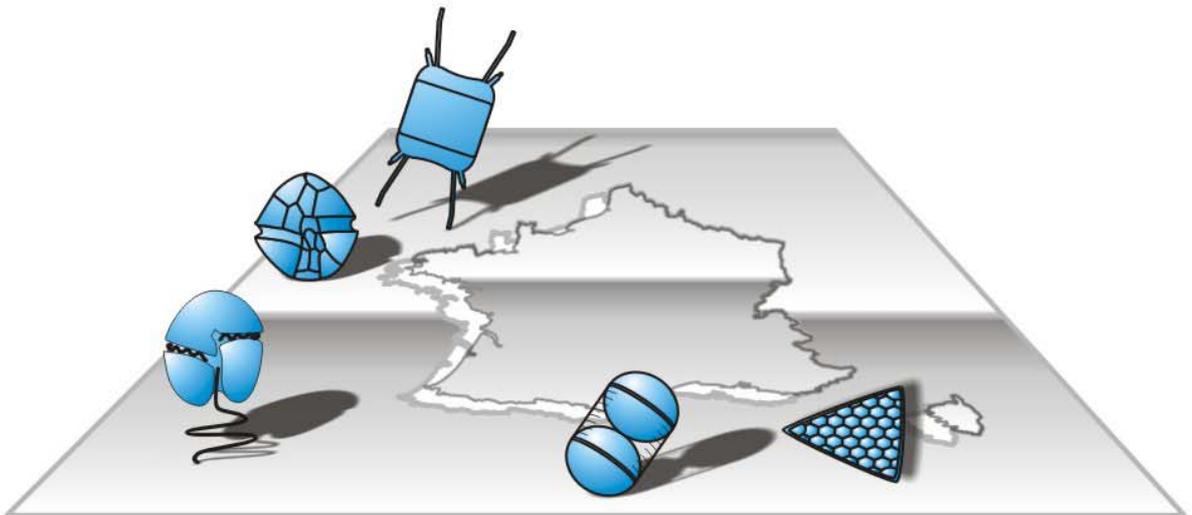


Thèse de Doctorat

Présentée par Isabelle GAILHARD

Pour obtenir le titre de
Docteur de l'Université de la Méditerranée, Aix-Marseille II
Spécialité : Sciences de l'Environnement Marin

Analyse de la variabilité spatio-temporelle des populations microalgales côtières observées par le "REseau de surveillance du PHYtoplancton et des phycotoxines" (REPHY)



Soutenue le 11 février 2003 devant le jury composé de :

Dr. Benoit Beliaeff
Pr. Pierre Chardy
Pr. Jean-Pierre Durbec
Dr. Marta Estrada (rapporteur)
Dr. Jean-Claude Gaertner
Dr. Philippe Gros
Dr. Robert Sabatier
Dr. Marc Troussellier (rapporteur)

Ifremer (Centre de Nantes)
Université de Bordeaux I
Université d'Aix-Marseille II
CSIC-ICM, Barcelone
Université d'Aix-Marseille II
Ifremer (Centre de Nantes)
Université de Montpellier I
Université de Montpellier II



Ifremer

Thèse de Doctorat

Présentée par Isabelle GAILHARD

Pour obtenir le titre de

Docteur de l'Université de la Méditerranée, Aix-Marseille II
Spécialité : Sciences de l'Environnement Marin

**Analyse de la variabilité spatio-temporelle
des populations microalgales côtières
observées par le "REseau de surveillance
du PHYtoplancton et des phycotoxines" (REPHY)**

Soutenue le 11 février 2003 devant le jury composé de :

Dr. Benoit Beliaeff
Pr. Pierre Chardy
Pr. Jean-Pierre Durbec
Dr. Marta Estrada (rapporteur)
Dr. Jean-Claude Gaertner
Dr. Philippe Gros (directeur de thèse)
Dr. Robert Sabatier
Dr. Marc Troussellier (rapporteur)

Ifremer (Centre de Nantes)
Université de Bordeaux I
Université d'Aix-Marseille II
CSIC-ICM, Barcelone
Université d'Aix-Marseille II
Ifremer (Centre de Nantes)
Université de Montpellier I
Université de Montpellier II

Les communautés phytoplanctoniques sont constituées d'assemblages d'espèces co-occurentes, présentant des caractéristiques biologiques (taille, forme ...) et physiologiques (mode de nutrition, taux de croissance ...) très différentes. La dynamique des populations phytoplanctoniques est fréquemment examinée à travers la réponse de la communauté dans son ensemble aux variations environnementales, à l'aide de variables synthétiques telles que la biomasse phytoplanctonique totale ou la production primaire. Ces études sont essentielles pour comprendre le rôle des producteurs autotrophes dans le fonctionnement de l'écosystème pélagique. En revanche, elles ne permettent pas de répondre à d'autres problématiques. Par exemple, la connaissance de la composition taxinomique des communautés phytoplanctoniques est nécessaire à la compréhension des mécanismes qui favorisent la dominance d'une population phytoplanctonique à l'intérieur de la communauté. En particulier, l'identification des facteurs qui contrôlent la dynamique des communautés phytoplanctoniques dans leur ensemble peut s'avérer nécessaire à la compréhension des mécanismes favorisant les efflorescences phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles.

Le long des côtes françaises, les données collectées dans le cadre du Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY), géré et mis en œuvre par l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (Ifremer), constituent une base pertinente pour examiner la structure et la dynamique des communautés phytoplanctoniques à grandes échelles temporelle (1987-2000) et géographique (l'ensemble de littoral français). S'appuyant sur les données du REPHY, l'objectif de cette étude était de décrire les principales formes de variabilité des communautés phytoplanctoniques observées sur les côtes de France métropolitaine. Les schémas de la variabilité des populations phytoplanctoniques ont été examinés à différentes échelles temporelles et géographiques à l'aide de méthodes statistiques multivariées. Dans un premier temps, l'analyse de la dynamique des populations phytoplanctoniques à grande échelle (l'ensemble du littoral français) a permis d'identifier le schéma de variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques commun à l'ensemble des sites d'échantillonnage, et en particulier de décrire le cycle saisonnier des populations les plus fréquemment observées sur les côtes françaises. Le retrait de cette composante commune a mis en évidence les particularités des différents sites, spécificités d'après lesquelles trois zones géographiques dissemblables ont été distinguées (Manche occidentale, Golfe de Gascogne et Méditerranée). La reconnaissance de régions au sein desquelles les populations phytoplanctoniques présentent des patrons de variabilité temporelle voisins a conduit à envisager une analyse à moyenne échelle géographique, qui a permis de mettre en relation les grandes caractéristiques du régime hydroclimatique avec les principaux traits de la distribution des communautés phytoplanctoniques le long des côtes françaises. Dans une dernière étape, l'étude aborde la dynamique d'une population phytoplanctonique toxique à petite échelle (locale), afin de rechercher quels sont les facteurs physiques qui favorisent le développement récurrent d'une population du genre *Dinophysis* spp. dans le Mor-Bras (Sud Bretagne).

Microphytoplancton – Littoral français – Variabilité temporelle – Distribution géographique – Facteurs hydroclimatiques – Méthodes statistiques multivariées

The dynamic of coastal marine microphytoplankton communities is characterized by successions of species assemblages displaying typical schemes of spatio-temporal variability. Numerous studies of phytoplankton spatio-temporal variability have concerned holistic variables such as total biomass or primary production. Such studies deal with the role of primary producers in the global functioning of the pelagic ecosystem, but have little relevance to other problematics. For instance, knowledge of the taxonomic composition of phytoplankton communities and of their spatio-temporal patterns is necessary to understand the mechanisms favouring of the predominance of a precisely identified population within phytoplankton communities. In particular, the identification of the factors controlling the dynamics and the structure of phytoplankton communities is necessary to understand the development of harmful or toxic species.

Along French coasts, data collected within the context of the Phytoplankton and Phycotoxins Monitoring Network (REPHY), performed by the French Research Institute for Exploitation of the Sea (Ifremer), constitute a relevant basis to study the structure and the dynamics of phytoplankton communities at large temporal (1987/2002) and geographical (the whole French coasts) scales. The present study used these data to identify the main variability patterns of the phytoplankton communities observed along the French coasts. The temporal variability patterns of the phytoplankton populations were examined on various geographical scales. Once, the analysis of the dynamics of phytoplankton populations on a large geographical scale (on the whole French coasts) allowed to identify the temporal variability component of phytoplankton populations shared by all sampled sites. Multivariate statistical methods were used to determine seasonal and inter-annual variability. The expected temporal pattern common to all sites was identified and the seasonal cycle of the most frequently observed phytoplankton communities along French coasts was described. After the extraction of this common temporal component, a between-site analysis, using multitable comparison methods, allowed the identification of three large areas (Western English Channel, Bay of Biscay and Mediterranean Sea) according to the temporal variability patterns of microphytoplankton populations. The determination of homogeneous areas resulted in considering an analysis at the "regional" geographical scale, and in identifying the specific phytoplankton communities of each area. The knowledge of the ecological characteristics of these communities confirmed the importance of the hydrodynamic factors on the geographical structure of the phytoplankton communities along the French coasts. The ultimate step of this study was interested in dynamics of a toxic phytoplankton population on a local scale. The objective was to look for the hydroclimatic factors (using synthetic descriptors from hydrodynamical modelling) favourable to the regular development of a toxic population, the genus *Dinophysis* spp., in the Mor-bras (South Brittany).

Microphytoplankton – French coasts – Temporal Variability – Geographical distribution – Hydroclimatic factors – Multivariate statistical analyses

Remerciements

Je tiens à témoigner ma gratitude à Monsieur Jean-Pierre DURBEC, professeur à l'Université de la Méditerranée dont les conseils et les compétences en analyse des données m'ont été d'une aide précieuse au cours de ce travail, et qui a accepté de présider le jury de ma thèse.

Philippe GROS a dirigé ce travail de thèse. Malgré ses occupations professionnelles croissantes, il a toujours su se rendre disponible pour suivre mes travaux. Je tiens à rendre hommage à la pertinence de ses conseils, à sa capacité à élargir la réflexion ainsi qu'à ses qualités en matière de communication, et en particulier de rédaction scientifique. J'ai été particulièrement sensible à son respect des initiatives personnelles ainsi qu'à ses encouragements. A maintes reprises, il a su me faire profiter de ses compétences scientifiques, mais également de sa bonne humeur et de son humour ; j'ai été très heureuse de faire mes premiers pas dans le domaine de la recherche à ses côtés. Il a ainsi grandement contribué à ma formation mais aussi à me laisser un très bon souvenir de ces trois années écoulées, qu'il soit ici chaleureusement remercié.

Marta ESTRADA dirige le département de Biologie Marine et Océanographie de l'Institut des Sciences de la Mer à Barcelone. Ses nombreuses publications dans le domaine de l'écologie du phytoplancton m'ont guidée tout au long de ce travail. Elle me fait aujourd'hui l'honneur d'évaluer cette thèse, écrite dans une langue qui n'est pas la sienne, qu'elle trouve ici le témoignage de ma profonde reconnaissance.

Marc TROUSSELLIER est directeur de recherche au CNRS à l'Université Montpellier II. En tant que rapporteur de cette thèse, ses commentaires détaillés ont contribué à approfondir la réflexion autour de ce vaste sujet qu'est l'écologie du phytoplancton, je l'en remercie chaleureusement.

Pierre CHARDY est professeur à l'Université Bordeaux I. Qu'il soit assuré de mes plus sincères remerciements pour l'intérêt qu'il a témoigné à ce travail en participant au jury de cette thèse.

Jean-Claude GAERTNER est maître de conférence à l'Université de la Méditerranée. Qu'il trouve ici le témoignage de ma reconnaissance pour ses conseils et pour avoir su aborder le sujet selon une approche semblable à la mienne, à la transition entre écologie et analyse des données.

Robert SABATIER est maître de conférence à la faculté de pharmacie de Montpellier. J'ai pu apprécier ses qualités d'enseignant au cours de mon DESS puis ensuite bénéficier de ses conseils durant ma thèse. Je le remercie chaleureusement pour son aide et pour m'avoir fourni des programmes de méthodes statistiques, ainsi que pour sa présence parmi les membres de mon jury.

Benoit BELIAEFF a encadré ce travail de thèse. Au cours de mon stage de DESS, son encadrement de qualité a motivé mon désir de poursuivre ma formation au travers d'une thèse, je le remercie chaleureusement pour la confiance qu'il m'a accordée en soutenant ma candidature. Tout au long de ma thèse, j'ai pu bénéficier de sa grande disponibilité et de son aide, aussi bien au travers de ses compétences en biostatistiques, de sa réflexion très pertinente ou bien encore pour la correction toujours attentive et rigoureuse de mes divers écrits. Son exigence et son esprit critique ont permis d'améliorer la qualité de ce travail et ont grandement contribué à ma formation. Sans ce soutien assidu, il est certain que ce travail n'aurait pu voir le jour, je lui exprime ici ma profonde reconnaissance, et lui renouvelle mes sincères remerciements.

Je tiens à remercier Bruno BARNOUIN, directeur de la Direction de L'Environnement et de l'aménagement Littoral, Messieurs Lionel LOUBERSAC et Yann Hervé DE ROECK, pour m'avoir accueillie au sein du service Application Opérationnelles.

Catherine BELIN est coordinatrice du REPHY. Au cours de ce travail de thèse, j'ai pu apprécier sa disponibilité, sa contribution à ce travail, notamment durant la première partie de ma thèse est très importante. Qu'elle trouve ici le témoignage de ma gratitude pour son aide ainsi que pour sa sympathie.

Elisabeth NEZAN m'a fait profiter de sa grande expérience en matière d'identification phytoplanctonique. J'ai pu bénéficier de sa parfaite connaissance des données du REPHY, elle a consacré beaucoup de temps et d'attention à ce travail, qu'elle soit ici assurée de ma profonde reconnaissance.

Pascal LAZURE a fourni les résultats du modèle hydrodynamique du Golfe de Gascogne. Pour le temps et l'intérêt qu'il a accordé à ce travail, mais aussi pour son amical soutien, je lui adresse mes chaleureux remerciements.

Patrick LASSUS est directeur du département Microbiologie et Phycotoxines. A maintes reprises, J'ai pu bénéficier de son aide et de ses connaissances en matière d'écologie du phytoplancton. Qu'il trouve ici le témoignage de ma gratitude pour son soutien ainsi que pour la correction de mes différents écrits.

Je tiens à remercier l'ensemble des experts qui ont participé à cette étude, C. BILLARD, J.D. DODGE, G. PAULMIER, Y. RINCE, D. VAULOT, et plus particulièrement Véronique MARTIN-JEZEQUEL pour le temps qu'elle m'a accordé.

Les correspondants du REPHY m'ont fait profiter de leur expérience, et ont contribué à l'élaboration d'un jeu de données de qualité pour cette étude. Qu'ils soient assurés de ma sincère reconnaissance.

Bernard RAFFIN a réalisé les différentes cartes de ce manuscrit, Jean-François LE ROUX a consacré beaucoup de temps à résoudre mes problèmes informatiques, Grégory ROCHER a conçu l'illustration de la couverture de ce manuscrit, je les remercie tous les trois chaleureusement.

Je ne peux citer toutes les personnes à Ifremer qui se sont intéressées à mon travail et m'ont soutenue au cours de ces trois années. J'ai ainsi pu bénéficier de l'aide précieuse du personnel des bibliothèques de Nantes et de Brest, que Mesdames Annick RADENAC et Véronique GAUTIER soient remerciées au nom de tous, ainsi que des conseils de nombreuses personnes, je tiens à témoigner en particulier ma reconnaissance à Messieurs Patrick GENTIEN et Michel JOANNY.

Je tiens également à remercier toutes les personnes travaillant à Ifremer qui m'ont réservé un accueil amical, contribuant ainsi à me laisser un très bon souvenir de ces trois années, et tout particulièrement l'équipe du service DEL/AO, Pascale, Franck, Stéphane, Matthieu, Alain, Gaëtane, mais aussi Francine, Zouher et bien d'autres.

Je voudrais enfin dire toute mon affection pour celles et ceux, ma famille, mes amis, qui de près ou de loin, m'ont accompagnée et soutenue au cours de ces trois années écoulées. Je dédie ce travail à mes parents qui m'ont accordé soutien et confiance durant toute la durée de mes études, à celui qui a partagé les joies et satisfactions mais aussi les moments difficiles de découragement ou de doutes de ces trois dernières années, sans leur soutien, ce travail n'aurait pas vu le jour.

Sommaire

Introduction	1
Chapitre 1 - Variabilité spatio-temporelle des populations microphytoplanctoniques. Présentation sommaire des enjeux et des orientations de recherche.....	4
1.1. Le rôle fonctionnel des producteurs primaires microphytoplanctoniques dans les écosystèmes marins côtiers.....	6
1.2. La diversité spécifique des populations microphytoplanctoniques	10
1.3. Les espèces microphytoplanctoniques toxiques et nuisibles	13
1.4. Influence des facteurs environnementaux sur la variabilité spatio-temporelle des populations microphytoplanctoniques.....	24
1.5. Conclusion.....	28
Chapitre 2 - Description des données et élaboration du fichier conservé pour le traitement	29
2.1. Le Réseau de surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines	31
2.2. Validation des données "phytoplancton" du REPHY	34
2.3. Présentation sommaire du contenu du «fichier de référence»	42
2.4. Conclusion.....	45
Chapitre 3 - Analyse de la variabilité temporelle des populations microphytoplanctoniques à grande échelle géographique et identification des dissimilitudes locales.....	46
3.1. Matériel et méthodes.....	49
3.2. Résultats	61
3.3. Discussion.....	86
3.4. Conclusion.....	102
Chapitre 4 - Recherche des facteurs hydroclimatiques influant sur la variabilité temporelle du genre <i>Dinophysis</i> dans le Mor-Bras.....	104
4.1. Problématique et contexte de l'étude.....	107
4.2. Stratégie d'analyse des données	120
4.3. Résultats	136
4.4. Discussion.....	161
4.5. Conclusion.....	169
Conclusion et perspectives.....	171

Introduction

L'existence du plancton a été ignorée pendant fort longtemps, bien que dès l'Antiquité, l'océan fut déjà considéré par des philosophes tels que Thalès de Millet comme la source de toute essence organique. L'importance du plancton était déjà perçue chez les pêcheurs au Moyen Age, chez lesquels existait l'adage : «*che i pesci crede, che si plancton*» qui signifie «qui dit poissons dit plancton». Les premières études du microplancton ont débuté au début du XIX^{ième} siècle, et ne se sont développées qu'à partir de 1845 à la suite de l'invention du filet pélagique par Müller, permettant d'effectuer de vraies pêches planctoniques (Trégouboff & Rose 1957). Dès lors, l'immense diversité du plancton a suscité un intérêt croissant, et les scientifiques n'ont eu de cesse que de décrire cette fascinante variété. Les grandes expéditions maritimes telles que celle de Darwin en 1835 à bord du *Beagle*, ou bien les fameuses campagnes du *Challenger* (1872-1876) ont permis d'acquérir les premières collections d'organismes planctoniques, dont les principaux étaient des Radiolaires et des Diatomées, leur squelette silicieux permettant de les décrire plus facilement. «*Il y a peu d'objets plus admirables que les délicates enveloppes silicieuses des Diatomées*» écrivait Charles Darwin en 1859. La première étape de la planctologie avait ainsi pour objectif la reconnaissance et description morphologique des planctontes, mais très rapidement, les scientifiques ont constaté la variabilité géographique de la distribution du plancton, dont l'existence et l'abondance se trouvent en rapport étroit avec les caractéristiques du milieu ambiant. Le rôle de ces micro-organismes dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques est aussi apparu fondamental, et a fait l'objet de nombreuses études.

Le phytoplancton est constitué de l'ensemble des micro-organismes végétaux en suspension dans l'eau, capables d'élaborer par photosynthèse leur propre substance organique, à partir de l'énergie solaire, de l'eau, du dioxyde de carbone et des sels nutritifs. Le rôle joué par le phytoplancton dans le fonctionnement des écosystèmes marins est essentiel : l'activité de la biomasse phytoplanctonique en domaine hauturier participe au flux de carbone entre l'océan et l'atmosphère, et contribue ainsi à la régulation de la concentration en dioxyde de carbone atmosphérique qui détermine l'évolution du climat à moyen et à long termes. De ce fait, les variations de la production biologique ont des conséquences majeures sur les flux de matière à l'intérieur de l'écosystème. Ce second aspect constitue un thème central de l'étude des écosystèmes marins, car la compréhension des processus impliqués conditionne les options de gestion des ressources vivantes, par exemple conchylicoles en domaine côtier. Enfin, la croissance «massive» de certaines populations phytoplanctoniques peut entraîner des nuisances ou présenter un risque pour la santé publique, certaines espèces phytoplanctoniques produisant des substances toxiques qui, lorsqu'elles sont accumulées par des organismes filtreurs (e.g. moules, huîtres...), sont dangereuses pour l'Homme.

Les deux premières approches (i.e. le rôle joué par la production primaire dans les transferts de dioxyde de carbone entre l'océan et l'atmosphère, et les conséquences de ses variations sur le fonctionnement des écosystèmes marins) considèrent les populations phytoplanctoniques dans leur ensemble, en tant que producteurs autotrophes. Suivant cette conception, la dynamique des populations phytoplanctoniques est examinée à travers la réponse globale de la communauté aux variations environnementales, à l'aide de variables synthétiques telles que la biomasse phytoplanctonique totale. Cette approche «holistique» est essentielle pour comprendre le rôle des producteurs autotrophes dans le fonctionnement de l'écosystème pélagique, et plus particulièrement l'influence de l'activité biologique sur le cycle du carbone. En revanche, elle ne permet pas de répondre à d'autres problématiques.

En particulier, lorsque l'on s'intéresse à la caractérisation de phénomènes atypiques, tels que l'apparition d'efflorescences phytoplanctoniques "massives" ou d'événements toxiques, le phytoplancton ne peut plus être considéré comme un ensemble homogène. En effet, les communautés phytoplanctoniques sont constituées d'assemblages d'espèces co-occurentes, présentant des caractéristiques biologiques (taille, forme ...) et physiologiques (mode de nutrition, taux de croissance ...) différentes (Smayda 1997a). La composition spécifique des communautés phytoplanctoniques, l'abondance relative des différentes

espèces, ainsi que la dominance d'une population par rapport à une autre sont autant de traits et de phénomènes en constante évolution qui caractérisent les successions phytoplanctoniques (Smayda 1980). La succession des assemblages phytoplanctoniques est principalement contrôlée par les conditions environnementales locales, ainsi que par la réponse des populations phytoplanctoniques à leurs variations. En conséquence, identifier les conditions qui déterminent le développement d'une population donnée nécessite de connaître les facteurs environnementaux qui agissent sur le cycle biologique de la population, en tenant compte des relations interspécifiques au sein de la communauté. Ainsi, la connaissance des facteurs qui contrôlent la dynamique des communautés phytoplanctoniques dans leur ensemble est-elle par exemple nécessaire à la compréhension des mécanismes qui favorisent le développement de populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles.

Une première étape vers l'identification des facteurs environnementaux qui agissent sur la structure et la dynamique des communautés phytoplanctoniques est l'acquisition d'informations permettant de décrire la diversité des populations au sein de la communauté, mais également les variations de la composition de ces communautés dans le temps et dans l'espace. Les études portant sur la variabilité à grande échelle spatio-temporelle des communautés phytoplanctoniques sont cependant peu fréquentes, notamment parce que les séries de données à long terme et à grande échelle géographique sont rares.

L'étude présentée ici s'inscrit dans ce contexte, et procède d'une démarche qui envisage le phytoplancton en tant que populations distinctes et précisément identifiées. Elle a pour objectif l'analyse de la variabilité spatio-temporelle des populations microphytoplanctoniques observées sur le littoral de France métropolitaine, et s'appuie sur l'exploitation des données du Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY), géré et mis en oeuvre par l'Ifremer. Il s'agit de décrire les principaux schémas de variabilité des populations phytoplanctoniques et d'identifier les paramètres environnementaux qui influent sur leur dynamique, notamment ceux qui sont favorables au développement d'une population phytoplanctonique productrice de toxines.

- Le premier chapitre présente **les enjeux et les orientations de recherche** afférents à la problématique de la variabilité spatio-temporelle des populations microphytoplanctoniques. En premier lieu, la représentation du phytoplancton dans les écosystèmes marins en tant que producteurs autotrophes est examinée ; en opposition à cette approche «globale», nous nous intéressons dans un deuxième temps à la diversité spécifique observée au sein des communautés phytoplanctoniques. La troisième partie de ce chapitre donne une vision générale des nuisances qui peuvent être associées au développement de certaines populations phytoplanctoniques. Enfin, les facteurs environnementaux qui influent sur la croissance des populations phytoplanctoniques, avec quelques précisions sur les espèces toxiques ou nuisibles, sont ensuite exposés.
- Le deuxième chapitre **décrit les données du REPHY** ; dans un premier temps la démarche d'élaboration du fichier de données conservées pour le traitement est exposée. Une description sommaire de son contenu est ensuite présentée.

- **L'analyse de la variabilité spatio-temporelle** des populations microphytoplanctoniques observées sur les côtes de France métropolitaine est ensuite conduite à différentes échelles géographiques, depuis celle de l'ensemble du littoral à celle du groupe de points géographiquement proches :
- En premier lieu, **la hiérarchisation des principaux schémas de variabilité des populations microalgales doit être dégagée**. Il s'agit d'identifier une ou des forme(s) de variation temporelle commune(s) à l'ensemble du littoral français, puis de déterminer s'il existe des spécificités locales. Sur la base de ces dernières, la deuxième question envisagée est celle de la définition de «régions» semblables au plan de la dynamique temporelle des populations phytoplanctoniques.
- Une fois cette échelle géographique identifiée, nous nous intéresserons plus particulièrement aux caractéristiques régionales et à la recherche des communautés phytoplanctoniques responsables de la structure préalablement identifiée, en relation avec les caractéristiques environnementales.

Les méthodes utilisées pour dégager les dissimilitudes géographiques et les résultats obtenus sont exposées au troisième chapitre.

- Cette phase descriptive constitue le préalable nécessaire à l'étape de mise en évidence de certains liens causaux et **d'identification de facteurs hydroclimatiques qui influent sur la dynamique des populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles**. Cette dernière étude se limitera à la description des conditions hydroclimatiques associées au développement récurrent d'une population toxique du genre *Dinophysis* dans le Mor-Bras (Bretagne sud). Elle utilisera des descripteurs synthétiques de l'environnement physique.

**Chapitre 1 - Variabilité spatio-temporelle des
populations microphytoplanctoniques.
Présentation sommaire des enjeux et des
orientations de recherche**

1.1. Le rôle fonctionnel des producteurs primaires microphytoplanctoniques dans les écosystèmes marins côtiers	6
<i>1.1.1. La production primaire en milieu marin : influence des facteurs hydroclimatiques sur les cycles biologiques</i>	<i>6</i>
<i>1.1.2. Le cas des écosystèmes côtiers</i>	<i>8</i>
1.2. La diversité spécifique des populations microphytoplanctoniques	10
<i>1.2.1. Diversité spécifique et diversité écophysiological</i>	<i>10</i>
<i>1.2.2. Les assemblages phytoplanctoniques</i>	<i>11</i>
1.3. Les espèces microphytoplanctoniques toxiques et nuisibles	13
<i>1.3.1. Les nuisances causées par les HABs</i>	<i>14</i>
a) Risque pour la santé humaine.....	14
b) Impact sur les organismes marins.....	15
c) Impact sur le fonctionnement de l'écosystème marin	16
<i>1.3.2. Les espèces toxiques et nuisibles observées sur les côtes de France métropolitaine.....</i>	<i>18</i>
a) Espèces présentant un risque pour la santé humaine.....	18
b) Espèces nuisibles.....	20
1.4. Influence des facteurs environnementaux sur la variabilité spatio-temporelle des populations microphytoplanctoniques	24
<i>1.4.1. Description de la croissance phytoplanctonique.....</i>	<i>24</i>
<i>1.4.2. Le rôle des facteurs environnementaux.....</i>	<i>25</i>
a) La turbulence	25
b) Photosynthèse, éclairage et stratégies photoadaptatives.....	25
c) Taux de croissance	26
d) Nutriments et stratégies adaptatives (mixotrophie, compétition interspécifique et stratégies contre la prédation).....	26
<i>1.4.3. Croissance des populations et dynamique des communautés</i>	<i>26</i>
1.5. Conclusion	28

1.1. Le rôle fonctionnel des producteurs primaires microphytoplanctoniques dans les écosystèmes marins côtiers

Introduction

La production primaire en milieu marin est l'un des processus moteurs des transferts de dioxyde de carbone entre les «compartiments» océanique et atmosphérique. En effet, l'océan régule la quantité de dioxyde de carbone atmosphérique par deux «pompes» : i) «la pompe de solubilité» dont le fonctionnement résulte de l'équilibre thermodynamique du CO₂ à l'interface air-mer ; ii) «la pompe biologique», régie par l'activité de la biomasse marine. Le rôle de «puits» joué par le «compartiment océanique» au travers de la séquestration du dioxyde de carbone atmosphérique est important lorsque l'on s'intéresse à des problématiques telles que l'accroissement des émissions de gaz à effet de serre, relié au développement de l'activité humaine, qui modifie la composition chimique de l'atmosphère, et détermine l'évolution climatique à moyen et à long termes.

La fixation par les organismes autotrophes du carbone inorganique dans les eaux de surface, sa transformation en carbone organique, puis son transport de la zone euphotique vers les eaux profondes, ensemble de mécanismes rassemblés sous l'appellation «pompe biologique», jouent un rôle majeur dans le cycle biogéochimique du carbone (Tian *et al.* 2000). La connaissance du fonctionnement de la «pompe biologique», et en particulier la quantification du flux de carbone attribuable à la production primaire phytoplanctonique, sont ainsi nécessaires à la compréhension de la variabilité du climat à long terme (Vézina *et al.* 2000) et de son influence sur le vivant.

La fixation du carbone par le phytoplancton en milieu marin est estimée à 20 – 55 Pg.an⁻¹ (1 pétagramme = 10⁹ tonnes). La moitié de la fixation nette est réalisée en domaine hauturier ; en effet, bien que les taux de fixation observés au large soient faibles, la superficie couverte par ce domaine est importante (3.10⁸ km², contre, à titre d'exemple, 1.4.10⁶ km² de superficie pour les zones estuariennes) (Mann & Lazier 1996). Le domaine côtier, bien qu'il soit de superficie plus réduite, est caractérisé par une forte production biologique (100 à 150 gC.m⁻².an⁻¹ contre environ 50 gC.m⁻².an⁻¹ en domaine hauturier ; Zeitzschel 1978).

1.1.1. La production primaire en milieu marin : influence des facteurs hydroclimatiques sur les cycles biologiques

En domaine hauturier, la production primaire est contrôlée par des facteurs physiques, facteurs dont les «effets biologiques» s'observent à différentes échelles, depuis la circulation des masses d'eau à l'échelle du bassin océanique, et des phénomènes tels que les *upwellings*, jusqu'aux petites échelles. L'énergie turbulente qui résulte des différentes instabilités hydrodynamiques à plus ou moins grande échelle (déferlement dû à la tension des vents en surface, cisaillements au niveau du fond, propagations d'ondes internes ...) est conservée sous forme d'énergie cinétique redistribuée «en cascade» jusqu'aux plus petites échelles, celles à partir desquelles les irrégularités qu'elle engendre (tourbillons de dimension centi- à millimétriques) sont estompées par la «résistance interne» de l'eau, *i.e.*, compensées par l'effet lissant de la viscosité (Mann & Lazier 1996).

En domaine tempéré, le cycle saisonnier de la production phytoplanctonique est principalement contrôlé par la dynamique de mélange de la colonne d'eau (Margalef 1958, Margalef 1978) : en effet, pour sa croissance et sa reproduction, le phytoplancton a besoin d'énergie lumineuse et de nutriments, d'où l'importance de la turbulence qui brasse la colonne d'eau et permet l'importation des nutriments dans la zone euphotique. Le bilan saisonnier de production de matière organique est extrêmement variable d'un écosystème pélagique à l'autre, du fait de caractéristiques océanographiques locales (Longhurst 1995). A l'échelle de l'océan mondial, la structure des écosystèmes pélagiques forme un *continuum* depuis les régions présentant un cycle saisonnier marqué, incluant une période durant laquelle la zone euphotique se « recharge » en nutriments, jusqu'aux régions présentant un cycle hebdomadaire, avec un renouvellement épisodique des nutriments dans la zone euphotique, et où la productivité est largement conditionnée par le recyclage de ces éléments nutritifs dans la couche de mélange. Longhurst (1995) distingue quatre « domaines écologiques » qui diffèrent en termes de variabilité temporelle de la stabilité de la colonne d'eau, de disponibilité en nutriments ainsi qu'en énergie lumineuse. Sur cette base, trois domaines peuvent être identifiés : la stabilité de la colonne d'eau dans les domaines polaire et tempéré (à régime de vent d'ouest selon Longhurst) est soumise à un cycle saisonnier marqué, la variabilité de la photopériode y jouant un rôle central (le domaine polaire est, en outre, contraint par la couche de glace superficielle). Le domaine tropical (à régime d'alizés) est, à l'opposé, caractérisé par une stratification permanente de la colonne d'eau (excepté dans les zones d'*upwelling*). Le dernier domaine, le domaine côtier, est soumis aux mêmes variations saisonnières que le domaine hauturier. Cependant, la stabilité de la colonne d'eau est influencée par de nombreux autres facteurs, aussi le domaine côtier est-il considéré comme un domaine écologique différent des trois premiers (Longhurst 1995, 1997).

Les domaines hauturiers

- Le domaine polaire

La production primaire atteint son maximum au printemps et en été, cet accroissement étant lié à l'augmentation de la durée de l'éclairement. La profondeur de la couche de mélange hivernale dans les zones polaires est contrainte par la couche superficielle de glace ainsi que par l'existence d'une zone de glace marginale et/ou par l'extension d'une couche d'eau saumâtre en surface. Ces facteurs déterminent l'occurrence et la durée de la période de développement de la biomasse phytoplanctonique.

- Le domaine à régime de vents d'ouest

Les variations saisonnières de la profondeur de la couche de mélange sont principalement déterminées par un équilibre entre l'énergie solaire qui réchauffe la couche superficielle et les facteurs permettant le mélange de la colonne d'eau (la tension du vent en surface principalement). Ces facteurs permettent le « démarrage » d'une efflorescence algale printanière (nord Atlantique). Une augmentation de la production primaire peut également être observée à l'automne, cette deuxième croissance phytoplanctonique étant liée à une diminution de la prédation qu'exerce le zooplancton.

- Le domaine à régime d'alizés

Les variations saisonnières de la profondeur de la couche de mélange ainsi que de la topographie de la pycnocline sont principalement liées aux courants créés par les alizés. En zone tropicale, les cycles de variation de la concentration en chlorophylle sont hebdomadaires.

