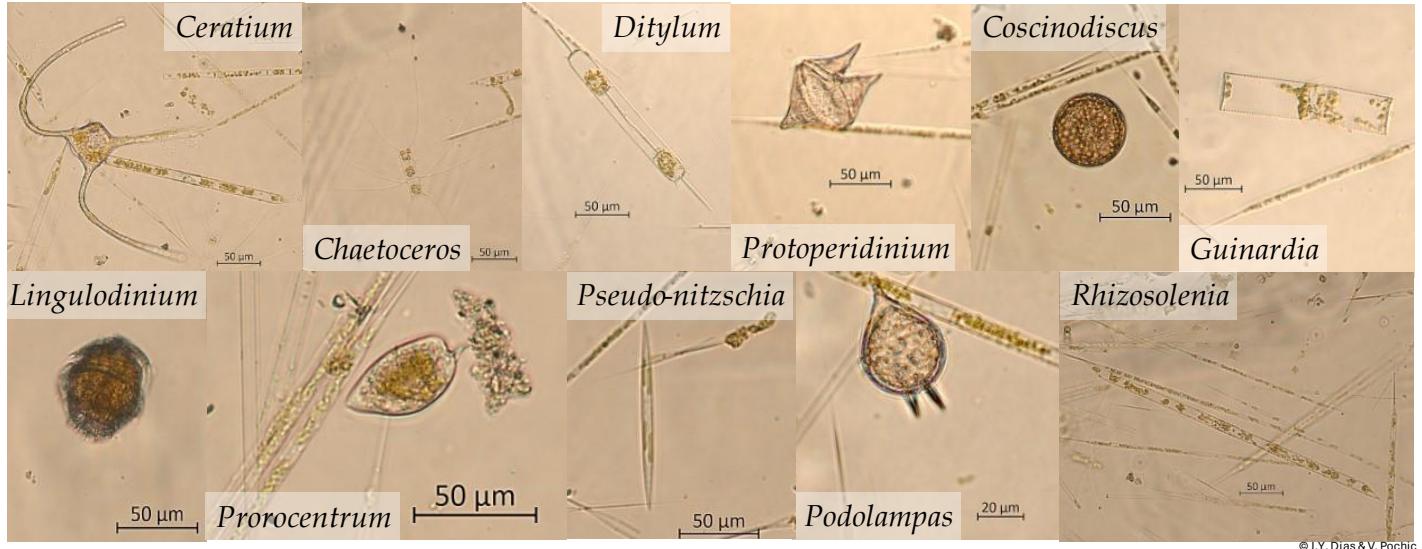


**Thèse de Master
Année 2023-2024
Master Sciences de la Mer**

Structure et composition de la communauté phytoplanctonique
sur les côtes françaises : évolution à long terme et réponses aux
blooms de dinoflagellés et diatomées

Jean-Yves DIAS



Réalisé sous la responsabilité de Samuel CHAFFRON (LS2N), Pierre GERNEZ
(ISOMer) et Victor POCHIC (ISOMer, IFREMER-LERMPL)

Institut des Substances et des Organismes de la Mer (ISOMer) & Laboratoire des Sciences du
Numérique de Nantes (LS2N)
Nantes Université

A qui de droit,

L'administration du Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université, est l'unique dépositaire des manuscrits servant à valider les Thèses de Master. Nous ne diffusons des copies que sur demande écrite, après avoir sollicité l'accord de l'auteur et du ou des responsables du stage qui a conduit à l'écriture de la Thèse. En apposant la mention ci-dessous dans la première page du manuscrit (page de couverture intérieure), nous nous engageons à ne pas diffuser le manuscrit et à transmettre toute demande à l'auteur et au responsable de stage qui la traitera indépendamment.

Alain NIERGA

Gestionnaire de la formation

SORBONNE UNIVERSITE
FACULTE SCIENCES et INGENIERIE
MASTER SCIENCES DE LA MER
Tour 46 - 46/00 - Etage 1 BC 6
4 place JUSSIEU
75252 PARIS Cedex 05

Avertissement/Disclaimer

Cette Thèse de Master a été réalisée de manière indépendante, pour remplir une partie des conditions d'obtention du titre de Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université. Aucune autre assistance ou source que celles mentionnées n'ont été utilisées. Aucunes données ne pourra être prise de ce manuscrit sans l'approbation de l'auteur et du responsable de stage.

This Master Thesis has been independently composed for the partial fulfillment of the title of Master of Science in Marine Sciences at University «Sorbonne Université». No other than the indicated aid and sources have been used. It has not been presented to any other examination board. No data can be taken out of this manuscript without prior approval of the author and the thesis-promoter.

Sommaire

Remerciements	4
Liste des figures et tableaux	5
Liste des symboles et abréviations	6
I. Introduction	7
II. Matériels et méthodes.....	11
a) <i>Données utilisées</i>	11
b) <i>Régionalisation</i>	12
c) <i>Détection et caractérisation des blooms phytoplanctoniques</i>	13
d) <i>Structure des communautés phytoplanctoniques</i>	14
e) <i>Composition de la communauté.....</i>	15
f) <i>Tests de comparaison et de corrélations.....</i>	16
g) <i>Variations temporelles et tendances globales</i>	17
h) <i>Outils numériques et principe FAIR</i>	17
III. Résultats.....	17
a) <i>Régionalisation</i>	17
b) <i>Tendances à long terme</i>	21
c) <i>Les blooms de diatomées et dinoflagellés.....</i>	23
IV. Discussion	27
a) <i>Des différences régionales marquées.....</i>	27
b) <i>Des changements locaux dans la composition et la structure des communautés</i>	29
c) <i>L'impact des blooms est région- et taxon-spécifique</i>	31
V. Conclusion et perspectives	37
Bibliographie	38
Annexes.....	49

“Life did not take over the world by combat, but by networking.”
Lynn Margulis

Remerciements

Tout d'abord je souhaite remercier chaleureusement l'intégralité des personnes impliquées dans le Réseau de surveillance du phytoplancton et de l'hydrologie des eaux littorales (REPHY), à l'IFREMER, à la coordination nationale, Maud LEMOINE et Nadine NEAUD-MASSON, notamment pour nous avoir fourni les données essentielles à ce stage, mais également à l'ensemble des opérateurs, des navigants, dans les différents « LER » de France pour avoir échantillonné, analysé, identifié et compté ce sacré phytoplancton. C'est un travail titanique qu'il convient de reconnaître et d'apprécier à sa juste valeur.

Je souhaite évidemment remercier i.n.f.i.n.i.m.e.n.t mes tuteurs, Samuel CHAFFRON, Pierre GERNEZ et Victor POCHIC, pour m'avoir fait confiance pour ces deux stages de master, m'avoir donné la chance de travailler mon propre sujet de M2, je ne saurai vous remercier assez. Ces 2+6 mois (et je n'oublie après le rendu de ce rapport, bien trop court :)) ont été absolument parfaits, votre encadrement a été absolument parfait, c'est véritablement pour moi un exemple que je souhaite reproduire par la suite. J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler tout au long de ce stage, énormément appris, notamment sur les réseaux d'association, chers à Samuel, mais également sur tout le phytoplancton, et particulièrement les dinoflagellés, extrêmement chers à Victor. Un regret, ne pas avoir plus de blooms qui correspondent à des eaux colorées, l'idée initiale, nous essaierons de faire ça Pierre. Merci de m'avoir conseillé, écouté mes mauvaises idées aussi, réorienté quand il le fallait, guidé, transmis vos connaissances, aidé à rédiger ce rapport. Avoir été votre stagiaire et travailler avec vous a été un véritable plaisir. Sincèrement merci. Peu importe ce qu'il en ressortira niveau master je suis extrêmement fier du travail que nous avons fourni, nous avons vraiment réalisé un travail de recherche de qualité.

J'aimerai également remercier les rapporteurs pour leurs futurs retours qui nous seront utiles pour la suite de ce travail.

Plus personnel, j'aimerai remercier ma chérie, Julia, pour cette colocation extrêmement bénéfique, de m'avoir supporté quand je travaillais en écoutant strictement rien à ce qu'elle me racontait ou un peu tard... nous referons ça.

Ce stage marque également la fin de ces deux ans de master, j'aimerai remercier l'intégralité des personnels et enseignants-chercheurs, de Roscoff à Villefranche, pour nous avoir accueilli et de m'avoir transmis les connaissances et compétences fondamentales en écologie marine. Enfin, un merci à deux camarades et amies en particulier, Héloïse et Mélanie, pour m'avoir supporté et pour tous ces travaux de groupes.

Merci à tous.

Liste des figures et tableaux

N° de Figure	Légende
1	Carte des stations REPHY sélectionnées pour l'étude. Chaque couleur correspond à la région associée.
2	Abondance relative moyenne par mois entre mars 2007 et août 2022 et par région des 4 genres majoritaires par région et par saison.
3	Corrélations entre les métriques topologiques et, les paramètres physico-chimiques (A), les indices de diversité (B)
4	Regroupement des stations en fonction de leurs valeurs τ pour les différents paramètres considérés (A) et des paramètres en fonction de leurs valeurs τ pour les stations étudiées (B).
5	Boxplot pour les différentes métriques topologiques entre avant, pendant et après un épisode de bloom de dinoflagellés et de diatomées, pour chaque région.
N° de Tableau	Légende
I	Taxons centraux des réseaux d'associations pour chaque région étudiée.
II	Valeurs τ et tendance pour chaque paramètre étudié et pour chaque station, ainsi que moyenné par région.

Liste des symboles et abréviations

Symbole/sigle	Description	Valeur	Unité	Unité SI
-	Abondance du phytoplancton	-	cellules.L-1	= 10^{-3} cell.m ⁻³
τ	τ de Kendall permettant d'estimer l'amplitude et le sens d'une tendance temporelle	-	-	-
a	Coefficient multiplicatif permettant d'ajuster le seuil de détection des outliers	2.32	-	-
Assort	Assortativité	-	-	-
C_tance	Connectance	-	-	-
CHLOROA	Concentration en chlorophylle <i>a</i>	-	mg.L-1	= 0.001 kg.m ⁻³
D_liens	Densité	-	-	-
LML	Longueur moyenne des liens	-	-	-
M()	Médiane	-	-	-
Mod	Modularité	-	-	-
N_noeuds	Nombre de nœuds	-	-	-
Nat_connect	Connectivité naturelle	-	-	-
NH4	Concentration en ammonium	-	mg.L-1	= 0.001 kg.m ⁻³
NO3+NO2	Concentration en nitrate + nitrite	-	mg.L-1	= 0.001 kg.m ⁻³
OXYGENE	Concentration en dioxygène	-	mg.L-1	= 0.001 kg.m ⁻³
PO4	Concentration en phosphate	-	mg.L-1	= 0.001 kg.m ⁻³
SALI	Salinité	-	PSU	NA
SIOSH	Concentration en silice	-	mg.L-1	= 0.001 kg.m ⁻³
TEMP	Température	-	°C	= T(°C) +273.15
TURB	Turbidité	-	NTU	NA
TURB-FNU	Turbidité	-	FNU	NA

Abréviation	Description
ACP	Analyse en composantes principales
CA	Analyse des correspondances
CAH	Classification ascendante hiérarchique
EM-PCA	Algorithme "expectation-minimization for principal component analysis"
FAIR	Findable Accessible Interoperable Reusable
FNU	Unité formazin néphélométrique
HAB	Harmful algal blooms : Blooms d'algues nuisibles
ICES	Conseil international pour l'exploration de la mer
IDH	Hypothèse de turbulence intermédiaire
IFREMER	Institut français pour l'exploration de la mer
MAD	Ecart absolu à la médiane
N/P	Rapport azote sur phosphate : Rapport de Redfield
NTU	Unité de turbidité néphélométrique
PST	Paralytic shellfish toxins : Toxines paralysantes pour les coquillages
PSU	Practical salinity unit : Unité pratique de salinité
REPHY	Réseau de surveillance du phytoplancton et de l'hydrologie des eaux littorales
Rspé	Richesse spécifique
STL	Décomposition tendance-saisonnière par loess

I. Introduction

Les efflorescences ou blooms phytoplanctoniques passionnent et intriguent les océanographes depuis des décennies. Une des premières mentions d'un bloom phytoplanctonique marin a été rapportée lors du voyage de James Cook de 1768 à 1771 lors duquel Joseph Banks décrit ce que les marins appelaient la « sciure de mer », un phénomène qu'on attribue aujourd'hui aux blooms d'une cyanobactérie, *Trichodesmium* (Fogg, 1990). Le phytoplancton est très rapidement considéré comme la base de toute vie marine : la première expédition visant à l'étude des microorganismes marins, menée en 1889 par Victor Hensen, décrit le plancton comme étant « le sang de la mer » (Karlusich *et al.*, 2020). Les blooms de phytoplancton constituent donc un sujet majeur en écologie marine.

Pour comprendre les blooms, les premiers océanographes se sont souvent focalisés sur le bloom printanier en Atlantique Nord (Behrenfeld et Boss, 2014). Le bloom printanier se caractérise par l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique (matérialisée par l'abondance cellulaire et la concentration en chlorophylle *a*) après la période hivernale. Le concept général des cycles des blooms phytoplanctoniques s'est développé entre la fin du XIX^{ème} et le début du XX^{ème} siècle avec la synthèse par Gran et Braarud (1932). Dans le modèle proposé par ces auteurs, la couche superficielle de l'océan est rechargée en nutriments par le mélange hivernal suivi au printemps par la stratification de la colonne d'eau puis l'augmentation de l'éclairement solaire qui stimulent la division du phytoplancton jusqu'à provoquer le début du bloom. De ce concept général sont nées différentes théories dont plusieurs restent utilisées aujourd'hui. L'hypothèse la plus reprise est celle de Sverdrup (1953), dite de profondeur critique de mélange. Selon celle-ci, le mélange vertical entraîne le phytoplancton bien au-delà de la profondeur euphotique, conduisant à des taux de division inférieurs au taux de perte, ainsi la biomasse phytoplanctonique décroît. Toutefois, avec l'arrivée du printemps, le rétrécissement de la couche de mélange, l'augmentation de l'éclairement incident et l'approfondissement de la couche euphotique entraînent l'augmentation de la production photosynthétique jusqu'à un point de bascule où la croissance phytoplanctonique devient supérieure aux pertes : c'est le début du bloom. Une autre hypothèse est celle de la turbulence critique : elle propose que les taux de mortalité sont constants et que la division phytoplanctonique n'est limitée que par la pénétration de la lumière, ainsi un mélange actif permet au phytoplancton de se retrouver transitoirement dans une couche davantage éclairée permettant l'apparition d'un bloom (Huisman *et al.*, 1999, 2002). Plus récemment, Behrenfeld (2010) a proposé une hypothèse alternative : la « disturbance-recovery » en s'appuyant sur des données d'observation de la chlorophylle *a* couplées à un modèle de croissance du phytoplancton en

Atlantique Nord. Celle-ci intègre les relations biotiques aux processus physiques en évoquant un découplage (apparemment contre-intuitif) entre la division du phytoplancton et l'accumulation de biomasse. Selon cette hypothèse, la biomasse augmente au moment de l'année où le taux de croissance du phytoplancton est le plus faible, mais qui correspond à la période où la pression de broutage est minimale, en raison d'une dilution de la concentration des prédateurs par le fort mélange vertical (Gai *et al.*, 2023). A l'inverse, le bloom se termine lors d'une période de forte croissance du phytoplancton car le taux de pertes augmente fortement, notamment en raison du broutage par le zooplancton. L'initiation du bloom s'expliquerait par une faible pression de broutage, et sa terminaison par une pression de broutage élevée en lien avec un recouplage des relations proies-prédateurs (Behrenfeld *et al.*, 2013).

Si l'étude des blooms printaniers dans l'océan a indubitablement contribué à notre compréhension de l'écologie du phytoplancton, elle pourrait également avoir restreint nos perspectives. Dans les environnements côtiers, et parfois indépendamment du bloom printanier, des blooms phytoplanctoniques exercent une influence considérable sur les communautés marines. Parmi elles, les efflorescences algales nuisibles (harmful algal blooms, HAB) ont des répercussions sur la santé humaine (Backer et McGillicuddy, Jr., 2006), l'économie (Anderson, 2009) et les écosystèmes (Belin *et al.*, 2021). Des blooms dans différents écosystèmes peuvent avoir différents niveaux de prédictibilité, et peuvent être gouvernés par des propriétés différentes (Norberg 2004). Smayda (1997) critique la construction des concepts et théories des blooms basés sur le bloom printanier, généralement dominé par les diatomées : « *Les préjugés sur les blooms printaniers de diatomées, l'approche réductionniste de l'ensemble de la communauté, les paradigmes dérivés et les approches expérimentales compromettent la recherche sur les efflorescences algales nuisibles et les efflorescences de phytoplancton en général* ». Parmi les organismes responsables de blooms, les diatomées se comportent plutôt comme des espèces pérennes avec des répartitions cosmopolites et ont une stratégie d'efflorescence relativement uniforme et cyclique. A l'inverse, les dinoflagellés se comportent plutôt comme des espèces annuelles dont les occurrences sont parfois éphémères et monospécifiques, avec une forte variabilité interannuelle. Ils sont diversifiés sur le plan écophysiologique, présentant des niches écologiques plutôt restreintes (Smayda et Reynolds, 2003). Certains dinoflagellés, en proliférant, peuvent dominer la communauté microphytoplanctonique et former des eaux colorées (Gernez *et al.*, 2023), comme *Lepidodinium chlorophorum* (Elbrächter & Schnepf, 1996) dont les efflorescences vertes entraînent parfois des anoxies nuisibles pour la faune marine (Roux *et al.*, 2022). De plus, certains dinoflagellés comme *Alexandrium minutum* (Halim, 1960) produisent des

toxines dangereuses pour les consommateurs de coquillages (Anderson *et al.*, 2012). Les blooms de diatomées et de dinoflagellés ont des déterminants et des conséquences bien différents.

L'approche unifiée de l'étude des blooms est d'autant plus complexe qu'il n'existe pas de consensus dans la communauté scientifique sur ce qui constitue un épisode de bloom. La majorité des études définissent un bloom par une biomasse exceptionnelle, en accord avec la réunion de 1984 du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (ICES) le définissant comme une déviation « au cycle normal de la biomasse phytoplanctonique » (Parker 1987 ; Smayda 1997). D'autres définitions se basent sur un seuil, souvent arbitraire, de concentration chlorophyllienne (Tett, 1987) ou d'abondance de cellules (Kim *et al.*, 1993). Toutefois, ce seuil se doit d'être relatif à une zone donnée : dans un environnement oligotrophe, une forte biomasse n'est pas à la même concentration que dans un milieu eutrophe : leur niveau de base étant bien différent (Smayda, 1997). Isles et Pomati (2021) critiquent ces deux approches. Selon eux, les définitions de seuil sont certes utiles pour étudier l'impact des blooms mais ne peuvent pas être utilisées pour les prédire. Quant à celle de l'ICES, ils considèrent cette définition comme étant inadéquate pour les blooms cycliques, le bloom faisant partie du cycle normal de la biomasse phytoplanctonique. D'autres auteurs définissent un bloom lorsqu'un taxon est en proportion anormalement élevée (Molot *et al.*, 2014). D'autres définitions écophysiologiques sont proposées basées sur les taux de croissance et de pertes. Les blooms sont alors considérés comme des événements durant lesquels une croissance forte du phytoplancton dépasse largement les pertes (Kiørboe *et al.* 1996), bien que ces flux soient souvent difficiles à mesurer (Isles et Pomati, 2021). On retrouve là l'importance de la préation dans les dynamiques de blooms phytoplanctoniques soulignée par Behrenfeld (2010).

Poursuivant ce raisonnement, on observe qu'un nombre restreint de diatomées domine généralement la communauté phytoplanctonique (Behrenfeld et Boss, 2014), alors qu'elles ont des taux de croissance et des affinités pour les nutriments semblables aux espèces plus rares. Cela pourrait s'expliquer par une sélectivité du zooplancton pour leur proie (Mariani *et al.*, 2013). Un bloom pourrait alors être considéré comme le résultat d'une cascade d'interactions, où l'espèce dominante ne serait pas la plus compétitive mais la moins intéressante pour le zooplancton (Irigoién *et al.*, 2005). Les dinoflagellés ont acquis des adaptations particulières : production de toxines qui protègent du broutage (Assmy et Smetacek, 2009), migrations verticales (Zheng *et al.*, 2023), et la mixotrophie qui peut représenter un avantage en rendant la croissance non strictement dépendante de l'apport de nutriments inorganiques (Cloern et Dufford, 2005). Les interactions proies-prédateurs ne sont cependant pas les seules interactions qui structurent les communautés planctoniques. On doit citer notamment l'importance des virus (Vincent *et al.*,

2021), bactéries (Cirri et Pohnert, 2019), et des parasites eucaryotes (Chambouvet *et al.*, 2008) dans les dynamiques des populations. Les interactions entre organismes phytoplanctoniques doivent également être prises en compte. De nombreuses études soulignent l'importance de l'allélopathie (Lelong *et al.*, 2011 ; Xu et Kiørboe, 2018) : un phénomène biologique par lequel un organisme influence la survie, la croissance ou la reproduction d'autres organismes via la production de substances biochimiques. L'allélopathie peut avoir des conséquences négatives et constituer une arme de compétition interspécifique : Kubanek *et al.* (2005) ont montré que *Karenia brevis* (C.C.Davis, 1948), par ses composés allélopathiques, pouvait exclure 9 des 12 espèces phytoplanctoniques considérées dans leur étude. L'allélopathie peut aussi avoir des effets positifs sur l'ensemble de la communauté lorsqu'elle est dirigée contre des « ennemis communs » (Xu et Kiørboe, 2018). Ces résultats rejoignent ceux de Picoche et Barraquand (2020), dont l'analyse numérique prédit que les interactions interspécifiques au sein des communautés phytoplanctoniques sont très majoritairement positives : la compétition s'exerçant majoritairement au sein des genres (forte autorégulation) plutôt qu'entre les différents genres.

Les écosystèmes planctoniques côtiers sont donc composés de milliers d'organismes interagissant ensemble directement ou via leur environnement commun, avec des relations complexes allant de la compétition au mutualisme (Stachowicz, 2001 ; Lang *et al.*, 2013). Or, ces écosystèmes sont particulièrement impactés par le changement climatique et les pressions anthropiques (Goberville *et al.*, 2010). Des changements sont déjà perceptibles et affectent les dynamiques des communautés : Jan *et al.* (2024) ont montré que des blooms de diatomées automnales avaient migré vers le nord et se produisaient plus tôt. Plusieurs études montrent des modifications dans l'abondance de dinoflagellés ou de diatomées en relation avec des modifications physico-chimiques de l'écosystème (Hernandez-Farinás *et al.*, 2014 ; Holland *et al.*, 2023). Globalement, les blooms côtiers tendent à augmenter en fréquence et en ampleur au cours des dernières décennies en réponse au changement climatique et à l'eutrophisation (Anderson *et al.*, 2008 ; Dai *et al.*, 2023). Une hypothèse est que les changements d'abondance et de structure des communautés ne sont pas uniquement dus au changement des conditions abiotiques propices au développement de tel ou tel organisme, mais sont également en lien avec une modulation des interactions interspécifiques. En effet, Chaffron *et al.* (2021) et Shuwang *et al.* (2023) ont montré l'impact de la température, d'une part, et des pressions anthropiques, d'autre part, sur les interactions biotiques au sein d'une même communauté. Si les dynamiques de certaines interactions peuvent favoriser l'émergence d'un bloom, il est probable que les blooms eux-mêmes exercent une influence non-négligeable sur la structure de la communauté.

Nous proposons donc d'étudier la réponse des communautés phytoplanctoniques à des événements ponctuels de blooms ainsi qu'aux modifications à long terme engendrées par le changement climatique. Pour cela, nous utiliserons des réseaux écologiques pour décrire les interactions entre espèces d'une communauté. Ces modèles d'interactions fournissent un moyen de résumer ces informations à travers le cadre théorique des graphes. L'organisation des interactions entre espèces peut produire différentes topologies de graphes : des réseaux plus ou moins denses, modulaires, robustes... Ces caractéristiques sont résumées quantitativement par des métriques topologiques permettant de comparer les communautés (Landi *et al.*, 2018 ; Delmas *et al.*, 2019). Nous avons étudié les communautés phytoplanctoniques des eaux côtières de France métropolitaine sur une période de 16 ans (2007-2022), en utilisant les séries d'observation à long terme du réseau de surveillance du phytoplancton et de l'hydrologie des eaux littorales (REPHY), qui offrent un suivi de la composition de la communauté phytoplanctonique et des paramètres hydrologiques associés. A partir de ces données, nous avons construit des réseaux écologiques d'association et calculé différents indicateurs de composition de la communauté pour tenter de répondre aux questions suivantes : Quels sont les changements induits par un bloom de diatomées ou de dinoflagellés sur la communauté phytoplanctonique ? Quels sont les changements observés de structure de la communauté dans un contexte de changement climatique ? Existe-t-il des différences régionales dans les réponses à ces modifications ponctuelles et à long terme ?

II. Matériels et méthodes

a) Données utilisées

Depuis 1987, le REPHY opéré par l'institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER) collecte des informations sur l'abondance et la composition des communautés phytoplanctoniques associées aux principales caractéristiques hydrologiques (Neaud-Masson *et al.*, 2023). Ce réseau endosse en premier lieu un rôle sanitaire en assurant la surveillance d'espèces de phytoplancton toxiques, et tous les laboratoires impliqués partagent un même protocole d'échantillonnage et d'analyse. La communauté phytoplanctonique et les paramètres hydrologiques des eaux de surface sont échantillonnés bimensuellement sur des stations réparties sur toutes les côtes de France métropolitaine. L'observation du phytoplancton se fait dans un échantillon de 10 mL d'eau, observé au microscope à inversion selon la méthode d'Utermöhl (Utermöhl, 1931). Tous les organismes phytoplanctoniques d'un diamètre supérieur ou égal à 20 µm sont identifiés et dénombrés. Les organismes plus petits sont systématiquement identifiés et dénombrés quand il s'agit d'espèces potentiellement toxiques, ou quand ils sont présents en abondance supérieure à 100 000 cellules.L⁻¹. L'identification taxonomique se veut la plus précise

possible, pour autant l'identification peut s'arrêter à l'échelle taxonomique du genre (et dans de plus rares cas de la classe) ; certains opérateurs identifient certaines espèces plus facilement que d'autres, afin d'éviter le maximum de biais, nous travaillerons au niveau du genre pour gommer ces disparités. Il convient de noter que la définition du phytoplancton adoptée par le réseau REPHY est assez large : elle comprend notamment tous les dinoflagellés hétérotrophes (ex: les genres *Protoperidinium* (Bergh, 1881)) ainsi que des ciliés hétérotrophes ou mixotrophes (ex: les tintinnides ou le genre *Strombidium* (Claparède et Lachmann, 1859)). La communauté étudiée correspond donc plus au microplancton qu'au phytoplancton *sensu stricto*. Les paramètres hydrologiques mesurés sont la température, la salinité, la turbidité, la concentration en divers nutriments (NH_4 , NO_3+NO_2 , PO_4 , SiOH), la concentration en O_2 dissous et chlorophylle *a*. Les données nous ont été fournies par la coordination nationale du REPHY.

