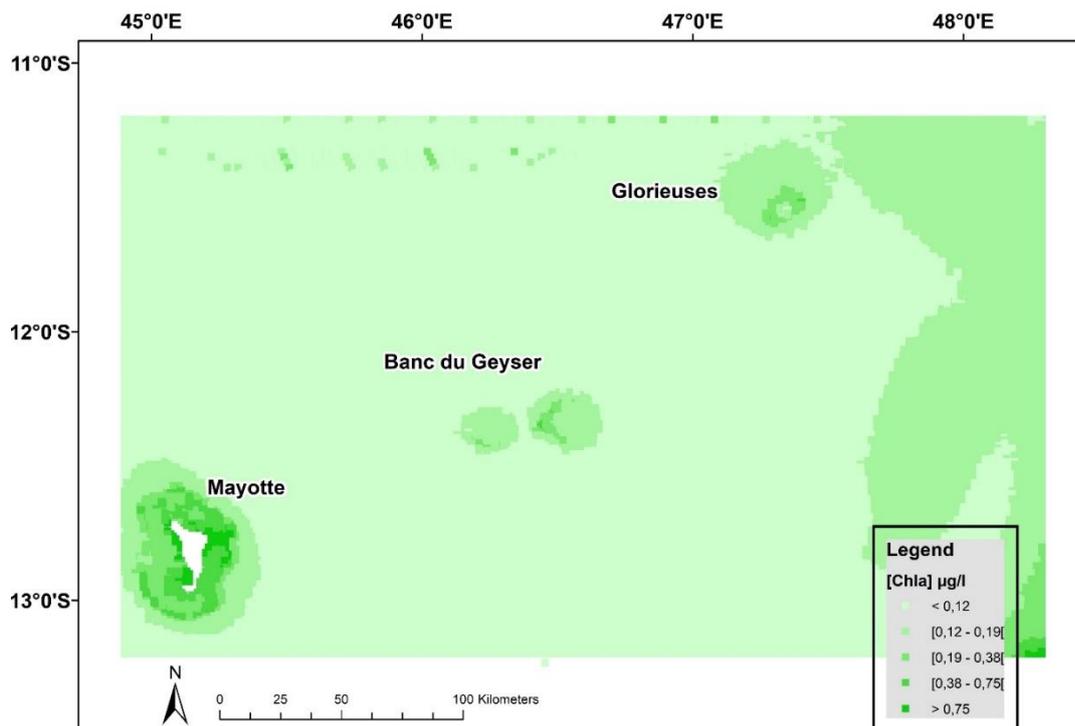


Figure 60 : Moyenne de la concentration en chlorophylle *a* exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre 2003 et 2021 sur l'emprise Mayotte/banc du Geyser/ Iles Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées.

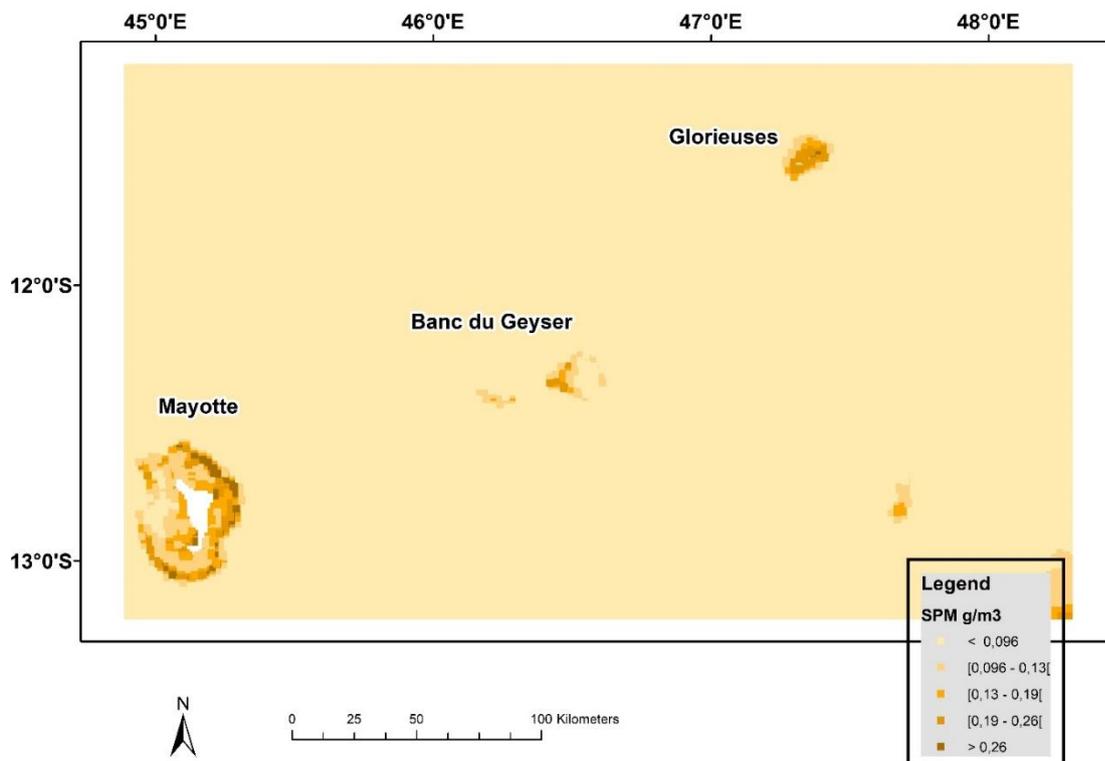


Figure 61 : Moyenne de la concentration en Matières en suspension (MES ou SPM) exprimée en g.m^{-3} entre 2003 et 2021 sur l'emprise Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées.

L'examen des tendances des concentrations en chlorophylle *a* calculées sur [2003,2021] montre une tendance générale à la baisse pouvant aller jusqu'à plus de 20% (figure 62). Au niveau de Mayotte, la côte Est, à l'intérieur du lagon, est marquée par une tendance à la hausse, alors que la côte Ouest, inversement, visualise une tendance à la baisse de plus de 15% des concentrations en chlorophylle *a*. Les îles Glorieuses ont une zone d'augmentation significative des concentrations en chlorophylle *a* sur la partie Ouest. Lorsqu'on exprime les tendances en concentration (figure 84), on constate que les variations de plus de 0,05 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ à la baisse sur la période se trouvent sur la côte Ouest de Mayotte à l'intérieur du lagon. Les variations à la hausse se situent sur la côte Est de Mayotte toujours dans le lagon et à l'ouest des Glorieuses.

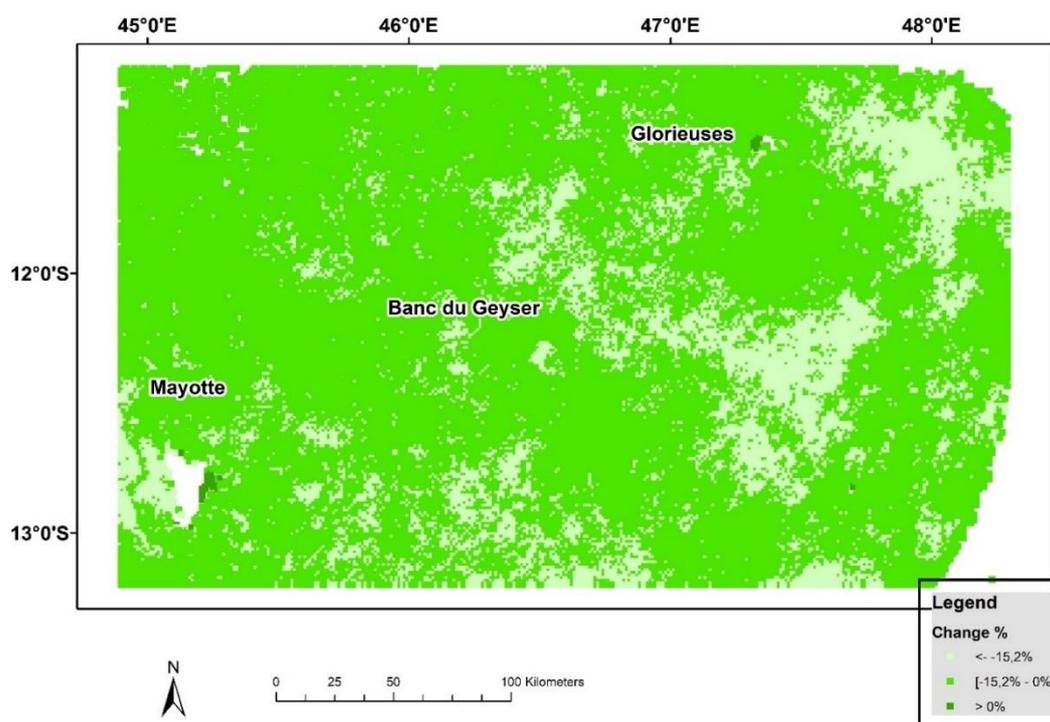


Figure 62 : Intensité des variations de la concentration en chlorophylle *a* entre 2003 et 2021 exprimée en % sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument MODIS). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou qui correspondent aux zones émergées.

Les cartographies mensuelles des moyennes de concentrations en chlorophylle *a* (figure 63) mettent en avant de façon continue les trois points « chauds » que sont le lagon de Mayotte, banc du Geyser et les îles Glorieuses avec des valeurs supérieures à 0,2 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. De façon globale, les concentrations sur la zone restent très faibles, inférieures à 0,12 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Deux phénomènes intéressants sont cependant à distinguer (i) entre les mois d'avril et août, des concentrations supérieures à 0,12 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, s'étendent sur une zone importante du côté Est à proximité de Madagascar et atteignent même les Glorieuses (ii) le mois de juillet montre des zones importantes de concentrations supérieures à 0,12 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ au large des différents points « chauds ». La figure 85 concernant les moyennes saisonnières indique pour la saison sèche des zones plus étendues pour des concentrations de chlorophylle *a* supérieures à 0,12 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, pouvant aller au-delà du lagon de Mayotte, voire couvrant certaines zones au large au nord de Madagascar.

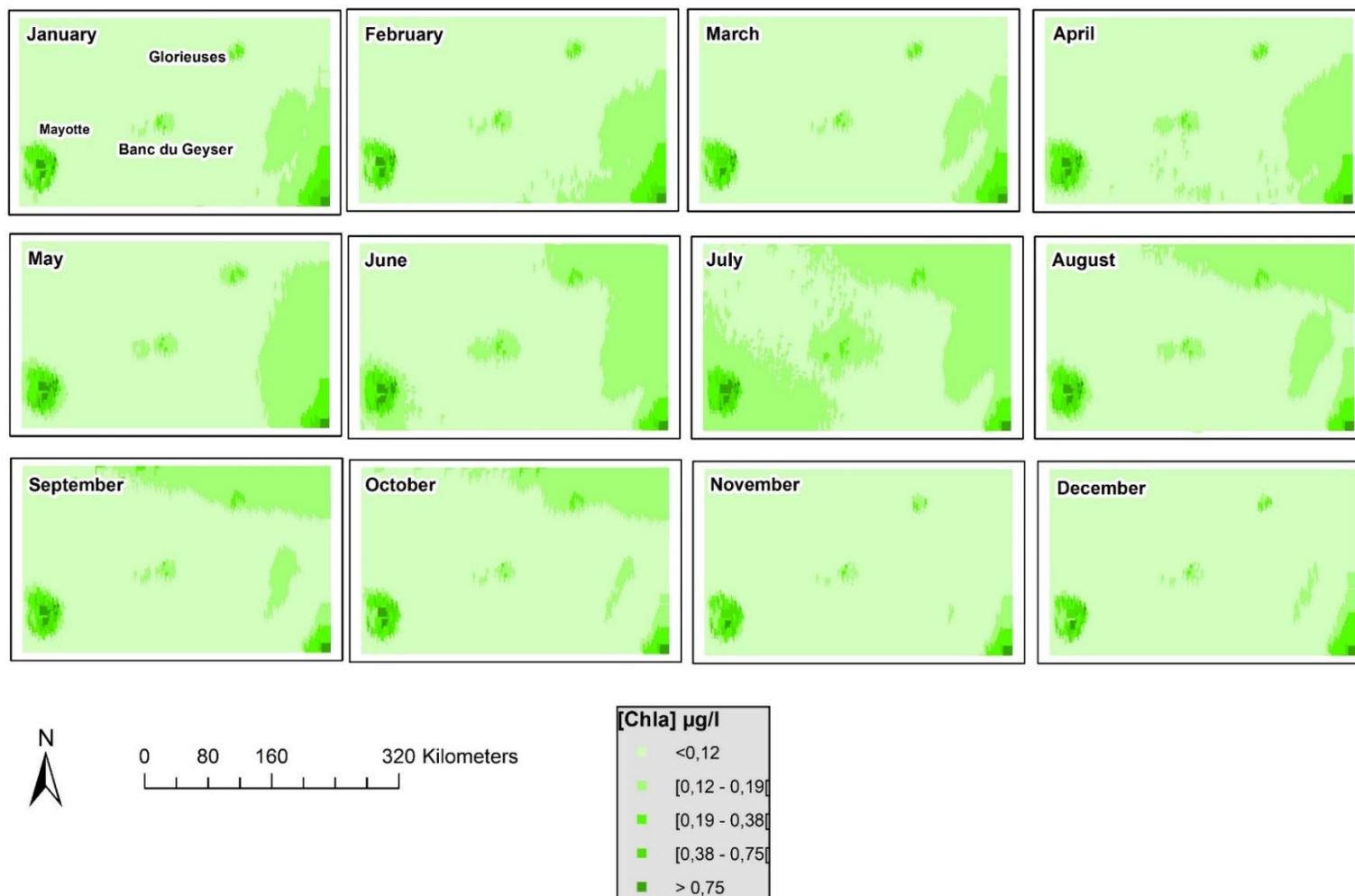


Figure 63 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles de concentrations en chlorophylle a calculées sur toute la période [2003;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

6.3.2 Distribution spatiale des changements dans la concentration de chlorophylle *a* à l'échelle de Mayotte

Les moyennes des concentrations de chlorophylle *a* issues du capteur OLCI à 300m pour Mayotte (figure 64a) révèlent deux structures spatiales principales (i) sur la côte Ouest, un gradient côte large au sein du lagon avec des valeurs passant de plus de 0,75 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à 0,12 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (ii) sur la côte Est, des valeurs globalement plus élevées qu'à l'Ouest, systématiquement supérieures à 0,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$. La bathymétrie associée (figure 64b) permet de relativiser les résultats de concentrations en chlorophylle pour les bathymétries inférieures à 20m qui peuvent être problématiques dans ces eaux pour l'utilisation de l'algorithme OC5 (Dupouy *et al.*, 2010). La figure 65a présentant l'intensité des changements de la chlorophylle *a* est difficilement interprétable de façon globale ; on peut cependant noter deux points (i) les tendances des concentrations en chlorophylle *a* sont orientées à la baisse sur la côte Ouest au large, cette tendance reste faible en valeur (figure 86) (ii) ces mêmes tendances sont à la hausse dans le lagon côte Est avec des tendances pouvant aller jusqu'à 20 % (figure 65a) sur les 5 années d'étude représentant jusqu'à 0,74 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (figure 86). La cartographie des matières en suspension (figure 66a) donne peu d'informations, les valeurs restant faibles, inférieures à 2 g.m^{-3} , dans la majorité de l'extension du lagon. Un gradient côte large est cependant ponctuellement perceptible entre des zones très côtières, de fond de baie, et les zones plus au large.

Les moyennes mensuelles des concentrations en chlorophylle *a* de la figure 87 montrent deux éléments intéressant marquant des comportements différents entre la partie Ouest et la partie Est du lagon de Mayotte. Le premier concerne la dynamique dans la partie Ouest, où la zone de concentrations plus faibles en chlorophylle *a* connaît une extension entre janvier et mars avant de se réduire entre avril et juillet. La zone de concentration inférieure à 0,12 $\mu\text{g.l}^{-1}$ a disparu pour ce dernier mois. Le second élément concerne la partie Est du lagon, où les concentrations de chlorophylle *a* n'affichent pas de dynamique et restent constamment élevées pour la zone, supérieures à 0,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$. Les cartographies saisonnières (figure 88) affichent la même tendance : (i) l'Ouest du lagon comporte une zone de faibles valeurs de concentrations en chlorophylle *a* plus étendue pour la fin de la saison humide (ii) la partie Est ne montre aucune dynamique avec des valeurs constamment supérieures à 0,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$ quelle que soit la saison.

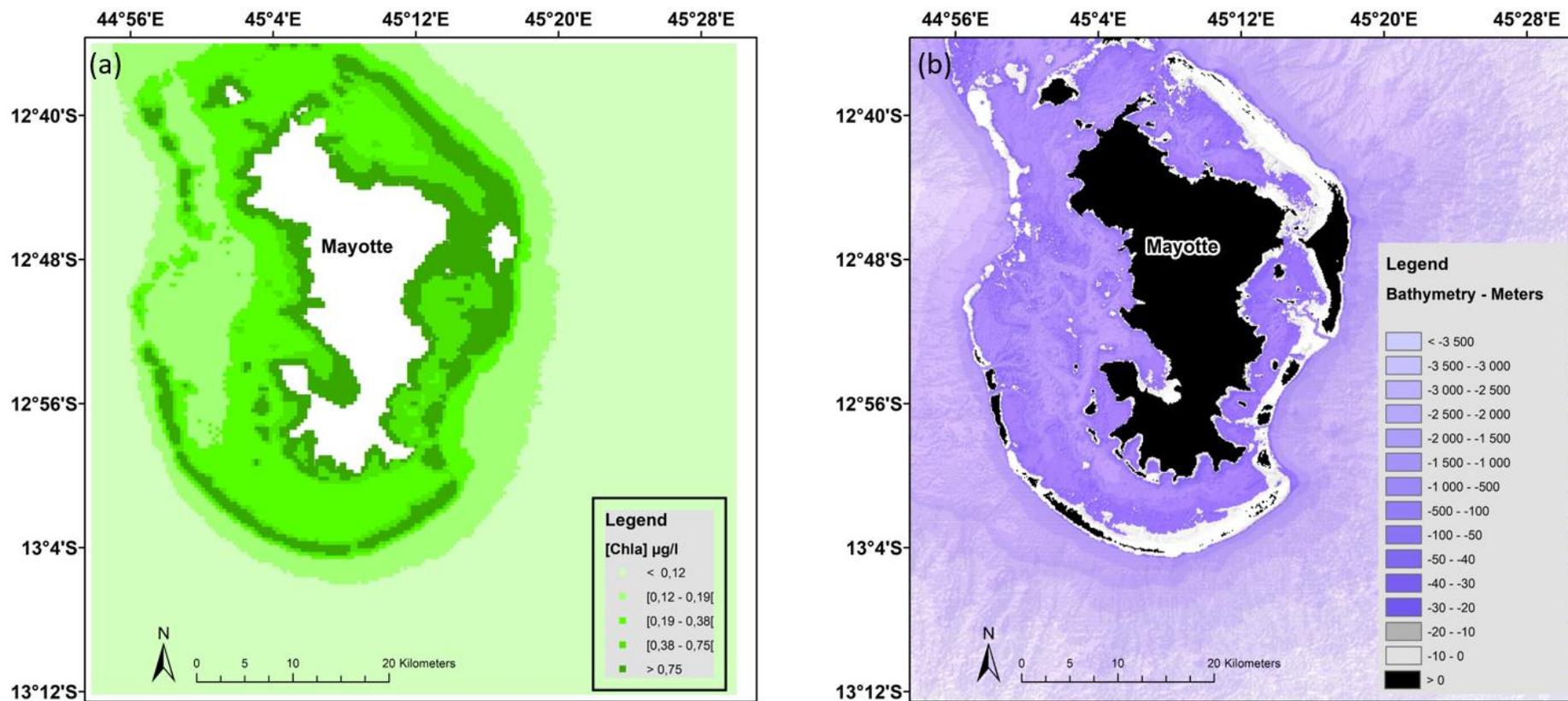


Figure 64 : (a) Distribution spatiale de la concentration moyenne en chlorophylle *a* exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ entre 2016 et 2021 sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées. (b) Bathymétrie du SHOM autour de Mayotte. La couleur noire indique les zones émergées, les couleurs blanche et grise indiquent des bathymétries inférieures ou égales à 20m.

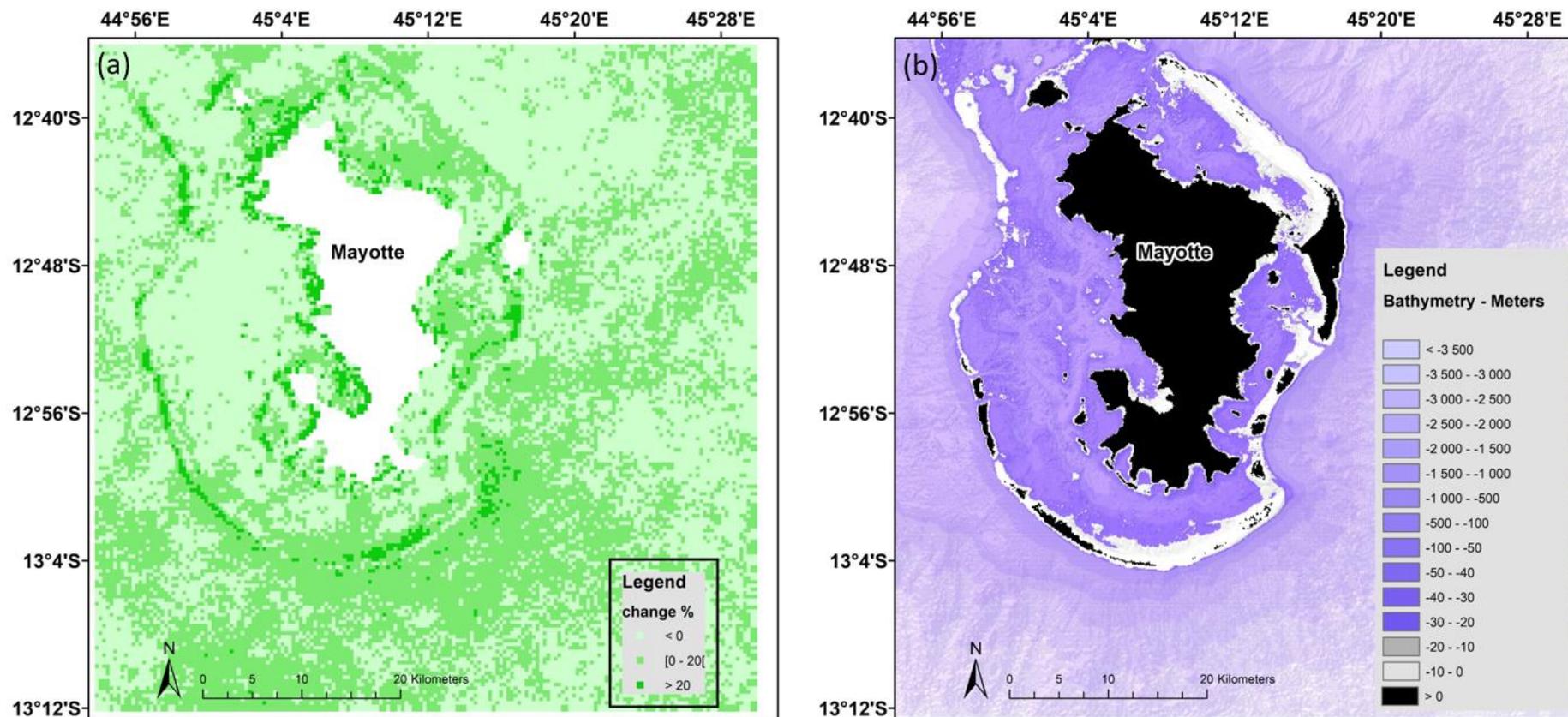


Figure 65 : (a) Intensité des variations de la concentration en chlorophylle a entre 2016 et 2021 exprimée en % sur Mayotte. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument OLCI). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels (i) aucune tendance monotone significative n'a été détectée (ii) correspond une zone émergée. (b) Bathymétrie du SHOM autour de Mayotte. La couleur noire indique les zones émergées, les couleurs blanche et grise indiquent des bathymétries inférieures ou égales à 20m.

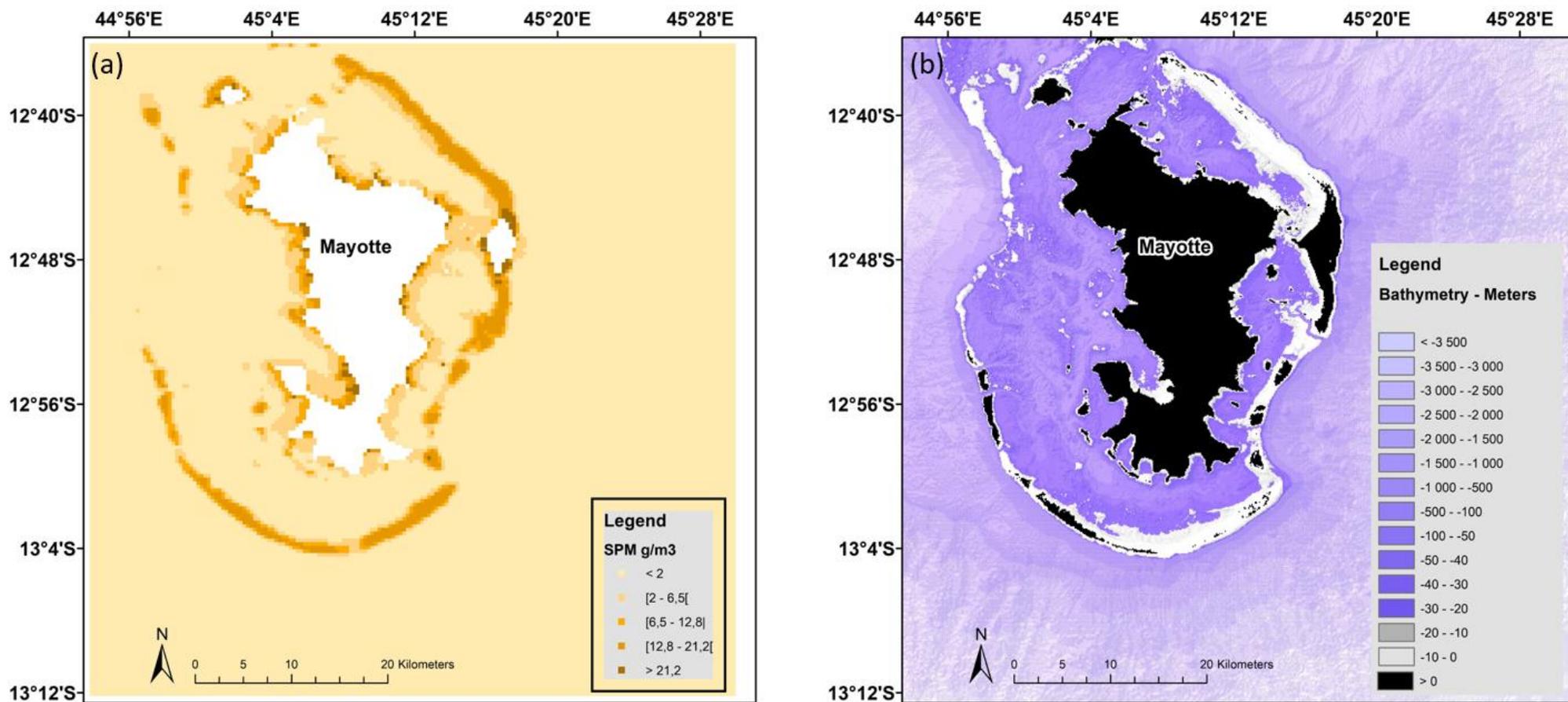


Figure 66 : (a) Distribution spatiale de la concentration moyenne en matières en suspension (MES ou SPM) exprimée en $g.m^{-3}$ entre 2016 et 2021 sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées. (b) Bathymétrie du SHOM autour de Mayotte. La couleur noire indique les zones émergées, les couleurs blanche et grise indiquent des bathymétries inférieures ou égales à 20m.

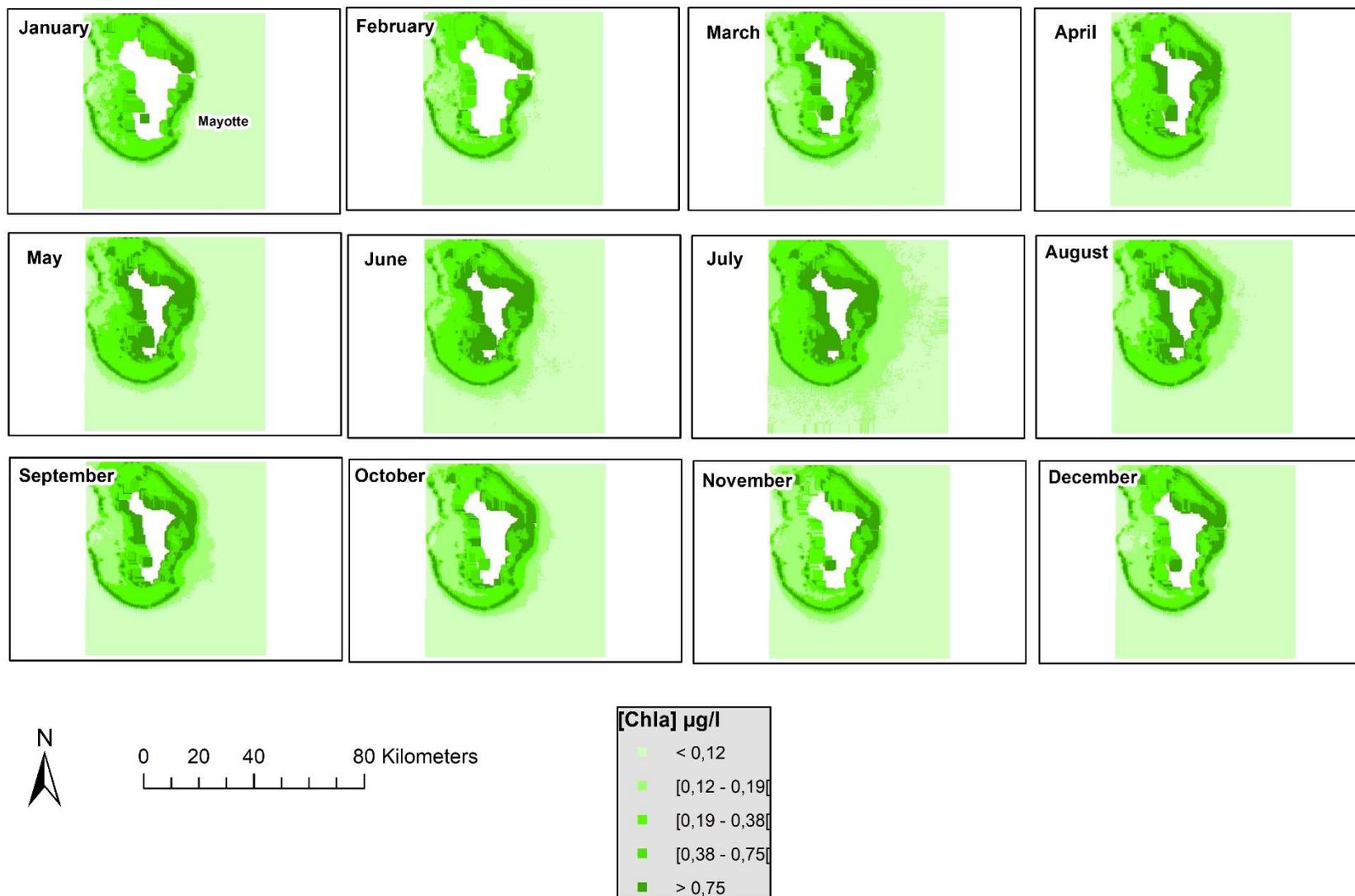


Figure 67 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles des concentrations en chlorophylle *a* calculées sur toute la période [2016;2021] exprimées en $\mu g.l^{-1}$ sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

6.3.3 Distribution spatiale des changements de la température à l'échelle de la zone Mayotte/banc du Geysier/Iles Glorieuses

La cartographie des températures issue des données GHRST (figure 68) pour toute la période indique un gradient Nord Sud, les zones les plus chaudes se trouvant au sud, pour une variation de l'ordre de 1°C. L'intensité des variations de la température spatialisée dans la figure 69 met en avant, sur les 19 ans de l'étude, des changements allant vers une tendance au réchauffement d'au moins 6,5 % pour la partie Ouest / Sud-Ouest jusqu'à plus de 15% pour la partie Nord-Est (figure 69). La quantification de ces changements, représentée sur la figure 89, indique une augmentation d'au moins 1,5 °C dans la partie Ouest / Sud-Ouest jusqu'à 2,5 °C pour la partie Nord-Est.