Le domaine côtier

Les eaux côtières sont également soumises aux cycles saisonniers de variation thermique et photopériodique, ainsi qu'aux variations saisonnières de la profondeur de la couche de mélange, mais de nombreux autres facteurs peuvent également influencer sur le développement des populations phytoplanctoniques (*e.g. upwellings* côtiers, fronts de marée, apports d'eau douce).

En résumé, Longhurst distingue trois domaines écologiques hauturiers et un domaine écologique côtier. Les écosystèmes côtiers présentent des spécificités hydrodynamiques et biologiques propres : ils sont soumis à la fois aux influences océaniques et aux apports continentaux. Bien qu'elles ne représentent que 8 % de la surface des océans, les zones côtières jouent un rôle important dans la production biologique océanique. En effet, elles fournissent environ 25 à 50% du carbone organique marin, et sont soumises à une forte pression anthropique, 80 % des ressources vivantes marines mondiales y étant exploitées (Hoch 1998). L'influence croissante de l'Homme sur les écosystèmes côtiers est telle que de nombreuses études ont été entreprises afin de développer la compréhension de leur fonctionnement.

1.1.2. Le cas des écosystèmes côtiers

Rappelons que dans les écosystèmes océaniques hauturiers, généralement oligotrophes, les efflorescences phytoplanctoniques sont observées au printemps, lorsque les conditions sont favorables à la formation d'une couche de mélange qui permet au phytoplancton de se maintenir dans les eaux de surface, riches en nutriments d'une part, et où la disponibilité en énergie lumineuse est importante d'autre part. Ce *bloom* printanier épuise le milieu en sels nutritifs et entraîne une chute de la biomasse phytoplanctonique. En milieu côtier, les apports terrigènes permettent le maintien de concentrations élevées en sels nutritifs dans le milieu et plusieurs *blooms* successifs peuvent être observés. La dynamique du phytoplancton est ainsi plus complexe en domaine côtier, plusieurs facteurs pouvant agir sur la croissance de sa biomasse.

Un enrichissement modéré en nutriments favorise la production biologique en eaux côtières, en revanche, lorsqu'il devient trop important, il peut entraîner une eutrophisation du milieu. Ce phénomène d'eutrophisation peut engendrer divers effets négatifs sur l'écosystème, comme par exemple une diminution de l'énergie lumineuse disponible dans la zone euphotique. En outre, la décomposition de la matière organique associée à la forte biomasse phytoplanctonique peut créer un déficit en oxygène dans la colonne d'eau et dans le sédiment (hypoxie–anoxie). Les effets de la modification de la production primaire affectent le fonctionnement du réseau trophique, entraînant des modifications des structures des différentes communautés, et parfois des mortalités d'organismes marins (Humborg *et al.* 2000) associées à l'anoxie et/ou au dégagement d'hydrogène sulfuré sur le fond dû à l'activité des bactéries sulfo-réductrices.

Les réponses des écosystèmes côtiers aux phénomènes d'eutrophisation peuvent être très variables (Le Pape & Ménesguen 1997). De nombreuses études portant sur des zones côtières soumises à des apports terrigènes importants, et à des phénomènes récurrents d'efflorescences algales massives, ont permis d'identifier les principaux facteurs hydrodynamiques et physico-chimiques responsables de ces phénomènes (e.g. estuaire du St Lawrence, Levasseur *et al.* 1984 ; estuaire de la Seine, Aminot *et al.* 1998 ; delta du Mississippi, Lohrenz *et al.* 1999). De plus, la modélisation mathématique du fonctionnement de l'écosystème pélagique a permis de hiérarchiser les rôles respectifs de l'hydrodynamique d'une part, et de l'apport en nutriments d'autre part sur le processus d'eutrophisation (e.g., mer Adriatique, Justic 1987 ; mer du Nord, Radach 1991 ; estuaire de la Seine, Le Pape & Ménesguen 1997, Hoch & Garreau 1998, Guillaud *et al.* 2000 ; mer Baltique, Humborg *et al.* 2000). Ces démarches consistent en un couplage entre un modèle physique qui décrit les caractéristiques hydroclimatiques, et un modèle biologique qui schématise le fonctionnement de l'écosystème pélagique.

Ces études, dont seul un petit nombre d'exemples ont été cités, ont été entreprises depuis plus d'une trentaine d'années ; elles visent à élucider les processus qui régulent la dynamique de la biomasse phytoplanctonique considérée globalement, et mesurée *in situ* par la concentration en chlorophylle *a*. Cependant, la sensibilité des espèces phytoplanctoniques aux différents facteurs du milieu étant variable d'une espèce à l'autre, une segmentation du compartiment « producteurs phytoplanctoniques autotrophes » peut être opérée. Le critère le plus anciennement adopté est la taille des cellules phytoplanctoniques (Malone *et al.* 1980), mais des discriminations plus fines, fondées sur des critères tels que la dépendance d'un groupe d'espèces vis-à-vis d'un sel nutritif, peuvent également se révéler pertinentes. Par exemple, Le Pape & Ménesguen (1997) considèrent deux groupes à l'intérieur du compartiment phytoplancton : les Diatomées dont la physiologie dépend du cycle géochimique de la silice, opposées de ce point de vue à un groupe non dépendant de la silice : les Dinoflagellés. Hoch (1998) ajoute un autre compartiment : le nanoplancton, celui-ci participant au bilan de la production primaire de manière importante (Holligan *et al.* 1984).

Conclusion

Suivant cette « démarche fonctionnelle », le phytoplancton est décrit par des variables d'état telles que « l'azote phytoplanctonique », par exemple ; cela permet d'établir la « carte annuelle » de la production primaire (Hoch 1998, dans le cas de la Manche). Le regroupement des populations phytoplanctoniques agrégées en un seul « compartiment » décrit par sa biomasse chlorophyllienne (ou exprimée en azote) cède, depuis plusieurs années déjà, la place à une représentation plus « réaliste », qui distingue des entités fonctionnelles (e.g. classe de taille, phytoplancton siliceux - phytoplancton non siliceux), et identifie en particulier la « boucle microbienne » comme moteur du recyclage des éléments nutritifs.

La mesure de la croissance phytoplanctonique sur la base de la concentration en chlorophylle *a*, *i.e.* en tant que réponse globale de la communauté phytoplanctonique à la variation des facteurs environnementaux, repose sur deux hypothèses : i) les espèces constitutives de la communauté sont semblables au plan de leur physiologie, ii) les estimations des taux de croissance obtenues à l'aide de la mesure de la variation de la concentration en chlorophylle sont bien représentatives du « comportement moyen » des taxons dominants (Smayda 1997a). Ces hypothèses simplificatrices sont nécessaires à la modélisation des cycles biogéochimiques et à la quantification des flux de matière et de nutriments dans l'écosystème. En revanche, elles sont trop réductrices pour aborder l'étude des cycles biologiques et de la dynamique de populations phytoplanctoniques précisément identifiées.

1.2. La diversité spécifique des populations microphytoplanctoniques

Introduction

La relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est une question écologique fondamentale : pour comprendre la structure et le fonctionnement d'un écosystème, il est indispensable de connaître les différents éléments qui le composent, *i.e.* la distribution des organismes dans le temps et dans l'espace (Bengtsson 1998). Si l'on se réfère à la question abordée au précédent paragraphe (celle de la production biologique des milieux), les résultats acquis sur les communautés végétales terrestres suggèrent que la diversité spécifique favorise la productivité (Tilman 2000). D'un autre point de vue, si l'on s'interroge sur la capacité de résistance des écosystèmes aux perturbations (en particulier anthropiques), il est nécessaire de statuer sur l'hypothèse selon laquelle la richesse spécifique favorise la stabilité des communautés de producteurs autotrophes (Li 1997). Plus généralement, la richesse spécifique résulte de l'interaction entre les stratégies biodémographiques de populations qui «visent à» maximiser leur succès reproductif, et la sélection qu'opèrent les changements environnementaux, qui tend à favoriser les «génotypes les plus efficaces». Il s'agit là d'un mécanisme complexe, dans la mesure où les organismes vivants sont eux-mêmes partie intégrante de l'environnement, aux modifications duquel ils contribuent (*cf.* chapitre 1.1). La dynamique de l'adaptation des espèces au sein d'un écosystème conduit à identifier quelques grandes phases de l'évolution de ce dernier (phase précoce dominée par quelques espèces «pionnières», phase de maturité avec installation d'un réseau d'interactions biologiques «durables», ...) (Frontier & Etienne 1990, McCann 2000).

1.2.1. Diversité spécifique et diversité écophysologique

Le phytoplancton est constitué d'un ensemble hétérogène de microalgues unicellulaires, les cellules pouvant être solitaires ou groupées en colonies. Les organismes phytoplanctoniques sont majoritairement autotrophes, mais certaines espèces, principalement des Dinoflagellés, peuvent être temporairement hétérotrophes, *i.e.* synthétiser de la matière organique à partir de substances organiques dissoutes (osmotrophie) ou particulaires (phagotrophie). Les organismes qui se procurent l'énergie nécessaire à leur croissance et à leur reproduction en combinant les modes de nutrition autotrophe et phagotrophe sont qualifiés de «mixotrophes» (Stickney *et al.* 2000).

La taille des cellules phytoplanctoniques varie de quelques microns (< 20 μm) jusqu'à quelques centaines de microns (200 μm). Leur forme est extrêmement variée, la diversité morphologique étant souvent liée à une adaptation à la mobilité (flottaison, et mouvements verticaux) (Zeitzschel 1978). Le nombre d'espèces phytoplanctoniques marines a été estimé à 3910 ± 465 espèces, correspondant à 489 ± 15 genres répartis dans quinze classes (Sournia *et al.* 1991a). Ce nombre peut paraître faible par rapport au nombre d'espèces dulçaquicoles (14900 selon Bourrelly (1985), *in* Sournia *et al.* 1991a), mais cette différence s'explique par la prise en compte d'organismes pluricellulaires ou benthiques dans l'inventaire en eau douce. La principale différence entre la diversité phytoplanctonique en eau douce et en milieu marin, lorsque l'on se limite aux organismes planctoniques, se situe au niveau de la représentation des différentes classes. Les Chrysophycées et les Euglénophycées sont beaucoup mieux représentées en eau douce, les Dinoflagellés sont, eux, plus fréquents en milieu marin (Sournia *et al.* 1991a). Les deux classes de

phytoplancton marin les plus riches en espèces sont celles des Diatomées (164 genres et 1365 à 1783 espèces) et des Dinoflagellés (115 à 131 genres et 1424 à 1772 espèces).

Les conséquences écophysiological associées à la richesse spécifique des populations phytoplanctoniques sont nombreuses. Les différentes espèces ne réagissent pas de la même manière aux facteurs du milieu, en particulier la turbulence ; leurs taux de croissance, ainsi que leur dépendance vis-à-vis des nutriments, sont également variables. En outre, afin de faire face aux variations environnementales, les espèces phytoplanctoniques ont développé des stratégies adaptatives, telles que i) différents mécanismes favorisant leur mobilité, et leur migration vers des zones riches en nutriments et en lumière (phototaxisme, migration verticale, nage, agrégation), ii) le mode de nutrition mixotrophe, iii) la compétition interspécifique par production de substances allélochimiques, iv) des mécanismes de défense contre la prédation (allélopathie). Le cycle biologique de chaque espèce phytoplanctonique participe ainsi à un réseau complexe de relations interspécifiques à l'intérieur d'un assemblage d'espèces.

1.2.2. Les assemblages phytoplanctoniques

La dynamique des populations phytoplanctoniques côtières est caractérisée par la succession d'assemblages d'espèces (Smayda 1980), auxquels sont associées des formes de variabilité spatio-temporelle typiques de groupes d'espèces. Le rôle de la diversité spécifique peut être indirectement apprécié par la plus ou moins grande stabilité de ces assemblages, si l'on considère cette stabilité (ou instabilité) comme indicatrice de la réaction de la communauté pélagique à l'impact des facteurs environnementaux. La diversité écophysiological associée à la richesse spécifique des populations phytoplanctoniques suggère l'existence d'un *preferendum* environnemental pour chaque espèce (cf. paragraphe 1.2.1). La succession des assemblages phytoplanctoniques est ainsi principalement déterminée par les conditions environnementales locales, ainsi que par la réponse des différentes espèces à leurs variations (Goodman *et al.* 1984).

Les variations de composition spécifique sont attribuées à plusieurs facteurs : des facteurs physiques (lumière, température, turbulence), chimiques (nutriments, chélateurs organiques, vitamines) et biologiques (compétition, broutage). L'importance relative des facteurs biologiques et physico-chimiques sur la succession des assemblages est difficile à évaluer (Hallegraeff & Reid 1986). La variabilité des populations peut également être liée au phénomène d'advection, mais on préférera parler ici de «séquences spécifiques» (Smayda 1980).

L'influence des cycles saisonniers en domaine tempéré sur la dynamique de la biomasse phytoplanctonique a été évoquée au chapitre 1.1. La variation saisonnière des conditions environnementales agit également sur la composition et la succession des assemblages phytoplanctoniques. Malgré les spécificités locales, certaines caractéristiques générales ont pu être dégagées. Le schéma classique est décrit dès 1958 par Margalef, qui considère trois étapes successives : le premier stade est caractérisé par une croissance élevée des petites Diatomées, puis des Diatomées de plus grande taille et à faible taux de croissance deviennent dominantes, le troisième stade étant caractérisé par la présence de Dinoflagellés, de grande taille également, et à taux de croissance encore plus faible. Le passage progressif du premier état au troisième s'accompagne d'une diminution de la concentration en nutriments dans le milieu, la transition d'un état à l'autre étant caractérisée par une variation de la stabilité de la colonne d'eau (Margalef 1958). De nombreuses études ont permis de confirmer ce schéma de succession des assemblages phytoplanctoniques (e.g. Levasseur *et al.* 1984, Bode & Varela 1998, Dippner 1998, Videau *et al.* 1998, Peterson *et al.* 1999). Le brassage vertical de la colonne d'eau joue un rôle central dans la dominance relative des Diatomées et des Flagellés : en effet, il favorise le développement des

Diatomées, la croissance des Flagellés étant, au contraire, associée à une stratification de la colonne d'eau (e.g. Margalef *et al.* 1979, Rios *et al.* 1995).

Ce schéma général de succession des assemblages phytoplanctoniques, gouverné principalement par la variabilité saisonnière de la stratification de la colonne d'eau, peut être perturbé par des conditions environnementales exceptionnelles. En outre, la description n'intègre pas les relations interspécifiques ni les exigences écologiques de chaque espèce, qu'il est nécessaire de prendre en compte pour comprendre la co-variation des perturbations environnementales et de la dominance d'une espèce. De nombreuses études se sont intéressées aux successions des assemblages phytoplanctoniques dans le contexte d'un déséquilibre engendré par le développement d'une population aux dépens des autres (e.g. la Chrysophycée *Aureococcus* sp., Smayda & Villareal 1989 ; les Dinoflagellés *Prorocentrum triestinum* et *P. rostratum*, *Oblea rotundata*, et *Gymnodinium catenatum*, Estrada 1995 ; certaines espèces de Diatomées du genre *Chaetoceros* et la Raphydophycée *Heterosigma akashiwo*, Horner *et al.* 1997 ; des Diatomées appartenant aux genres *Thalassiosira* et *Chaetoceros*, Shinada *et al.* 1999). Ces études montrent que la croissance «excessive» d'une population peut entraîner un dysfonctionnement de l'écosystème (et de nombreuses nuisances), et que les conditions environnementales qui favorisent le développement d'une population plutôt qu'une autre sont complexes et encore mal comprises.

Conclusion

Lorsque l'on s'intéresse au rôle du phytoplancton dans les écosystèmes marins, la diversité spécifique apparaît primordiale. En effet, la dynamique des populations phytoplanctoniques est influencée par de nombreux facteurs environnementaux (hydroclimatiques, physico-chimiques et biologiques) qui agissent sur les populations elles-mêmes, et par conséquent sur la dynamique des associations d'espèces.

La structure des assemblages phytoplanctoniques est complexe, et résulte de la combinaison de facteurs intrinsèques et extrinsèques qui conditionnent la co-occurrence des espèces. L'identification de l'importance relative de ces facteurs est nécessaire à la compréhension des relations interspécifiques au sein des communautés phytoplanctoniques, et plus particulièrement à la mise en évidence des mécanismes qui favorisent le développement d'une population au détriment des autres. Cet aspect est particulièrement important lorsque la croissance excessive d'une population phytoplanctonique possède des effets indésirables sur le fonctionnement de l'écosystème, ou sur son exploitation.

1.3. Les espèces microphytoplanctoniques toxiques et nuisibles

Introduction

Les proliférations microalgales sont des phénomènes naturels, dont les premières descriptions sont anciennes. En effet, les intoxications humaines associées à la consommation de coquillages sont connues depuis plusieurs siècles, en France, ainsi que dans d'autres pays, comme, par exemple, l'intoxication observée par le Capitaine Vancouver, lors d'une expédition le long des côtes de l'actuelle Colombie Britannique en 1793. Vancouver remarque également que les tribus indiennes locales ont pour coutume de ne pas consommer de coquillages lorsqu'ils observent des phénomènes de coloration de l'eau, phénomènes dont on sait maintenant qu'ils peuvent être attribuables à la présence de Dinoflagellés toxiques (Taylor & Lewis 1995, GEOHAB 2001). En outre, des proliférations massives d'organismes marins planctoniques sont relatées par des récits anciens, comme dans le journal du Capitaine James Cook (1770), qui décrit un phénomène d'eau colorée le long de la grande barrière récifale australienne. De plus, les méthodes de paléoécologie permettent de confirmer le développement d'efflorescences algales massives ainsi que l'existence d'événements de toxicité pouvant dater de plusieurs millions d'années. Par exemple, des *blooms* de Cyanobactéries en mer Baltique datant de 8000 ans ont pu être identifiés (fossilisation des pigments des cyanobactéries dans le sédiment) (Bianchi *et al.* 2000). Une étude basée sur la distribution de kystes de Dinoflagellés et de coquilles de bivalves dans des sédiments de la mer Baltique a permis d'établir la possibilité d'une relation entre des mortalités de bivalves et la présence de Dinoflagellés toxiques il y a 130 millions d'années (Noe-Nygaard *et al.* 1987).

A partir de la décennie 1970-1980, les événements toxiques ou « nuisibles » associés à la prolifération de microalgues semblent se développer en termes d'occurrence, de répartition spatiale, et de diversité des organismes impliqués, causant des préjudices croissants à la fois à la santé humaine, mais également à l'économie liée à l'exploitation des ressources marines (Smayda 1990, Sournia *et al.* 1991b, Hallegraef 1993). Face à l'accroissement de ces événements, un important effort de recherche scientifique est conduit afin d'identifier les facteurs environnementaux favorables au développement des efflorescences algales.

En premier lieu, la diversité des organismes responsables, ainsi que celle des nuisances liées au développement de ces organismes, nécessite une homogénéisation des différents termes utilisés (*e.g.* notion de *bloom*, *bloom* exceptionnel, *bloom* toxique, *bloom* nuisible, marées rouges ...) pour décrire ces événements (Smayda 1997b).

L'ensemble de ces phénomènes est aujourd'hui rassemblé sous l'appellation internationale « *Harmful Algal Bloom* » (HAB), qui remplace de plus en plus la terminologie très utilisée dans le passé de « *Red Tides* » (marées rouges). Les HABs se réfèrent à un ensemble hétérogène d'événements, qui ont comme caractéristiques communes i) une origine microalgale, et ii) des conséquences négatives sur les activités humaines (Zingone & Enevoldsen 2000). Les nuisances engendrées par ces événements ne sont pas nécessairement liées à une augmentation significative de la biomasse : de nombreuses espèces responsables de HABs sont « nuisibles » à faible concentration (quelques centaines de cellules par litre). Ainsi deux groupes d'organismes impliqués dans des phénomènes HAB peuvent être distingués : les organismes producteurs de toxines qui peuvent être nocifs même à faible concentration d'une part, et les organismes qui ne produisent pas de toxines, mais qui ont un effet néfaste sur l'environnement ou sur les organismes marins d'autre part.

1.3.1. Les nuisances causées par les HABs

Parmi les 4000 espèces microalgales planctoniques marines recensées à travers le monde (voir paragraphe 1.2.1), 5.5 à 6.7 % (184-267 espèces) ont été identifiées comme responsables d'efflorescences algales massives (Sournia 1995). Parmi celles-ci, environ la moitié sont des Dinoflagellés, les Diatomées arrivant en seconde position, neuf autres classes étant également impliquées. Les espèces productrices de toxines sont moins nombreuses, 60 à 78 espèces ayant été recensées (soit 1.8 à 1.9 % de la «microflore pélagique mondiale»). Parmi ces espèces, 90% sont des Flagellés, et plus particulièrement des Dinoflagellés (Smayda 1997a). Au cours des dernières années, l'observation accrue d'efflorescences «toxiques ou nuisibles», liée à l'extension des usages du domaine côtier, a vu l'augmentation de la liste des espèces suspectes (Zingone & Enevoldsen 2000).

a) Risque pour la santé humaine

Certaines espèces microalgales produisent des toxines (phycotoxines) qui sont accumulées par les organismes phytoplanctonophages (mollusques bivalves principalement, mais également gastéropodes, crustacés, ainsi que certains poissons). Ces organismes jouent le rôle de vecteurs sains : ils ne sont pas affectés par ces toxines, mais sont toxiques pour les consommateurs secondaires dont l'Homme.

Les différents types d'intoxications associées à des efflorescences algales toxigènes sont les suivants :

Intoxications amnésiantes par les fruits de mer (Amnesic Shellfish Poisoning ou ASP)

Les toxines amnésiantes ont été d'identifiées en 1987, suite à une intoxication alimentaire massive (145 intoxications recensées, dont quatre mortelles) liée à la consommation de moules (Cardigan Bay, Canada) (Bates *et al.* 1989). Les symptômes sont de type gastro-intestinal, mais également neurologiques (avec notamment des pertes de mémoire), ces toxines pouvant, dans les cas les plus graves, entraîner la mort (Teitelbaum *et al.* 1990). La toxine responsable de ces intoxications est une neurotoxine, l'acide domoïque (Wright *et al.* 1989), synthétisée principalement par des Diatomées Pennales du genre *Pseudo-nitzschia*.

Intoxications paralysantes par les fruits de mer (Paralytic Shellfish Poisoning ou PSP)

L'identification d'intoxications paralysantes est ancienne (Dale & Yentsch 1978) ; ces intoxications entraînent une paralysie musculaire et, dans les cas les plus graves, peuvent être mortelles lorsque le système respiratoire est atteint. Elles sont provoquées par la saxitoxine et ses dérivées (dont la néosaxitoxine et les gonyautoxines), toxines produites entre autres par des Dinoflagellés du genre *Alexandrium* (Lassus *et al.* 1994, Amzil & Motteau 2000).

Intoxications neurologiques par les fruits de mer (Neurotoxic Shellfish Poisoning ou NSP)

Les intoxications neurologiques sont principalement associées à l'espèce de Dinoflagellé *Karenia brevis*. Elles sont caractérisées par des symptômes neurologiques et provoquées par un groupe de toxines rassemblées sous l'appellation brevetoxines (Richardson 1997). Ces toxines sont également responsables de mortalités de mammifères marins (Anderson & White 1992).

Intoxications diarrhéiques par les fruits de mer (Diarrhetic Shellfish Poisoning ou DSP)

Les intoxications diarrhéiques ont été d'abord observées aux Pays-Bas dès 1961 (Korringa & Roskam 1961) puis identifiées pour la première fois au Japon, en 1976 (Yasumoto *et al.* 1978 *in* Richardson 1997). Des symptômes gastro-intestinaux (douleurs abdominales, diarrhées, nausées et vomissements) sont associés à ces intoxications (WHO, 1984 *in* Richardson 1997). Les toxines responsables sont l'acide okadaïque et ses dérivés (dinophysistoxines, DTXs) produits par des Dinoflagellés appartenant aux genres *Dinophysis* et *Prorocentrum* principalement (Lassus *et al.* 1988, Sournia *et al.* 1991b, Amzil 1993).

Intoxications de type "ciguatériques" (Ciguatera Fish Poisoning ou CFP)

Des espèces de Dinoflagellés benthiques, comme, par exemple, *Gambierdiscus toxicus*, sont à l'origine de ces intoxications connues depuis longtemps dans les zones tropicales. Les toxines responsables, la maïtotoxine et les ciguatoxines, sont transmises à l'homme au travers de la chaîne alimentaire, en général par des poissons (Richardson 1997).

Intoxications par les azaspiracides (Azaspiracid Poisoning ou AZP)

Un événement d'intoxication alimentaire associé à la consommation de moules en provenance d'Irlande (*Mytilus edulis*), d'étiologie inconnue, a été observé en 1995 aux Pays Bas (Satake *et al.* 1998). Les symptômes induits, *i.e.* nausées, vomissements, diarrhées et douleurs abdominales, sont proches de ceux associés aux intoxications diarrhéiques (DSP). D'autres intoxications présentant les mêmes symptômes ont été recensées (Irlande, 1997 ; McMahon *et al.* 1999). Une nouvelle toxine, l'azaspiracide, a été identifiée comme responsable de ces intoxications et l'organisme producteur non identifié avec certitude à l'heure actuelle, serait d'origine phytoplanktonique.

Toxines cyanobactériennes

Les blooms de cyanobactéries sont plus fréquents en eau douce, mais quelques espèces peuvent proliférer en milieu marin (principalement à des faibles salinités), comme *Trichodesmium thiebautii* et *T. erythraeum* (Hawser *et al.* 1992) ou *Oscillatoria* sp. (Smith 1996). Certaines espèces d'eau douce et saumâtre produisent des neurotoxines et des hépatotoxines qui peuvent entraîner des effets sévères sur les animaux vivants dans le milieu et éventuellement sur la santé humaine (Codd 2000).

b) Impact sur les organismes marins

Certaines espèces responsables de HABs peuvent avoir un impact direct sur les populations marines (poissons ou invertébrés). Parmi les espèces productrices d'ichtyotoxines, on peut citer les Raphidophycées *Heterosigma akashiwo* et *Chattonella marina*, mais de nombreuses espèces de Dinoflagellés (*e.g.* *Karenia mikimotoi*), et de Prymnésiophycées (*e.g.*

Chrysochromulina polylepis, espèce responsable de mortalités massives de poissons sur les côtes scandinaves en 1988 ; Zingone & Enevoldsen 2000) sont également impliquées.

Les mortalités de poissons ou d'invertébrés marins sont généralement consécutives à la productions de toxines extracellulaires (*i.e.* directement libérées dans le milieu), mais des lésions mécaniques peuvent également être engendrées comme le colmatage des branchies par la production de mucus (*e.g.* *Chaetoceros convolutus*), ou l'altération des branchies par les excroissances de certaines espèces phytoplanctoniques (épines, soies). La réduction de la teneur en oxygène associée à l'extinction d'un *bloom* (*cf.* chapitre 1.2) peut également entraîner des mortalités importantes d'organismes marins.

c) Impact sur le fonctionnement de l'écosystème marin

La dégradation de la biomasse associée à l'extinction des efflorescences algales massives entraîne une diminution de la teneur en oxygène, qui peut engendrer des phénomènes de mortalités d'organismes marins comme évoqué précédemment, mais également un dysfonctionnement de l'écosystème marin en général (anoxie). Les *blooms* peuvent également avoir des conséquences sur la croissance de certains organismes tels que la coquille Saint Jacques (Chauvaud *et al.* 2000), ainsi que sur le broutage du phytoplancton par le zooplancton, affectant ainsi l'ensemble du réseau trophique.

Les impacts sur les cheptels aquacoles et sur le fonctionnement de l'écosystème ont des conséquences graves sur les activités économiques et touristiques développées en domaine côtier.

Le tableau 1.1 décrit les différents types de nuisances associées à des proliférations de microalgues et les principaux organismes responsables.

Impacts	Exemples d'organismes responsables	
Santé humaine		
Intoxications paralysantes par les fruits de mer (PSP)	Dinoflagellés	<i>Alexandrium</i> spp., <i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i> , <i>Gymnodinium catenatum</i>
	Cyanobactéries	<i>Anabena circinalis</i>
Intoxications diarrhéiques par les fruits de mer (DSP)	Dinoflagellés	<i>Dinophysis</i> spp., <i>Prorocentrum</i> spp.
Intoxications neurologiques par les fruits de mer (NSP)	Dinoflagellés	<i>Karenia brevis</i>
Intoxications amnésiantes par les fruits de mer (ASP)	Diatomées	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.
Intoxications par les azaspiracides (AZP)	Inconnu	Inconnu
Intoxications de type "ciguatériques" (CFP)	Dinoflagellés	<i>Gambierdiscus toxicus</i>
	Dinoflagellés	<i>Karenia brevis</i> , <i>Pfiesteria piscicida</i>
Troubles respiratoires et irritation cutanée, effets neurologiques	Cyanobactéries	<i>Nodularia spumigena</i>
	Cyanobactéries	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Nodularia spumigena</i>
Ressources marines naturelles et exploitées		
Effets hémolytiques, hépatotoxiques, osmorégulateurs	Dinoflagellés	<i>Gymnodinium</i> spp., <i>Cochlodinium polykrikoides</i> , <i>Pfiesteria piscicida</i> , <i>Gonyaulax</i> spp.
	Raphidophycées	<i>Heterosigma akashiwo</i> , <i>Chattonella</i> spp., <i>Fibrocapsa japonica</i>
	Prymnésiophycées	<i>Chrysochromulina</i> spp., <i>Phaeocystis pouchetii</i> , <i>Prymnesium</i> spp.
	Chrysophycées	<i>Aureococcus anophagefferens</i>
	Cyanobactéries	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Nodularia</i> spp.
Lésions mécaniques	Diatomées	<i>Chaetoceros</i> spp.
Obstructions et nécroses des branchies	Prymnésiophycées	<i>Phaeocystis</i> spp.
Activités touristiques		
Production d'écume, de mucilage, variation de la couleur de l'eau, et odeurs nauséabondes	Dinoflagellés	<i>Noctiluca scintillans</i> , <i>Prorocentrum</i> spp.
	Prymnésiophycées	<i>Phaeocystis</i> spp.
	Diatomées	<i>Cylindrotheca closterium</i>
	Cyanobactéries	<i>Nodularia spumigena</i> , <i>Lyngbya</i> spp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
Fonctionnement de l'écosystème marin		
Hypoxie, anoxie	Dinoflagellés	<i>Noctiluca scintillans</i> , <i>Heterocapsa triquetra</i>
	Diatomées	<i>Skeletonema costatum</i>
	Prymnésiophycées	<i>Phaeocystis</i> spp.
Effets négatifs sur le comportement de recherche de nourriture, et réduction de la clarté de l'eau	Chrysophycées	<i>Aureococcus anophagefferens</i> , <i>Aureoumbra lagunensis</i>
	Dinoflagellés	<i>Prorocentrum minimum</i>
Toxicité pour les organismes marins (invertébrés, poisons, mammifères marins, et oiseaux)	Dinoflagellés	<i>Karenia brevis</i> , <i>Alexandrium</i> spp.
	Diatomées	<i>Pseudo-nitzschia australis</i>

Tableau 1.1 : effets nuisibles causés par des efflorescences algales en domaine côtier.
(In Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, GEOHAB 2001 – modifié d'après Zingone & Enevoldsen 2000).

1.3.2. Les espèces toxiques et nuisibles observées sur les côtes de France métropolitaine

Seules les espèces phytoplanctoniques responsables de nuisances sur les côtes de France métropolitaine sont mentionnées ici, les aspects causaux de ces événements nuisibles (état des connaissances sur les facteurs environnementaux précurseurs) sont abordés dans le chapitre 1.4.

a) Espèces présentant un risque pour la santé humaine

Trois genres phytoplanctoniques producteurs de phycotoxines présentant un risque pour la santé humaine sont observés sur le littoral de France métropolitaine :

Dinophysis spp.



Un important épisode d'intoxication diarrhéique associé à la consommation de moules a été observé en juin 1983 sur le littoral de Bretagne sud. Plusieurs milliers de cas d'intoxications ont été recensés ; les analyses planctoniques et l'examen des contenus stomacaux des bivalves ont permis d'identifier le Dinoflagellé *Dinophysis* comme étant à l'origine de ces intoxications (Sournia *et al.* 1991b). Ce genre phytoplanctonique était déjà connu au Japon et aux Pays Bas comme responsable d'intoxications diarrhéiques. Si cet épisode d'intoxication DSP est le premier précisément identifié en France, des cas antérieurs se sont certainement produits.

Le genre *Dinophysis* (Classe des Dinoflagellés, Ordre des Dinophysales et famille des Dinophysacées) compte environ 200 espèces, sa répartition géographique s'étend à toutes les mers du globe. Ce genre est, en particulier, présent en zones côtières. Parmi ces 200 espèces, plusieurs produisent des

toxines (e.g. *D. acuminata*, *D. acuta*, *D. fortii*, *D. caudata*, *D. sacculus* ... ; Hallegraeff *et al.* 1995).

Sur le littoral de France métropolitaine, plusieurs espèces de *Dinophysis* sont observées, généralement simultanément, les assemblages d'espèces co-occurentes différant d'une région à l'autre. Les espèces dominantes associées aux intoxications diarrhéiques sont *Dinophysis* cf. *sacculus*, *D.* cf. *acuminata*, *Dinophysis* sp., et *D.* cf. *norgevica*, les trois premières étant rassemblées sous l'appellation de «complexe *acuminata*» (Lassus & Bardouil 1991). Le genre *Dinophysis* est observé sur une grande partie du littoral de France métropolitaine, où il est responsable de contaminations de coquillages, la durée de la période de contamination variant d'une région à l'autre. Les maxima de concentrations, généralement associés aux épisodes de toxicité, sont habituellement observés en mai sur les côtes d'Atlantique, en juillet sur le littoral de la Manche, la saison de développement du genre *Dinophysis* étant variable d'une année à l'autre sur le littoral méditerranéen. Les concentrations les plus importantes (qui restent cependant inférieures à 10^6 cellules par litre) ont été recensées dans la partie nord de l'estuaire de la Seine (Antifer ; Belin & Raffin 1998).

Les résultats du REPHY (Belin & Raffin 1998) mettent en évidence une extension de la répartition géographique du genre *Dinophysis* pendant la période 1984 - 1995. En 1984, le genre *Dinophysis* n'était observé que sur les côtes de Normandie et de Bretagne sud. En 1987 le littoral atlantique entre la Loire et la Gironde, ainsi qu'une partie de l'ouest de la Méditerranée furent également touchés. Depuis 1987, *Dinophysis* est observé très

régulièrement sur l'ensemble du littoral français, seules les côtes du Nord-Pas-de-Calais, de la Picardie, de la Manche, du nord de la Bretagne, et la côte Basque Aquitaine sont touchées plus sporadiquement. La présence de *Dinophysis* dans le milieu, même à faible concentration, entraîne presque systématiquement la présence de toxines dans les coquillages. Les épisodes de toxicité DSP les plus fréquents sont observés en Normandie (Fécamp-Etretat, Antifer et estuaire de la Seine), en Bretagne ouest et sud (mer d'Iroise, baies de Douarnenez, de Concarneau et de Vilaine), et en Méditerranée (étang de Salses-Leucate, côte languedocienne, et étangs de Diana et d'Urbino en Corse).