Une sélection des stations a été réalisée par la récurrence des mesures de chlorophylle *a*. A partir des 195 stations échantillonnées depuis 1995 nous avons sélectionné la plus longue série temporelle de chaque station dont la mesure de chlorophylle *a* (CHLOROA) n'est pas manquante pendant plus de 2 mois d'affilée. Une exception a été faite entre mars et mai 2020, pendant le confinement français lié à la pandémie de COVID-19. Un second filtrage, des 48 stations restantes, a été réalisé pour ne préserver que les séries temporelles dont la durée est supérieure à 5 ans, ces 46 séries seront utilisées uniquement pour régionaliser les stations (partie II.b). Un dernier filtrage a été réalisé pour préserver le maximum de séries temporelles continues pendant au moins 15 ans et sur la plus longue période commune possible. Finalement, 21 stations ont été sélectionnées, réparties sur toutes les côtes métropolitaines, entre mars 2007 et août 2022.

Les données manquantes des paramètres hydrologiques ont été comblées par l'algorithme « EM-PCA » (cf. partie II.b) pour les analyses dédiées à la régionalisation et de corrélations.

b) Régionalisation

Il est attendu que les masses d'eau des côtes françaises diffèrent aussi bien d'un point de vue physico-chimique que biologique. En effet, les écosystèmes côtiers sont caractérisés par différentes géomorphologies définissant leurs caractéristiques intrinsèques (Adame *et al.*, 2010), ils se caractérisent aussi par leur régime climatique, leur statut trophique et niveau de biomasse phytoplanctonique, sont soumis à différents régimes de marée, d'influences continentales, de pressions anthropiques (Lheureux *et al.*, 2023 ; Borja *et al.*, 2010 ; Christiansen *et al.*, 2006). Dans cette optique, nous avons effectué une régionalisation sur l'ensemble des stations dont la série de CHLOROA est d'au moins 5 années afin de maximiser l'emprise spatiale. Cette approche vise à étudier un ensemble géographique plus large que chaque station individuellement, cohérent d'un

point de vue de ces paramètres hydrologiques, tout en prenant en considération des caractéristiques locales pouvant ne pas être représentées dans les données.

Pour ce faire une première étape a été d'implémenter les données manquantes dans les données hydrologiques, 3 méthodes ont été testées, la première remplace les valeurs manquantes par la moyenne, la seconde utilise l'algorithme « regularized » et la 3^{ème} l'algorithme « EM-PCA », cet algorithme commence par utiliser la moyenne de chaque variable, ensuite une analyse en composante principale (ACP) est réalisée, les résultats de celle-ci permettent de recalculer les valeurs manquantes ; le processus est répété jusqu'à ce que les valeurs manquantes ne changent plus ou après 1000 itérations (Josse et Husson, 2016). A partir des données complétées, une ACP sur l'ensemble des paramètres abiotiques a été menée (Annexe 1.2). La position médiane de chaque station a été calculée sur l'ensemble des dimensions de l'ACP. Une première classification ascendante hiérarchique (CAH) a été effectuée sur la position médiane de chaque station sur l'ensemble des dimensions en utilisant une distance euclidienne et le critère d'agrégation de Ward (Annexe 1.4). La seconde CAH a été effectuée sur les positions spatiales des stations (Annexe 1.5) de la même manière. A partir de ces 2 CAH, une classification hiérarchique sur les différences hydrologiques modulée par la proximité spatiale entre les stations peut être réalisée (Chavent *et al.* 2018). Pour cela, un poids de la contrainte géographique est défini de manière à maximiser les différences purement hydrologiques tout en maximisant la contrainte spatiale. Le poids a été déterminé et fixé à 0,1 à l'aide d'un graphe diagnostique (Annexe 1.6), soit une contrainte spatiale de 10%. A partir des deux matrices de distance, hydrologique et spatiale, une matrice de distance compromis est construite et constitue notre classification finale. Le nombre de régions et la méthode d'implémentation des valeurs manquantes ont été choisis comme ceux dont la classification est la mieux établie, information déterminée par l'indice des silhouettes (Annexe 1.8). De cette manière, les 46 stations ont été classées au sein de 5 régions (Annexe 1.9).

c) *Détection et caractérisation des blooms phytoplanctoniques*

Afin de caractériser les différences de structure et composition de la communauté phytoplanctonique lors d'un bloom, une approche basée sur la définition d'un bloom par l'ICES (1984) a été utilisée et prend en compte la critique de Isles et Pomati (2021), en utilisant les séries temporelles de concentration en CHLOROA, désaisonnalisées, comme proxy de la biomasse (McClain, 2009). Les séries temporelles de chaque station ont d'abord été régularisées, puis désaisonnalisées, et enfin les outliers de la série ont été considérés comme étant des blooms.

Régularisation : Chaque série temporelle de CHLOROA a été régularisée de manière à maximiser le nombre de mesures réelles et minimiser le nombre de points interpolés. La méthode

d'interpolation linéaire a été utilisée, adaptée pour des changements pouvant être rapides mais progressifs. Pour cela il est possible de faire débuter la série temporelle entre 10 jours avant ou après sa réelle date de début, le pas de temps peut lui varier entre 10 et 20 jours ; ces choix s'expliquent par la fréquence d'échantillonnage bimensuelle. La combinaison « date de départ - pas de temps » maximisant le nombre de points réels est choisie. Désaisonnalisation : La composante saisonnière de chaque série temporelle a été supprimée en utilisant l'algorithme de « décomposition tendance-saisonnière par Loess » (STL) (Cleveland *et al.*, 1990). Pour se faire l'algorithme a besoin d'être renseigné sur celle-ci, nous avons considéré que la saisonnalité est inchangée au cours des années. Détection des outliers : Dans certaines définitions les outliers sont les points dont la valeur est 2 ou 3 fois supérieures à l'écart-type autour de la moyenne alors que ces derniers eux-mêmes sont sensibles aux outliers. Une alternative est d'utiliser l'écart absolu à la médiane (MAD, Leys *et al.*, 2013) afin de limiter l'influence des outliers. Une relation adaptée des travaux de Leys *et al.* (2013) a été utilisée : $MAD = 1,486 \times M(x-M(x))$, où x correspond aux valeurs de la série temporelle de CHLOROA, M à la médiane. La valeur de 1,486 est définie pour que la MAD soit équivalente à l'écart-type pour une distribution normale. Nous avons fixé a à 2,32 afin de faire correspondre cette valeur au quantile 99 d'une loi normale, se rapprochant de la notion de p-value. Les blooms correspondent aux épisodes où la CHLOROA est extrêmement élevée par rapport au niveau de base de la série vérifiant la condition : $|x-M(x)| > 3,45 \times MAD$. Pour chaque bloom nous avons considéré que le genre majoritaire en était responsable.

d) Structure des communautés phytoplanctoniques

Afin d'estimer la structure des communautés via leurs associations biotiques, un réseau écologique d'association basé sur les corrélations entre les abondances des taxons a été établi pour chaque région. Les taxons absents ont une valeur d'abondance de 0. Les taxons apparaissant dans au moins 30 dates sur l'ensemble de la période 2007-2022 ont été sélectionnés afin d'éviter l'obtention d'un réseau trop dense. La corrélation entre les abondances a été réalisée par la méthode de Spearman ; basée sur les rangs, moins sensible aux outliers et permettant de détecter des relations non-linéaires. Seules les corrélations positives significatives, dont la p-value a été corrigée par la méthode de Benjamini-Hochberg ont été préservées. A partir des réseaux « globaux » pour chaque région, des sous-réseaux sont extraits à partir des taxons présents à chaque date.

Pour chaque réseau, des métriques topologiques ont été calculées afin de quantifier les associations biologiques. Le nombre de nœuds (N_{noeuds}) correspond au nombre de taxons présents. La densité (D_{liens}) est le nombre de liens divisé par le nombre de nœuds, ce qui correspond au degré moyen d'associations biologiques entre les genres phytoplanctoniques. La

longueur moyenne des liens (LML), indice de la corrélation moyenne entre les liens a été extraite (plus courte = plus corrélé), elle permet d'appréhender la force moyenne des associations entre les taxons. La connectance (C_tance) permet d'estimer le pourcentage de relations réalisées sur l'ensemble des relations possibles, indice de spécificité des associations. L'assortativité (Assort) correspond à la tendance qu'ont les nœuds à se connecter à des nœuds ayant le même nombre de relations avec d'autres nœuds, si l'assortativité est positive, cela signifie que les taxons très connectés, souvent des généralistes qui interagissent avec de nombreuses autres espèces, tendent à se connecter entre eux, et de même pour les taxons avec peu de connexions, spécialistes. La connectivité naturelle (Nat_connect) est un indice de la robustesse du réseau et correspond au nombre de nœuds à retirer du réseau afin de le déconnecter, elle traduit la stabilité du réseau d'association. Enfin la dernière métrique topologique calculée est la modularité (Mod) permettant d'estimer à quel point le réseau est divisé en sous-communautés, *i.e.* un ensemble de taxons formant plus de relations entre eux qu'avec les autres. Les taxons centraux du réseau, *i.e.* les taxons établissant davantage de relations avec d'autres taxons qui eux-mêmes en établissent davantage, ont été identifiés par la méthode des valeurs propres (Bonacich, 1987).

e) *Composition de la communauté*

La composition de la communauté a été étudiée par différentes approches : abondances de divers taxons, indice de diversité α et β , et par analyse des correspondances (CA).

L'abondance des diatomées (Bacillariophyceae), dinoflagellés (Dinophyceae) et le rapport de l'abondance des dinoflagellés sur celle des diatomées (Dino/Bac) ont été utilisés pour synthétiser la composition de la communauté. Ces deux classes ont été choisies comme représentantes de la communauté microphytoplanctonique. Les indices de Shannon, de Piélou et de Berger-Parker, en complément de la richesse spécifique, ont été calculés pour chaque date afin d'étudier la diversité α . L'indice de Shannon est un indice de biodiversité prenant en compte la richesse spécifique et l'équitabilité. L'indice de régularité de Piélou permet d'estimer la régularité des abondances des espèces constituant la communauté, est compris entre 0 (régularité faible) et 1 (forte). L'indice de Berger-Parker correspond à la proportion de l'espèce la plus abondante afin d'en estimer sa dominance et est compris entre 0 et 1. Pour comparer la composition de la communauté par un indice de diversité β , l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis a été utilisé sur les abondances issues de la transformation d'Hellinger permettant de réduire l'importance des fortes abondances (Legendre & Gallagher, 2001). La composition de la communauté a été comparée entre les dates N-1 et N, ainsi qu'entre les dates N et N+1 afin d'estimer la modification de composition de la communauté induite par un bloom au jour N, et entre les dates N-1 et N+1 afin d'estimer si la

composition de la communauté revenait à son état initial après le bloom. L'indice a été calculé uniquement si le nombre de jours entre les dates N et N+1 (ou N-1) n'est pas supérieur à 21 jours. Pour estimer les régions les plus stables en termes de composition de la communauté, l'indice de Bray-Curtis a également été calculé sur les abondances moyennes mensuelles de chaque genre, transformées par la méthode d'Hellinger, en comparant le mois N au N+1, pour chaque année. Afin d'estimer des changements de composition dans la communauté une CA est réalisée pour chaque région, cette méthode permet d'estimer la composition de la communauté via les abondances relatives de chacun des genres phytoplanctoniques. En outre, alors que l'indice de Bray-Curtis ne permet une comparaison qu'entre deux dates, cette analyse permet de comparer n'importe quelle date à une autre par la position de celles-ci dans les dimensions de la CA. L'ensemble des 304 genres phytoplanctoniques identifiés ont été préservés. Ainsi en prenant la position de chaque date sur les 3 premiers axes on peut estimer les changements temporels de composition de la communauté. Le choix de préserver les 3 axes qui estiment le plus la variabilité totale de la composition est arbitraire, et non basé sur un critère de sélection du nombre d'axes à conserver.

f) Tests de comparaison et de corrélations

Afin de comparer les régions pour leurs caractéristiques physico-chimiques, indices de diversité, de Bray-Curtis entre le mois N et N+1 ou encore leurs métriques topologiques via l'ensemble des sous-réseaux par date, un test de Kruskal-Wallis a été conduit, si le test est revenu significatif un test post-hoc de Dunn avec correction de la p-value par la méthode de Benjamini-Hochberg a suivi. Ces tests sont non-paramétriques et nous permettent de nous affranchir des hypothèses de normalité et d'homoscédasticité des données, non-vérifiées dans notre cas.

Pour estimer si un bloom correspond à une dominance du taxon majoritaire plus élevée, un test non-paramétrique de Wilcoxon a été réalisé en comparant les indices de Berger-Parker pour des dates de « bloom » et de « non-bloom » (*i.e.* l'ensemble des dates où un bloom n'est pas détecté), par région. Pour cette analyse, 100 dates de non-bloom ont été choisies aléatoirement en prenant la même proportion de dates d'une saison que pour les épisodes de blooms. Pour étudier l'impact d'un bloom de diatomées ou de dinoflagellés, des comparaisons ont été conduites. Les métriques topologiques, caractéristiques physico-chimiques et indices de diversité ont été comparés entre avant, pendant et après le bloom. Pour ces analyses les blooms successifs sont étudiés, ainsi la date après un bloom sur plusieurs dates n'est pas aussi proche que pour celle d'un bloom détecté à une unique date par exemple. Pour comparer les compositions avant (N-1), pendant (N) et après (N+1) un bloom avec l'indice de Bray-Curtis, seuls les blooms se produisant à une date unique sont étudiés. On compare alors les différents paramètres listés plus haut entre avant, pendant et après

via d'abord un test de Kruskal-Wallis comme précédemment expliqué. Pour appréhender les relations entre les métriques topologiques, les paramètres abiotiques et les indices de diversité, plusieurs analyses de corrélations, par région, ont été réalisées en utilisant la méthode de corrélation de Pearson.

g) Variations temporelles et tendances globales

Pour estimer les variations temporelles de composition des communautés de chaque région, les abondances des 304 taxons ont été moyennées par mois et par année sur l'ensemble des stations de la région, puis de la même manière pour ces mêmes taxons regroupés à l'échelle du phylum ou de la classe.

Les indices de diversité, métriques topologiques et position sur les axes des CA étant déterminés pour chaque date et station, ces derniers constituent également des séries temporelles, tout comme la température, salinité, CHLOROA, abondance en diatomées, dinoflagellés et le rapport Dino/Bac. Nous avons cherché à déterminer si des tendances temporelles étaient observables quant à la composition ou la structure des communautés à partir de l'ensemble de ces séries. Ainsi chacune a été régularisée et désaisonnalisée de la même manière que pour détecter les blooms puis le test de Mann-Kendall, test permettant d'estimer la présence d'une tendance temporelle a été mené ; la valeur τ , comprise entre -1 et 1 permet d'estimer l'amplitude et le sens du changement constaté. Nous avons déterminé arbitrairement qu'une valeur τ supérieure ou inférieure à 0,10 correspondait à une tendance significante. Une CAH avec distance euclidienne et critère d'agrégation « complete linkage » a été réalisée entre les τ de chaque station afin de regrouper les stations ayant des tendances proches, en excluant les séries des axes des CA. De même, une seconde CAH a été conduite entre les valeurs τ de chaque paramètre afin de regrouper les paramètres ayant des tendances proches.

h) Outils numériques et principe FAIR

Toutes les analyses sont réalisées sous l'environnement R 4.3.2 (R Core Team, 2023), les packages R, données et scripts d'analyse sont présents sur : github.com/J-YDi/Stage-M2-DIAS_JY.

III. Résultats

a) Régionalisation

La classification a permis de regrouper les 21 stations en 4 régions. La première région, constituée de 8 stations correspond à la Méditerranée, la seconde correspond globalement à la Manche orientale – Mer du Nord avec 4 stations, la 3ème, avec 7 stations, est une grande région Atlantique – Manche occidentale, enfin la dernière région correspond à la Mer des Pertuis,

constituée de 2 stations (Fig. 1). Cette dernière région ne sera pas étudiée par la suite. En effet, nos résultats montrent une hausse brutale de la richesse spécifique en 2017 qui correspond à un changement d'opérateur dont la méthode d'identification comporte vraisemblablement des écarts au protocole standardisé du REPHY.

Nous avons voulu vérifier si les 3 régions établies diffèrent hydrologiquement et écologiquement. Le détail des différences régionales pour l'ensemble des paramètres abiotiques et biotiques étant présenté en Annexe 2, seuls les résultats les plus marquants sont résumés ci-dessous. Une différence significative est détectée entre les 3 régions pour l'ensemble des paramètres abiotiques. Des différences biotiques ont également été établies entre les régions : les abondances moyennes de diatomées et de dinoflagellés sont différentes, tout comme les indices de diversité. Cependant, si globalement des différences biotiques existent, certaines régions peuvent ne pas différer 2 à 2 : par exemple la richesse spécifique (Rspé) n'est pas significativement différente entre les régions Atlantique – Manche occidentale (abrégée Atlantique-MO pour la suite) et Manche orientale – Mer du Nord (Manche-MdN). Plus précisément, en moyenne, la température est significativement plus élevée en Méditerranée qu'en Atlantique-MO et qu'en Manche-MdN. Le même patron géographique est également observé pour la salinité. La concentration en nutriments (NO_3+NO_2 , NH_4 , PO_4) est plus importante en Manche-MdN qu'en Atlantique-MO, et est beaucoup plus faible en Méditerranée, de même que pour celle en O_2 et la turbidité. L'Atlantique-MO et la Manche-MdN présentent une richesse spécifique similaire, alors que la Méditerranée la plus faible. L'indice de Shannon suit la même hiérarchie. L'équitabilité représentée par l'indice de Piélou est significativement plus élevée en Méditerranée que dans les 2 autres régions, ces dernières ont une richesse spécifique équivalente.

Nos résultats montrent que les régions diffèrent hydrologiquement et que des différences de diversité sont également retrouvées. La composition des communautés est-elle également différente entre les régions ? Une première étape a consisté à établir si des régions étaient plus

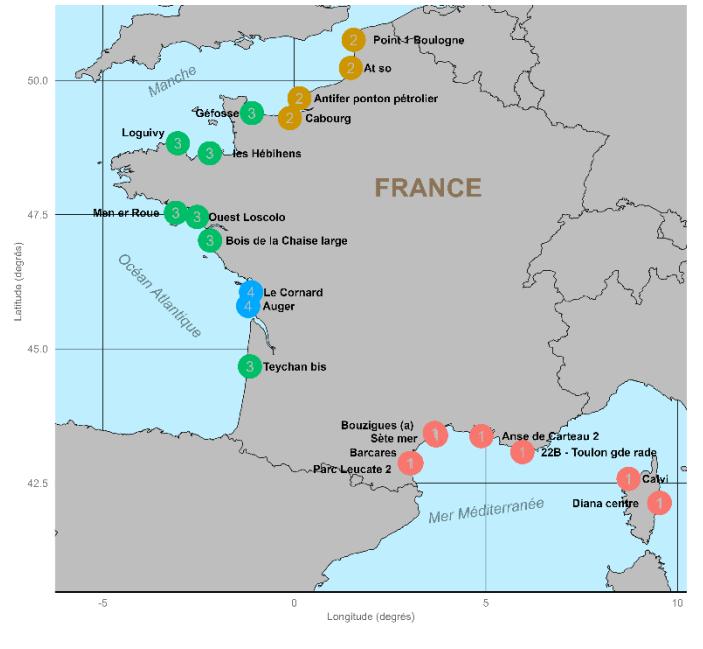


Figure 1 : Carte des stations REPHY sélectionnées pour l'étude. Chaque couleur correspond à la région associée.

stables en termes de composition que d'autres. Des variations de stabilité dans la composition de la communauté ont été démontrées via les indices de Bray-Curtis calculés sur l'abondance moyenne des taxons entre le mois N et le mois N+1 (Annexe 3). En effet, l'Atlantique-MO est caractérisée par un indice de Bray-Curtis le plus faible traduisant une stabilité significativement plus importante. La Méditerranée est la seconde région la plus stable suivie par la Manche-MdN.

Des statistiques descriptives ont permis d'établir que la composition de la communauté phytoplanctonique est également différente entre les régions. Sur l'ensemble de la série, la proportion moyenne de diatomées est de 72,10% en Méditerranée contre 75% pour les 2 autres régions. La proportion de dinoflagellés est de 17,69% en Méditerranée contre 6.20% en moyenne pour les 2 autres régions (Annexe 4 pour le détail par mois et par année). La figure 2 montre la composition des 4 genres majoritaires, pour chaque saison et chaque région, par mois et par année. Cette figure illustre bien une différence de composition de la communauté, par exemple, on retrouve davantage de *Pseudo-nitzschia* en Méditerranée et de *Phaeocystis* en Manche-MdN. L'ensemble de ces résultats suggèrent des différences de stabilité et de composition de la communauté phytoplanctonique entre les 3 régions. Il est alors pertinent de déterminer si ces différences sont associées à une structure différente de la communauté.

Les différences régionales dans la structure des communautés ont été déterminées via l'ensemble des sous-réseaux par date (*i.e.* les réseaux d'association où seuls les taxons présents à la date x sont extraits du réseau global). Des différences significatives de métriques topologiques ont été détectées entre les régions permettant d'établir que la structure des associations biotiques diffère entre les régions (Annexe 3). Le nombre de nœuds est significativement différent : la Méditerranée est marquée par un nombre de nœuds plus faible que la Manche-MdN et l'Atlantique-MO. La connectance est également significativement différente entre les régions, l'Atlantique-MO est marquée par la connectance la plus faible puis la Manche-MdN et enfin la Méditerranée. La modularité suit le classement inverse avec une modularité significativement plus faible en Méditerranée. La connectivité naturelle, indice de robustesse du réseau d'associations, est significativement plus élevée en Méditerranée qu'entre les 2 autres régions, ces dernières ne différant pas l'une de l'autre. La longueur moyenne des liens, inversement proportionnelle à la force moyenne des associations, est significativement plus faible en Atlantique-MO, elle est plus élevée en Méditerranée, et encore plus élevée en Manche-MdN.

Les réseaux globaux par région (Annexes 5-7) sont également informatifs. En effet, les taxons centraux des réseaux pour chaque région sont différents. Les taxons centraux méditerranéens sont

uniquement des diatomées alors que l'on retrouve uniquement des dinoflagellés en Atlantique-MO ; en Manche-MdN, les taxons centraux sont plus diversifiés (Tableau I). L'ensemble de ces résultats montre des différences régionales significatives dans la structure des associations écologiques, en particulier sur les espèces centrales, qui pourraient se répercuter sur le fonctionnement de la communauté phytoplanctonique.

Tableau I : Taxons centraux des réseaux d'associations pour chaque région étudiée, en bleu les diatomées, en vert les dinoflagellés, violet les cryptophytes et en jaunes les ciliés

Région	Taxons centraux
Méditerranée	<i>Chaetoceros, Dactyliosolen, Pseudo-nitzschia, Leptocylindrus</i>
Manche orientale - Mer du Nord	<i>Guinardia, Cryptophyceae.x, Gyrodinium, Protoperidinium, Ciliophora.x</i>
Atlantique - Manche occidentale	<i>Scrippsiella, Gyrodinium, Protoperidinium, Triplos</i>

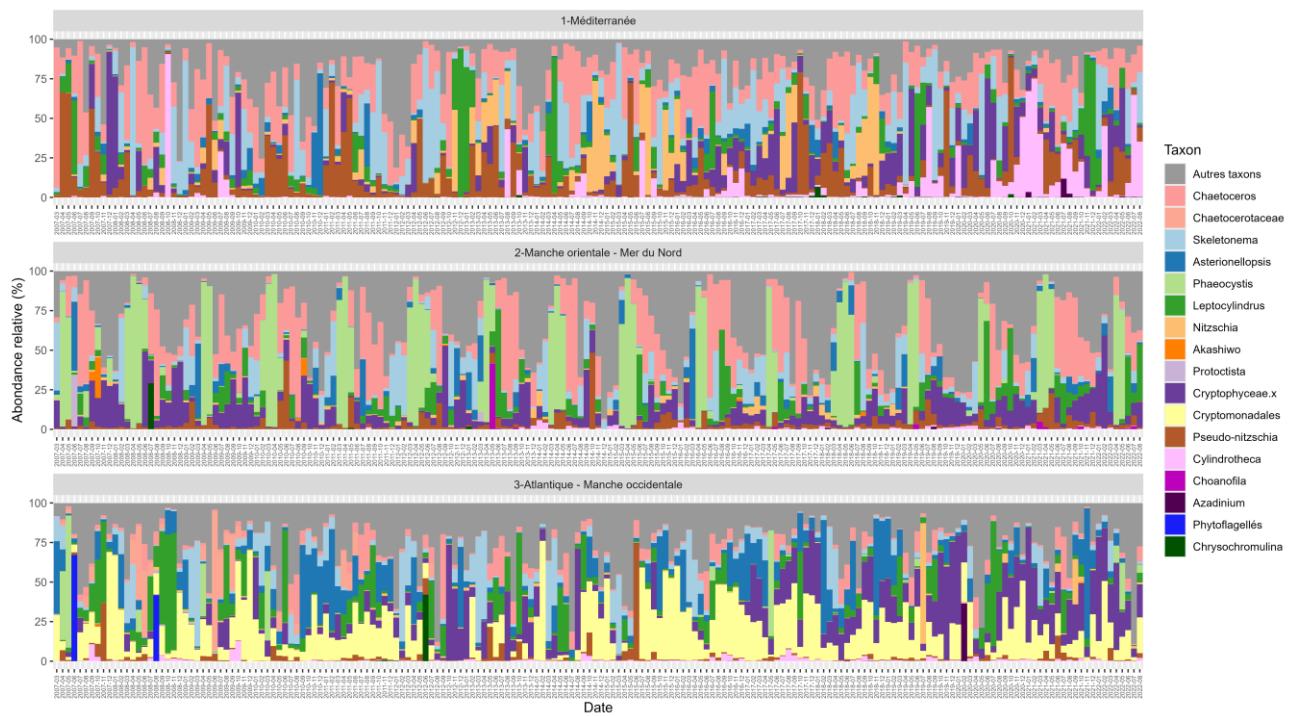


Figure 2 : Abondance relative moyenne par mois entre mars 2007 et aout 2022 et par région des 4 genres majoritaires par région et par saison.