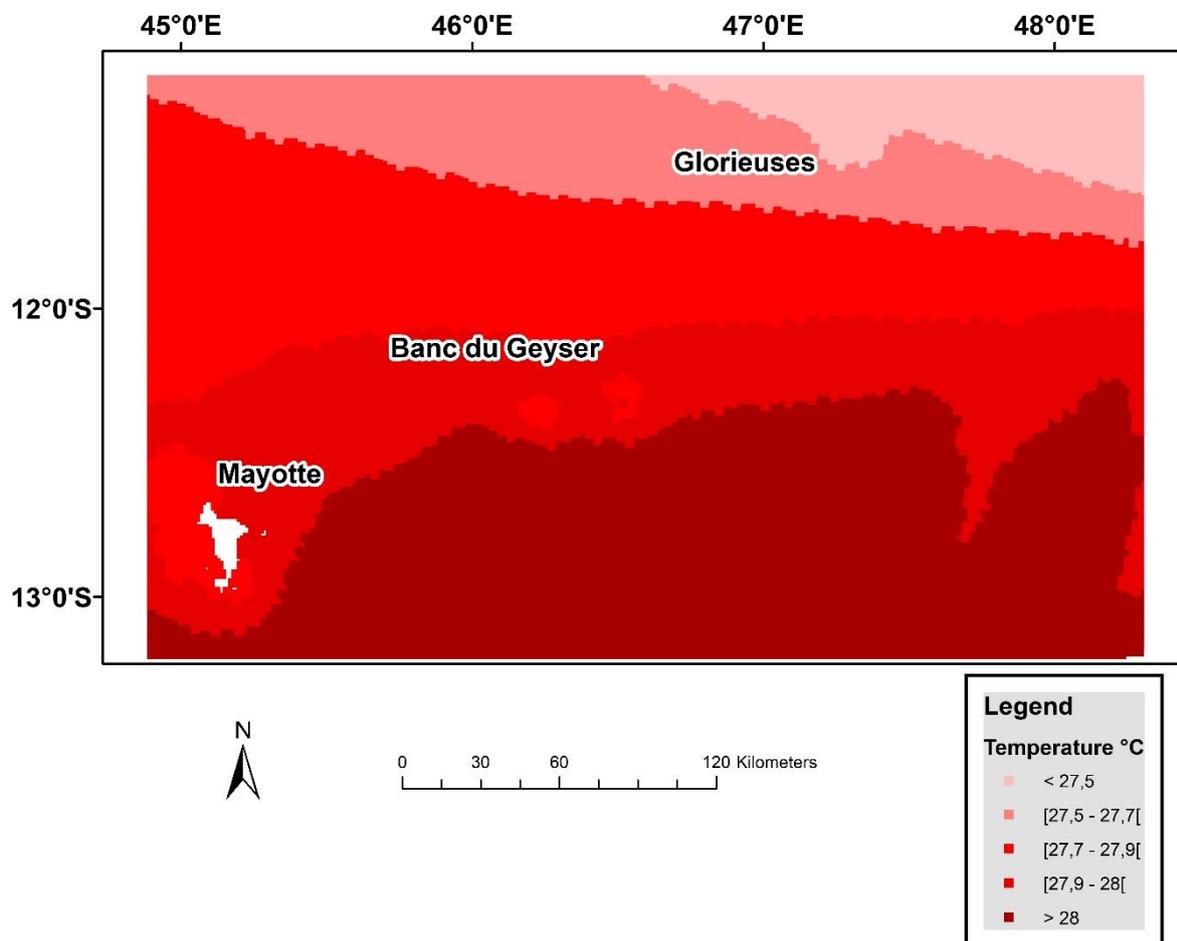


Figure 68 : Distribution spatiale de la température moyenne exprimée en °C entre 2003 et 2021 sur la zone de Mayotte, Banc du Geysier/Iles Glorieuses. Calcul effectué à partir des données GHRST. Les pixels blancs correspondent aux zones émergées.

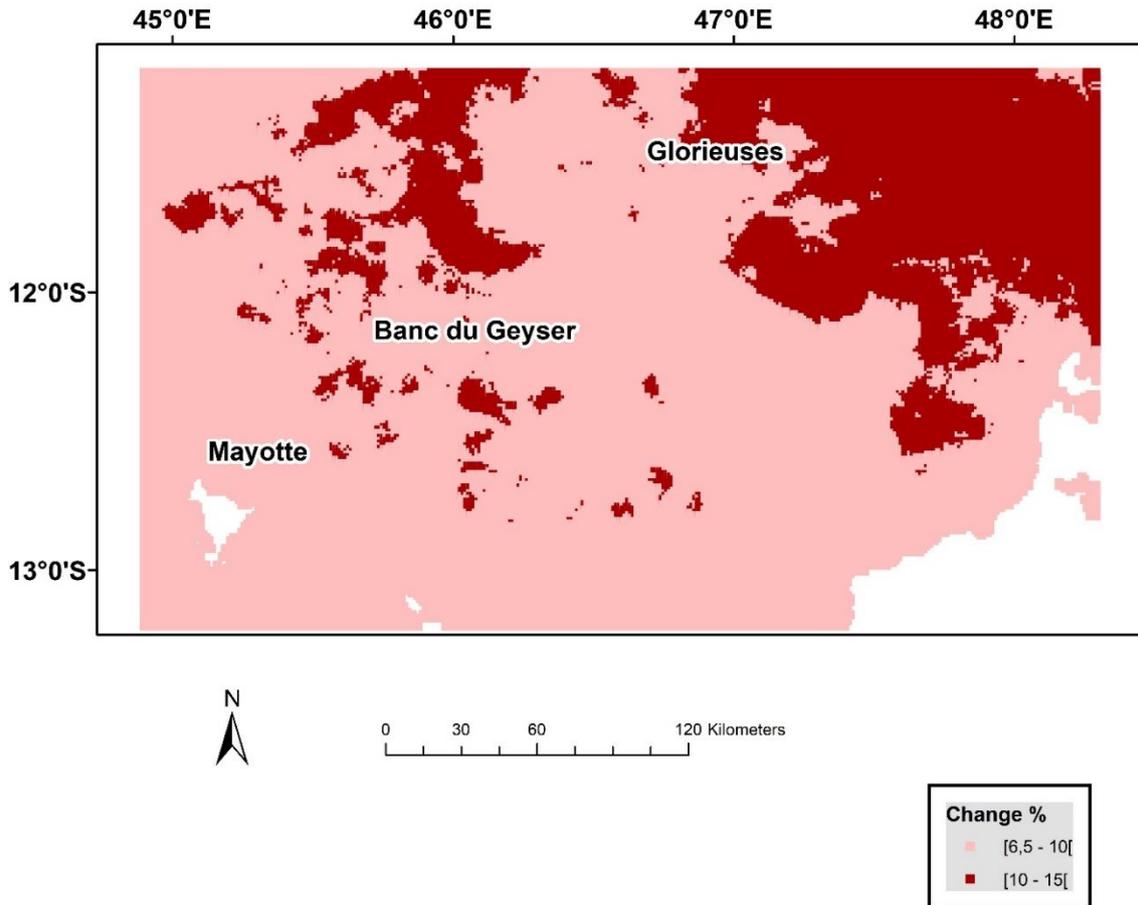


Figure 69 : Intensité des variations de la température entre 2003 et 2021 exprimée en % sur la zone de Mayotte Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (GHRSSST). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

Les moyennes mensuelles des températures calculées pour toute la période (figure 90) indiquent une baisse de la température de surface entre juillet et octobre, les températures se situant alors sur la zone entre 27 et 26 °C. Pour les autres mois de l'année, la température reste supérieure à 28°C et atteint pour toute la zone plus de 29°C en fin de saison humide au mois de mars. On distingue régulièrement un gradient Nord-Sud, avec des eaux plus chaudes au sud et des eaux plus froides au nord. Les cartographies saisonnières (figure 91) montrent bien ce gradient Nord-Sud, avec, quelle que soit la saison, une zone plus froide au nord (température inférieure à 27 °C en saison sèche et supérieure à 28,3 °C en saison humide) et une zone plus chaude au sud (température inférieure à 27,7 °C en saison sèche et supérieure à 28,9°C en saison humide).

6.4 Discussion

Les résultats obtenus sur l'ensemble de la zone Mayotte/banc du Geysier/Iles Glorieuses montrent une tendance globale à la baisse de la biomasse phytoplanctonique, associée à un réchauffement des eaux supérieur en moyenne de 1 °C sur la période [2003;2021]. Le lagon de Mayotte se caractérise d'autre part par des dynamiques différentes entre la côte Ouest et la côte Est. La première affiche un gradient côte-large marqué avec une variabilité liée aux apports anthropiques et à l'influence océanique. La seconde n'affiche pas de variabilité importante pouvant notamment être liée à la saisonnalité ; elle est de plus bien protégée des influences océaniques par la barrière de corail.

Réchauffement climatique et océan Indien

Dans le cadre du scénario RCP8.5 du GIEC, Ruela *et al.* (2020) ont estimé l'augmentation de la température de surface pour la zone de l'océan Indien concernant Mayotte à 0,3 °C par décennie. Boyce *et al.* (2010) ont déterminé pour leur part sur la période [1899;2009] une augmentation comprise entre 0,5 °C et 1 °C de la température de surface dans cette zone associée à une baisse de la chlorophylle *a* de 0,5 mg.m⁻³.°C⁻¹. Cette tendance à la baisse se retrouve dans l'étude de Boyce *et al.* (2014). L'association forte entre température et biomasse phytoplanctonique a été confirmée pour le Sud de l'océan Indien par He *et al.* (2021). Les conclusions de ces différents travaux corroborent les résultats présentés ici où une tendance de la chlorophylle *a* est détectée à la baisse associée à une hausse de la température de surface sur les 19 années de l'étude. La baisse de la chlorophylle pourrait être, en partie, la conséquence de cette hausse de la température, avec une stratification accrue de la colonne d'eau (Winder & Sommer, 2012) et un changement de la composition des communautés phytoplanctoniques (Henson *et al.*, 2021). La hausse estimée de la température, partout supérieure à 1°C, est cependant plus importante que les estimations antérieures. Cela pourrait être le signe que la température de surface augmenterait plus rapidement sur les dernières décennies et que les écosystèmes tropicaux seraient plus sensibles à ces changements que d'autres régions (Newbold *et al.*, 2020).

Dynamique du lagon de Mayotte

Daniel *et al.* (en prep) ont analysé les données *in situ* issues du REPHY dans le cadre d'un travail sur l'eutrophisation dans les DROM. Ces données couvrent une période de 5 ans avec des fréquences d'échantillonnage inférieures à ce qu'on trouve en métropole. Ils ont néanmoins pu observer que, pour la saison humide, les concentrations en NH₄⁺ et en NO₃-NO₂ étaient les plus élevées. A l'inverse, les concentrations en PO₄³⁻ sont plus importantes lors de la saison sèche. La spatialisation des concentrations en chlorophylle *a* indique une extension des zones de faibles concentrations pour la partie Ouest lors de la fin de la saison humide. Tunin-Ley *et al.* (2018), dans leur suivi mensuel des paramètres gouvernant la dynamique du phytoplancton dans le lagon, remarquent que la concentration en chlorophylle *a* est en lien direct avec la pluviométrie. Les apports en azote sont alors les plus importants. Les cartographies mensuelles suggèrent que c'est effectivement le cas en début de saison humide, mais moins en fin de cette saison. Il semblerait qu'alors les apports en nutriments aient été consommés ou arrivent en moins grandes quantités impactant la biomasse phytoplanctonique. Lors de la saison sèche, les vents de secteur Est pourraient expliquer que les nutriments puissent se

retrouver plus au large côté Ouest et alimenter les communautés phytoplanctoniques. La limitation en phosphore pourrait être aussi moins prégnante au cours de cette saison pour cette zone du lagon à l'image des éléments fournis par Daniel *et al.* (en prep). La partie Est du lagon, quelle que soit la saison, ne montre pas de dynamique significative et semble bénéficier soit d'apports réguliers en nutriments soit d'une d'adaptation rapide de la structure des communautés aux paramètres environnementaux.

Toujours dans l'étude de Daniel *et al.* (en prep) et le rapport de Tunin-Ley *et al.* (2018), une analyse des communautés phytoplanctoniques a été effectuée. Les masses d'eau de la partie occidentale du lagon sont ainsi dominées par les dinoflagellés et plus particulièrement par le genre *Oxytum*. Des espèces de cyanobactéries du genre *Prochlorococcus*, signe d'une influence océanique, sont identifiées majoritairement dans la partie occidentale mais aussi dans la partie orientale. Ces présences suggéreraient une influence océanique plus importante à l'Ouest mais qui pourrait s'étendre ponctuellement à l'Est. Ce point est confirmé par le contenu des cartographies produites où les concentrations les plus faibles du lagon sont trouvées dans cette zone occidentale, avec une variabilité qui semble être liée à l'apport ponctuel de nutriments sous l'influence de la pluviométrie, des vents et/ou de la courantologie. La bathymétrie, avec une barrière récifale moins présente à l'Ouest, pourrait renforcer cette analyse, avec des eaux plus ouvertes vers le large à l'Ouest qu'à l'Est du lagon. Tunin-Ley *et al.* (2018), en analysant les variations mensuelles sur une année des compositions des communautés phytoplanctoniques, ont d'autre part noté leur grande variabilité. Le genre *Trichodesmium* se développe ainsi préférentiellement pendant la saison des pluies, au moment où les concentrations en azote sont les plus importantes (Tunin-Ley *et al.*, 2018). Ils constatent aussi dans la partie Ouest du lagon une succession dans la composition des espèces avec deux périodes distinctes (i) de janvier à juin, une période potentiellement soumise aux enrichissements anthropiques et des valeurs d'azote les plus élevées (ii) d'août à décembre, une période moins soumise aux apports avec une influence océanique plus marquée. Les distributions spatiales mensuelles de la chlorophylle *a* (figure 87) confirmeraient cette analyse avec des valeurs de chlorophylle les plus faibles au centre de l'Ouest lagon entre les mois de septembre et décembre, et des valeurs plus élevées entre avril et juillet.

Réflexions sur la méthode et ses limitations

Les résultats comparés entre les séries temporelles issues de MODIS et ceux d'OLCI se rejoignent, avec sur les eaux mahoraises (i) l'identification d'une dynamique différente entre partie Ouest et partie Est du lagon (ii) une zone à l'Ouest de faible concentration en chlorophylle *a* pendant la saison humide et une zone à l'Est avec peu de variations (iii) une tendance à la baisse de la concentration en chlorophylle *a* à l'Ouest. Toutefois, Beaulieu *et al.* (2013) indiquent que la détection de tendance devrait s'effectuer sur des séries temporelles d'au moins 20 ans. Ceci n'est pas le cas dans l'utilisation des séries satellite issues du capteur OLCI, de cette étude qui ne couvre qu'une période de 5 ans. Il s'agit d'une limitation dans l'interprétation des tendances. Lavigne *et al.* (2021) ont également pointé les limitations de l'algorithme OC5 pour les eaux très oligotrophes telles que celles de ce cas d'étude. La possibilité d'utiliser un algorithme plus approprié pour les eaux du large, comme celui de Hu *et al.* (2012), serait à envisager, tout en conservant OC5 pour les parties plus productives,

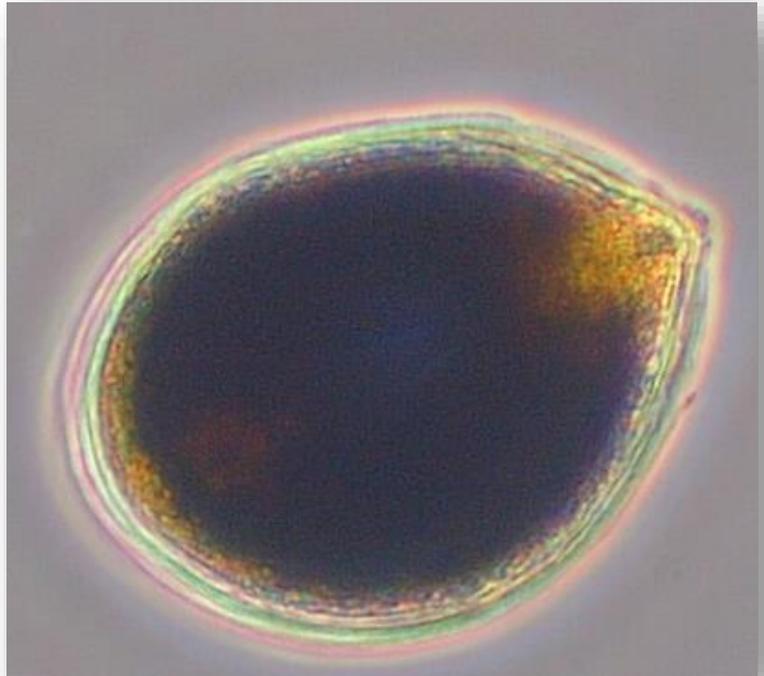
comme le lagon, à l'image de ce que Dupouy *et al.* (2010) ont préconisé pour la Nouvelle-Calédonie. Les caractéristiques spécifiques de transparence des eaux tropicales, et notamment les effets de réflectance du fond, peuvent impacter les résultats (Dupouy *et al.*, 2010).

L'absence de validation avec des données *in situ* constituant des séries temporelles longues est problématique. Des mesures de terrain plus régulières permettraient de vérifier les résultats obtenus dans ce travail, avec des dynamiques différentes entre partie Ouest du lagon de Mayotte et partie Est. La quantification de la hausse de la température issue des données GHRSSST devrait aussi pouvoir être vérifiée par d'autres moyens afin de les valider.

6.5 Conclusion

Les cartographies des tendances de la chlorophylle *a* identifient globalement une tendance à la baisse significative des concentrations, avec une particularité plus locale du lagon de Mayotte avec des patrons marqués, des baisses à l'Ouest et une situation stable dans la partie Est. Les valeurs restent cependant très faibles, à l'exception de quelques zones spécifiques du lagon. Au large, une augmentation de la température de surface est constatée de façon générale sur toute la zone avec des valeurs pouvant dépasser 2 °C pour la période [2003;2021]. L'influence du changement climatique semble y jouer un rôle important.

Ce cas d'étude reste très incomplet car il nécessite, en parallèle à l'utilisation des données satellite, d'exploiter des données *in situ* disposant de séries suffisamment longues pour pouvoir être analysées dans un contexte similaire. Associé à une absence de bibliographie sur le fonctionnement des écosystèmes marins dans cette région, elles manquent ici pour donner des éléments infirmant ou confirmant les observations satellitaires. De plus, les points soulevés sur les limitations de la méthode doivent être soit traités soit levés : ils posent en effet question sur la validité des résultats obtenus. Le premier point concerne l'algorithme OC5 lui-même, moins adapté aux eaux oligotrophes de ce cas d'étude et susceptible d'être fortement influencé dans les eaux tropicales très claires par les effets du fond (Lavigne *et al.*, 2021). Des algorithmes plus adaptés pourraient être utilisés pour améliorer les résultats sur l'estimation des concentrations en chlorophylle *a* dans des eaux aussi oligotrophes. D'autres capteurs pourraient aussi être employés, comme VIIRS, afin d'améliorer la longueur des séries temporelles. Enfin, les techniques de masquage doivent impérativement tenir compte de la bathymétrie pour éviter les problèmes de corrections des images du fait des effets de fond. Vient ensuite la longueur des séries temporelles concernant le capteur OLCI, qui ne sont pas encore aussi longues que celles analysées pour les zones côtières de métropole (Beaulieu *et al.*, 2013). Malgré ces réserves, il reste cependant que les techniques s'appuyant sur l'imagerie satellitaire et la méthodologie développée dans le cadre de cette thèse peuvent apporter une vraie plus-value pour l'évaluation de l'état des eaux notamment dans le cadre de la DCE (European Commission, 2000). L'absence de séries longues de données *in situ* les rend même probablement plus pertinentes que l'utilisation qui en est faite en métropole (Bizzozero, 2022). Pour Mayotte en particulier et en lien avec la hausse considérable de la population des dernières années (INSEE-2017), le danger d'eutrophisation a bien été identifié au niveau des masses d'eau du lagon par le Schéma Départemental d'Aménagement et de Gestion des Eaux ([Document accompagnant le SDAGE Mayotte](#)).



CHAPITRE 7

Conclusion générale et perspectives

Contenu du chapitre

Ce chapitre reprend les objectifs généraux de la thèse et en discute les résultats avant de dresser des perspectives de poursuite de travaux.

-

7 Conclusion générale et perspectives

7.1 Rappels du contexte et objectifs de la thèse

Cette thèse s'est focalisée sur des zones côtières limitées dans l'espace à l'échelle d'un golfe ou d'une région spécifique afin d'en comprendre l'évolution sur le long terme à travers l'analyse des tendances extraites des estimations des concentrations en chlorophylle *a*. Pour cela, la constitution de séries temporelles a été réalisée à partir de données satellitales à une résolution spatiale proche du km², mais aussi des mesures *in situ* de réseaux de surveillance et d'autres variables explicatives comme les débits des fleuves et les mesures d'apports anthropiques. Le calcul de tendance s'est appuyé sur des DLM (West & Harrison, 1997). L'analyse par DLM a permis d'extraire une tendance désaisonnalisée pour chaque série temporelle géolocalisée et d'en spatialiser les variations. La confrontation de ces résultats, homogènes par leur constitution mais issus de typologies de données différentes, ont apporté des éléments riches et variés de discussions. Ceux-ci ont permis de proposer des hypothèses explicitant la dynamique de la zone face à la fois au changement climatique mais aussi aux impacts anthropiques plus locaux.

Le présent travail s'attache donc à apporter une réponse aux questions suivantes :

- Peut-on discerner des tendances dans l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans les deux dernières décennies, les spatialiser et les quantifier en utilisant la meilleure résolution possible des capteurs existants à l'échelle régionale ?
- Peut-on relier ces tendances à des facteurs explicatifs, notamment en lien avec les pressions anthropiques ?
- Existe-t-il en fonction des lieux, des évolutions différentes sur le long terme de cette biomasse et quels sont les paramètres qui permettent d'expliquer ces différences ?

Les éléments de réponse à ces questions sont apportés et discutés dans les paragraphes à suivre.

7.2 Tendances à long terme à l'échelle régionale de la biomasse phytoplanctonique

Les différents cas d'étude traités ont permis de spatialiser de façon originale les tendances de la chlorophylle *a* à une échelle régionale, que ce soit sur l'emprise de la Manche ou du golfe de Gascogne. Dans le chapitre 4, ces tendances s'avèrent systématiquement à la baisse avec un gradient côte-large clairement visible pour la Manche. L'influence du panache de la Seine a diminué et l'influence du fleuve côtier sur la chlorophylle *a* connaît une nette baisse de son extension même pour des années récentes humides. Au sein du chapitre 5, concernant le golfe de Gascogne, une tendance générale à la baisse est aussi identifiée, toujours avec un gradient côte-large. Les variations restent significatives à la côte, avec des baisses sur la période excédant 0,1 µg.l⁻¹, mais deviennent nettement plus faibles sur les zones concernant la plaine abyssale du centre du golfe. Plusieurs phénomènes plus locaux ont pu être mis en évidence, notamment en Sud Bretagne et au large de la Loire. Le chapitre 6, pour la zone Mayotte/Banc du Geyser/Iles Glorieuses, conclut aussi à une tendance à la baisse générale de la biomasse phytoplanctonique sur toute la région, bien que celle-ci soit d'un ordre de grandeur bien moindre du fait de l'oligotrophie des eaux. Elle est associée à une hausse de la SST de plus de 1°C sur toute la zone.

Ces résultats sont en cohérence avec plusieurs études menées par ailleurs. Plusieurs auteurs ont ainsi examiné les tendances mondiales d'évolution de la biomasse phytoplanctonique (Gregg *et al.*, 2005 ; Behrenfeld *et al.*, 2006 ; Boyce *et al.*, 2010 ; Hofmann *et al.*, 2011). En compilant des données annuelles mondiales sur la chlorophylle *a* dérivées de la transparence et de mesures optiques *in situ*, Boyce *et al.* (2010) ont construit une série de données de 1899 à 2008 permettant d'évaluer les tendances à long terme de la chlorophylle *a*. Ils ont mis en évidence des déclinés dans huit des dix régions océaniques et ont estimé une chute moyenne mondiale de 0,006 mg.m⁻³ par an, ce qui représente 1 % de la concentration médiane mondiale de chlorophylle *a* par an. De nombreux travaux soutiennent de la même façon la conclusion selon laquelle le réchauffement de l'océan entraîne un déclin de la concentration moyenne en chlorophylle *a*, de la biomasse phytoplanctonique et au-delà de la production primaire (Gregg *et al.*, 2003 ; Behrenfeld *et al.*, 2006 ; Mackas, 2011).

Les facteurs physiques, en particulier l'augmentation de la SST et la réduction de la profondeur de la couche mélangée, qui diminuent les flux moyens de nutriments dans la zone euphotique, ont été suggérés comme mécanismes explicatifs (Doney, 2006 ; Winder & Sommer, 2012). Des mécanismes biologiques jouent également un rôle dans ce déclin. Plusieurs expériences, menées dans des mésocosmes à température contrôlée, ont révélé des baisses constantes de la biomasse du plancton et de la production primaire nette avec l'augmentation du réchauffement en hiver et au printemps. Ces baisses s'accompagnent d'une diminution de la taille des cellules (Winder & Sommer, 2012) et d'une moindre dominance des diatomées (Sommer & Lengfellner, 2008). Ces changements sont cohérents avec l'augmentation du broutage par le zooplancton, une explication qui est soutenue par la théorie métabolique de l'écologie (Brown *et al.*, 2004). Lopez-Urrutia *et al.* (2006) ont montré une corrélation positive entre le déclin des communautés planctoniques et le réchauffement climatique. Celle-ci impliquerait une biomasse phytoplanctonique plus faible et une diminution de l'absorption du CO₂ par le phytoplancton en lien avec l'augmentation de la température des océans. Cette dernière est l'un des facteurs principaux définissant des patrons d'abondance d'espèces (Lima-Mendez *et al.*, 2015). La majorité des études indiquent que la diversité du phytoplancton et du zooplancton est largement contrôlée par le climat (Hays *et al.*, 2005 ; Righetti *et al.*, 2019) avec la température comme principale composante (Rutherford *et al.*, 1999). Des changements de température à long terme peuvent donc entraîner des modifications dans la composition des communautés phytoplanctoniques (Edwards & Richardson, 2004). La température module également, directement et indirectement, les interactions entre les espèces, ce qui entraîne des modifications de la biodiversité, de la structure et du fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème (Edwards & Richardson, 2004).

Plus récemment, Henson *et al.* (2021) ont pu montrer que le taux de renouvellement de la communauté phytoplanctonique devient de plus en plus rapide au cours du siècle, et que sa composition devient de plus en plus instable en réponse au changement climatique. Les projections établissent que la biomasse phytoplanctonique devrait décroître sur quasiment tous les océans tempérés, tropicaux et subtropicaux, du fait notamment de la baisse en apport de nutriments. D'autre part, ils estiment que les changements de taille du phytoplancton dus au changement climatique impliquent une dominance plus marquée des espèces de petite

taille. Ces différents éléments pourraient expliquer la diminution de la biomasse phytoplanctonique telle que détectée dans les cas d'études de cette thèse.

En lien avec les résultats de cette thèse et les éléments discutés ci-dessus, les changements dans la communauté phytoplanctonique impactent fortement les écosystèmes côtiers tout au long de la chaîne trophique en (i) changeant la distribution géographique des espèces (ii) impactant la chaîne alimentaire marine (iii) modifiant la biodiversité (iv) diminuant la productivité. Ces écosystèmes représentent 30 % de la production primaire nette des océans et 90 % des captures mondiales de poissons (Alongi, 2004). Ils sont par ailleurs très vulnérables et particulièrement sensibles aux pressions anthropiques. Entre 40 % et 60 % de la population humaine y vit (Shi & Singh, 2003 ; Maul & Duedall, 2019). Les modifications en cours pourraient y causer une diminution importante des services écosystémiques (Billen *et al.*, 1999 ; de Jonge *et al.*, 2002). D'un point de vue encore plus global, Bennedetti *et al.* (2021) ont modélisé le remplacement des espèces de phytoplancton les plus grandes par des espèces de diatomées, plus petites et adaptées aux eaux chaudes. L'efficacité de la pompe à carbone pourrait en être affaiblie, les organismes plus grands disposant de traits fonctionnels favorisant l'export de la matière organique.

7.3 Phénomènes locaux et analyse des données *in situ* / satellite

Les travaux sur la Manche se sont focalisés sur l'embouchure de la Seine et le transect côte-large situé au large de Boulogne. L'analyse des différents paramètres explicatifs de la dynamique de la chlorophylle *a* par la partition de variance sur les lieux *in situ* choisis indique une influence importante de la baisse des apports en phosphore pour la partie côtière, tandis que la partie plus au large affiche une dépendance plus forte aux nitrates-nitrites. L'influence du débit de la Seine n'est pas estimée comme majeure aussi bien au large que plus proche des côtes. L'étude montre cependant que les débits de la Somme restent impactant pour la partie Nord de l'étude, *i.e.* les points du transect de Boulogne. Le chapitre 5 a mis en évidence une particularité très côtière en Sud Bretagne, avec une tendance à la hausse de la chlorophylle *a* se développant de Saint Nazaire à Quimper. Les données *in situ* de chlorophylle *a* n'attestent d'aucune tendance significative sur la période, tandis que le satellite détecte sur plusieurs kilomètres de large une hausse. Cette hausse pourrait s'expliquer par une disponibilité toujours importante des nutriments, malgré la baisse constatée des apports en phosphore. Les nitrates-nitrites, les débits de la Loire et de la Vilaine restent les facteurs explicatifs les plus importants de la dynamique de la chlorophylle, avec cependant le paramètre turbidité qui devient majeur pour les lieux situés le plus au nord. Le chapitre 6 a permis de visualiser des distributions spatiales différentes au sein du lagon de Mayotte. La partie Ouest est soumise à des changements intra-annuel en grande partie dus à l'impact de la pluviométrie et des conditions environnementales.