***Alexandrium* spp.**

De nombreux épisodes de toxicité de type PSP recensés à travers le monde sont attribués à des *blooms* de Dinoflagellés toxiques du genre *Alexandrium* (classe des Dinoflagellés, ordre des Péridiniales, famille des GoniDOMATACÉES) (Anderson 1997). Sur le littoral de France métropolitaine deux espèces d'*Alexandrium* sont associées à des contaminations de coquillages de type PSP :

- *Alexandrium minutum*

Espèce décrite par Halim en 1960 suite à une eau rouge dans le port d'Alexandrie (Egypte), *Alexandrium minutum* est régulièrement observé dans les eaux tempérées à chaudes [e.g. côtes ouest espagnoles et portugaises, baie d'Izmir en Turquie, golfes de Naples et de Salerne en Italie, et dans le port d'Adélaïde en Australie (*in* Sournia *et al.* 1991b)]. Malgré ce *preferendum* «eaux chaudes», il peut également se développer en eaux tempérées, notamment en Irlande ainsi que sur les côtes bretonnes françaises (Belin & Raffin 1998). Cette espèce peut proliférer massivement (concentrations pouvant atteindre plusieurs dizaines de millions de cellules par litre) et former des «eaux rouges». Sa culture en laboratoire a permis une description précise de son cycle biologique, avec la mise en évidence de kystes, formes de résistance qui séjournent dans le sédiment pendant l'hiver, le démarrage des *blooms* étant du à la ré-inoculation des kystes lorsque les conditions environnementales sont favorables (Anderson 1997).



La première prolifération d'*Alexandrium minutum* sur les côtes de France métropolitaine a été recensée en 1988 dans les abers bretons (Aber-Wrach et Aber-Benoît), où elle a provoqué une «eau rouge» à trois millions de cellules par litre (Sournia *et al.* 1991b). Depuis 1988, *Alexandrium minutum* est observé très régulièrement en Bretagne nord (fortes concentrations en baie de Morlaix, concentrations plus variables dans les abers et dans l'estuaire de la Rance), plus épisodiquement et à faible concentration sur les côtes de Bretagne ouest et sud, ainsi qu'en Poitou-Charentes et en Aquitaine depuis 1993, et plus rarement en Méditerranée (à l'exception de deux *blooms* exceptionnels observés en 1990 et en 2000 en rade de Toulon). La présence de toxines PSP dans les coquillages n'est observée qu'avec de fortes concentrations d'*Alexandrium minutum* (généralement supérieures à 50 000 cellules par litre).

- *Alexandrium tamarense/catenella*



Le premier épisode de toxicité PSP associé à cette espèce (appelée provisoirement *tamarense* ou *catenella*, les critères taxinomiques ne permettant pas de distinguer précisément les deux espèces) a été observé en octobre 1998 : des composés toxiques ont été détectés dans des moules provenant de l'étang de Thau (Hérault) ; cette toxicité était associée à la présence d'*Alexandrium tamarense/catenella* à fortes concentrations (données du REPHY ; Lassus *et al.* 1999). Avant cet épisode, *Alexandrium tamarense/catenella* n'était observé que rarement sur

les côtes de France métropolitaine, et toujours à faible concentration (maximum de 1500 cellules par litre en baie de Douarnenez, en 1996). Cependant, l'étang de Thau avait déjà connu un développement fugace de cette espèce en juillet 1995 (20 000 cellules par litre).

Pseudo-nitzschia spp.

Parmi les cinq espèces de *Pseudo-nitzschia* présentes sur le littoral de France métropolitaine (*i.e.* *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *P. fraudulenta*, *P. pungens*, *P. multiseries*, *P. pseudodelicatissima*), seules les deux dernières sont identifiées comme productrices de toxines amnésiantes au niveau mondial. Des *blooms* d'espèces de *Pseudo-nitzschia* ont été régulièrement observés sur l'ensemble des façades du littoral français depuis 1987 (données du REPHY), cependant



ces *blooms* n'ont jamais été accompagnés de présence de toxines dans les coquillages jusqu'en 1999, date à laquelle, pour la première fois, la présence des espèces *P. multiseries* et *P. pseudodelicatissima* a été corrélée à la présence d'acide domoïque dans les coquillages (en provenance de Bretagne, de Charente Maritime et de Méditerranée) (Amzil *et al.* 2001). Les concentrations en toxines dans les coquillages n'ayant pas dépassé le «seuil sanitaire» de toxicité (20 µg d'acide domoïque par gramme de chair de coquillage), ces épisodes ne présentaient aucun danger pour la santé publique. En mai 2000, la présence dans des coquillages de toxines amnésiantes à des concentrations supérieures à ce seuil a été associée à des *blooms* de *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* en mer d'Iroise et dans la baie de Douarnenez (Finistère), conduisant au premier arrêté préfectoral de fermeture de la pêche et du ramassage de coquillages pour risque d'intoxication amnésiante.

b) Espèces nuisibles

La liste des espèces phytoplanctoniques identifiées comme responsables de mortalités d'organismes marins associées à des efflorescences algales massives, à des lésions physiques, ou à des substances toxiques, est présentée dans le tableau 1.2 . On se limite ici au littoral de France métropolitaine.

En outre, certaines microalgues non responsables de mortalités d'organismes marins, peuvent causer des nuisances pour les activités économiques et touristiques :

- Dans le Finistère, en 2000, des efflorescences à *Coscinodiscus wailesii*, espèce phytoplanctonique appartenant à la classe des Diatomées (ordre des Centrales, famille des Coscinodiscacées) ont provoqué des colmatages de filets de pêche.

- Les efflorescences de l'espèce *Phaeocystis globosa* (classe des Prymnésiophycées, ordre des Prymnésiales), fréquentes en Mer du Nord et en Manche (Pas-de-Calais et Pays de Caux) provoquent différentes nuisances : accumulations spectaculaires d'écume, éventuellement nauséabondes, sur les plages et dans les ports, colmatages des filets de pêches, colmatages des canalisations d'eau de mer ... (Sournia *et al.* 1991b).

- Le cilié *Mesodinium rubrum* peut, lorsqu'il se développe en concentrations importantes, entraîner des colorations rouges des huîtres, qui même si elles ne présentent aucun danger pour le consommateur, arborent un aspect inesthétique rendant leur commercialisation difficile.

Enfin, certaines espèces associées à des effets nuisibles pour les organismes marins au niveau mondial sont observées sur le littoral français à faible concentration et doivent faire l'objet d'une attention particulière même si elles n'ont, pour l'instant, causé aucune nuisance en France (e.g. la Raphidophycée *Fibrocapsa japonica*, la Prymnésiophycée *Chrysochromulina* spp.).

Espèce	Effets	Episodes de toxicité	Remarques
<i>Karenia mikimotoi</i> (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Gymnodiniales- Famille des Gymnodiniacées)	Action directe sur les consommateurs primaires ou sur les espèces présentes sur le lieu du <i>bloom</i> par production de substances cytotoxiques, hémolytiques et agressives pour les membranes cellulaires.	Mortalités et inhibition de croissance sur des coquilles Saint-Jacques en rade de Brest et dans les abers bretons de 1976 à 1987 (Erard-Le Denn <i>et al.</i> 1990). Quelques cas de mortalités entre 1987 et 1994, puis un épisode de toxicité de grande ampleur, touchant l'ensemble du littoral atlantique en 1995 (Belin & Raffin 1998).	
<i>Gymnodinium</i> sp. (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Gymnodiniales- Famille des Gymnodiniacées)	Hémorragie et congestion des branchies de poissons.	Mortalités de poissons d'élevage dans l'étang de Diana (Corse) en 1993.	L'espèce incriminée possédait des caractéristiques morphologiques semblables à celles de <i>K. mikimotoi</i> (Arzul <i>et al.</i> 1994).
<i>Gymnodinium chlorophorum</i> (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Gymnodiniales- Famille des Gymnodiniacées)	Action indirecte sur la faune : mortalités associées aux crises d'anoxie induites par la prolifération massive de cette espèce.	Mortalités de moules, huîtres, et autres mollusques, ainsi que de crevettes, de crabes et autres crustacés en 1988 sur la côte vendéenne – Mortalités de jeune soles sur le littoral de Loire Atlantique (Le Croisic), et de coquillages en Vendée en 1991.	Espèce responsable de phénomènes d'eaux colorées vertes.
<i>Gyrodinium corsicum</i> (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Gymnodiniales- Famille des Gymnodiniacées)	Action indirecte : mortalités de poissons par asphyxie.	Mortalités de poissons dans l'étang de Diana (Corse) en 1994.	Espèce de <i>Gyrodinium</i> responsable d'eau verte décrite par Paulmier (Paulmier <i>et al.</i> 1995).
<i>Gyrodinium spirale</i> (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Gymnodiniales- Famille des Gymnodiniacées)	Action inconnue.	Mortalités de bivalves dans l'étang de Thau (Hérault) en 1985.	Cet épisode était associé à des concentrations importantes de <i>G. spirale</i> ; la toxicité de cette espèce n'est cependant pas avérée, un seul autre cas ayant été reporté au niveau mondial (Australie, 1891 ; Mac Lean, 1979 <i>in</i> Sournia <i>et al.</i> 1991b).
<i>Prorocentrum minimum</i> (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Prorocentrales - Famille des Prorocentracées)	Action inconnue (pour le littoral français).	Mortalités de poissons et de coquillages de 1985 à 1987 (Antifer, estuaire de la Seine, étangs de Carnon, étang de Berre, côte landaise).	Toxicité mise en évidence pour la seule variété <i>mariae-lebouriae</i> , responsable d'intoxications au Japon en 1942 (324 intoxications dont 114 mortelles) (Shimizu 1978 <i>in</i> Sournia <i>et al.</i> 1991b).
<i>Prorocentrum micans</i> (Classe des Dinoflagellés- Ordre des Prorocentrales - Famille des Prorocentracées)	Action indirecte : efflorescence massive et anoxie.	Mortalités de coquillages en 1987 dans la rivière de l'Elorn (Finistère).	
<i>Dictyocha</i> spp. (Classe des Dictyochophycées)	Lésions des branchies (hypermucosité, oedèmes, et hyperplasies) associées à la forme squelettée de l'espèce.	Mortalités de truites d'élevage en 1987 en baie de Douarnenez (Sournia <i>et al.</i> 1991b).	Eaux colorées jaunâtres
<i>Heterosigma akashiwo</i> (Classe des Raphidophycées-Ordre des Raphidomonadales)	Production d'ichtyotoxines hémolytiques	Mortalités de salmonidés d'élevage à Camaret, en 1994.	Eaux colorées brunes

Tableau 1.2 : espèces phytoplanctoniques responsables de mortalités d'organismes marins sur le littoral français.

Tableau élaboré à partir des résultats de Sournia *et al.* 1991b et de Belin & Raffin 1998.

Conclusion

Les efflorescences phytoplanctoniques sont des phénomènes naturels qui participent aux transferts d'énergie et de matière dans les écosystèmes marins. Si l'on n'envisage que la production de biomasse résultant des *blooms*, les conditions propices au déclenchement du phénomène sont aujourd'hui relativement bien connues (*cf.* chapitre 1.1) ; en revanche le déterminisme de l'apparition et de la croissance d'une population microphytoplanctonique particulière (telle que celle d'une espèce productrice de toxines) reste à élucider.

Parmi les 4000 espèces phytoplanctoniques recensées à travers le monde, 200 espèces (6%) ont été identifiées comme responsables d'efflorescences nuisibles, 2% comme productrices de toxines. La composition chimique de ces toxines ainsi que leurs effets sont variables, mais elles présentent divers degrés de risque pour la santé publique.

Bien que les proliférations de microalgues ainsi que les événements de toxicité soient des phénomènes anciens, il semblerait qu'ils soient en augmentation, tant en termes d'aires géographiques touchées, que de diversité des organismes incriminés (Hallegraeff 1993, Richardson 1997, Zingone & Enevoldsen 2000). Les dangers pour la santé publique ainsi que les pertes économiques associés à ces événements sont tels que l'identification des facteurs environnementaux précurseurs de l'apparition de ces événements est désormais primordiale.

Un important effort de recherche scientifique s'est développé afin de recenser les occurrences d'événements toxiques ou nuisibles à travers le monde d'une part, et de caractériser les facteurs environnementaux susceptibles de favoriser leur développement d'autre part. Des programmes de recherche internationaux et pluridisciplinaires se sont mis en place [e.g. ECOHAB : ECology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, programme de recherche national américain, GEOHAB : Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, programme de recherche international coordonné par l'IOC (Intergovernmental Oceanographic Commission) et le SCOR (Scientific Committee on Oceanic Research)] pour répondre aux objectifs de surveillance et de protection de la santé publique, mais également dans la perspective d'acquérir les connaissances nécessaires à la prévision de ces nuisances (*i.e.* la compréhension et la mise en évidence des mécanismes qui contrôlent la dynamique des populations des espèces toxiques ou nuisibles dans un contexte océanographique donné).

Afin de mieux identifier les «contextes environnementaux» favorables au développement des espèces toxiques ou nuisibles, il est nécessaire de déterminer les mécanismes qui influent sur la dynamique des populations phytoplanctoniques en général, les espèces toxiques ou nuisibles ne constituant, en effet, qu'un faible pourcentage de la flore phytoplanctonique totale. En outre, considérer les espèces toxiques séparément de l'ensemble de la flore phytoplanctonique ne repose sur aucun fondement phylogénétique ou physiologique (Richardson 1997). Aussi est-il important, dans le contexte de notre travail, d'appréhender la problématique de la mise en évidence des facteurs environnementaux influant sur la dynamique des populations microphytoplanctoniques de manière globale dans un premier temps, et de s'intéresser au positionnement des espèces toxiques et nuisibles plus précisément dans un deuxième temps : ces espèces présentent-elles les mêmes modalités de variabilité spatio-temporelle que celles des populations phytoplanctoniques en général ?

1.4. Influence des facteurs environnementaux sur la variabilité spatio-temporelle des populations microphytoplanctoniques

Introduction

L'influence des facteurs environnementaux sur la dynamique des populations phytoplanctoniques d'une part, ainsi que sur la structure et la succession d'assemblages spécifiques d'autre part, a été abordée dans les chapitres 1.1 et 1.2 respectivement. La comparaison des deux démarches exposées dans ces chapitres met en évidence la dualité de la représentation du phytoplancton dans les écosystèmes marins : dans le chapitre 1.1, le phytoplancton est considéré comme une unité fonctionnelle (le compartiment des producteurs autotrophes) des réseaux trophiques marins. Le chapitre 1.2 insiste quant à lui sur la relation entre la diversité spécifique et l'influence des facteurs environnementaux sur la structuration en groupes d'espèces présentant des modalités de variabilité spatio-temporelle communes. Enfin, parmi les populations phytoplanctoniques, certaines espèces sont toxiques ou nuisibles pour l'Homme et l'environnement. Même si aux plans écologique, économique, et sanitaire, elles font l'objet d'une attention particulière, le chapitre 1.3 insiste sur la nécessité de les considérer comme partie intégrante des populations phytoplanctoniques afin de caractériser les événements dont elles sont responsables.

Il s'agit ici de considérer la question de l'identification des conditions environnementales qui régulent la dynamique des populations phytoplanctoniques à ses différents niveaux d'organisation (la cellule, les assemblages d'espèces co-occurentes, et les groupes d'espèces en compétition), tout en accordant un intérêt particulier au positionnement des espèces toxiques. De nombreuses études se sont spécifiquement intéressées aux conditions favorables au développement d'une espèce toxique ou nuisible donnée sur un site géographique particulier, mais cet aspect ne sera pas abordé dans ce chapitre, qui se limite à une description générale des principaux facteurs environnementaux agissant sur la croissance des populations phytoplanctoniques.

1.4.1. Description de la croissance phytoplanctonique

Smayda (1997a) définit la dynamique des populations phytoplanctoniques comme la résultante de trois modes de croissance : la croissance cellulaire, la croissance de la population, et la croissance des communautés.

La croissance cellulaire est le processus «de base». Elle résulte de mécanismes physiologiques, sous contrôle de facteurs intrinsèques (*i.e.* génétiques), et extrinsèques (*e.g.* l'éclairement et la concentration en nutriments). Elle est également influencée par l'aptitude physiologique, et l'adaptabilité de chaque cellule. Le patrimoine génétique détermine le taux de croissance maximum de chaque espèce, ainsi que ses exigences écologiques.

La croissance de la population résulte de la variabilité de la croissance et de la division cellulaire sous l'influence de facteurs environnementaux. Les facteurs régulant le taux de croissance cellulaire et le taux de croissance de la population ne sont pas les mêmes. Le broutage et l'advection, par exemple, influent sur le taux de croissance de la population, mais sont sans effet sur le taux de croissance cellulaire. *A contrario*, la concentration en nutriments agit directement sur le taux de croissance cellulaire, mais n'a qu'un effet indirect sur la croissance de la population (augmentation du taux de division cellulaire, influence sur la capacité trophique du milieu, ...).

La communauté est formée des populations qui occupent un même habitat. Au plan biologique, la dynamique de la communauté est fonction des relations interspécifiques, par exemple la concurrence pour l'accès aux ressources trophiques, ou encore d'interactions directes telles que les phénomènes d'exclusion par allélopathie.

La dynamique de la communauté résulte donc de la croissance cellulaire et de la croissance des populations. Selon Smayda, la croissance des populations (*blooms*) crée l'émergence d'un ensemble d'espèces qui cohabitent et qui déterminent la dynamique résultante de la communauté. La question centrale est alors l'explication des facteurs qui vont favoriser la dominance d'une population par rapport à une autre à l'intérieur d'une communauté.

1.4.2. Le rôle des facteurs environnementaux

a) La turbulence

Le mélange vertical de la colonne d'eau influence la dynamique des populations phytoplanctoniques (cf. chapitres 1.1 et 1.2) : la turbulence stimule la croissance des Diatomées, les Dinoflagellés se développant, à l'inverse, lorsque la colonne d'eau est stratifiée (Margalef 1978). Les effets opposés de la turbulence sur la croissance des Diatomées et des Dinoflagellés ont pu être confirmés expérimentalement (Estrada *et al.* 1987a, Estrada *et al.* 1988). La turbulence agit sur les Dinoflagellés à trois niveaux : i) au niveau physiologique par inhibition de la croissance (altération de la division cellulaire, du cycle mitotique, et diminution de la concentration en acides nucléiques intracellulaires), ii) au niveau physique par perte du flagelle (*e.g. Lingulodinium polyedra*, Thomas & Gibson 1990), et iii) au niveau comportemental, la perte du flagelle engendrant une incapacité à se mouvoir et donc la perte de la faculté d'agrégation, de photoadaptation et de mouvements verticaux. La variabilité interspécifique de réponse à la turbulence peut être un facteur explicatif de la sélection des espèces qui vont se développer et former des *blooms* (Berdalet & Estrada 1993).

b) Photosynthèse, éclairage et stratégies photoadaptatives

Les stratégies photo-adaptatives mises en place pour faire face aux variations de l'éclairage (qui peuvent résulter d'une limitation par auto-ombrage) sont une des principales caractéristiques des Flagellés. En effet, ils peuvent s'adapter rapidement aux variations de l'intensité lumineuse, grâce à des comportements d'agrégation qui leur permettent de lutter contre le stress dû à une augmentation de l'éclairage. De plus, la quantité de péridinine (pigment caractéristique de nombreux Dinoflagellés) peut être régulée plus rapidement que celle de la chlorophylle.

Les organismes phytoplanctoniques exposés à des périodes de faible éclairage augmentent leur concentration en chlorophylle. La plupart des Dinoflagellés peuvent réagir aux variations de l'éclairage dans les deux sens (diminution ou augmentation) grâce à un accroissement (ou à la réduction) de la taille et/ou du nombre de leurs unités photosynthétiques (PSU). La croissance des Diatomées est, en revanche, favorisée par des faibles taux d'éclairage (Smayda 1997a).

c) Taux de croissance

La croissance des populations phytoplanctoniques résulte de la division de cellules individuelles. Le cycle biologique de certaines espèces peut présenter une forme de dormance (e.g. *Alexandrium* sp., Anderson 1997). Les taux de croissance sont variables d'une espèce phytoplanctonique à l'autre : des mesures *in situ* (Furnas 1990) ont permis d'évaluer le taux de croissance journalier moyen des Dinoflagellés à 0.3 j^{-1} soit un temps de génération de trois jours environ. Les Diatomées ont un taux de croissance journalier supérieur à celui des Dinoflagellés (40% d'entre elles ont un temps de génération inférieur à trois jours).

d) Nutriments et stratégies adaptatives (mixotrophie, compétition interspécifique et stratégies contre la prédation)

Les efflorescences algales peuvent se produire dans des milieux oligotrophes, comme dans des milieux enrichis en nutriments. La disponibilité en nutriments dans le milieu agit sur les taux d'assimilation des espèces phytoplanctoniques (et donc sur leur potentiel de croissance). En outre, l'affinité des espèces pour un type de nutriment est variable. Les espèces de Dinoflagellés responsables de HAB ont un coefficient d'affinité pour les nutriments élevé, et ont développé des stratégies adaptatives pour leur acquisition : i) la mobilité pour migrer vers des zones plus riches en nutriments, ii) un mode de nutrition mixotrophe et iii), la production de substances allélochimiques ou médiateurs chimiques (compétition interspécifique) et allélopathiques (défense contre la prédation) (Smayda 1997a).

1.4.3. Croissance des populations et dynamique des communautés

Les efflorescences algales sont associées à des conditions hydro-climatiques (Maestrini & Granéli 1991, Rhodes *et al.* 1993) où le vent, les contraintes météorologiques, et les courants de marée sont les facteurs déterminants. Cependant, il est souvent difficile d'identifier la cause directe à l'origine du développement d'un événement toxique ou nuisible. Les caractéristiques hydrographiques, variables d'une région à l'autre, peuvent jouer un rôle prépondérant : certains *blooms* observés en zones côtières se développent au large et sont transportés vers la côte par advection (e.g. différentes espèces de Dinoflagellés, Seliger *et al.* 1979 ; *Karenia mikimotoi*, Gentien *et al.* 1998).

Les facteurs hydrographiques jouent également un rôle important dans la remise en suspension et dans le transport des formes de dormance, les kystes, présents dans le sédiment (e.g. *Alexandrium* sp., Lewis *et al.* 1995, Anderson 1997 ; différentes espèces de Dinoflagellés, Nichetto *et al.* 1995 ; *Heterosigma akashiwo*, Imai & Itakuar 1998). Ce mécanisme permet aussi la «contamination» de nouvelles zones, ainsi, par exemple, la quantification des relations entre les événements hydrographiques au large et l'initialisation de *blooms* en zone côtière est nécessaire à la compréhension de l'apparition d'événements nuisibles à des échelles spatio-temporelles fines (Richardson 1997).

Conclusion

La dynamique spatio-temporelle des populations phytoplanctoniques est contrôlée par l'interaction de paramètres hydrodynamiques, physico-chimiques et biologiques. Lorsque l'on s'intéresse à l'apparition d'efflorescences algales ou d'événements de toxicité, l'ensemble de ces interactions (ou tout au moins celles qui sont reconnues comme prépondérantes) doivent être prises en compte. Les espèces responsables de nuisances ne présentent pas de caractéristiques écologiques et physiologiques propres, et doivent être considérées comme partie intégrante des communautés phytoplanctoniques. Cependant, des différences écophysiologiques caractérisent les Flagellés, qu'ils soient responsables de nuisances ou non. En effet, ils se distinguent des Diatomées par leur sensibilité à la turbulence, leur plus faible affinité envers les nutriments, leurs modes de nutrition variés, des taux de croissances inférieurs, leur faculté à produire des substances régulant la compétition interspécifique et la prédation, et enfin, par leur aptitude à se mouvoir dans la colonne d'eau.

La mise en évidence des facteurs environnementaux précurseurs des phénomènes toxiques ou nuisibles a fait l'objet de nombreuses études portant sur des zones précises. Les conditions du milieu à l'origine de tels événements sont complexes, et spécifiques de l'aire géographique considérée, ainsi que de l'espèce responsable. Dans le contexte de notre étude, ces connaissances guideront l'interprétation de la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques, et notamment d'une population toxique, à l'échelle locale (sites d'échantillonnage géographiquement proches), abordée au chapitre 4.

Les nuisances associées aux développements de HABs semblent augmenter au cours du temps, en terme de fréquence, de zones touchées et de nombre d'espèces concernées (Hallegraeff 1993, Zingone & Enevoldsen 2000, GEOHAB 2001). Si cette augmentation peut être associée à des phénomènes naturels, tels que la dispersion des espèces par les courants ou les variations du climat à long terme par exemple, l'activité humaine peut également jouer un rôle important. L'enrichissement en nutriments des eaux côtières semblerait favoriser la sélection et la prolifération d'espèces toxiques ou nuisibles (Zingone & Enevoldsen 2000). En outre, le développement de l'aquaculture et le transfert de coquillages d'une zone d'activité à l'autre (O'Mahony 1993) ainsi que le transport de kystes dans les eaux de ballasts (Hallegraeff 1995, Anderson 1998, Hallegraeff 1998), peuvent être à l'origine de la contamination de nouvelles aires géographiques.

1.5. Conclusion

Cette succincte présentation des connaissances acquises sur la dynamique des populations phytoplanctoniques souligne l'étendue des études entreprises dans ce domaine. Elle permet de distinguer les différentes approches envisagées pour appréhender le rôle joué par les producteurs phytoplanctoniques autotrophes dans le fonctionnement des écosystèmes marins. Si les approches globales, qui considèrent le phytoplancton en tant que compartiment homogène de producteurs autotrophes sont pertinentes pour décrire le rôle du phytoplancton dans le fonctionnement de l'écosystème pélagique (*cf.* chapitre 1.1), le chapitre 1.2 a mis en évidence l'importance de la prise en compte de la diversité floristique pour identifier précisément le rôle des facteurs environnementaux sur la dynamique des populations phytoplanctoniques. En particulier, lorsque l'on s'intéresse aux conditions du milieu favorables au développement de populations microalgales toxiques ou nuisibles (chapitre 1.3), celles-ci ne peuvent pas être considérées individuellement, mais comme partie intégrante de la communauté phytoplanctonique. Enfin, l'ensemble des études ayant trait à la dynamique des populations phytoplanctoniques mettent en évidence la complexité du rôle des facteurs environnementaux (et de leurs interactions) sur la variabilité spatio-temporelle de ces dernières, aussi bien lorsque l'on considère la réponse de la communauté dans son ensemble à leurs variations, que lorsque l'on s'intéresse à la réaction spécifique d'une population précisément identifiée, et en particulier celle d'une population toxique ou nuisibles (*cf.* chapitre 1.4).

Cette mise en perspective de la problématique concernant la dynamique des populations microalgales guidera notre démarche au cours de cette étude. Nous nous intéresserons ainsi à la description de la variabilité temporelle de l'ensemble des communautés phytoplanctoniques observées sur le littoral français, afin de décrire leur réponse spécifique aux variations du milieu, et d'identifier des groupes d'espèces présentant des modalités de variations communes. Cette première étape est en effet le préalable nécessaire à l'identification des facteurs environnementaux jouant un rôle prépondérant sur la dynamique des populations phytoplanctoniques sur le littoral français et sur les spécificités géographiques qui peuvent en découler. Elle est nécessaire à la compréhension de l'action des différents processus environnementaux sur le développement de groupes d'espèces à affinités écologiques voisines, ainsi qu'à l'examen des échelles temporelles et géographiques pertinentes pour décrire les caractéristiques écologiques de ces assemblages. En particulier, l'identification des facteurs environnementaux influant sur la dynamique des communautés phytoplanctoniques à différentes échelles géographiques est essentielle pour l'examen des conditions favorables au développement récurrent de populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles en certaines zones localisées, qui sera l'objectif de la dernière étape de cette étude.

Chapitre 2 - Description des données et élaboration du fichier conservé pour le traitement

2.1. Le Réseau de surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines.....	31
2.1.1. Objectifs du REPHY.....	31
2.1.2. Partition du littoral et sites d'échantillonnage.....	31
2.1.3. Recensement des espèces microphytoplanctoniques : stratégies « Flore Totale » et « Flore Partielle »	31
2.1.4. Mise en oeuvre.....	32
2.2. Validation des données "phytoplancton" du REPHY.....	34
2.2.1. Position du problème	34
2.2.2. Démarche.....	34
a) Etat de la base.....	34
b) Retour critique sur la donnée	35
c) Résultats.....	37
2.2.3. Construction du fichier de données «de référence»	39
a) Unités taxinomiques	39
b) Sélection des sites d'échantillonnage	40
2.3. Présentation sommaire du contenu du «fichier de référence»	42
2.4. Conclusion	45

2.1. Le Réseau de surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines

2.1.1. Objectifs du REPHY

Le réseau REPHY, géré et mis en oeuvre par L'Ifremer, a été créé en 1984 pour répondre à deux objectifs complémentaires : le premier vise à documenter une base de connaissances en décrivant la distribution spatio-temporelle des différentes espèces phytoplanctoniques des eaux côtières et lagunaires de France métropolitaine, et à recenser les événements exceptionnels tels que les *blooms* ou les occurrences d'espèces toxiques. Le second répond à une préoccupation de santé publique (celle des consommateurs de coquillages) : il s'agit de détecter l'apparition des espèces productrices de phycotoxines, et de comparer à des normes réglementaires les concentrations en phycotoxines (PSP, DSP, ASP) dans la chair des coquillages (Belin & Raffin 1998).

2.1.2. Partition du littoral et sites d'échantillonnage

Le REPHY couvre les trois façades maritimes de France métropolitaine (Manche, Atlantique, et Méditerranée). La réalisation des prélèvements, mesures hydrologiques, identifications taxinomiques, et analyses de toxines est assurée par les douze laboratoires côtiers de la Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral de l'Ifremer.

L'ensemble du littoral français a été partitionné en 43 sites contigus, eux-mêmes subdivisés en bassins (découpage géographique adopté dans la base de données QUADRIGE de l'IFREMER et commun à l'ensemble des réseaux RNO*, REMI** et REPHY). En raison de l'objectif rappelé en préambule, le domaine échantillonné par le REPHY est celui des eaux marines littorales, celles où s'exerce l'activité conchylicole.

2.1.3. Recensement des espèces microphytoplanctoniques : stratégies « Flore Totale » et « Flore Partielle »

Afin de répondre au double objectif du REPHY (patrimonial et réglementaire), deux stratégies de recensement des cortèges floristiques ont été mises en place :

- **Stratégie "flore totale" (FT)** : la totalité des espèces phytoplanctoniques que les conditions d'observation permettent d'identifier dans l'échantillon est dénombrée ; cette démarche, qui n'est réalisée qu'en certains sites d'échantillonnage ("sites FT"), répond à la fonction de connaissance du REPHY.
- **Stratégie "flore partielle" (FP)** (conduite sur "les sites FP"), seules sont dénombrées les espèces toxiques ou nuisibles (ou soupçonnées telles), ainsi que les espèces présentes à une concentration supérieure à 100 000 cellules par litre dans l'échantillon.

* Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin

** Réseau de Surveillance Microbiologique

2.1.4. Mise en oeuvre

La fréquence d'échantillonnage de la colonne d'eau est bimensuelle ; elle devient hebdomadaire en période de risque, dans les zones où des événements toxiques ont déjà été recensés.

La stratégie flore totale est appliquée sur 29 sites, la stratégie flore partielle régulière sur 33 sites, d'autres sites sont également échantillonnés épisodiquement (71 sites flore partielle épisodique, 200 sites mobilisables au total) (Belin & Raffin 1998). Les différents sites d'échantillonnage sont situés en domaine côtier (distance moyenne à la côte de 1,1 km). La figure 2.1 présente la localisation géographique des sites d'échantillonnage correspondant aux différentes stratégies.

Les prélèvements d'eau peuvent être effectués en surface, à -3m, -5m, -10m, ou bien au fond. Les observations phytoplanctoniques sont effectuées au microscope inversé selon la méthode d'UTERMÖHL après décantation des échantillons d'eau sur une cuve. L'identification des espèces est réalisée sur des échantillons vivants et/ou fixés au lugol, la quantification est effectuée sur les échantillons fixés. Les résultats sont exprimés en concentration, c'est-à-dire en nombre de cellules par litre d'eau. Le volume de la cuve à sédimentation étant généralement égal à 10 ml, le seuil de détection est de 100 cellules par litre pour les échantillons n'ayant pas subi de réduction de volume (pré-concentration) (Belin & Raffin 1998).

Les flores totales et partielles sont systématiquement accompagnées de la mesure de descripteurs physico-chimiques (température, salinité, turbidité). Des mesures de chlorophylle *a* et de phéopigments sont, en outre, réalisées sur les points flore totale.

Enfin, lorsque la présence d'espèces toxiques dans le milieu est détectée, des dosages de toxines dans les coquillages sont réalisés.

L'ensemble des données récoltées par le REPHY, ainsi que par les autres réseaux de surveillance de l'Ifrémer (RNO et REMI principalement) sont stockées dans la base de données QUADRIGE. Les données du REPHY sont disponibles depuis 1987.