Afin de déterminer si les régions ont un fonctionnement différent, les corrélations entre les métriques topologiques à chaque date et les paramètres abiotiques ont été déterminées (Fig. 3.A). Nos résultats suggèrent des différences d'influence environnementale dans la structuration de la communauté entre les régions. En effet, en Méditerranée toutes les métriques sauf la LML et Mod sont significativement et positivement corrélées avec les nutriments ; le schéma totalement inverse est retrouvé en Manche-MdN et Atlantique-MO avec des corrélations négatives. En revanche, le schéma de corrélations avec la température, salinité, ou O₂ est globalement conservé.

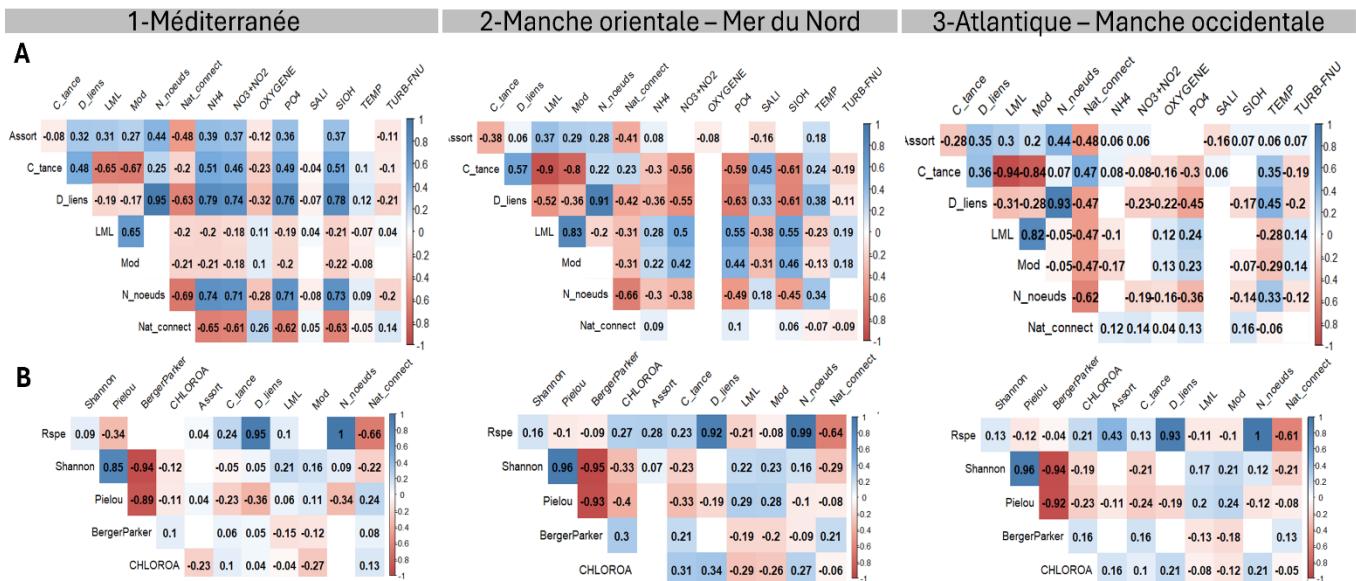


Figure 3 : Corrélations entre les métriques topologiques et, les paramètres physico-chimiques (A), les indices de diversité (B)

Notre étude a permis de montrer que les 3 régions établies, Manche-MdN, Méditerranée, et Atlantique-MO étaient différentes hydrologiquement ainsi qu'en termes de stabilité et composition, structuration, et fonctionnement des communautés. Ces différences générales ont été établies en analysant l'ensemble de la série de données ; elles ne prennent pas en compte la variabilité saisonnière, non présentées ici (Annexes 8-12).

b) Tendances à long terme

Le tableau II montre les tendances observées entre 2007 et 2022 pour la température, salinité et facteurs biotiques (abondance de dinoflagellés, de diatomées, et rapport des deux), métriques topologiques, ainsi que des différents indices de diversité.

Nos résultats ne montrent pas d'évolution de la température ou de la salinité. De nombreuses stations notent une baisse de la CHLOROA, seules les stations corses montrent une hausse. L'abondance en diatomées est globalement stable pour l'ensemble des stations, 5 stations relèvent une baisse. Les changements d'abondance des dinoflagellés ne suivent pas ceux des diatomées. En effet, à une échelle régionale seule la Méditerranée observe une augmentation de

Tableau II. Valeurs τ et tendance pour chaque paramètre étudiée et pour chaque station, ainsi que moyenné par région. La colonne CHGT CA correspond à une tendance sur au moins un des axes de la CA.

Station	TEMP	SALI	CHLOROA	Shannon	Berger-Parker	Pielou	Rspe	Bacillariophyceae	Dinophyceae	Dino/Bac	N_noeuds	D_liens	C_tance	LML	Mod	Assort	Nat_connect	CHGT CA
Point 1 Boulogne	↗ 0,00	↗ 0,00	↘ -0,13	↗ 0,90	↗ 0,60	↗ 0,08	↑ 0,2	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↑ 0,14	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,1	↗ 0,09	↗ 0,00	↗ 0,00	OUI
At so	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,09	↗ 0,08	↗ 0,08	↗ 0,09	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,15	↗ 0,12	↗ 0,00	↗ 0,08	↗ 0,10	↗ 0,11	↗ 0,00	NON
Antifer ponton pétrolier	↗ 0,07	↗ 0,00	↘ -0,15	↑ 0,15	↗ 0,10	↗ 0,07	↑ 0,28	↗ 0,00	↘ -0,06	↗ 0,11	↑ 0,25	↗ 0,25	↗ 0,00	↗ 0,10	↗ 0,30	↗ 0,30	↗ 0,15	↗ 0,35
Cabourg	↗ 0,08	↗ 0,00	↘ -0,24	↑ 0,12	↗ 0,09	↗ 0,06	↑ 0,27	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↑ 0,24	↗ 0,16	↗ 0,22	↗ 0,00	↗ 0,28	↗ 0,30	↗ 0,17	↗ 0,30
Géfosse	↗ 0,00	↗ 0,00	↘ -0,11	↑ 0,18	↗ 0,10	↗ 0,00	↑ 0,49	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,14	↑ 0,45	↗ 0,48	↗ 0,00	↗ 0,23	↗ 0,20	↗ 0,30	↗ 0,47	OUI
les Hébibrins	↗ 0,09	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,14	↘ -0,13	↗ 0,08	↑ 0,2	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,11	↑ 0,31	↗ 0,28	↗ 0,11	↗ 0,12	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,00	OUI
Louguivy	↗ 0,00	↗ 0,12	↗ 0,00	↑ 0,10	↗ 0,07	↗ 0,08	↑ 0,19	↗ 0,00	↑ 0,00	↗ 0,11	↑ 0,15	↗ 0,15	↗ 0,11	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,00	↗ 0,22	OUI
Men er Roue	↗ 0,00	↗ 0,00	↘ -0,13	↗ 0,23	↗ 0,23	↗ 0,23	↗ 0,00	↗ 0,14	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,12	↗ 0,00	↗ 0,00	OUI
Ouest Loscolo	↗ 0,00	↗ 0,00	↘ -0,20	↗ 0,11	↗ 0,07	↗ 0,12	↗ 0,09	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,07	↗ 0,07	↗ 0,00	↗ 0,09	↗ 0,00	↗ 0,14	↗ 0,00	NON
Bois de la Chaise large	↗ 0,00	↗ 0,00	↘ -0,10	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↘ -0,30	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,22	↗ 0,00	↗ 0,23	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,25
Teychan bis	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,10	↗ 0,00	↗ 0,00	↑ 0,40	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,15	↗ 0,00	↗ 0,37	↗ 0,00	↗ 0,46	↗ 0,28	↗ 0,17	↗ 0,17	↗ 0,27
Parc Leucate 2	↗ 0,05	↗ 0,11	↗ 0,20	↗ 0,16	↗ 0,10	↗ 0,10	↗ 0,24	↗ 0,07	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,21	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,29	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,20	OUI
Barcarès	↗ 0,05	↗ 0,00	↘ -0,10	↑ 0,18	↗ 0,13	↗ 0,13	↗ 0,16	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,17	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,29	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,15	OUI
Sète mer	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,16	↗ 0,10	↗ 0,10	↗ 0,22	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,11	↗ 0,17	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,17	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,06	OUI
Bouzigues (a)	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,08	↗ 0,07	↗ 0,08	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,15	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,23	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,13	OUI
Anse de Carteau 2	↑ 0,13	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,10	↗ 0,00	↗ 0,00	↑ 0,47	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,22	↗ 0,07	↗ 0,45	↗ 0,44	↗ 0,09	↗ 0,40	↗ 0,00	↗ 0,14	↗ 0,45
22B - Toulon gde rade	↗ 0,11	↗ 0,11	↗ 0,00	↗ 0,05	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,40	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,41	↗ 0,44	↗ 0,44	↗ 0,00	↗ 0,40	↗ 0,00	↗ 0,14	↗ 0,45	OUI
Calvi	↗ 0,15	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,13	↗ 0,13	↗ 0,13	↗ 0,00	↗ 0,25	↗ 0,00	↗ 0,45	↗ 0,49	↗ 0,36	↗ 0,13	↗ 0,00	↗ 0,19	↗ 0,00	↗ 0,42	OUI
Diana centre	↗ 0,00	↗ 0,20	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,14	↗ 0,00	↗ 0,21	↗ 0,11	↗ 0,14	↗ 0,41	↗ 0,41	↗ 0,00	↗ 0,23	↗ 0,00	↗ 0,29	OUI
Region 1	↗ 0,05	↗ 0,04	↗ 0,02	↗ 0,02	↗ 0,11	↗ 0,04	↗ 0,09	↗ 0,00	↗ 0,02	↗ 0,11	↗ 0,05	↗ 0,31	↗ 0,05	↗ 0,25	↗ 0,00	↗ 0,09	↗ 0,29	OUI
Region 2	↗ 0,03	↗ 0,01	↘ -0,14	↗ 0,09	↗ 0,02	↗ 0,08	↗ 0,10	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,21	↗ 0,14	↗ 0,11	↗ 0,03	↗ 0,24	↗ 0,13	↗ 0,16	NON
Region 3	↗ 0,01	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,03	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,01	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,00	↗ 0,11	↗ 0,15	↗ 0,05	↗ 0,02	↗ 0,00	↗ 0,12	↗ 0,15	NON

leur abondance, avec quelques spécificités locales. Le rapport abondance de dinoflagellés sur diatomées est globalement stable pour toutes les régions. Quant aux indices de diversité, l'indice de Shannon montre une diversité en hausse dans de nombreuses stations, en baisse uniquement en Bretagne Sud (à Men er Roue et Ouest Loscolo), avec, à l'échelle régionale, une augmentation en Méditerranée. Les indices de Piélou et Berger-Parker sont stables entre les régions. La richesse spécifique augmente fortement, aussi bien à l'échelle locale que régionale. Ces tendances à la hausse de la richesse spécifique peuvent laisser penser à un changement de composition de la communauté. Pour le confirmer, les tendances sur les 3 axes des CA par région ont été déterminées. Si un des axes est caractérisé par une tendance, cela soutient cette modification de composition. Il est obtenu que 16 des 21 stations observent une tendance sur au moins un des axes de la CA. Ces changements de composition sont également observables sur la Figure 2, en effet en Méditerranée on voit l'émergence de *Cylindrotheca* (Rabenhorst, 1859) à partir de 2019 ; en Atlantique-MO on voit que les cryptomonadales et cryptophytes sont en proportion plus élevées à partir de 2014 et 2017 respectivement. Un changement de composition peut être associé à un changement de structure de la communauté.

Nos résultats montrent clairement une modification dans la structure des associations biotiques entre 2007 et 2022. 17 des 21 stations voient leur nombre de nœuds augmenter. La Nat_connect diminue pour 16 des 21 stations. L'assortativité augmente pour 14 des 21 stations. La modularité est stable pour 11 des 21 stations. La connectance a une tendance plutôt stable. Enfin, la LML est stable pour toutes les stations situées en Manche-MdN ; elle augmente pour toutes les stations méditerranéennes. En Atlantique-MO, elle diminue à Géfosse, et augmente aux stations les Hébihens et Bois de la Chaise large. Nos résultats montrent que des stations géographiquement proches semblent affectées par les mêmes changements. Pour le confirmer, des analyses de classification ont été menées.

La CAH des valeurs de τ , indicateur de l'amplitude du changement, des différents paramètres environnementaux (abiotiques, biotiques, indices de diversité et métriques topologiques), permettant de regrouper les stations par la proximité de leurs tendances, montrent une certaine cohérence spatiale (Fig. 4.A). Les stations Atlantique de Bois de la Chaise, Men er Roue et Ouest Loscolo, proches géographiquement, ont des tendances différentes des autres stations. On retrouve ensuite des groupes composés de stations proches les unes des autres sauf un groupe, avec 4 stations d'Est Méditerranée, une station d'Atlantique sud et la station Géfosse (Manche).

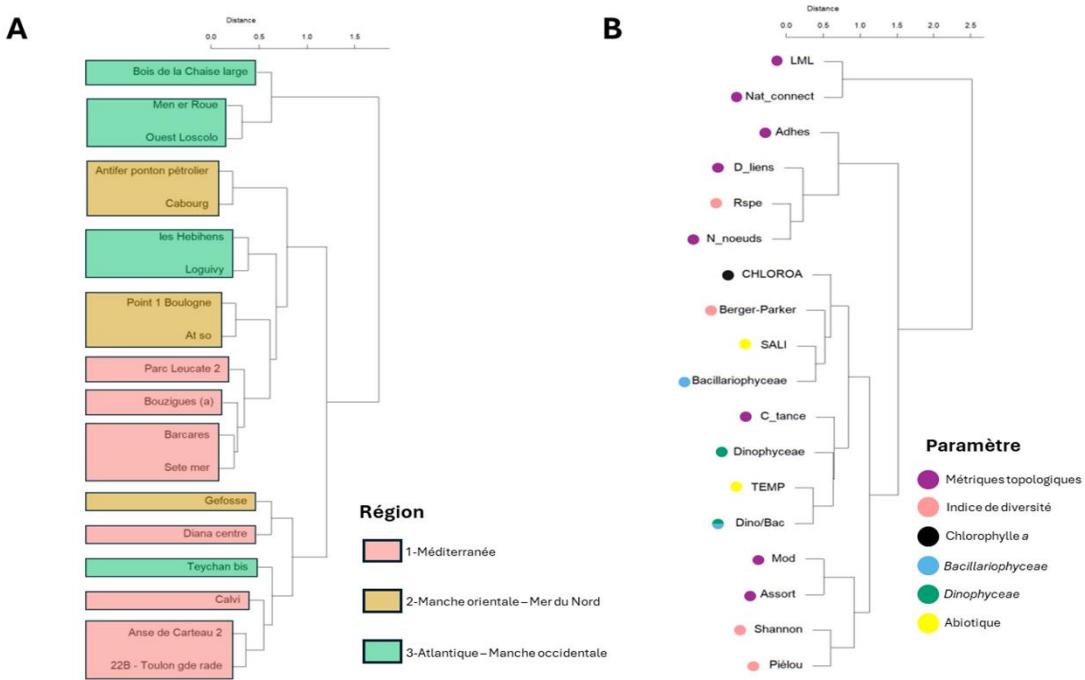


Figure 4 : Regroupement des stations en fonction de leurs valeurs τ pour les différents paramètres considérés (A) et des paramètres en fonction de leurs valeurs τ pour les stations étudiées (B).

Ces résultats montrent que globalement des stations proches sont caractérisées par des tendances en termes biotiques et abiotiques comparables mais qu'il n'est pas possible de dire globalement qu'une région est caractérisée par des tendances globales différentes d'une autre région : la variabilité à l'échelle locale prime.

Il peut également être pertinent de déterminer quels paramètres ont des tendances proches afin de mieux comprendre les changements conjoints. La CAH sur les valeurs τ des paramètres abiotiques, biotiques, indices de diversité et métriques topologiques de chaque station montrent des regroupements cohérents avec les corrélations précédemment évoquées (Fig. 4.B). Les tendances d'abondance de dinoflagellés se retrouvent dans le même groupe que celles de la température, du rapport Dino/Bac, et de la connectance. Les tendances d'abondance des diatomées se retrouvent avec celles de la salinité, l'indice de Berger-Parker, et CHLOROA. Enfin, un dernier groupe notable est celui de la richesse spécifique, nombre de noeuds, et de la densité.

Nos résultats ont montré un changement dans la structure et la composition des communautés phytoplanctoniques ; la richesse spécifique augmente sur la période étudiée. Si les changements à long terme ont des implications fortes, nous allons nous demander quels sont les changements induits par des épisodes ponctuels : les blooms de diatomées et de dinoflagellés.

c) Les blooms de diatomées et dinoflagellés

La temporalité, le nombre et la composition des blooms diffèrent entre les régions (Annexe 13-14). En Méditerranée, les blooms détectés ont lieu à toutes les saisons en proportion comparable alors que ceux-ci se déroulent surtout au printemps et en été dans les 2 autres régions.

Les blooms sont majoritairement imputables à des diatomées dans les 3 régions. Le 2ème phylum causant des blooms est celui des haptophytes en Manche-MdN, des dinoflagellés en Atlantique-MO, et des cryptophytes ainsi que dinoflagellés en proportions semblables en Méditerranée.

Les tests de comparaison de l'indice de Berger-Parker entre des dates de blooms et des dates de « non-bloom » pour chaque région révèlent que la proportion de l'espèce majoritaire est significativement plus élevée pendant un bloom (Annexe 15.A). Plus précisément, en Méditerranée l'indice de Berger-Parker est en moyenne plus élevé lors des épisodes de blooms que lors des dates de « non-bloom », tout comme en Atlantique-MO et en Manche-MdN. On retrouve la même chose si on restreint aux blooms de diatomées, sauf en Manche-MdN ; en restreignant la comparaison uniquement aux blooms de dinoflagellés les différences ne sont pas significatives sauf en Méditerranée, cela peut être lié au trop faible nombre d'épisodes détectés (Annexe 16.A). Il est attendu que les blooms aient un impact sur la composition de la communauté.

Afin de déterminer si le changement dans la composition de la communauté est plus important entre la composition avant le bloom et pendant le bloom, ou entre pendant et après, ou encore entre avant et après, l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis a été utilisé. Aucune différence significative n'est détectée pour les blooms de dinoflagellés, dans toutes les régions, peu importe la comparaison (Annexe 16). Un bloom de dinoflagellés ne semble donc pas modifier la communauté davantage par rapport à la date précédente ou suivante, et la communauté n'est pas plus ou moins modifiée entre avant et après le bloom. Toutefois, le trop faible nombre de blooms observés ne nous permet pas d'accorder une grande confiance aux résultats statistiques. En revanche, il semble que le schéma soit le même pour les blooms de diatomées, plus nombreux, quelle que soit la région. Nos résultats ne montrent pas qu'un bloom de dinoflagellés ou de diatomées (à la date N) conduit à un changement de la communauté plus fort que n'importe quelle autre date (Annexe 16). En effet, en comparant l'indice de Bray-Curtis calculé entre la date N-1 et N, N et N+1, ou N-1 et N+1, globalement aucune différence significative entre les « moments » n'est détectée entre les blooms de diatomées, dinoflagellés, et de non-bloom (au jour N).

Nos résultats n'ont pas permis de mettre en évidence un impact majeur des blooms sur la composition de la communauté, nous nous sommes alors demandé s'ils pouvaient avoir un impact sur la diversité et la structure des associations entre taxons.

L'étude des impacts des blooms sur les indices de diversité montre davantage de similitudes entre ceux de diatomées et de dinoflagellés (Annexe 17). Hormis la richesse spécifique qui fluctue de la même façon que le nombre de nœuds ; en Atlantique-MO, l'indice de Shannon est plus faible

pendant un bloom de diatomées ou de dinoflagellés, l'indice de Berger-Parker est plus élevée et l'indice de Piélou plus faible. On retrouve les mêmes dynamiques qu'en Méditerranée pour les blooms de diatomées, pour ceux de dinoflagellés on observe de fortes fluctuations pendant les blooms pour l'intégralité des indices. En Manche-MdN, en revanche, les dynamiques des indices de diversité sont davantage différentes entre les blooms de diatomées et de dinoflagellés. Les blooms de diatomées sont associés à une baisse de l'indice de Shannon pendant et après le bloom comparé à avant le bloom, tout comme l'indice de Piélou ; les blooms de dinoflagellés en Manche-MdN sont associés à une diversité plus élevée pendant le bloom, tout comme l'équabilité.

Les blooms de dinoflagellés ont un impact majeur sur la structure des associations biotiques et ce pour toutes les régions (Fig. 5). En effet, en utilisant l'ensemble des métriques topologiques et en comparant les métriques avant, pendant et après un bloom, on observe clairement des tendances, même si aucune différence significative n'a été établie - là encore, le faible nombre de blooms de dinoflagellés dans les données est certainement en cause. Pour toutes les régions le nombre de noeuds est plus faible pendant le bloom, tout comme la connectivité naturelle. En Méditerranée la LML est plus faible pendant le bloom, elle est plus élevée en Atlantique-MO et ne semble pas changer en Manche-MdN. La modularité est également plus faible pendant le bloom en Méditerranée et en Manche-MdN, elle est plus forte après le bloom en Atlantique-MO. L'assortativité est minimale pendant le bloom en Méditerranée et ne semble pas être différente entre avant et après le bloom, en Manche-MdN cette dernière est bien plus élevée après le bloom et ne semble pas différente entre avant et pendant le bloom ; enfin, en Atlantique-MO, l'assortativité ne semble pas évoluer. Ces résultats semblent montrer que les blooms de dinoflagellés ont un impact sur la structure de la communauté dépendant de la région étudiée.

Les blooms de diatomées ont également un impact sur la structure de la communauté (Fig. 5). Pour toutes les régions le nombre de noeuds est significativement plus élevé pendant le bloom, la connectivité naturelle également sauf en Méditerranée où elle ne diffère pas d'avant et d'après le bloom. La LML est plus élevée après le bloom que pendant en Atlantique-MO et en Manche-MdN mais ne diffère pas significativement d'avant, en Méditerranée elle ne change pas significativement entre avant, pendant et après. La modularité ne diffère pas significativement entre avant, pendant, et après un bloom de diatomées. L'assortativité ne change pas significativement en Méditerranée, elle est significativement plus faible avant un bloom que pendant ou après en Manche-MdN et en Atlantique-MO. Ces résultats montrent que les blooms de diatomées ont également un impact sur la structure de la communauté dépendant de la région étudiée mais beaucoup plus conservé entre la Manche-MdN et l'Atlantique-MO.

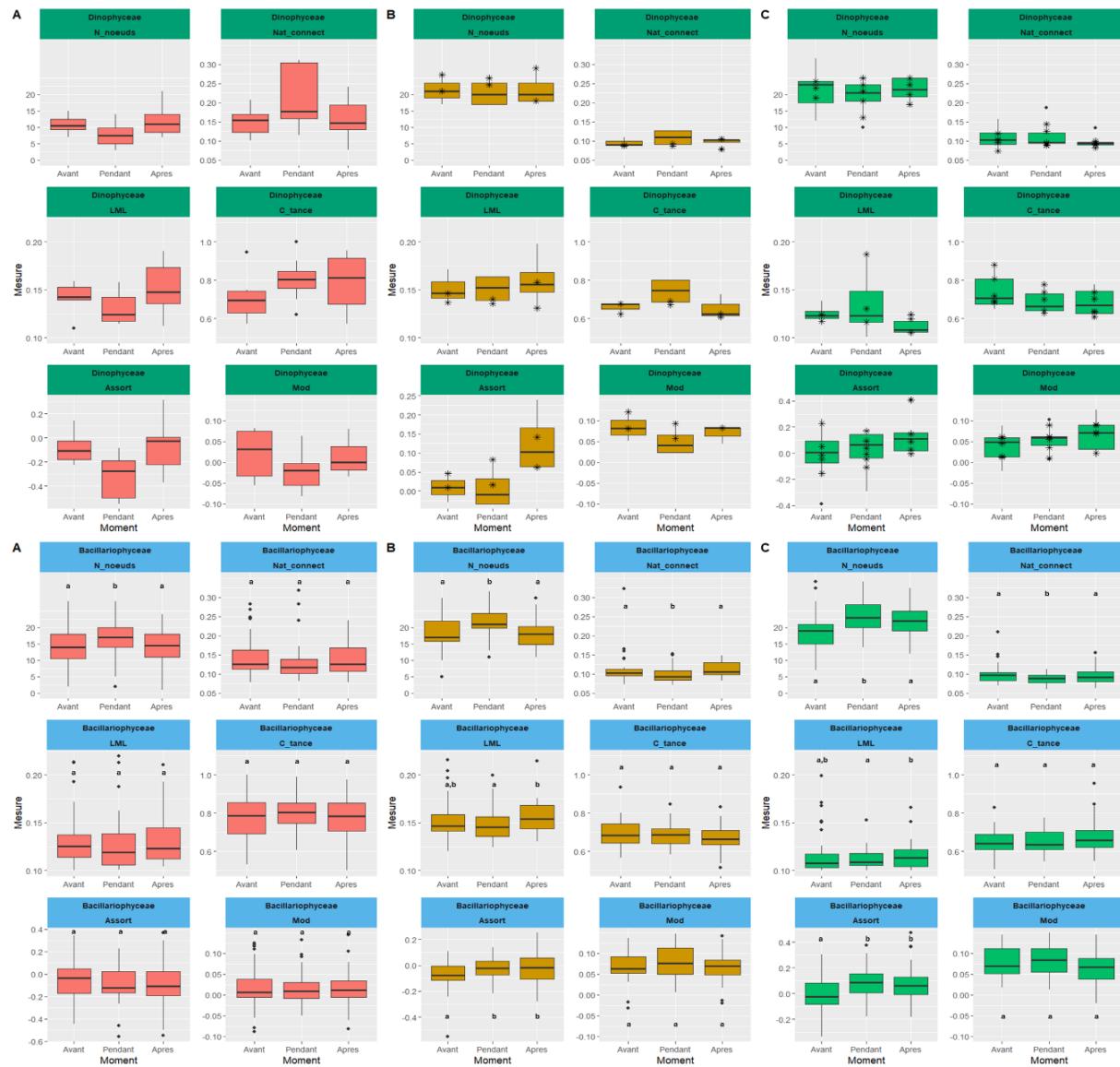


Figure 5 : Boxplots pour les différentes métriques topologiques entre avant, pendant et après un épisode de bloom de dinoflagellés (en vert) et de diatomées (en bleu), pour chaque région (A) Méditerranée, (B) Manche-Mer du Nord et (C) Atlantique – Manche occidentale. Les astérisques correspondent à des blooms de *Lepidodinium*. Les lettres indiquent les différences significatives

Nos résultats montrent des impacts sur la structure de la communauté différents entre les blooms de diatomées et de dinoflagellés. De manière générale, les blooms de diatomées sont associés à une hausse de la richesse spécifique, les dinoflagellés à une baisse. La connectivité naturelle est également plus haute pendant un bloom de dinoflagellés et plus faible pendant un bloom de diatomées. La LML est plus haute pendant un bloom de dinoflagellés que de diatomées. La modularité n'est pas modifiée pendant un bloom de diatomées, elle l'est soit pendant un bloom de dinoflagellés en Méditerranée ou après pour les 2 autres régions. La dynamique de la connectance est également différente entre les deux types de blooms ; pour les blooms de diatomées aucune dynamique n'est présente, pour les dinoflagellés un changement entre avant, pendant, après peut être noté et dépend de la région. L'ensemble de ces résultats est en faveur du fait qu'une modification dans la structure de la communauté est spécifique à un type de bloom.