Ces phénomènes plus locaux nécessitent des données *in situ* pour pouvoir être explicités en lien avec les patrons détectés par les données satellitales. Dans la Manche, Devreker & Lefebvre (2018) ont rapporté une stagnation ou même une augmentation des flux d'azote provenant de la Somme et de la Seine depuis les années 1990. La Convention OSPAR a évalué qu'au cours de cette dernière période, (i) les flux d'azote ont stagné sans tendance

significative, sauf dans la partie nord de la zone d'étude où ils ont augmenté (Artois-Picardie) et (ii) il y a eu des diminutions significatives des flux de phosphate dans l'ensemble de la zone (OSPAR Commission, 2014b). Au large, un phénomène global semble à l'œuvre dont la dynamique dépend plus particulièrement de ces apports en nitrates-nitrites ; il impacte négativement la production de chlorophylle *a*. Cappuzzo *et al.* (2018) ont démontré une corrélation entre l'augmentation de la température de surface de la mer et la diminution de la production de phytoplancton en mer du Nord. De leur côté, Richardson & Schoeman (2004) ont établi un lien entre cette augmentation de la température et les changements dans l'abondance du phytoplancton dans l'Atlantique Nord-Est. Certains processus à grande échelle pourraient être mis en avant pour expliquer ce phénomène comme l'influence des apports de l'océan Atlantique (Salomon *et al.*, 1993 ; Pingree & Maddock, 1977), qui pourrait être en train d'évoluer ou l'apport atmosphérique d'azote (Dulière *et al.*, 2019). Pour les stations côtières, la baisse observée des concentrations en chlorophylle *a* à Boulogne et Cabourg est cohérente avec les conclusions de Devreker & Lefebvre (2018a) et semble liée, à la baisse des flux de phosphore. Ce cas d'étude constitue un bon exemple, dans le contexte particulier de la Manche, que des phénomènes complexes peuvent cohabiter, ici l'effet de la baisse des flux de phosphore en très côtier et un phénomène plus général au large, et que seule l'association de plusieurs typologies de données (dont des séries temporelles *in situ* longues) peut permettre d'appréhender.

Pour le golfe de Gascogne et plus particulièrement le Sud Bretagne, les flux de phosphate sont à la baisse alors que les flux d'azote restent quasiment constants sur la période (Ratmaya *et al.*, 2019). Costoya *et al.* (2015) ont montré que la tendance sur l'augmentation de la durée de la saison chaude atteint des valeurs comprises entre 11 et 14 jour.déc⁻¹, ce qui en fait la zone de hausse la plus forte du golfe de Gascogne. Sur plusieurs lieux de cette zone, Belin & Soudant (2018) relèvent sur 30 ans une élévation de la température de l'eau de 0,5°C. Une augmentation de la température de surface peut favoriser la croissance du phytoplancton en raison de la stabilisation de la colonne d'eau (Doney, 2006 ; Boyce *et al.*, 2010) et de la diminution de la turbidité (Cloern *et al.*, 2014). En allant du Sud au Nord, l'examen des données *in situ* montre une turbidité qui décroît de façon significative pour Nord Dumet et Lorient 16 et une tendance à la baisse sur les dernières années pour Men er Roué. Ce déclin de la turbidité, et donc une limitation moindre par la lumière, au plus près des côtes pourrait expliquer la tendance estimée par le satellite d'une hausse de la chlorophylle, si on tient compte en parallèle de la continuité des apports en nutriments des fleuves et de l'augmentation à la fois en durée et en valeur de la température. Le scénario d'augmentation de la concentration en chlorophylle *a* dans la baie de Vilaine décrit par Ratmaya *et al.* (2019), lié à une disponibilité accrue en nutriments, pourrait donc être étendu au-delà et concerner une grande partie de la frange très côtière du Sud Bretagne. D'une façon plus générale, cet exemple du Sud Bretagne est l'illustration qu'une baisse importante des flux de phosphore sans baisse concomitante des apports en nitrate ne permet pas systématiquement de réduire les risques d'eutrophisation (Paerl *et al.*, 2016). Cette baisse des apports anthropiques doit donc être globale et concerner l'ensemble des substances impactant les phénomènes d'eutrophisation de l'environnement côtier marin.

A Mayotte, Tunin-Ley *et al.* (2018) émettent l'hypothèse que les variations de la partie Ouest du lagon serait dû à la fois à des apports anthropiques ponctuels lors de la saison des pluies mais aussi à une succession rapide des populations phytoplanctoniques. Cette partie du lagon serait sous une forte influence océanique du fait d'une ouverture plus grande du récif avec des espèces typiques pouvant prendre le dessus ponctuellement sur des espèces plus côtières. L'augmentation généralisée de la SST sur la zone pourrait, d'autre part, amplifier ce phénomène en jouant sur la stratification de la colonne d'eau (Doney, 2006) et indiquer une sensibilité plus rapide et importante des zones tropicales au changement climatique (Newbold *et al.*, 2020).

7.4 Applications de la méthode à d'autres zones géographiques

La méthode a été appliquée sur l'océan Indien, incluant Mayotte et les îles Eparses. Les séries de données ont été constituées à partir des capteurs MODIS et OLCI, sur des intervalles de temps différents. Cette zone est caractérisée par de très faibles niveaux de concentration en chlorophylle a en moyenne inférieurs à $0,1 \mu\text{g.l}^{-1}$. La zone de Mayotte et de son lagon se détache nettement avec des valeurs pouvant excéder $0,75 \mu\text{g.l}^{-1}$ en moyenne. L'utilité d'OLCI avec une résolution à 300 m permet d'avoir une précision suffisante pour distinguer des structures spatiales dans le lagon de Mayotte. Il faut cependant rester prudent sur cette zone concernant ces résultats, où les effets d'albedo dus à des eaux très claires, affectent les algorithmes utilisés. La méthode devrait donc être adaptée en fonction des zones ciblées, notamment en s'assurant de la disponibilité de données de typologies différentes (mais complémentaires) mais aussi de l'adéquation des algorithmes de traitement d'image à utiliser.

7.5 Méthodes d'analyse : intérêt, limites et perspectives

L'intérêt des Modèles Linéaires Dynamiques a été mis en évidence en étudiant les séries temporelles de plus de 20 ans à une échelle régionale. Dans les chapitres 4 et 5, ces modèles ont été utilisés afin de d'extraire les tendances à la fois sur les séries de données issues des lieux *in situ* et les séries issues des données satellite. La possibilité pour ces modèles de prendre en compte les caractéristiques inhérentes des séries issues des systèmes d'observation et de la surveillance s'est avérée être un réel avantage. En effet, les DLM permettent d'analyser des séries ayant des données manquantes, de prendre en compte la variabilité de la composante saisonnière, des données exceptionnelles et des changements de méthodes d'analyse. Toutes ces caractéristiques sont à prendre en compte dès lors qu'il s'agit d'analyser des séries temporelles en écologie marine. L'utilisation de ces modèles dans notre contexte d'étude permet donc d'avoir un retour d'expérience sur les DLM.

Les DLM sont capables d'intégrer des informations exogènes afin de prendre en compte des modifications dans les méthodes d'analyse (*e.g.* changement de méthode de mesure notamment sur les lieux *in situ*). Un nombre important de points de changements est souvent identifié par ces méthodes statistiques ; il faut alors prendre une décision sur la vraisemblance de ces interventions, notamment d'un point de vue écologique et de la réalité terrain. Cette étape est l'une des plus délicates de l'analyse, et un travail d'analyse des séries temporelles, effectué de manière conjointe avec les experts, est nécessaire. Cela a été le cas dans le cadre du chapitre 4 et 5 où les données *in situ* ont subi plusieurs expertises de spécialistes des

régions concernées. Dans le cas de la turbidité pour le Sud Bretagne du chapitre 5, des corrections importantes ont été apportées aux données du fait de soucis rencontrés avec un nouveau capteur.

Ce processus d'intervention est également utilisé pour l'analyse des données exceptionnelles. Ces données sont considérées comme des valeurs ayant une variance d'observation plus importante, et dans ce contexte, l'avantage est qu'elles ne soient pas écartées de l'analyse d'emblée. Néanmoins, on peut s'interroger sur le caractère exceptionnel d'un nombre relativement important de valeurs ou si, au contraire, elles sont le reflet d'un phénomène écologiquement intéressant. Le contenu des analyses des séries des lieux *in situ* s'est toujours fait dans ce cadre et analysé en fonction des particularités connues à l'aide d'experts.

Enfin, le dernier point concernant les DLM pourrait être d'y adjoindre une partie prédictive afin de pouvoir simuler les tendances et la saisonnalité au-delà des données connues. Les tendances pourraient ainsi être simulées notamment dans le cadre des évaluations de directives européennes (DCE – DCSMM) pour cibler les zones les plus sensibles et donc celles nécessitant des mesures particulières.

Concernant la méthodologie utilisée sur la partie satellite, le choix de l'algorithme OC5 s'est avéré concluant pour les types d'eaux rencontrés dans les deux zones d'études des chapitres 4 et 5. Cependant, différents auteurs ont constaté ses limites pour des eaux très peu chargées en chlorophylle (Jackson *et al.*, 2016 ; Lavigne *et al.*, 2021). Pour les eaux très au large du golfe de Gascogne, celles concernant la plaine abyssale par exemple, ou encore l'étude sur la zone de Mayotte, l'utilisation conjointe d'OC5 et de l'algorithme de Hu *et al.* (2012) pourrait être un plus important. Enfin, pour Mayotte en particulier, des méthodologies particulières doivent être mises en œuvre du fait de la clarté des eaux. Les effets d'albedo dans les lagons, zones a priori les plus intéressantes du point de vue de la dynamique de la biomasse phytoplanctonique, doivent pouvoir être traités en utilisant probablement d'autres algorithmes pour les petits fonds, *i.e.* des bathymétries inférieures à 20 m (Dupouy *et al.*, 2010).

7.6 Approches complémentaires

Les cas d'études analysés permettent d'obtenir une vision globale des tendances de la chlorophylle *a* à l'aide du satellite. Les explications de ces tendances ne seraient pas complètes sans y intégrer des éléments sur la phénologie et la structure des communautés phytoplanctoniques. Ceux-ci peuvent expliquer une bonne partie de la dynamique de la chlorophylle *a* par des décalages dans le temps et/ou l'intensité des efflorescences. Le changement possible des populations phytoplanctoniques est aussi à prendre en compte, celui-ci pouvant être dû au changement climatique et/ou à des effets anthropiques plus locaux.

Suite au traitement des séries temporelles, les sorties des DLM identifient le nombre d'efflorescences ainsi que leurs maximums et minimums annuellement. Leur exploitation permettrait donc sur les séries satellite d'évaluer à l'échelle régionale (i) si le nombre d'efflorescences évolue au cours du temps (ii) si les dates de début d'efflorescence évoluent (iii) si les durées d'efflorescences évoluent (iv) l'intensité des efflorescences et leurs

tendances. Toutes ces informations sont spatialisables et peuvent donner un panorama assez global de la dynamique de la biomasse phytoplanctonique à l'échelle régionale. Toujours dans l'objectif de valoriser les DLM, la composante saisonnière n'est pas exploitée dans cette thèse. Elle pourrait faire l'objet de traitements spécifiques, permettant d'en extraire des patrons par différentes méthodes de classification et d'en suivre les évolutions. Ces patrons peuvent être cartographiés et donneraient une image de la dynamique spatiale de cette saisonnalité.

Concernant la structure des communautés phytoplanctoniques, l'analyse de la dynamique des principaux groupes d'espèces peut se faire à l'aide de l'imagerie satellitaire (Alvain *et al.*, 2008) et serait complémentaire des études de tendance conduites sur la biomasse phytoplanctonique. Elle se base sur les spécificités pigmentaires des différents taxons.

L'intégration de données complémentaires revêt un caractère particulièrement important puisqu'elles apporteraient des éléments d'explication aux représentations spatiales produites dans les différents cas d'études de cette thèse. Le premier point concerne les sorties de modèles du type ECO-MARS3D, notamment sur les flux de nutriments, qui pourraient utilement compléter les analyses effectuées en expliquant par exemple les gradients côte-large détectés. D'autres données, comme celles issues du Continuous Plankton Recorder (CPR) ou des campagnes à la mer, peuvent apporter des compléments d'informations pour les tendances spatialisées de la chlorophylle *a* plus au large. Ces mêmes données comportent des identifications d'espèces de phytoplancton et pourraient être analysées dans l'optique de la détection de changements dans les communautés en lien avec les tendances. Elles pourraient ainsi compléter de façon plus précise la méthodologie évoquée plus haut utilisant l'imagerie satellitaire.

7.7 Axes futurs de recherche

Un des défis majeurs de l'étude des évolutions à long-terme des communautés phytoplanctoniques est de pouvoir identifier la part de la variabilité liée aux processus naturels de celle d'origine anthropique (Beaugrand & Goberville, 2010). La possibilité de déterminer des états de référence en s'appuyant sur les données du large, a priori seuls soumis au changement global, pourrait permettre, plus à la côte, d'évaluer plus finement les impacts locaux des activités humaines. Pour se faire, la disponibilité de séries temporelles longues doit être privilégiée que ce soit via les réseaux de surveillance ou d'observations institutionnels comme le REPHY ou SOMlit. Leur poursuite, voire leur amélioration en termes de fréquence et de paramètres suivis, est indispensable pour soutenir les recherches à venir. Le traitement de données devrait d'autre part évoluer pour intégrer de nouvelles typologies de données, permettant de compléter les analyses faites aux échelles locales et régionales. Ce travail, par ces différents cas d'étude, a fait un premier pas. Il serait pertinent de pouvoir le compléter par l'utilisation de données issues des modèles comme ECO-MARS3D, de données issues d'analyses ADN environnemental ou encore des données issues des campagnes à la mer et/ou du CPR.

Les sorties des DLM révèlent une richesse d'informations exceptionnelles, que le contenu de cette thèse est loin d'exploiter exhaustivement. Les exemples cités dans le paragraphe §7.6

sont significatifs de ce qu'il est possible de faire. Leur exploitation permettrait d'apporter des éléments d'analyse significatifs à l'échelle régionale. De même, la méthodologie mise en œuvre mériterait d'être testée de façon plus poussée sur d'autres zones que celles traitées dans le cadre de ce travail. Pour la France, la Méditerranée pourrait être une bonne option, car la zone dispose de données *in situ* et complémentaires en quantité. L'extension aux Départements d'Outre-Mer serait aussi un axe intéressant, une fois la méthode validée dans les eaux oligotrophes méditerranéennes. La partie satellite pourrait pallier, en partie, à l'absence de séries *in situ* longues et donner une vision qui manque aujourd'hui sur l'évolution des milieux marins tropicaux.

Enfin, à la lecture de ces différents éléments, on ne peut s'empêcher de penser à l'application des directives européennes comme la Directive Cadre sur l'Eau ou la Directive Cadre Stratégie du Milieu Marin. L'eutrophisation ne peut plus être considérée comme une source déconnectée de stress pour l'environnement marin du changement global. Bonsdorff (2021) préconise que cette problématique soit intégrée aux études sur le changement climatique. Ce dernier impactera tous les organismes impliqués dans l'eutrophisation et amplifiera ses symptômes (Paerl *et al.*, 2014 ; Woznicki *et al.*, 2016). Le lien et la proportionnalité entre le changement climatique, ses effets locaux, et les impacts anthropiques reste un sujet important de recherche du fait de la complexité à identifier les apports de chacun dans les perturbations de l'environnement marin côtier (Le Moal *et al.*, 2019). Le calcul des tendances et les méthodologies associées, telles que proposées dans cette thèse, devraient pouvoir donner une vision des évolutions sur le long terme des sous-régions marines, voire des masses d'eau à évaluer. Cette vision devrait être complémentaire des évaluations actuellement faites sur des pas de temps bien plus courts et permettre de les replacer dans un contexte plus global. L'idée développée plus haut de bien différencier l'impact du changement global de ceux plus locaux pourrait y trouver une application. De façon plus ambitieuse, l'utilisation de modèles prédictifs avec une variante des DLM pourrait aider à évaluer l'impact des mesures à prendre et les quantifier à l'image de ce que Ménesguen *et al.* (2018a) ont fait pour l'eutrophisation.

Bibliographie

- Aiken, J., Pradhan, Y., Barlow, R., Lavender, S., Poulton, A., Holligan, P., Hardman-Mountford, N., 2009. Phytoplankton pigments and functional types in the Atlantic Ocean: A decadal assessment, 1995–2005. *Deep Sea Research* 56, 899–917.
- Alongi, D.M., 2004. *The Sea, The Global Coastal Ocean: Multi-scale Interdisciplinary Processes, Part 4-Ecosystem Dynamics and Interactions. Ecosystem types and processes.*
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Breon, F.M., 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. *Deep Sea Research* 52.
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Loisel, H., 2008. Seasonal distribution and succession of dominant phytoplankton groups in the global ocean: A satellite view. *Global Biogeochemical Cycles* 22. <https://doi.org/10.1029/2007GB003154>
- Alvarez, I., Gomez-Gesteira, M., DeCastro, M., Carvalho, D., 2014. Comparison of different wind products and buoy wind data with seasonality and interannual climate variability in the southern Bay of Biscay (2000-2009). *Deep Sea Research* 106, 38–48.
- Alvera-Azcarate, A., Van der Zande, D., Barth, A., Troupin, C., Martin, S., Beckers, J.M., 2021. Analysis of 23 years of daily cloud-free chlorophyll and suspended particulate matter in the Greater North Sea. *Frontiers in Marine Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.707632>
- Aminot, A., K erouel, R., 2007. Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines.
- Aminot, A., K erouel, R., 2004. Hydrologie des  cosyst mes marins. Param tres et analyses.
- Amzil, Z., Chom rat, F., Herv , F., Billien, G., Carpentier, L., S chet, V., 2021. Prolif ration d’*Ostreopsis* spp. dans les Pays Basques durant l’ t  2021 : Profils toxinique et taxonomie. Ifremer.
- Antoine, D., Morel, A., 1996. Oceanic primary production, Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 43–56.
- Aquilina, L., Vergnaud-Ayraud, G., Labasque, T., Bour, O., Molenat, J., Ruiz, L., De Montety, V., De Ridder, J., Roques, C., Longuevergne, L., 2012. Nitrate dynamics in agricultural catchments deduced from groundwater dating and long-term nitrate monitoring in surface- and groundwaters. *Science of the Total Environment* 435–436. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.06.028>
- Atkinson, A., Harmer, R.A., Widdicombe, C.E., McEvoy, A.J., Smyth, T.J., Cummings, D.G., Sommerfield, P.J., Maud, J.L., McConville, K., 2015. Questioning the role of phenology shifts and trophic mismatching in a planktonic food web. *Prog. Oceanogr.* 137, 498–512. <https://doi.org/10.1016/J. POCEAN.2015.04.023>
- Auger-M th , M., Newman, K., Cole, D., Empacher, F., Gryba, R., King, A., Leos-Barajas, V., Miels Flemming, J., Nielsen, A., Petris, G., Thomas, L., 2021. A guide to state–space modeling of ecological time series. *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1002/ecm.1470>
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reill, L.A., Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 10, 257–263. <https://doi.org/10.3354/meps010257>
- Bach, L.T., Boxhammer, T., Larsen, A., Hildebrandt, N., Schulz, K.G., Riebesell, U., 2016. Influence of plankton community structure on the sinking velocity of marine

- aggregates. *Global Biogeochemical Cycles* 30, 1145–1165.
<https://doi.org/10.1002/2016GB005372>
- Badalamenti, F., Ramos-Espla, A.A., Voultziadou, E., Riggio, S., Sanchez-Lizaso, J.L., D'Anna, G., Pipitone, C., Mas, J., Ruiz-Fernandez, J.A., Whitmarsh, D., 2000. Cultural and Socio-Economic Impacts of Mediterranean Marine Protected Areas. *Environmental Conservation* 27, 110–125. <https://doi.org/10.1017/S0376892900000163>
- Baldauf, S., 2003. The Deep Roots of Eukaryotes. *Science* 300.
<https://doi.org/10.1126/science.1085544> SourcePubMed
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luckaz, C., Ibanez, F., 2008. Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters* 11, 1157–1168. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01218.x>
- Beaugrand, G., Goberville, E., 2010. Conséquences des changements climatiques en milieu océanique. *VertigO Hors série* 8.
- Beaugrand, G., Luckaz, C., Edwards, M., 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Glob Change Biol.* 15, 1790–1803.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01848.x>
- Beaugrand, G., McQuatters-Gollop, A., Edwards, M., 2013. Long-term responses of North Atlantic calcifying plankton to climate change. *Nature Climate change* 3, 263–267.
<https://doi.org/10.1038/nclimate1753>
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibanez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science* 296, 1692–1694.
<https://doi.org/10.1126/science.1071329>
- Beaulieu, C., Henson, S.A., Sarmiento, J.L., Dunne, J.P., Doney, S.C., Rykaczewski, R.R., Bopp, L., 2013. Challenging our ability to detect long term trends in ocean chlorophyll. *Biogeosciences* 10, 2711–2724. <https://doi.org/10.5194/bg-10-2711-2013>
- Behrenfeld, M.J., 2010. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology* 91, 977–989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>
- Behrenfeld, M.J., O'Malley, R.T., Siegel, D.A., McClain, C., Sarmiento, J.L., Feldman, G.C., Milligan, A.J., Falkowski, P., Letelier, R.M., Boss, E.S., 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444, 752–755.
<https://doi.org/10.1038/nature05317>
- Beliaeff, B., Gros, P., Belin, C., Raffin, B., Gailhard, I., Durbec, J.P., 2001. 'Phytoplankton events' in French coastal waters during 1987–1997. *Oceanol. Acta* 24, 425–433.
[https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(01\)01156-2](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(01)01156-2)
- Belin, C., Soudant, D., 2018. Trente années d'observation des Microalgues et des toxines d'algues sur le littoral, QUAE. ed. France.
- Belin, C., Soudant, D., Amzil, Z., 2019. Three decades of data on phytoplankton and phycotoxins on the French coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX. *Harmful Algae*.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101733>
- Benedetti, F., Jalabert, L., Sourisseau, M., Becker, B., Cailliau, C., Desnos, C., Elineau, A., Irisson, J.O., Lombard, F., Picheral, M., Stemmann, L., Pouline, P., 2019. The Seasonal and Inter-Annual Fluctuations of Plankton Abundance and Community Structure in a North Atlantic Marine Protected Area. *Frontiers in Marine Science* 6.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00214>
- Benedetti, F., Vogt, M., Hofmann-Elizondo, U., Righetti, D., Zimmermann, N.E., Gruber, N., 2021. Major restructuring of marine plankton assemblages under global warming. *Nature Communications* 12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25385-x>

- Bertin, X., Li, K., Roland, A., Bidlot, J.R., 2015. The contribution of short-waves in storm surges: Two case studies in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* 96, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.01.005>
- Billen, G., Garnier, J., 2007. River basin nutrient delivery to the coastal sea: Assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae. *Marine Chemistry* 106, 148–160. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2006.12.017>
- Billen, G., Garnier, J., Deligne, C., Billen, C., 1999. Estimates of early-industrial inputs of nutrients to river systems: implication for coastal eutrophication. *The Science of the Total Environment* 243 / 244, 43–52. [https://doi.org/10.1016/s0048-9697\(99\)00327-7](https://doi.org/10.1016/s0048-9697(99)00327-7)
- Bindoff, N.L., Kairo, J.G., Aristeguy, J., Guinder, V.A., Hallberg, R., 2019. IPCC Special Report On The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: chapter 5, Cambridge University Press. New York.
- Bizzozero, L., 2022. Directive Cadre sur l’Eau. Bassin Loire-Bretagne. Contrôle de surveillance dans les masses d’eau côtière et de transition. Actions menées par Ifremer en 2019 (No. ODE/UL/RST/LER/MPL/22.12). Ifremer.
- Blomqvist, S., Gunnars, A., Elmgren, R., 2004. Why the limiting nutrient differs between temperate coastal seas and freshwater lakes: a matter of salt. *limnol. oceanogr.* 49, 2236–2241. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2236>
- Blondeau-Patissier, D., Gower, J.F.R., Dekker, A.G., Phinn, S.R., Brando, V.E., 2014. A review of ocean color remote sensing methods and statistical techniques for the detection, mapping and analysis of phytoplankton blooms in coastal and open oceans. *Prog. Oceanogr.* 123, 123–144.
- Blowes, S.A., 2019. The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science* 366, 339–345.
- Bonsdorff, E., 2021. Eutrophication: Early warning signals, ecosystem-level and societal responses, and ways forward. *Ambio* 50, 753–758. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01432-7>
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S., Gehlen, M., 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophysical Research Letters* 32. <https://doi.org/10.1029/2005GL023653>
- Bopp, L., Legendre, L., Monfray, P., 2002. La pompe à carbone va-t-elle se gripper. *La recherche* 355, 48–50. https://www.ocean-climate.org/wp-content/uploads/2017/02/ocean-pompe-carbone_FichesScientifiques_04-2.pdf
- Borja, A., Amouroux, D., Anschutz, P., Gomez-Gesteira, M., Ulyarra, M.C., Vlades, L., 2019. The Bay of Biscay, in: *World Seas - An Environmental Evaluation*.
- Bouraoui, F., Grizzetti, B., 2008. An integrated modelling framework to estimate the fate of nutrients: Application to the Loire (France). *Ecol. Model.* 212, 450–459. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.037>
- Boyce, D.G., Dowd, M., Lewis, M.R., Worm, B., 2014. Estimating global chlorophyll changes over the past century. *Prog. Oceanogr.* 122, 163–173.
- Boyce, D.G., Lewis, M.R., Worm, B., 2010. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466, 591–596. <https://doi.org/10.1038/nature09268>
- Breitburg, D., 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>
- Breton, E., Christaki, U., Sautour, B., Demonio, O., Skouroliakou, D., Beaugrand, G., Seuront, L., Kléparski, L., Poquet, A., Nowaczyk, A., 2021. 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. *Frontiers in Marine Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.656300>
- Bricaud, A., Babin, M., Morel, A., Claustre, H., 1995. Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parametrization. *Journal of Geophysical Research Atmosphere* 100, 13321–13332. <https://doi.org/10.1029/95JC00463>
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1189.
- Brun, M., Soudant, D., 2015. Synthèse bibliographique relative à la notion d'indicateur dans le contexte de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) (No. ODE/DYNECO/VIGIES/15-01).
- Brylinski, J.-M., Lagadeuc, Y., 1990. L'interface eaux côtières/eaux du large dans le Pas de Calais (côte française), une zone frontale. *C.R. Acad. Sci. Paris* 535–540.
- Brylinski, J.-M., Lagadeuc, Y., Gentilhomme, V., Dupont, J.-P., Lafite, R., Dupeuple, P.-A., Huault, M.-F., Auger, Y., Puskaric, E., Wartel, M., Cabioch, L., 1991. Le 'fleuve côtier': un phénomène hydrologique important en Manche orientale. Exemple du Pas de Calais. *Oceanol. Acta* 197–203.
- Brzezinski, M.A., 1985. The Si: C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 21, 347–357.
- Burke, L., Reyntar, K., Spalding, M., Perry, A., 2011. Reefs at Risk Revisited (No. 978-1-56973-762-0), Ocean. World Resources Institute.
- Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Buckley, L., Moore, P., Poloczanska, E.S., Brander, K.M., Brown, C., Bruno, J.F., Duarte, C.M., Richardson, A.J., 2011. The Pace of Shifting Climate in Marine and Terrestrial Ecosystems. *Science* 334, 652–655. <https://doi.org/10.1126/science.1210288>
- Caballero, A., Rubio, A., Ruiz, S., Le Cann, B., Testor, P., Mader, J., 2016. South-Eastern Bay of Biscay eddy-induced anomalies and their effect on chlorophyll distribution. *Journal of Marine Systems* 162, 57–72.
- Caddy, J.F., 2000. Marine catchment basin effects versus impacts of fisheries on semi-enclosed seas. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 628–640. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0739>
- Cael, B.B., Bisson, K., Boss, E., Dutkiewicz, S., Henson, S., 2023. Global climate-change trends detected in indicators of ocean ecology. *Nature* 619, 551–554. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06321-z>
- Camiolo, M.D., Cozzolino, E., Simionato, C.G., Hozbor, M.C., Lasta, C.A., 2016. Evaluating the performance of the OC5 algorithm of IFREMER for the highly turbid waters of Río de la Plata. *Brazilian Journal of Oceanography* 64. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592016098506401>
- Cappuzzo, E., Lynam, C., Barry, J., Stephens, D., Forster, R.M., 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.* e352–e364. <https://doi.org/10.1111/gcb.13916>
- Cartensen, J., Sanchez-Camacho, M., Duarte, C.M., Krause-Jensen, D., Marba, N., 2011. Connecting the dots: Responses of coastal ecosystems to changing nutrient concentrations. *Science and Technology* 45, 9122–9132.
- Casabianca, S., Bellingeri, A., Capellacci, S., Sbrana, A., Russo, T., Corsi, I., Penna, A., 2021. Ecological implications beyond the ecotoxicity of plastic debris on marine

- phytoplankton assemblage structure and functioning. *Environmental Pollution* 290. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118101>
- Cayan, D.R., 1992. Latent and sensible heat flux anomalies over the Northern Oceans : driving the sea surface temperature. *Journal of Physical Oceanography* 22, 859–881.
- Chapelle, A., 2016. Modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers Application à l'eutrophisation et aux proliférations d'algues toxiques. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches.
- Chapelle, A., Lazure, P., Ménesguen, A., 1994. Modelling eutrophication events in a coastal ecosystem. Sensitivity analysis. *Est. Coast. Shelf Sci.* 39, 529–548. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(06\)80008-9](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(06)80008-9)
- Charria, G., Lazure, P., Le Cann, B., Serpette, A., Reverding, G., Louazel, S., 2013. Surface layer circulation derived from Lagrangian drifters in the Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems* 109.
- Chien, C.T., Pahlow, M., Scharteau, M., Li, N., Oschlies, A., 2023. Effects of phytoplankton physiology on global ocean biogeochemistry and climate. *Sciences Advance* 9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adg1725>
- Chivers, W., Walne, A., Hays, G., 2017. Mismatch between marine plankton range movements and the velocity of climate change. *Nature Communications* 8. <https://doi.org/10.1038/ncomms14434>
- Chomérat, F., Antajan, E., Auby, I., Bilien, G., Carpentier, L., Casamayor, M.N., Ganthy, F., Hervé, F., Labadie, M., Méteigner, C., Paradis, C., Perrière-Rumèbe, M., Sanchez, F., Séchet, V., Amzil, Z., 2022. First Characterization of *Ostreopsis cf. ovata* (Dinophyceae) and Detection of Ovatoxins during a Multispecific and Toxic *Ostreopsis* Bloom on French Atlantic Coast. *Mar Drugs* 20. <https://doi.org/10.3390/md20070461>
- Chust, G., Gonzalez, M., Fontan, A., Revilla, M., Alvarez, P., Santos, M., Cotano, U., Chifflet, M., Borja, A., Muxika, I., Sagarminaga, Y., Caballero, A., De Santiago, I., Epelde, I., Liria, P., Ibaibarriaga, L., Garnier, R., Franco, J., Villarino, E., Irigoien, X., Fernandes-Salvador, J.A., Uriarte, Andres, Esteban, X., Orue-Echevarria, D., Figueira, T., Uriarte, Adolfo, 2022. Climate regime shifts and biodiversity redistribution in the Bay of Biscay. *Sci. Total Environ.* 803. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149622>
- Clark, D.K., 1981. Phytoplankton Pigment Algorithms for the Nimbus-7 CZCS, in: *Oceanography from Space, Marine Science Books Series*. pp. 227–237.
- Clementson, L.A., Richardson, A.J., Rochester, W.A., Oubelkheir, K., Liu, B., D'Sa, E.J., Gusmão, L.F.M., Ajani, P., Schroeder, T., Ford, P.W., Burford, M.A., Saeck, E., Steven, A.D.L., 2021. Effect of a Once in 100-Year Flood on a Subtropical Coastal Phytoplankton Community. *Front. Mar. Sci* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.580516>
- Cloern, J.E., 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Review of Geophysics* 34. <https://doi.org/10.1029/96RG00986>
- Cloern, J.E., 1991. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 210, 223–253.
- Cloern, J.E., Foster, S.Q., Kleckner, A.E., 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences* 11, 2477–2501. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2477-2014>
- 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.,