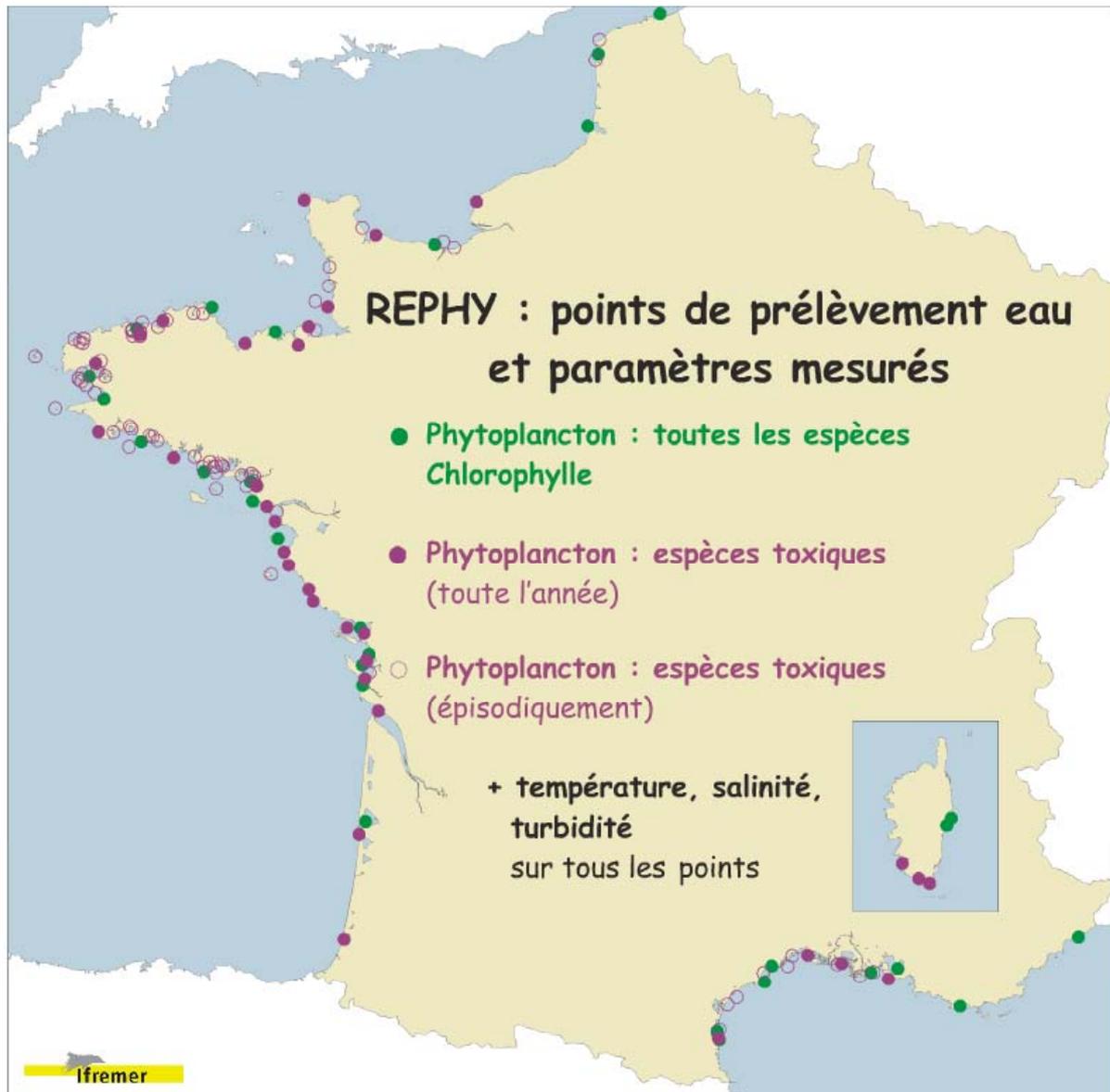


Figure 2.1 : localisation géographique des sites d'échantillonnage «Flore Totale», «Flore Partielle» et «Flore Partielle épisodique» du REPHY (Source : B. Raffin, DEL/AO).

2.2. Validation des données "phytoplancton" du REPHY

2.2.1. Position du problème

Les observations phytoplanctoniques du REPHY sont rapportées à une liste de 275 taxons dans la base QUADRIGE. Un taxon est toujours rattaché à un niveau hiérarchique de la classification des organismes phytoplanctoniques, le niveau correspondant à l'identification la plus précise étant l'espèce ; ensuite, par ordre de discrimination décroissante, viennent le genre (qui agrège en général plusieurs espèces), la famille, l'ordre et la classe. Le niveau le plus élevé est ici le "Règne des Protistes" ¹.

Depuis la création du REPHY en 1984, le "pouvoir de résolution" des observateurs du REPHY a progressé, notamment grâce à des formations *ad hoc*, au soutien d'experts, ainsi qu'à la mise à disposition de moyens d'aide à l'identification (fiches signalétiques ², Phyto Quiz ³ ...). De cette évolution peuvent découler des irrégularités, voire des ruptures, dans les séries temporelles des taxons. Ainsi, entre 1987 et 2000, un même organisme n'a pas nécessairement toujours été identifié au même niveau hiérarchique de la taxonomie, ou rattaché à un même taxon pour un niveau hiérarchique équivalent.

2.2.2. Démarche

a) Etat de la base

Un document de travail a été réalisé (Gailhard *et al.* 1999), qui décrit les séries temporelles des données contenues dans la base QUADRIGE : pour chaque taxon, un tableau présente les fréquences d'occurrence du taxon par année et par point d'échantillonnage. Le nombre total d'occurrences et le maximum de concentration sur l'ensemble de la période d'observation et pour chaque point sont également indiqués.

Ce document constitue "l'état des lieux" de la base de données phytoplancton du REPHY de 1987 à 1999. Outre les indications relatives à l'homogénéité des séries, cette présentation met également en évidence certaines particularités écologiques associées à chaque taxon (répartition géographique, abondance des espèces, *blooms* ...). Il a servi de support à une série de réunions avec les observateurs du REPHY, réunions au cours desquelles les différentes causes susceptibles de perturber l'homogénéité de constitution des séries ont été identifiées.

¹ Quelques Cyanobactéries (règne des Procaryotes) sont également dénombrées.

² Catalogues de fiches descriptives des espèces

³ CD-ROM d'aide à l'identification du phytoplancton

b) Retour critique sur la donnée

L'examen des tableaux construits pour chacun des 275 taxons documentés dans la base (état de la base en novembre 1999) met en évidence différentes sources de rupture dans les séries temporelles :

- Evolution de la taxinomie : par exemple, certaines espèces anciennement rattachées au genre *Biddulphia* sont, depuis 1995, rattachées au genre *Odontella*.
- "Biais observateur" : suite à un stage, ou à la mise à disposition d'outils d'aide à l'identification (fiches signalétiques, CD-Rom ...), l'identification d'un taxon a pu évoluer (transfert d'un genre vers une espèce non identifiée préalablement, ou à l'inverse d'un genre mal identifié vers un autre genre ou un niveau taxinomique supérieur). Un changement d'observateur dans un laboratoire peut également entraîner des modifications dans l'identification de certains taxons.

Ainsi, toute rupture observée dans les séries d'occurrences (apparition ou disparition d'un taxon à partir d'une certaine année) peut être détectée. Ces discontinuités ayant été repérées, il faut ensuite pouvoir décider si elles sont attribuables à un "biais observateur", ou bien si elles expriment la variabilité naturelle des populations microphytoplanctoniques. Les tableaux 2.1 et 2.2 illustrent un exemple typique de "biais observateur" : il s'agit d'un exemple d'apparition - disparition de taxons, pour le genre *Leptocylindrus* et l'espèce *Leptocylindrus danicus*. Le genre *Leptocylindrus* apparaît en 1992 à Boulogne (tableau 2.1, identifiants 01001022 à 03006022), l'espèce *danicus* disparaissant, elle, en 1992 (tableau 2.2). L'explication est la suivante : les cellules observées sont à tort identifiées au niveau spécifique jusqu'en 1992, puis suite à une formation de l'observateur, rangées dans le niveau supérieur (le genre) après cette date. Le cas inverse se produit à La Tremblade (tableau 2.1, identifiants 32070002 à 32071021) : le genre est très peu documenté après 1993, alors que l'espèce, elle, apparaît en 1993 (tableau 2.2). Ici, il y aurait eu transfert du niveau genre vers le niveau espèce à partir de 1993.

Dans le document Gailhard *et al.* (1999), on considère les fréquences d'occurrence des taxons pour l'ensemble des laboratoires, afin d'appréhender la répartition géographique d'une espèce ou d'un genre donnés et aussi d'éventuelles disparités entre taxons observés par des laboratoires géographiquement voisins (et donc susceptibles de présenter des caractères communs).

Taxon : LEPT

ID	Nombre d'observations non nulles												Total	Max	FP	FT	N
	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998					
01001022						4	4	6	3	2	4	2	25	203700		83	83
01001023						1	5	5	2	2	4	2	21	92400		82	82
01001024							3	4	2		3	2	14	57750		79	79
02003019						3	6	3	4	1	7	3	27	294000		130	130
02003032						3	7	4	2	2	5	4	27	205800		91	91
02003033						1	5	3	4	1	6	3	23	306600		88	88
02003034						2	3	3	2	1			11	555800		38	38
03006001	1			1		5	13	5	11	10	10	3	59	960000		204	204
03006019						2	8	4	5	4	8	3	34	637500		103	103
03006020						2	6	3	6	5	8	4	34	510000		101	101
03006022											7	3	10	86250		31	31
32070002			6	15	18	20	7		2			2	70	980000		279	279
32071002									1			2	3	139600		98	98
32071021			4	11	12	21	12		1				61	420000		209	209

Tableau 2.1 : fréquences d'occurrence du taxon LEPT (genre *Leptocylindrus*) par année et par point de prélèvement, pour les laboratoires de Boulogne (points 01001022 à 03006022) et de La Tremblade (points 32070002 à 32071021).

On remarque que le taxon est documenté régulièrement à partir de 1992 à Boulogne, à l'inverse il n'est plus documenté à partir de 1993 (4 occurrences en 1995 uniquement) à La Tremblade.

Taxon : LEPTDAN

ID	Nombre d'observations non nulles												Total	Max	FP	FT	N
	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998					
01001022						1							1	4300		83	83
01002001			1										1	32550		6	6
01002003				2									2	19950		4	4
02003019			2	7	2	1							12	206850		130	130
02003032						1							1	46200		91	91
02003034					1	1							2	7200		38	38
03006001	3		2	8	6	1							20	434800		204	204
03006019						2							2	30625		103	103
03006020						1							1	48750		101	101
32070002							17	14	16	10	12	7	76	400000		279	279
32071002									12	13	17	9	51	418600		98	98
32071021							16	12	3				31	42000		209	209

Tableau 2.2 : fréquences d'occurrence du taxon LEPTDAN (*Leptocylindrus danicus*) par année et par point de prélèvement.

Le taxon n'est plus documenté à partir de 1993 à Boulogne, et apparaît en 1993 à La Tremblade.

Colonne 1 ("ID") : codes identifiants des points REPHY. L'alternance grisé - non grisé permet de séparer les différents laboratoires (points 01001022 à 03006020 : laboratoire de Boulogne, points 32070002 à 32071021 : laboratoire de La Tremblade...).

Colonnes 2 à 13 : fréquences d'occurrence du taxon pour l'année indiquée en en tête de la colonne, et pour chaque point où le taxon a été observé au moins une fois entre 1987 et 1998. Les cases correspondant aux années pour lesquelles des prélèvements de "Flore Totale" ont été réalisés sont grisées. Ainsi, une case grisée ne présentant pas de fréquence d'occurrence correspond réellement à une absence d'observation du taxon pour le point et l'année considérés. Les cases non grisées peuvent correspondre soit à une absence de prélèvement, soit à un échantillon de "Flore Partielle" (pour lequel le taxon peut être présent mais non dénombré).

Colonne 14 ("Total") et 15 ("Max") : respectivement nombre total d'occurrences et maximum de concentration en nombre de cellules/litre, pour le point considéré et sur l'ensemble de la période d'observation.

Colonne 16 ("FP") et 17 ("FT") : respectivement nombre d'échantillons "Flore Partielle" et "Flore Totale", pour le point considéré et sur l'ensemble de la période d'observation.

Colonne 18 ("N") : nombre total d'échantillons "Flore Partielle" et "Flore Totale" (FP + FT) pour le point considéré et sur l'ensemble de la période d'observation.

c) Résultats

- **Document de synthèse**

Un document de synthèse des conclusions des réunions avec les observateurs REPHY a été réalisé (Gailhard & Belin 2000) :

- Les résultats sont présentés par laboratoire (voire sous-laboratoire pour les laboratoires de Boulogne et de Nantes, qui ont adopté une organisation des tâches associant une zone géographique et un observateur différent).
- Les taxons ont été regroupés par classe pour les Dinoflagellés (à cause de confusions entre taxons appartenant à des ordres différents), et par ordre pour les Diatomées (ordre des Centrales et ordre des Pennales). Les organismes phytoplanctoniques n'appartenant ni à la classe des Dinoflagellés, ni à la classe des Diatomées, ainsi que ceux renseignés dans les taxons "Règne des Protistes" et "Règne des Procaryotes" sont traités à part.
- L'apport essentiel de ce document de synthèse est d'offrir une représentation codifiée des différents types d'erreur d'identification taxinomique contenues dans la base de données QUADRIGE – REPHY. Le tableau 2.3 offre un exemple de la symbolique employée à cette fin. Pour chaque laboratoire côtier un tel tableau a été élaboré pour chacun des grands regroupements de taxons (Dinoflagellés, Diatomées Centrales, Diatomées Pennales, et autres classes).

L'examen de l'ensemble de ces tableaux permet d'identifier les agrégations d'unités taxinomiques que l'on est contraint d'effectuer pour obtenir des données «homogènes», au sens où elles sont intercomparables à la fois dans le temps et entre sites d'échantillonnage. La logique des agrégations réalisées est exposée ci-dessous.

	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	
ORGYMNO													1 - 2
FMGYMNO													
AMPD													
COCO													
GYMN													2
GYMN-82													
GYMNBRE													
GYMNCAT													
GYMNNAG													
GYMNSPL													
GYRO													
GYROSPI													
KATO													
KATOROT													
PSEL													
TORO													
TOROROB													
FMPOLYK													
POLY													
POLYSCH													
FMWARNO													
WARN													
ORNOCTI													
FMNOCTI													
NOCTSCI													
FMPRORO													
PRON													
OROXYRR													
FMOXYRR													
OXYRMAA													3

1 à qualifier en FMGYMNO
 2 certaines occurrences sont à qualifier en GYMN-82
 3 doute

Légende

Taxon présent : case grisée - Taxon absent : case non grisée

Erreurs systématiques

Le taxon A est systématiquement documenté en taxon B (sur une partie ou sur toute la période d'observation) : le code du taxon B est indiqué dans le tableau

Erreurs occasionnelles (confusions uni- ou bilatérales)

Taxon A → Taxon B Le taxon A est occasionnellement documenté en taxon B sur une partie (flèche dans le tableau) ou sur toute la période d'observation (flèche dans la marge)

Taxon A ↔ Taxon B Le taxon A est occasionnellement documenté en taxon B sur une partie (flèche dans le tableau) ou sur toute la période d'observation (flèche dans la marge) et réciproquement

Les numéros dans la marge à droite indiquent **les corrections** à effectuer sur les données (en cas de doute, les données sont rejetées)

Tableau 2.3 : exemple de tableau du document de synthèse (Gailhard & Belin, 2000) : laboratoire côtier de La Trinité, extrait de la classe des Dinoflagellés.

Une des flèches dans la marge indique que l'espèce *Karenia mikimotoi* (= *Gymnodinium* cf. *nagasakiense*, code GYMNNAG) est régulièrement rattachée au code genre (GYMN). Une double flèche dans le tableau indique que les genres *Gymnodinium* (code GYMN) et *Katodinium* (code KATO) peuvent être confondus jusqu'en 1994 : les occurrences documentées sous le code GYMN peuvent "contenir" du *Katodinium* et réciproquement. Le genre *Amphidinium* (code AMPD) est très peu documenté à partir de 1995 parce qu'il a pu être rattaché au niveau taxinomique supérieur (quatrième flèche du haut en partant de la droite) : famille des *Gymnodiniaceae* (code FMGYMNO). Ce cas est l'un des plus complexes de ceux rencontrés au cours de l'étude. Il a été choisi comme exemple pour attester la capacité du mode de représentation adopté à résumer les situations les plus compliquées.

L'examen du tableau 2.3 met en évidence la nécessité de regrouper certains taxons : par exemple, certaines occurrences du genre *Cochlodinium* (code COCO) ont pu être attribuées au taxon *Gymnodinium* (code GYMN) sur toute la période d'observation. Ainsi, si les données documentées en COCO correspondent bien au genre *Cochlodinium*, en revanche, celles documentées en GYMN correspondent à un mélange des genres *Cochlodinium* et *Gymnodinium*. Ces deux genres doivent donc être regroupés pour le traitement des données.

- **Questionnaire aux experts**

L'objectif a été ici de construire un fichier de données corrigées du «biais observateur», et «pourvu de sens» au plan de la biologie des populations microphytoplanctoniques. Les regroupements taxinomiques suggérés par l'examen des tableaux de synthèse doivent être consistants du point de vue de la biologie des unités taxinomiques que l'on rassemble. En effet, ce serait introduire une nouvelle confusion d'agrèger deux espèces ou deux genres indiscernables avec les moyens d'observation du REPHY, mais ne possédant pas les mêmes caractéristiques écologiques et biologiques, la même répartition géographique ou les mêmes comportements vis-à-vis des facteurs du milieu. Pour éviter cet écueil, un questionnaire présentant les regroupements envisagés a été soumis à des experts du phytoplancton, afin de s'assurer de leur "pertinence biologique et écologique".

Le questionnaire présente la totalité des regroupements issus de l'examen des tableaux de synthèse. Les regroupements présents dans le référentiel QUADRIGE (certains «codes taxons» du référentiel correspondent à des regroupements de genres ou espèces), ont également été pris en compte.

Les regroupements soumis à l'appréciation des experts peuvent englober différentes espèces du même genre (13 regroupements d'espèces appartenant à la classe des Diatomées, 11 regroupements d'espèces appartenant à la classe des Dinoflagellés), mais également plusieurs genres (37 regroupements de genres appartenant à la classe des Diatomées, 22 regroupements de genres appartenant à la classe des Dinoflagellés, 4 regroupements de genres appartenant à d'autres classes).

Une cinquantaine d'experts nationaux et internationaux ont été sollicités. Sept d'entre eux se sont prononcés sur la validité des regroupements proposés.

La liste de diffusion, ainsi que le questionnaire sont présentés en annexe 1.

2.2.3. Construction du fichier de données «de référence»

a) Unités taxinomiques

Sur la base de l'avis des experts, un fichier de données corrigées a été constitué. Seuls les taxons correspondant aux niveaux générique et spécifique sont conservés pour la suite de l'étude (227 taxons sur les 275 taxons documentés dans la base QUADRIGE). En outre, seul le microphytoplancton fera l'objet d'une analyse détaillée. On a écarté les genres et espèces nanoplactoniques, ainsi que les Cyanobactéries et les Ciliés.

Les années 1987 à 1991 n'ont pas été retenues à cause du nombre important de problèmes d'identification engendrant des confusions entre genres appartenant parfois à des ordres différents. L'évolution de la précision du diagnostic des observateurs du REPHY a finalement conduit à considérer deux types de séries temporelles :

- Séries temporelles à long terme et «résolution taxinomique» réduite (1992 - 2000 : 78 unités taxinomiques retenues)
- Séries temporelles à moyen terme et haute «résolution taxinomique» (1995 - 2000 : 100 unités taxinomiques retenues)

Une unité taxinomique correspond ici à une espèce, un groupe d'espèces, un genre ou un groupe de genres. La liste des unités taxinomiques retenues pour les deux fenêtres temporelles est indiquée en annexe 2.

b) Sélection des sites d'échantillonnage

Pour l'analyse de la variabilité globale [*i.e.*, sur les façades Manche, Atlantique et Méditerranée, et sur l'ensemble de la période 1992 (ou 1995) – 2000], il a été décidé d'utiliser des séries temporelles à pas de temps mensuel, et exemptes de «lacunes». Ce choix est principalement motivé par la nature des données : bien que l'échantillonnage du REPHY soit bimensuel, des contraintes matérielles, telles que les conditions météorologiques, peuvent entraîner une absence de mesure pour un ou plusieurs mois consécutifs. En outre, afin de décrire les schémas de variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques, notamment à l'échelle intra-annuelle, les variations mensuelles doivent être prises en compte. Enfin, des lacunes dans les séries temporelles peuvent poser des problèmes au plan méthodologique et engendrer une perte d'information. Parmi les 29 sites «Flore Totale» aujourd'hui maintenus, seuls 17 (1992 – 2000) ou 20 (1995 – 2000) satisfont ce critère ; leur localisation apparaît sur la figure 2.2.

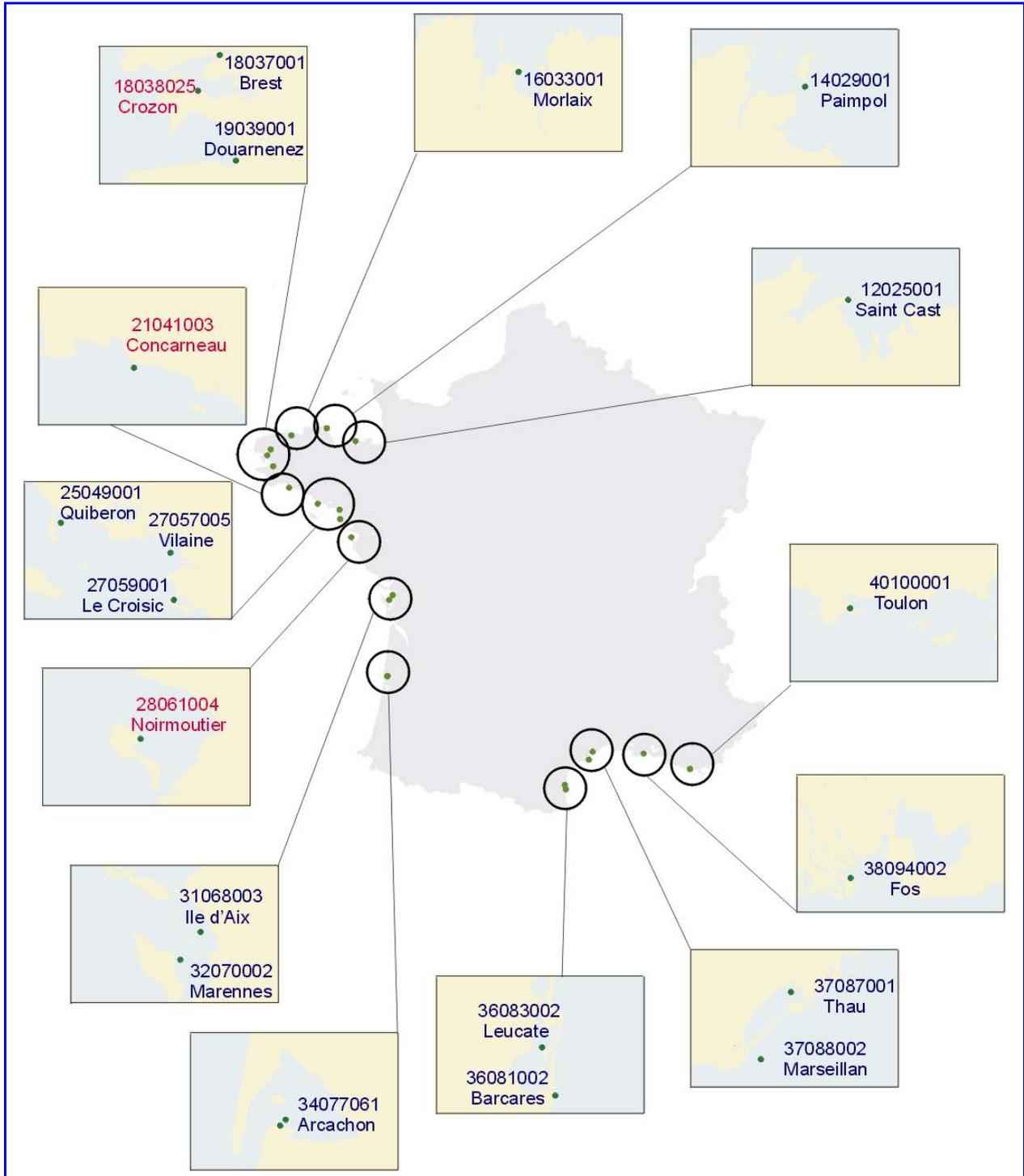


Figure 2.2 : localisation géographique des sites « Flore Totale » sélectionnés pour le traitement (Source : B. Raffin, DEL/AO).

17 points ont été retenus pour la fenêtre temporelle 1992 – 2000, 20 points pour la fenêtre temporelle 1995 – 2000 (les trois points « ajoutés » sont indiqués en rouge).

2.3. Présentation sommaire du contenu du «fichier de référence»

Les diagrammes rangs-fréquences offrent une représentation synthétique d'une communauté (pouvant représenter un échantillon unique, ou bien un cumul d'échantillons récoltés dans des conditions similaires) (Frontier & Etienne 1990). Cette représentation a été choisie pour décrire la diversité spécifique de l'ensemble des cortèges floristiques sélectionnés (78 unités taxinomiques pour la période 1992-2000, 100 pour la période 1995-2000) observée au niveau national, après transformation logarithmique des rangs des taxons, afin de linéariser la courbe (figure 2.3 et figure 2.4).

La classe des Diatomées, composante essentielle des populations planctoniques des eaux douces comme des eaux marines [parmi les quinze classes de phytoplancton marin, les Diatomées contribueraient pour 20 à 25 % de la production phytoplanctonique (Paulmier 1997), et compteraient environ 164 genres (1365 à 1783 espèces) (Sournia *et al.* 1991a)] est ici la mieux représentée. En effet, parmi les 15 unités taxinomiques les plus fréquemment observées sur l'ensemble du littoral français, 11 appartiennent à la classe des Diatomées pour la période 1992-2000, 10 pour la période 1995-2000 (l'unité manquante correspond au groupe de genres *Proboscia alata* + *Rhizosolenia* sp. : ce groupe inclut l'espèce *Proboscia alata* et le genre *Rhizosolenia*, toutes espèces confondues, pour la période 1992-2000, alors que pour la période 1995-2000, grâce à l'affinement de l'identification, six espèces de *Rhizosolenia* ont pu être traitées indépendamment).

Les principaux représentants de la classe des Diatomées sont équi-répartis entre l'ordre des Centrales et l'ordre des Pennales. Notons à titre d'exemple, pour l'ordre des Pennales, le classement du groupe de genres *Navicula* + *Diploneis* + *Amphora* (code NAVIC) en rangs 1 et 2 pour les périodes 1992-2000 et 1995-2000 respectivement, la présence du groupe d'espèces *Nitzschia longissima* + *Cylindrotheca closterium* (code NITZCYL, respectivement rang 5 et rang 1), et du genre *Pseudo-nitzschia*, genre incluant des espèces toxiques (code PSNZ, respectivement rang 13 et rang 7). Pour l'ordre des Centrales, les genres les plus fréquents sont *Chaetoceros* (code CHAE, rang 3 pour les deux périodes), mais également *Porosira* + *Thalassiosira* (code PORTHAL, respectivement rang 8 et rang 6).

Si les genres les plus fréquemment observés appartiennent principalement à la classe des Diatomées, certains Dinoflagellés sont également régulièrement présents : codes GYMNO (respectivement rangs 6 et 4), PERID (respectivement rangs 2 et 5) et SCRI [rang 8 pour la période 1995-2000, et rattaché au code PERID (genre appartenant à la famille des *Peridiniaceae*) pour la période 1992-2000]. Il faut cependant préciser que les codes GYMNO et PERID regroupent un nombre important de genres, notamment pour la période 1992-2000 (*cf.* annexe 2), d'où la position en rang 2 du taxon PERID (7 genres). Le genre *Prorocentrum* (période 1992-2000, rang 7), et plus particulièrement les espèces *Prorocentrum micans* + *P. arcuatum* + *P. gibbosum* (période 1995-2000, rang 14), sont également régulièrement observés.

Notons, enfin la présence de la classe des Euglénophycées en position 14 et 13 pour les périodes 1992-2000 et 1995-2000 respectivement.

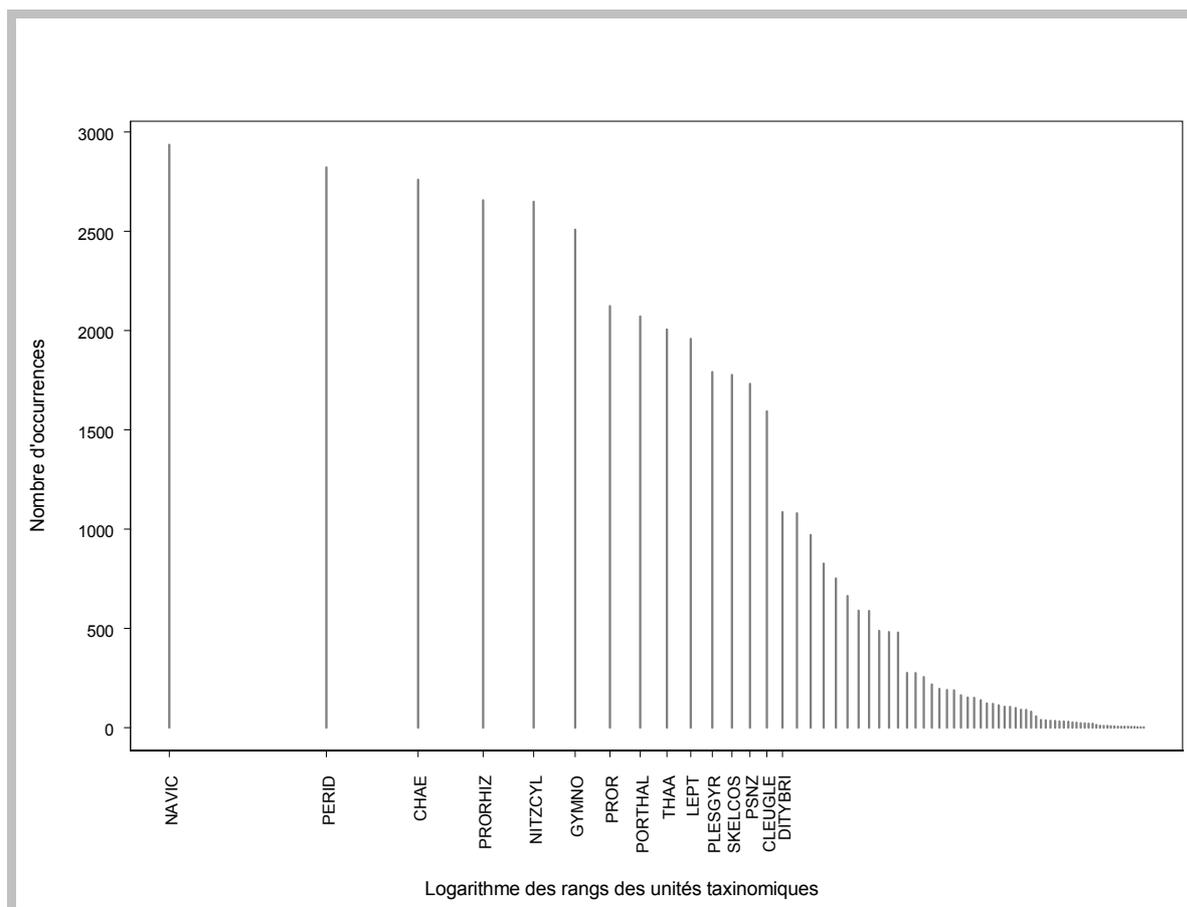


Figure 2.3 : diagramme rang-fréquence des 78 unités taxinomiques retenues pour la fenêtre temporelle 1992–2000.

Pour des raisons de lisibilité, seuls les codes des 15 premiers taxons sont indiqués :

Codes	Libellés	Classe
NAVIC	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp.	Diatomées
PERID	<i>Peridiniaceae</i> + <i>Fragilidium</i> spp. + <i>Micracanthodinium</i> spp. + <i>Heterocapsa niei</i> + <i>H. triquetra</i>	Dinophycées
CHAE	<i>Chaetoceros</i> spp.	Diatomées
PRORHIZ	<i>Proboscia alata</i> + <i>Rhizosolenia</i> spp.	Diatomées
NITZCYL	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i>	Diatomées
GYMNO	<i>Gymnodinium</i> spp.* + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp. + <i>Amphidinium</i> spp. + <i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp.	Dinophycées
PROR	<i>Prorocentrum</i> spp.**	Dinophycées
PORTHAL	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp.	Diatomées
THAA	<i>Thalassionema</i> spp. + <i>Thalassiothrix</i> spp.	Diatomées
LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp.	Diatomées
PLESGYR	<i>Pleurosigma</i> spp. + <i>Gyrosigma</i> spp.	Diatomées
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>	Diatomées
PSNZ	<i>Pseudo-nitzshia</i> spp.	Diatomées
CLEUGLE	Classe des Euglénophycées	Euglénophycées
DITYBRI	<i>Ditylum brightwellii</i>	Diatomées

* sauf *G. chlorophorum*

** sauf *P. lima* + *P. mexicanum*

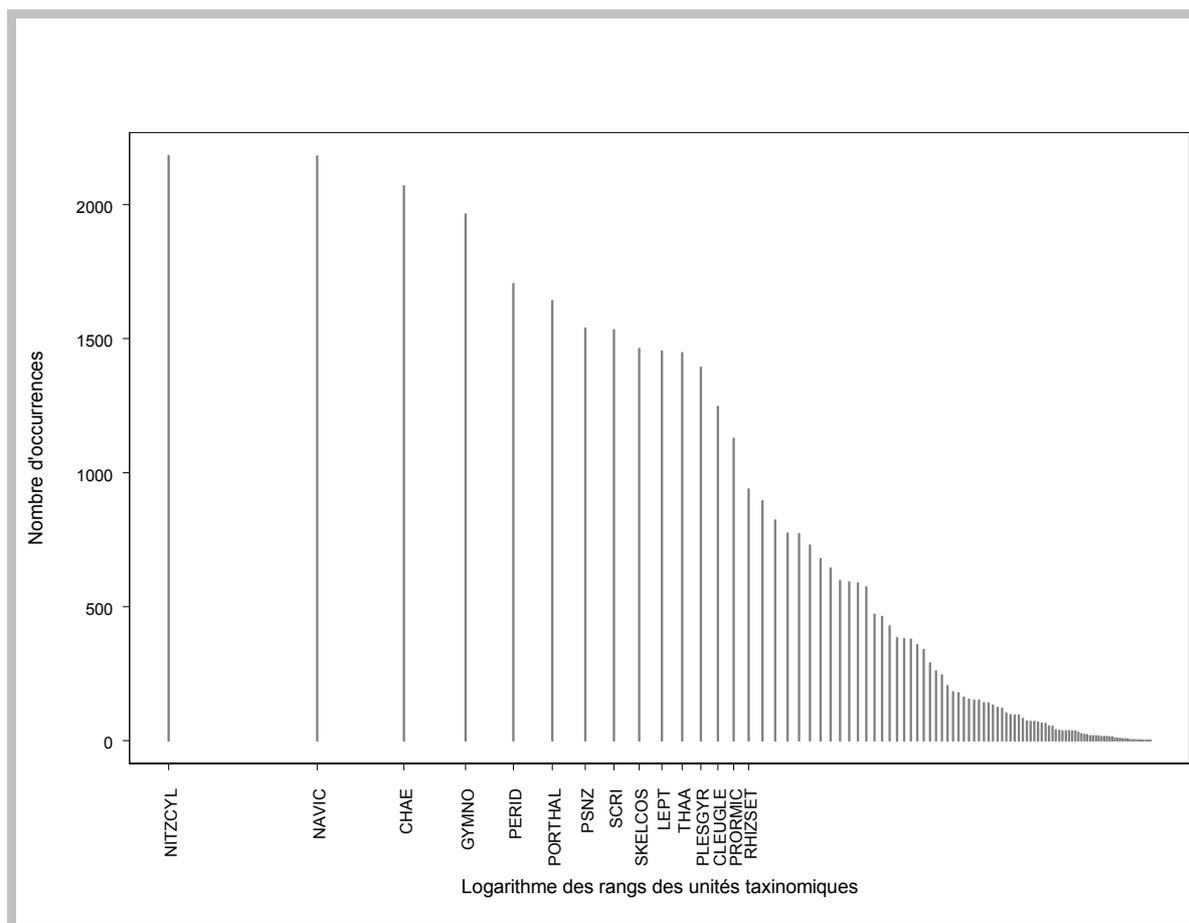


Figure 2.4 : diagramme rang-fréquence des 100 unités taxinomiques retenues pour la fenêtre temporelle 1995 – 2000.