IV. Discussion

a) Des différences régionales marquées

La régionalisation des stations a permis de définir 3 régions distinctes hydrologiquement et cohérentes avec les connaissances océanographiques. Il est bien documenté que la Méditerranée est marquée par des températures et des salinités de surface bien plus élevées que l'Atlantique et la Manche (Puillat *et al.*, 2004 ; Caracciolo *et al.*, 2023 ; Schroeder *et al.*, 2023). La Méditerranée est considérée comme une mer oligotrophe *a contrario* de l'Atlantique et de la Manche caractérisées comme eutrophe ou mésotrophe (Lheureux *et al.*, 2023). La Méditerranée a une richesse spécifique plus faible que les autres régions, ce résultat peut s'expliquer par la proportion plus importante dans cette région d'espèces plus petites que 20 µm, non-identifiées par le protocole REPHY (Caroppo *et al.*, 2006).

Le nombre de nœuds présent dans les réseaux d'associations est bien représentatif de la richesse spécifique observée dans chaque région, ce qui confirme les corrélations fortes entre ces deux indices. La connectivité naturelle est la plus élevée en Méditerranée par rapport aux deux autres régions, cela indique que le réseau d'association est potentiellement plus robuste et moins sensible à l'extirpation d'un ou plusieurs genres phytoplanctoniques. Dans le même temps, la modularité est la plus faible : le réseau est moins divisé en sous-communautés, ce qui pourrait expliquer sa résistance potentielle. Les associations sont davantage spécifiques en Atlantique-MO que dans les autres régions avec une connectance et LML plus faible, la modularité est la plus élevée. Ces derniers résultats indiquent que l'Atlantique-MO est marquée par des associations entre genres spécifiques, particulièrement organisés en sous-communautés et globalement plus fortes que dans les 2 autres régions. La Manche-MdN montre la force des associations la plus faible, une modularité intermédiaire et une sensibilité comparable à l'Atlantique-MO.

Parallèlement, si le réseau d'association en Méditerranée et les associations en Atlantique-MO sont plus fortes, nos résultats montrent que l'Atlantique-MO a la composition de la communauté la plus stable suivie par la Méditerranée et enfin la Manche-MdN. Le fait d'avoir la composition la plus stable peut expliquer que les associations soient également les plus stables. La Méditerranée a une stabilité intermédiaire surprenante au vu de sa faible variabilité saisonnière pour la CHLOROA ou les abondances des dinoflagellés, diatomées par rapport à l'Atlantique-MO. L'Atlantique-MO et la Manche-MdN sont les régions les plus diversifiées, Vallina *et al.* (2017) ont montré que la diversité fonctionnelle du phytoplancton permettait d'augmenter sa stabilité de par la redondance fonctionnelle. Baert *et al.* (2016) ont déterminé que la diversité à un effet positif sur la stabilité fonctionnelle et compositionnelle mais pas sur la résilience des communautés : la

Méditerranée revient bien comme le réseau d'association le plus résilient avec la richesse spécifique la plus faible, mais reste stable en termes de composition. Guelzow *et al.* (2016) ont souligné l'importance de la connectance dans la stabilité compositionnelle des espèces, pourtant l'Atlantique-MO a la connectance la plus faible dans notre étude.

Nos résultats montrent que la concentration en nutriments a une influence inverse entre la Méditerranée et les deux autres régions, que l'on peut supposer en lien avec le caractère eutrophe de celles-ci, dans la structuration de la communauté. En effet, quand la concentration en nutriments augmente en Méditerranée, le réseau est plus robuste, le nombre de nœuds plus important, la spécificité et force des associations plus faibles et l'organisation en communautés moindre ; on retrouve exactement l'inverse lors d'une augmentation des nutriments en Atlantique-MO et en Manche-MdN. Une hypothèse est qu'en Méditerranée, une concentration en nutriments accrue pourrait permettre à davantage d'espèces d'émerger, sans pour autant la mise en place d'une compétition forte d'où la spécificité faible des associations ; plus d'espèces opportunistes peuvent expliquer la force des associations et la faible organisation en sous-communautés. En outre, ces résultats rejoignent ceux de Picoche et Barraquand (2020) qui ont montré que les associations interspécifiques étaient principalement facilitatrices et l'autorégulation prédominante. En Atlantique-MO et en Manche-MdN, les concentrations en nutriments étant déjà à des niveaux importants, une hausse des nutriments ne soutiendrait pas l'émergence de nouvelles espèces, mais renforcerait la compétition interspécifique déjà en place avec un pool d'espèces qui peut davantage tirer profit de la hausse des nutriments que les autres : moins d'espèces, une spécificité et force des associations plus importantes. Burson *et al.* (2018) expliquent qu'une hausse en nutriments peut conduire à un renforcement de la compétition en faisant passer la compétition pour la lumière comme prédominante par rapport à celle pour les nutriments ; les auteurs ont également montré qu'une co-limitation, ce qui peut être le cas en Méditerranée, permet la coexistence des espèces tandis que la limitation d'une seule ressource conduit à l'exclusion compétitive. Cependant, nos résultats étant uniquement corrélatifs il serait intéressant d'utiliser une approche expérimentale afin d'étudier les processus sous-jacents.

Les corrélations entre les métriques permettent, tout de même, d'appréhender comment est mise en place la structure des associations biotiques de la communauté. Le nombre de nœuds est la métrique avec laquelle le plus de corrélations s'établissent, on retrouve que plus une communauté est diversifiée plus le réseau d'association est fragile, plus les espèces généralistes en termes d'association (*i.e.* associées avec tout le monde) s'associent avec des généralistes et les spécialistes (*i.e.* associées avec des genres bien déterminés) avec des spécialistes. Il n'existe, en

revanche, pas de corrélation entre la force moyenne des associations et la richesse spécifique. Une force des associations faible est associée à des associations moins spécifiques et à une organisation en sous-communautés faible, traduisant une communauté désorganisée.

Les taxons centraux des 3 réseaux d'associations globaux sont différents, suggérant un mode de fonctionnement et d'organisation différent de la structure de la communauté. En effet, les taxons centraux sont des diatomées uniquement en Méditerranée, des dinoflagellés en Atlantique-MO et un mélange des deux en Manche-MdN. Toutefois, on retrouve souvent parmi ces taxons, ceux présents toute l'année et les plus abondants ce qui peut expliquer que ceux-ci établissent le plus de corrélations avec d'autres. Ces résultats sont également à nuancer car le nombre de taxons présents dans les réseaux diffère entre les régions. Il pourrait être pertinent soit de garder le même nombre de taxons soit de garder les mêmes taxons entre les 3 régions afin de comparer les taxons centraux et l'influence des taxons périphériques dans l'obtention de ces derniers. Par ailleurs, l'influence de l'identification taxonomique a très certainement une importance, le fait de retrouver des cryptophytes ou ciliés non identifiés en Manche-MdN ne traduit sans doute pas une réalité écologique mais purement statistique. En effet, un pool de genres, omniprésent, conduit à plus de corrélations que chaque genre pris indépendamment.

b) Des changements locaux dans la composition et la structure des communautés

Nos résultats n'ont pas permis de montrer une hausse des températures de surface ou de la salinité de manière globale, pourtant bien documentée dans la littérature (Costoya *et al.*, 2015 ; Lheureux *et al.*, 2021). De nombreuses stations ont montré une baisse de la CHLOROA et donc de la biomasse phytoplanctonique, ces résultats sont en adéquation avec ceux de Henson *et al.* (2021) et Lheureux *et al.* (2023). Cette perte de biomasse n'est pas en lien avec une diminution de la richesse spécifique, comme suggéré par Henson *et al.* (2021). En effet, nos résultats montrent une augmentation de celle-ci pour toutes les régions. Ce résultat a été retrouvé lors d'expériences en mésocosmes ; Yvon-Durocher *et al.* (2015) ont montré qu'une hausse de la température pouvait augmenter la richesse spécifique et la productivité des communautés phytoplanctoniques, toutefois, comme rapporté par Schabköhl *et al.* (2013) cette augmentation peut être associée à un changement de composition de la communauté. Ce changement de composition est retrouvé dans nos résultats avec 16 des 21 stations qui montrent un changement de composition via au moins un des axes des CA. Plusieurs études (Hernandez-Farinás *et al.*, 2014 ; Holland *et al.*, 2023) montrent une diminution de l'abondance des diatomées et des dinoflagellés avec des disparités locales. Nos résultats confirment la diminution des diatomées seulement au niveau de 3 stations d'Atlantique-MO et 2 méditerranéennes et une stabilité en Manche-MdN allant à l'encontre des

précédentes études. Quant aux dinoflagellés, nous retrouvons une hausse de leur abondance uniquement en Méditerranée et non dans les 2 autres régions allant également à l'encontre des études précédemment citées. Il est important de souligner que l'identification taxonomique a pu différer entre 2007 et 2022, notamment par des changements d'opérateurs comme cela s'est produit de manière particulièrement visible en 2017 au niveau des stations de la Mer des Pertuis.

Une modification dans la structure des communautés phytoplanctoniques est relevée entre 2007 et 2022 pour la plupart des stations étudiées. Nos résultats montrent que pour 16 des 21 stations le réseau d'association est moins stable. Ce résultat pourrait indiquer une sensibilité plus importante à l'extirpation d'une espèce qui pourrait alors modifier l'ensemble des associations, pour autant le nombre de nœuds augmente. L'assortativité augmente également ce qui indique que la connexion entre généralistes et entre spécialistes de l'association, comme définis plus haut, se fait de plus en plus. Malgré ces changements de richesse spécifique et de stabilité, la spécificité des associations est globalement inchangée, tout comme la compartimentation en sous-communautés. On note toutefois que les associations sont en moyenne de moins en moins fortes en Méditerranée ce qui pourrait être expliqué par cette hausse de richesse spécifique.

Ainsi, le fait d'observer une hausse du nombre de genres ne semble pas modifier la spécificité des associations ni la compartimentation en sous-communautés. Ces nouveaux genres peuvent être la résultante de migrations biologiques en réponse au climat, Barton *et al.* (2016) ont montré que des migrations d'espèces individuelles et de communautés entières se déplacent latitudinalement en réponse au changement climatique. La hausse du nombre de genres peut aussi être expliquée par un plus grand nombre d'espèces avec des traits adaptés à ces nouvelles conditions environnementales (Winder et Sommer, 2012). La sensibilité accrue des associations biologiques parallèlement à une augmentation de la température mais aussi à une modification de la concentration en nutriments se retrouve dans les travaux de Chaffron *et al.* (2021) et d'Ushio *et al.* (2023). Le fait que les genres généralistes, comme nous l'avons défini, interagissent davantage entre eux et les spécialistes entre eux également et que la sensibilité du réseau d'association soit de plus en plus forte penche en faveur du fait que ces nouveaux genres sont spécialistes et établissent, pour l'instant, peu d'associations. Il serait pertinent de déterminer quels sont ces genres additionnels, si ce sont des genres émergents ou bien des genres déjà présents auparavant dans certaines conditions et qui peuvent, à présent, se maintenir davantage suite aux changements environnementaux. Cette analyse pourrait préciser si cette hausse de la richesse spécifique n'est pas liée à une amélioration de l'identification taxonomique au cours des années, certaines espèces ont pu être davantage considérées suite à de nouveaux projets et considérations du REPHY.

Nos résultats ont soutenu notre régionalisation, bien que des différences locales de tendances soient observées. Holland *et al.* (2023) ont également régionalisé les côtes nord-européennes, mais directement via les tendances, et soulignent également ces différences locales. On retrouve bien que des stations proches ont très souvent (à l'exception de trois stations) des tendances similaires et qui correspondent également à des zones géographiques distinctes : Méditerranée Est, Baie de Vilaine-Loire par exemple. Ces résultats illustrent aussi que si ces tendances sont particulièrement différentes localement, alors les conditions physico-chimiques et les pressions locales sont des facteurs explicatifs prépondérants. Le fait que les conditions locales plutôt que régionales influencent davantage la communauté phytoplanctonique a déjà été démontré par Larroudé *et al.* (2013) en étudiant la réponse du phytoplancton aux pressions locales et globales pendant 24 ans au niveau de la Loire.

Le regroupement des tendances des paramètres étudiés permet de mieux comprendre les interconnexions entre eux. Nos résultats relèvent que les dinoflagellés se retrouvent dans le même groupe que la température, rapport Dino/Bac et connectance. Ce résultat pourrait suggérer que l'abondance des dinoflagellés est particulièrement, et davantage que les diatomées, influencée par une hausse des températures. Toutefois, ce groupe correspond surtout à un ensemble de paramètres avec une stabilité temporelle entre 2007 et 2022. Les tendances de l'abondance des diatomées se retrouvent dans le même groupe que la salinité, indice de Berger-Parker et chlorophylle *a*. On peut supposer que, les diatomées dominant la communauté, une augmentation de leur abondance conduit également à une plus forte dominance du genre. Cette dominance des diatomées pourrait également expliquer que leur abondance suit la même tendance que la chlorophylle *a*, les diatomées étant le groupe contribuant majoritairement à la biomasse phytoplanctonique (Leblanc *et al.*, 2012). Toutefois, notre classification des tendances n'est pas sans rappeler les corrélations simples entre ces différents paramètres. On retrouve, par exemple, un groupe richesse spécifique, nombre de nœuds et densité ; il n'y a donc rien de surprenant à ce que leurs tendances soient similaires. Encore une fois, notre approche est plutôt corrélative et devrait être complétée par une approche causative afin de mieux comprendre les interconnexions entre les différentes tendances observées. Il reste également à déterminer plus précisément quels sont les acteurs des changements constatés, à l'échelle locale, et avec quelle influence régionale voire globale : changement climatique, eutrophisation ?

c) *L'impact des blooms est région- et taxon-spécifique*

Notre méthode de détection des blooms a permis d'en relever un nombre relativement important et majoritairement causés par des diatomées. Quelques blooms de dinoflagellés ont été

détectés, ces blooms sont peu nombreux ce qui limite fortement les analyses statistiques sur ces derniers : les tests non-paramétriques utilisés sont moins puissants et détectent plus difficilement des différences. C'est pour cela que notre étude des dinoflagellés se veut davantage descriptive.

Nos résultats ont montré qu'un bloom phytoplanctonique était associé à une dominance plus importante du taxon majoritaire. Ce résultat peut expliquer que durant un bloom une espèce en particulier est particulièrement favorisée. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette dominance plus importante. Un taxon peut particulièrement dominer la communauté car les conditions pour exclure compétitivement les autres espèces sont réunies, cela peut être via de l'allélopathie ou la mixotrophie exercée par certains dinoflagellés (Cloern et Dufford, 2005 ; Kubanek *et al.*, 2005 ; Anderson *et al.*, 2012), par une affinité pour les nutriments plus importantes de certaines espèces (Poulin et Franks, 2010). Ce taxon peut aussi être le moins intéressant pour le zooplancton (Irigoién *et al.*, 2005) soit par la formation d'un mucus comme lors des blooms de *Phaeocystis*, soit par leur faible valeur nutritionnelle (Mitra et Flynn, 2005). Des adaptations en réponse au broutage comme la présence d'une thèque, frustule, structures défensives ou encore la bioluminescence (Hamm et Smetacek, 2007 ; Assmy et Smetacek, 2009 ; Prevett *et al.*, 2019) peuvent également l'expliquer. Ces adaptations rejoignent la théorie de l'optimal foraging : il y a un rapport entre la quantité d'énergie gagnée en se nourrissant et l'énergie utilisée pour se nourrir, si ce ratio n'est pas favorable pour une proie donnée, il est attendu que la pression de prédation exercée sur celle-ci soit plus faible (DeMott, 1989 ; Pyke et Starr, 2021). Par ailleurs, lors de notre caractérisation des blooms nous avons noté qu'à quelques reprises, le deuxième taxon était en proportion proche du taxon majoritaire. Décrire un bloom par une seule espèce semble alors un raccourci méthodologique qu'il serait possible d'éviter en distinguant les blooms monospécifiques (*i.e.* une seule espèce prédomine particulièrement) ou polyspécifiques (*i.e.* plusieurs espèces dominent). Pour autant, définir si un bloom est monospécifique ou non paraît assez difficile à faire de manière objective, et nous n'avons pas trouvé de définition claire sur ce à quoi correspond un bloom monospécifique. On peut pour autant s'attendre à ce que les conséquences sur la structure des communautés et les dynamiques du bloom soient bien différentes. Slobodkin (1989) explique notamment que lors de conditions hydrologiques anormalement stables des blooms monospécifiques peuvent davantage se produire et que le retour aux perturbations du milieu « normales » conduisent à la fin de ces épisodes ; Slobodkin décrit ces épisodes comme étant le « cas nul » du paradoxe du plancton ; dont nous rediscuterons plus tard. Ces conditions stables pourraient conduire à des interactions entre espèces renforcées. Tandis que dans un bloom polyspécifique, on peut s'attendre à davantage d'interactions et où la composition même de ces 2

ou 3 espèces dominantes pourrait conduire à des impacts différents. Aurait-on une structure et un impact des blooms différents dans un bloom mixte avec une diatomée autotrophe et un dinoflagellé autotrophe qu'avec cette même diatomée et un dinoflagellé mixotrophe ? On peut supposer que les mécanismes de terminaison du bloom seraient aussi différents.

Nos résultats n'ont pas permis de montrer que les blooms de diatomées ou de dinoflagellés conduisent à un changement spécifique de composition de la communauté. Dans le même temps, les diatomées ne modifient pas davantage la communauté que les dinoflagellés que ce soit entre antérieurement ou postérieurement au bloom. Ces résultats sont surprenants, toutefois un changement non détectable ici ne signifie pas qu'il n'y en a pas, cela se retrouve nécessairement avec la hausse de dominance du taxon majoritaire durant les blooms ou encore les indices de diversité. Un bloom de dinoflagellés modifie autant la communauté que celui de diatomées ou que n'importe quelle date au hasard. Une hypothèse est que nos résultats sont en faveur d'une composition chaotique de la composition phytoplanctonique. Un bloom serait un événement où la perturbation de la communauté n'est pas plus importante que la perturbation moyenne. L'aspect chaotique des communautés phytoplanctoniques a été démontré par Mallmin *et al.* (2024) : selon ces auteurs le chaos est permanent dans la communauté phytoplanctonique, toutefois il peut arriver que dans ces conditions quelques espèces arrivent à dominer la communauté, cette dominance est temporaire du fait de l'invasion de nouvelles espèces auparavant rares. Rogers *et al.* (2023) retrouvent également des dynamiques chaotiques dans les communautés planctoniques, aussi bien en milieu fermé, comme les lacs, qu'en milieu ouvert tel que l'océan. De cette manière le caractère continu et l'hydrodynamisme, la distribution en patch du plancton (Martin, 2003) ou la recrudescence d'espèces rares ne peut expliquer seul le caractère chaotique des communautés. Une contradiction à cette théorie du chaos est que nous observons des blooms très récurrents, par exemple *Phaeocystis* en Manche. Pour autant, cette théorie du chaos n'exclut pas celle de Slobodkin qui supposait une période de calme pour permettre la dominance d'une espèce. Ces hypothèses ne sont pas sans rappeler le paradoxe du plancton d'Hutchinson (1961). Le paradoxe du plancton théorise notamment pourquoi plusieurs espèces en compétition pour les mêmes ressources ne sont pas exclues compétitivement, allant à l'encontre du principe d'exclusion compétitive. Les conditions de cette exclusion compétitive sont : un temps suffisant pour la permettre, un environnement constant, sans variation spatiale, une croissance limitée par une seule ressource et les espèces rares ne doivent pas être favorisées. Une hypothèse allant dans le sens d'Hutchinson est celle de l'« intermediate disturbance hypothesis » (IDH) (Connell, 1978). Selon celle-ci les perturbations permettent de maintenir la diversité avec un

niveau de perturbations maximal qui la favorise jusqu'à un certain seuil, en empêchant l'exclusion compétitrice, des perturbations trop importantes conduisent à une baisse de la diversité. Toutefois, notre étude considère des dates avant un bloom ou après un bloom avec une temporalité très variable : la date précédant un bloom peut être éloignée de plus d'un mois par rapport à la date de fin du bloom. Mieux définir la phénologie des blooms à partir des données REPHY et la fréquence d'échantillonnage bimensuelle pourrait permettre d'affiner nos résultats, comme proposée par Guallar et al. (2017). Par ailleurs, intégrer l'ensemble des genres de la communauté peut conduire à un indice de dissimilarité important dès que la proportion des espèces rares change, des approches génomiques pourraient aussi compléter nos résultats.

Un des résultats marquants de notre étude est que les blooms de diatomées sont associés à une hausse de la richesse spécifique, tandis que les blooms de dinoflagellés sont associés à une baisse de celle-ci, comme déjà observé par Wang et al. (2020). Ces résultats supposent une action différente des espèces impliquées durant le bloom. Une hypothèse pour expliquer que les dinoflagellés sont associés à une richesse spécifique plus faible durant leurs blooms peut être leurs actions délétères pour les autres espèces phytoplanctoniques. Plusieurs processus peuvent être mis en avant, l'allélopathie exercée par les dinoflagellés peut conduire à l'exclusion d'autres espèces phytoplanctoniques, notamment si elle est dirigée vers les compétiteurs ou les prédateurs (Kubanek et al., 2005 ; Irigoein et al., 2005). Une autre hypothèse est que les blooms de dinoflagellés modifient davantage les conditions environnementales (hausse du pH, diminution de l'oxygène) alors non-favorables pour d'autres espèces phytoplanctoniques (Raven et al., 2020 ; Siano et al., 2020). Le caractère mixotrophe des dinoflagellés peut également expliquer une baisse de la richesse spécifique. En effet, certains dinoflagellés comme *Gonyaulax polygramma* (Stein, 1883) ou encore *Dinophysis acuminata* (Claparède et Lachmann, 1859) peuvent se nourrir d'autres espèces phytoplanctoniques (Jeong et al., 2005 ; Park et al., 2006). Jeong et al. (2005) ont montré que *G. polygramma* peut avoir une sélectivité pour ses proies phytoplanctoniques et que ses taux d'ingestion étaient concentration-dépendante. Ces résultats rappellent l'impact des brouteurs, et on peut émettre l'hypothèse que dans des conditions favorables aux mixotrophes, l'herbivorie par ces derniers peut avoir un impact semblable à celle du zooplancton. En regardant la composition de nos blooms on note bien que la plupart des genres phytoplanctoniques ont au moins une espèce pour lesquelles soit de l'allélopathie (nocive pour d'autres espèces phytoplanctoniques) soit de la toxicité a été montrée (Gribble et al., 2007 ; Gentien et Arzul, 2009 ; Fernandez-Herrera et al., 2021). Il serait alors intéressant d'étudier plus spécifiquement l'impact des composés allélopathiques sur la structure et la composition des communautés. Parmi les blooms de

dinoflagellés une majorité de ces épisodes ont été imputées à des genres potentiellement mixotrophes (*Prorocentrum*, *Lepidodinium*) (Stoecker *et al.*, 1997 ; Liu *et al.*, 2022). L'étude approfondie du réseau d'associations autour de ces espèces mixotrophes pourrait permettre de mieux comprendre l'impact de ces blooms sur la structure et la composition de la communauté. Les espèces mixotrophes étant favorisées quand les conditions propices aux autotrophes ne sont plus réunies (Cloern et Dufford, 2005), la présence de mixotrophes peut, d'elle-même, être indicatrice d'une richesse spécifique plus faible mais plutôt via les conditions abiotiques dans un premier temps que par l'action de prédation de ces derniers.

En revanche, durant un bloom de diatomées la richesse spécifique augmente. Cette augmentation peut s'expliquer par une action facilitatrice de certaines espèces phytoplanctoniques, durant un bloom de diatomées la communauté arrive à davantage s'autoréguler permettant la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces, cette explication rejoint les travaux de Picoche et Barraquand (2020). Les blooms de diatomées pourraient avoir lieu suite à un apport discontinu en nutriments qui permettrait la coexistence des espèces car les interactions interspécifiques sont moins susceptibles de se produire dans des environnements perturbés (Margalef, 1978), on retrouve l'IDH dans cette notion (Spatharis *et al.*, 2007). Une hausse des nutriments lors des blooms de diatomées pourrait permettre à plus d'espèces opportunistes d'émerger. Un bloom de diatomées peut également être soutenu par des symbioses avec les cyanobactéries comme rapporté par Villareal (1992) permettant d'utiliser la diazotrophie comme source d'azote, ce qui pourrait relâcher la pression de compétition pour les ressources. Il serait intéressant de caractériser les espèces présentes lors de ces événements et en quelles proportions pour mieux comprendre les mécanismes favorisant cette hausse de richesse spécifique ; des expériences en mésocosmes pourraient également être informatives.