2019. Coastal Ocean and Nearshore Observation: A French Case Study. *Frontiers in Marine Science* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00324>
- Collins, S., Rost, B., Rynearson, T.A., 2013. Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification. *Evolutionary Applications* 7, 140–155. <https://doi.org/10.1111/eva.12120>
- Conley, D.J., 1999. Biogeochemical nutrient cycles and nutrient management strategies. *Hydrobiologia* 410, 87–96. <https://doi.org/10.1023/A:1003784504005>
- Conley, D.J., Paerl, H.W., Howarth, R.W., Boesch, D.F., Seitzinger, S.P., Havens, K., Lancelot, C., Likens, E., 2009. Controlling Eutrophication: Nitrogen and Phosphorus. *Science* 323, 1014–1015. <https://doi.org/10.1126/science.1167755>
- Conversi, A., Dakos, V., Gardmark, A., Ling, S., Folke, C., Mumby, P.J., Greene, C., Edwards, M., Blenckner, T., Casini, M., Pershing, A.J., Mollmann, C., 2015. A holistic view of marine regime shifts. *Phil. Trans. R. Soc.* 370. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0279>
- Costoya, X., DeCastro, M., Gomez-Gesteira, M., Santos, F., 2015. Changes in sea surface temperature seasonality in the Bay of Biscay over the last decades (1982–2014). *J.Mar.Syst.* 150, 91–101. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.06.002>
- Costoya, X., Fernandez-Novoa, D., DeCastro, M., Santos, F., Lazure, P., Gomez-Gesteira, M., 2016. Modulation of sea surface temperature warming in the Bay of Biscay by Loire and Gironde Rivers. *J. Geophys. Res. Oceans* 121, 966–979.
- Cottingham, K.L., Carpenter, S.R., 1998. Population, Community, and Ecosystem variates as ecological indicators: phytoplankton responses to whole-lake enrichment. *Ecological Applications* 8, 508–530. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0508:PCAEVA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0508:PCAEVA]2.0.CO;2)
- Coupel, P., Matsuoka, A., Ruiz-Pino, D., Gosselin, M., Marie, D., Tremblay, J.E., Babin, M., 2015. Pigments signatures of phytoplankton communities in the Beaufort Sea. *Biogeosciences* 12, 991–1006. <https://doi.org/10.5194/bg-12-991-2015>
- Cushing, D.H., 1990. Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an Update of the Match/Mismatch Hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26, 249–293. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60202-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3)
- Cushing, D.H., 1959. The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 24, 455–464. <https://doi.org/10.1093/icesjms/24.3.455>
- Dai, Y., Yang, S., Zhao, D., Hu, C., Xu, W., Anderson, D.M., Li, Y., Song, X.P., Boyce, D.G., Zheng, C., Feng, L., 2023. Coastal phytoplankton blooms expand and intensify in the 21st century. *Nature* 615, 281–284. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05760-y>
- Daniel, A., Kostyrka, P., Tunin-Ley, A., En prep. Évaluation de l'état d'eutrophisation des eaux oligotrophes et tropicales de la Réunion, Mayotte, Martinique et Guadeloupe. Etat d'avancement du projet OLITROP.
- David, V., Rychaert, M., Karpitchev, M., Bacher, C., Arneadeau, V., Vidal, N., Maurer, D., Niquil, N., 2012. Spatial and long-term changes of the phytoplankton diversity along the French Atlantic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108, 37–51. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.02.017>
- David, V., Tortajada, S., Savoye, N., Breret, M., Lachaussée, N., Philippine, O., Robin, F.X., Dupuy, C., 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 Jonge, V., Elliott, M., Orive, E., 2002. Causes, Historical Development, Effects and Future

- Challenges of a Common Environmental Problem: Eutrophication. *Hydrobiologia* 475–476, 1–19. <https://doi.org/10.1023/A:1020366418295>
- Delebecque, N., 2017. Etude de la bio-calcification des coccolithophoridés dans un contexte d'acidification des océans. Calibrations de proxies (B/Ca et $\delta^{11}\text{B}$) du pH dans les coccolithes. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Desmit, X., Nohe, A., Borges, A.V., Prins, T., De Cauwer, K., Lagring, R., Van der Zande, D., Sabbe, K., 2020. Changes in chlorophyll concentration and phenology in the North Sea in relation to de-eutrophication and sea surface warming. *limnol. oceanogr.* 65, 828–847. <https://doi.org/10.1002/lno.11351>
- Devreker, D., Lefebvre, A., 2018. Évaluation du descripteur 5 « Eutrophisation » en France métropolitaine. Rapport scientifique pour l'évaluation 2018 au titre de la DCSMM.
- Devreker, D., Lefebvre, A., 2016. Third Application of the Comprehensive Procedure (COMP3) to determine eutrophication status of OSPAR marine waters.
- Diaz, J.D., Rosenberg, R., 2008. Spreading dead zones et consequences for marine ecosystems. *Science* 321. <https://doi.org/10.1126/science.1156401>
- Dickson, R.R., Kelly, P.M., Colebrook, J.M., Wooster, W.S., Cushing, D.H., 1988. North winds and production in the eastern North Atlantic. *Journal of Plankton Research* 10, 151–169. <https://doi.org/10.1093/plankt/10.1.151>
- Dierssen, H.M., 2010. Perspectives on empirical approaches for ocean color remote sensing of chlorophyll in a changing climate.
- Dintheer, C., 1980. La pêche de Quiberon à la Vilaine. *La Pêche Maritime* 93–98.
- Dogliotti, A., Ruddick, K., Nechad, B., Doxaran, D., 2015. A single algorithm to retrieve turbidity from remotely-sensed data in all coastal and estuarine waters. *Remote Sensing of Environment* 156, 156–157. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.09.020>
- Doney, S.C., 2006. Oceanography: Plankton in a warmer world. *Nature* 444, 695–696. <https://doi.org/10.1038/444695a>
- Dring, M., 1991. *The biology of Marine Plants*, Cambridge University press. ed.
- Drinkwater, K.F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R.I., Portner, H.O., Polovina, J.J., Takasuka, A., 2010. On the processes linking climate to ecosystems changes. *J.Mar.Syst.*
- Druon, J.N., Schrimpf, W., Dobricic, S., Stips, A., 2004. Comparative assessment of large scale marine eutrophication : North Sea area and Adriatic Sea as case studies. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 272, 1–23.
- Duarte, C.M., Conley, D.J., Cartensen, J., Sanchez-Camacho, M., 2009. Return to neverland: Shifting baselines affect eutrophication restoration targets. *Estuaries and Coasts* 32, 29–36.
- Dulière, V., Gypens, N., Lancelot, C., Luyten, P., Lacroix, G., 2019. Origin of nitrogen in the English Channel and Southern Bight of the North Sea ecosystems. *Hydrobiologia* 13–33. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3419-5>
- Dupouy, C., Neveux, J., Ouillon, S., Frouin, R., Murakami, H., Hochard, S., Dirberg, G., 2010. Inherent optical properties and satellite retrieval of chlorophyll concentration in the lagoon and open ocean waters of New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin* 61, 503–518. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.06.039>
- Dupouy, C., Savranski, T., Lefèvre, J., Despinoy, M., Mangeas, M., Fuchs, R., Faure, V., Ouillon, S., Petit, M., 2010b. Monitoring Optical Properties of the Southwest Tropical Pacific, in: *Proceedings of SPIE. Presented at the Remote sensing of the coastal ocean, land, and atmosphere environment*, Robert J. Frouin, Incheon.

- <https://doi.org/10.1117/12.869888>
- Dutkiewicz, S., Cermeno, P., Jahn, O., Follows, M.J., Hickman, A.E., Tanaguchi, D.A.A., Ward, B.A., 2020. Dimensions of marine phytoplankton diversity. *Biogeosciences* 17. <https://doi.org/10.5194/bg-17-609-2020>
- Edwards, M., Richardson, A.J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430. <https://doi.org/10.1038/nature02808>
- Elbrächter, M., Schnepf, E., 1996. *Gymnodinium chlorophorum*, a new, green, bloom-forming dinoflagellate (Gymnodiniales, Dinophyceae) with a vestigial prasinophyte endosymbiont. *Phycologia* 35, 381–393. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-5-381.1>
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Erauskin-Extramiana, M., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Uriarte, A., Cotano, U., 2019. Historical trends and future distribution of anchovy spawning in the Bay of Biscay. *Deep Sea Research* 159, 169–182.
- Eriksen, M., Lebreton, L.C., Carson, H.S., Thiel, M., Moore, C.J., Borrero, J.C., Galgani, F., Ryan, P.G., Reisser, J., 2014. Plastic pollution in the world's oceans: more than 5 trillion plastic pieces weighing over 250,000 tons afloat at sea. *PLoS ONE* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111913>
- European Commission, 2022. Biodiversity strategy for 2030.
- European Commission, 2009. Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds (Codified version).
- European Commission, 2008. Marine Strategy Framework Directive 2008/56/CE.
- European Commission, 2000. Water Framework Directive 2000/60/CE.
- European Commission, 1998. Directive 98/83/CE du Conseil du 3 novembre 1998 relative à la qualité des eaux destinées à la consommation humaine.
- European Commission, 1991. Directive 91/676/CEE du Conseil, du 12 décembre 1991, concernant la protection des eaux contre la pollution par les nitrates à partir de sources agricoles.
- Fabricius, K., 2005. Effects of Terrestrial Runoff on the Ecology of Corals and Coral Reefs: Review and Synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 50, 125–146. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.11.028>
- Fabricius, K., De'ath, G., 2004. Identifying Ecological Change and Its Causes: A Case Study on Coral Reefs. *Ecological Applications* 14, 1448–1465. <https://doi.org/10.1890/03-5320>
- Falkowski, P., Raven, J.A., 2007. *Aquatic Photosynthesis*, Princeton. ed.
- Feely, R.A., Doney, S.C., Colley, S.R., 2009. Ocean Acidification: Present Conditions and Future Changes in a High-CO₂ World. *Oceanography* 22, 36–47.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237–240. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>
- Figuerola, R.I., Estrada, M., Garcés, E., 2018. Life histories of microalgal species causing harmful blooms: Haploids, diploids and the relevance of benthic stages. *Harmful Algae* 73, 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.01.006>
- Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, A., Rees, A., Raven, J.A., 2010. Phytoplankton in a

- changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32, 119–137. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp098>
- Fontan, A., Valencia, V., Borja, A., Goikoetxea, N., 2007. Oceano-meteorological conditions and coupling in the south eastern Bay of Biscay, for the period 2001–2005 : a comparison with the past two decades. *Journal of Marine Systems* 72, 167–177.
- Fraysse, M., Pairaud, I., Ross, O.N., Faure, V., Pinazo, C., 2014. Intrusion of Rhone River diluted water into the bay of Marseille: generation processes and impacts on ecosystem functioning. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 6535–6556.
- Gailhard, I., Gros, P., Durbec, JP., Beliaeff, B., Belin, C., 2002. Variability patterns of microphytoplankton communities along the French coasts. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 242, 39–50. <https://doi.org/10.3354/meps242039>
- Galgani, F., Loiselle, S.A., 2021. Plastic pollution impacts on marine carbon biogeochemistry. *Environmental Pollution* 268. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115598>
- Gallitelli, M., Ungaro, N., Addante, L.M., Procacci, V., Silveri, N.G., Sabba, C., 2005. Respiratory illness as a reaction to tropical algal blooms occurring in a temperate climate. *Journal of the American Medical Association* 293, 2599–600. <https://doi.org/10.1001/jama.293.21.2599-c>
- Garcia-Soto, C., Pingree, R.D., 2012. Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) and sea surface temperature in the Bay of Biscay and adjacent regions. *J.Mar.Bio.Asso.UK* 92, 213–234. <https://doi.org/10.1017/S0025315410002134>
- Garcia-Soto, C., Pingree, R.D., Valdes, L., 2002. Navidad development in the southern Bay of Biscay : climate change and swoddy structure from remote sensing and *in situ* measurements. *J. Geophys. Res. Oceans* 107.
- Garnier, J., Riou, P., Le Gendre, R., Ramarson, A., Billen, G., Cugier, P., Schapira, M., Théry, S., Thieu, V., Ménesguen, A., 2019. Managing the agri-food system of watersheds to combat coastal eutrophication: a land-to-sea modelling approach to the french coastal english channel. *Geosciences*. <https://doi.org/10.3390/geosciences9100441>
- Genovesi-Giunti, B., Laabir, M., Vaquer, A., 2006. The benthic resting cysts: a key factor in harmful dinoflagellate blooms - A review. *Vie et Milieu* 327–337.
- Gentilhomme, V., Lizon, F., 1998. Seasonal cycle of nitrogen and phytoplankton biomass in a well-mixed coastal system (Eastern English Channel). *Hydrobiologia* 191–199. <https://doi.org/10.1023/A:1003134617808>
- Gernez, P., Zoffoli, M.L., Lacour, T., Hernández-Fariñas, T., Navarro, G., Caballero, I., Harmel, T., 2023. The many shades of red tides: Sentinel-2 optical types of highly-concentrated harmful algal blooms. *Remote Sensing of Environment* 287. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2023.113486>
- Gilerson, A., Herrera-Estrella, E., Foster, R., Agagliate, J., Hu, C., Ibrahim, A., Franz, B., 2022. Determining the Primary Sources of Uncertainty in Retrieval of Marine Remote Sensing Reflectance From Satellite Ocean Color Sensors. *Frontiers in Remote Sensing* 3. <https://doi.org/10.3389/frsen.2022.857530>
- Gladan, Z.N., Marasovic, I., Grbee, B., Skejic, S., Buzanic, M., Kuspilic, G., Matijevic, S., Matic, F., 2010. Inter-decadal Variability in Phytoplankton Community in the Middle Adriatic (Kaštela Bay) in Relation to the North Atlantic Oscillation. *Estuaries and Coasts* 33, 376–383. <https://www.jstor.org/stable/40663700>
- Glibert, P.M., Fullerton, D., Burkholder, J.M., Cornwell, J.C., Kana, T.M., 2011. Ecological Stoichiometry, Biogeochemical Cycling, Invasive Species, and Aquatic Food Webs: San Francisco Estuary and Comparative Systems. *Reviews in Fisheries Science* 19.

- <https://doi.org/10.1080/10641262.2011.611916>
- Glibert, P.M., Mitra, A., 2022. From webs, loops, shunts, and pumps to microbial multitasking: Evolving concepts of marine microbial ecology, the mixoplankton paradigm, and implications for a future ocean. *Limnol. oceanogr.* 67, 585–597. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/lno.12018>
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 408, 129–148. <https://doi.org/10.3354/meps08564>
- Goffart, A., 2022. Adaptation méthodologique de l'indicateur PH2 - Phytoplancton en Méditerranée : 2ème partie. Propositions pour le cycle 3 basées sur l'analyse des données (Note réalisée dans le cadre de la convention OFB.21.01750 (DCSMM - Habitats pélagiques)). Université de Liège.
- Goffart, A., Lejeune, P., Gohin, F., Coudray, S., 2019. Response of phytoplankton to climate-driven changes in a Mediterranean coastal area : results from 4 decades of observations (1979 - 2018).
- Gohin, F., 2012. Répartition spatio-temporelle de la chlorophylle *a*. Sous-région marine Golfe de Gascogne, Evaluation initiale DCSMM. Ifremer.
- Gohin, F., 2011. Annual cycles of chlorophyll-a, non-algal suspended particulate matter, and turbidity observed from space and *in situ* in coastal waters. *Ocean Sciences* 705–732. <https://doi.org/10.5194/os-7-705-201>
- Gohin, F., Bryere, P., Lefebvre, A., Sauriau, P.G., Savoye, N., Vantrepotte, V., Bozec, Y., Cariou, T., Conan, P., Coudray, S., Courtay, G., Françoise, S., Goffart, A., Hernández-Fariñas, T., Lemoine, M., Piraud, A., Raimbault, P., Rétho, M., 2020. Satellite and *In situ* Monitoring of Chl-a, Turbidity, and Total Suspended Matter in Coastal Waters: Experience of the Year 2017 along the French Coasts. *Marine Science and Engineering* 8. <https://doi.org/10.3390/jmse8090665>
- Gohin, F., Druon, J.N., Lampert, L., 2002. A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by Seadas in coastal waters. *International Journal Of Remote Sensing* 1639–1661. <https://doi.org/10.1080/01431160110071879>
- Gohin, F., Lampert, L., Guillaud, J.F., Herbland, A., Nézan, E., 2003. Satellite and *in situ* observations of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* 23, 1117–1141. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(03\)00088-8](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(03)00088-8)
- Gohin, F., Loyer, S., Lunven, M., Labry, C., Froidefond, J., Delmas, D., 2005. Satellite-derived parameters for biological modelling in coastal waters: Illustration over the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Remote Sensing of Environment* 95(1), 29–46.
- Gohin, F., Saulquin, B., Bryere, P., 2010. Atlas de la Température, de la concentration en Chlorophylle et de la Turbidité de surface du plateau continental français et de ses abords de l'Ouest européen.
- Gohin, F., Van der Zande, D., Tilstone, G., Marieke, A., Lefebvre, A., 2019. Twenty years of satellite and *in situ* observations of surface chlorophyll-a from the northern Bay of Biscay to the eastern English Channel. Is the water quality improving? *Remote Sensing of Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111343>
- Gollasch, S., 2002. The Importance of Ship Hull Fouling as a Vector of Species Introductions into the North Sea. *Biofouling* 18, 105–121. <https://doi.org/10.1080/08927010290011361>
- Gomez, F., 2008. Phytoplankton invasions: Comments on the validity of categorizing the non-

- indigenous dinoflagellates and diatoms in European Seas. *Marine Pollution Bulletin* 56, 620–628. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.12.014>
- Gomez, F., Souissi, S., 2007. The distribution and life cycle of the dinoflagellates *Spatulodinium pseudonociluca* (Noctilucales, Dinophyceae) in the NE English Channel. *Comptes Rendus Biologies* 231–6. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2007.02.002>
- Gomez-Gesteira, M., DeCastro, M., Alvarez, I., Gomez-Gesteira, J.L., 2008. Coastal sea surface temperature warming trend along the continental part of the Atlantic Arc (1985–2005). *J. Geophys. Res. Oceans* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JC004315>
- Gomez-Jacobsen, F., Mercado, J.M., Cortes, D., Ramirez, T., Salles, T., Yebra, L., 2016. A new regional algorithm for estimating chlorophyll-a in the Alboran Sea (Mediterranean Sea) from MODIS-Aqua satellite imagery. *International Journal Of Remote Sensing* 37. <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1154223>
- Gregg, W.W., Conkright, M.E., Ginoux, P., O'Reilly, J.E., Casey, N.W., 2003. Ocean primary production and climate: global decadal changes. *Geophysical Research Letters* 30, 1809–1813.
- Gregg, W.W., McClain, C., Casey, N.W., 2005. Recent trends in global ocean chlorophyll. *Geophysical Research Letters* 32.
- Gregg, W.W., Rousseaux, C.S., 2014. Decadal trends in global pelagic ocean chlorophyll: A new assessment integrating multiple satellites, *in situ* data, and models. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 5921–5933. <https://doi.org/10.1002/2014JC010158>
- Guallar, C., Bacher, C., Chapelle, A., 2017. Global and local factors driving the phenology of *Alexandrium minutum* (Halim) blooms and its toxicity. *Harmful Algae* 67, 44–60. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.05.005>
- Guillaud, J.F., Aminot, A., Delmas, D., Gohin, F., Lunven, M., Labry, C., Herbland, A., 2008. Seasonal variation of riverine nutrient inputs in the northern Bay of Biscay France), and patterns of marine phytoplankton response. *J.Mar.Syst.* 72, 309–319. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.03.010>
- Gutknecht, E., Reffray, G., Mignot, A., Dabrowski, T., Sotillo, M.G., 2019. Modelling the marine ecosystem of Iberia–Biscay–Ireland (IBI) European waters for CMEMS operational applications. *Ocean Sciences* 15, 1489–1516. <https://doi.org/10.5194/os-15-1489-2019>
- Hallegraeff, G.M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32, 79–99. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-2-79.1>
- Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M., Belin, C., Bottein, M.Y.D., Bresnan, E., Chinain, M., Zingone, A., 2021. Perceived global increase in algal blooms is attributable to intensified monitoring and emerging bloom impacts. *Comm. Earth Environ.* 2, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00178-8>
- Hallegraeff, G.M., Lucas, A.N., 1988. The marine dinoflagellate genus *Dinophysis* (Dinophyceae): Photosynthetic, neritic and non-photosynthetic, oceanic species. *Phycologia* 27, 25–42.
- Hallett, T.B., Coulson, T., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Grenfell, B.T., 2004. Why large scale climate indices seems to predict ecological processes better than local weather. *Nature*.
- Hamed, K.H., Ramachandra Rao, A.R., 1998. A Modified Mann-Kendall Trend Test for Autocorrelated Data. *Journal of Hydrology* 182–196. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(97\)00125-X](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(97)00125-X)

- Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Hasle, G.R., Syvertsen, E.E., Throndsen, J., Steidinger, K.A., Tangen, K., Heimdal, B.R., 1997. *Identifying Marine Phytoplankton*, Carmelo R. Tomas. ed. Academic Press, St. Petersburg, Florida.
- Hays, G.C., Richardson, A.J., Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 337–344. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004>
- He, J., Cazelles, B., Wu, J., Leng, J., Christakos, G., 2021. Spatiotemporal variation of the association between sea surface temperature and chlorophyll in global ocean during 2002–2019 based on a novel WCA-BME approach. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 105. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2021.102620>
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Kuussaari, M., Poyry, J., 2005. New insights into butterfly–environment relationships using partitioning methods. *Proceedings of the Royal Society* 272, 2203–2210. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3212>
- Hemery, G., D’Amico, F., Castege, I., Dupont, B., D’Elbee, J., Lalanne, Y., Mouches, C., 2007. Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: The case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Glob Change Biol.* 14, 1–12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01471.x>
- Henson, S.A., Cael, B.B., Allen, S.R., Dutkiewicz, S., 2021. Future phytoplankton diversity in a changing climate. *Nature Communications* 12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25699-w>
- Henson, S.A., Robinson, I.T., Allen, J., Waniek, J., 2006. Effect of meteorological conditions on interannual variability in timing and magnitude of the spring bloom in the Irminger Basin, North Atlantic. *Deep Sea Research* 53, 1601–1615. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.07.009>
- Herbert, G., 2012. *Modélisation et observation de la dynamique haute fréquence de la circulation du Golfe de Gascogne (Physique Atmosphérique et Océanique)*. Université Paul Sabatier - Toulouse III.
- 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*. Université de Nantes - Faculté des sciences et techniques, Nantes.
- Hernández-Fariñas, T., Bacher, C., 2015. Biodiversité du phytoplancton: réponses aux changements environnementaux dans les zones côtières, in: *Diversité et Fonctions de Systèmes Écologiques Marins, Mer et Océan*. pp. 43–98.
- 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.
- Hernández-Fariñas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A., Bacher, C., 2014. Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 821–833. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst192>
- Hewitt, C.L., Gollasch, S., Minchin, D., 2009. The Vessel as a Vector – Biofouling, Ballast Water and Sediments, in: *Biological Invasions in Marine Ecosystems*. pp. 117–131.

- Hickman, A.E., Holligan, P., Moore, C.M., 2009. Distribution and chromatic adaptatin of phytoplankton within a shelf sea thermocline. *Limnol. oceanogr.* 54, 525–536.
- Hinder, S.L., Hays, G.C., Edwards, M., Roberts, E.C., Walne, A.W., 2012. Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change. *Nature Climate Change* 2, 271–275. <https://doi.org/10.1038/nclimate1388>
- Hirata, T., Hardman-Mountford, N., Brewin, R.J.W., Aiken, J., Barlow, R., Suzuki, K., Isada, T., Howell, E., Hashioka, T., Noguchi-Aita, M., Yamanaka, Y., 2011. Synoptic relationships between surface Chlorophyll-a and diagnostic pigments specific to phytoplankton functional types. *Biogeosciences* 8, 311–327. <https://doi.org/10.5194/bg-8-311-2011>
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F., 2010. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, D., Sale, P.F., Edwards, A.J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R.H., Dubi, A., Hatziolos, M.E., 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science* 318, 1737–1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Hofmann, M., Worm, B., Rahmstorf, S., Schellnhuber, H.J., 2011. Declining ocean chlorophyll under unabated anthropogenic CO2 emissions. *Environmental Research Letters* 6.
- Howarth, R.W., Marino, R., 2006. Nitrogen as the Limiting Nutrient for Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems: Evolving Views over Three Decades. *limnol. oceanogr.* 51. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0364
- Hu, C., Lee, Z., Franz, B., 2012. Chlorophyll a algorithms for oligotrophic oceans: A novel approach based on three-band reflectance difference. *J. Geophys. Res. Oceans* 117.
- Hunter-Cevera, K.R., Neubert, M.G., Olson, R.J., Solow, A.R., Shalapyonok, A., Sosik, H.M., 2016. Physiological and ecological drivers of early spring blooms of a coastal phytoplankter. *Science* 354, 326–329. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8536>
- Huot, Y., Babin, M., Bruyant, F., Grob, C., Twardowski, M.S., Claustre, H., 2007. Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies ? *Biogeosciences* 707–745. <https://doi.org/10.5194/bgd-4-707-2007>
- Hurrell, J.W., 1995. Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional Temperatures and Precipitation. *Science* 269, 676–679. <https://doi.org/10.1126/science.269.5224.6>
- Ibarbalz, F.M., Henry, N., Brandão, M.C., Lombard, F., Bowler, C., Zinger, L., 2019. Global Trends in Marine Plankton diversity acrossKingdoms of Life. *Cell* 179, 1084–1097. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.10.008>
- ICES, 2005. Code of Practice on the Introductions and Transfers of Marine Organisms.
- Idier, D., Romieu, E., Delattre, M., Pedreros, R., De La Torre, Y., 2008. Hydrodynamique tidale du lagon de Mayotte : observations *in situ* et modélisation. Presented at the Xèmes journées JNGC, Sophia Antipolis.
- Ifremer, 1998. Chlorophylle *a* interpolée (données satellite). <https://doi.org/10.12770/9352f74a-7ecb-485e-8ea3-9aa91001b9a1>
- IoE, n.d. IoE 184 - The Basics of Satellite Oceanography. 6. Oceanographic Applications: Ocean color observations.
- Irigoiien, X., Flynn, K.J., Harris, R.P., 2005. Phytoplankton blooms: a loophole in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research* 27, 313–321. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi011>
- Irigoiien, X., Harris, R.P., Head, R.N., Harbour, D., 2000. North Atlantic Oscillation and spring

- bloom phytoplankton composition in the English Channel. *Journal of Plankton Research* 22, 2367–2371. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.12.2367>
- Irwin, A.J., Oliver, M.J., 2009. Are ocean deserts getting larger? *Geophysical Research Letters* 36. <https://doi.org/10.1029/2009GL039883>
- Islam, M.S., Tanaka, M., 2004. Impacts of pollution on coastal and marine ecosystems including coastal and marine fisheries and approach for management: a review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 48, 624–649. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.12.004>
- IUCN, 2000. Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss caused by Alien Invasive Species. (No. 51st meeting of the IUCN council). IUCN, Gland Switzerland.
- Jackson, T., Brewin, R.J.W., Sathyendranath, S., 2016. A round robin comparison of bio-optical algorithms applied to remotely-sensed reflectance data alongside fuzzy classification.
- Jacobsen, A., Larsen, A., Martinez, J., Verity, P.G., Frischer, M.E., 2007. Susceptibility of colonies and colonial cells of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyta) to viral infection. *Aquatic Microbial Ecology* 48, 105–112. <https://doi.org/doi:10.3354/ame048105>
- Jafar-Sidik, M., Gohin, F., Bowers, D.G., Howarth, J., Hull, T., 2017. The relationship between Suspended Particulate Matter and Turbidity at a mooring station in a coastal environment: Consequences for satellite-derived products. *Oceanologia* 59. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2017.04.003>
- James, C.S., Fisher, J., Russel, V., Collings, S., Moss, B., 2005. Nitrate availability and hydrophyte species richness in shallow lakes. *Freshwater Biology* 50, 1049–1063. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01375.x>
- Janson, S., 2004. Molecular evidence that plastids in the toxin-producing dinoflagellate genus *Dinophysis* originate from the free-living cryptophyte *Teleaulax amphioxea*. *Environmental Microbiology* 6. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00646.x>
- Jansson, I.M., Mertens, K., Head, M.J., 2014. Statistically assessing the correlation between salinity and morphology in cysts produced by the dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* from surface sediments of the North Atlantic Ocean, Mediterranean–Marmara–Black Sea region, and Baltic–Kattegat–Skagerrak estuarine system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 399, 202–213. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.01.012>
- Jarvie, H.P., Smith, D.R., Norton, L.R., Edwards, F.K., Bowes, M.J., King, S.M., Scarlett, P., Davies, S., Dils, R.M., Bachiller-Jareno, N., 2018. Phosphorus and nitrogen limitation and impairment of headwater streams relative to rivers in Great Britain: A national perspective on eutrophication. *Sci. Total Environ.* 624, 849–862. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.128>
- Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W., 1997. *Phytoplankton pigments in oceanography, Monographs on oceanographic methods.*
- Jeong, H.J., Yoo, Y.D., Kim, J.S., Kim, T.H., Kim, J.H., Kang, N.S., Yih, W.H., 2004. Mixotrophy in the phototrophic harmful alga *Cochlodinium polykrikoides* (dinophyceae): prey species, the effects of prey concentration, and grazing impact. *J. Eukaryot. Microbiol.* 51, 563–569.
- Jeong, H.J., Yoo, Y.D., Kim, J.S., Seong, K.A., Kang, N.S., Kim, T.H., 2010. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Sciences* 45, 65–91.
- Jeong, H.J., Yoo, Y.D., Park, J.Y., Song, J.Y., Kim, S.T., Lee, S.H., Kim, K.Y., Yih, W.H., 2005.

- Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquatic Microbial Ecology* 40. <https://doi.org/10.3354/ame040133>
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Davidson, T.A., Trolle, D., Sondergaard, D.M., Lauridsen, T.L., Beklioglu, M., Brucet-Balmaña, S., Volta, P., Gonzalez-Bergonzoni, I., 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multifaceted approach, with special focus on shallow lakes. *J. Limnol.* 72, 84–107. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.844>
- Jiao, N., Herndl, G.J., Hansell, D.A., Benner, R., Kattner, G., Wilhem, S.W., Kirchman, D.L., Weinbauer, M.G., Luo, T., Chen, F., Azam, F., 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology* 8.
- Jones, P.D., Jonsson, T., Wheeler, D., 1998. Extension to the North Atlantic oscillation using early instrumental pressure observations from Gibraltar and south-west Iceland. *International journal of Climatology* 17, 1433–1450. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0088\(19971115\)17:13<1433::AID-JOC203>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0088(19971115)17:13<1433::AID-JOC203>3.0.CO;2-P)
- Jonkers, L., Hillebrand, H., Kucera, M., 2019. Global change drives modern plankton communities away from the pre-industrial state. *Nature* 570, 372–375. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1230-3>
- Justic, D., Rabalais, N.N., Turner, R.E., Dorth, Q., 1995. Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40, 339–356.
- Karasiewicz, S., Lefebvre, A., 2022. Environmental Impact on Harmful Species *Pseudo-nitzschia* spp. and *Phaeocystis globosa* Phenology and Niche. *Journal of Marine Science and Engineering* 174. <https://doi.org/10.3390/jmse10020174>
- Kermarec, F., Dor, F., Armengaud, A., Charlet, F., Kantin, R., Sauzade, D., De Haro, L., 2008. Health risks related to *Ostreopsis ovata* in recreational waters. *Environnement, Risques & Santé* 7, 357–363.
- Kersalé, M., Marié, L., Le Cann, B., Serpette, A., Lathuilière, C., Le Boyer, A., 2016. Poleward along-shore current pulses on the inner shelf of the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 179, 155–171.
- Kirk, J.T.O., 2011. *Light and photosynthesis in Aquatic Ecosystems - Third Edition*. Cambridge University Press.
- Koslow, J.A., Couture, J., 2013. Follow the Fish. A global, long-term programme of ecological monitoring is needed to track ocean health. *Nature* 163–164. <https://doi.org/10.1038/502163a>
- Koutsikopoulos, C., Beillois, P., Leroy, C., Taillefer, F., 1998. Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanol. Acta* 21, 335–344.
- Koutsikopoulos, C., Le Cann, B., 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay Anchovy. *Scientia Marina* 60, 9–19.
- Krock, B., Tillmann, U., John, U., Cembella, A.D., 2009. Characterization of azaspiracids in plankton size-fractions and isolation of an azaspiracid-producing dinoflagellate from the North Sea. *Harmful Algae* 8. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.06.003>
- Lambers, H., Chapin, F.S.I., Pons, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology*, second edition, Springer. ed. New York.

- Lapucci, C., Rella, M.A., Brandini, C., Ganzin, N., Gozzini, B., Maselli, F., Massi, L., Nuccio, C., Ortolani, A., Trees, C., 2012. Evaluation of empirical and semi-analytical chlorophyll algorithms in the Ligurian and North Tyrrhenian Seas. *Journal of Applied Remote Sensing* 6. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.6.063565>
- Lavigne, H., Van der Zande, D., Ruddick, K., Cardoso Dos Santos, J.F., Gohin, F., Brotas, V., Kratzer, S., 2021. Quality control tests for OC4, OC5 and NIR-red satellite chlorophyll-a algorithms applied to coastal waters. *Remote Sensing of Environment* 255. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112237>
- Lavin, A., Valdes, L., Sanchez, F., Abaunza, P., Forest, A., Boucher, J., 2006. The Bay of Biscay: The encountering of the Ocean and the shelf, in: *The Sea*. pp. 993–1001.
- Le Gall, F., Rigaut-Jalabert, F., Marie, D., Garczarek, M., Viprey, M., Gobet, A., Vaultot, D., 2008. Picoplankton diversity in the South-East Pacific Ocean from cultures. *Biogeosciences* 5, 203–214.
- Le Moal, M., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Etrillard, C., Levain, A., Moatar, F., Pannard, A., Souchu, P., Lefebvre, A., Pinay, G., 2019. Eutrophication: A new wine in an old bottle? *Science of the Total Environment* 651, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.139>
- Lebret, K., 2012. *A Phytoplankton Invasion: Population Genetics, Phylogeography, and Invasion Success of Gonyostomum semen*. Lund University.
- Lefebvre, A., Delpech, J.P., 2004. Le bloom de Phaeocystis en Manche orientale (No. DEL/BL/RST/04/04). Ifremer.
- Lefebvre, Alain, Delpech, J.-P., 2004. Le bloom de Phaeocystis en Manche orientale.
- Lefebvre, A., Devreker, D., 2022. SRN dataset - Regional Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in the eastern English Channel. SEANOE. <https://doi.org/10.17882/50832>
- Lefebvre, A., Guiselin, N., Barbet, F., Artigas, F.L., 2011. Long-term hydrological and phytoplankton monitoring (1992–2007) of three potentially eutrophic systems in the eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 2029–2043. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr149>
- Lefebvre, A., Ménesguen, A., Cugier, P., Lancelot, C., Lacroix, G., Gypens, N., Billen, G., Garnier, G., 2008. Rapport final du projet LITEAU II “Modélisation intégrée des transferts de nutriments depuis les bassins versants de la Seine, la Somme et l’Escaut jusqu’en Manchet et Baie Sud de la Mer du Nord.”
- Lessard, E.J., 1991. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments. *Marine Microbial Foodwebs* 5, 49–58.
- Levitus, S., Antonov, J., Boyer, T., 2005. Warming of the world ocean, 1955—2003. *Geophysical Research Letters* 32. <https://doi.org/10.1029/2004GL021592>
- Lheureux, A., David, V., Del Amo, Y., Soudant, D., Auby, I., Bozec, Y., Savoye, N., 2023. Trajectories of nutrients concentrations and ratios in the French coastal ecosystems: 20 years of changes in relation with large-scale and local drivers. *Science of the Total Environment* 857. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159619>
- 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.A., Corre, A.M., Costes, L., Crispi, O., Courvoisier, M., de Lary de Latour, H., Deriennic, H., Devesa, J., Durozier, M., Ferreira, S., Garcia, N., Grossteffan, E., Gueux, A., Lafont, M., Lagadec, V., Leguyer, 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>
- Lima, F.P., Wetthey, D.S., 2012. Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nature Communications* 3. <https://doi.org/10.1038/ncomms1713>
- Lima-Mendez, G., Faust, K., Henry, N., Decelle, J., Colin, S., Carcillo, F., Chaffron, S., Ignacio-Espinosa, J.C., Roux, S., Vincent, F., Bittner, L., Darzi, Y., Wang, J., Audic, S., Berline, L., Bontempi, G., Cabello, A., Coppola, L., Cornejo-Castillo, F.M., Ovidio, F., De Meester, L., Ferrera, I., Garet-Delmas, M.J., Guidi, L., Lara, E., Pesant, S., Royo-Llonch, M., Salazar, G., Sanchez, P., Sebastian, M., Souffreau, C., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Kandels-Lewis, S., 2015. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* 348. <https://doi.org/10.1126/science.1262073>
- Litchman, E., Tezanos Pinto, P., Edwards, K.F., Klausmeier, C.A., Kremer, C.T., Thomas, M.K., 2015. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: a trait-based perspective. *Journal of Ecology* 103, 1384–1396. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12438>
- Loisel, H., Vantrepotte, V., Ouillon, S., Ngoc, D.D., Hermann, M., Tran, V., Mériaux, X., Dessailly, D., Jamet, C., Duhaut, T., Nguyen, H.H., Nguyen, T.V., 2017. Assessment and analysis of the chlorophyll-a concentration variability over the Vietnamese coastal waters from the MERIS ocean color sensor (2002–2012). *Remote Sensing of Environment* 190. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.12.016>
- Long, M., Paul-Pont, I., Hégaret, H., Morisseau, B., Lambert, C., Huvet, A., Soudant, P., 2017. Interactions between polystyrene microplastics and marine phytoplankton lead to species-specific hetero-aggregation. *Environmental Pollution* 228, 454–463. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.05.047>
- Longhurst, A., 1995. Seasonal Cycles of pelagic production and consumption. *Prog. Oceanogr.* 77–167. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(95\)00015-1](https://doi.org/10.1016/0079-6611(95)00015-1)
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., Caverhill, C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.* 17, 1245–1271.
- Lopez-Urrutia, A., San Martin, E., Harris, R.P., Irigoien, X., 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 8739–8744.
- Lorenzen, C., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments spectrophotometric equations. *limnol. oceanogr.* 343–346.
- Lutz, V.A., Subramaniam, A., Negri, R.M., Silva, R.I., Carreto, J.I., 2006. Annual variations in bio-optical properties at the “Estacion Permanente de Estudios Ambientales (EPEA)” coastal station, Argentina. *Continental Shelf Research* 26, 1093–1112.
- Mac Nally, R., 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* 11, 1397–1401. <https://doi.org/10.1023/A:1016250716679>
- Mac Nally, R., 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between - and reconciliation of - “predictive” and “explanatory” models. *Biodiversity and Conservation* 655–671.
- Machado, K.B., Vieira, L.C.G., Nabout, J.C., 2019. Predicting the dynamics of taxonomic and functional phytoplankton compositions in different global warming scenarios. *Hydrobiologia* 830, 115–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3858-7>

- Mackas, D.L., 2011. Does blending of chlorophyll data bias temporal trend? *Nature* 472.
- Malissen, M.O., Lasserre, P., 1979. Evolution saisonnière des populations de diatomées benthiques dans les lagunes aménagées de Certes, in: Actes de Colloques. Presented at the Colloque national « ECOTRON », Publications du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Brest, pp. 543–558.
- Martinez, E., Brini, A., Gorgues, T., Drumetz, L., Roussillon, J., Tandeo, P., Maze, G., Fablet, R., 2020. Neural Network Approaches to Reconstruct Phytoplankton Time-Series in the Global Ocean. *Remote Sensing* 12. <https://doi.org/10.3390/rs12244156>
- Maul, G.A., Duedall, I.W., 2019. Demography of Coastal Populations., Springer, Cham. ed, Encyclopedia of Coastal Science. Encyclopedia of Earth Sciences Series.
- McClain, C., 2009. A Decade of Satellite Ocean Color Observations. *Annual Review of Marine Science* 1, 19–42. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163650>
- McKinley, G.A., Fay, A.R., Lovenduski, N.S., Pilcher, D.J., 2017. Natural Variability and Anthropogenic Trends in the Ocean Carbon Sink. *Annual Review of Marine Science* 9, 125–150. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010816-060529>
- McLean, M.J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., Auber, A., 2019. Fonctionnal reorganization of marine fish nurseries under climate change warning. *Glob Change Biol.* 660–674. <https://doi.org/10.1111/gcb.14501>
- McQuatters-Gollop, A., Reid, P.C., Edwards, M., Burkill, P.H., Castellani, C., Batten, S., Gieskes, W., Beare, D.J., Bidigare, R.R., Head, E., Johnson, R., Kahru, M., Koslow, J.A., Pena, A., 2011. Is there a decline in marine phytoplankton? *Nature* 472. <https://doi.org/10.1038/nature09950>
- McQuoid, M.R., Godhe, A., 2004. Recruitment of coastal planktonic diatoms from benthic versus pelagic cells: Variations in bloom development and species composition. *limnol. oceanogr.* 49, 1123–1133. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4.1123>
- Meerhoff, M., Audet, J., Davidson, T.A., De Meester, L., Hilt, S., Kosten, S., Liu, Z., Mazzeo, N., Paerl, H., Scheffer, M., Jeppesen, E., 2022. Feedback between climate change and eutrophication: revisiting the allied attack concept and how to strike back. *Inland Waters* 12. <https://doi.org/10.1080/20442041.2022.2029317>
- Meier, H.E.M., Hordoir, R., Anderson, H.C., Dietrich, C., Eilola, K., Gustafsson, B.G., Höglund, A., Schimanke, S., 2012. Modeling the combined impact of changing climate and changing nutrient loads on the Baltic Sea environment in an ensemble of transient simulations for 1961–2099. *Climate Dynamics* 39, 2421–2441. <https://doi.org/10.1007/s00382-012-1339-7>
- Ménesguen, A., Aminot, A., Catherine, B., Chapelle, A., Guillaud, J.F., Joanny, M., Lefebvre, A., Merceron, M., Piriou, J.Y., Souchu, P., 2001. L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France (No. DEL/EC/01.02). Ifremer.
- Ménesguen, A., Desmit, X., Dulière, V., Lacroix, G., Thouvenin, B., Thieu, V., Dussauze, M., 2018a. How to avoid eutrophication in coastal seas? A new approach to derive river-specific combined nitrate and phosphate maximum concentrations. *Sci. Total Environ.* 628–629, 400–414. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.025>
- Ménesguen, A., Dussauze, M., 2015. Détermination des “bassins récepteurs” marins des principaux fleuves français de la façade Manche-Atlantique, et de leurs rôles respectifs dans l'eutrophisation phytoplanktonique des masses d'eau DCE et des sous-régions DCSMM. Phase 1 (2013): Calcul de scénarios optimaux à partir des “bassins récepteurs”. Phase 2 (2014): simulation de scénarios imposés et des scénarios optimaux. Ifremer, Brest.

- Ménesguen, A., Dussauze, M., Dumas, F., 2018b. Designing optimal scenarios of nutrient loading reduction in a WFD/MSFD perspective by using passive tracers in a biogeochemical-3D model of the English Channel/Bay of Biscay area. *Ocean and Coastal Management* 163, 37–53. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.06.005>
- Ménesguen, A., Dussauze, M., Dumas, F., Thouvenin, B., Garnier, V., Lecornu, F., Répécaud, M., 2019. Ecological model of the Bay of Biscay and English Channel shelf for environmental status assessment part 1: Nutrients, phytoplankton and oxygen. *Ocean Model.* 133, 56–78. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2018.11.002>, 2019
- Mertens, K., Retho, M., Manach, S., Zoffoli, L., Doner, A., Schapira, M., Bilien, G., Sechet, V., Lacour, T., Robert, E., Duval, A., Terre-Terrillon, A., Derrien, A., Gernez, P., 2023. An unprecedented bloom of *Lingulodinium polyedra* on the French Atlantic coast during summer 2021. *Harmful Algae* 125. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2023.102426>
- Michel, S., Treguier, A.M., Vandermeirsch, F., 2009a. Temperature variability in the Bay of Biscay during the past 40 years, from an *in situ* analysis and a 3D global simulation. *Continental Shelf Research* 29, 1070–1087.
- Michel, S., Vandermeirsch, F., Lorance, P., 2009b. Evolution of upper layer temperature in the Bay of Biscay during the last 40 years. *Aquatic Living Resources* 22, 447–461. <https://dx.doi.org/10.1051/alr/29009054>
- Minaudo, C., Meybeck, M., Moatar, F., Gassama, M., Curie, F., 2015. Eutrophication mitigation in rivers: 30 years of trends in spatial and seasonal patterns of biogeochemistry of the Loire River (1980–2012). *Biogeosciences* 12, 2549–2563. <https://doi.org/10.5194/bg-12-2549-2015>
- Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological Goods and Services of Coral Reef Ecosystems. *Ecological Economics* 29, 215–233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Morel, A., Maritorena, S., 2001. Bio-optical properties of oceanic waters: A reappraisal. *Journal of Geophysical Research Atmosphere* 106, 7163–7180. <https://doi.org/10.1029/2000JC000319>
- Morel, A., Prieur, L., 1977. Analysis of variations in ocean colour. *limnol. oceanogr.* 22, 709–722. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.4.0709>
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H., Scheffer, M., 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters* 1, 101–105. <https://doi.org/10.5268/IW-1.2.359>
- MTES, 2018. Guide relatif aux règles d'évaluation de l'état des eaux littorales dans le cadre de la DCE.
- Neaud-Masson, N., Lemoine, M., Daniel, A., 2023. Procédure nationale pour la mise en œuvre du réseau d'observation et de surveillance du phytoplancton et de l'hydrologie dans les eaux littorales (REPHY) - Document de prescriptions. Version 2.
- Nechad, B., Ruddick, K., Park, Y., 2010. Calibration and validation of a generic multisensor algorithm for mapping of total suspended matter in turbid waters. *Remote Sensing of Environment* 114. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.11.022>
- Nehring, S., 2003. Alien species in the North Sea: invasion success and climate warning. *Ocean Challenge* 13, 12–16.
- Newbold, T., Oppenheimer, P., Etard, A., Williams, J.J., 2020. Tropical and Mediterranean biodiversity is disproportionately sensitive to land-use and climate change. *Nature Ecology & Evolution* 4. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01303-0>
- Nezan, E., 2000. Episodes à *Dinophysis* dans le Finistère et variations morphologiques des

- espèces responsables.
- Nicholls, K.H., 2011. Detection of regime shifts in multi-species communities: the Bay of Quinte phytoplankton example. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 416–426.
- Nixon, S.W., 1995. Coastal and marine eutrophication: a definition, social causes and future concerns. *Ophelia* 199–219.
- Novoa, S., Chust, G., Sagarmínaga, Y., Revilla, M., Borja, A., Franco, J., 2012. Water quality assessment using satellite derived chlorophyll a within the European directives in the southeasterly Bay of Biscay. *Marine Pollution Bulletin* 64, 739–750.
- Occhipinti-Ambrogi, A., 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin* 55, 342–352.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.11.014>
- Olea, P.P., Mateo-Tomas, P., De Frutos, A., 2010. Estimating and Modelling Bias of the Hierarchical Partitioning Public-Domain Software: Implications in Environmental Management and Conservation. *PLoS ONE* 5.
- O'Reilly, J.E., Maritorena, S., Mitchell, B., Siegel, D.A., Carder, K.L., Garver, S.A., Kahru, M., McClain, C., 1998. Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. *J. Geophys. Res. Oceans* 103, 24937–24953. <https://doi.org/10.1029/98JC02160>
- O'Reilly, J.E., Werdell, P.J., 2019. Chlorophyll algorithms for ocean color sensors - OC4, OC5 & OC6. *Remote Sensing of Environment* 229, 32–47.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.04.021>
- OSPAR Commission, 2017a. Atmospheric Deposition of Nitrogen to OSPAR Convention waters in the period 1995-2014.
- OSPAR Commission, 2017b. Eutrophication Status of the OSPAR Maritime Area.
- OSPAR Commission, 2014. Riverine Inputs and Direct Discharges to Convention Waters OSPAR Contracting Parties. RID 2014 Data Report.
- OSPAR Commission, 2023a. Changes in Phytoplankton Biomass and Zooplankton Abundance (Quality Status Report).
- OSPAR Commission, 2023b. Concentrations of Chlorophyll-a in the Greater North Sea, Celtic Seas and Bay of Biscay and Iberian Coast (Quality Status Report).
- OSPAR Commission, 2023c. Riverine Inputs and Direct Discharges to Convention Waters OSPAR Contracting Parties. RID 2023 Data Report.
- Pacifici, M., 2017. Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nature Climate Change* 7, 205–208.
- 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>
- Paerl, H.W., Hall, N.S., Peierls, B.L., Rossignol, K.L., 2014. Evolving Paradigms and Challenges in Estuarine and Coastal Eutrophication Dynamics in a Culturally and Climatically Stressed World. *Estuaries and Coasts* 37, 243–258. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9773-x>
- Paerl, H.W., Scott, J.T., McCarthy, M.J., Newell, S.E., Gardner, W., Havens, K.E., Hoffman, D.K., Wilhem, S., Wurtsbaugh, W., 2016. It Takes Two to Tango: When and Where Dual Nutrient (N & P) Reductions Are Needed to Protect Lakes and Downstream Ecosystems. *Environmental Science and Technologies* 50.
<https://doi.org/10.1021/acs.est.6b02575>
- Park, M.G., Kim, S., Kim, H.S., Myung, G., Kang, Y.G., Yih, W., 2006. First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Aquatic Microbial Ecology* 45, 101–

106.

- Parmesan, C., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Passow, U., Carlson, C.A., 2012. The biological pump in a high CO₂ world. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 470, 249–271. <https://doi.org/10.3354/meps09985>
- Perrot, L., Gohin, F., Ruiz-Pino, D., Lampert, L., Huret, M., Dessier, A., Malestroit, P., Dupuy, C., Bourriau, P., 2018. Coccolith-derived turbidity and hydrological conditions in May in the Bay of Biscay. *Prog. Oceanogr.* 166, 41–53. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.12.008>
- Pershing, A.J., Mills, K.E., Record, N.R., Stamieszkin, K., Wurtzell, K.V., Byron, C.J., Fitzpatrick, D., Golet, W.J., Koob, E., 2015. Evaluating trophic cascades as drivers of regime shifts in different ocean ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc.* 370. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0265>
- Petris, G., 2010. An R package for dynamic linear models. *J. Stat. Softw.* 1–16. <https://doi.org/10.18637/jss.v036.i12>
- Philippart, C., Cornelis-Cadee, G., Van Raaphorst, W., Riegman, R., 2000. Long-term phytoplankton-nutrient interactions in a shallow coastal sea: Algal community structure, nutrient budgets, and denitrification potential. *limnol. oceanogr.* 45, 131–144. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.1.0131>
- Pierpaolo, C., Gianluca, S., Gianfranco, M., Pietro, B., Teresa, R., Vincenzo, I., Franco, A., 2013. The effects of protection measures on fish assemblage in the Plemmirio marine reserve (Central Mediterranean Sea, Italy): A first assessment 5 years after its establishment. *Journal of Sea Research* 79, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.01.004>
- Pinay, G., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., LeMoal, M., Levain, A., Moatar, F., Pannard, A., Souchu, P., 2017. L'eutrophisation : manifestations, causes, conséquences et prédictibilité. Synthèse de l'expertise scientifique collective CNRS, Ifremer, INRA, Irstea.
- Pingree, R.D., Le Cann, B., 1992. Anticyclonic eddy X91 in the southern Bay of Biscay region, May 1991 to February 1992. *Deep Sea Research* 39, 1435–1437.
- Pingree, R.D., Le Cann, B., 1991. Three anticyclonic slope water oceanic eDDIES (SWODDIES) in the Southern Bay of Biscay in 1990. *Deep Sea Research* 39, 1147–1175.
- Pingree, R.D., Maddock, L., 1977. Tidal residual in the English Channel. *Mar. Biol. Ass. U.K.* 975–992.
- Puillat, I., Lazare, P., Jégou, A.M., Lampert, L., Miller, P.I., 2004. Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research* 24, 1143–1163. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.02.008>
- Quemmerais-Amice, F., Francour, P., Masson, D., Miossec, L., Verlaque, M., 2012. Pressions biologiques et impacts associés, espèces non indigènes.
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Radach, G., Berg, J., Hagmeier, E., 1990. Long-term changes of the annual cycles of meteorological, hydrographic, nutrient and phytoplankton time series at Helgoland and at LV ELBE 1 in the German Bight. *Continental Shelf Research* 10, 305–328. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(90\)90054-P](https://doi.org/10.1016/0278-4343(90)90054-P)
- Ratmaya, W., Soudant, D., Salmon-Monviola, J., 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* 1361–1380. <https://doi.org/10.5194/bg-16-1361-2019>
- R-Core, 2015. Package “parallel.”
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. *The Sea* Wiley Interscience 26–77.
- Reid, P.C., Battle, E.J.V., Batten, S.D., Brander, K.M., 2000. Impacts of fisheries on plankton community structure. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 495–502. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0740>
- REPHY, 2022a. REPHY Dataset - French Observation and Monitoring Program for Phytoplankton and Hydrology in Coastal Waters. SEANOE. <https://doi.org/10.17882/47248>
- REPHY, 2022b. REPHY dataset - French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal waters. Metropolitan Data.
- REPHYTOX, 2022. REPHYTOX dataset. French Monitoring program for Phycotoxins in marine organisms. Data since 1987.
- Reusch, T.B.H., Dierking, J., Anderson, H.C., Bonsdorff, E., Carstensen, J., Casini, M., Czajkowski, M., Hasler, B., Hinsby, K., Hyytiäinen, K., Johannesson, K., Jomaa, S., Jormalainen, V., Kuosa, H., Kurland, S., Laikre, L., Mackenzie, B.R., Margonski, P., Melzner, F., Oesterwind, D., Ojaveer, H., Refsgaard, J.C., Sandström, A., Schwarz, G., Tonderski, K., Winder, M., Zandersen, M., 2018. The Baltic Sea as a time machine for the future coastal ocean. *Sciences Advance* 4. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar8195>
- Reynolds, C.S., 2006. *The Ecology of Phytoplankton*, Cambridge University Press.
- Rhein, M., Rintoul, S.R., Aoki, S., Campos, E.J.D., Chambers, D., Feely, R.F., Wang, F., 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Observations: Ocean.*
- Richardson, A.J., Schoeman, D.S., 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* 305, 1609–1612. <https://doi.org/10.1126/science.1100958>
- Richardson, A.J., Walne, A.W., John, A.W.G., Jonas, T.D., Lindley, J.A., Sims, D.W., Stevens, D., Witt, M., 2006. Using continuous plankton recorder data. *Prog. Oceanogr.* 68, 27–74. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2005.09.011>
- Richardson, T.L., Jackson, G.A., 2007. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science* 315, 838–840. <https://doi.org/10.1126/science.1133471>
- Righetti, D., Vogt, M., Gruber, N., Psomas, A., Zimmermann, N.E., 2019. Global pattern of phytoplankton diversity driven by temperature and environmental variability. *Sciences Advance* 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau6253>
- Romero, E., Garnier, J., Lassaletta, L., Billen, G., Le Gendre, R., Riou, P., Cugier, P., 2013. Large-scale patterns of river inputs in southwestern Europe: seasonal and interannual variations and potential eutrophication effects at the coastal zone. *Biogeochemistry* 481–505. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9778-0>
- 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. Pol* 141–154. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.01.016>
- Rossignol-Strick, M., 1985. A Marine Anoxic Event on the Brittany Coast, July 1982. *Journal of Coastal Research* 1, 11–20. <https://www.jstor.org/stable/4297005>

- Roux, P., Siano, R., Souchu, P., Collin, K., Schmitt, A., Manach, S., Retho, M., Duplessix, O.P., Marchand, L., Collic-Jouault, S., Pochic, V., Zoffoli, M.L., Gernez, P., Schapira, M., 2022. Spatio-temporal dynamics and biogeochemical properties of green seawater discolorations caused by the marine dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum* along southern Brittany coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 275. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107950>
- Roy, S., Chanut, J.P., Gosselin, M., Sime-Ngando, T., 1996. Characterization of phytoplankton communities in the lower St. Lawrence Estuary using HPLC-detected pigments and cell microscopy. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 142, 55–73.
- Rubies, A., Zabala, M., 1990. Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean). *Scientia Marina* 54, 317–328.
- Ruela, R., Sousa, M.C., deCastro, M., Dias, J.M., 2020. Global and regional evolution of sea surface temperature under climate change. *Global and Planetary Change* 190. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103190>
- Ruggiero, M.A., Gordon, D.P., Orrell, T.M., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R.C., Cavalier-Smith, T., Guiry, M.D., Kirk, P.M., 2015. A Higher Level Classification of All living Organisms. *PLoS ONE* 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Rutherford, S., D'Hondt, S., Prell, W., 1999. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature* 400, 749–753. <https://doi.org/10.1038/23449>
- Salomon, J.C., Breton, M., Guegueniat, P., 1993. Computed residual flow through the Dover Strait. *Oceanol. Acta* 16, 449–455.
- Sathyendranath, S., Watts, L., Devred, E., Platt, T., Caverhill, C., Maass, H., 2004. Discrimination of diatoms from other phytoplankton using ocean-colour data. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 272, 59–68.
- Saulquin, B., Gohin, F., 2010. Mean seasonal cycle and evolution of the sea surface temperature from satellite and *in situ* data in the English Channel for the period 1986–2006. *International Journal Of Remote Sensing* 31, 4069–4093. <https://doi.org/10.1080/01431160903199155>
- Saulquin, B., Gohin, F., Fanton d'Andon, O., 2019. Interpolated fields of satellite derived multi-algorithm chlorophyll a estimates at global and european scales in the frame of Copernicus-Marine Environment Maritime Service. *Operational Oceanography* 12, 47–57. <https://doi.org/10.1080/1755876X.2018.1552358>
- Saulquin, B., Gohin, F., Garrello, R., 2011. Regional objective analysis for merging highresolution meris, modis/aqua, and seawifs chlorophyll-a data from 1998 to 2008 on the european Atlantic shelf. *IEEE Trans. Geosciences Remote Sensing* 143–154. <https://doi.org/10.1109/tgrs.2010.2052813>
- Schaffelke, B., Mellors, J., Druke, N., 2005. Water quality in the Great Barrier Reef region: Responses of mangrove, seagrass and macroalgal communities. *Marine Pollution Bulletin* 51, 279–296. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.025>
- Schapira, M., Roux, P., André, C., Mertens, K., Bilien, G., Terre-Terrillon, A., Le Gac-Abernot, C., Siano, R., Quéré, J., Bizzozero, L., Bonneau, F., Bouget, J.F., Cochennec-Laureau, N., Collin, K., Fortune, M., Gabelle, R., Le Merrer, Y., Manach, S., Pierre-Duplessix, O., Retho, M., Schmitt, A., Souchu, P., Stachowski-Haberkorn, S., 2021. Les Efflorescences de *Lepidodinium chlorophorum* au large de la Loire et de la Vilaine : Déterminisme et conséquences sur la qualité des masses d'eau côtières - Projet EPICE – Rapport final (No. RST/LER/MPL/21.10). Ifremer.

- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Sen, P.K., 1968. Estimates of the Regression Coefficient based on Kendall's Tau. *Journal of the American Statistical Association* 1379–1389. <http://dx.doi.org/10.1080/01621459.1968.10480934>
- Shen, M., Ye, S., Zeng, G., Zhang, Y., Xing, L., Tang, W., Wen, X., Liu, S., 2020. Can microplastics pose a threat to ocean carbon sequestration? *Marine Pollution Bulletin* 150. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110712>
- Shi, H., Singh, A., 2003. Status et interconnections of selected environmental issues in the global coastal zones. *Ambio* 32, 145–152.
- Siano, R., Chapelle, A., Antoine, V., Michel-Guillou, E., Rigaut-Jalabert, F., Guillou, L., Hégaret, H., Leynaert, A., Curd, A., 2020. Citizen participation in monitoring phytoplankton seawater discolorations. *Marine Policy* 117. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.01.022>
- Sieburth, J., Smetacek, V., Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *limnol. oceanogr.* 23, 1526–1263. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.6.1256>
- Sigman, D.M., Jaccard, S.L., Haug, G.H., 2004. Polar ocean stratification in a cold climate. *Nature* 428, 59–63. <https://doi.org/10.1038/nature02357>
- Sjollema, S.B., Redondo-Hasselerharm, P., Leslie, H.A., Kraak, M.H.S., Vethaak, A.D., 2016. Do plastic particles affect microalgal photosynthesis and growth? *Aquatic Toxicology* 170, 259–261. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2015.12.002>
- Smeets, E., Weterings, R., 1999. Environmental indicators: Typology and overview (No. 25/1999). European Environmental Agency, Copenhagen.
- Smith, M.E., Robertson-Lain, L., Bernard, S., 2018. An optimized Chlorophyll a switching algorithm for MERIS and OLCI in phytoplankton-dominated waters. *Remote Sensing of Environment* 215, 217–227. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.06.002>
- Somavilla, R., Gonzalez-Pola, C., Rodriguez, C., Josey, S.A., Sanchez, 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. Oceans* 114. <https://doi.org/10.1029/2008JC004974>
- Sommer, U., Lengfellner, K., 2008. Climate change and the timing, magnitude and composition of the phytoplankton spring bloom. *Glob Change Biol.* 14, 1199–1208.
- Souchu, P., Oger-Jeanneret, H., Lassus, P., Séchet, V., 2013. Dinophag, programme de recherche sur Dinophysis dans les eaux littorales des Pays de la Loire (Note de synthèse). Ifremer - Université de Nantes.
- Souchu, P., Ratmaya, W., Goubert, E., Neveu, T., Barillé, A.L., Grouhel-Pellouin, A., Andrieux-Loyer, F., Le Merrer, Y., Collin, K., Fortune, M., Chauvin, J., Retho, M., Gabellec, R., Salmon-Monviola, J., Truquet, J., Cochonnec-Laureau, N., 2018. Diagnostic étendu de l'eutrophisation (DIETE). Rôle des sédiments dans le cycle des nutriments et impacts sur l'eutrophisation de la baie de Vilaine (2014-2017) (No. RST/LER/MPL/18.04). Ifremer.
- Soudant, D., 1997. Application of Bayesian dynamic models to time series of Dinophysis to Antifer (Normandie, France).
- Soudant, D., Auby, I., Daniel, A., 2018. Incertitude des méthodes d'évaluations "Eaux littorales": utilisation de modèles linéaires dynamiques pour l'évaluation des incertitudes des paramètres hydrologiques.

- Spalding, M., Burke, L., Wood, S.A., Ashpole, J., Hutchinson, J., Ermgassen, P., 2017. Mapping the Global Value and Distribution of Coral Reef Tourism. *Marine Policy* 82, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014>
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, M., Ferdana, Z.A., Finlayson, M., 2007. Marine ecoregions of the World: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57, 573–583.
- Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T.L., Bopp, L., Cadule, P., Cocco, V., Doney, S.C., Gehlen, M., Lindsay, K., Moore, J.K., Schneider, B., Segschneider, J., 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: A multi-model analysis. *Biogeosciences* 7, 979–1005. <https://doi.org/10.5194/bg-7-979-2010>
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G., Adlandsvik, B., 2003. Review article. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. Biol. Sci.* 270, 2087–2096. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2415>
- Stoecker, D.K., Hansen, P.J., Caron, D.A., Mitra, A., 2017. Mixotrophy in the Marine Plankton. *Annual Review of Marine Science* 9. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010816-060617>
- Sverdrup, H.U., 1953. On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton. *ICES J. Mar. Sci.* 18, 287–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/18.3.287>
- Sykes, P.A., Barciela, R.M., 2012. Assessment and development of a sediment model within an operational system. *Journal of Geophysical Research Atmosphere* 117. <https://doi.org/10.1029/2011JC007420>
- Talarmin, A., Lomas, M.W., Bozec, Y., Savoye, N., Frigstad, H., Karl, D.M., 2016. Seasonal and long-term changes in elemental concentrations and ratios of marine particulate organic matter. *Global Biogeochemical Cycles* 30, 1699–1711. <https://doi.org/10.1002/2016GB005409>
- Taniyama, S., Arakawa, O., Terada, M., Nishio, S., Takatani, T., Mahmud, Y., Noguchi, T., 2003. *Ostreopsis* sp., a possible origin of palytoxin (PTX) in parrotfish *Scarus ovifrons*. *Toxicon* 42, 29–33. [https://doi.org/10.1016/s0041-0101\(03\)00097-7](https://doi.org/10.1016/s0041-0101(03)00097-7)
- Taylor, F.J.R., Hoppenrath, M., Saldarriaga, J.F., 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 17, 407–418. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9258-3>
- Thieu, V., Billen, G., Garnier, G., 2009. Nutrient transfer in three contrasting NW European watersheds: the Seine, the Somme and Scheldt rivers. A comparative application of the Seneque/Riverstrahler model. *Water Resour. Manag.* 1740–1748.
- Tillmann, U., 2003. Kill and eat your predator: a winning strategy of the planktonic flagellate *Prymnesium parvum*. *Aquatic Microbial Ecology* 32, 73–84.
- Tilstone, G., Angel-Benavides, I.M., Pradhan, Y., Shutler, J.D., Groom, S., Sathyendranath, S., 2011. An assessment of chlorophyll-a algorithm available for SeaWiFS in coastal and open areas in the bay of Bengal and Arabian Sea. *Remote Sensing of Environment* 115.
- Tilstone, G., Mallor-Hoya, S., Gohin, F., Couto, A.B., Sà, C., Goela, P., Vitorino-Christina, S., Airs, R., Icely, J., Zühlke, M., Groom, S., 2017. Which ocean colour algorithm for MERIS in North West European waters? *Remote Sensing of Environment* 189, 132–151. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.11.012>
- Tran, M.D., Vantrepotte, V., Loisel, H., Oliveira, E.N., Tran, K.T., Jorge, D., Mériaux, X., Paranhos, R., 2023. Band Ratios Combination for Estimating Chlorophyll-a from

- Sentinel-2 and Sentinel-3 in Coastal Waters. *Remote Sensing* 15.
<https://doi.org/10.3390/rs15061653>
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Levy, M., Pondaven, P., 2018. Influence of diatoms diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geoscience* 11, 27–37. <https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>
- Tréguer, P., Le Corre, P., 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer.
- Tuchmann, N.C., Schollett, M.A., Rier, S.T., Geddes, P., 2006. Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions. *Hydrobiologia* 561.
- Tukey, J.W., 1977. *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley Reading.
- Tunin-Ley, A., Turquet, J., Lelabousse, C., 2018. *Phytomayotte: Suivi mensuel du phytoplancton dans les eaux côtières du lagon de Mayotte. Rapport Final*. Hydro Réunion - AFB - MTES, Mayotte.
- Tweddle, J.F., Gubbins, M., Scott, B.E., 2018. Should phytoplankton be a key consideration for marine management? *Marine Policy* 97, 1–9.
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.08.026>
- Uitz, J., Claustre, H., Morel, A., Hooker, S.B., 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: an assessment based on surface chlorophyll. *J. Geophys. Res. Oceans* 111. <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>
- Utermöhl, von H., 1931. Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons (mit besondere Berücksichtigung des Ultraplanktons). *Ver.Int.Verein.Theor.Angew.Limnol.* 5, 567–595.
- Valencia, V., Fontan, A., Goikoetxea, N., Chifflet, M., Gonzalez, M., Lopez, A., 2019. Long term evolution of the stratification, winter mixing and signature of upper water masses in the southeastern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* 181, 124–134.
- Van de Poll, W.H., Kulk, G., Timmermans, K.R., Brussaard, C.P.D., Van der Woerd, H.J., Kehoe, M.J., Mojica, K.D.A., Visser, R.J.W., Rozema, P.D., Buma, A.G.J., 2013. Phytoplankton chlorophyll a biomass, composition, and productivity along a temperature and stratification gradient in the northeast Atlantic Ocean. *Biogeosciences* 10, 4227–4240. <https://doi.org/10.5194/bg-10-4227-2013>
- Van Heukelem, L., Thomas, C.S., 2001. Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments. *Journal of Chromatography* 31–49.
[https://doi.org/10.1016/S0378-4347\(00\)00603-4](https://doi.org/10.1016/S0378-4347(00)00603-4)
- Vaquier, A., Trousselier, M., Courties, C., Bibent, B., 1996. Standing stock and dynamics of picophytoplankton in the Thau Lagoon (northwest Mediterranean coast). *limnol. oceanogr.* 41, 182–1828. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.8.1821>
- Vasseur, D.A., Gaedke, U., 2007. Spectral analysis unmasks synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology* 88, 2058–2071.
<https://doi.org/10.1890/06-1899.1>
- Vereshchaka, A., Mikaelyan, A.S., Piontkovski, S.A., Lunina, A.A., 2023. A mesoplankton biomass decline in the Central Atlantic coupled with an increase of surface temperature and an expansion of low productive zones. *Global Ecology and Biogeography* 00, 1–12. <https://doi.org/10.1111/geb.13703>
- Vermaat, J.F., McQuatters-Gollop, A., Eleveld, M.A., Gilbert, A., 2008. Past, present and future nutrient loads of the North Sea: causes and consequences. *Est. Coast. Shelf*

- Sci. 53–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.07.005>
- Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B.B., Luchetta, A., Marty, J.C., 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter. *J. Geophys. Res. Oceans* 106, 19939–19956. <https://doi.org/10.1029/1999JC000308>
- Walsh, C., Mac Nally, R., 2013. R package: Hierarchical partitioning.
- Wang, B., Xin, M., Wei, Q., Xie, L., 2018. A historical overview of coastal eutrophication in the China Seas. *Marine Pollution Bulletin* 136, 394–400. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.09.044>
- Wang, D., Gouhier, T.C., Menge, B.A., Ganguly, A.R., 2015. Intensification and spatial homogenization of coastal upwelling under climate change. *Nature* 518. <https://doi.org/10.1038/nature14235>
- Wang, W., Zhang, M., Sha, W., Wang, Y., Hao, H., Dou, Y., Li, Y., 2020. Sorption behavior and mechanisms of organic contaminants to nano and microplastics. *Molecules* 25. <https://doi.org/10.3390/molecules25081827>
- Ward, B., Rees, A., Somerfield, P., Joint, I., 2011. Linking phytoplankton community composition to seasonal changes in f-ratio. *ISME J.* 5(11), 1759–1770. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.50>
- West, M., Harrison, J., 1997. Bayesian Forecasting and Dynamic Models, 2nd Edn. ed, Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York.
- Wilkinson, C., 1999. Global and local threats to coral reef functioning and existence: Review and predictions. *Marine and Freshwater Research* 50. <https://doi.org/10.1071/MF99121>
- Wilson, C., Morales, J., Nayak, S., Asanuma, I., Feldman, G., 2008. Ocean-Colour Radiometry and Fisheries, in: Why Ocean Colour? The Societal Benefits of Ocean Colour Technology.
- Wilson, D.W., Andrews, O., Katavouta, A., Melo Virissimo, F., Death, R.M., Adloff, M., Baker, C.A., Blackledge, B., Goldsworth, F., Kennedy Asser, A.T., Liu, Q., Sieradzan, K.R., Vosper, E., Ying, R., 2022. The biological carbon pump in CMIP6 models: 21st century trends and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2204369119>
- Wiltshire, K.H., Manly, B.F.J., 2004. The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: phytoplankton response. *Helgol Mar Res* 58, 269–273. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0196-0>
- Winder, M., Schindler, D., 2004. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* 85, 2100–2106. <https://doi.org/10.1890/04-0151>
- Winder, M., Sommer, U., 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698, 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>
- Wuillez, M., Petitgas, P., Huret, M., Struski, C., Léger, F., 2010. Statistical monitoring of spatial patterns of environmental indices for integrated ecosystem assessment: Application to the Bay of Biscay pelagic zone. *Prog. Oceanogr.* 87, 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.09.009>
- Worden, A.Z., Nolan, J.K., Palenik, B., 2004. Assessing the dynamics et ecology of marine picophytoplankton: The importance of the eukaryotic component. *limnol. oceanogr.* 49, 168–179.
- Worm, B., 2017. Marine conservation: how to heal an ocean. *Nature* 543. <https://doi.org/10.1038/nature21895>

- Woznicki, S.A., Nejadhashemi, A.P., Tang, Y., Wang, L., 2016. Large-scale climate change vulnerability assessment of stream health. *Ecological Indicators* 69, 578–594. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.04.002>
- Wright, S.W., Jeffrey, S.W., 2006. Pigment Markers for Phytoplankton Production, in: *Marine Organic Matter: Biomarkers, Isotopes and DNA*, Volkman, J., *The Handbook of Environmental Chemistry*. ed. Springer, Berlin.
- Wulff, A., Wangberg, S.A., 2004. Spatial and vertical distribution of phytoplankton pigments in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research* 51, 2701–2713. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2001.01.002>
- Yue, Y., Wang, C., 2004. The Mann-Kendall test modified by effective sample size to detect trend in serially correlated hydrological series. *Water Resour. Manag.* 201–218. <https://doi.org/10.1023/B:Warm.0000043140.61082.60>, 2004
- Zapata, M., Rodriguez, F., Garrido, J.L., 2000. Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C8 column and pyridine containing mobile phases. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 195, 20–45. <https://doi.org/10.3354/meps195029>
- Zhao, T., Tan, L., Huang, W., Wang, J., 2019. The interactions between micro polyvinyl chloride (mPVC) and marine dinoflagellate *Karenia mikimotoi*: the inhibition of growth, chlorophyll and photosynthetic efficiency. *Environmental Pollution* 247, 883–889. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.01.114>.
- Zhu, Z., Wang, S., Zhao, F., Liu, F., Liu, G., 2019. Joint toxicity of microplastics with triclosan to marine microalgae *Skeletonema costatum*. *Environmental Pollution* 209, 509–517. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.12.044>

Annexe A : Information complémentaire : Article sur la Manche

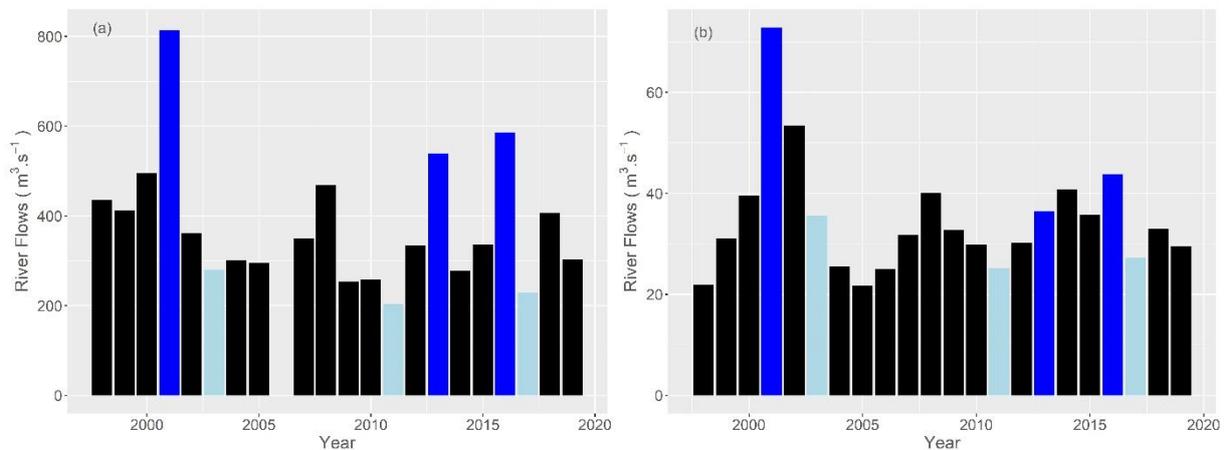


Figure 70 : Mean outflows ($m^3.s^{-1}$) of the Seine (a) and Somme (b) rivers during the productive period from 1998 to 2019. Dark blue values represent wet years and light blue values represent dry years for the Seine River, same years were kept for the Somme River.

During productive period, mean annual discharges from the Seine River varied from $200 m^3.s^{-1}$ to $800 m^3.s^{-1}$ (figure 70a). Three years were characterized by the largest outflows (typical of a wet year), with values above $500 m^3.s^{-1}$: 2001 ($814 m^3.s^{-1}$), 2013 ($539 m^3.s^{-1}$) and 2016 ($586 m^3.s^{-1}$). The three years with the lowest outflows (dry years), with values below $300 m^3.s^{-1}$, were 2003 ($280 m^3.s^{-1}$), 2011 ($202 m^3.s^{-1}$) and 2017 ($229 m^3.s^{-1}$). Discharges from the Somme River varied from $20 m^3.s^{-1}$ to $95 m^3.s^{-1}$ (figure 70b). The years characterized by the largest outflows were 2001 ($95 m^3.s^{-1}$), 2002 ($60 m^3.s^{-1}$) and 2016 ($45 m^3.s^{-1}$). Several years had low river flows: 2005 ($20 m^3.s^{-1}$), following by 1998, 2004, 2006, 2001 and 2017 ($25 m^3.s^{-1}$).

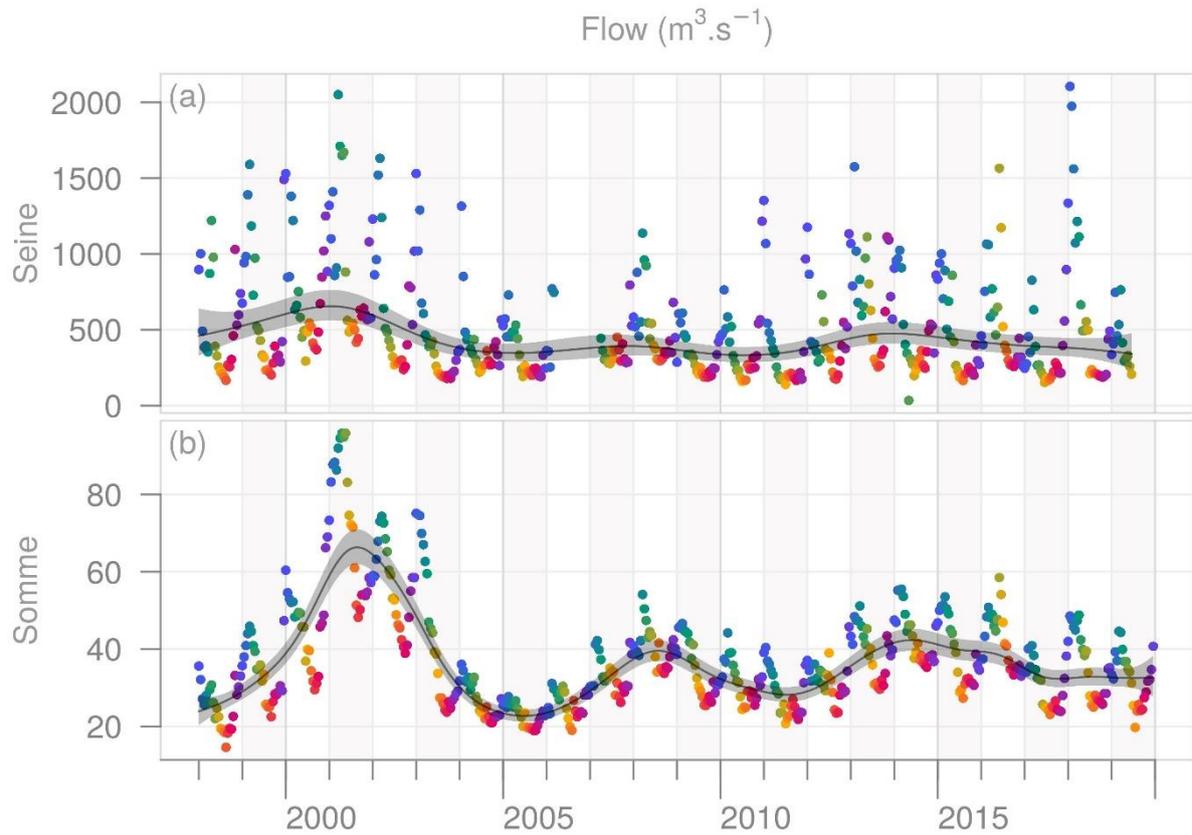


Figure 71 : Long-term trend with associated values of mean half-month flows from the Seine (a) and Somme (b) rivers that have been seasonally adjusted from 1998 to 2019 using DLM. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month mean value: blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.

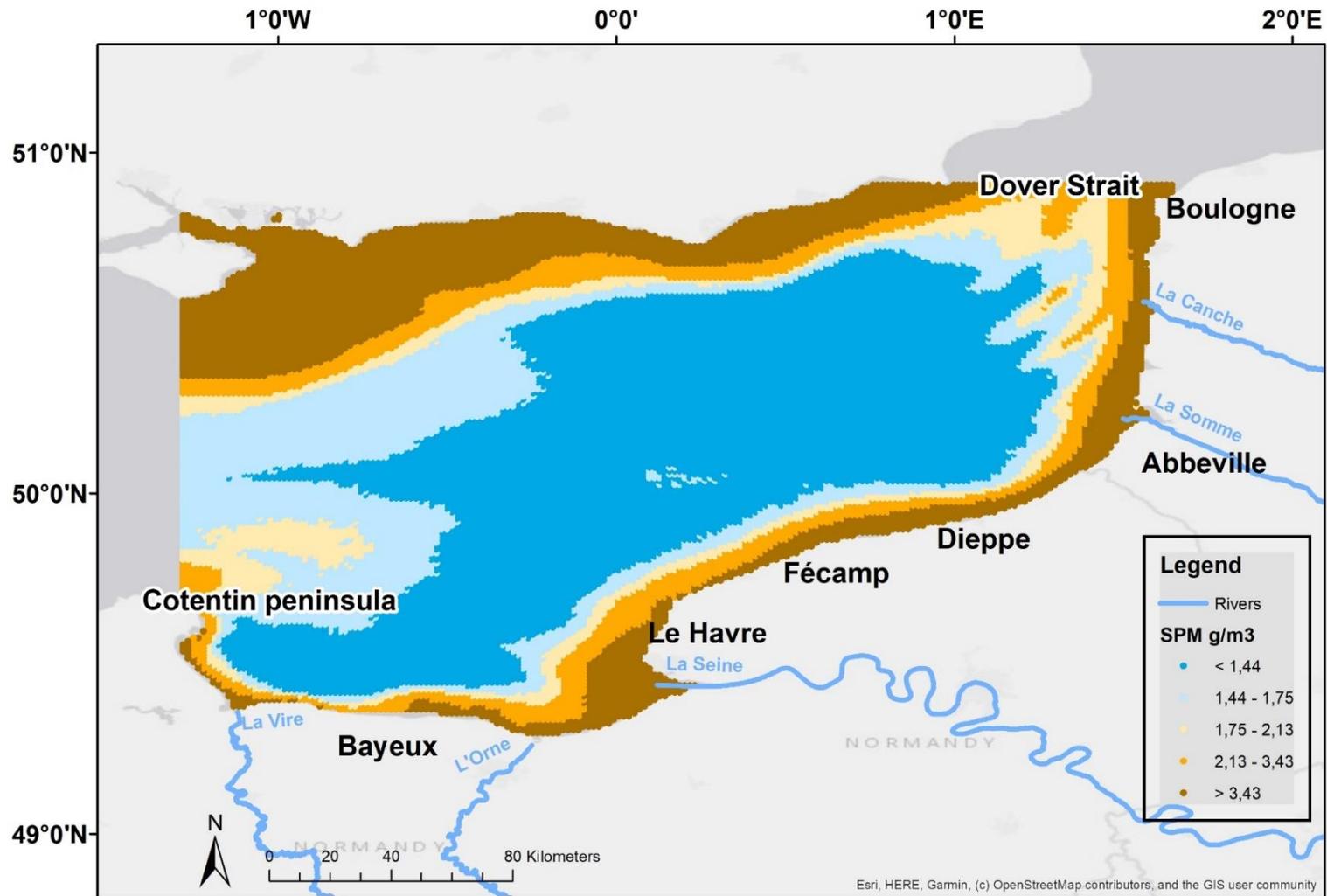


Figure 72 : Spatial distribution of the mean concentrations of suspended particulate matter (SPM) in productive period from 1998 to 2019 in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period (below 50th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile)

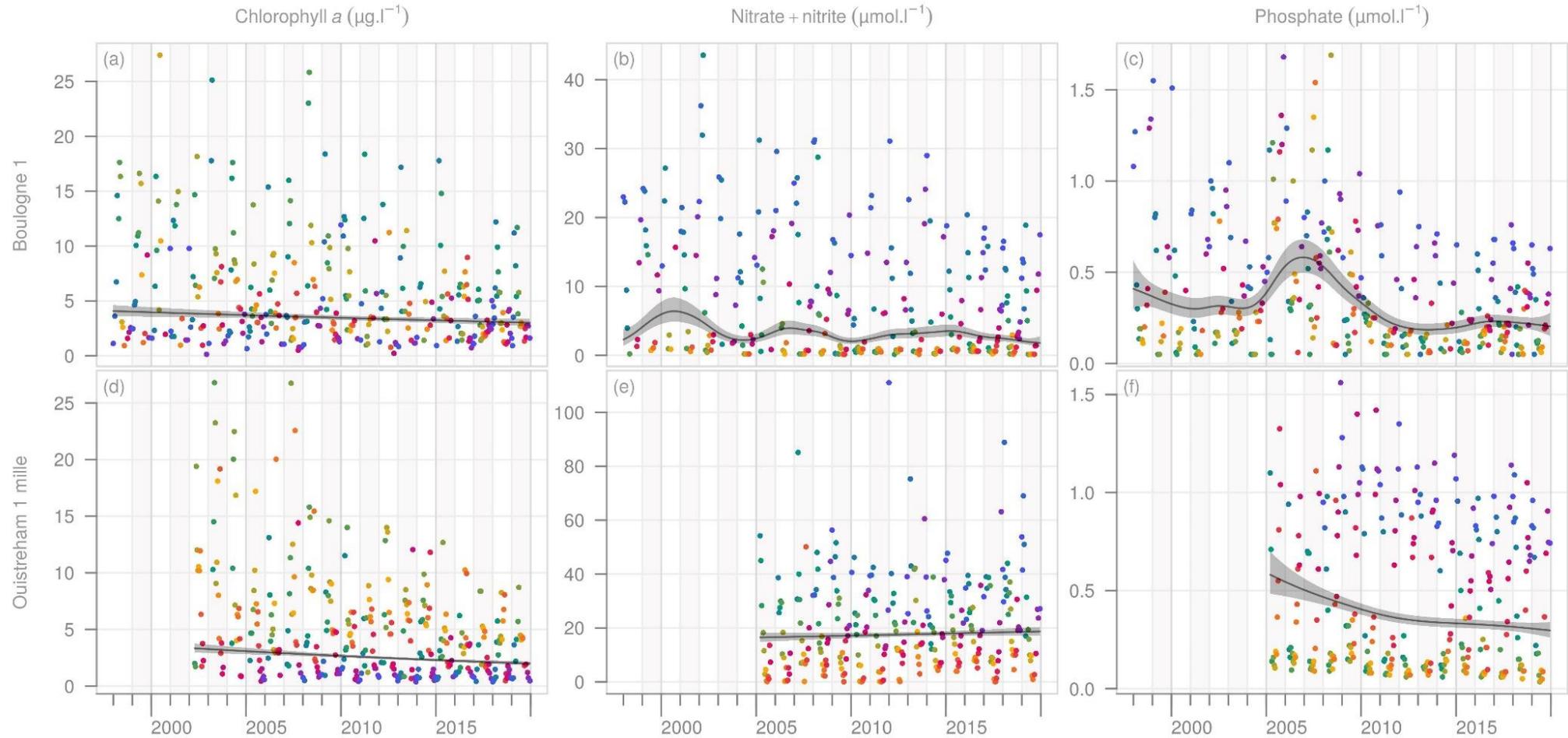


Figure 73 : Long-term trends with associated values for the in situ chlorophyll-a and nutrient concentrations seasonally adjusted from the REPHY stations Boulogne 1 (a, b, c) and Oustreham 1 mille (d, e, f) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month value; blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.

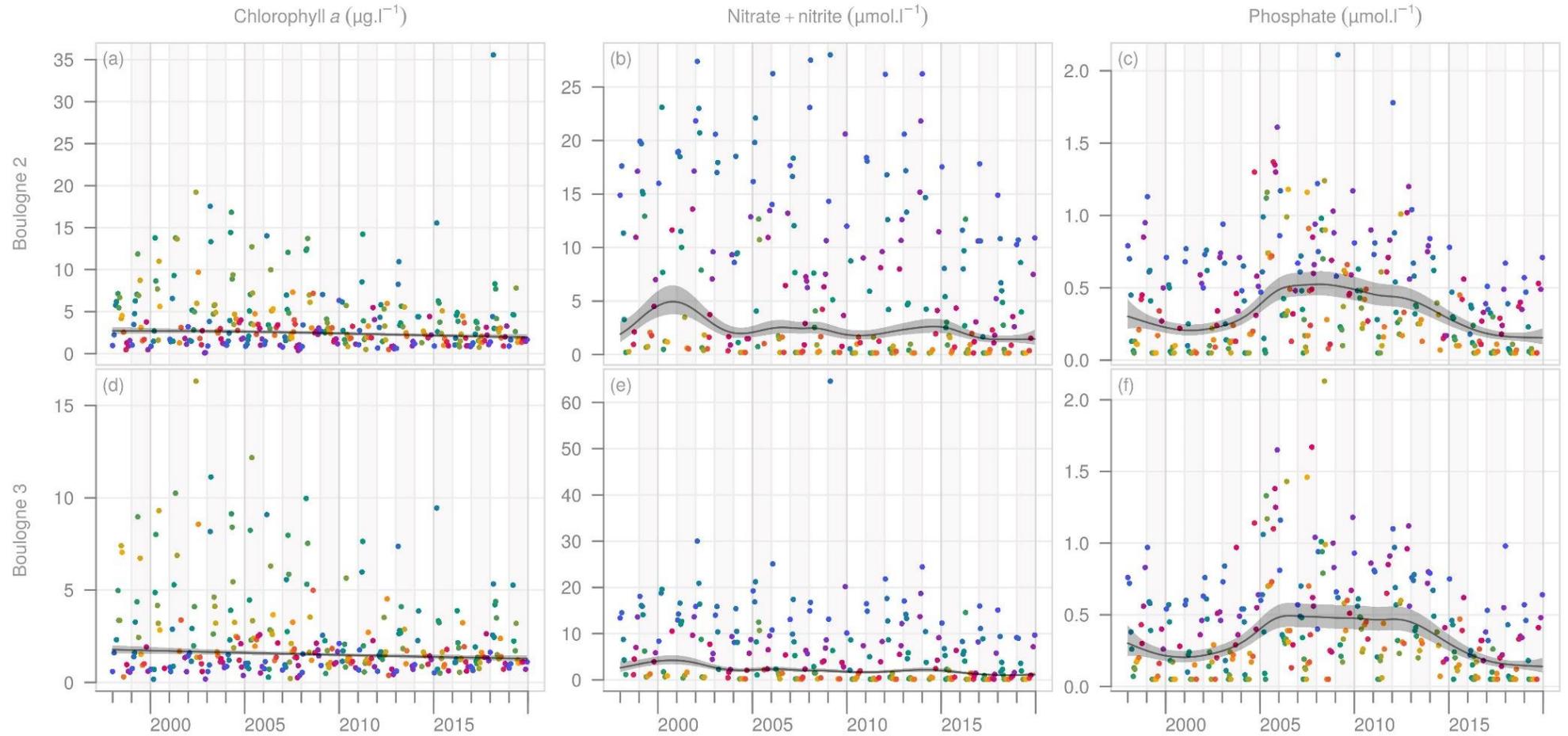


Figure 74 : Long-term trends with associated values for the in situ chlorophyll-a and nutrient concentrations seasonally adjusted from the REPHY stations Boulogne 2 (a, b, c) and Boulogne 3 (d, e, f) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month value; blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.