Pour des raisons de lisibilité, seuls les codes des 15 premiers taxons sont indiqués :

Codes	Libellés	Classe
NITZCYL	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i>	Diatomées
NAVIC	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp.	Diatomées
CHAE	<i>Chaetoceros</i> spp.	Diatomées
GYMNO	<i>Gymnodinium</i> spp.* + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp.	Dinophycées
PERID	<i>Protoperidinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp.	Dinophycées
PORTHAL	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp.	Diatomées
PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	Diatomées
SCRI	<i>Scripsiella</i> spp. + <i>Enciculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp.	Dinophycées
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>	Diatomées
LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp.	Diatomées
THAA	<i>Thalassionema</i> spp. + <i>Thalassiothrix</i> spp.	Diatomées
PLESGYR	<i>Pleurosigma</i> spp. + <i>Gyrosigma</i> spp.	Diatomées
CLEUGLE	Classe des Euglénophycées	Euglénophycées
PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>	Dinophycées
RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>	Diatomées

* sauf *G. chlorophorum* + *G. splendens*

2.4. Conclusion

L'étape de validation des données est primordiale pour le traitement ultérieur des données. Elle a constitué une partie importante de ce travail, et s'est également inscrite dans une démarche de «qualification» de la base de données phytoplancton du REPHY. Ce type de démarche est essentielle dans le cadre d'un réseau de surveillance, où l'acquisition régulière de données est contrainte par de nombreuses limites matérielles : l'identification et le dénombrement de l'ensemble des populations phytoplanctoniques est long et délicat, et nécessite l'utilisation de moyens appropriés, ainsi que le soutien d'experts dans la diagnose du phytoplancton. Par exemple, dans le cadre du REPHY, les observations phytoplanctoniques sont effectuées en microscopie photonique, méthode à relativement basse résolution, or l'identification de certaines espèces nécessite l'utilisation de méthodes à haute résolution, telles que la microscopie électronique à transmission ou à balayage. Ainsi, il est difficile d'obtenir des données décrivant précisément la diversité des communautés phytoplanctoniques à la fois à long terme et à grande échelle géographique, à d'autres fins que la seule surveillance des organismes toxiques ou nuisibles.

Compte tenu de l'évolution continue des connaissances sur les micro-organismes concernés d'une part (notamment concernant la taxinomie), mais également des variations du degré de précision dans l'identification des espèces dans le temps et d'un laboratoire côtier à l'autre, l'examen de ces données a du faire l'objet d'une attention particulière. Il s'agissait de constituer un fichier de données corrigées, *i.e.* inter-comparables dans le temps et dans l'espace. En effet, l'élaboration d'un document de travail, présentant les séries temporelles de l'ensemble des taxons sur chaque point d'échantillonnage a mis en évidence de nombreuses discontinuités liées à ces variations. Ces discontinuités nous ont conduit à envisager le regroupement de genres et espèces faisant l'objet de confusions morphologiques. Cependant les regroupements taxinomiques suggérés par l'examen des tableaux de synthèse devaient être cohérents du point de vue de la connaissance de la biologie des unités taxinomiques rassemblées. En effet, de nouvelles confusions auraient été introduites en agrégeant des espèces ou des genres indiscernables d'après leur morphologie, mais ne présentant pas les mêmes caractéristiques écologiques et biologiques. Aussi, un questionnaire présentant les groupes de taxons entre lesquels il existe des confusions du point de vue de l'identification, a été soumis à des experts du phytoplancton, afin de s'assurer de la «pertinence biologique» des regroupements. Les réponses des experts ont montré que ce type de problématique est rencontré dès lors que l'on souhaite identifier précisément les communautés phytoplanctoniques dans leur ensemble, et entraîne des lacunes dans l'acquisition de connaissances sur l'écologie de populations difficiles à reconnaître. Leurs appréciations ont cependant permis i) d'envisager des modifications du référentiel phytoplancton du REPHY et ii) de constituer un fichier de données corrigées pour cette étude, cohérent au plan écologique, et permettant de décrire au mieux la diversité des communautés phytoplanctoniques observées sur le littoral français.

**Chapitre 3 - Analyse de la variabilité
temporelle des populations
microphytoplanctoniques à grande échelle
géographique et identification des
dissimilitudes locales**

3.1. Matériel et méthodes	49
3.1.1. <i>Identification de la composante temporelle commune à l'ensemble des sites d'échantillonnage</i>	51
a) Fenêtre temporelle et unités taxinomiques retenues	51
b) Identification de la composante intra-annuelle commune à l'ensemble des sites	51
c) Identification de la composante inter-annuelle commune à l'ensemble des sites	51
3.1.2. <i>Retrait de la composante temporelle commune à l'ensemble des sites d'échantillonnage et identification des dissimilitudes locales.</i>	53
a) Fenêtre temporelle et unités taxinomiques retenues	53
b) Démarche	53
c) Calcul du coefficient de corrélation vectorielle entre tableaux sites.....	53
d) Représentation graphique des distances entre sites	55
3.1.3. <i>Examen des dissimilitudes locales : analyse comparative de la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques entre sites d'échantillonnage.....</i>	57
a) Contexte général des méthodes d'analyse multi-tableaux	57
b) La méthode STATIS	58
3.2. Résultats.....	61
3.2.1. <i>Analyse de la variabilité temporelle à grande échelle géographique</i>	61
a) Les données	61
b) Caractérisation de la saisonnalité commune à l'ensemble des sites.....	62
c) Extraction du signal saisonnier.....	65
d) Variabilité inter-annuelle	66
3.2.2. <i>Mise en évidence des dissimilitudes locales</i>	68
a) Calcul des distances entre sites.....	68
b) Positionnement multidimensionnel.....	69
3.2.3. <i>Comparaison inter-sites et typologie du littoral français</i>	71
a) Analyse de l'interstructure : comparaison inter-sites.....	71
b) Analyse du compromis : description d'un site «moyen»	73
c) Analyse de l'intrastructure : étude intra-site	78

3.3. Discussion.....	86
3.3.1. <i>Variabilité temporelle à long terme et à grande échelle géographique</i>	86
a) Identification du signal saisonnier	86
b) Variabilité inter-annuelle	88
3.3.2. <i>Variabilité géographique : comparaison de la dynamique des populations phytoplanctoniques entre sites d'échantillonnage</i>	92
a) Manche occidentale.....	93
b) Golfe de Gascogne.....	95
c) Méditerranée	99
3.4. Conclusion	102

Les chapitres 1.1. et 1.2. ont mis en évidence l'importance du rôle des facteurs environnementaux et de leur variation saisonnière sur la dynamique des populations phytoplanctoniques ainsi que sur la structure des communautés phytoplanctoniques. La dynamique des populations phytoplanctoniques en milieu tempéré est soumise à des cycles annuels réguliers, ce schéma de variabilité temporelle général pouvant être perturbé par des conditions environnementales locales. L'objectif de ce chapitre est de décrire les principaux schémas de variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques observées sur le littoral français. Il s'agit dans un premier temps d'identifier la composante temporelle commune à l'ensemble des sites d'échantillonnage, afin d'examiner, dans un deuxième temps, les spécificités locales. Les dissimilitudes entre sites d'échantillonnages sont étudiées à l'aide d'une méthode d'analyse conjointe multi-tableaux qui permet la comparaison des modalités de variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques entre sites et ainsi de décrire la structure géographique des populations phytoplanctoniques observées sur le littoral français.

3.1. Matériel et méthodes

Les notations utilisées dans ce chapitre sont indiquées tableau 3.1.

Indices

s	Site d'échantillonnage s = 1, ..., S = 17 pour la fenêtre temporelle 1992-2000 s = 1, ..., S = 20 pour la fenêtre temporelle 1995-2000
t	Indice temporel «mois» t = 1, ..., T = 100 pour la fenêtre temporelle 1992-2000 (1 abondance par mois de janvier 1992 à avril 2000 inclus) t = 1, ..., T = 64 pour la fenêtre temporelle 1995-2000 (1 abondance par mois de janvier 1995 à avril 2000 inclus)
u	Unité taxinomique u = 1, ..., U = 44 pour la fenêtre temporelle 1992-2000 u = 1, ..., U = 69 pour la fenêtre temporelle 1995-2000

Tableau 3.1 : notations des indices et des matrices utilisés dans la description des données.

Matrices

A_u	Matrice TxS des abondances spatio-temporelles pour une unité taxinomique u : A _{stu} (Cellules.L ⁻¹)
X_u	Matrice TxS des abondances spatio-temporelles log-transformées pour une unité taxinomique u : X _{stu} = log(A _{stu} + 1) [log(Cellules.L ⁻¹)]
M	Matrice TxU des moyennes géographiques : $m_{.tu} = \frac{1}{S} \sum_{s=1}^S X_{stu}$ [log(Cellules.L ⁻¹)]
V	Matrice TxU des variances associées aux moyennes géographiques $var_{.tu} = \frac{1}{S-1} \sum_{s=1}^S (X_{stu} - m_{.tu})^2$ [log(Cellules.L ⁻¹)]
Y	Matrice TxU des moyennes géographiques corrigées du signal saisonnier [log(Cellules.L ⁻¹)]
Z_s	Matrice-site UxT des abondances spatio-temporelles corrigées de la variabilité commune aux sites : $Z_{stu} = \frac{X_{stu} - m_{.tu}}{\sqrt{var_{.tu}}}$ [log(Cellules.L ⁻¹)]
W_s	Matrice UxU des produits scalaires entre individus (unités taxinomiques) de la matrice Z _s après centrage des colonnes (dates) : $W_s = Z_s Z_s'$
S_{ij}	Matrice T x T des variances-covariances vectorielles entre matrices-sites Z _i et Z _j , les variables sont centrées : $S_{ij} = Z_i' D_p Z_j$. D _p est la matrice UxU des poids des individus, le même poids étant affecté aux individus : $D_p = \frac{1}{U} I$
RV	Matrice SxS des coefficients de corrélation vectorielle entre matrices-sites Z _i et Z _j dont les éléments sont les suivants : $RV(Z_i, Z_j) = \frac{tr(S_{ij} S_{ji})}{\sqrt{tr(S_{ii})^2 tr(S_{jj})^2}}$
Δ²	Matrice SxS des carrés des distances euclidiennes entre sites : $d^2 = 2(1-RV)$
W	Matrice compromis représentant les distances entre unités taxinomiques telles qu'elles sont décrites par l'ensemble des tableaux sites : $W = \sum_{s=1}^S \alpha_s W_s$ où α _s sont les coefficients du premier vecteur propre de la matrice RV

Tableau 3.1 (suite) : notations des indices et des matrices utilisés dans la description des données.

3.1.1. Identification de la composante temporelle commune à l'ensemble des sites d'échantillonnage

a) Fenêtre temporelle et unités taxinomiques retenues

Dans un premier temps, on s'intéresse à la description de la variabilité temporelle à long terme des populations microphytoplanctoniques, et à l'identification des deux composantes intra et inter-annuelles. L'analyse est réalisée sur la fenêtre temporelle la plus large (1992-2000).

Sur les 78 unités taxinomiques retenues après l'étape de validation des données pour cette fenêtre temporelle (*cf.* chapitre 2), nous avons choisi de ne retenir que les 44 unités taxinomiques les plus fréquemment observées sur l'ensemble des points sélectionnés. Le critère de sélection est basé sur une rupture dans les pourcentages d'occurrence des unités taxinomiques : le dernier taxon retenu présente une fréquence d'occurrence de 0.20% par rapport au nombre total d'occurrences de l'ensemble des unités taxinomiques pour les 17 sites sélectionnés entre 1992 et 2000 (*cf.* annexe 3).

b) Identification de la composante intra-annuelle commune à l'ensemble des sites

Afin de décrire la composante saisonnière commune à l'ensemble des sites, la moyenne $m_{.tu}$, ainsi que la variance $var_{.tu}$, pour une date t , et sur l'ensemble des sites, sont estimées pour chaque unité taxinomique u . Une matrice de moyennes géographiques (\mathbf{M}), ainsi qu'une matrice des variances associées (\mathbf{V}), sont ainsi obtenues. Une Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice \mathbf{M} , de dimension $T \times U$, est ensuite utilisée afin de décrire les principales structures observées entre individus (les dates) et les corrélations entre variables (unités taxinomiques). Les abondances pouvant être très différentes d'une unité taxinomique à l'autre (de l'ordre de la centaine de cellules par litre jusqu'à plusieurs millions), les variables sont centrées-réduites afin de minimiser l'importance des taxons à forte abondance et ainsi de pouvoir décrire les schémas de variabilité des taxons présentant des abondances plus faibles.

c) Identification de la composante inter-annuelle commune à l'ensemble des sites

Le schéma de variabilité inter-annuel est ensuite examiné après retrait du signal saisonnier. Soit \mathbf{M} la matrice $T \times U$ des abondances moyennes $m_{.tu}$. Rappelons que l'indice temporel t correspond ici au mois, nous disposons ainsi pour chaque unité taxinomique de douze abondances mensuelles par an et d'une fenêtre temporelle de neuf années. Il est donc possible d'estimer douze termes mensuels moyens. Ces termes mensuels moyens sont ensuite retranchés aux moyennes géographiques $m_{.tu}$ pour rechercher une éventuelle variabilité inter-annuelle ; la matrice \mathbf{Y} ainsi obtenue est «résumée» à l'aide d'une ACP. Pour les mêmes raisons que précédemment les variables sont centrées-réduites. La figure 3.1 résume la démarche adoptée pour l'analyse de la variabilité temporelle (composantes intra et inter-annuelles).

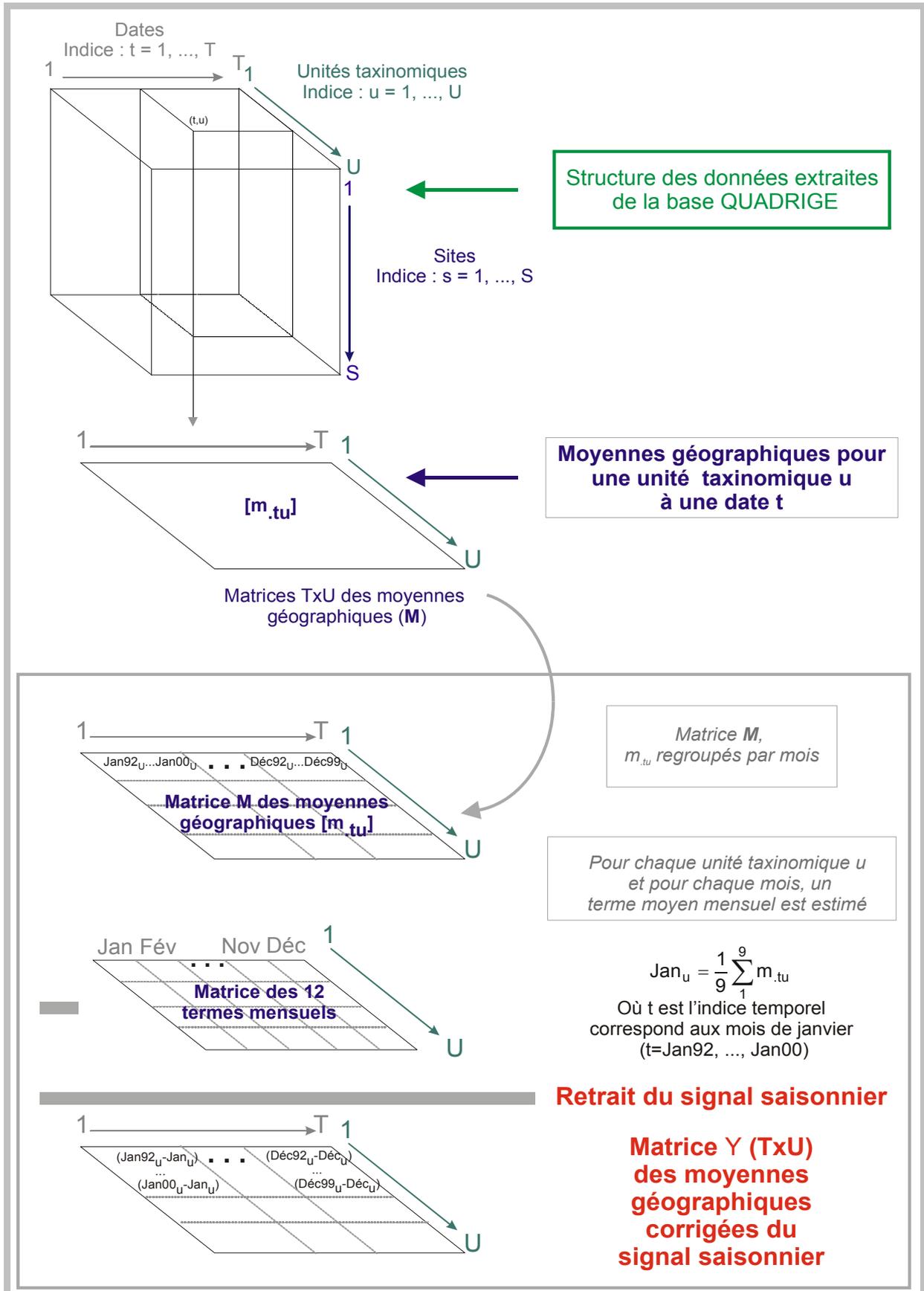


Figure 3.1 : démarche adoptée pour construire les matrices **M** des moyennes géographiques, et **Y** des moyennes géographiques corrigées du signal saisonnier.

3.1.2. Retrait de la composante temporelle commune à l'ensemble des sites d'échantillonnage et identification des dissimilitudes locales.

a) Fenêtre temporelle et unités taxinomiques retenues

L'objectif est désormais de dégager les spécificités propres aux sites. On souhaite disposer d'une information plus précise quant à la composition spécifique des communautés microphytoplanctoniques et la fenêtre temporelle choisie est plus réduite (1995-2000) afin de conserver un nombre plus élevé d'unités taxinomiques.

L'étape de validation des données avait abouti à la sélection de 100 unités taxinomiques pour cette fenêtre temporelle ; pour les mêmes raisons que précédemment, les espèces rares ne sont pas prises en compte : seules les 69 taxons les plus fréquents sont conservés. Le dernier taxon retenu présente ici une fréquence d'occurrence de 0.09 % par rapport au nombre total d'occurrences de l'ensemble des unités taxinomiques pour les 20 sites sélectionnés entre 1995 et 2000 (*cf.* annexe 3).

b) Démarche

Afin de comparer la variabilité temporelle de chaque unité taxinomique entre les différents sites, les abondances temporelles sont, dans un premier temps, corrigées de la composante commune à l'ensemble des sites :

$$Z_{stu} = \frac{X_{stu} - m_{.tu}}{\sqrt{\text{var}_{.tu}}}$$

Pour chaque site s , nous disposons ainsi d'une matrice \mathbf{Z}_s $U \times T$, et nous souhaitons comparer les réalisations des abondances corrigées dans le temps pour une unité taxinomique u , entre les différents sites. Afin de répondre à cet objectif, les unités taxinomiques sont ici considérées en individus, et les dates représentent les variables, à l'inverse de la démarche adoptée précédemment pour décrire la variabilité temporelle. Plusieurs méthodes de mesure de liaison (ou corrélation vectorielle), entre 2 ou $k > 2$ ensembles de variables mesurées sur n individus ont été proposées par différents auteurs (Analyse Canonique, Hotelling 1936 ; Analyse Canonique Généralisée, Carroll 1968, Kettenring 1971 ; mesure de liaison, Lingoes & Schönemann 1974 ; indice de redondance, Stewart & Love 1968 ; coefficient RV d'Escoufier 1973 ...). L'objectif de ces méthodes consiste à trouver des transformations linéaires des variables de chaque ensemble afin de mesurer leur liaison. Ces différentes mesures de corrélation vectorielle sont présentées et comparées par Lazraq *et al.* (1992). Dans cette étude, la mesure de la liaison entre les 20 tableaux sites est examinée à l'aide du coefficient de corrélation vectorielle proposé par Escoufier (1973). La démarche consiste à trouver un résumé de chacune des matrices \mathbf{Z}_s (*i.e.*, caractériser la forme du nuage des U points dans l'espace des dates \mathbb{R}^T), afin, dans un deuxième temps, de comparer ces différents résumés et de mesurer leur ressemblance.

c) Calcul du coefficient de corrélation vectorielle entre tableaux sites

- **Configuration des matrices-sites**

Dans chacun des tableaux-sites \mathbf{Z}_s , chaque individu est décrit par T variables, il peut donc être représenté par un point (vecteur) d'un espace euclidien réel de dimension T , \mathbb{R}^T muni de sa base canonique.

Les points représentant les U individus d'un site constituent un nuage de points dans \mathbb{R}^T . Ce nuage de points est généralement contenu (ou approximativement contenu) dans un sous-espace de dimension très inférieure à T . La détermination de ce sous-espace permet alors de résumer efficacement les données et d'en obtenir une représentation simplifiée.

L'analyse en composantes principales a pour objectif de déterminer les sous-espaces de dimension k ($k=1,2,\dots,T$), qui s'ajustent le mieux possible au nuage de points associés aux individus. Le critère d'ajustement est l'inertie, qui est une moyenne pondérée des normes carrées des résidus. On montre que le meilleur sous-espace d'ajustement de dimension k , contient le meilleur sous-espace d'ajustement de dimension $(k-1)$. Les solutions sont emboîtées. On est donc conduit à déterminer dans \mathbb{R}^T une suite d'axes orthogonaux deux à deux, d'inertie décroissante, engendrant les sous-espaces de dimension $1,2, \dots,k,\dots,T$. On montre que ces axes sont déterminés par les vecteurs propres de norme 1 de la matrice de variance-covariance empirique associée, calculée à partir de \mathbf{Z}_s . Les inerties associées à chaque axe sont les valeurs propres correspondantes. Les projections des individus sur les axes principaux déterminent de nouvelles variables appelées composantes principales. Ces variables, combinaisons linéaires des variables initiales, sont de moyennes nulles, non corrélées et de variance décroissante. Les composantes principales sont déterminées par les vecteurs propres de $\mathbf{W}_s \mathbf{D}_p$, où \mathbf{W}_s est la matrice des produits scalaires des vecteurs associés aux individus dans \mathbb{R}^T et \mathbf{D}_p , la matrice diagonale des poids qui leur sont attribués. Les valeurs propres sont les variances des composantes principales.

A partir uniquement d'un tableau de distances entre individus et de la matrice des poids qui leur sont associés, on montre que la matrice \mathbf{W}_s des produits scalaires peut être calculée. Les projections des individus sur les axes principaux sont alors connues. Des représentations graphiques faisant apparaître les proximités entre individus sont alors réalisés. Il est clair cependant que l'individu moyen n'est pas connu et que le résultat de l'analyse est obtenu à une translation et à une rotation près.

- **Distances entre matrices-sites**

Afin de comparer globalement les matrices sites \mathbf{Z}_s , nous avons utilisé le coefficient de corrélation vectorielle \mathbf{RV} (Escoufier 1973, Robert & Escoufier 1976) défini par :

$$\mathbf{RV}(\mathbf{Z}_i, \mathbf{Z}_j) = \frac{\text{tr}(\mathbf{S}_{ij} \mathbf{S}_{ji})}{\sqrt{\text{tr}(\mathbf{S}_{ii}^2) \cdot \text{tr}(\mathbf{S}_{jj}^2)}},$$

où $\mathbf{S}_{ij} = \mathbf{Z}_i' \mathbf{D}_p \mathbf{Z}_j$, $\mathbf{S}_{ji} = \mathbf{Z}_j' \mathbf{D}_p \mathbf{Z}_i$, $\mathbf{S}_{ii} = \mathbf{Z}_i' \mathbf{D}_p \mathbf{Z}_i$, et $\mathbf{S}_{jj} = \mathbf{Z}_j' \mathbf{D}_p \mathbf{Z}_j$ sont les matrices empiriques de variances-covariances de \mathbf{Z}_i et \mathbf{Z}_j .

La valeur du coefficient \mathbf{RV} est comprise entre 0 et 1. Si \mathbf{RV} est voisin de 1, les deux tableaux ont des structures voisines, en ce sens que les résultats des Analyses en Composantes principales sont peu différents.

Une distance d^2 entre matrices sites \mathbf{Z}_s peut être définie par :

$$d^2(\mathbf{Z}_i, \mathbf{Z}_j) = 2(1 - \mathbf{RV}(\mathbf{Z}_i, \mathbf{Z}_j))$$

d) Représentation graphique des distances entre sites

A partir de la matrice des distances Δ^2 $S \times S$, on réalise *metric multidimensional scaling* (ACP à partir de la matrice des distances). On obtient ainsi une représentation des distances entre tableaux sites à l'aide d'une configuration de points dans un espace euclidien de faible dimension ($k=3$, dans le cas présent) (Gower 1987, Saporta 1990).

La figure 3.2 résume la démarche générale adoptée pour élaborer et comparer les différentes matrices sites Z_s .

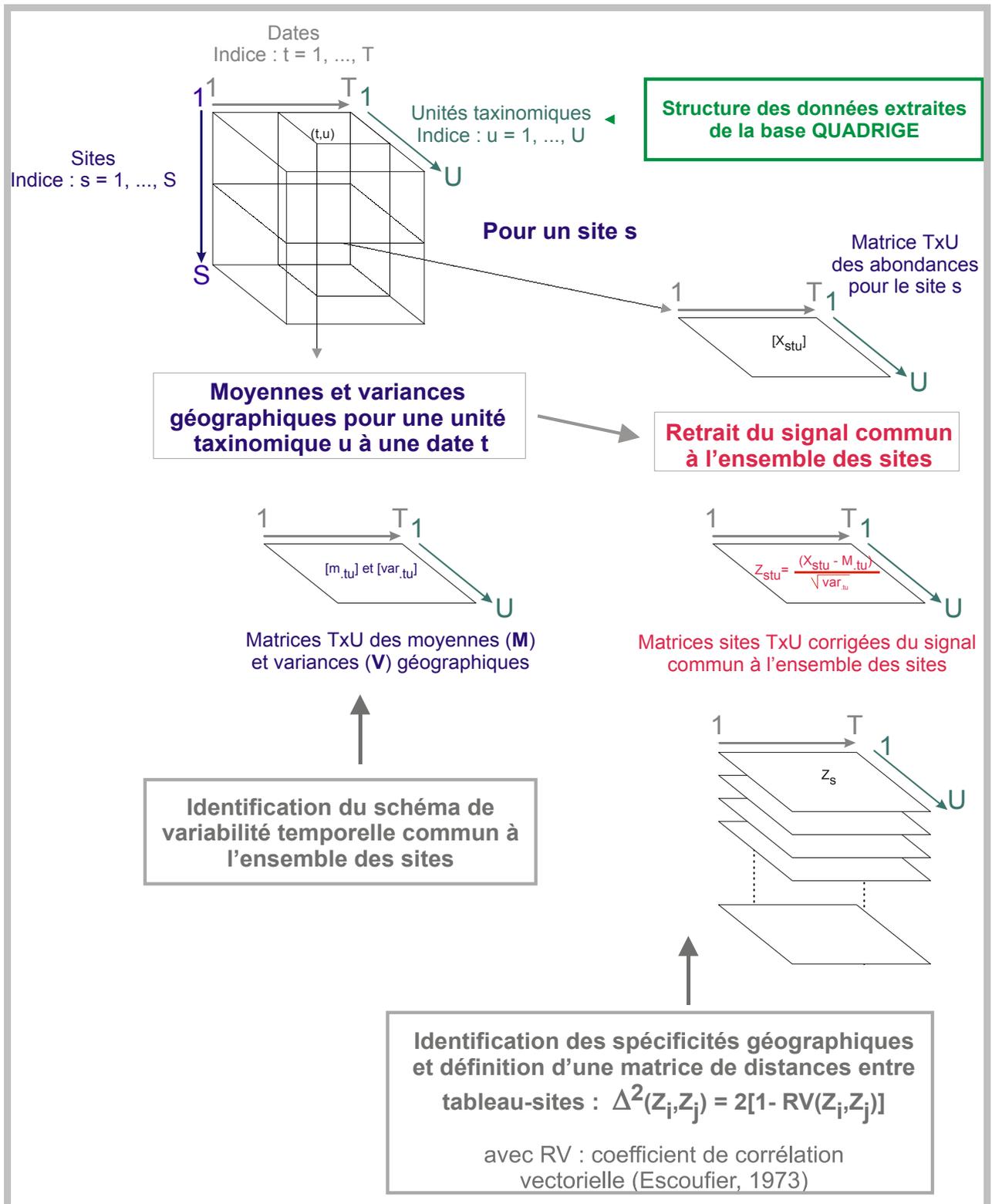


Figure 3.2 : démarche adoptée pour élaborer les S matrices des abondances corrigées de la variabilité temporelle commune aux sites, matrices entre lesquelles seront calculées les distances déduites du coefficient de corrélation vectorielle RV .

3.1.3. Examen des dissimilitudes locales : analyse comparative de la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques entre sites d'échantillonnage

Le coefficient de corrélation vectorielle RV permet de comparer la variabilité temporelle des communautés phytoplanctoniques entre sites d'échantillonnage et de déterminer si, de ce point de vue, certains sites sont semblables. La question envisagée désormais est d'examiner s'il existe des populations phytoplanctoniques «responsables» de ressemblances (ou dissemblances) entre sites d'échantillonnage. Afin de répondre à cette question les 20 tableaux sites doivent être analysés simultanément : on souhaite décrire la variabilité temporelle des communautés phytoplanctoniques observées sur chaque site d'une part, et comparer les différents sites d'autre part.

a) Contexte général des méthodes d'analyse multi-tableaux

Les méthodes d'analyses multi-tableaux permettent d'analyser conjointement différents tableaux de données. Parmi celles-ci, on peut citer l'Analyse Canonique Généralisée (GCA, Carroll 1968, Kettenring 1971), la méthode STATIS (Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique, Escoufier 1973, Robert & Escoufier 1976, Lavit *et al.* 1994) ou bien l'Analyse Factorielle Multiple (AFM, Escoufier & Pagès 1994). Bien que l'on trouve certaines applications de ces méthodes en écologie (par exemple, Doledec & Chessel 1989), et plus particulièrement en océanologie (Gaertner *et al.* 1998, Beaugrand *et al.* 2000, Licandro & Ibanez 2000), leur utilisation reste peu fréquente, notamment à cause de la difficulté d'interprétation des résultats lorsque le nombre de tableaux à comparer est élevé.

Le choix de la méthode appropriée dépend de la nature des données (variables qualitatives ou quantitatives, variables et individus identiques ou différents d'un tableau à l'autre), mais également de l'information que l'on souhaite extraire (recherche d'une structure commune à l'ensemble des tableaux, comparaison des différents tableaux, description des spécificités propres à chaque tableau ...). Selon l'aspect des données qui est privilégié, et l'objectif poursuivi (corrélations, prédiction, typologies ...), plusieurs approches peuvent être envisagées (Bove & Di Ciaccio 1994, Coppi 1994) :

La première approche est basée sur les méthodes de **régression linéaire multiple**. L'objectif est de réduire l'information contenue dans le jeu de données, en cherchant des combinaisons linéaires des trois «modes» (*i.e.* individus, variables, situations) qui restituent au mieux l'information initiale. Il s'agit de décrire les structures associées à chacun des modes dans un espace de dimension réduite afin de les comparer dans un deuxième temps. Un modèle général basé sur les techniques de décomposition aux valeurs singulières a été proposé par Tucker (1964), puis de nombreuses extensions ont été décrites par différents auteurs (*e.g.* PARAFAC, Harshman 1970 ; TUCKALS, Kroonenberg 1994 ...).

La deuxième approche a pour objectif de décomposer l'information initiale. Cette approche repose sur le principe général **«Interstructure-Compromis-Intrastructure»**. L'analyse de l'interstructure décrit les relations entre les différents groupes de variables associées à chaque tableau d'un point de vue général ; elle repose sur la comparaison de somme de variance ou de corrélation. Dans un deuxième temps, l'analyse du compromis s'intéresse à l'examen des proximités entre individus, il s'agit de déterminer une « configuration moyenne » des individus représentant au mieux l'ensemble des tableaux. Enfin, l'analyse de l'intrastructure décrit la position des individus par rapport à l'espace compromis. La description du compromis et de l'intrastructure repose en général sur des méthodes d'Analyses en Composantes Principales. La méthode STATIS (Escoufier 1973, Escoufier & Robert 1979, Lavit *et al.* 1994) utilise cette démarche.

La dernière approche consiste à **résumer l'information sous la forme de nouvelles variables**. L'analyse canonique des corrélations (ACC, Hotelling 1936) pour deux tableaux, ou l'Analyse Canonique Généralisée (ACG, Carroll 1968) pour une extension à k tableaux, se rattachent à cette approche. L'objectif de l'analyse canonique est de d'examiner les liens entre tableaux en déterminant de nouvelles variables, les variables canoniques, qui sont des combinaisons linéaires des variables de chaque tableau. Les variables canoniques sont estimées de manière à maximiser leurs corrélations. Elles représentent de manière synthétique les différents tableaux, et le coefficient de corrélation entre deux variables canoniques décrit la corrélation entre les deux tableaux correspondants. S'inscrivant dans la même démarche, l'Analyse Factorielle Multiple (Escofier & Pagès 1994) permet de déterminer des «facteurs communs», décorrélés deux à deux, qui représentent au mieux l'inertie du nuage de points des variables initiales. Ici, les corrélations internes (*i.e.* les corrélations entre variables d'un tableau donné), sont prises en compte : les variables initiales sont pondérées afin d'équilibrer l'influence de chaque tableau (cet aspect est important, notamment lorsque les variables sont hétérogènes d'un tableau à l'autre).