Nos résultats ont aussi montré que les deux classes étudiées avaient également un impact différent sur la structure de la communauté. La connectivité naturelle est plus haute pendant un bloom de dinoflagellés que de diatomées, alors que le nombre d'espèces est plus important lors de blooms de diatomées. Ce résultat suggère que le réseau d'associations est plus fragile durant un bloom de diatomées que de dinoflagellés. Dans le même temps, la force des interactions est globalement plus faible pendant un bloom de dinoflagellés que de diatomées. Ainsi, les blooms de dinoflagellés ont un réseau d'association composé de moins d'espèces, avec des associations plus faibles mais un réseau plus solide. Ce résultat peut s'expliquer par les effets négatifs entre les espèces phytoplanctoniques, précédemment hypothétisés, qui conduisent à une plus faible association entre les espèces présentes mais avec davantage d'interconnexions qui se

font entre elles : ce sont celles qui supportent l'action allélopathique. Il est probable que les espèces présentes aient un spectre d'association large, car l'assortativité est plus faible pendant le bloom en Méditerranée et plus faible qu'après le bloom en Manche-MdN, mais aussi par le fait que la modularité est modifiée en réponse à un bloom de dinoflagellés.

Les blooms de diatomées sont associés à un réseau d'association avec plus d'espèces, sont plus fragiles, ont des associations en moyenne plus fortes, la tendance à se structurer en communautés n'est pas modifiée suite à un bloom et la spécificité des interactions non plus. Ces résultats montrent que l'organisation des associations est plus importante lors des blooms de diatomées. Ainsi, les espèces surnuméraires par rapport à avant ou après le bloom ne sont pas des espèces nouvelles ou exclusives aux blooms de diatomées qui émergent.

Ces différences entre diatomées et dinoflagellés d'impact de leurs blooms sur la structure et la composition de la communauté peuvent également être expliquées par les conditions physico-chimiques distinctes entre les deux types de blooms. Les conditions physico-chimiques de formation de chacun des blooms restent une grande question de l'écologie marine ; les déterminer permettra de mieux comprendre et prédire chacun des blooms.

Bien que globalement les différences que nous avons évoquées plus haut sont retrouvées, on observe des différences dans les impacts des blooms notamment entre avant et après ainsi que sur des caractéristiques structurales du réseau d'association. Par exemple, le réseau d'association est plus robuste en Manche-MdN et Atlantique-MO durant un bloom de diatomées, la connectivité naturelle est plus faible en Méditerranée ou encore la force des interactions lors d'un bloom de dinoflagellés est en moyenne plus importante lors du bloom en Méditerranée, plus faible en Atlantique-MO et inchangée en Manche-MdN. Ces résultats montrent que l'impact des blooms est région-spécifique, un bloom n'a pas les mêmes conséquences en fonction du milieu où il se produit, cela peut être en lien avec les caractéristiques du milieu. En effet, nous avons vu que le fonctionnement de la structuration de la communauté est différent entre régions, mais cela est surtout en lien avec les espèces responsables des blooms différentes entre ces régions.

Toutefois, la comparaison entre les régions reste sujette à des blooms ne se produisant pas à la même période et causés par des espèces différentes, nous pouvons considérer tout de même qu'il s'agit d'une généralité car notre méthode permet de détecter des blooms de la même façon en s'adaptant à la région. De cette manière, nos résultats sont en faveur d'un impact des blooms région-spécifique et classe-spécifique. Il pourrait alors être pertinent d'étudier la réponse de la

communauté à la prolifération d'un genre en particulier. C'est ce que nous nous sommes proposés de faire à travers les blooms de *Lepidodinium* en Atlantique-MO (Annexe A).

V. Conclusion et perspectives

La réponse des communautés phytoplanctoniques aux changements environnementaux et aux épisodes tels que les blooms est essentielle pour comprendre leurs impacts. L'objectif de mon stage était d'étudier la réponse des communautés à des changements à long terme et aux épisodes ponctuels de blooms de diatomées et de dinoflagellés sur la composition et la structure des communautés. En utilisant des réseaux écologiques pour décrire les associations entre taxons et différentes mesures de diversité, notre étude a mis en évidence des différences régionales dans les réponses des communautés à ces blooms : des structures et des fonctionnements différents. Nous avons trouvé que la Méditerranée réagit différemment que l'Atlantique-MO et que la Manche-MdN, en termes de structuration de la communauté à une hausse en nutriments. Ces différences régionales de réponse des communautés sont également spécifiques aux classes de phytoplancton. Par exemple, un bloom de diatomées est associé à une augmentation de la richesse spécifique, tandis qu'un bloom de dinoflagellés à une diminution. Cette étude a également révélé des changements significatifs dans la composition, richesse spécifique et structure des associations biotiques, localement, entre 2007 et 2022.

Nos résultats fournissent des éclairages précieux pour comprendre les différences entre les dinoflagellés et les diatomées dans la structuration des associations biotiques des genres phytoplanctoniques. Ils confirment l'importance d'étudier les interactions biologiques pour comprendre les blooms et les mécanismes écologiques en jeu. Nos résultats soulignent l'importance de différencier les blooms de diatomées de ceux de dinoflagellés. Les données REPHY ont permis de montrer des changements significatifs dans la structure des interactions biotiques, susceptibles de conduire à une refonte des communautés dans les années à venir, notamment avec une augmentation notable de la richesse spécifique.

Pour l'avenir, il sera crucial de considérer les conditions locales pour mieux comprendre ces changements et de définir quels sont les acteurs de ces effets. Il serait pertinent d'intégrer le compartiment zooplanctonique pour évaluer l'impact des blooms de manière plus écosystémique. De nombreuses hypothèses discutées dans cette étude pourraient être testées dans des conditions expérimentales, notamment concernant l'importance de l'allélopathie et de la mixotrophie lors des blooms de phytoplancton.

Bibliographie

Adame, María Fernanda, et al. « Effect of Geomorphological Setting and Rainfall on Nutrient Exchange in Mangroves during Tidal Inundation ». *Marine and Freshwater Research*, vol. 61, n° 10, 2010, p. 1197. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1071/MF10013>.

Anderson, Donald M. « Approaches to Monitoring, Control and Management of Harmful Algal Blooms (HABs) ». *Ocean & Coastal Management*, vol. 52, no 7, juillet 2009, p. 342-47. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2009.04.006>.

Anderson, Donald M., et al. « Harmful Algal Blooms and Eutrophication: Examining Linkages from Selected Coastal Regions of the United States ». *Harmful Algae*, vol. 8, n° 1, décembre 2008, p. 39-53. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.017>.

Anderson, Donald M., Tilman J. Alpermann, Allan D. Cembella, Yves Collos, Estelle Masseret, et Marina Montresor. « The Globally Distributed Genus Alexandrium: Multifaceted Roles in Marine Ecosystems and Impacts on Human Health ». *Harmful Algae* 14 (février 2012): 10-35. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.012>.

Anderson, Donald. « HABs in a Changing World: A Perspective on Harmful Algal Blooms, Their Impacts, and Research and Management in a Dynamic Era of Climactic and Environmental Change ». *Harmful Algae*, 2012.

Assmy, Philipp, et Victor Smetacek. « Algal Blooms ». *Encyclopedia of Microbiology*, Elsevier, 2009, p. 27-41. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00001-8>.

Backer, Lorraine, et Dennis McGillicuddy. « Harmful Algal Blooms at the Interface Between Coastal Oceanography and Human Health ». *Oceanography*, vol. 19, n° 2, juin 2006, p. 94-106. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.5670/oceanog.2006.72>.

Baert, Jan M., Frederik De Laender, Koen Sabbe, et Colin R. Janssen. « Biodiversity Increases Functional and Compositional Resistance, but Decreases Resilience in Phytoplankton Communities ». *Ecology* 97, n° 12 (décembre 2016): 3433-40. <https://doi.org/10.1002/ecy.1601>.

Barton, Andrew D., Andrew J. Irwin, Zoe V. Finkel, et Charles A. Stock. « Anthropogenic Climate Change Drives Shift and Shuffle in North Atlantic Phytoplankton Communities ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, n° 11 (15 mars 2016): 2964-69. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519080113>.

Behrenfeld, Michael J. « Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on Phytoplankton Blooms ». *Ecology*, vol. 91, n° 4, avril 2010, p. 977-89. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>.

Behrenfeld, Michael J., et Emmanuel S. Boss. « Resurrecting the Ecological Underpinnings of Ocean Plankton Blooms ». *Annual Review of Marine Science* 6, n° 1 (3 janvier 2014): 167-94. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-052913-021325>.

Behrenfeld, Michael J., Scott C. Doney, Ivan Lima, Emmanuel S. Boss, et David A. Siegel. « Annual Cycles of Ecological Disturbance and Recovery Underlying the Subarctic Atlantic Spring Plankton Bloom ». *Global Biogeochemical Cycles* 27, n° 2 (juin 2013): 526-40. <https://doi.org/10.1002/gbc.20050>.

Belin, Catherine, et al. « Three Decades of Data on Phytoplankton and Phycotoxins on the French Coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX ». *Harmful Algae*, vol. 102, février 2021, p. 101733. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101733>.

Benjamini, Yoav, et Yosef Hochberg. « Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing ». *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology*, vol. 57, no 1, janvier 1995, p. 289-300. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>.

Blain, Stéphane, Cécile Guieu, Hervé Claustre, Karine Leblanc, Thierry Moutin, Bernard Quèguiner, Josèphine Ras, et Géraldine Sarthou. « Availability of Iron and Major Nutrients for Phytoplankton in the Northeast Atlantic Ocean ». *Limnology and Oceanography* 49, n° 6 (novembre 2004): 2095-2104. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2095>.

Bonacich, Phillip. « Power and Centrality: A Family of Measures ». *American Journal of Sociology* 92, n° 5 (mars 1987): 1170-82. <https://doi.org/10.1086/228631>.

Borja, Ángel, Daniel M. Dauer, Michael Elliott, et Charles A. Simenstad. « Medium- and Long-Term Recovery of Estuarine and Coastal Ecosystems: Patterns, Rates and Restoration Effectiveness ». *Estuaries and Coasts* 33, n° 6 (novembre 2010): 1249-60. <https://doi.org/10.1007/s12237-010-9347-5>.

Briggs, Nathan, et al. « High-Resolution Observations of Aggregate Flux during a Sub-Polar North Atlantic Spring Bloom ». *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, vol. 58, n° 10, octobre 2011, p. 1031-39. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.07.007>.

Brussaard, C. P. D., et al. « A Mesocosm Study of *Phaeocystis Globosa* Population Dynamics ». *Harmful Algae*, vol. 4, n° 5, août 2005, p. 859-74. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.hal.2004.12.015>.

Burson, Amanda, Maayke Stomp, Emma Greenwell, Julia Grosse, et Jef Huisman. « Competition for Nutrients and Light: Testing Advances in Resource Competition with a Natural Phytoplankton Community ». *Ecology* 99, n° 5 (mai 2018): 1108-18. <https://doi.org/10.1002/ecy.2187>.

Caracciolo, Mariarita, Fabienne Rigaut-Jalabert, Sarah Romac, Frédéric Mahé, Samuel Forsans, Jean-Philippe Gac, Laure Arsenieff, et al. « Seasonal Dynamics of Marine Protist Communities in Tidally Mixed Coastal Waters ». *Molecular Ecology* 31, n° 14 (juillet 2022): 3761-83. <https://doi.org/10.1111/mec.16539>.

Caroppo, Carmela, Silvia Turicchia, et Maria Cristina Margheri. « Phytoplankton Assemblages in Coastal Waters of the Northern Ionian Sea (Eastern Mediterranean), with Special Reference to Cyanobacteria ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86, n° 5 (octobre 2006): 927-37. <https://doi.org/10.1017/S0025315406013889>.

Chaffron, Samuel, Erwan Delage, Marko Budinich, Damien Vintache, Nicolas Henry, Charlotte Nef, Mathieu Ardyna, et al. « Environmental Vulnerability of the Global Ocean Epipelagic Plankton Community Interactome ». *Science Advances* 7, n° 35 (27 août 2021): eabg1921. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abg1921>.

Chambouvet, Aurelie, Pascal Morin, Dominique Marie, et Laure Guillou. « Control of Toxic Marine Dinoflagellate Blooms by Serial Parasitic Killers ». *Science* 322, n° 5905 (21 novembre 2008): 1254-57. <https://doi.org/10.1126/science.1164387>.

Chavent, Marie, et al. « ClustGeo: An R Package for Hierarchical Clustering with Spatial Constraints ». Computational Statistics, vol. 33, no 4, décembre 2018, p. 1799-822. Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s00180-018-0791-1>.

Christiansen, Christian, Gunnild Vølund, Lars C. Lund-Hansen, et Jesper Bartholdy. « Wind Influence on Tidal Flat Sediment Dynamics: Field Investigations in the Ho Bugt, Danish Wadden Sea ». Marine Geology 235, n° 1-4 (décembre 2006): 75-86. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2006.10.006>.

Cirri, Emilio, et Georg Pohnert. « Algae–bacteria Interactions That Balance the Planktonic Microbiome ». New Phytologist 223, n° 1 (juillet 2019): 100-106. <https://doi.org/10.1111/nph.15765>.

Clauset, Aaron, et al. « Finding community structure in very large networks ». Physical Review E, vol. 70, n° 6, décembre 2004, p. 066111. APS, <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.70.066111>.

Cleveland, Robert B., William S. Cleveland, and Irma Terpenning. "STL: A Seasonal-Trend Decomposition Procedure Based on Loess." Journal of Official Statistics 6, no. 1 (Mar 1990, 1990/03//): 3. <https://www.proquest.com/scholarly-journals/stl-seasonal-trend-decomposition-procedure-based/docview/1266805989/se-2>.

Cloern, Je, et R Dufford. « Phytoplankton Community Ecology: Principles Applied in San Francisco Bay ». Marine Ecology Progress Series 285 (2005): 11-28. <https://doi.org/10.3354/meps285011>.

Connell, Joseph H. « Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High Diversity of Trees and Corals Is Maintained Only in a Nonequilibrium State. » Science 199, n° 4335 (24 mars 1978): 1302-10. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>.

Costoya, X., M. deCastro, M. Gómez-Gesteira, et F. Santos. « Changes in Sea Surface Temperature Seasonality in the Bay of Biscay over the Last Decades (1982–2014) ». Journal of Marine Systems 150 (octobre 2015): 91-101. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.06.002>.

Crumpton, William G., et Robert G. Wetzel. « Effects of Differential Growth and Mortality in the Seasonal Succession of Phytoplankton Populations in Lawrence Lake, Michigan ». Ecology, vol. 63, n° 6, décembre 1982, p. 1729. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.2307/1940115>.

Csárdi, Gábor, et al. igraph: Network Analysis and Visualization. 2.0.3, 13 mars 2024. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/igraph/index.html>.

Dai, Yanhui, et al. « Coastal Phytoplankton Blooms Expand and Intensify in the 21st Century ». Nature, vol. 615, no 7951, mars 2023, p. 280-84. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05760-y>.

Daro, Marie-Hermande, Elsa Breton, Elvire Antajan, Stéphane Gasparini, et Véronique Rousseau. « Do Phaeocystis Colony Blooms Affect Zooplankton in the Belgian Coastal Zone? », Current Status of Eutrophication in the Belgian Coastal Zone. Rousseau V., Lancelot C. and Cox D. (Eds.). Presses Universitaires de Bruxelles, Bruxelles, pp. 61-72

Delmas, Eva, et al. « Analysing Ecological Networks of Species Interactions ». Biological Reviews, vol. 94, n° 1, février 2019, p. 16-36. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/brv.12433>.

DeMott, William R. « Optimal Foraging Theory as a Predictor of Chemically Mediated Food Selection by Suspension-feeding Copepods ». Limnology and Oceanography 34, n° 1 (janvier 1989): 140-54. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.1.0140>.

Durrieu De Madron, X., C. Guieu, R. Sempéré, P. Conan, D. Cossa, F. D'Ortenzio, C. Estournel, et al. « Marine Ecosystems' Responses to Climatic and Anthropogenic Forcings in the Mediterranean ». *Progress in Oceanography* 91, n° 2 (octobre 2011): 97-166. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003>.

Fernández-Herrera, Leyberth José, Christine Johanna Band-Schmidt, Tania Zenteno-Savín, Ignacio Leyva-Valencia, Claudia Judith Hernández-Guerrero, et Mauricio Muñoz-Ochoa. « Cell Death and Metabolic Stress in *Gymnodinium Catenatum* Induced by Allelopathy ». *Toxins* 13, n° 7 (20 juillet 2021): 506. <https://doi.org/10.3390/toxins13070506>.

Gai, Bo, et al. « Vertical Mixing and Horizontal Transport Unravel Phytoplankton Blooms in a Large Riverine Reservoir ». *Journal of Hydrology*, vol. 627, décembre 2023, p. 130430. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2023.130430>.

Gasparini, S, M.H Daro, E Antajan, M Tackx, V Rousseau, J.-Y Parent, et C Lancelot. « Mesozooplankton Grazing during the *Phaeocystis Globosa* Bloom in the Southern Bight of the North Sea ». *Journal of Sea Research* 43, n° 3-4 (août 2000): 345-56. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00016-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00016-2).

Gentien, P., et G. Arzul. « Exotoxin Production by *Gyrodinium Cf. Aureolum* (Dinophyceae) ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70, n° 3 (août 1990): 571-81. <https://doi.org/10.1017/S0025315400036596>.

Gernez, Pierre, Maria Laura Zoffoli, Thomas Lacour, Tania Hernández Fariñas, Gabriel Navarro, Isabel Caballero, et Tristan Harmel. « The Many Shades of Red Tides: Sentinel-2 Optical Types of Highly-Concentrated Harmful Algal Blooms ». *Remote Sensing of Environment* 287 (mars 2023): 113486. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2023.113486>.

Goberville, Eric, G Beaugrand, B Sautour, P Tréguer, et Team Somlit. « Climate-Driven Changes in Coastal Marine Systems of Western Europe ». *Marine Ecology Progress Series* 408 (3 juin 2010): 129-47. <https://doi.org/10.3354/meps08564>.

Gran, H. H., et Trygve Braarud. « A Quantitative Study of the Phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (Including Observations on Hydrography, Chemistry and Turbidity) ». *Journal of the Biological Board of Canada*, vol. 1, n° 5, septembre 1935, p. 279-467. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1139/f35-012>.

Gribble, K. E., G. Nolan, et D. M. Anderson. « Biodiversity, Biogeography and Potential Trophic Impact of *Protoperidinium Spp.* (Dinophyceae) off the Southwestern Coast of Ireland ». *Journal of Plankton Research* 29, n° 11 (17 septembre 2007): 931-47. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm070>.

Grosjean, Philippe, et al. *pastecs*: Package for Analysis of Space-Time Ecological Series. 1.4.2, 1 février 2024. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/pastecs/index.html>.

Guallar, Carles, Cedric Bacher, et Annie Chapelle. « Global and Local Factors Driving the Phenology of *Alexandrium Minutum* (Halim) Blooms and Its Toxicity ». *Harmful Algae* 67 (juillet 2017): 44-60. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.05.005>.

Guelzow, Nils, Friso Muijsers, Robert Ptacnik, et Helmut Hillebrand. « Functional and Structural Stability Are Linked in Phytoplankton Metacommunities of Different Connectivity ». *Ecography* 40, n° 6 (juin 2017): 719-32. <https://doi.org/10.1111/ecog.02458>.

Hafen, Ryan. stlplus: Enhanced Seasonal Decomposition of Time Series by Loess. 0.5.1, 6 janvier 2016. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/stlplus/index.html>.

Hamm, Christian, et Victor Smetacek. « Armor: Why, When, and How ». Evolution of Primary Producers in the Sea, Elsevier, 2007, p. 311-32. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50015-1>.

Henson, Stephanie A., B. B. Cael, Stephanie R. Allen, et Stephanie Dutkiewicz. « Future Phytoplankton Diversity in a Changing Climate ». Nature Communications 12, n° 1 (10 septembre 2021): 5372. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25699-w>.

Hernández Fariñas, Tania, Cédric Bacher, Dominique Soudant, Catherine Belin, et Laurent Barillé. « Assessing Phytoplankton Realized Niches Using a French National Phytoplankton Monitoring Network ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 159 (juin 2015): 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.03.010>.

Hernández-Fariñas, Tania, Dominique Soudant, Laurent Barillé, Catherine Belin, Alain Lefebvre, et Cédric Bacher. « Temporal Changes in the Phytoplankton Community along the French Coast of the Eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea ». ICES Journal of Marine Science 71, n° 4 (1 juin 2014): 821-33. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst192>.

Hoch, Thierry, et Alain Menesguen. « Modelling the Biogeochemical Cycles of Elements Limiting Primary Production in the English Channel. 11. Sensitivity Analyses ». Mar Ecol Prog Ser, 1997.

Holland, Matthew M., Arnaud Louchart, Luis Felipe Artigas, Clare Ostle, Angus Atkinson, Isabelle Rombouts, Carolyn A. Graves, et al. « Major Declines in NE Atlantic Plankton Contrast with More Stable Populations in the Rapidly Warming North Sea ». Science of The Total Environment 898 (novembre 2023): 165505. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165505>.

Huisman, Jef, Manuel Arrayás, Ute Ebert, et Ben Sommeijer. « How Do Sinking Phytoplankton Species Manage to Persist? ». The American Naturalist 159, n° 3 (mars 2002): 245-54. <https://doi.org/10.1086/338511>.

Huisman, Jef, Paul Van Oostveen, et Franz J. Weissing. « Critical Depth and Critical Turbulence: Two Different Mechanisms for the Development of Phytoplankton Blooms ». Limnology and Oceanography 44, n° 7 (novembre 1999): 1781-87. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.7.1781>.

Husson, Francois, et al. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. 2.11, 20 avril 2024. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/FactoMineR/index.html>.

Hutchinson, G. E. « The Paradox of the Plankton ». The American Naturalist, vol. 95, n° 882, mai 1961, p. 137-45. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1086/282171>.

Irigoién, X., K. J. Flynn, et R. P. Harris. « Phytoplankton Blooms: A ‘Loophole’ in Microzooplankton Grazing Impact? ». Journal of Plankton Research 27, n° 4 (1 avril 2005): 313-21. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi011>.

Isles, Peter Df, et Francesco Pomati. « An Operational Framework for Defining and Forecasting Phytoplankton Blooms ». Frontiers in Ecology and the Environment 19, n° 8 (octobre 2021): 443-50. <https://doi.org/10.1002/fee.2376>.

Jan, Kinlan M. G., Baptiste Serandour, Jakob Walve, et Monika Winder. « Plankton Blooms over the Annual Cycle Shape Trophic Interactions under Climate Change ». Limnology and Oceanography Letters, 3 avril 2024, lol2.10385. <https://doi.org/10.1002/lol2.10385>.

Jeong, Hj, Yd Yoo, Ka Seong, Jh Kim, Jy Park, S Kim, Sh Lee, Jh Ha, et Wh Yih. « Feeding by the Mixotrophic Red-Tide Dinoflagellate *Gonyaulax Polygramma*: Mechanisms, Prey Species, Effects of Prey Concentration, and Grazing Impact ». Aquatic Microbial Ecology 38 (2005): 249-57. <https://doi.org/10.3354/ame038249>.

Josse, Julie, et François Husson. « missMDA : A Package for Handling Missing Values in Multivariate Data Analysis ». Journal of Statistical Software, vol. 70, n° 1, 2016. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.18637/jss.v070.i01>.

Karasiewicz, Stéphane, et Alain Lefebvre. « Environmental Impact on Harmful Species *Pseudo-Nitzschia* Spp. and *Phaeocystis Globosa* Phenology and Niche ». Journal of Marine Science and Engineering 10, n° 2 (27 janvier 2022): 174. <https://doi.org/10.3390/jmse10020174>.

Karlusich, Juan Jose Pierella, Federico M Ibarbalz, et Chris Bowler. « Exploration of Marine Phytoplankton: From Their Historical Appreciation to the Omics Era ». Édité par Campbell Lisa. Journal of Plankton Research, 30 octobre 2020. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa049>.

Kim, H. G., Park, J. S., Lee, S. G., et al. Population cell volume and carbon content in monospecific dinoflagellate blooms. Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. Elsevier, Amsterdam, 1993, p. 769-773.

Kiørboe, Thomas, Jørgen L. S. Hansen, Alice L. Alldredge, George A. Jackson, Uta Passow, Hans G. Dam, David T. Drapeau, Anya Waite, et Carlos M. Garcia. « Sedimentation of Phytoplankton during a Diatom Bloom: Rates and Mechanisms ». Journal of Marine Research 54, n° 6 (1 novembre 1996): 1123-48. <https://doi.org/10.1357/0022240963213754>.

Kubanek, Julia, Melissa K. Hicks, Jerome Naar, et Tracy A. Villareal. « Does the Red Tide Dinoflagellate *Karenia Brevis* Use Allelopathy to Outcompete Other Phytoplankton? ». Limnology and Oceanography 50, n° 3 (mai 2005): 883-95. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.3.0883>.

Landi, Pietro, Henintsoa O. Minoarivelo, Åke Bränström, Cang Hui, et Ulf Dieckmann. « Complexity and Stability of Ecological Networks: A Review of the Theory ». Population Ecology 60, n° 4 (octobre 2018): 319-45. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>.

Larroudé, S., et al. « Dramatic Changes in a Phytoplankton Community in Response to Local and Global Pressures: A 24-year Survey of the River L Oire (F Rance) ». Global Change Biology, vol. 19, n° 5, mai 2013, p. 1620-31. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/gcb.12139>.

Leblanc, K., J. Arístegui, L. Armand, P. Assmy, B. Beker, A. Bode, E. Breton, et al. « A Global Diatom Database – Abundance, Biovolume and Biomass in the World Ocean ». Earth System Science Data 4, n° 1 (22 novembre 2012): 149-65. <https://doi.org/10.5194/essd-4-149-2012>.