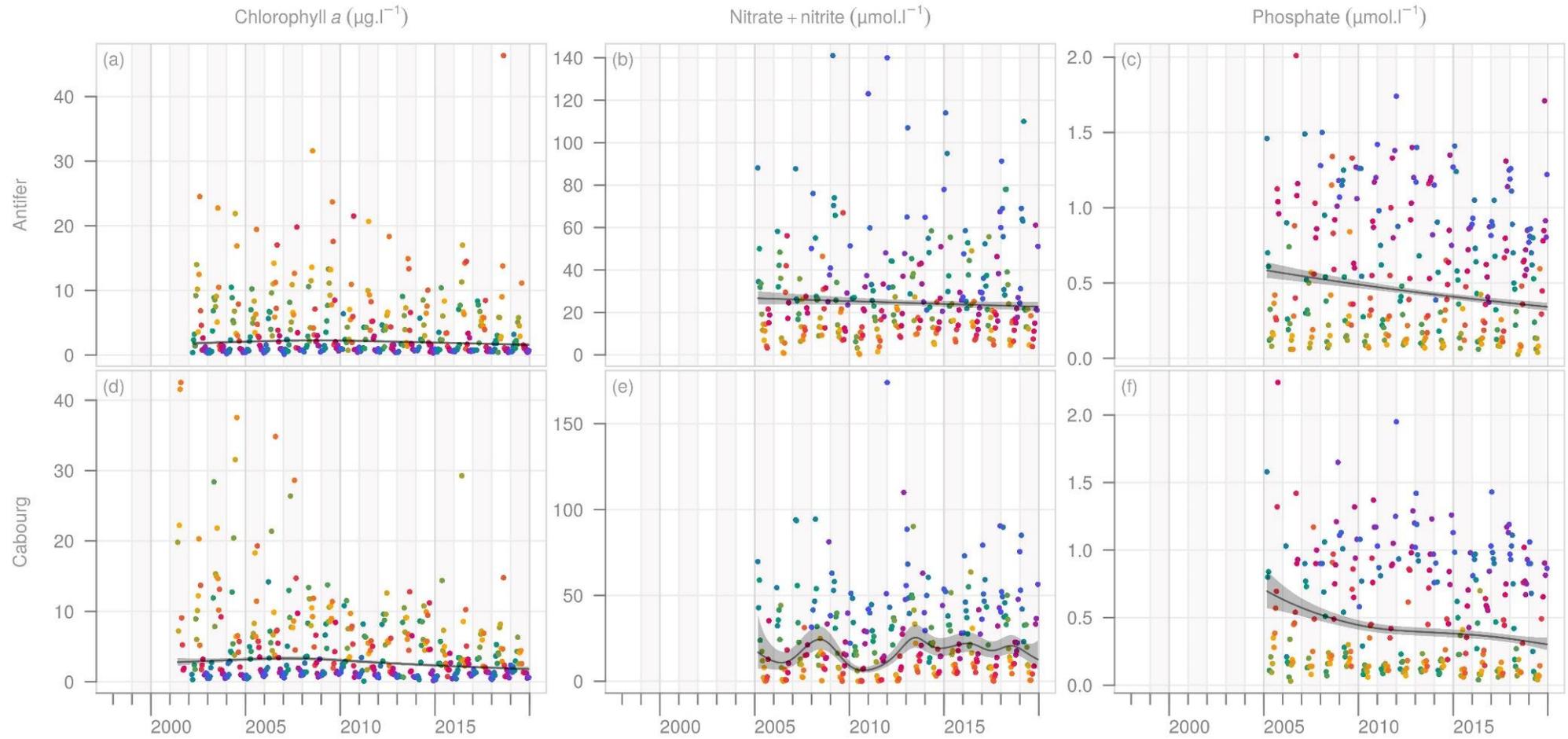


Figure 75 : Long-term trends with associated values for the in situ chlorophyll-a and nutrient concentrations seasonally adjusted from the REPHY stations Antifer (a, b, c) and Cabourg (d, e, f) using a DLM model. Shaded areas indicate a 90% confidence interval. Each dot in the trend plot represents a half-month value; blue = winter, green = spring, red = summer and purple = autumn.

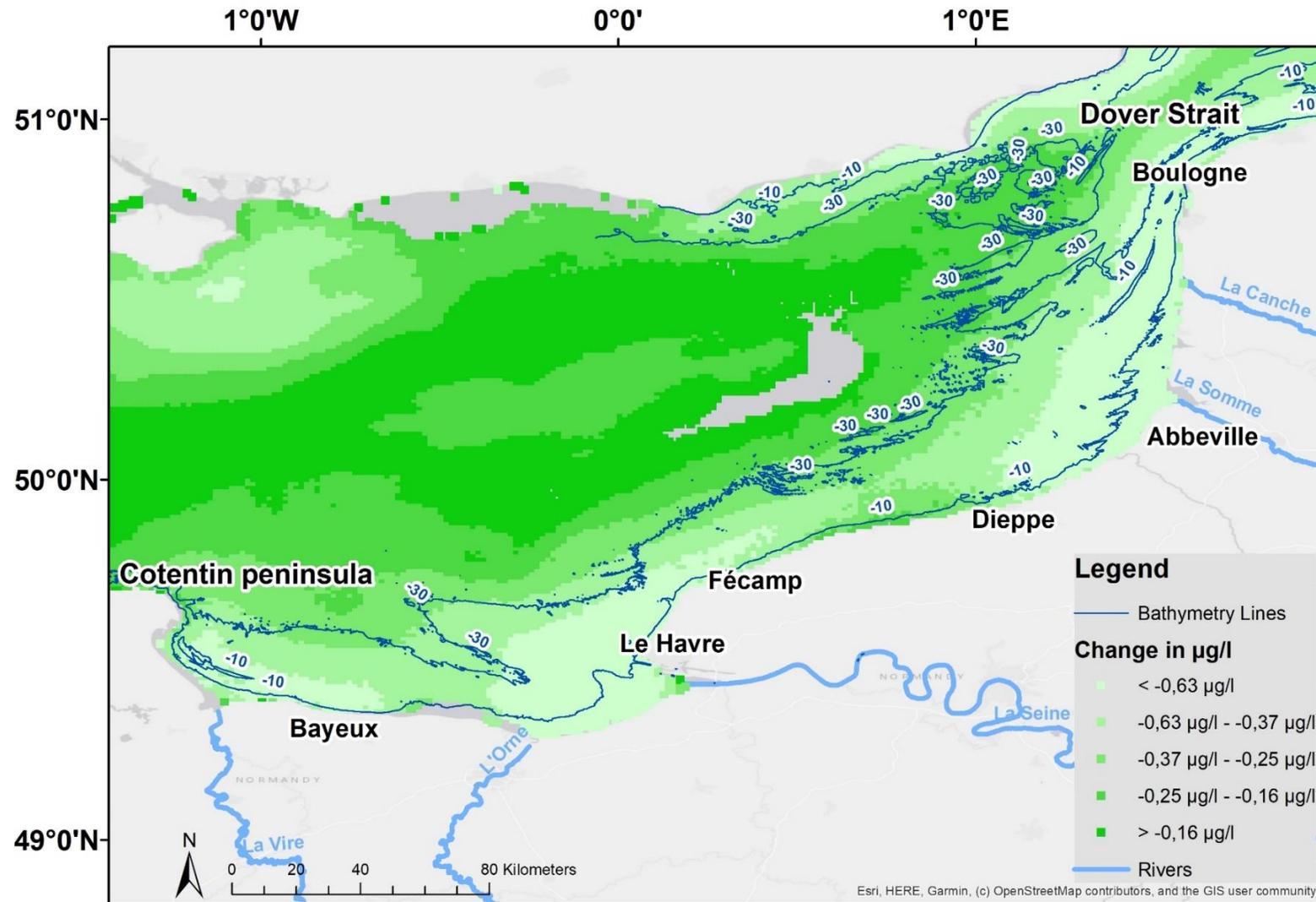


Figure 76 : Intensity of the change in Chlorophyll-a concentrations across the 21 years of the study in $\mu\text{g.l}^{-1}$ in the eastern English Channel. Legend classes are based on the percentiles calculated on the whole period (below 50th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 70th and 80th percentile; between the 80th and 90th percentile; and over the 90th percentile)

Annexe B: Information complémentaire : Cas d'étude sur le golfe de Gascogne

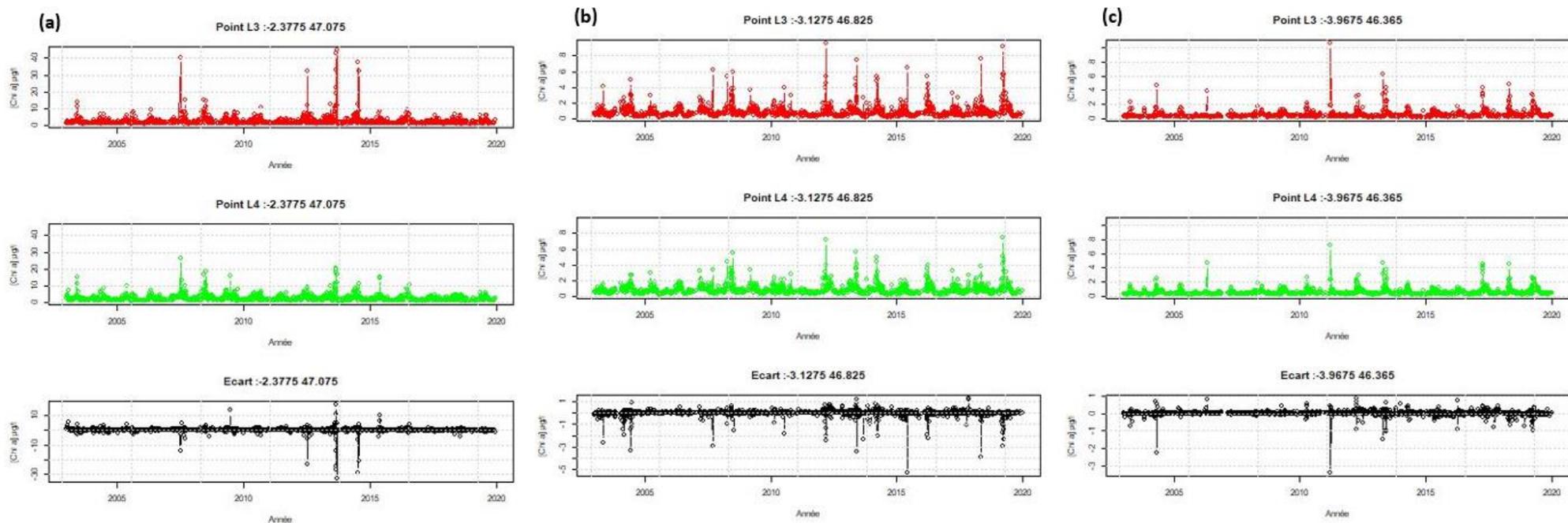


Figure 77 : Dynamique des écarts (L4-L3) des mesures journalières de concentrations en chlorophylle a en $\mu\text{g.l}^{-1}$ pour les points (a) « Embouchure Loire » (b) « Large embouchure Loire » (c) « Large Sud ».

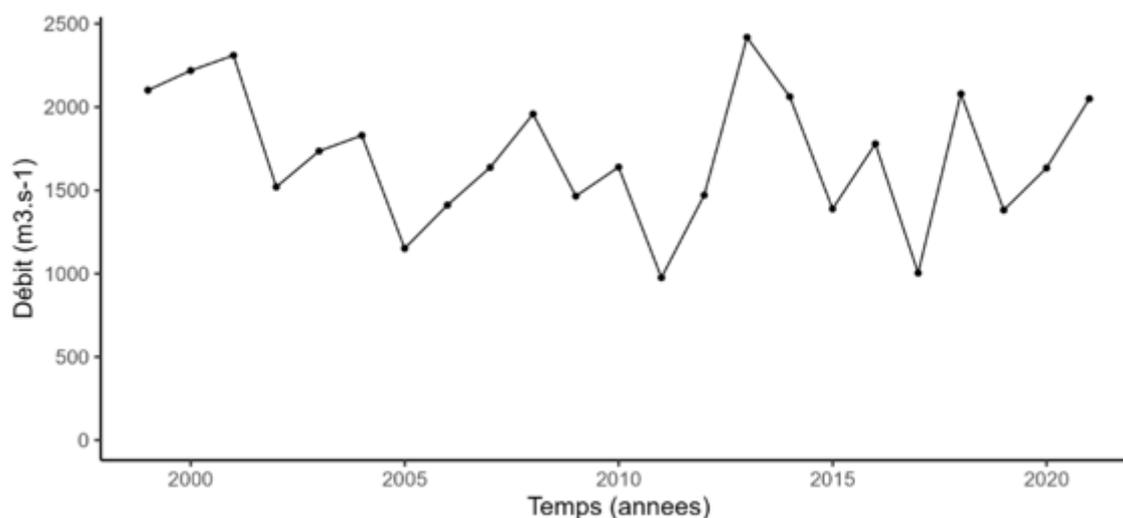


Figure 78 : Moyenne des débits cumulés ($m^3.s^{-1}$) de la Loire, La Gironde et l'Adour sur la période 1998-2021

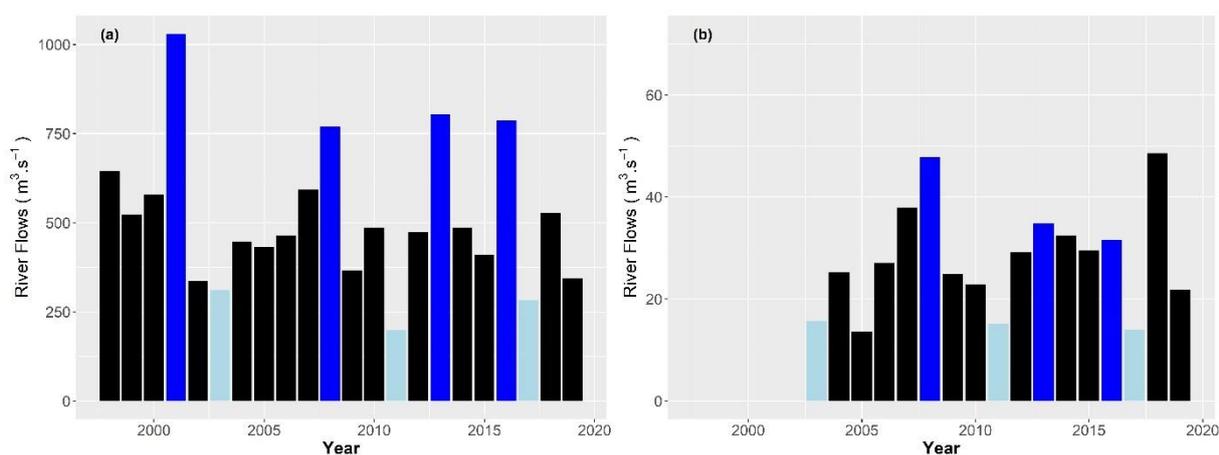


Figure 79 : Moyenne des débits ($m^3.s^{-1}$) de la Loire entre 1998 et 2019 (a) et de la Vilaine entre 2003 et 2019 (b) durant la période productive. Les valeurs bleu foncé représentent les données des années dites « humides » et les valeurs bleu clair représentent les valeurs pour les années dites « sèches ». Les valeurs définies pour la Loire ont été conservées pour la Vilaine.

La Loire montre ponctuellement des débits moyens importants pouvant dépasser $1000 m^3.s^{-1}$ au début de la série temporelle (figure 79a). Depuis 2003, pour les années les plus humides (2008, 2013 et 2016), les débits moyens restent inférieurs à $800 m^3.s^{-1}$ et atteignent un minimum de $200 m^3.s^{-1}$ en 2011 (figure 79a). Concernant la Vilaine, les débits moyens restent en dessous de $50 m^3.s^{-1}$, deux années humides se détachent en 2008 et 2018 avec 48 et $49 m^3.s^{-1}$ (figure 79b). L'année 2017 atteint le débit moyen minimum de $14 m^3.s^{-1}$.

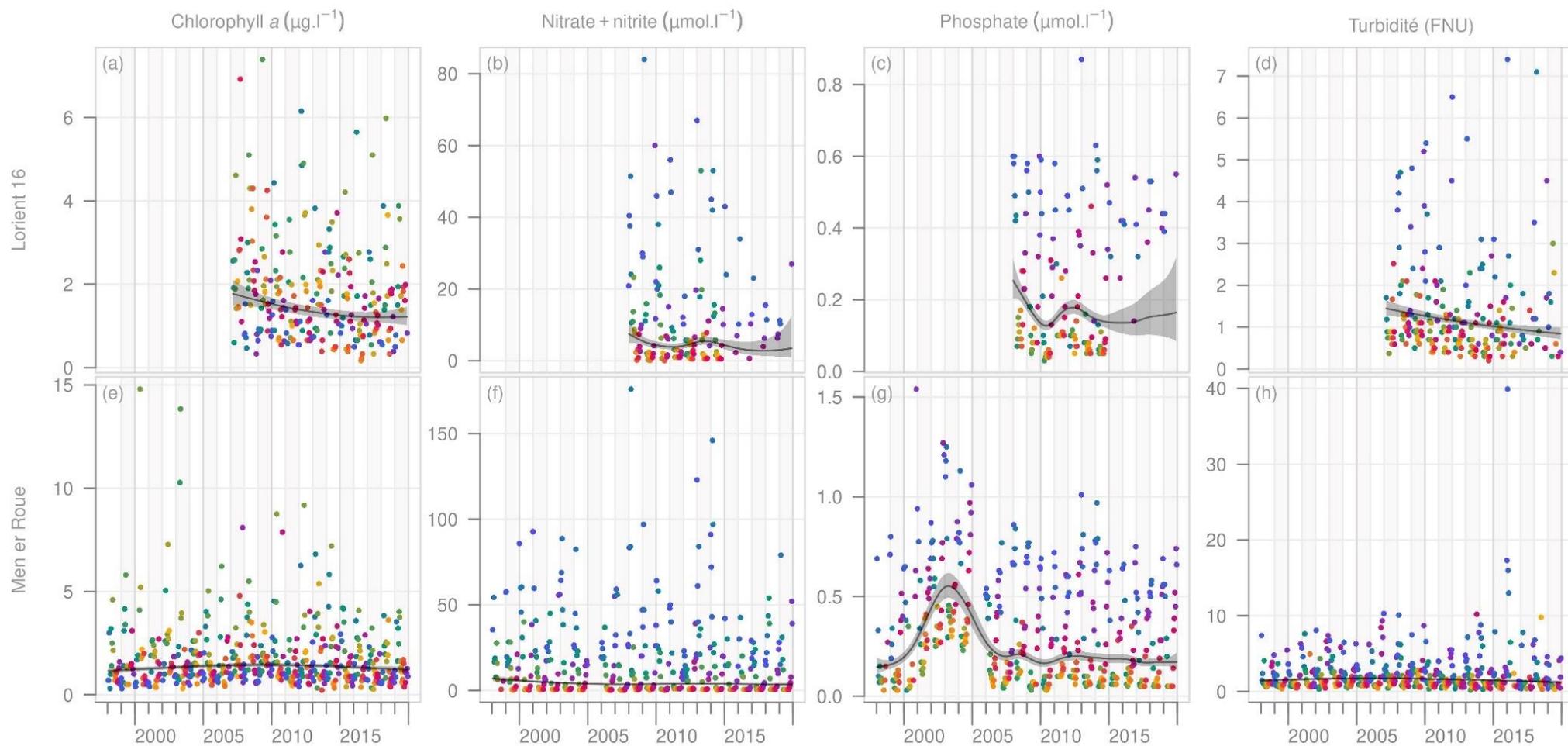


Figure 80 : Tendance désaisonnalisée des paramètres hydrologiques issus des DLM représentée avec les valeurs moyennes de chlorophylle a, nitrate+nitrite, phosphate et turbidité au demi mois pour les lieux REPHY Lorient 16 (a,b,c,d) et Men er Roué (e,f,g,h). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90%. Chaque point représente une valeur moyenne calculée pour un demi mois, le bleu représentant l'hiver, le vert le printemps, le rouge l'été et le violet l'automne.

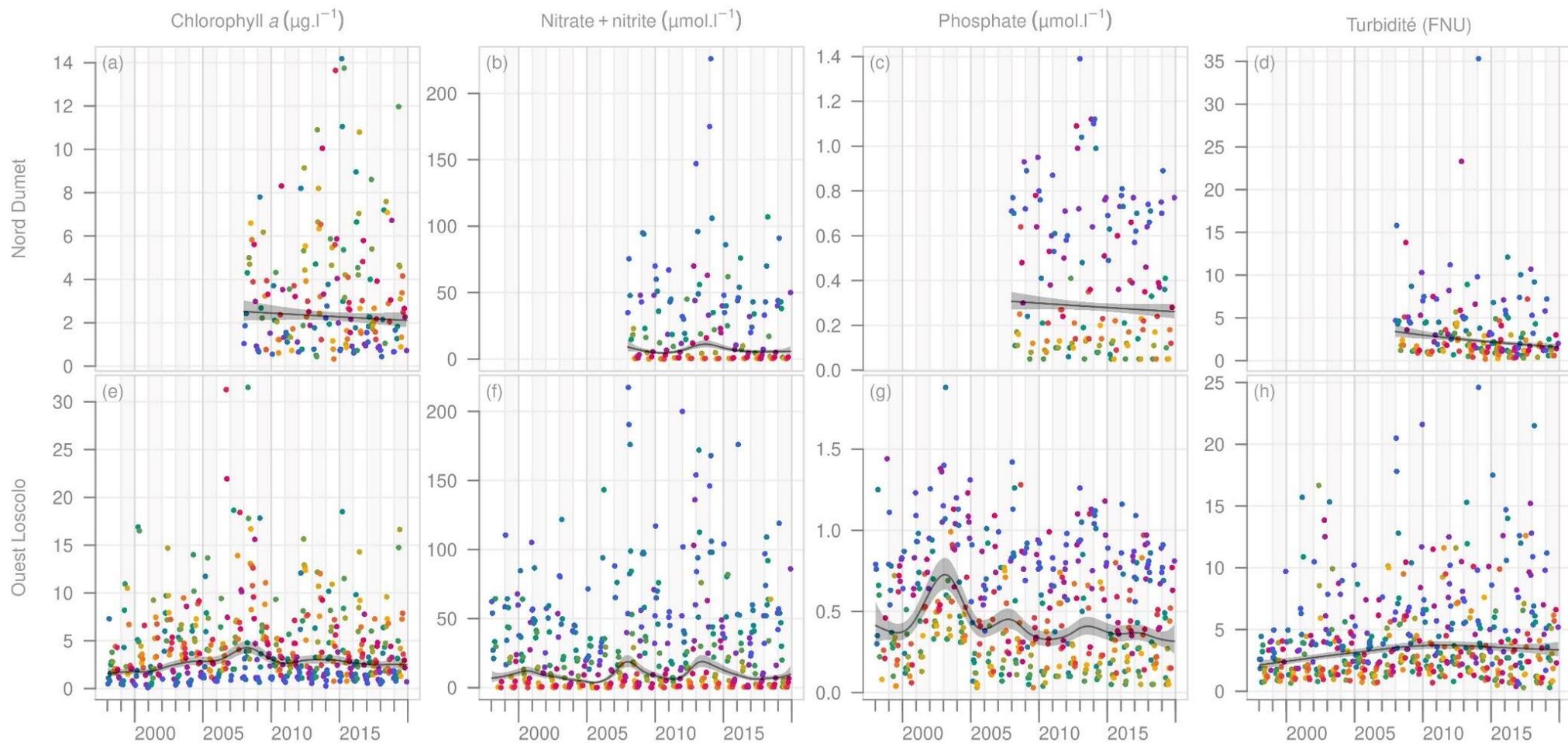


Figure 81 : Tendence désaisonnalisée des paramètres hydrologiques issue des DLM représentée avec les valeurs moyennes de chlorophylle a, nitrate+nitrite, phosphate et turbidité au demi mois pour les lieux REPHY Nord Dumet (a,b,c,d) et Ouest Loscolo (e,f,g,h). Les zones grises indiquent l'intervalle de confiance à 90%. Chaque point représente une valeur moyenne calculée pour un demi mois, le bleu représentant l'hiver, le vert le printemps, le rouge l'été et le violet l'automne.

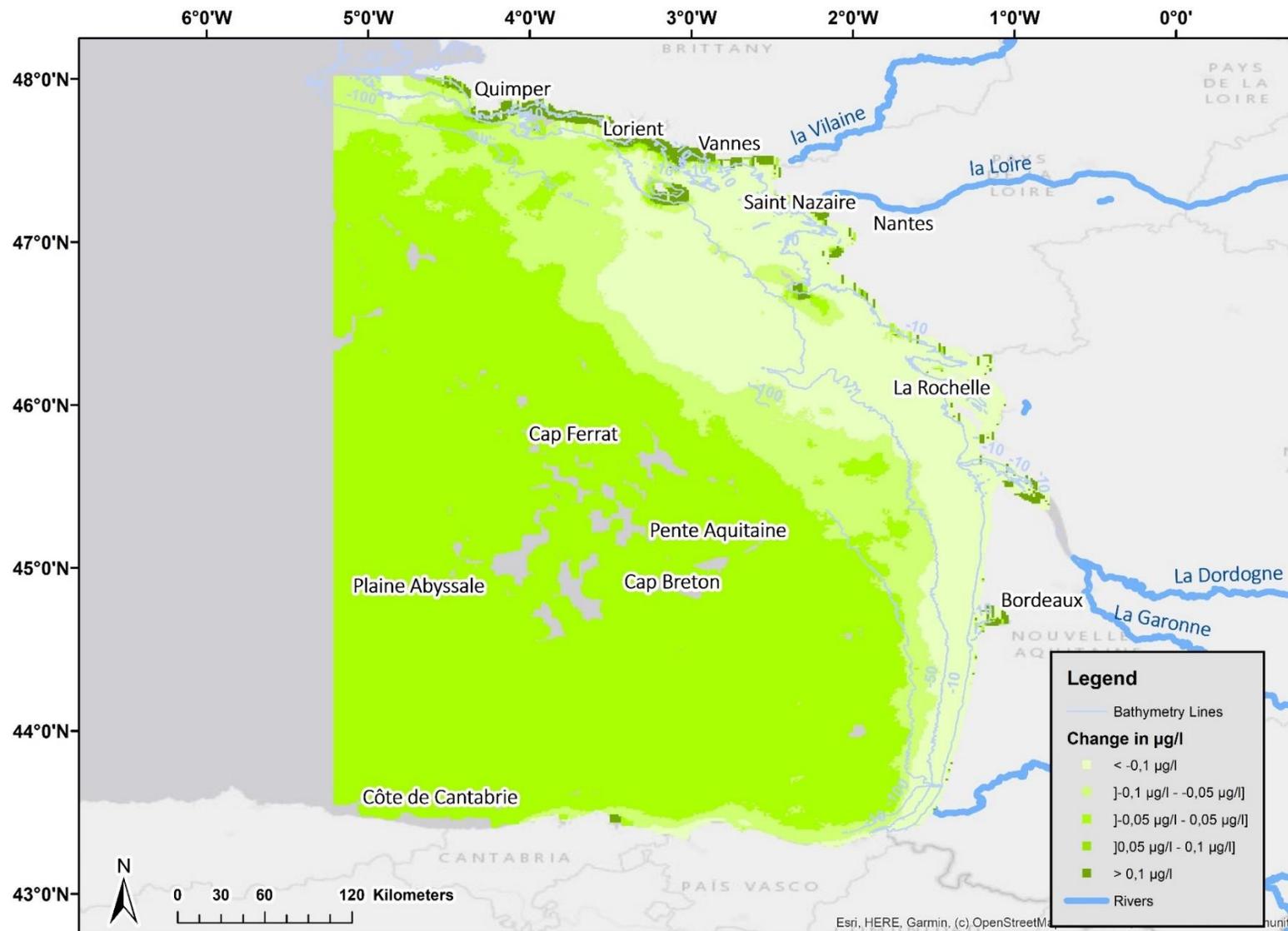


Figure 82 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle a au cours des 21 années de l'étude exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans le Sud Bretagne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM. Les pixels gris sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée

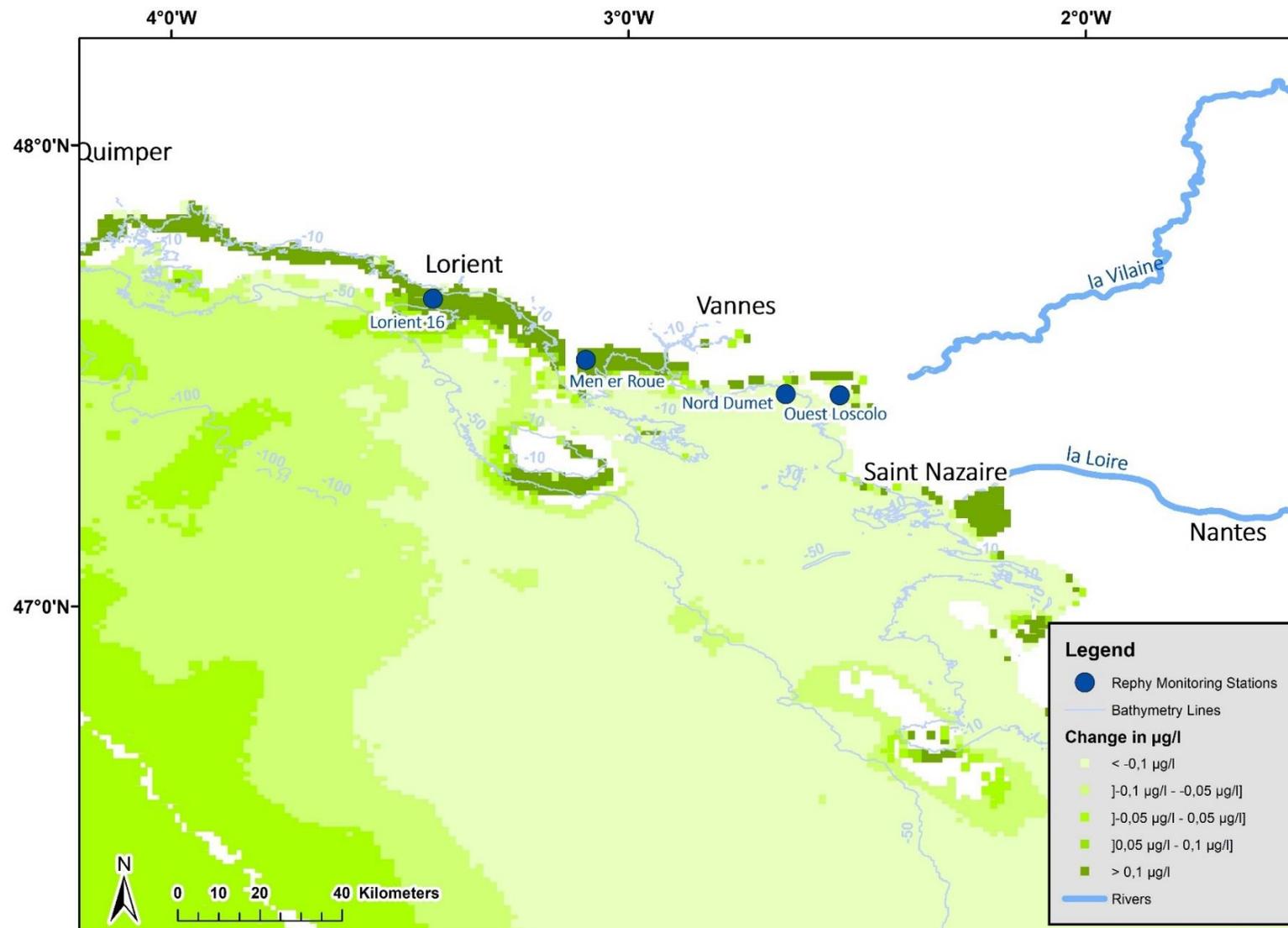


Figure 83 : Intensité du changement dans les concentrations en chlorophylle a au cours des 21 années de l'étude exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans le Sud Bretagne. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée.