Il existe de nombreuses autres méthodes d'analyse multi-tableaux et plusieurs ouvrages ont été consacrés à la description ainsi qu'à la comparaison des différentes méthodes (par exemple, Dazy & Le Barzic 1996, Blanc 2000). Dans le cas présent, la méthode STATIS est utilisée, l'analyse de l'interstructure étant basée sur le calcul du coefficient de corrélation vectorielle utilisé précédemment pour l'analyse des dissemblances entre sites. Les fondements théoriques de cette méthode ont été proposés par Escoufier (1973), Robert et Escoufier (1976), puis développés par l'Hermier Des Plantes (1976), Lavit (1988) et Lavit *et al.* (1994).

b) La méthode STATIS

Nous disposons de 20 tableaux sites constitués de variables quantitatives (abondances temporelles), mesurées sur les mêmes individus (unités taxinomiques). Les données se présentent sous la forme d'un tableau à 3 dimensions : $i = 1 \dots I = 69$ individus, $j = 1 \dots J = 64$ variables, et $k = 1 \dots K = 20$ occasions. On souhaite i) comparer les tableaux sites (unités taxinomiques x dates) entre eux (**interstructure**) ii) définir une moyenne ou **compromis** qui soit le meilleur résumé de l'ensemble des tableaux iii) examiner la position des individus de tous les tableaux par rapport au compromis (**intrastructure**). Suivant l'objectif de l'analyse on s'intéresse aux individus ou aux variables ; ici on désire comparer la variation temporelle des individus unités taxinomiques entre différents sites, aussi l'étude est-elle menée sur les individus.

Interstructure : comparaison inter-sites

L'objectif de l'étude de l'interstructure est de comparer globalement les S tableaux sites. La démarche consiste à trouver une représentation caractéristique de chaque tableau puis à comparer les différentes représentations. La mesure de la liaison entre tableaux utilisée est le coefficient de corrélation vectorielle (*cf.* chapitre 3.1.2).

Compromis : recherche d'une structure des individus commune aux différents sites

On cherche une «moyenne» \mathbf{W} des 20 tableaux sites. Le compromis \mathbf{W} est obtenu en calculant une moyenne pondérée des matrices de produits scalaires \mathbf{W}_s des tableaux associés aux sites :

$$\mathbf{W} = \sum_{s=1}^S \alpha_s \mathbf{W}_s \text{ où } \alpha_s \text{ sont les coefficients du premier vecteur propre de la matrice } \mathbf{RV}$$

$$\left(\sum_{s=1}^S \alpha_s^2 = 1 \right).$$

\mathbf{W} peut être considéré comme une matrice de produits scalaires entre individus dont l'image euclidienne représente les positions compromis des individus tels qu'ils sont décrits par l'ensemble des tableaux. La configuration qui peut lui être associée est obtenue à l'aide *metric multidimensional scaling* qui correspond à un compromis des positions des points dans les configurations associées aux S tableaux.

Intrastructure : comparaison tableaux sites / compromis

Le calcul des corrélations des variables de chaque tableau (les 64 dates) avec les composantes principales du compromis permet d'analyser les relations entre les tableaux sites et le tableau compromis. Soient μ_u les valeurs propres de la matrice \mathbf{WD} associées aux vecteurs propres $\boldsymbol{\varepsilon}_u$. La composante principale du compromis correspondant à l'axe k avec les variables $(\mathbf{T}^t)^{(s)}$ de chaque tableau est égale à : $\left\langle \boldsymbol{\varepsilon}_k, (\mathbf{T}^t)^{(s)} \right\rangle_D = (\mathbf{T}^t)^{(s)'} \mathbf{D} \boldsymbol{\varepsilon}_k$.

La projection des individus (les 69 unités taxinomiques) de chaque tableau en individus supplémentaires sur le compromis permet d'examiner la position des «individus sites» par rapport à l'individu compromis et d'approfondir l'interprétation des axes du compromis. Les coordonnées des unités taxinomiques de chaque tableau projetées en éléments supplémentaire sur l'axe k du compromis sont égales à : $\frac{1}{\sqrt{\mu_k}} \mathbf{W}_s \mathbf{D} \boldsymbol{\varepsilon}_k$

La méthode STATIS est résumée figure 3.3.

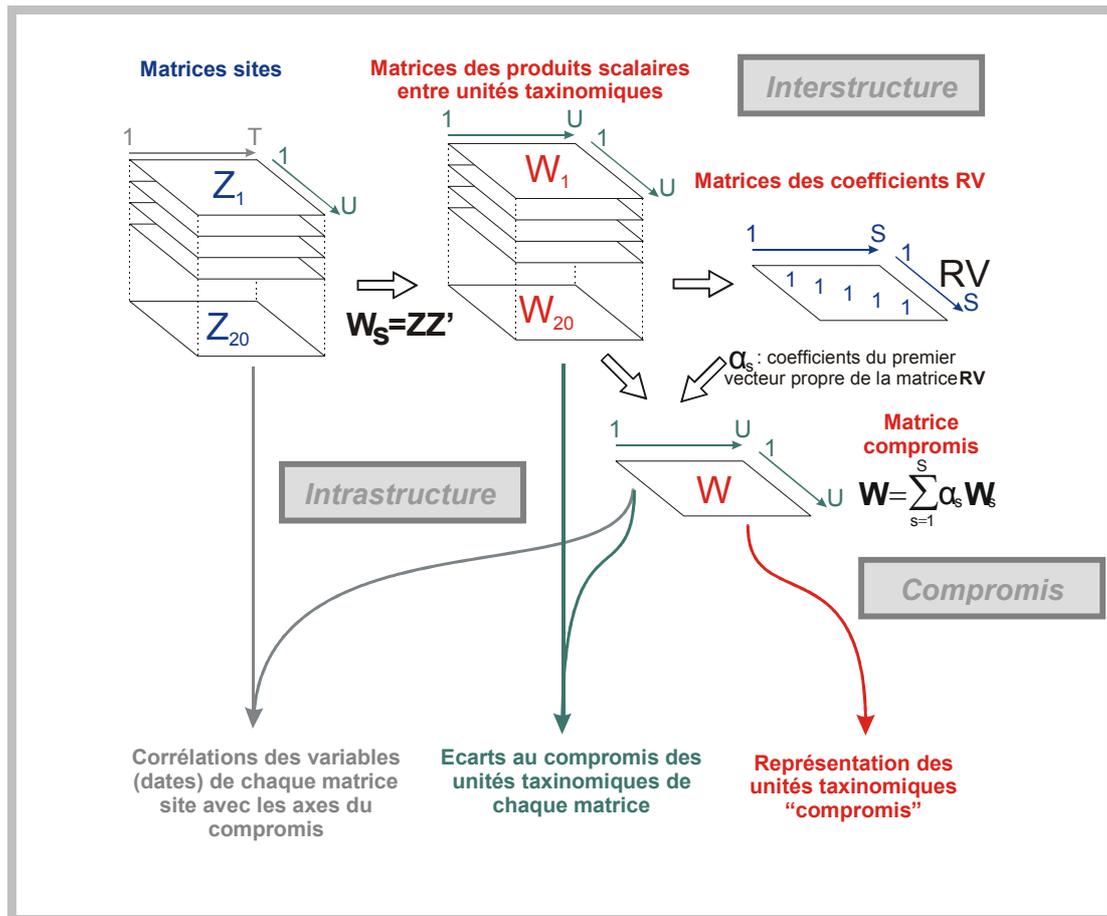


Figure 3.3 : représentation schématique de la méthode STATIS.

3.2. Résultats

3.2.1. Analyse de la variabilité temporelle à grande échelle géographique

a) Les données

L'étape de qualification des données a conduit aux regroupements de genres ou espèces, ces regroupements étant contraints par des difficultés d'identification morphologique. Les unités taxinomiques sélectionnées pour le traitement peuvent donc correspondre à une espèce, un groupe d'espèces, un genre ou un groupe de genres. La figure 3.4 illustre un exemple de séries temporelles (après transformation logarithmique des abondances) d'une des 44 unités taxinomiques retenues (ici un groupe de genres appartenant à la classe des Diatomées), sur les 17 points sélectionnés.

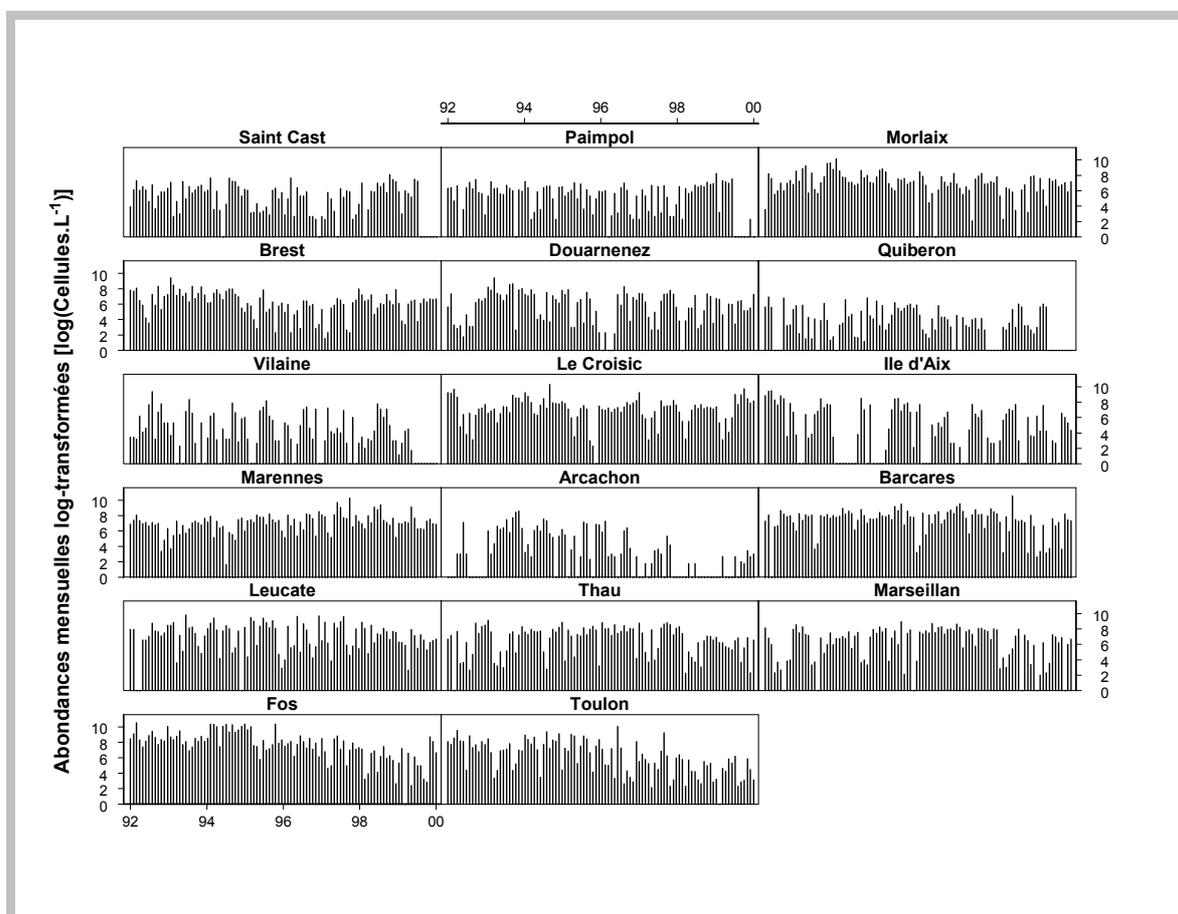


Figure 3.4 : séries temporelles du groupe de genres *Navicula* + *Diploneis* + *Amphora* (classe des Diatomées, ordre des Pennales) de 1992 à 2000 sur les 17 sites sélectionnés.

Ce type de représentation permet de dégager certaines caractéristiques géographiques : les trois genres concernés sont observés régulièrement sur tout le littoral français, les sites de Quiberon (concentrations plus faibles) et d'Arcachon (occurrences plus sporadiques) semblent se détacher des autres sites.

b) Caractérisation de la saisonnalité commune à l'ensemble des sites

Les représentations des «individus» (mois) ainsi que des variables (unités taxinomiques) dans le premier plan principal de l'ACP centrée-réduite de la matrice **M** des moyennes géographiques sont indiquées figures 3.5 et 3.6. Environ 40% de la variabilité sont expliqués par les deux premières composantes principales. La représentation des coordonnées des mois sur les deux premiers axes principaux met en évidence une forte variabilité intra-annuelle (figure 3.5). L'examen de la représentation des unités taxinomiques dans l'espace dual (figure 3.6) permet d'identifier les espèces contribuant le plus à la variabilité intra-annuelle, et d'associer les espèces présentant une variabilité intra-annuelle semblable, comme confirmé par les figures 3.7 et 3.8. Les résultats de l'ACP de la matrice des moyennes spatiales identifiant clairement une forte composante saisonnière commune à l'ensemble des sites, on «filtrera» cette composante dans la suite de l'analyse, suivant la méthode décrite figure 3.2, afin de dégager la variabilité inter-annuelle d'une part, et les particularités géographiques locales d'autre part.

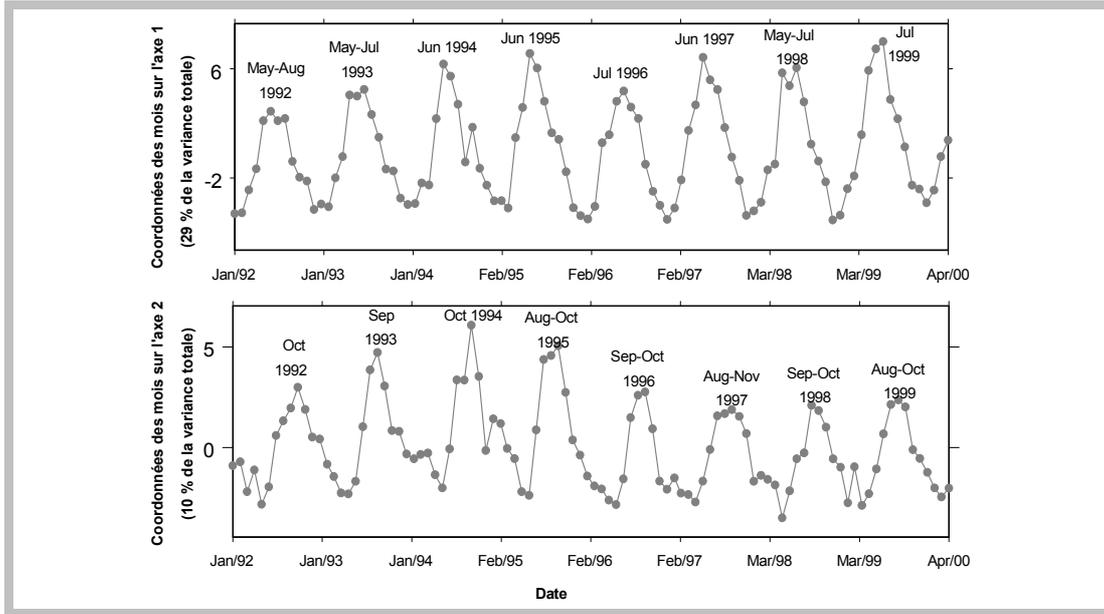


Figure 3.5 : coordonnées des individus (mois) dans le premier plan principal de l'ACP de la matrice **M** en fonction du temps.
 L'axe 1 oppose les mois hivernaux (coordonnées négatives) aux mois estivaux (coordonnées positives) ; l'axe 2 oppose les mois printaniers (coordonnées négatives) aux mois d'automne (coordonnées positives).

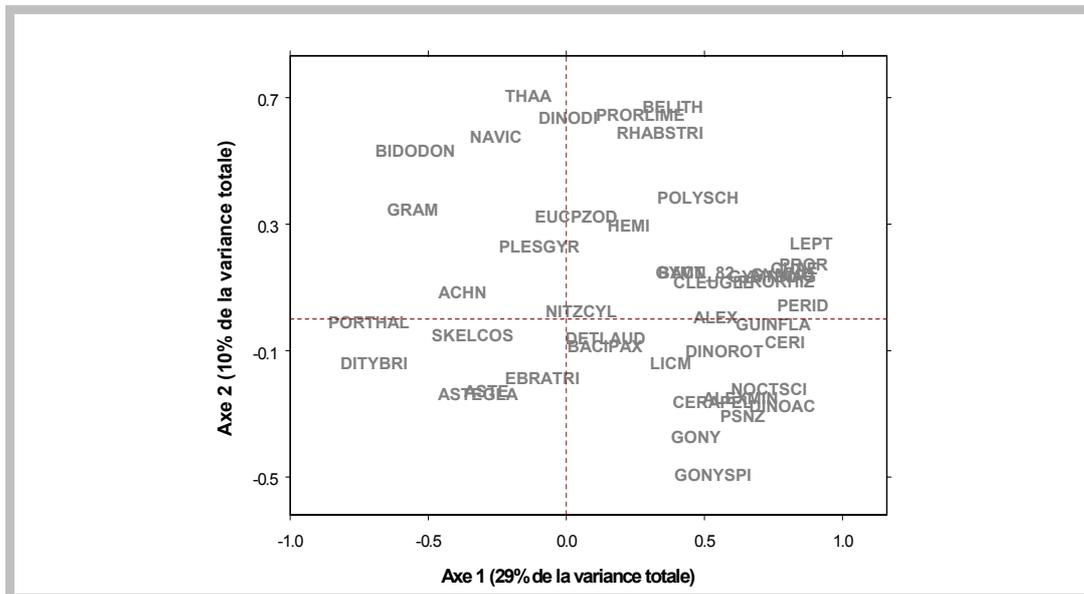


Figure 3.6 : représentation des variables (unités taxinomiques) dans l'espace dual de l'ACP de la matrice **M**.
 L'axe 1 met en opposition les unités taxinomiques à plus fortes concentrations hivernales (coordonnées négatives, par exemple code taxon PORTHAL, cf. figure 3.7) et celles à plus fortes concentrations estivales (coordonnées positives, par exemple code taxon LEPT, cf. figure 3.7). L'axe 2 met en opposition les unités taxinomiques à plus fortes concentrations printanières (coordonnées négatives, par exemple code DINOAC, cf. figure 3.8) et celles à plus fortes concentrations automnales (coordonnées positives, par exemple code taxon THAA, cf. figure 3.8).

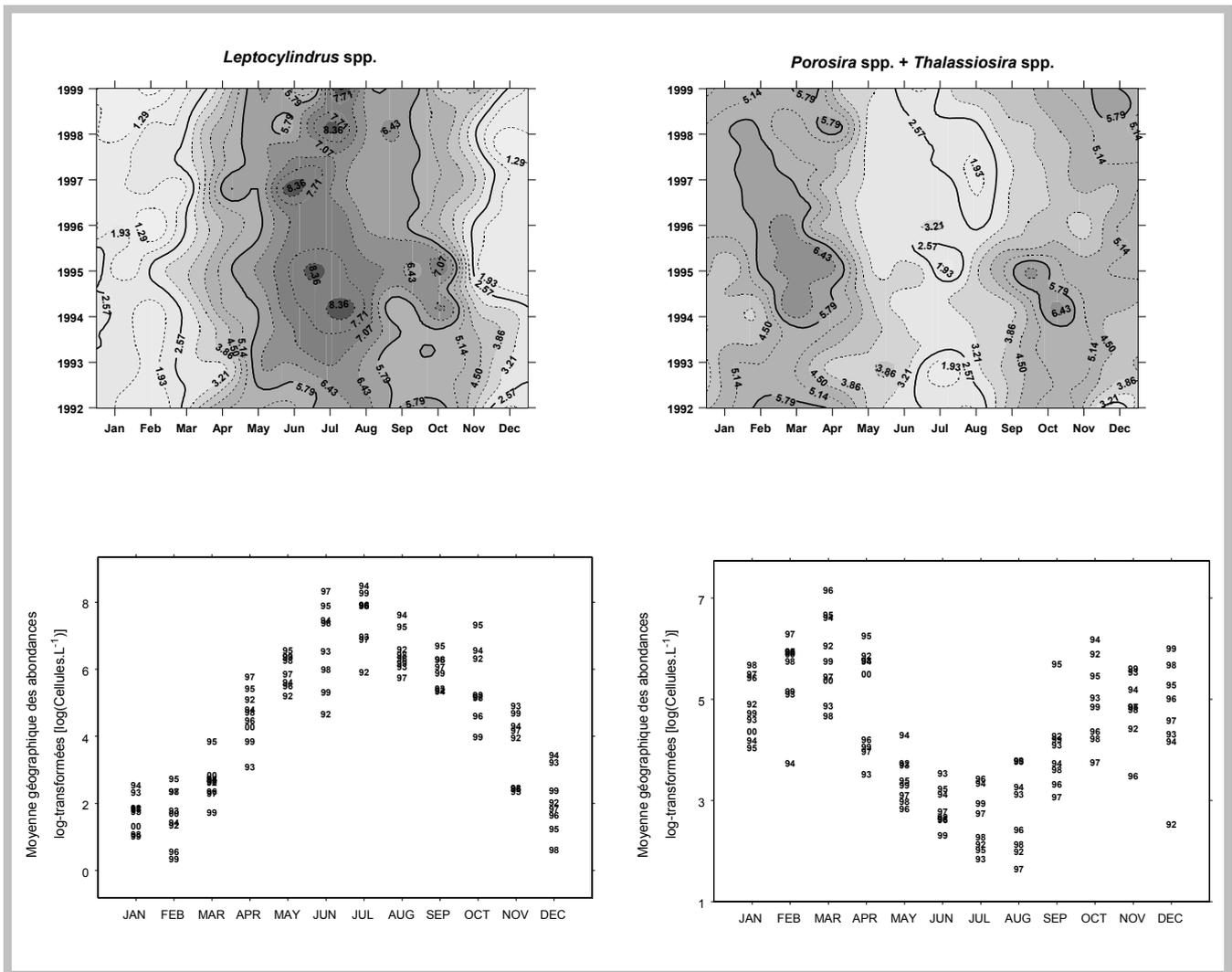


Figure 3.7 : variabilité temporelle des abondances de deux unités taxinomiques fortement corrélées avec la première composante principale de l'ACP de la matrice **M**.

Graphiques du haut : les mois sont indiqués en abscisse, les années en ordonnées ; l'intensité de la couleur est proportionnelle au logarithme de la concentration cellulaire, et la même gamme est utilisée pour les différents graphiques. Nous disposons des abondances des unités taxinomiques collectées à intervalle régulier (une abondance par mois de 1992 à 2000), afin d'obtenir une représentation uniforme, une méthode de triangulation avec interpolation linéaire est utilisée.

Graphiques du bas : Concentrations mensuelles moyennes (estimées après transformation logarithmique) ; les différents points représentent les années (la tendance générale décrit la variabilité intra-annuelle, la dispersion des points autour de la moyenne exprime la variabilité inter-annuelle).

Le genre *Leptocylindrus* (code LEPT, coordonnées positives sur l'axe 1 de l'ACP de la matrice **M**) présente des concentrations maximales pendant les mois estivaux (juin à août), mois pendant lesquels les concentrations des genres *Porosira* + *Thalassiosira* (code PORTHAL coordonnées négatives sur l'axe 1 de l'ACP de la matrice **M**) sont minimales, ces genres atteignant leur maximum d'abondance pendant les mois de février-mars.

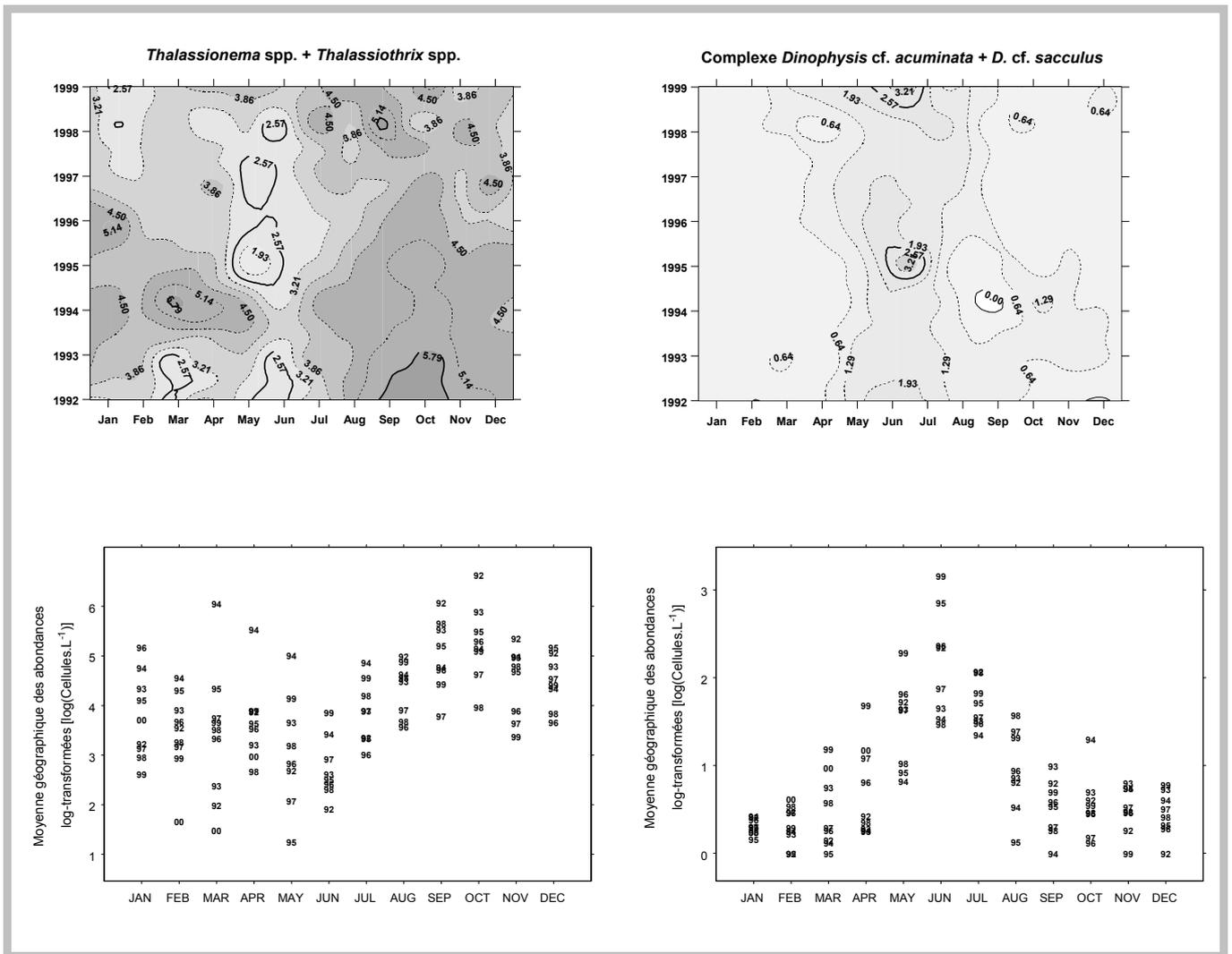


Figure 3.8 : variabilité temporelle des abondances de deux unités taxinomiques fortement corrélées avec la deuxième composante principale de l'ACP de la matrice **M**.

Les genres *Thalassionema* + *Thalassiothrix* (code THAA, coordonnées positives sur l'axe 2 de l'ACP de la matrice **M**) présentent des concentrations maximales pendant les mois de septembre-octobre, le complexe *Dinophysis* cf. *acuminata* + *D. cf. sacculus* (code DINOAC, coordonnées négatives sur l'axe 2 de l'ACP de la matrice **M**) pendant les mois de mai-juin.

c) Extraction du signal saisonnier

Une matrice des abondances corrigées de la variabilité temporelle commune à l'ensemble des sites est obtenue après retrait du signal saisonnier moyen (cf. figure 3.1). Un exemple de séries temporelles des abondances corrigées pour le groupe de genres *Navicula* + *Diploneis* + *Amphora* est donné figure 3.9. Un simple examen des séries temporelles met déjà en évidence certaines caractéristiques locales : les sites de Quiberon et d'Arcachon s'écartent négativement de la moyenne nationale (le taxon est observé moins régulièrement sur ces sites), le site de Fos positivement.

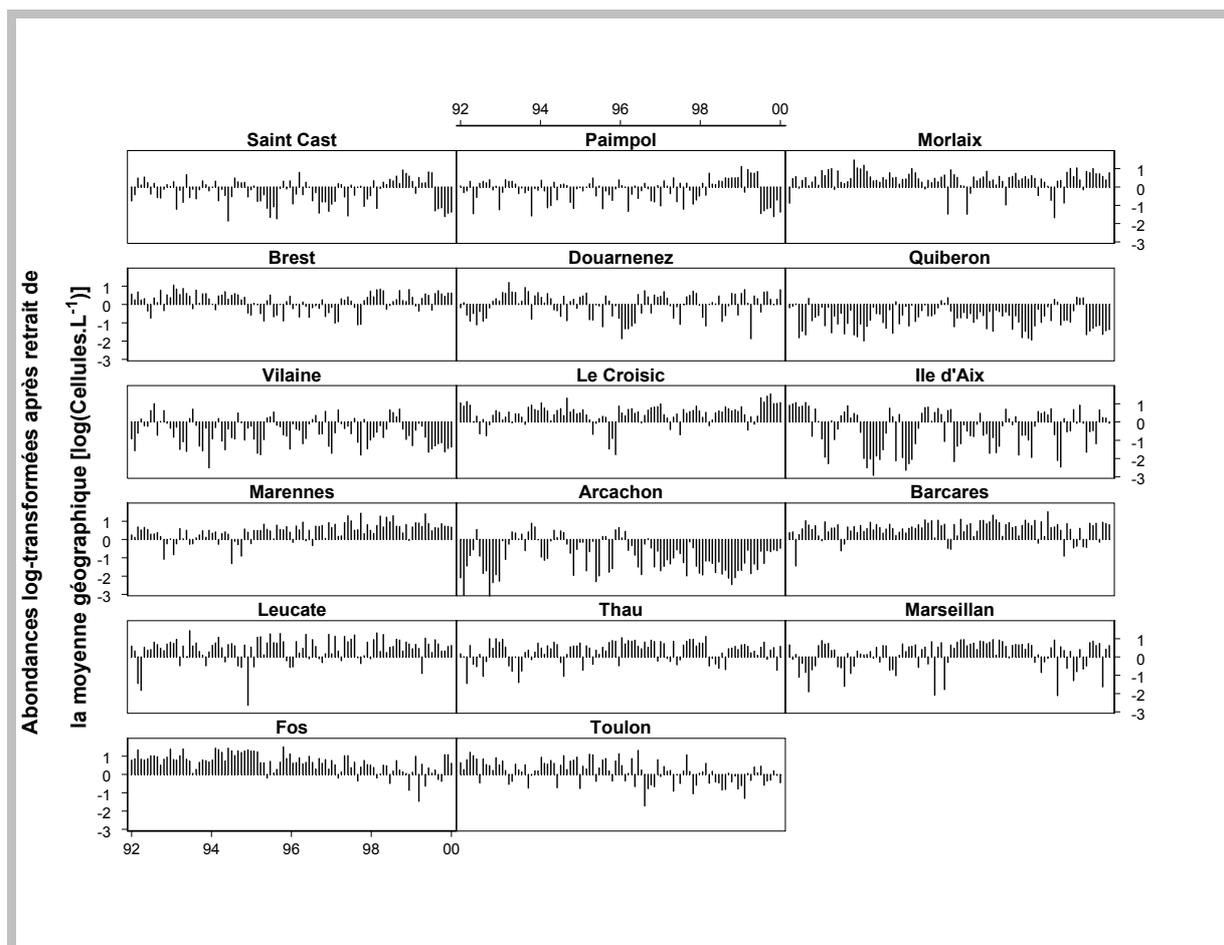


Figure 3.9 : séries temporelles des abondances corrigées du signal saisonnier pour le groupe de genres *Navicula* + *Diploneis* + *Amphora*.

L'examen des séries temporelles (cf. figure 3.4) avait déjà mis en évidence des particularités telles que les sites d'Arcachon (occurrences sporadiques) et de Quiberon (concentrations plus faibles), caractéristiques que l'on retrouve sur les séries temporelles des abondances corrigées avec un écart négatif marqué pour ces sites.

d) Variabilité inter-annuelle

L'ACP centrée-réduite de la matrice **Y** des moyennes géographiques corrigées du signal saisonnier met en évidence une structure inter-annuelle marquée, comme illustré par la représentation des individus sur les deux premiers axes principaux (cf. figure 3.10). 25 % de la variabilité sont expliqués par les deux premières composantes principales, le cercle des corrélations permet d'isoler les variables les plus contributives (cf. figure 3.11). La figure 3.12 décrit la variabilité inter-annuelle de deux unités taxinomiques fortement corrélées avec les deux premières composantes principales.

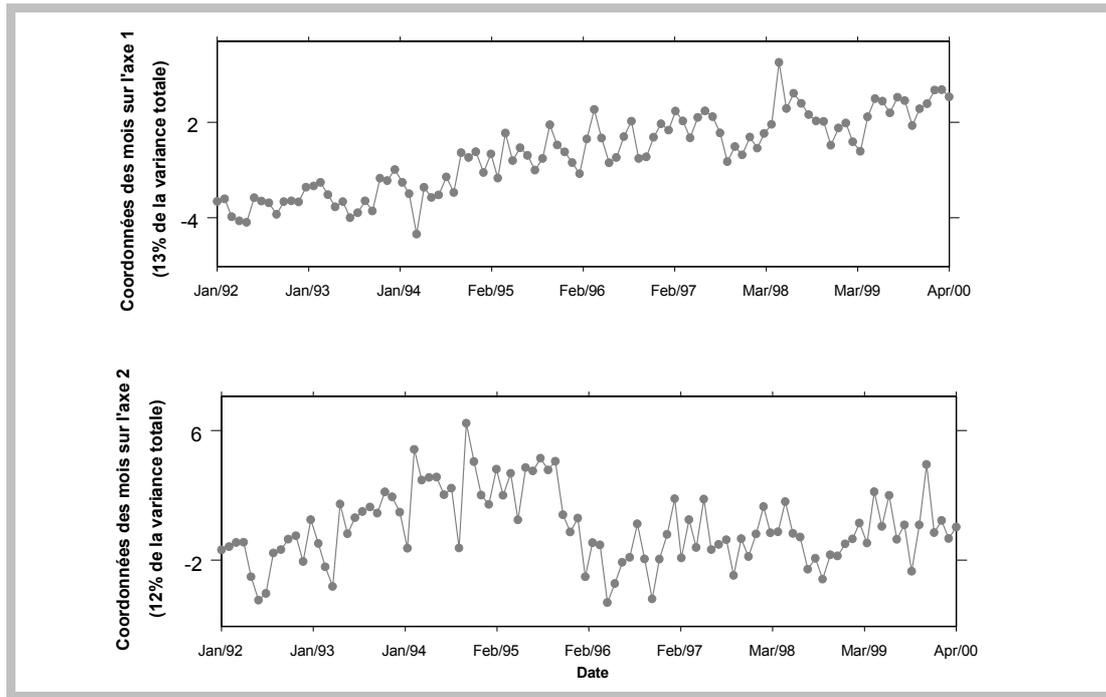


Figure 3.10 : coordonnées des individus dans le premier plan principal de l'ACP de la matrice Y en fonction du temps.

L'examen des coordonnées des individus sur les axes 1 et 2 met en évidence une structure inter-annuelle. Une rupture marquée entre 1994 et 1995 est notamment visible sur l'axe 2.