Legendre, Pierre, et Eugene D. Gallagher. « Ecologically Meaningful Transformations for Ordination of Species Data ». Oecologia 129, n° 2 (octobre 2001): 271-80. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>.

Lelong, Aurélie, Hansy Haberkorn, Nelly Le Goïc, Hélène Hégaret, et Philippe Soudant. « A New Insight into Allelopathic Effects of *Alexandrium Minutum* on Photosynthesis and Respiration of the Diatom *Chaetoceros*

Neogracile Revealed by Photosynthetic-Performance Analysis and Flow Cytometry ». *Microbial Ecology* 62, n° 4 (novembre 2011): 919-30. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9889-5>.

Leys, Christophe, Christophe Ley, Olivier Klein, Philippe Bernard, et Laurent Licata. « Detecting Outliers: Do Not Use Standard Deviation around the Mean, Use Absolute Deviation around the Median ». *Journal of Experimental Social Psychology* 49, n° 4 (juillet 2013): 764-66. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2013.03.013>.

Lheureux, A, N Savoye, Y Del Amo, E Goberville, Y Bozec, E Breton, P Conan, et al. « Bi-Decadal Variability in Physico-Biogeochemical Characteristics of Temperate Coastal Ecosystems: From Large-Scale to Local Drivers ». *Marine Ecology Progress Series* 660 (18 février 2021): 19-35. <https://doi.org/10.3354/meps13577>.

Lheureux, Arnaud, Valérie David, Yolanda Del Amo, Dominique Soudant, Isabelle Auby, Yann Bozec, Pascal Conan, et al. « 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 (janvier 2023): 159619. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159619>.

Liu, Kailin, Herrick Yin-To Ng, Zuyuan Gao, et Hongbin Liu. « Selective Feeding of a Mixotrophic Dinoflagellate (*Lepidodinium* Sp.) in Response to Experimental Warming and Inorganic Nutrient Imbalance ». *Frontiers in Microbiology* 13 (19 avril 2022): 805306. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.805306>.

Long, Marc, Dominique Marie, Jeremy Szymczak, Jordan Toullec, Estelle Bigeard, Marc Sourisseau, Mickael Le Gac, Laure Guillou, et Cécile Jauzein. « Dinophyceae Can Use Exudates as Weapons against the Parasite *Amoebophrya* Sp. (Syndiniales) ». *ISME Communications* 1, n° 1 (1 décembre 2021): 34. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00035-x>.

Loyer, Sophie, Luis Lampert, Alain Menesguen, Philippe Cann, et Thierry Labasque. « Seasonal Evolution of the Nutrient Pattern on Biscay Bay Continental Shelf over the Years 1999-2000 ». *Scientia Marina* 70, n° 1 (30 mars 2006): 31-46. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n131>.

Mallmin, Emil, Arne Traulsen, et Silvia De Monte. « Chaotic Turnover of Rare and Abundant Species in a Strongly Interacting Model Community ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121, n° 11 (12 mars 2024): e2312822121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2312822121>.

Manual for Using REPHY Data. Information to Improve the Understanding of REPHY Data Files Available to Scientists and the Public. octobre 2017. archimer.ifremer.fr, <https://archimer.ifremer.fr/doc/00409/52017/>.

Margalef, Ramon. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta*, 1978, vol. 1, no 4, p. 493-509.

Mariani, Patrizio, Ken H. Andersen, André W. Visser, Andrew D. Barton, et Thomas Kiørboe. « Control of Plankton Seasonal Succession by Adaptive Grazing ». *Limnology and Oceanography* 58, n° 1 (janvier 2013): 173-84. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.1.0173>.

Martin, A.P. « Phytoplankton Patchiness: The Role of Lateral Stirring and Mixing ». *Progress in Oceanography* 57, n° 2 (mai 2003): 125-74. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00085-5).

McClain, Charles R. « A Decade of Satellite Ocean Color Observations ». *Annual Review of Marine Science*, vol. 1, no 1, janvier 2009, p. 19-42. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163650>.

Mitra, Aditee, et Kevin J. Flynn. « Predator–Prey Interactions: Is ‘Ecological Stoichiometry’ Sufficient When Good Food Goes Bad? » *Journal of Plankton Research* 27, n° 5 (1 mai 2005): 393-99. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi022>.

Molot, L. A., S. B. Watson, I. F. Creed, C. G. Trick, S. K. McCabe, M. J. Verschoor, R. J. Sorichetti, C. Powe, J. J. Venkiteswaran, et S. L. Schiff. « A Novel Model for Cyanobacteria Bloom Formation: The Critical Role of Anoxia and Ferrous Iron ». *Freshwater Biology* 59, n° 6 (juin 2014): 1323-40. <https://doi.org/10.1111/fwb.12334>.

Neaud-Masson, Nadine, et al. 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). Ifremer, 2023. DOI.org (Datacite), <https://doi.org/10.13155/50389>.

Oksanen, Jari, et al. vegan: Community Ecology Package. 2.6-6.1, 21 mai 2024. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.

Paine, R. T. « A Note on Trophic Complexity and Community Stability ». *The American Naturalist*, vol. 103, n° 929, janvier 1969, p. 91-93. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1086/282586>.

Park, Mg, S Kim, Hs Kim, G Myung, Yg Kang, et W Yih. « First Successful Culture of the Marine Dinoflagellate *Dinophysis Acuminata* ». *Aquatic Microbial Ecology* 45 (24 novembre 2006): 101-6. <https://doi.org/10.3354/ame045101>.

Parker, M. 1983: Exceptional marine blooms and their implications for fisheries International Council for the Exploration of the Sea Cooperative Research Report 124: 25-28

Pebesma, Edzer, et al. sp: Classes and Methods for Spatial Data. 2.1-4, 30 avril 2024. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/sp/index.html>.

Peschel, Stefanie, et al. « NetCoMi: Network Construction and Comparison for Microbiome Data in R ». *Briefings in Bioinformatics*, vol. 22, no 4, juillet 2021, p. bbaa290. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1093/bib/bbaa290>.

Picoche, Coralie, et Frédéric Barraquand. « Strong Self-regulation and Widespread Facilitative Interactions in Phytoplankton Communities ». Édité par Shurong Zhou. *Journal of Ecology* 108, n° 6 (novembre 2020): 2232-42. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13410>.

Pohlert, Thorsten. trend: Non-Parametric Trend Tests and Change-Point Detection. 1.1.6, 10 octobre 2023. R-Packages, <https://cran.r-project.org/web/packages/trend/index.html>.

Poulin, F. J., et P. J. S. Franks. « Size-Structured Planktonic Ecosystems: Constraints, Controls and Assembly Instructions ». *Journal of Plankton Research* 32, n° 8 (1 août 2010): 1121-30. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp145>.

Prevett, Andrew, Jenny Lindström, Jiayi Xu, Bengt Karlson, et Erik Selander. « Grazer-Induced Bioluminescence Gives Dinoflagellates a Competitive Edge ». *Current Biology* 29, n° 12 (juin 2019): R564-65. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.019>.

Puillat, I, P Lasure, A.M Jégou, L Lampert, et P.I Miller. « Hydrographical Variability on the French Continental Shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s ». *Continental Shelf Research* 24, n° 10 (juin 2004): 1143-63. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.02.008>.

Pyke, Graham H., et Christopher K. Starr. « Optimal Foraging Theory ». *Encyclopedia of Social Insects*, édité par Christopher K. Starr, Springer International Publishing, 2021, p. 677-85. Springer Link, https://doi.org/10.1007/978-3-030-28102-1_90.

R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Raven, John A., Christopher J. Gobler, et Per Juel Hansen. « Dynamic CO₂ and pH Levels in Coastal, Estuarine, and Inland Waters: Theoretical and Observed Effects on Harmful Algal Blooms ». *Harmful Algae* 91 (janvier 2020): 101594. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.03.012>.

Rogers, Tanya L., Stephan B. Munch, Shin-ichiro S. Matsuzaki, et Celia C. Symons. « Intermittent Instability Is Widespread in Plankton Communities ». *Ecology Letters* 26, n° 3 (mars 2023): 470-81. <https://doi.org/10.1111/ele.14168>.

Rousseau, V, S Becquevort, J.-Y Parent, S Gasparini, M.-H Daro, M Tackx, et C Lancelot. « Trophic Efficiency of the Planktonic Food Web in a Coastal Ecosystem Dominated by Phaeocystis Colonies ». *Journal of Sea Research* 43, n° 3-4 (août 2000): 357-72. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00018-6](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00018-6).

Roux, Pauline, Raffaele Siano, Philippe Souchu, Karine Collin, Anne Schmitt, Soazig Manach, Michael Retho, et al. « 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 (septembre 2022): 107950. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107950>.

Schabhüttl, Stefanie, Peter Hingsamer, Gabriele Weigelhofer, Thomas Hein, Achim Weigert, et Maren Striebel. « Temperature and Species Richness Effects in Phytoplankton Communities ». *Oecologia* 171, n° 2 (février 2013): 527-36. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2419-4>.

Schroeder, Katrin, Toste Tanhua, Jacopo Chiggiato, Dimitris Velaoras, Simon A. Josey, Jesús García Lafuente, et Manuel Vargas-Yáñez. « The Forcings of the Mediterranean Sea and the Physical Properties of Its Water Masses ». In *Oceanography of the Mediterranean Sea*, 93-123. Elsevier, 2023. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823692-5.00005-4>.

Shuwang, Xinze, Guodong Zhang, Danyang Li, Yujian Wen, Guicheng Zhang, et Jun Sun. « Spatial and Temporal Changes in the Assembly Mechanism and Co-Occurrence Network of the Chromophytic Phytoplankton Communities in Coastal Ecosystems under Anthropogenic Influences ». *Science of The Total Environment* 877 (juin 2023): 162831. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162831>.

Siano, R., A. Chapelle, V. Antoine, E. Michel-Guilhou, F. Rigaut-Jalabert, L. Guillou, H. Hégaret, A. Leynaert, et A. Curd. « Citizen participation in monitoring phytoplankton seawater discolorations ». *Marine Policy* 117 (juillet 2020): 103039. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.01.022>.

Skliris, Nikolaos, Sarantis Sofianos, Athanasios Gkanasos, Anneta Mantzafou, Vasilis Vervatis, Panagiotis Axaopoulos, et Alex Lascaratos. « Decadal Scale Variability of Sea Surface Temperature in the Mediterranean Sea in Relation to Atmospheric Variability ». *Ocean Dynamics* 62, n° 1 (janvier 2012): 13-30. <https://doi.org/10.1007/s10236-011-0493-5>.

Slobodkin, Lawrence B. « The Null Case of the Paradox of the Plankton after Dinner Address at MSRC Conference on Blooms October 27, 1988 ». In Coastal and Estuarine Studies, édité par E. M. Cosper, V. M. Bricelj, et E. J. Carpenter, 35:341-48. Washington, D. C.: American Geophysical Union, 1989. <https://doi.org/10.1029/CE035p0341>.

Smayda, Theodore J, et Colin S Reynolds. « Strategies of Marine Dinoflagellate Survival and Some Rules of Assembly ». Journal of Sea Research 49, n° 2 (mars 2003): 95-106. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00219-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00219-8).

Smayda, Theodore J. « Adaptive Ecology, Growth Strategies and the Global Bloom Expansion of Dinoflagellates ». Journal of Oceanography, vol. 58, n° 2, avril 2002, p. 281-94. Springer Link, <https://doi.org/10.1023/A:1015861725470>.

Smayda, Theodore J. « What Is a Bloom? A Commentary ». Limnology and Oceanography 42, n° 5part2 (juillet 1997): 1132-36. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1132.

Spatharis, Sofie, George Tsirtsis, Daniel B. Danielidis, Thang Do Chi, et David Mouillot. « Effects of Pulsed Nutrient Inputs on Phytoplankton Assemblage Structure and Blooms in an Enclosed Coastal Area ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 73, n° 3-4 (juillet 2007): 807-15. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.016>.

Spearman, Charles Edouard. « Demonstration of Formulae for True Measurement of Correlation », 2024.

Species Interactions and Competition | Learn Science at Scitable. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/species-interactions-and-competition-102131429/>. Consulté le 23 mai 2024.

Stachowicz, John J. « Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities ». BioScience 51, n° 3 (2001): 235. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2).

Stoecker, Diane K. « Mixotrophy among Dinoflagellates1 ». Journal of Eukaryotic Microbiology, vol. 46, n° 4, juillet 1999, p. 397-401. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04619.x>.

Stoecker, Dk, A Li, Dw Coats, De Gustafson, et Mk Nannen. « Mixotrophy in the Dinoflagellate Prorocentrum Minimum ». Marine Ecology Progress Series 152 (1997): 1-12. <https://doi.org/10.3354/meps152001>.

Sverdrup, H. U. « On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton ». ICES Journal of Marine Science 18, n° 3 (1 janvier 1953): 287-95. <https://doi.org/10.1093/icesjms/18.3.287>.

Tameishi, Masayuki, Yasuhiro Yamasaki, Sou Nagasoe, Yohei Shimasaki, Yuji Oshima, et Tsuneo Honjo. « Allelopathic Effects of the Dinophyte Prorocentrum Minimum on the Growth of the Bacillariophyte Skeletonema Costatum ». Harmful Algae 8, n° 3 (février 2009): 421-29. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.09.002>.

Tett, Paul. The ecophysiology of exceptional blooms. Rapport et Proces-verbaux des Reunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer, 1987, vol. 187, p. 47-60.

Ushio, Masayuki, Testuya Sado, Takehiko Fukuchi, Sachia Sasano, Reiji Masuda, Yutaka Osada, et Masaki Miya. « Temperature Sensitivity of the Interspecific Interaction Strength of Coastal Marine Fish Communities ». eLife 12 (11 juillet 2023): RP85795. <https://doi.org/10.7554/eLife.85795>.

Utermöhl, H. « Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Plankton.(Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.): Mit 4 Abbildungen im Text ». SIL Proceedings, 1922-2010, vol. 5, n° 2, janvier 1931, p. 567-96. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1080/03680770.1931.11898492>.

Vallina, S.M., P. Cermeno, S. Dutkiewicz, M. Loreau, et J.M. Montoya. « Phytoplankton Functional Diversity Increases Ecosystem Productivity and Stability ». Ecological Modelling 361 (octobre 2017): 184-96. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.020>.

Vardi, Assaf, et al. « Viral Glycosphingolipids Induce Lytic Infection and Cell Death in Marine Phytoplankton ». Science, vol. 326, n° 5954, novembre 2009, p. 861-65. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1126/science.1177322>.

Villareal, Tracy A. « Marine Nitrogen-Fixing Diatom-Cyanobacteria Symbioses ». In Marine Pelagic Cyanobacteria: *Trichodesmium* and Other Diazotrophs, édité par E. J. Carpenter, D. G. Capone, et J. G. Rueter, 163-75. Dordrecht: Springer Netherlands, 1992. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7977-3_10.

Vincent, Flora, Uri Sheyn, Ziv Porat, Daniella Schatz, et Assaf Vardi. « Visualizing Active Viral Infection Reveals Diverse Cell Fates in Synchronized Algal Bloom Demise ». Proceedings of the National Academy of Sciences 118, n° 11 (16 mars 2021): e2021586118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2021586118>.

Wang, Huan, et al. « Blooms of *Prorocentrum Donghaiense* Reduced the Species Diversity of Dinoflagellate Community ». Acta Oceanologica Sinica, vol. 39, n° 4, avril 2020, p. 110-19. Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s13131-020-1585-1>.

Winder, Monika, et Ulrich Sommer. « Phytoplankton Response to a Changing Climate ». Hydrobiologia 698, n° 1 (novembre 2012): 5-16. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>.

Xu, Guangjian, Xiaoxiao Zhong, Yangfan Wang, et Henglong Xu. « An Approach to Detecting Species Diversity of Microfaunas in Colonization Surveys for Marine Bioassessment Based on Rarefaction Curves ». Marine Pollution Bulletin 88, n° 1-2 (novembre 2014): 268-74. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.08.032>.

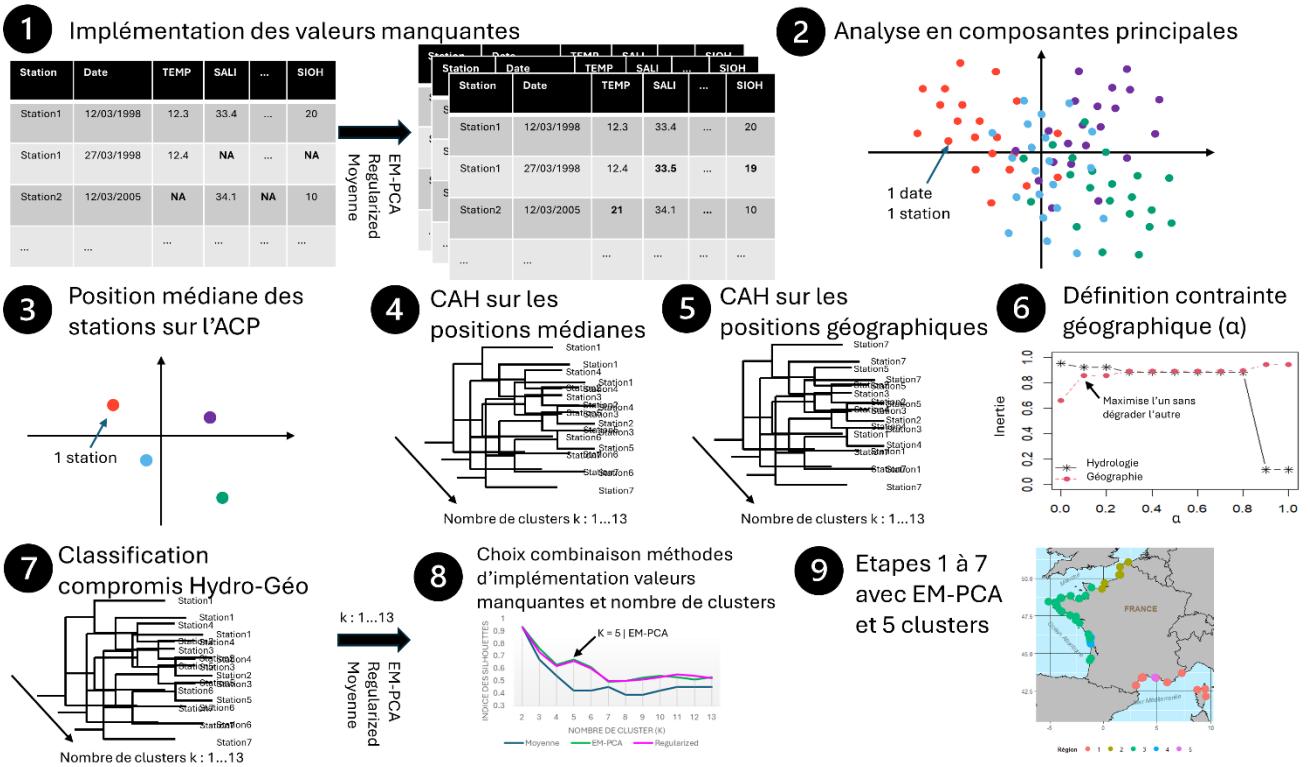
Yvon-Durocher, Gabriel, Andrew P. Allen, Maria Cellamare, Matteo Dossena, Kevin J. Gaston, Maria Leitao, José M. Montoya, Daniel C. Reuman, Guy Woodward, et Mark Trimmer. « Five Years of Experimental Warming Increases the Biodiversity and Productivity of Phytoplankton ». Édité par Simon A. Levin. PLOS Biology 13, n° 12 (17 décembre 2015): e1002324. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002324>.

Zheng, Bofu, Andrew J. Lucas, Peter J. S. Franks, Tamara L. Schlosser, Clarissa R. Anderson, Uwe Send, Kristen Davis, Andrew D. Barton, et Heidi M. Sosik. « Dinoflagellate Vertical Migration Fuels an Intense Red Tide ». Proceedings of the National Academy of Sciences 120, n° 36 (5 septembre 2023): e2304590120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2304590120>.

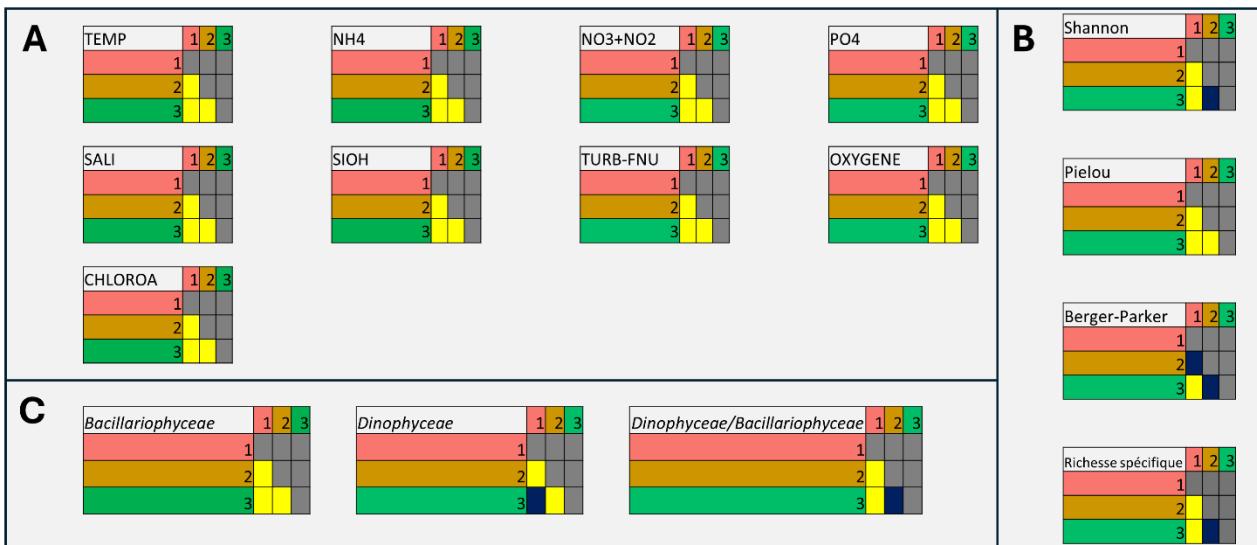
Annexes

Liste des annexes

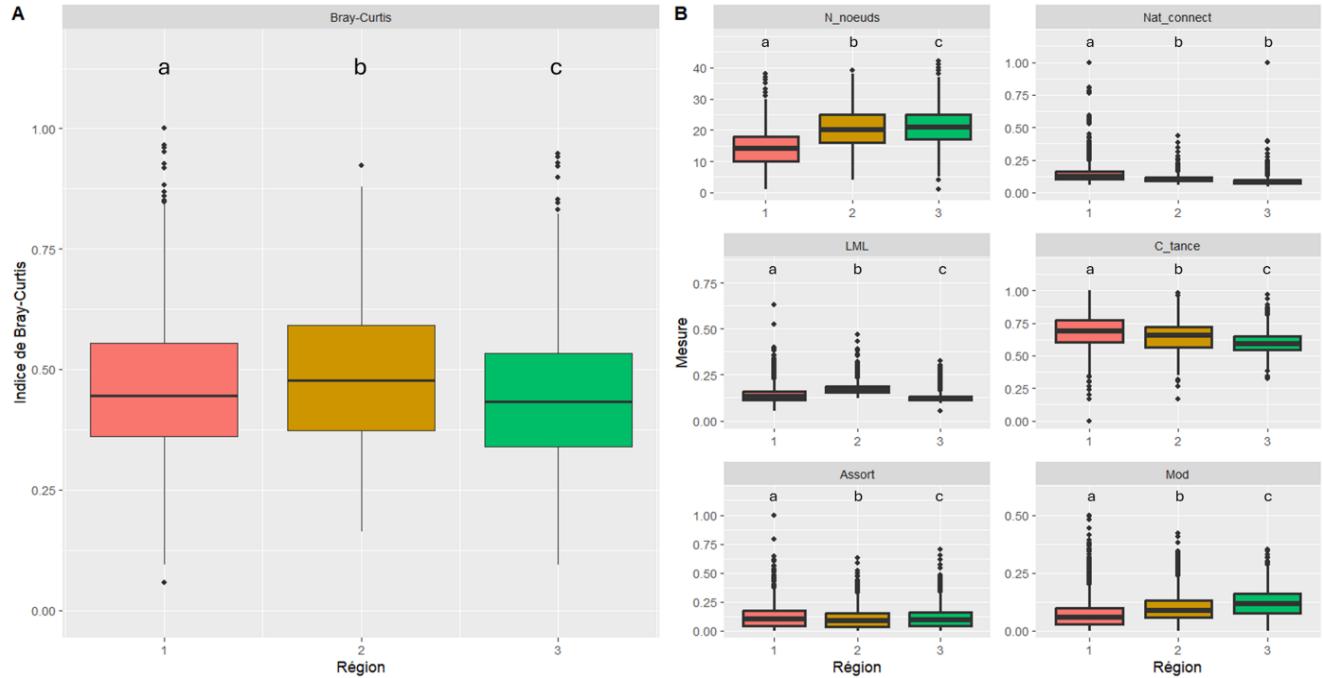
Numéro	Légende	Page
1	<i>Schéma de la méthodologie utilisée pour régionaliser les stations REPHY.</i>	50
2	<i>Différence entre les clusters (tests de Dunn) pour chaque paramètre hydrologique (A), chaque indice de diversité (B) et abondance en diatomées, dinoflagellés et rapport de l'abondance dinoflagellés sur diatomées (C)</i>	50
3	<i>Différences entre les régions pour l'indice de Bray-Curtis (A) et pour différentes métriques topologiques (B)</i>	51
4	<i>Abondance relative moyenne par mois entre mars 2007 et aout 2022 et par région, des diatomées (Bacillariophyceae), dinoflagellés (Dinophyceae), ciliés (Ciliophora), cryptophytes (Cryptophyceae) et haptophytes (Haptophyta), par région et par saison.</i>	51
5	<i>Réseau d'associations global pour la communauté phytoplanctonique de Méditerranée.</i>	52
6	<i>Réseau d'associations global pour la communauté phytoplanctonique de Manche-Mer du Nord</i>	52
7	<i>Réseau d'associations global pour la communauté phytoplanctonique d'Atlantique – Manche occidentale</i>	53
8	<i>Variations saisonnières des paramètres hydrologiques pour les 3 régions.</i>	53
9	<i>Variations saisonnières de l'abondance des diatomées et dinoflagellés (à gauche) et pour les différents indices de diversité (à droite) pour les 3 régions.</i>	54
10	<i>Variations saisonnières des métriques topologiques des graphes globaux pour les 3 régions.</i>	54
11	<i>Exemple des sous-réseaux saisonniers, construit à partir des taxons présents dans au moins ¼ de la saison, pour la région Atlantique – Manche occidentale.</i>	55
12	<i>Métriques topologiques et taxons centraux pour chaque sous-réseau saisonnier, à chaque région.</i>	56
13	<i>Composition des blooms au niveau taxonomique de la classe et saison à laquelle ils sont détectés par région.</i>	56
14	<i>Composition des blooms au niveau taxonomique du genre par région.</i>	57
15	<i>Boxplots des indices de Bray-Curtis entre les bloom et non blooms (A) et entre les blooms de diatomées, dinoflagellés et non-blooms (B), pour chaque région.</i>	57
16	<i>Comparaison des indices de Bray-Curtis calculé entre la date N et N-1 (NN-1), N et N+1 (NN+1) ou entre N-1 et N-1 (N-1N+1), lors d'un bloom au jour N.</i>	58
17	<i>Boxplot pour les différents indices de diversité entre avant, pendant et après un épisode de bloom de dinoflagellés et de diatomées, pour chaque région</i>	58
Lettre	Légende	Page
A	<i>Etude de cas : Les blooms du dinoflagellé <i>Lepidodinium</i> en Atlantique-Manche orientale</i>	59