Annexe C: Information complémentaire : Cas d'étude sur Mayotte

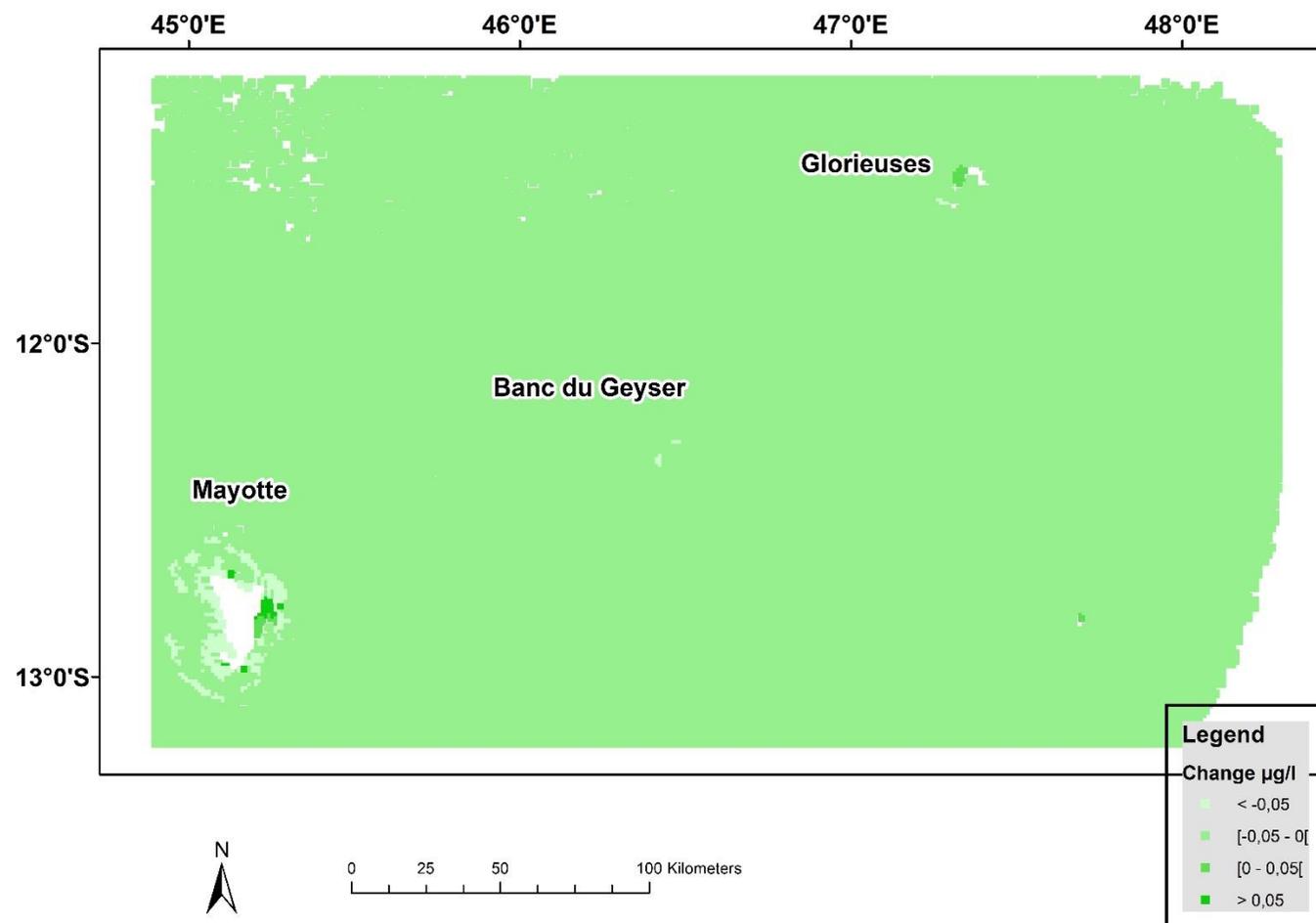


Figure 84 : Intensité des variations de la concentration en chlorophylle a entre 2003 et 2021 exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument MODIS). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

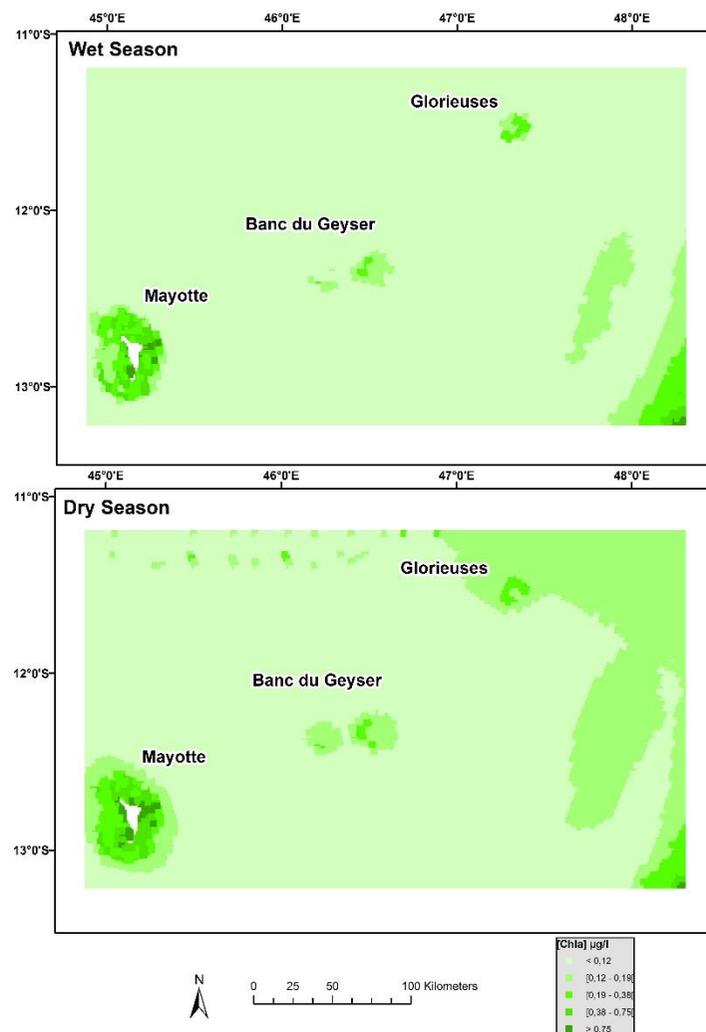


Figure 85 : Comparaison des moyennes saisonnières entre la saison humide et la saison sèche sur toute la période [2003;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données MODIS de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

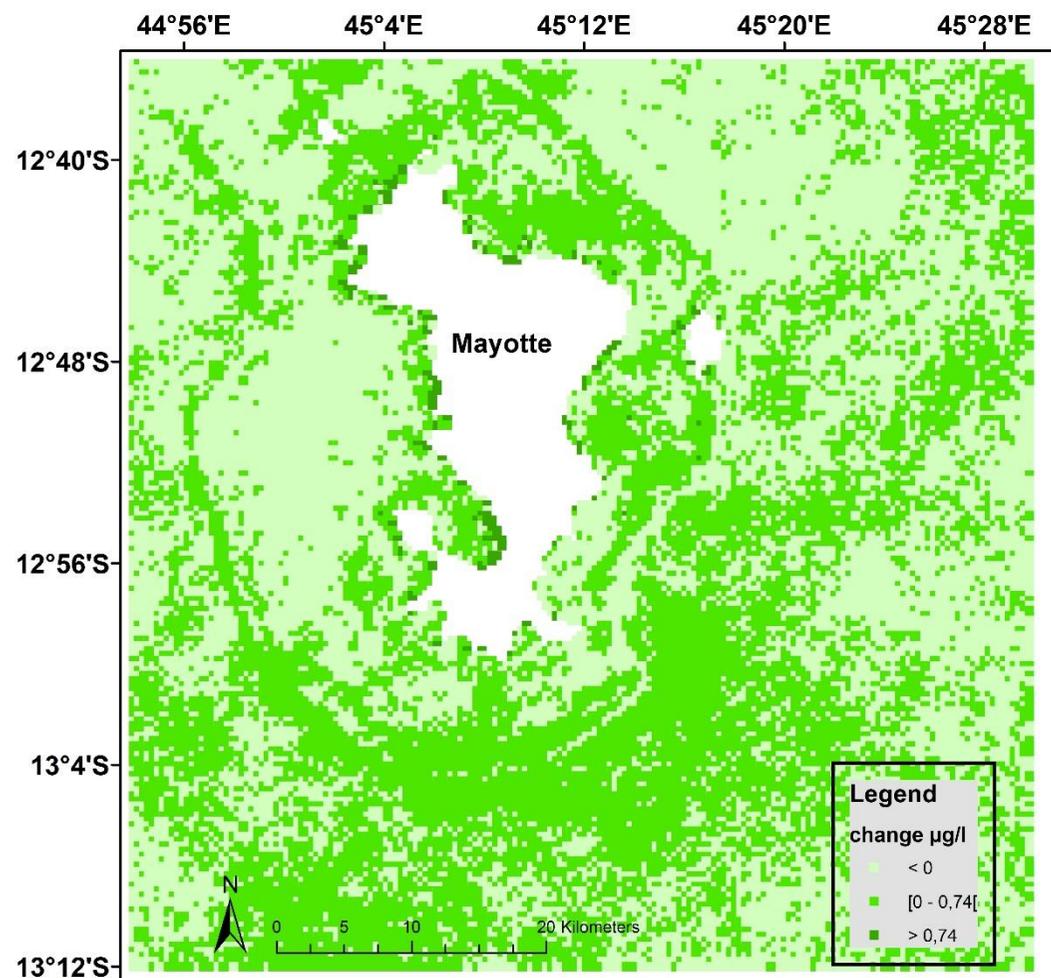


Figure 86 : Intensité des variations de la concentration en chlorophylle a entre 2016 et 2021 exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur la zone de Mayotte. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (instrument OLCI). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

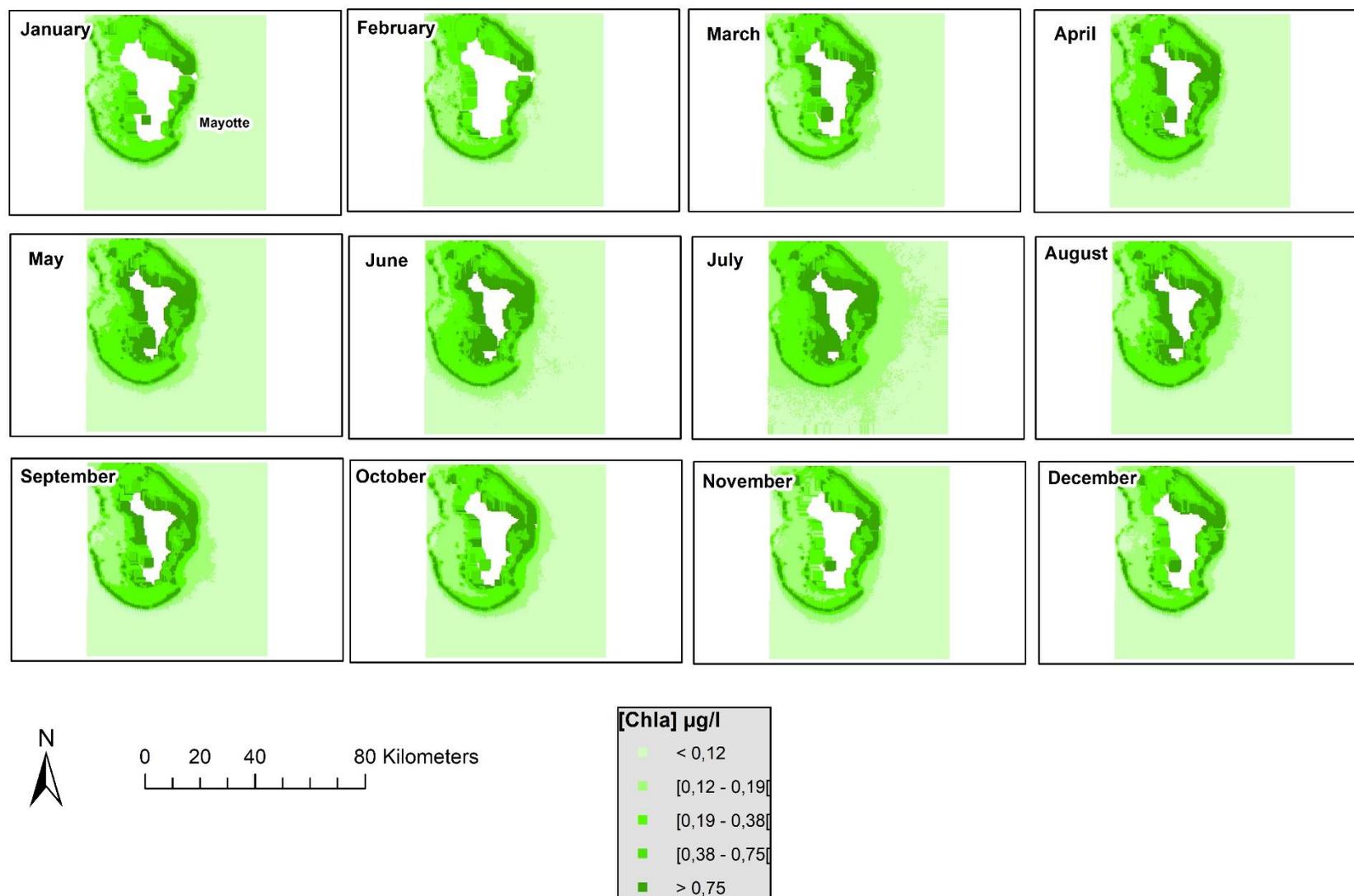


Figure 87 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles des concentrations en chlorophylle a calculées sur toute la période [2016;2021] exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

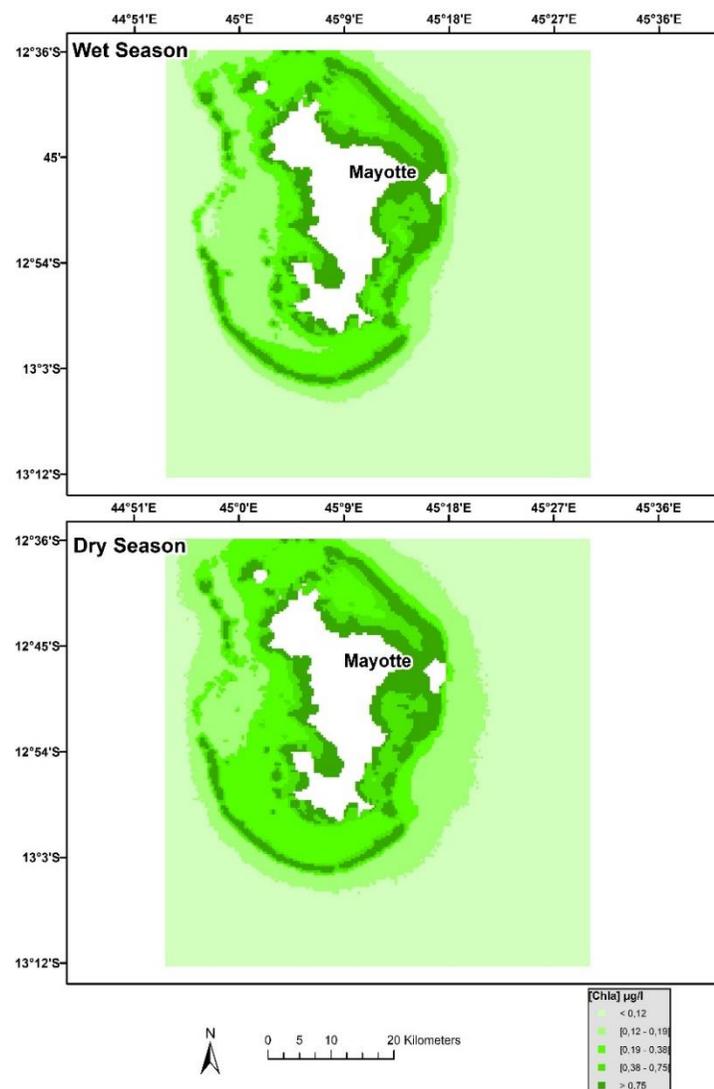


Figure 88 : Comparaison des moyennes saisonnières entre la saison humide et la saison sèche calculées sur toute la période [2016;2021] exprimées en $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ sur Mayotte. Calcul effectué à partir des données OLCI de niveau L3 en utilisant l'algorithme OC5. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée correspond aux zones émergées.

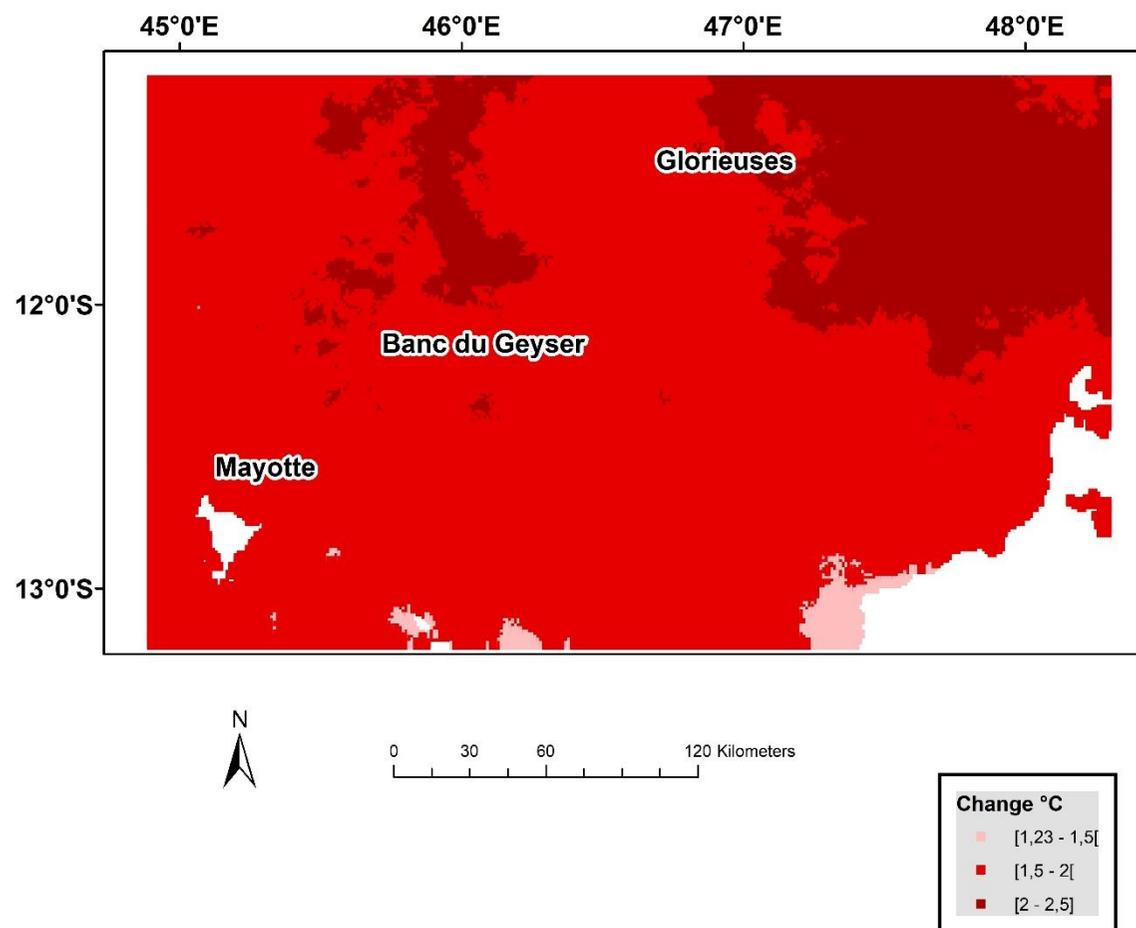


Figure 89 : Intensité des variations de la température entre 2003 et 2021 exprimée en °C sur la zone de Mayotte Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Estimation pour chaque pixel issu des séries temporelles de tendances désaisonnalisées traitées par les DLM (GHRSS). Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

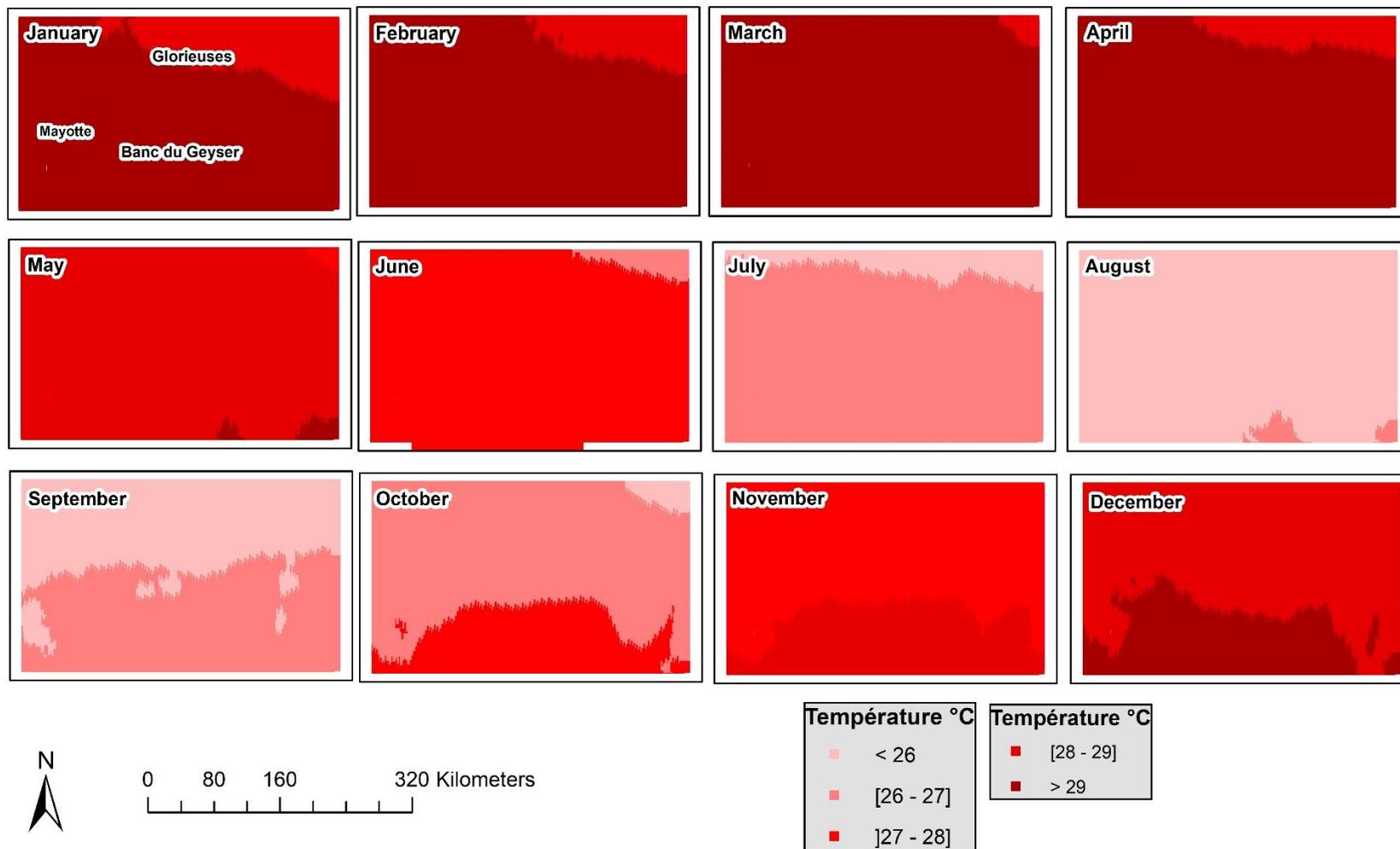


Figure 90 : Distributions spatiales des moyennes mensuelles de la température de surface calculées sur toute la période [2003;2021] exprimées en °C sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données GHRSSST. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

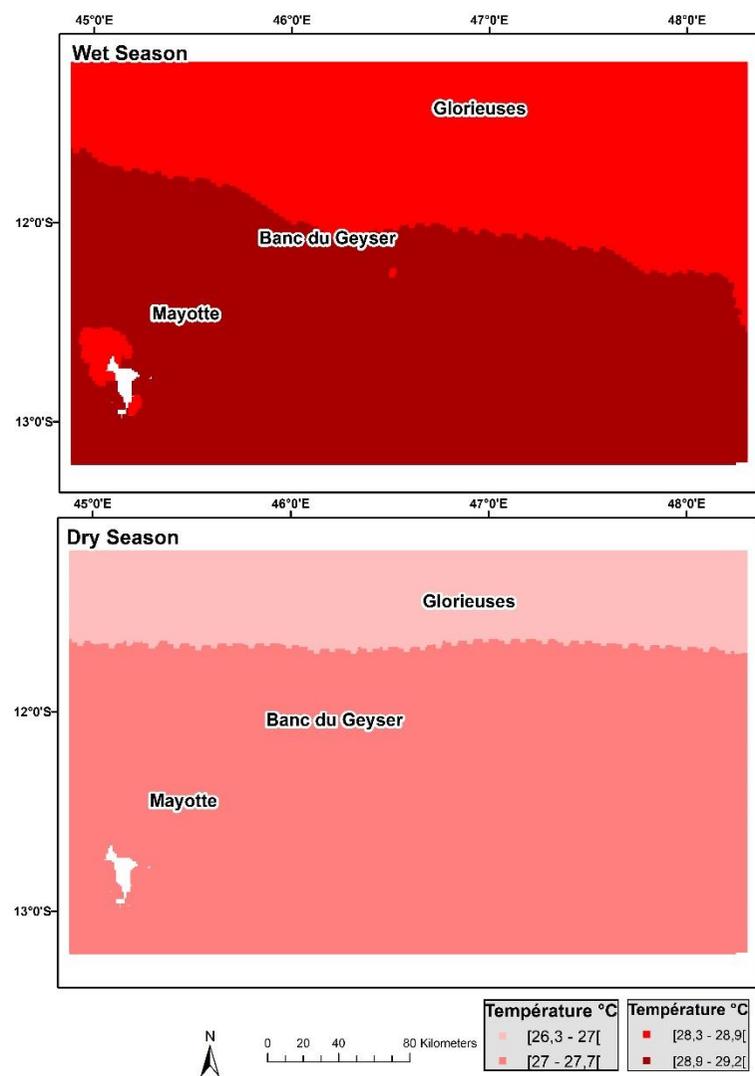


Figure 91 : Comparaison des moyennes saisonnières de la température entre la saison humide et la saison sèche sur toute la période [2003;2021] exprimées en °C sur la zone de Mayotte/banc du Geyser/Glorieuses. Calcul effectué à partir des données GHRSSST. Les pixels blancs sont des pixels pour lesquels aucune tendance monotone significative n'a été détectée ou correspondent aux zones émergées.

Titre : Dynamique de la biomasse phytoplanctonique à haute résolution spatio-temporelle par l'utilisation des données satellitaires et de la surveillance

Mots clés : chlorophylle a, modèle linéaire dynamique, satellite, séries temporelles, changement climatique, pressions anthropiques

Résumé : L'étude la biomasse phytoplanctonique est fondamentale pour comprendre le fonctionnement de l'environnement marin car elle est à la base de la chaîne alimentaire. Les études globales menées sur le réchauffement climatique semblent montrer notamment dans l'Atlantique Nord une baisse de cette biomasse associée au réchauffement des eaux marines. En utilisant un proxy de la biomasse phytoplanctonique, la concentration en chlorophylle a, on parvient à mobiliser diverses données adaptées à son étude et constituant des séries temporelles longues, allant de la donnée satellite jusqu'aux données très côtières des réseaux de surveillance, de flux de nutriments et de débits des fleuves. Plusieurs cas d'études ont été traités dans cette thèse, l'un centré sur la Manche l'autre sur le golfe de Gascogne en utilisant des

modèles linéaires dynamiques pour extraire les tendances des séries temporelles constituées. Les résultats montrent dans les deux cas une baisse généralisée de la chlorophylle a entre 1998 et 2019, avec un gradient côte-large marquant et, pour la Manche, une diminution importante de l'extension du fleuve côtier le long du littoral entre Le Havre et Dieppe. Un phénomène particulier en Sud Bretagne ressort avec une hausse de la chlorophylle entre Saint Nazaire et Quimper. La méthodologie employée a donc permis d'identifier des patrons généraux et d'expliquer au moins partiellement des particularités plus locales. Son utilisation pourrait être reprise dans le cadre des évaluations des directives européennes en permettant de donner un contexte général, mais aussi de comparer des périodes entre elles, voire de simuler des évaluations d'états en fonction de différents scénarios.

Title: Dynamic of phytoplankton biomass at high spatiotemporal resolution using satellite and monitoring data

Keywords : chlorophyll-a, dynamic linear model, satellite, time series, climate change, anthropic pressures

Abstract: The study of phytoplankton biomass is fundamental to understanding the functioning of the marine environment, as it forms the basis of the food chain. Global change studies seem to show a decline in this biomass, particularly in the North Atlantic, associated with the warming of marine waters. By using chlorophyll-a concentration as a proxy for phytoplankton biomass, we have been able to mobilise a variety of data adapted to its study and constituting long time series, ranging from satellite data to very coastal data from monitoring networks, nutrient flows and river flows. Several case studies were carried out in this thesis, one focusing on the English Channel and the other on the Bay of Biscay, using dynamic linear models to extract trends from time series.

In both cases, the results show a general decline in chlorophyll-a between 1998 and 2019, with a marked coast-wide gradient and, in the case of the Channel, a significant reduction in the extension of the coastal river along the coast between Le Havre and Dieppe. A particular phenomenon in southern Brittany stands out, with an increase in chlorophyll levels between Saint Nazaire and Quimper. The methodology employed has enabled to identify general patterns and, at least, partially explain more local particularities. It could be further used as part of the assessments of relevant European directives, providing a general context, as well as allowing comparisons between different periods, and even providing predictive informations via scenarios by simulating environment state.