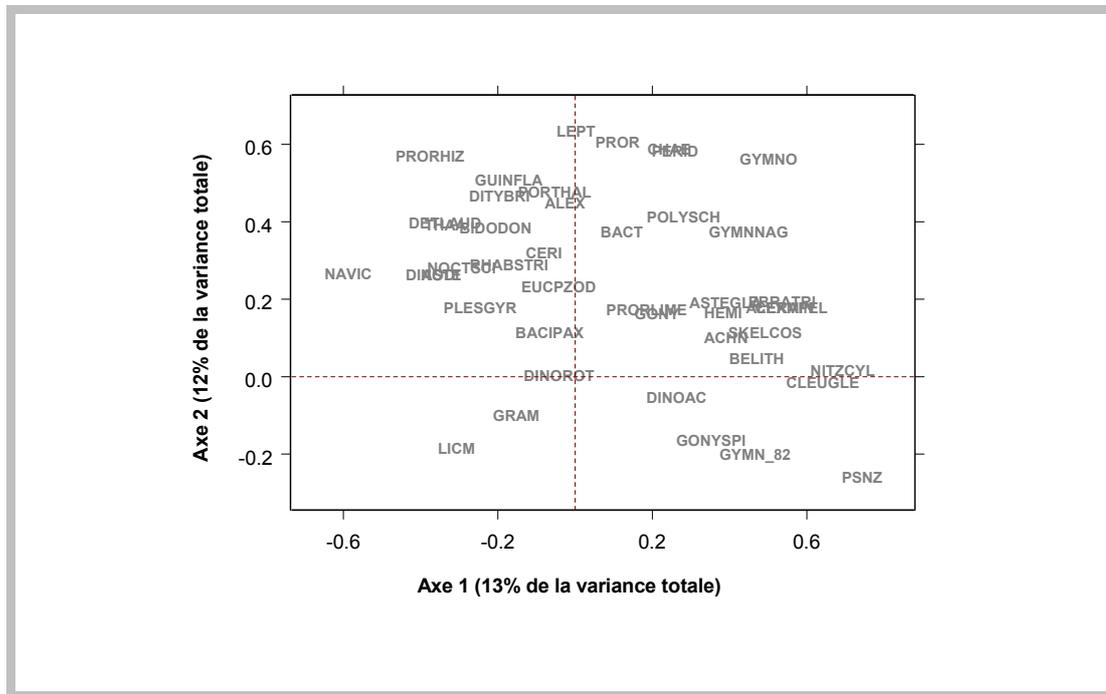


Figure 3.11 : représentation des variables (unités taxinomiques) dans le premier plan factoriel.

Les unités taxinomiques contributives (exemple : code NAVIC pour l'axe 1 et code PSNZ pour l'axe 2) sont celles présentant une variabilité inter-annuelle marquée, avec une rupture en 1995 (cf. figure 3.12).

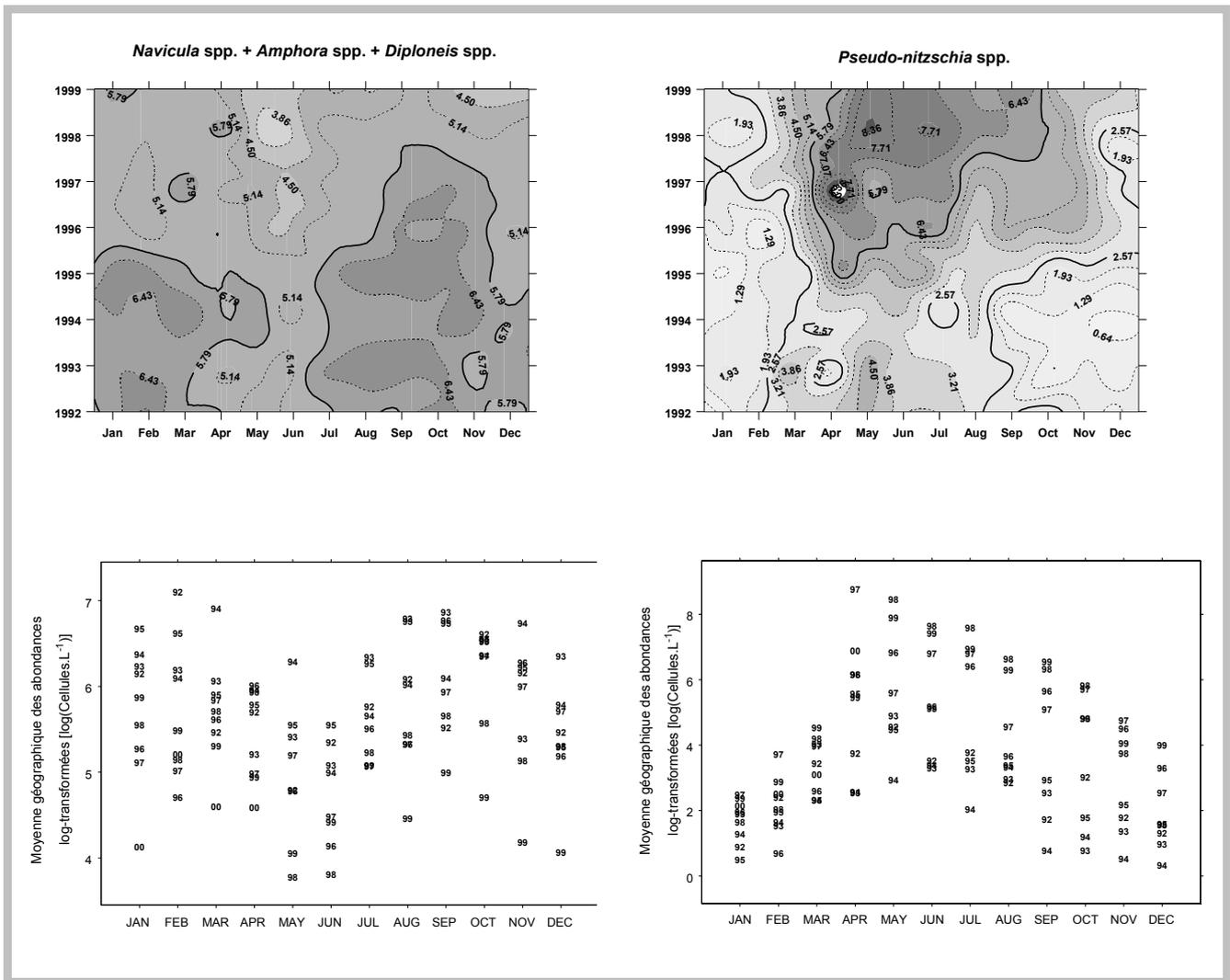


Figure 3.12 : variabilité temporelle de deux variables fortement corrélées avec la première (code NAVIC) et la deuxième composante principale (code PSNZ).

Les fortes concentrations des genres *Navicula* + *Diploneis* + *Amphora* (code NAVIC) observées entre janvier et avril diminuent à partir de 1995, à l'inverse, pour le genre *Pseudo-nitzschia* (code PSNZ), on observe une augmentation des fortes concentrations printanières-estivales à partir de 1995.

3.2.2. Mise en évidence des dissimilitudes locales

a) Calcul des distances entre sites

La figure 3.13 présente l'histogramme des carrés des distances entre sites. Les carrés des distances varient par construction de 0 à 2, la plupart des distances estimées étant ici comprises entre 1 et 1.5 ; cette distribution suggère une similitude globale entre sites.

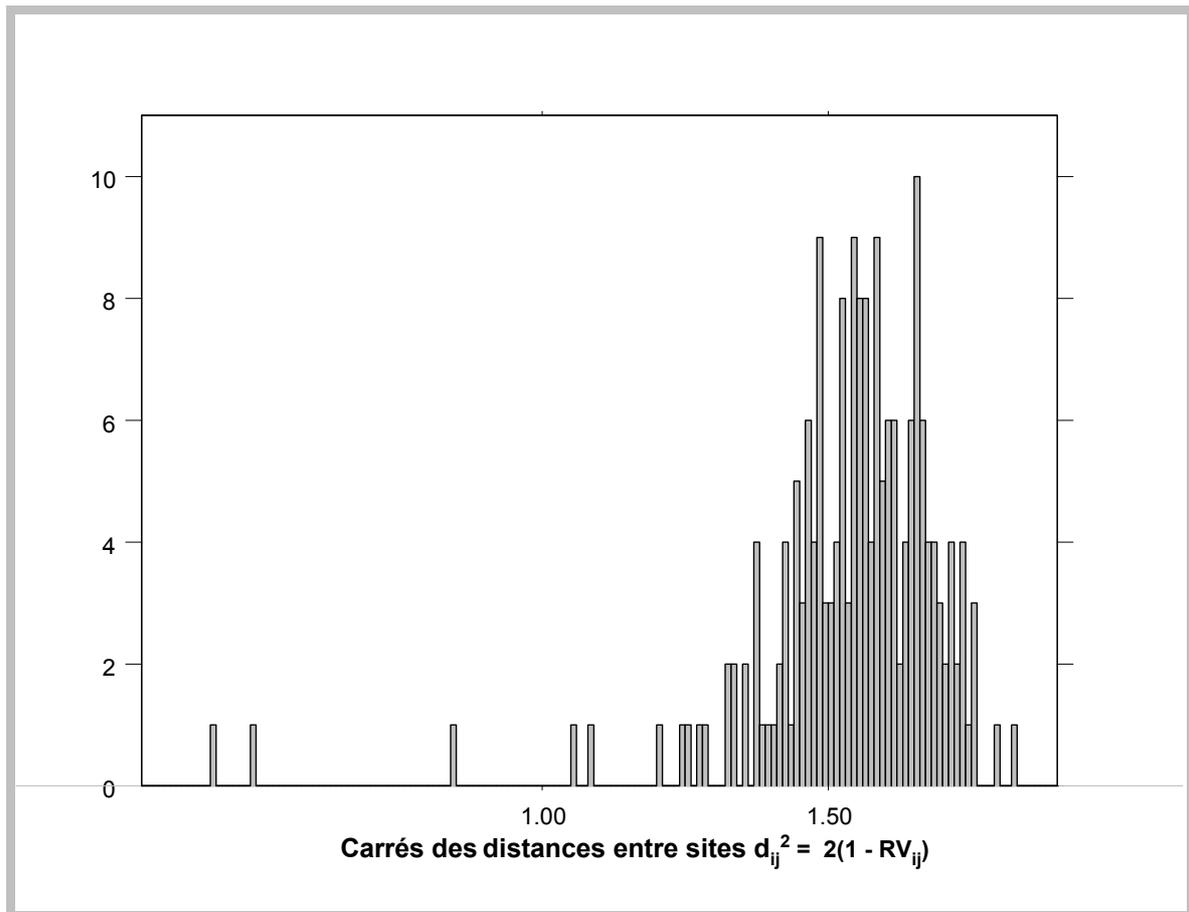


Figure 3.13 : histogramme de fréquence des carrés des distances entre les 20 sites d'échantillonnage.

b) Positionnement multidimensionnel

Trois zones géographiques sont discriminées figure 3.14 :

- Les sites de Saint Cast, Paimpol et Morlaix sur la façade Manche occidentale.
- Les sites du Golfe de Gascogne, de Brest à Arcachon.
- Les sites situés sur la façade Méditerranéenne de Barcarès à Toulon.

Les sites de Brest et Crozon présentent des caractéristiques hydrodynamiques marquées par des forts courants de marée, et sont, de ce point de vue, proches du système hydrodynamique observé en Manche. Sur la base de ce critère, dans un premier temps, ils ont été considérés avec les sites de Manche occidentale (Saint Cast, Paimpol et Morlaix). Cependant l'examen du positionnement multidimensionnel montre qu'en ce qui concerne la variabilité temporelle des populations microphytoplanctoniques, ces deux sites présentent des caractéristiques communes avec les sites d'échantillonnage situés dans le Golfe de Gascogne (coordonnées négatives sur l'axe 2, cf. figure 3.14). Notons que le site de Morlaix présente une position intermédiaire entre les sites de Manche occidentale et les sites du Golfe de Gascogne.

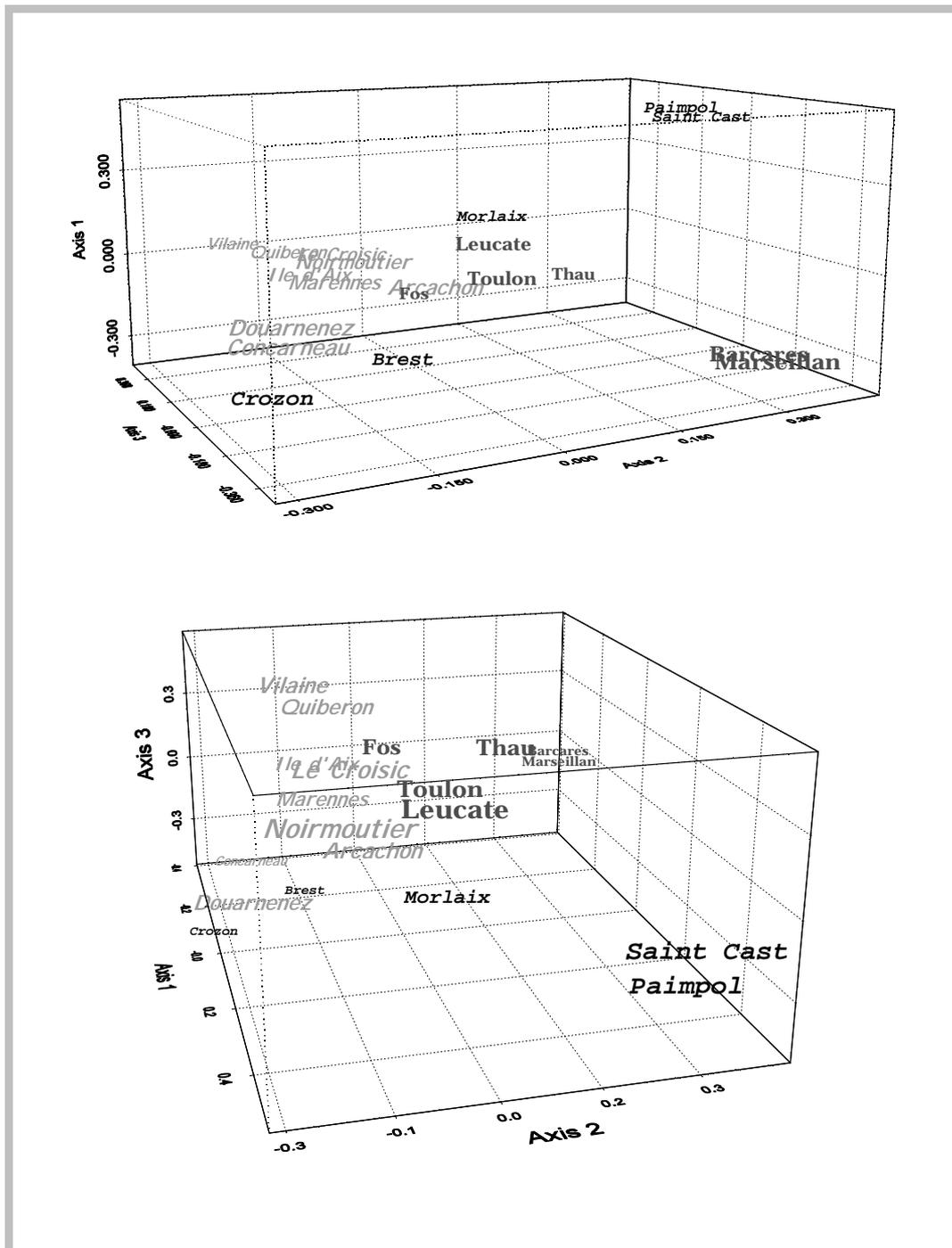


Figure 3.14 : positionnement multidimensionnel de la matrice des carrés des distances entre sites (sous deux angles différents).

La taille des caractères est inversement proportionnelle à la coordonnée sur l'axe 3 pour le graphique du haut, et proportionnelle à la coordonnée sur l'axe 1 pour le graphique du bas. Des polices de caractères différentes ont été utilisées afin de distinguer les trois façades. Trois groupes de sites sont identifiés : les sites de Saint Cast, Paimpol et Morlaix, en Manche Occidentale (coordonnées positives sur les axes 1 et 2), les sites du Golfe de Gascogne de Douarnenez à Arcachon (coordonnées négatives sur l'axe 2), et les sites méditerranéens (coordonnées positives sur l'axe 2).

3.2.3. Comparaison inter-sites et typologie du littoral français

a) Analyse de l'interstructure : comparaison inter-sites

La figure 3.15 représente l'histogramme des carrés des valeurs propres de la matrice des coefficients RV. Les trois premiers axes représentent respectivement 72.5 %, 4.2 % et 3.6 % de la variance totale. La matrice des coefficients RV est une matrice symétrique dont les valeurs sont comprises par définition entre 0 et 1, aussi tous les éléments du premier vecteur propre sont positifs. Les figures 3.16 A et B représentent l'interstructure dans les plans 1-2 et 1-3 respectivement. Le plan 1-2 permet d'isoler les sites de Manche occidentale (Saint Cast, Paimpol et Morlaix) des autres sites, le plan 1-3 oppose les sites du Golfe de Gascogne (coordonnée positive sur l'axe 3) aux autres sites, et en particulier aux sites de Méditerranée (Thau, Barcarés, Marseillan, Toulon, Leucate et Fos) qui ont tous une coordonnée négative sur l'axe 3. Notons que le pourcentage de variance important associé au premier axe indique une grande homogénéité entre sites. Ainsi, la variabilité temporelle des unités taxinomiques présente des similitudes d'un site à l'autre et la structure géographique mise en évidence n'est pas marquée.

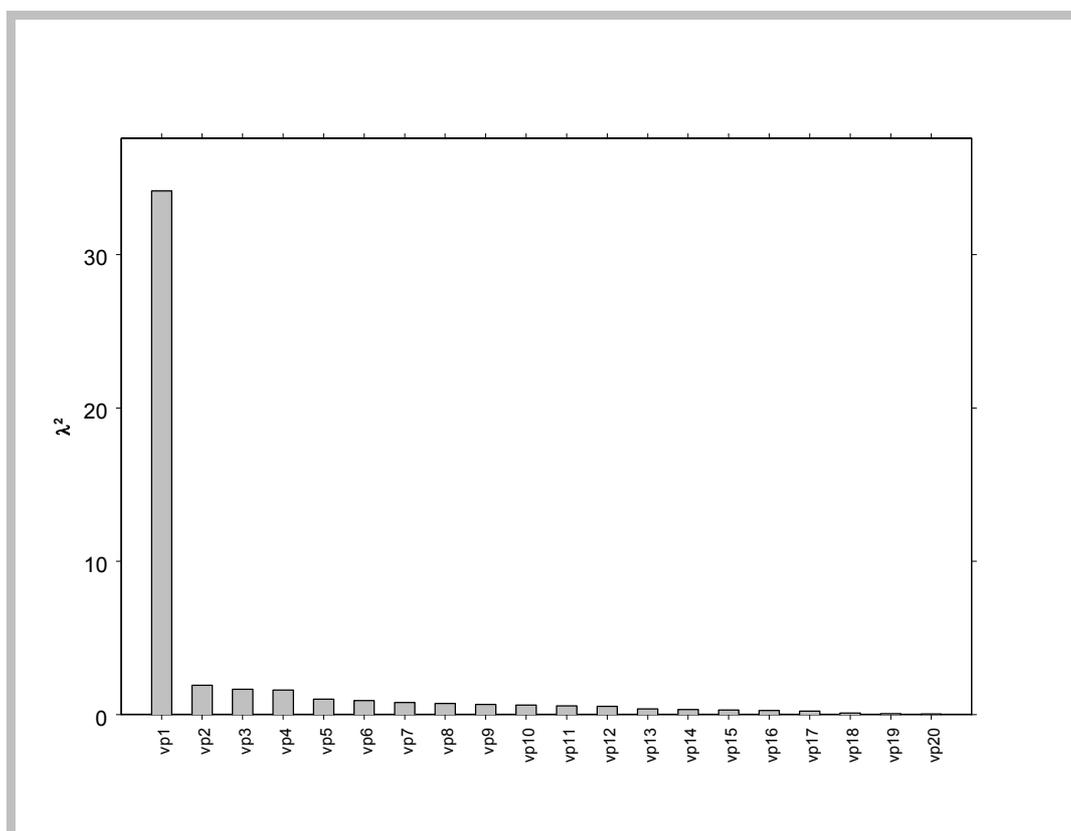


Figure 3.15 : analyse de l'interstructure, carrés des valeurs propres de la matrice des coefficients RV.

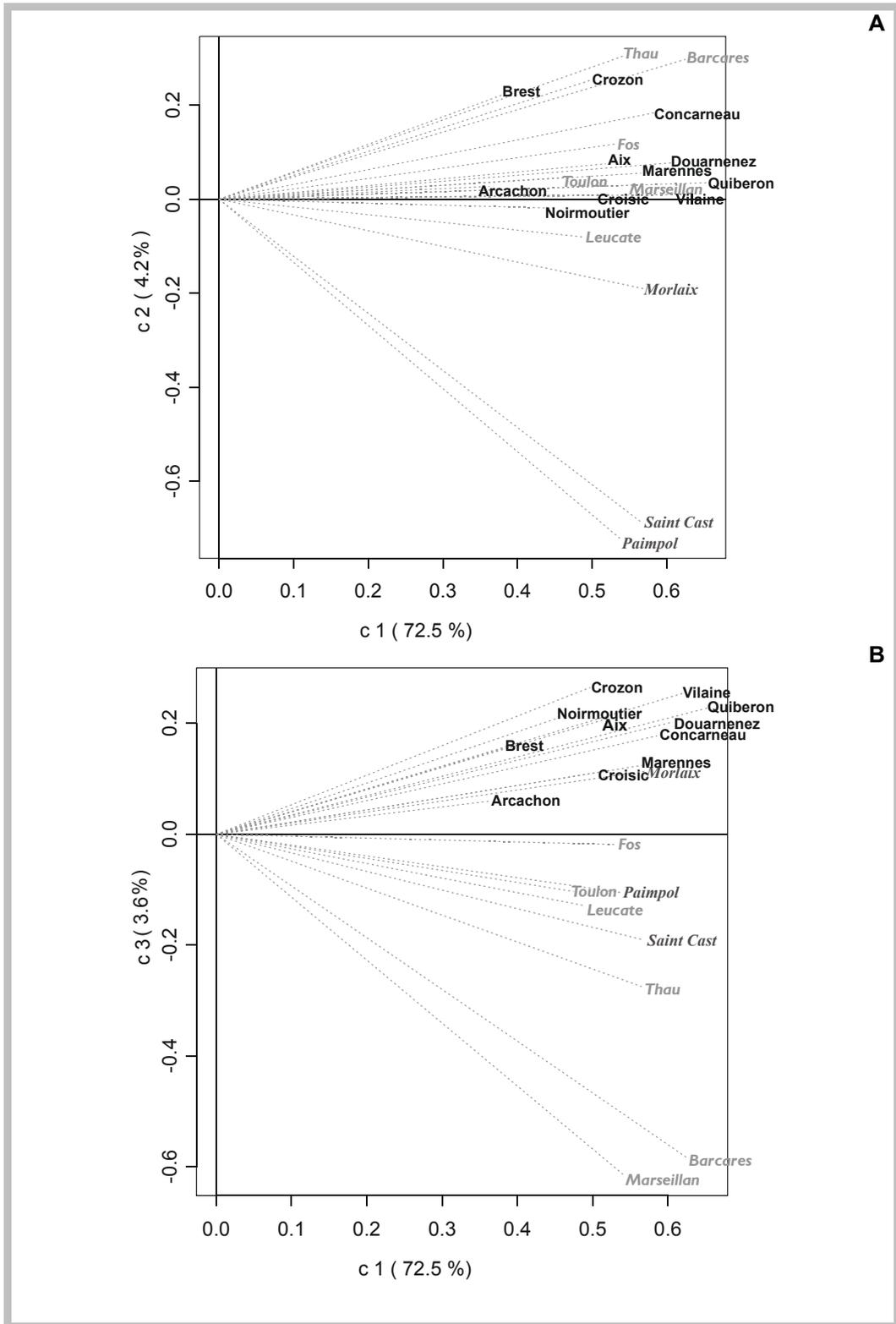


Figure 3.16 : analyse de l'interstructure, proximités entre matrices-sites (unités taxinomiques x dates).

Cette représentation met en évidence les corrélations entre matrices-sites, calculées à l'aide du coefficient RV. Les proximités entre matrices sites ont également été examinées à l'aide de la représentation de la matrice des distances Δ^2 (cf. figure 3.14). Notons, ici aussi, la position intermédiaire du site de Morlaix entre les sites de Manche occidentale et les sites de Golfe de Gascogne.

b) Analyse du compromis : description d'un site «moyen»

L'analyse de l'interstructure a permis de décrire la structure des individus de chaque tableau, commune à l'ensemble des sites. Une analyse plus fine est désormais nécessaire afin de comparer précisément les tableaux. L'analyse du compromis autorise l'identification des individus responsables des similitudes ou des différences entre sites. Notons que les sites qui ont une coordonnée faible sur le premier axe de l'ACP de la matrice **RV** (e.g., les sites de Brest et d'Arcachon, cf. figure 3.16), n'interviennent pas (ou interviennent peu) dans la construction du compromis, seuls les sites dont les vecteurs correspondants ont une norme élevée contribuent à la construction du compromis. L'ACP de la matrice compromis **W** s'exprime en fonction des 64 valeurs propres (figure 3.17) et des vecteurs propres associés. 18 % de la variances totale sont expliquées par les trois premiers axes. L'image euclidienne des individus (unités taxinomiques) obtenue à partir de la décomposition de la matrice **W** dans les plans factoriels 1-2 et 1-3 sont présentées figures 3.18 A et B. Une méthode de classification hiérarchique (stratégie du lien moyen – *average linkage*, distance euclidienne) est utilisée afin de distinguer des groupes d'unités taxinomiques sur les axes 1, 2 et 3 (Ward, 1963) (figure 3.19).

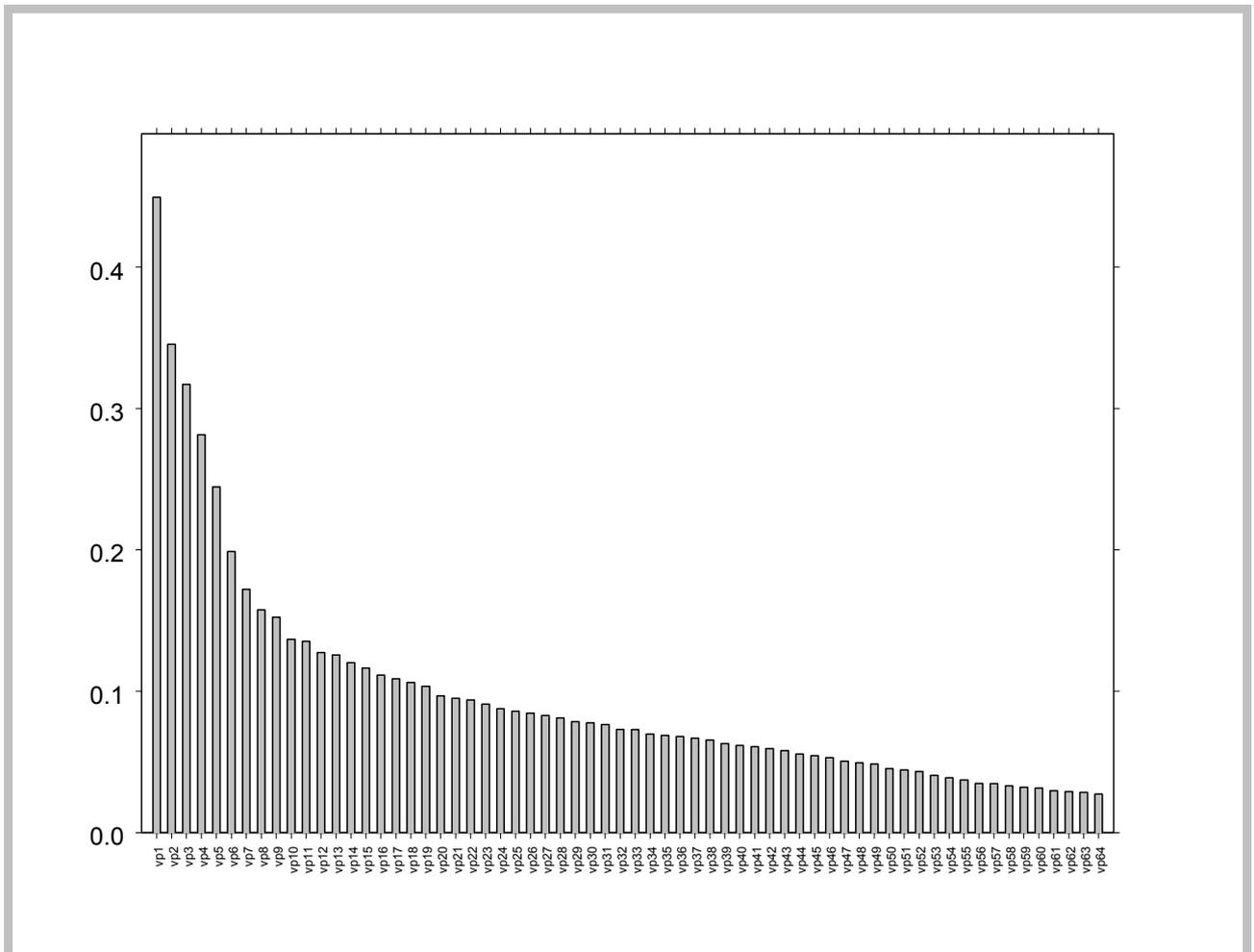


Figure 3.17 : valeurs propres de la matrice compromis **W**. L'inertie du nuage de point de l'image euclidienne du compromis est égale à 6.26. Les trois premières valeurs propres représentent respectivement 7.24 %, 5.61 %, 5.04% de la variance totale.

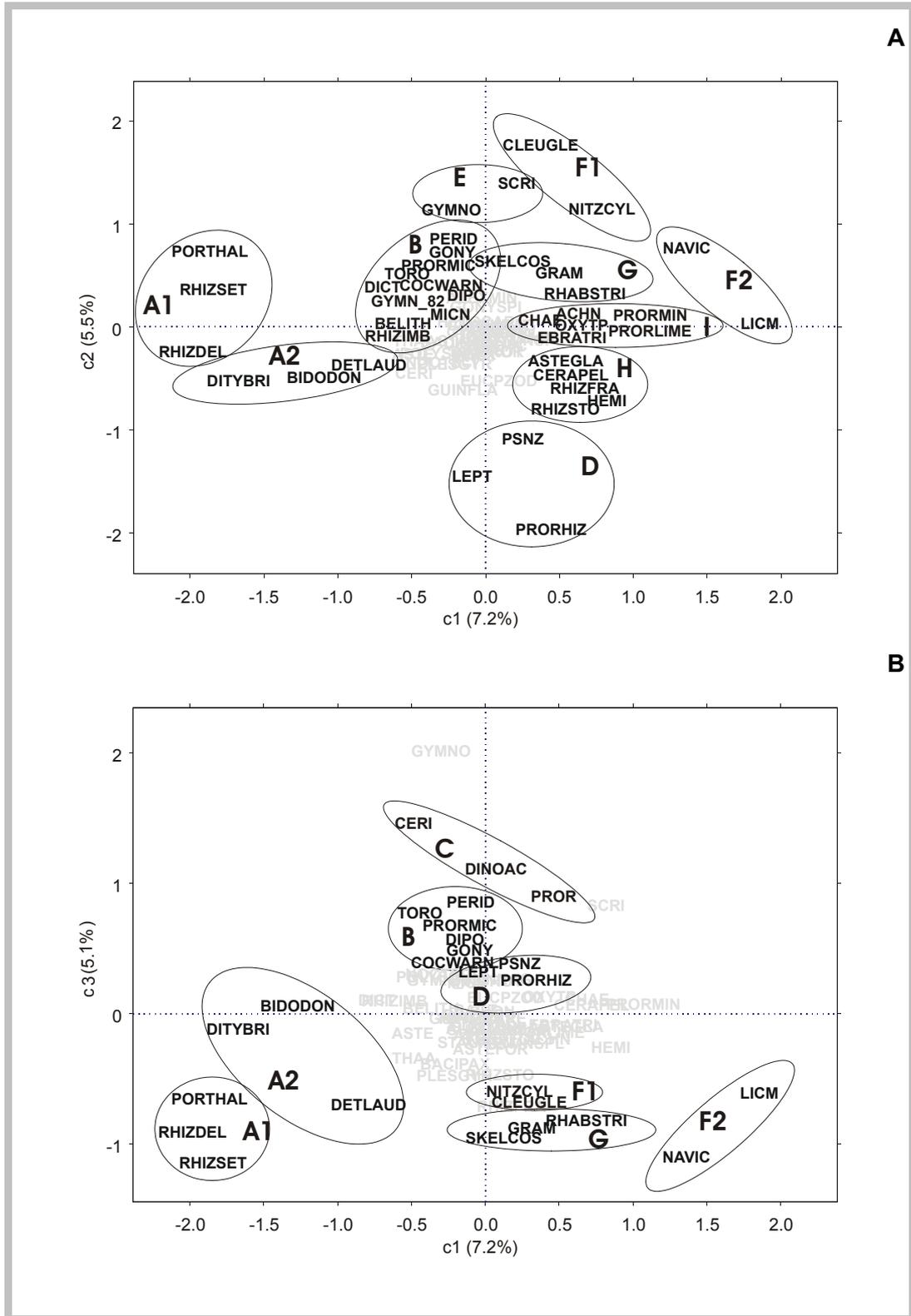


Figure 3.18 : image euclidienne compromis des individus dans les plans 1-2 (12.7 % de la variance totale sont expliqués) et 1-3 (12.3 % de la variance totale sont expliqués).

La classification hiérarchique (figure 3.19) permet de distinguer neuf groupes d'unités taxinomiques contributives. La signification des codes est indiquée ci-dessous.