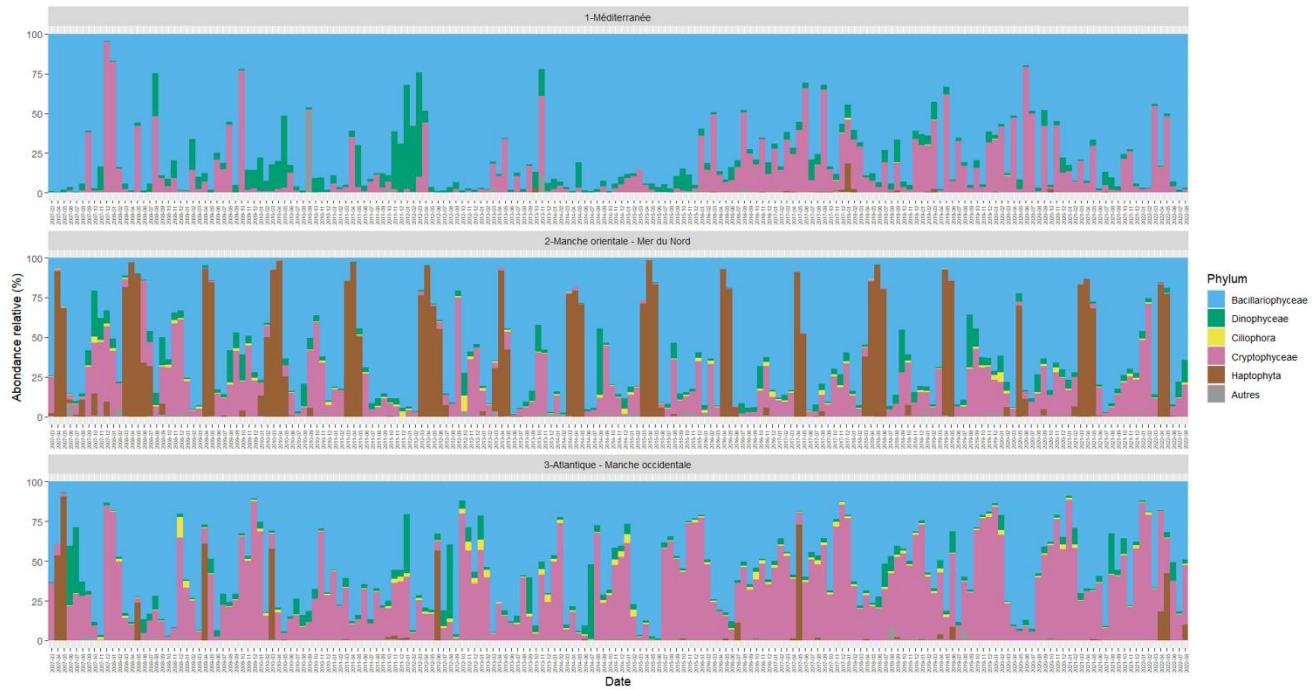
Annexe 1 : Schéma de la méthodologie utilisée pour régionaliser les stations REPHY.



Annexe 2 : Différence entre les clusters (tests de Dunn) pour chaque paramètre hydrologique (A), chaque indice de diversité (B) et abondance en diatomées, dinoflagellés et rapport de l'abondance dinoflagellés sur diatomées (C). Une couleur jaune indique une différence significative, une couleur bleue une différence non-significative.

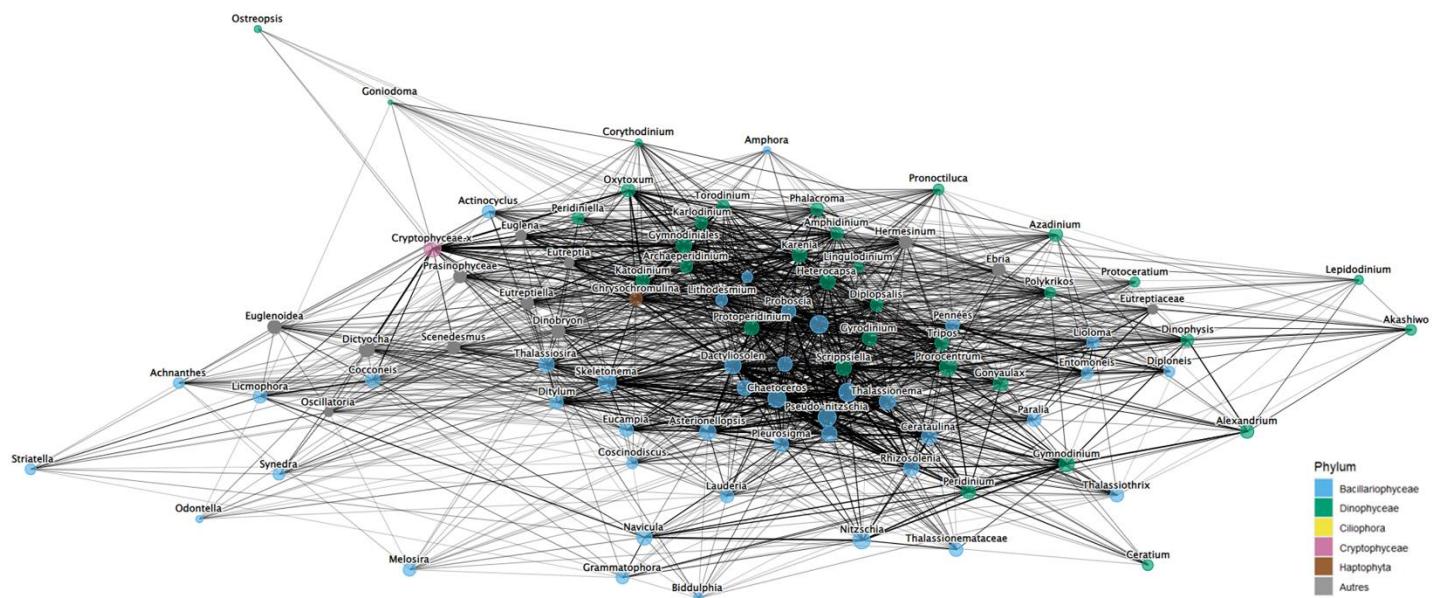


Annexe 3 : Différences entre les régions pour l'indice de Bray-Curtis (A) et pour différentes métriques topologiques (B). Les lettres indiquent les différences significatives (tests de Dunn).



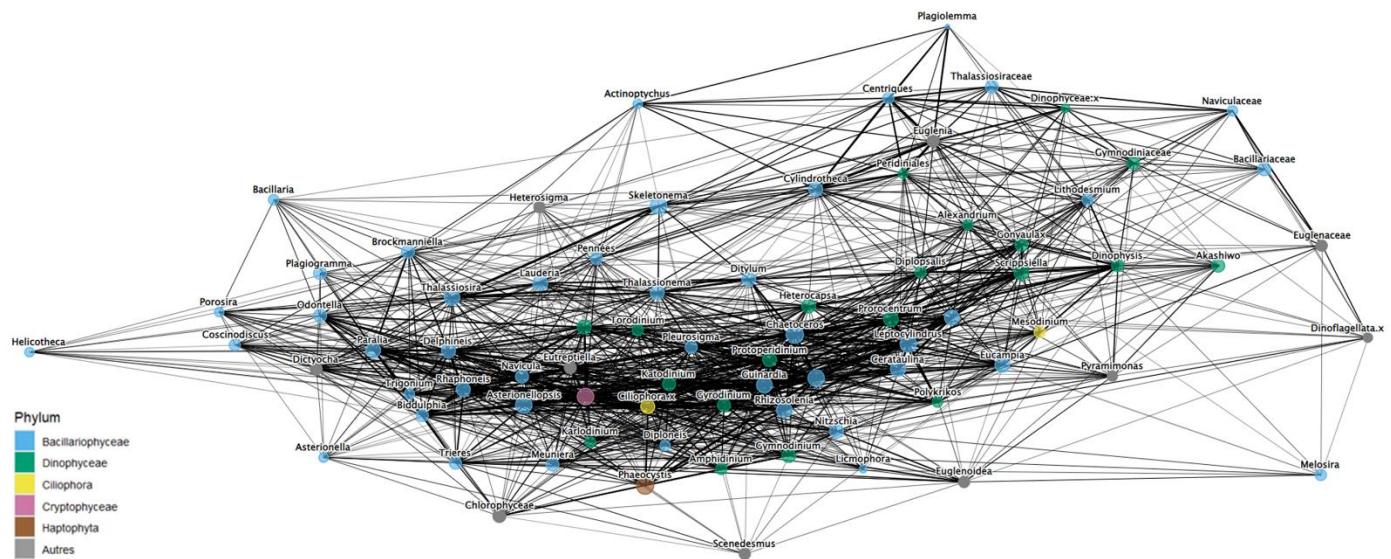
Annexe 4 : Abondance relative moyenne par mois entre mars 2007 et aout 2022 et par région des diatomées (Bacillariophyceae), dinoflagellés (Dinophyceae), ciliés (Ciliophora), cryptophytes (Cryptophyceae) et haptophytes (Haptophyta) par région et par saison.

1-Méditerranée



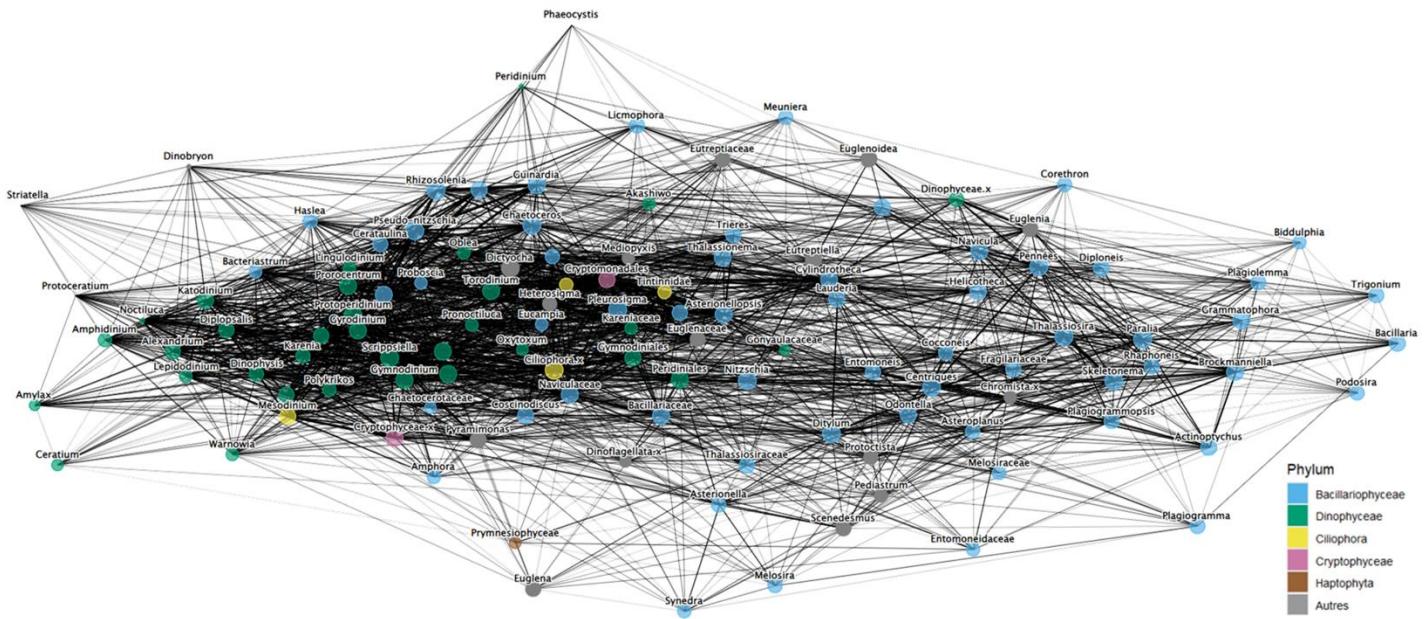
Annexe 5 : Réseau d'associations global pour la communauté phytoplanctonique de Méditerranée.

2-Manche orientale – Mer du Nord

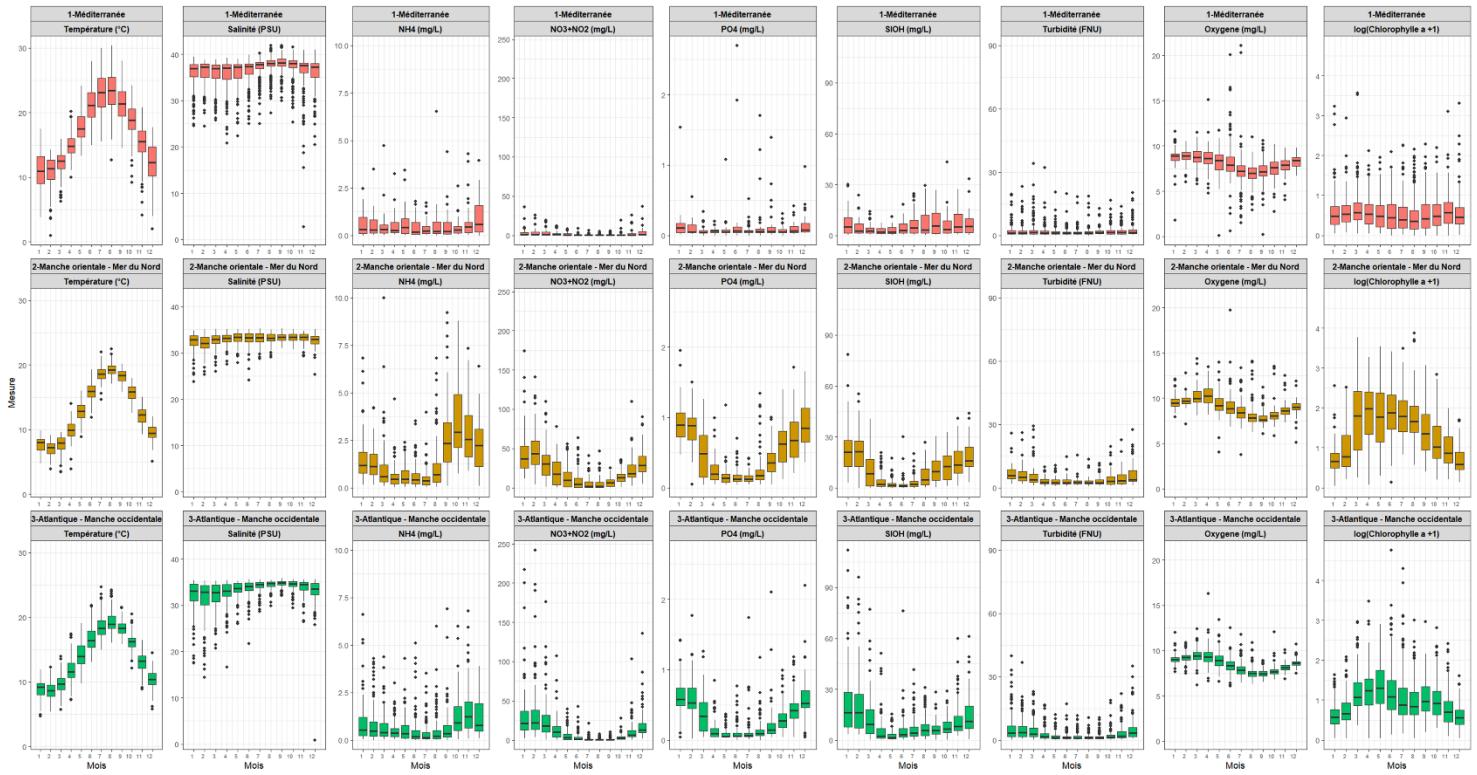


Annexe 6 : Réseau d'associations global pour la communauté phytoplanctonique de Manche – Mer du Nord.

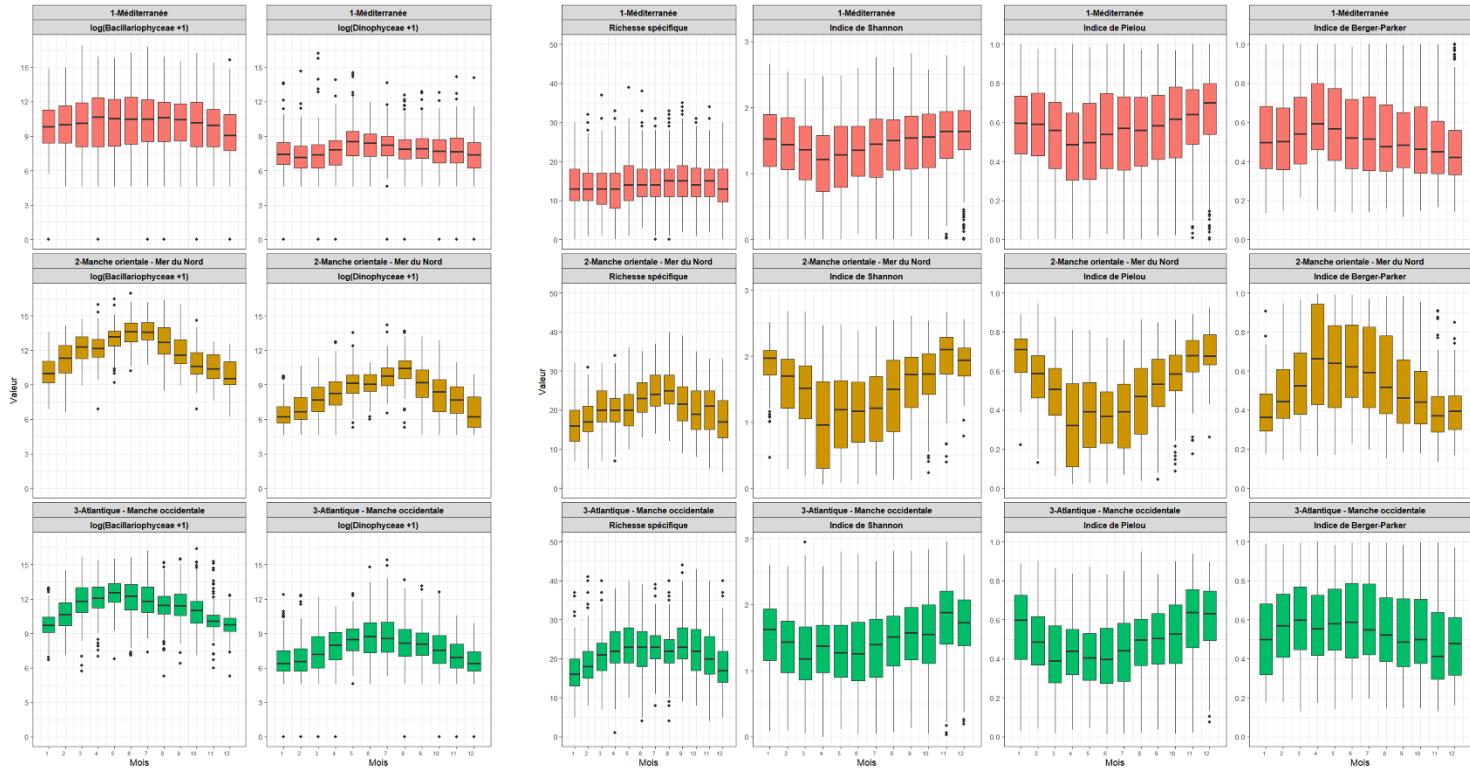
3-Atlantique – Manche occidentale



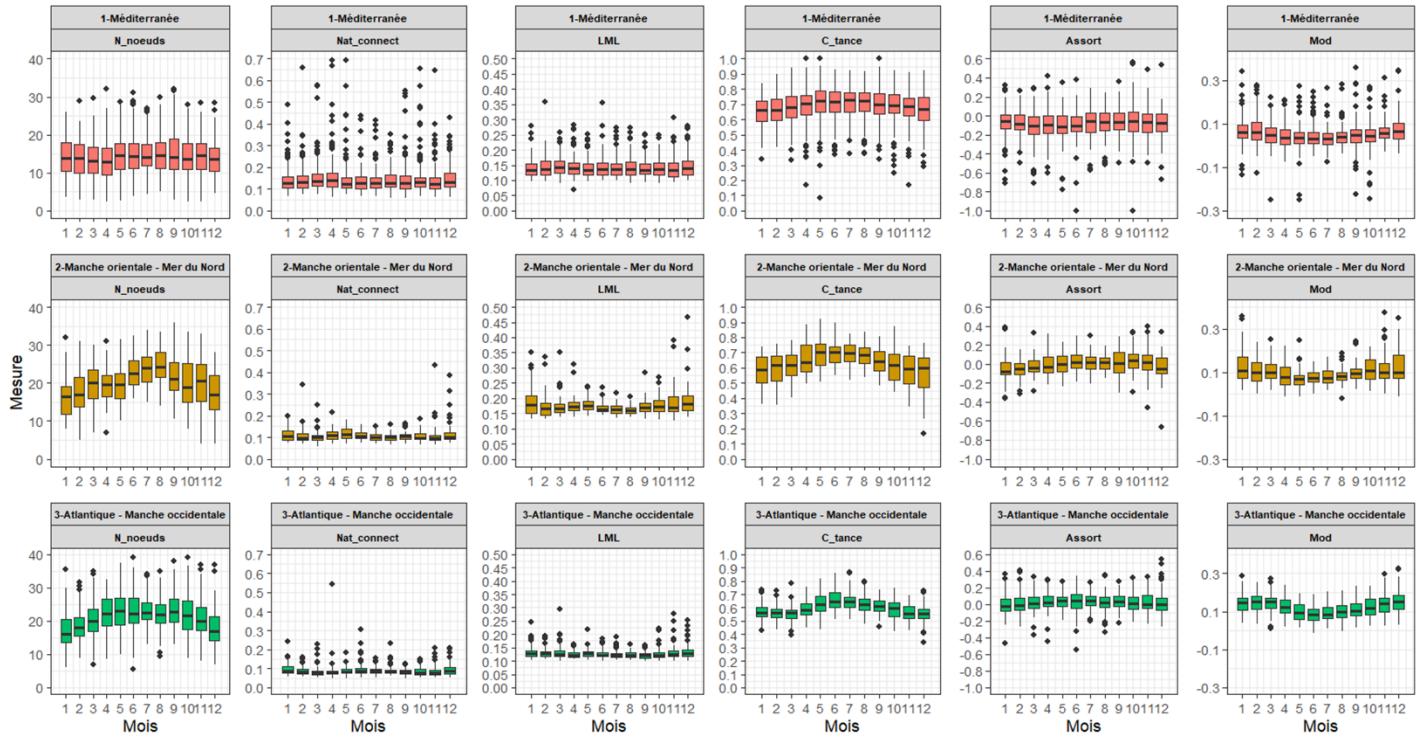
Annexe 7 : Réseau d'associations global pour la communauté phytoplanctonique d'Atlantique – Manche occidentale.



Annexe 8 : Variations saisonnières des paramètres hydrologiques pour les 3 régions.

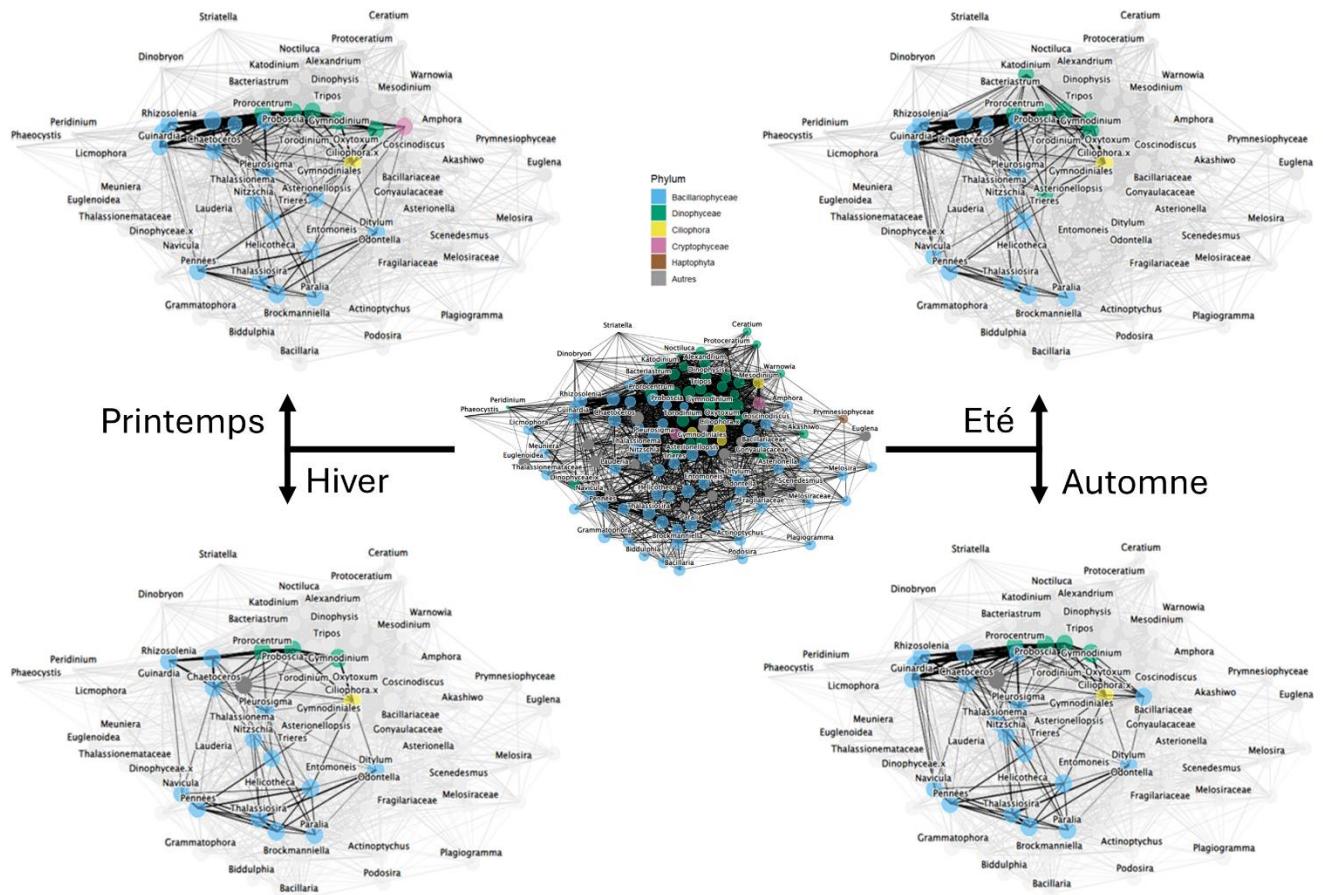


Annexe 9 : Variations saisonnières de l'abondance des diatomées et dinoflagellés (à gauche) et pour les différents indices de diversité (à droite) pour les 3 régions.



Annexe 10 : Variations saisonnières des métriques topologiques des graphes globaux pour les 3 régions.

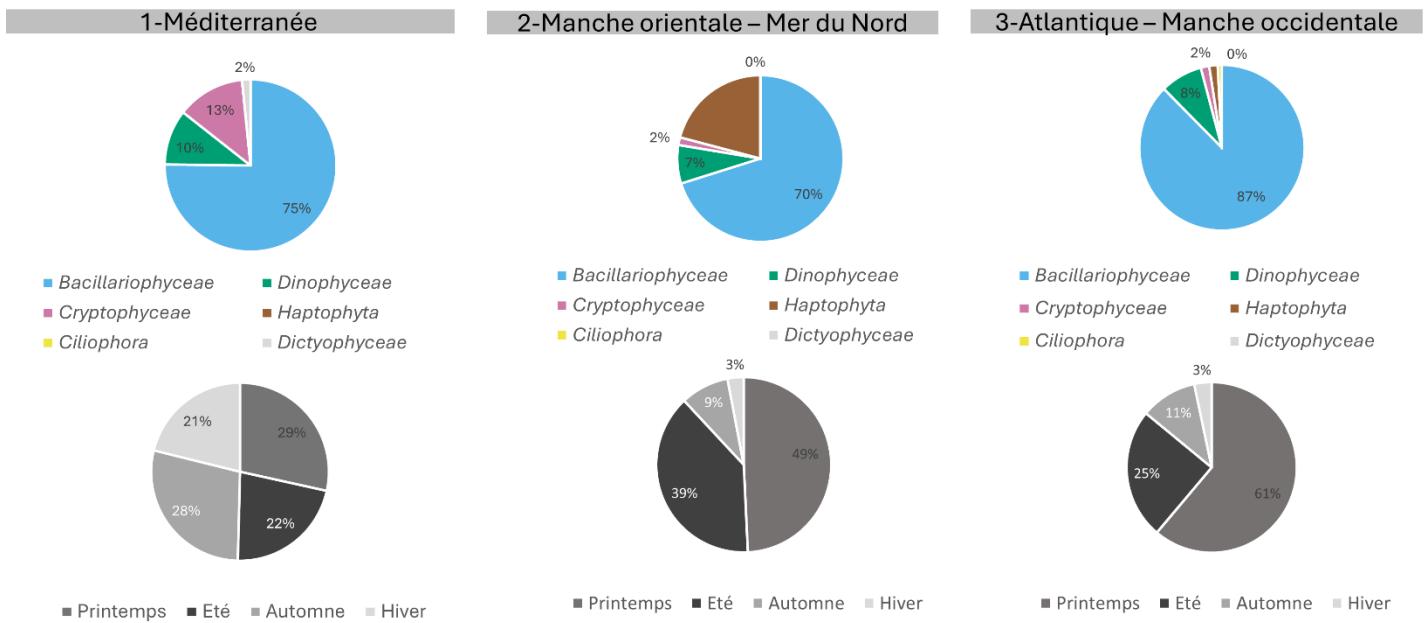
3-Atlantique – Manche occidentale



Annexe 11 : Exemple des sous-réseaux saisonniers, construit à partir des taxons présents dans au moins $\frac{1}{4}$ de la saison, pour la région Atlantique – Manche occidentale.

Région	Saison	N_noeuds	D_liens	C_tance	LML	Adhes	Mod	Assort	Nat_connect	Taxon centraux
1	Printemps	18	5.39	0.63	0.16	40.04	0.23	0.1	<i>Chaetoceros, Pseudo-nitzschia</i>	
	Eté	18	6.22	0.73	0.15	10.02	0.15	0.11	<i>Chaetoceros, Pseudo-nitzschia, Leptocylindrus</i>	
	Automne	16	5.68	0.76	0.16	10.01	0.12	0.13	<i>Pseudo-nitzschia, Chaetoceros, Leptocylindrus</i>	
	Hiver	18	5.11	0.60	0.16	50.08	0.22	0.1	<i>Chaetoceros, Pseudo-nitzschia</i>	
2	Printemps	26	8.8	0.70	0.16	80.07	-0.02	0.1	<i>Gyrodinium, Pseudo-nitzschia, Guinardia, Ciliophora.x, Protoperidinium</i>	
	Eté	28	9.68	0.71	0.16	80.06	0	0.1	<i>Guinardia, Pseudo-nitzschia, Protoperidinium, Gyrodinium, Chaetoceros</i>	
	Automne	26	8.42	0.67	0.15	80.08	-0.33	0.1	<i>Guinardia, Gyrodinium, Protoperidinium, Ciliophora.x, Pseudo-nitzschia</i>	
	Hiver	18	5.5	0.64	0.16	60.08	-0.17	0.1	<i>Chaetoceros, Pseudo-nitzschia</i>	
3	Printemps	25	7.12	0.59	0.12	70.13	0.08	0.08	<i>Leptocylindrus, Pseudo-nitzschia, Protoperidinium</i>	
	Eté	24	7.21	0.62	0.12	60.01	0.14	0.08	<i>Leptocylindrus</i>	
	Automne	24	6.62	0.57	0.12	80.14	0.74	0.07	<i>Leptocylindrus, Pseudo-nitzschia</i>	
	Hiver	18	4.94	0.58	0.12	80.17	-0.08	0.08	<i>Protoperidinium, Prorocentrum, Pseudo-nitzschia</i>	

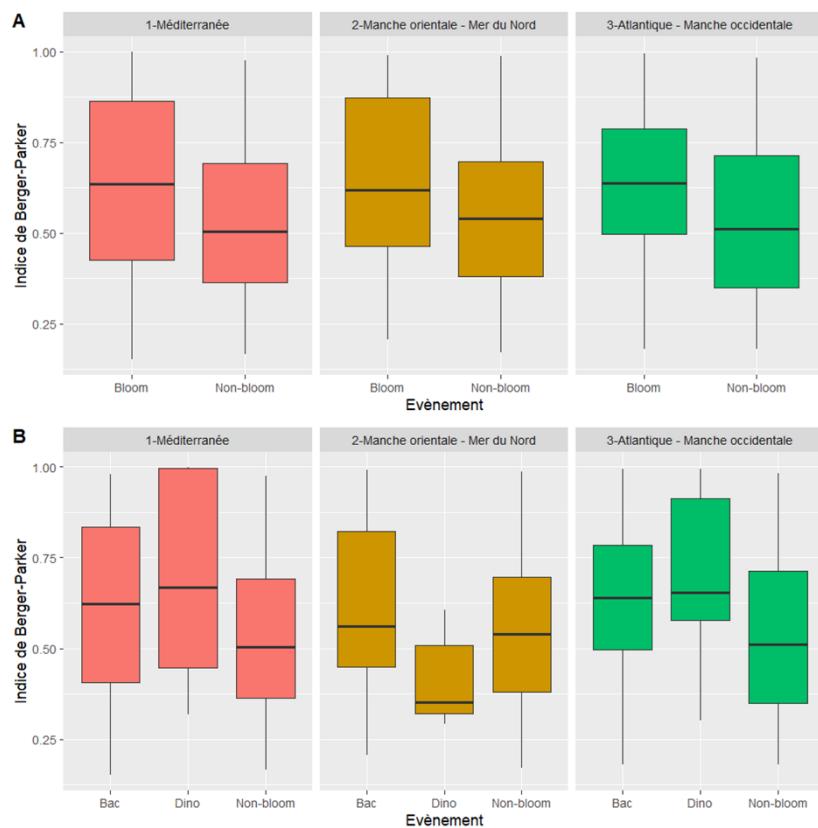
Annexe 12 : Métriques topologiques et taxons centraux pour chaque sous-réseau saisonnier, à chaque région.



Annexe 13 : Composition des blooms au niveau taxonomique de la classe et saison à laquelle ils sont détectés par région.

	P	E	A	H
Méditerranée (123)	35	27	35	26
Bacillariophyceae (94)	22	26	29	17
<i>Chaetoceros</i> (40)	11	13	10	6
<i>Pseudo-nitzchia</i> (19)	8	3	4	4
<i>Skeletonema</i> (11)	1	5	5	
<i>Cylindrotheca</i> (10)	1	3	4	2
<i>Leptocylindrus</i> (7)	4	3		
<i>Dactyliosolen</i> (2)		1	1	
<i>Naviculaeae</i> (1)	1			
<i>Rhizosolenia</i> (1)		1		
<i>Nitzschia</i> (1)	1			
<i>Ceratoulina</i> (1)		1		
<i>Thalassionema</i> (1)	1			
Dinophyceae (13)	3	1	4	5
<i>Prorocentrum</i> (7)	2	1	1	3
<i>Gymnodinium</i> (2)	1	1		
<i>Gyrodinium</i> (2)			2	
<i>Protoperidinium</i> (1)	1			
<i>Gonyaulax</i> (1)	1			
Cryptophyceae (16)	10	0	2	4
<i>Cryptophyceae</i> (16)	10	0	2	4
Dictyophyceae (2)	1	1		
<i>Dictyocha</i> (1)	1			
<i>Dictyophyceae</i> (1)	1			
Haptophytes (14)	13	1		
<i>Phaeocystis</i> (14)	13	1		
Dinophyceae (5)	3	6		
<i>Lepidodinium</i> (2)	2			
<i>Akashiwo</i> (1)		1		
<i>Gymnodinium</i> (1)		1		
<i>Prorocentrum</i> (1)		1		
Cryptophyceae (1)	1			
<i>Cryptophyceae</i> (1)	1			
Ciliophora (1)	1			
<i>Mesodinium</i> (1)	1			
Haptophyta (2)	2			
<i>Phaeocystis</i> (2)	2			
Cryptophyceae (2)	1	1		
<i>Cryptophyceae</i> (1)	1			
<i>Cryptomonadidae</i> (1)				

Annexe 14 : Composition des blooms au niveau taxonomique du genre par région. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre de blooms détectés, les colonnes P correspond au nombre de blooms détectés au printemps, E en été, A en automne et H en hiver. En gras correspondent les genres pouvant être associés à des épisodes d'eaux colorées.

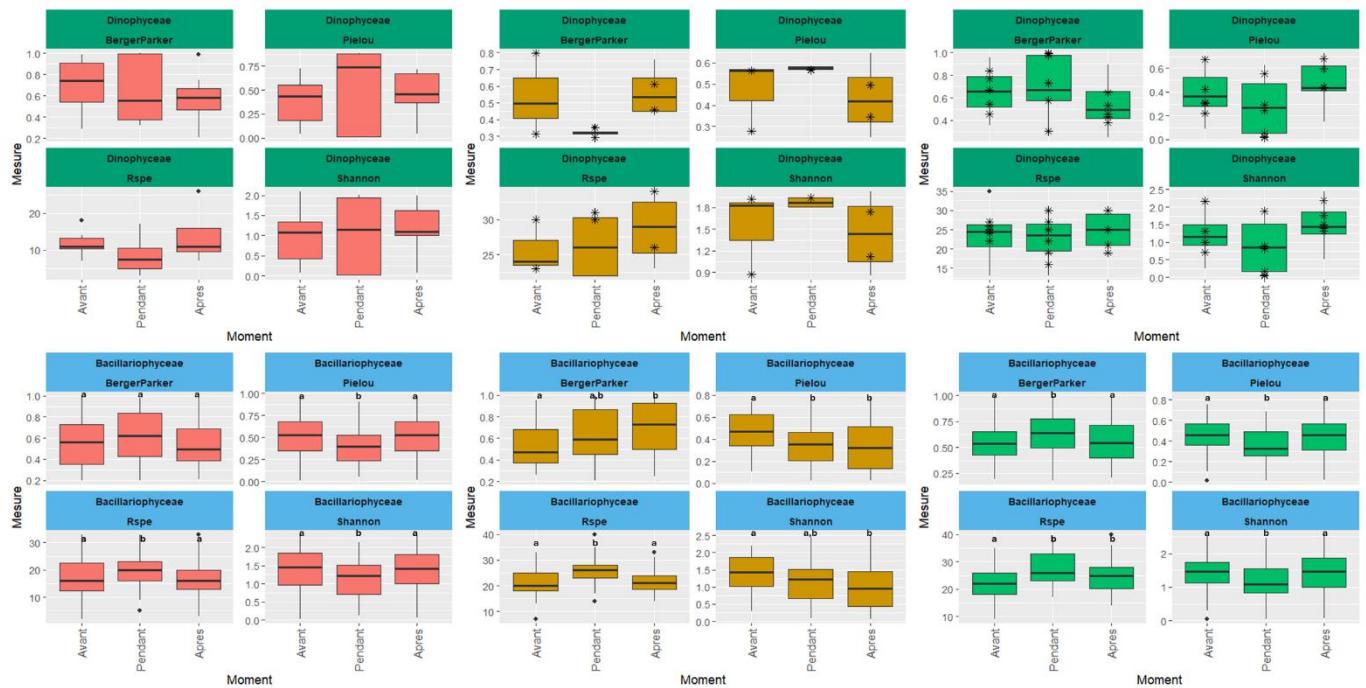


Annexe 15 : Boxplots des indices de Bray-Curtis entre les bloom et non blooms (A) et entre les blooms de diatomées, dinoflagellés et non-blooms (B), pour chaque région.

Comparaison des indices de Bray-Curtis		N-1N	NN+1	N-1N+1
1	Bac vs Dino	n.s.	n.s.	n.s.
	Non vs Bac	n.s.	*	n.s.
	Non vs Dino	n.s.	n.s.	n.s.
2	Bac vs Dino	n.s.	n.s.	n.s.
	Non vs Bac	n.s.	n.s.	n.s.
	Non vs Dino	n.s.	n.s.	n.s.
3	Bac vs Dino	n.s.	n.s.	n.s.
	Non vs Bac	n.s.	n.s.	n.s.
	Non vs Dino	n.s.	n.s.	n.s.

Comparaison des indices de Bray-Curtis		Bacillariophyceae	Dinophyceae
1	NN-1 vs N-1N+1	.	n.s.
	NN+1 vs N-1N+1	*	n.s.
	NN+1 vs NN-1	n.s.	n.s.
2	NN-1 vs N-1N+1	n.s.	n.s.
	NN+1 vs N-1N+1	n.s.	n.s.
	NN+1 vs NN-1	n.s.	n.s.
3	NN-1 vs N-1N+1	n.s.	n.s.
	NN+1 vs N-1N+1	n.s.	n.s.
	NN+1 vs NN-1	n.s.	n.s.

Annexe 16 : Comparaison des indices de Bray-Curtis calculé entre la date N et N-1 (NN-1), N et N+1 (NN+1) ou entre N-1 et N-1 (N-1N+1), lors d'un bloom au jour N (ou n'importe quelle date dans le cas du 'Non'). Entre les blooms de diatomées (Bac), de dinoflagellés (Dino), de non blooms (non) à gauche. Et entre les périodes calculées pour lors de blooms, au jour N, de diatomées (Bacillariophyceae) ou de dinoflagellés (Dinophyceae) à droite.



Annexe 17 : Boxplots pour les différents indices de diversité entre avant, pendant et après un épisode de bloom de dinoflagellés (en vert) et de diatomées (en bleu), pour chaque région (A) Méditerranée, (B) Manche-Mer du Nord et (C) Atlantique – Manche occidentale. Les astérisques correspondent à des blooms de Lepidodinium. Les lettres indiquent les différences significatives

Annexe A : Etude de cas : les blooms de *Lepidodinium* en Atlantique – Manche occidentale

A.1) Résultats

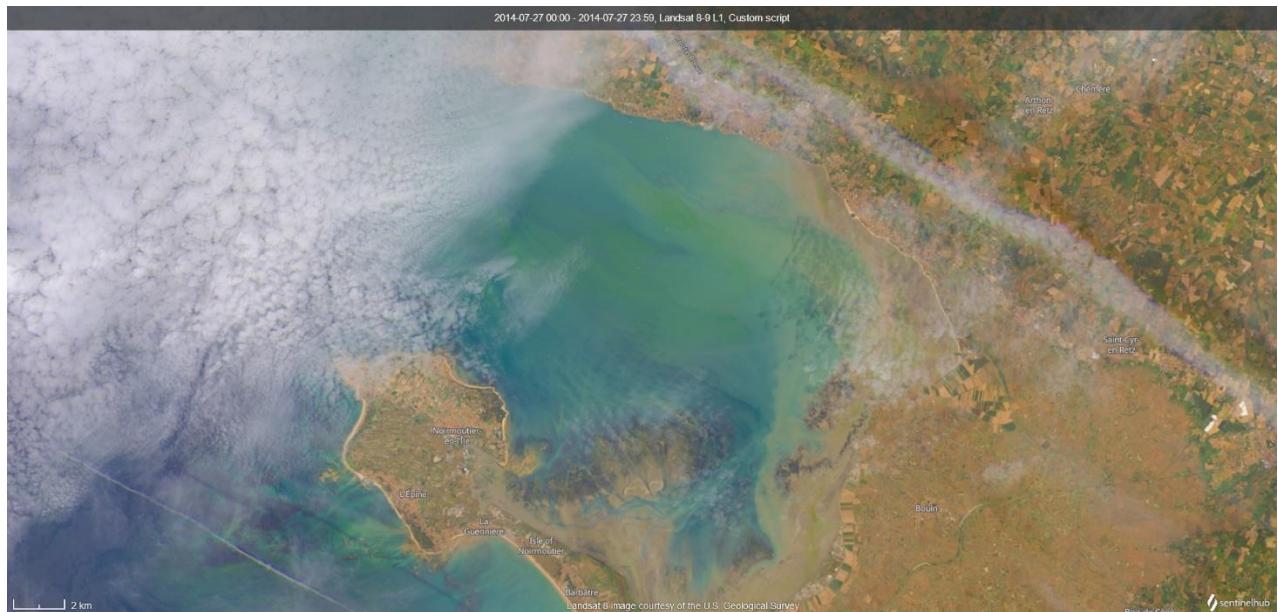
Nos résultats suggèrent que pour maximiser l'intercomparabilité il peut être pertinent de s'intéresser non seulement à un niveau taxonomique plus fin mais également à des blooms se produisant à la même période. Ainsi à titre d'étude de cas nous allons nous focaliser sur les blooms de *Lepidodinium* en Atlantique-MO. Notre méthode a permis de détecter 7 épisodes, tous en été. Sur ces 7 épisodes, 2 sont des eaux colorées, vérifiées par télédétection satellite à haute résolution spatiale, 4 ne peuvent pas être vérifiées car se déroulent en 2007, antérieurement aux données de télédétection dont la résolution spatiale est suffisante pour détecter les blooms à proximité des côtes. Nos résultats ne montrent pas que les blooms de *Lepidodinium* modifient le N_noeuds, la Nat_connect ou la modularité entre avant, pendant ou après le bloom. Il semble que la LML est plus faible après un bloom et que la connectance est plus forte avant un bloom (ces résultats sont identiques à ceux de sa classe, les Dinophyceae) (Fig. 5). Nos résultats ne montrent pas de différence claire entre avant, pendant et après les blooms de *Lepidodinium* au niveau des indices de diversité (Annexe 17). Ces résultats montrent que l'impact des blooms sur la communauté est région et taxon spécifique.

A.2) Discussion

Les blooms du dinoflagellé *Lepidodinium* sont particulièrement intéressants car possiblement associés à de la mixotrophie d'une part, et d'autre part parce que la forte domination et l'abondance exceptionnelle (plusieurs millions de cellules par litre) de *Lepidodinium* peuvent entraîner une coloration verte de la surface de l'océan (Roux *et al.*, 2022). Cette caractéristique permet d'étudier les blooms de *Lepidodinium* par télédétection (Gernez *et al.*, 2023). Ces blooms sont également un sujet de préoccupation, notamment économique, car ils peuvent conduire à des anoxies conduisant à des mortalités de coquillages ou de poissons (Siano *et al.*, 2020). L'impact des blooms de *Lepidodinium* sur la structure des associations biotiques ne semble pas identique à celui des blooms de dinoflagellés en général. En effet, nous n'observons pas de changement dans la richesse spécifique, de tendance à former des sous-communautés ou de stabilité accrue du réseau d'interactions. En revanche, la spécificité des interactions est plus importante avant le bloom et la force des interactions plus importante après celui-ci ; une observation que l'on retrouve à l'échelle de la classe des dinoflagellés. On retrouve également que ces blooms se produisent dans des conditions très variables de diversité et d'équitabilité (indices de Shannon et de Piélou). Ce focus sur les blooms de *Lepidodinium* semble montrer un impact davantage modéré sur la structure de la communauté phytoplanctonique ; cela rappelle aussi le fait que l'impact des blooms peut être différent d'un genre à l'autre et qu'il n'est pas possible de considérer que tous les blooms de dinoflagellés ont le même impact.

Pour mieux comprendre l'impact des blooms sur la structure et la composition de la communauté plusieurs hypothèses ont été proposées. Nous avons également vu que cet impact était régional.

spécifique, classe-spécifique et même genre-spécifique et potentiellement saison-spécifique. Nos travaux pourraient permettre de mieux comprendre l'impact de blooms sur la communauté phytoplanctonique, via les associations entre espèces, dont les interactions avec le zooplancton herbivore est particulièrement documenté. Nous pouvons citer les blooms de *Phaeocystis* en Manche pour ces raisons (Gasparini *et al.*, 2000 ; Rousseau *et al.*, 2000 ; Daro *et al.*, 2008), avec des conséquences écologiques et sociétales importantes.



Eau colorée inféodée à *Lepidodinium chlorophorum* en Baie de Bourgneuf, le 27/07/2014, correspondant à un des blooms que nous avons détectés. Image satellite Landsat 8-9.

TITRE : Structure et composition de la communauté phytoplanctonique sur les côtes françaises : évolution à long terme et réponses aux blooms de dinoflagellés et diatomées

Résumé

La compréhension de la réponse des communautés phytoplanctoniques et leurs évolutions dans un contexte de changement climatique est essentielle. En effet la réponse des communautés en termes de structure et de composition peut permettre de mieux comprendre les changements sur les cycles biogéochimiques, les chaînes trophiques et les blooms toxiques. Ce stage vise à déterminer la réponse des communautés aux blooms de diatomées et de dinoflagellés distinctivement ainsi que leurs évolutions à long terme. En utilisant les séries temporelles du réseau français d'observation du phytoplancton (REPHY), des réseaux écologiques d'associations et des mesures de diversité nous avons identifié des différences régionales importantes de composition et de structure des associations biotiques de la communauté. Nos résultats démontrent un impact différent des blooms de diatomées et de dinoflagellés. Les conséquences de ces derniers ont été montré comme région-spécifique et potentiellement genre-spécifique, soulignant l'approximation d'une généralité. De plus, des changements notables dans la structure des associations biotiques sont observées entre 2007 et 2022 et une hausse importante de la richesse spécifique, indiquent un changement majeur de la communauté phytoplanctonique au niveau des côtes françaises. Nos conclusions soulignent l'importance de distinguer les types de blooms et proposent différentes hypothèses pour expliquer chacun de ces derniers en relation avec les changements de structure des associations observées. Notre étude offre de nouvelles perspectives pour mieux comprendre les mécanismes écologiques sous-jacents aux blooms phytoplanctoniques, montre l'utilisation des réseaux d'associations pour l'étude des associations biotiques et alerte de changements importants dans la communauté phytoplanctonique.

Mots-clés : Phytoplancton ; Communauté ; Bloom ; Changement temporel ; réseau REPHY

TITLE: Phytoplankton community structure and composition on the French coast: long-term evolution and response to dinoflagellate and diatom blooms

Abstract

Understanding phytoplankton communities' responses and their evolution in the context of climate change is essential. Indeed, the response of communities in terms of structure and composition can lead to a better understanding of changes in the biochemical cycles, trophic chains, and harmful blooms. The aim of my internship is to determine the community response to diatoms and dinoflagellates blooms and their long-term evolution. Using time series from the French phytoplankton monitoring network (REPHY), ecological association networks and diversity measures have permitted significant regional differences in the composition and structure of the community biotic associations. Our results show a different impact of diatoms and dinoflagellates blooms. Their consequences were shown to be region-specific and potentially genus-specific, underlining the approximation made by a generality. In addition, notable changes in biotic associations were found between 2007 and 2022, and a significant increase in species richness as indicators of a major change in the phytoplankton community at French coasts. Our conclusions underline the importance of distinguishing the different types of blooms and suggest different hypotheses to explain each of them in relation to the observed changes in the association structure. Our study offers new insights into the ecological mechanisms underlying phytoplankton blooms, demonstrates the use of association networks to study biotic associations and alerts us to important changes in the phytoplankton community.

Key-words: Phytoplankton; Community; Bloom; Temporal change; REPHY monitoring