Groupe	Code	Unités taxinomiques
A1	PORTHAL	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp. (Diatomées)
A1	RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i> (Diatomée)
A1	RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i> (Diatomées)
A2	BIDODON	<i>Biddulphia</i> spp. + <i>Odontella</i> spp. (Diatomées)
A2	DETLAUD	<i>Detonula</i> spp. + <i>Lauderia</i> spp. (Diatomées)
A2	DITYBRI	<i>Ditylum</i> spp. (Diatomée)
B	BELITH	<i>Bellerochea</i> spp. + <i>Lithodesmium</i> spp. (Diatomées)
B	COCWARN	<i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp. (Dinoflagellés)
B	DICT	<i>Dictyocha</i> spp. (= <i>Distephanus</i> spp.) (Dictyochophycées)
B	DIPO	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp. (Dinoflagellés)
B	GONY	<i>Gonyaulax</i> spp. (sauf <i>G. spinifera</i>). (Dinoflagellé)
B	GYMN_82	<i>Gymnodinium chlorophorum</i> (Dinoflagellés)
B	MICN	<i>Micracanthodinium</i> spp. (Dinoflagellé)
B	PERID	<i>Protoperidinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp. (Dinoflagellés)
B	PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> (Dinoflagellés)
B	RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i> (Diatomées)
B	TORO	<i>Torodinium</i> spp. (Dinoflagellé)
C	CERI	<i>Ceratium</i> spp. (Dinoflagellé)
C	DINOAC	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i> (Dinoflagellés)
C	PROR	<i>Prorocentrum</i> spp. (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>) (Dinoflagellés)
D	LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp. (Diatomée)
D	PRORHIZ	<i>Proboscia alata</i> + <i>Rhizosolenia</i> spp. (sauf <i>R. Delicatula</i> + <i>R. fragilissima</i> + <i>R. imbricata</i> + <i>R. styliformis</i> + <i>R. robusta</i> + <i>R. setigera</i> + <i>R. pungens</i> + <i>R. stolterfothii</i>) (Diatomées)
D	PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (Diatomée)

Tableau 3.2 : signification des codes des unités taxinomiques impliquées dans les neuf groupes identifiés par la classification hiérarchique (cf. figure 3.19).

E	GYMNO	<i>Gymnodinium</i> spp. (sauf <i>G. chlorophorum</i> + <i>G. Splendens</i>) + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp. (Dinoflagellés)
E	SCRI	<i>Scrippsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp. (Dinoflagellés)
F1	CLEUGLE	Classe des Euglénophycées
F1	NITZCYL	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (Diatomées)
F2	LICM	<i>Licmophora</i> spp. (Diatomée)
F2	NAVIC	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp. (Diatomées)
G	GRAM	<i>Grammatophora</i> spp. (Diatomée)
G	RHABSTRI	<i>Rhabdonema</i> spp. + <i>Striatella</i> spp. (Diatomées)
G	SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i> (Diatomée)
H	ASTEGLA	<i>Asterionella glacialis</i> (Diatomée)
H	CERAPEL	<i>Cerataulina pelagica</i> (Diatomée)
H	HEMI	<i>Hemiaulus</i> spp. (Diatomée)
H	RHIZFRA	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> (Diatomée)
H	RHIZSTO	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i> (Diatomée)
I	ACHN	<i>Achnanthes</i> spp. (Diatomée)
I	CHAE	<i>Chaetoceros</i> spp. (Diatomée)
I	EBRATRI	<i>Ebria tripartita</i> (Dinoflagellé)
I	OXYTP	<i>Oxytoxum</i> spp. + <i>Corythodinium</i> spp. + <i>Oxyphysis oxytoxoides</i> (Dinoflagellés)
I	PROLIME	<i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> (Dinoflagellés)
I	PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> (Dinoflagellés)

Tableau 3.2 (suite) : signification des codes des unités taxinomiques impliquées dans les neuf groupes identifiés par la classification hiérarchique (cf. figure 3.19).

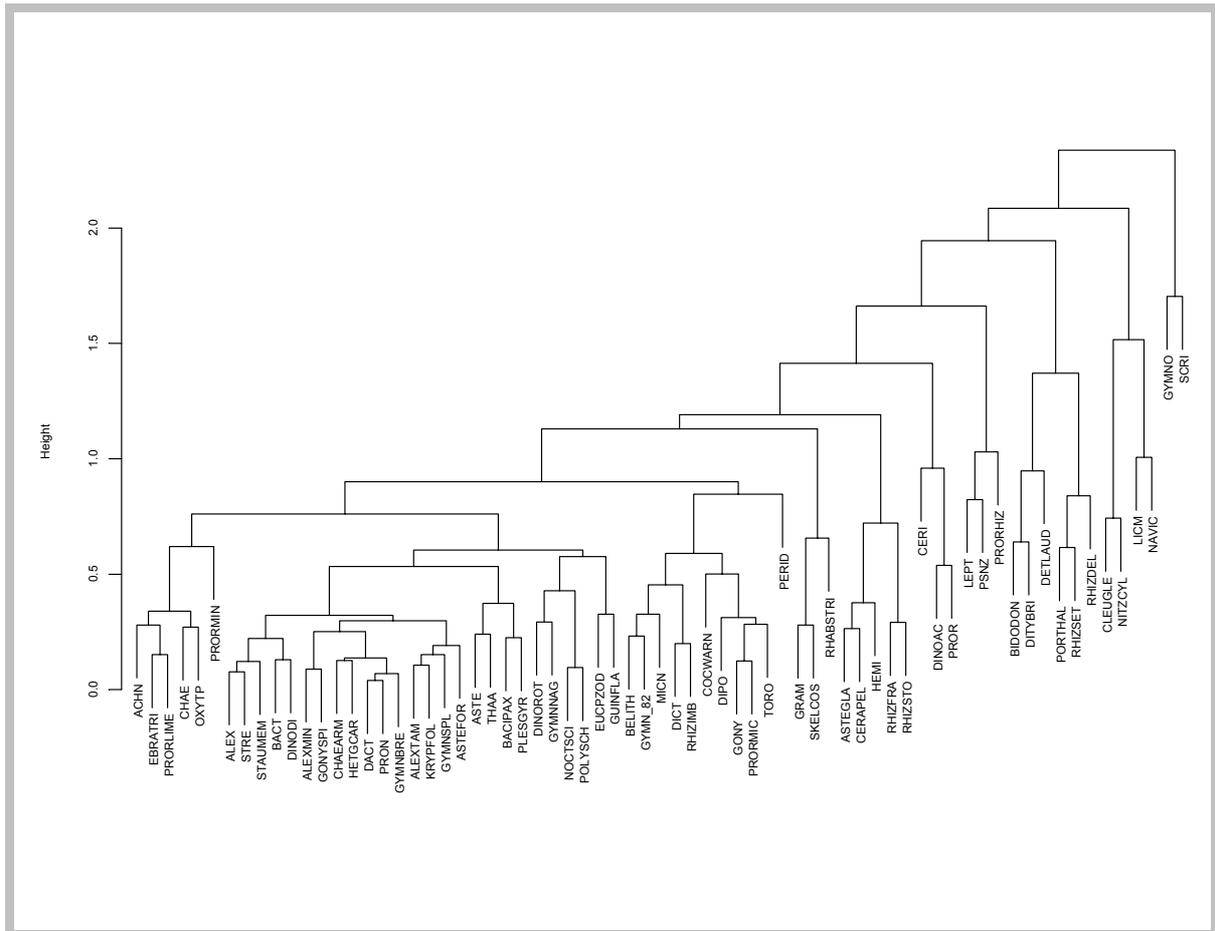


Figure 3.19 : classification hiérarchique de la matrice des coordonnées des unités taxinomiques sur les axes 1, 2 et 3 du compromis.

Dix grands groupes d'unités taxinomiques sont distingués à la hauteur 0.6, dont un correspondant à des unités taxinomiques situées au centre du compromis (code ALEX à GUINFLA) qui n'est pas pris en compte pour l'identification des groupes participant à la construction du compromis.

c) Analyse de l'intrastructure : étude intra-site

Corrélation des variables avec les composantes du compromis

Le calcul de la corrélation de la composante principale du compromis avec les variables de chaque étude permet d'interpréter la position des unités taxinomiques dans le plan du compromis. Dans le cas présent, les corrélations des 64 variables (dates) pour chaque tableau site (20 tableaux) sont calculées. Pour des raisons de lisibilité, le graphique obtenu doit être découpé, après différents examens, la représentation la plus pertinente s'est avérée être un découpage par mois. En effet, aucune structure temporelle (intra ou inter-annuelles) n'est visible sur la représentation des corrélations des variables avec la première composante principale du compromis. En revanche, les dates des différents sites se regroupent le long de la première composante principale du compromis quels que soient le mois ou l'année. L'examen des figures 3.20 A et B, qui illustrent à titre d'exemple la structure des variables pour le mois d'août dans les plans 1-2 et 1-3 du compromis, permet ainsi d'interpréter la position des individus dans «l'espace compromis». Le plan 1-2 isole sites méditerranéens (Barcarés, Leucate, Marseillan, Thau, Fos et Leucate, coordonnées positives sur l'axe 1). Dans le plan 1-3, l'axe trois oppose les sites de Manche occidentale (Saint Cast, Paimpol et Morlaix, coordonnées négatives) aux sites du Golfe de Gascogne (de Brest à Arcachon) et de Méditerranée (coordonnées majoritairement positives ou proches de zéro), l'axe 1 permettant d'isoler la Méditerranée (coordonnées positives). Les corrélations négatives des variables du site de Morlaix avec l'axe 3 du compromis, qui présentait une position intermédiaire entre les sites de Manche occidentale et du Golfe de Gascogne (*cf.* figure 3.16) semblent indiquer que ce site se rattache à la Manche occidentale. La position des groupes d'unités taxinomiques identifiés dans l'espace du compromis (figure 3.18) peut être interprétée après examen de la figure 3.20. Dans le plan 1-2 (figure 3.18 A), les groupes B, E, F1 et G (coordonnées négatives ou proches de zéro sur l'axe 1) sont rattachés aux sites du Golfe de Gascogne. Les groupes F2, H et I (coordonnées strictement positives sur l'axe 1) sont associés aux sites de Méditerranée. Dans le plan 1-3, le groupe A qui présente des coordonnées négatives sur les axes 1 et 3 est associé aux sites de Manche occidentale, les groupes B, C, et D sont associés au Golfe de Gascogne.

Afin de confirmer l'identification des trois zones géographiques, nous pouvons examiner la position du barycentre des variables de chaque région dans l'espace compromis : l'abondance moyenne par date est calculée pour l'ensemble des sites de Manche occidentale (Saint Cast, Paimpol et Morlaix), du Golfe de Gascogne (de Brest à Arcachon) et de Méditerranée (Barcarés, Leucate, Marseillan, Thau, Fos et Leucate). La représentation des corrélations linéaires des variables (les 64 dates) des trois tableaux «moyens» avec les axes du compromis permet d'approfondir l'interprétation de la position des unités taxinomiques dans l'espace compromis (*cf.* figure 3.21). Les variables de Manche occidentale sont peu corrélées avec les deux premiers axes du compromis, les variables du Golfe de Gascogne sont corrélées négativement avec l'axe 1 et en majorité positivement avec l'axe 2 (*cf.* figure 3.21 A). Le plan 1-2 oppose les sites du Golfe de Gascogne aux sites méditerranéens dont les variables sont corrélées positivement avec l'axe 1 et négativement avec l'axe 2. Le plan 1-3 permet de distinguer les variables des trois régions : les variables de Manche occidentale sont corrélées négativement avec l'axe 3, les variables du Golfe de Gascogne positivement, et celles de méditerranée sont peu corrélées avec le même axe (*cf.* figure 3.21 B).

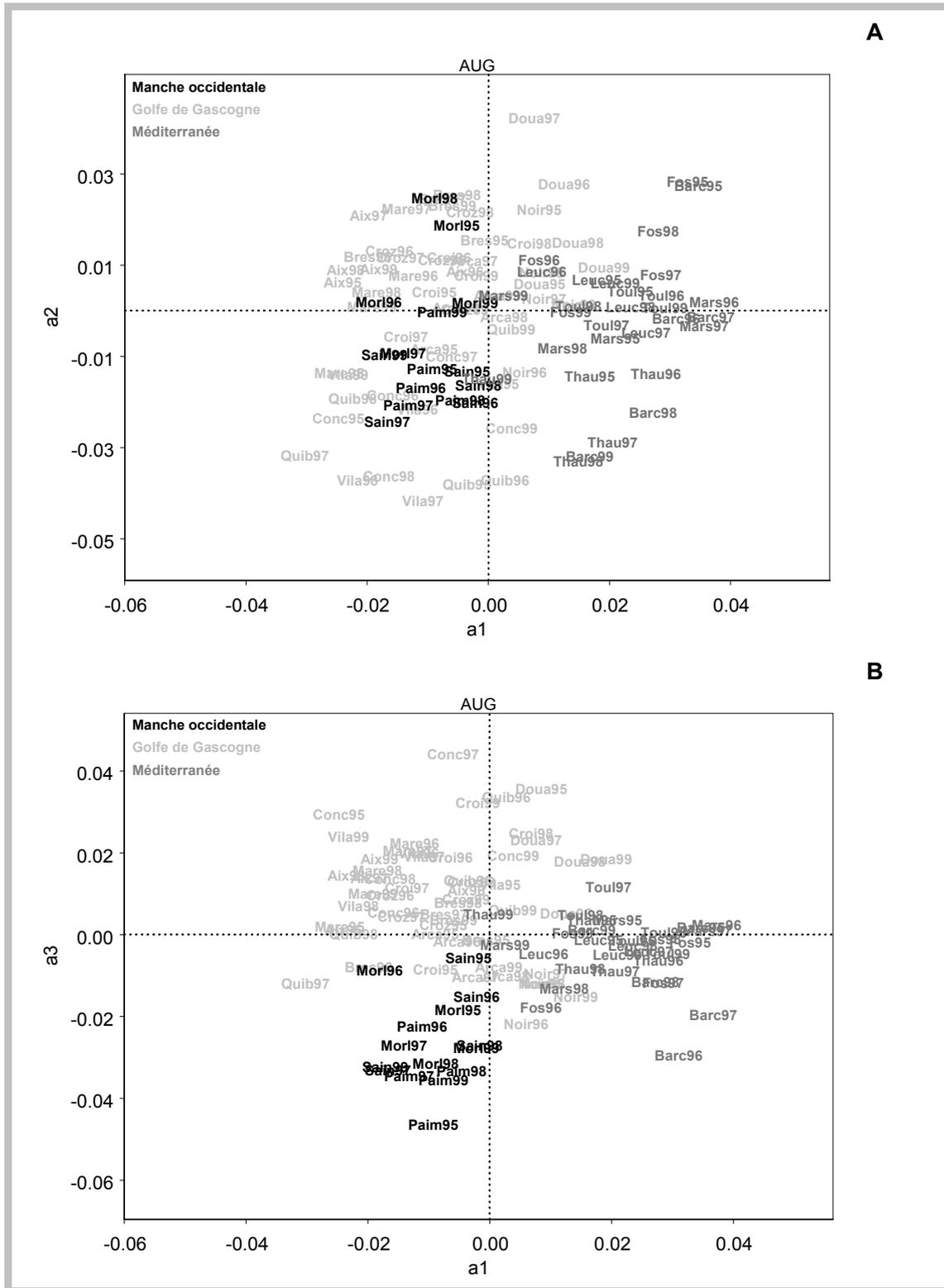


Figure 3.20 : corrélations des variables (dates) de l'ensemble des 20 sites avec les deux premières composantes principales du compromis.

Les graphiques sont divisés par mois : pour chaque mois, ici le mois d'août, les différentes années (6 années et 20 sites) sont représentées, les libellés des sites sont restreints aux 4 premières lettres. Différents couleurs permettent de différencier les sites de chaque région.

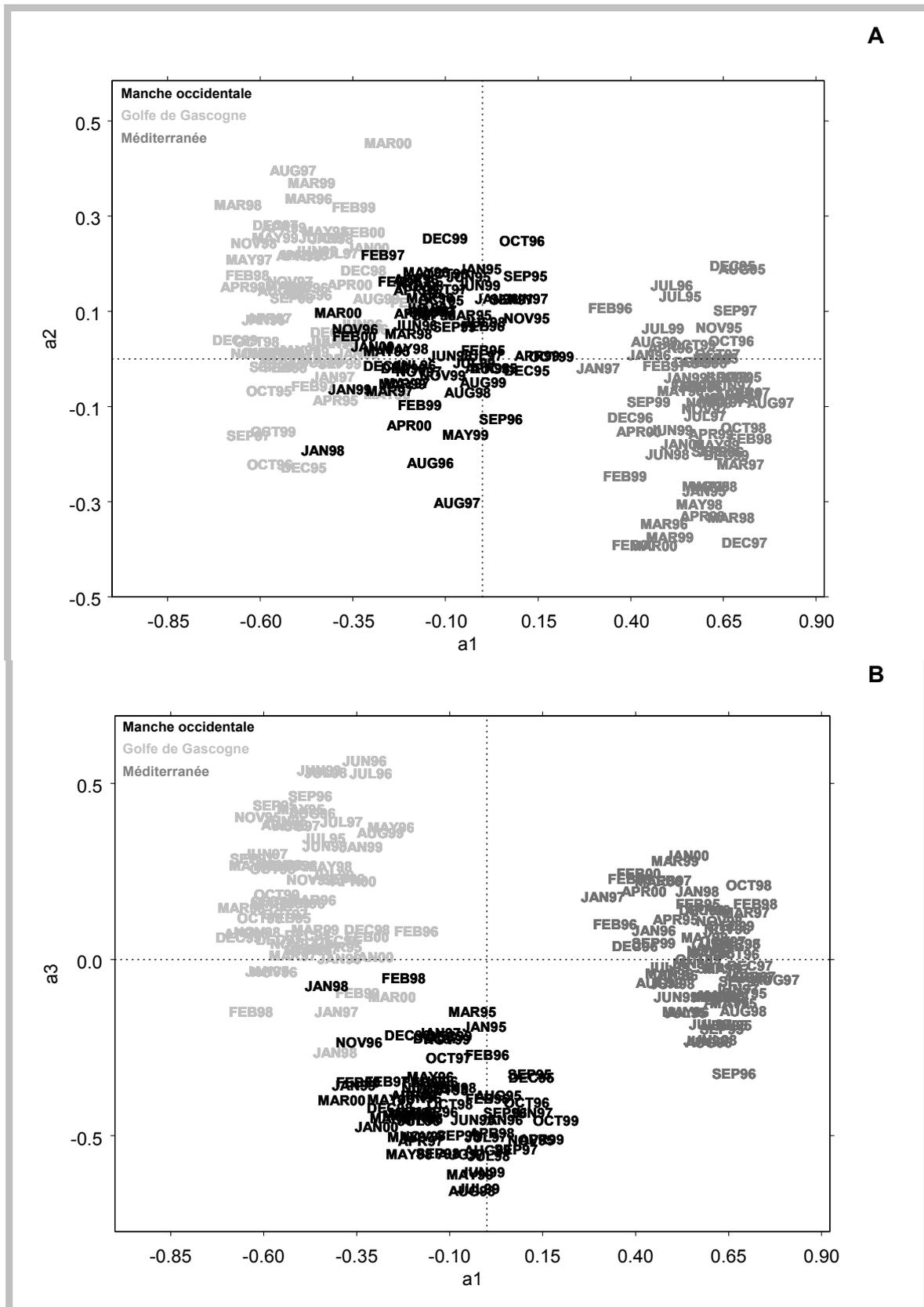


Figure 3.21 : corrélations des variables des «tableaux régions» avec les axes du compromis.

Différentes couleurs permettent de différencier les variables de chaque région.

Position des «individus sites» par rapport à l'individu compromis

La position des unités taxinomiques de chaque site par rapport à leur compromis permet d'approfondir l'interprétation des axes du compromis. Ainsi, la structure géographique mise en évidence après examen des représentations du compromis et des corrélations des variables avec les composantes principales du compromis se retrouve sur la figure 3.22. L'examen des écarts au compromis de trois unités taxinomiques associées aux différentes régions (RHIZDEL (groupe A) pour la Manche occidentale, CERI (groupe B), pour le Golfe de Gascogne et LICM (groupe F2) pour la Méditerranée) met en évidence d'importants écarts au compromis pour les sites des différentes régions auxquelles sont associées ces unités taxinomiques. Les écarts de l'unité taxinomique RHIZDEL par rapport à l'individu compromis sont particulièrement marqués pour les 3 sites de Manche occidentale. En revanche, les écarts au compromis de l'unité taxinomique CERI pour les sites du Golfe de Gascogne sont marqués pour 7 sites, 4 sites étant très proches du compromis. De même, certains sites de Méditerranée présentent de faibles écarts au compromis pour l'unité taxinomique LICM. Les sites du Golfe de Gascogne et de Méditerranée sont plus nombreux que les sites de Manche occidentale (11, 6 et 3 respectivement), en outre, ils couvrent une aire géographique plus étendue et plus hétérogène (l'ensemble des côtes atlantiques françaises pour les sites du Golfe de Gascogne, points en mer ouverte ainsi qu'en lagunes pour les sites de Méditerranée). Cette hétérogénéité explique probablement la plus grande dispersion autour de leur compromis des unités taxinomiques associées à ces sites. L'examen de la figure 3.23 qui décrit les abondances corrigées de la composante temporelle commune à l'ensemble des sites pour le genre *Ceratium* met en évidence cette hétérogénéité. En effet, si ce genre présente des écarts à la moyenne positifs pour la majorité des sites du Golfe de Gascogne (de Crozon au Croisic, ainsi que pour Arcachon), en revanche, il présente des écarts négatifs pour les sites de Brest, Noirmoutier, Ile d'Aix, et Marennes.

Le tableau 3.3 résume les caractéristiques géographiques des unités taxinomiques identifiées par la méthode STATIS.

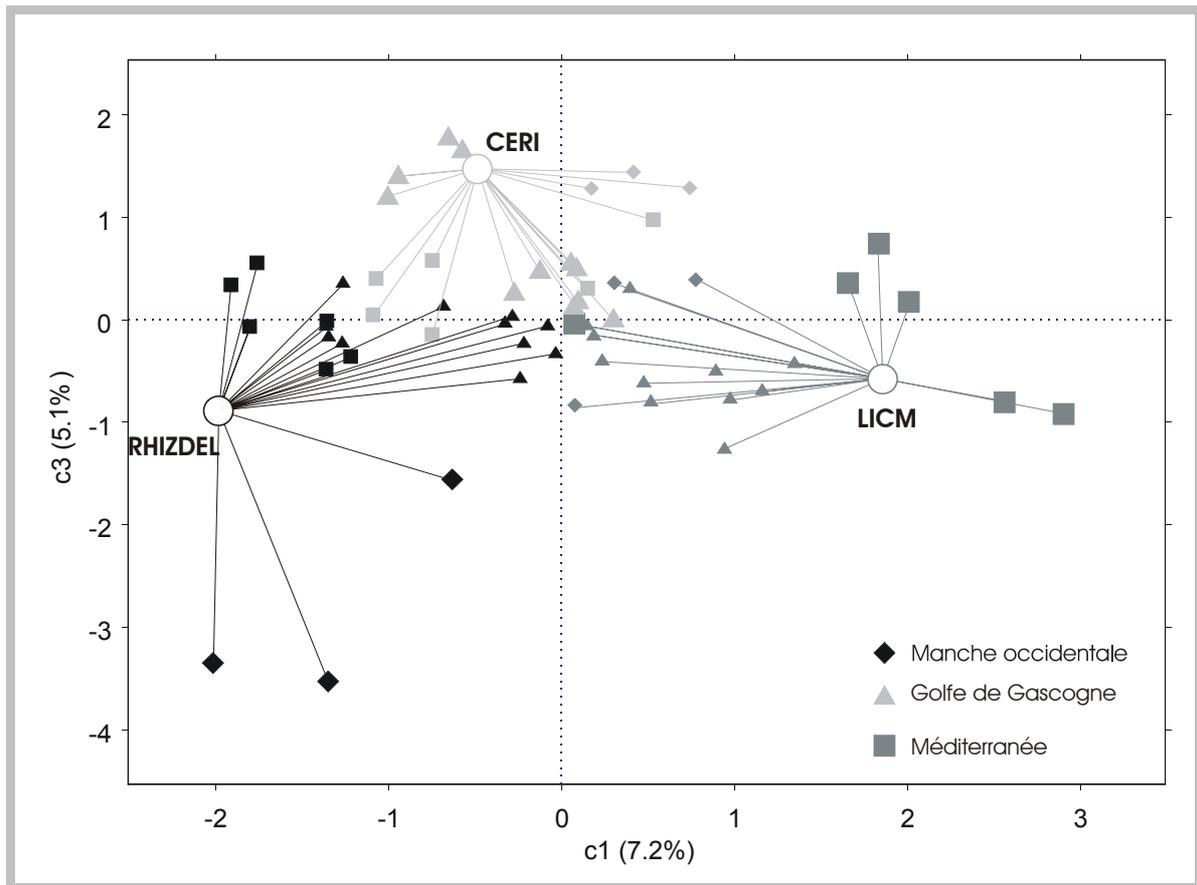


Figure 3.22 : écarts au compromis de trois unités taxinomiques associées aux différentes régions (RHIZDEL, CERI et LICM).

L'individu compromis est représenté par un rond, les positions des individus de chaque tableau site sont indiquées par des symboles différents pour les trois régions (les sites de Manche occidentale sont représentés par un losange, les sites du Golfe de Gascogne par un triangle, et ceux de Méditerranée par un carré). Afin de faciliter la lecture du graphique, la taille des symboles de la région à laquelle est associée l'unité taxinomique est plus importante (par exemple, pour l'unité taxinomique RHIZDEL, groupe A1, qui est associée à La Manche occidentale, les losanges ont une taille plus importante). L'espèce *Rhizosolenia delicatula* (RHIZDEL, groupe A) présente une coordonnée négative sur la troisième composante principale qui isole la Manche occidentale. Cette espèce a une coordonnée éloignée de celle du compromis pour les sites de Manche occidentale. L'axe 1 permet d'isoler les sites de Méditerranée (coordonnées positives) des sites Manche-Golfe de Gascogne. Le genre *Ceratium* (CERI, groupe B) a des coordonnées éloignées du compromis pour 7 des 11 sites du Golfe de Gascogne. Enfin, le genre *Licmophora* (LICM, groupe F2, coordonnées positives sur l'axe 1) a des coordonnées éloignées de celle du compromis pour les sites méditerranéens.

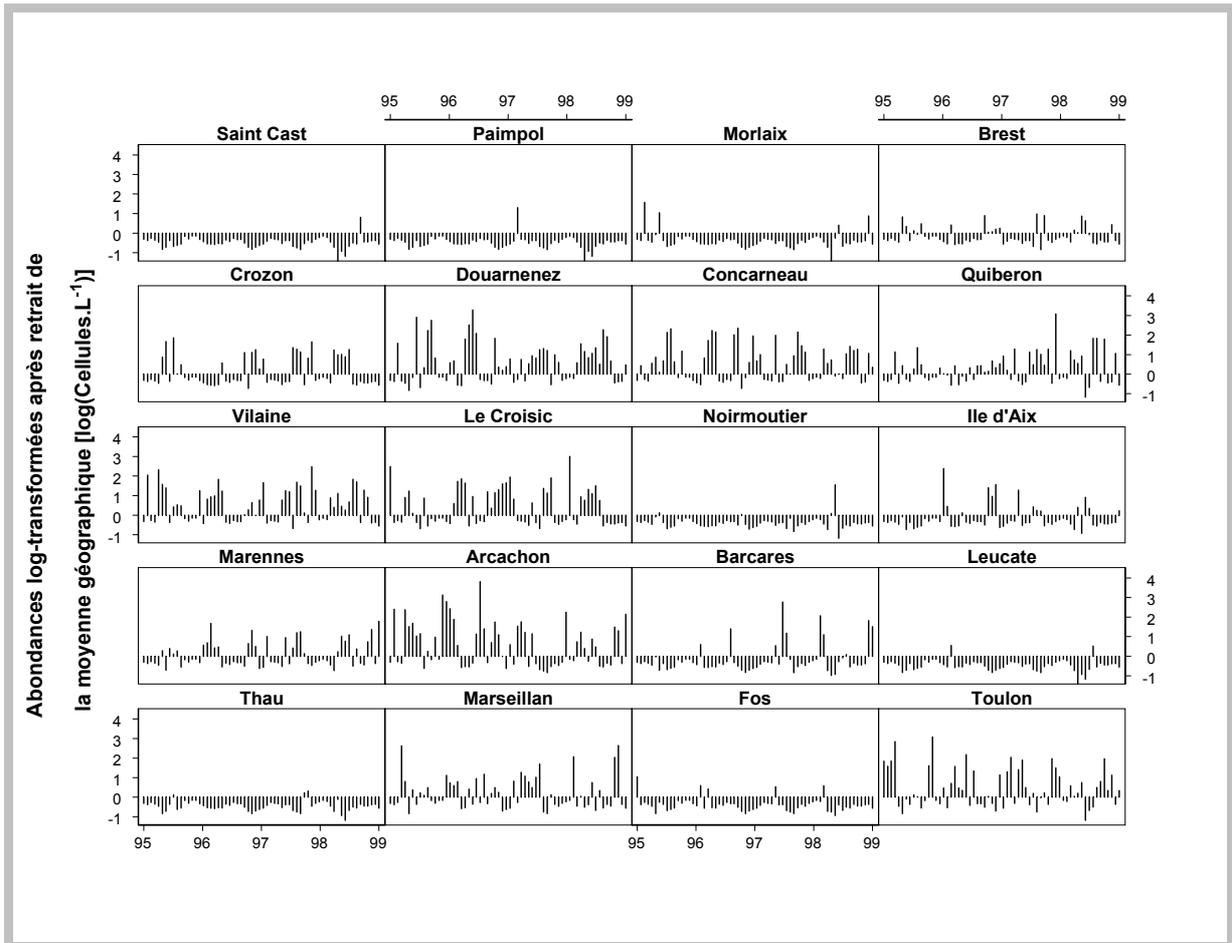


Figure 3.23 : abondances corrigées du genre *Ceratium* spp. (groupe B).

Ce taxon présente des écarts supérieurs à la moyenne nationale pour les sites du Golfe de Gascogne de Crozon, Douarnenez, Concarneau, Quiberon, Vilaine, Le Croisic et Arcachon. En revanche, les sites de Brest, Noirmoutier, Ile d'Aix et Marennes présentent des écarts négatifs ou proches de zéro.

Groupe	Libellé	Aire géographique
A1	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i> (Diatomées Centrales)	Manche occidentale
A1	<i>Rhizosolenia delicatula</i> (Diatomée Centrale)	
A1	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp. (Diatomées Centrales)	
A2	<i>Ditylum</i> spp. (Diatomée Centrale)	
A2	<i>Biddulphia</i> spp. + <i>Odontella</i> spp. (Diatomées Centrales)	
A2	<i>Detonula</i> spp. + <i>Lauderia</i> spp. (Diatomées Centrales)	
B	<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i> (Diatomées Centrales)	
B	<i>Bellerochea</i> spp. + <i>Lithodesmium</i> spp. (Diatomées Centrales)	
B	<i>Dictyocha</i> spp. (Dictyochophycées)	Golfe de Gascogne
B	<i>Micracanthodinium</i> (Dinoflagellés)	
B	<i>Gymnodinium chlorophorum</i> (Dinoflagellés)	
B	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp. (Dinoflagellés)	
B	<i>Protoperidinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp. (Dinoflagellés)	
B	<i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	
B	<i>Gonyaulax</i> spp. (sauf <i>G. spinifera</i>) (Dinoflagellé)	
B	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> (Dinoflagellés)	
B	<i>Torodinium</i> spp. (Dinoflagellé)	
C	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i> (Dinoflagellés)	
C	<i>Ceratium</i> spp. (Dinoflagellé)	
C	<i>Prorocentrum</i> spp. (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. Cordatum</i>) (Dinoflagellé)	
D	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (Diatomée Pennale)	
D	<i>Leptocylindrus</i> spp. (Diatomée Centrale)	
D	<i>Proboscia alata</i> + <i>Rhizosolenia</i> spp. (sauf <i>R. Delicatula</i> + <i>R. fragilissima</i> + <i>R. imbricata</i> + <i>R. styliformis</i> + <i>R. robusta</i> + <i>R. setigera</i> + <i>R. pungens</i> + <i>R. stolterfothii</i>) (Diatomées Centrales)	

Tableau 3.3 : synthèse des résultats de la méthode STATIS. Typologie géographique des populations phytoplanctoniques sur les côtes françaises.

Groupe	Libellé	Aire géographique
E	<i>Gymnodinium</i> spp. (sauf <i>G. Chlorophorum</i> et <i>G. splendens</i>) + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	Golfe de Gascogne
E	<i>Scrippsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	
F1	Classe des <i>Euglenophyceae</i>	
F1	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (Diatomées Pennales)	
G	<i>Skeletonema costatum</i> (Diatomée Centrale)	
G	<i>Grammatophora</i> spp. (Diatomée Pennale)	Méditerranée
G	<i>Rhabdonema</i> spp. + <i>Striatella</i> spp. (Diatomées Pennales)	
H	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> (Diatomée Centrale)	
H	<i>Asterionella glacialis</i> (Diatomée Pennale)	
H	<i>Cerataulina pelagica</i> (Diatomées Centrale)	
H	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i> (Diatomées Centrales)	
I	<i>Ebria tripartita</i> (Dinoflagellé)	
I	<i>Chaetoceros</i> spp. (Diatomée Centrale)	
I	<i>Achnanthes</i> spp. (Diatomée Pennale)	
I	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> (Dinoflagellés)	
I	<i>Oxytoxum</i> spp. + <i>Corythodinium</i> spp. + <i>Oxyphysis oxytoides</i> (Dinoflagellés)	
I	<i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. Mexicanum</i> (Dinoflagellés)	
I	<i>Hemiaulus</i> spp. (Diatomée Centrale)	
F2	<i>Licmophora</i> spp. (Diatomée Pennale)	
F2	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp. (Diatomées Pennales)	

Tableau 3.3 (suite) : synthèse des résultats de la méthode STATIS. Typologie géographique des populations phytoplanctoniques sur les côtes françaises.

3.3. Discussion

3.3.1. Variabilité temporelle à long terme et à grande échelle géographique

L'analyse de la variabilité temporelle des populations microphytoplanctoniques à grande échelle géographique a mis en évidence deux composantes importantes :

- i) Une composante intra-annuelle : la variabilité temporelle des unités taxinomiques dominantes est marquée par un cycle annuel, clairement identifié, et commun à l'ensemble des sites (40 % de la variabilité temporelle à grande échelle géographique sont attribuables au signal saisonnier).
- ii) Une composante inter-annuelle, également commune à l'ensemble des sites, identifiable après retrait du signal saisonnier (25 % de la variabilité temporelle à grande échelle spatiale).

a) Identification du signal saisonnier

L'identification de la saisonnalité (figures 3.5 et 3.6) montre que sur le littoral côtier de France métropolitaine, la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques est soumise à un cycle saisonnier marqué, excepté pour quelques espèces ou genres phytoplanctoniques, tels que le groupe de genres *Navicula* + *Amphora* + *Diploneis* (cf. figure 3.12), qui sont présents toute l'année. Cette observation est confirmée par les nombreuses études qui se sont intéressées à la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques en domaine tempéré (cf. chapitre 1.1). Les figures 3.24 et 3.25 décrivent le cycle saisonnier des 44 unités taxinomiques sélectionnées pour l'analyse. L'examen de ces figures confirme l'opposition des unités taxinomiques à maxima hivernaux/estivaux (axe 1) et celle des unités taxinomiques à maxima printaniers/automnaux (axe 2) mise en évidence figures 3.5 et 3.6. Par exemple, les Diatomées *Porosira* + *Thalassiosira* (code PORTHAL), *Ditylum* (code DITYBRI) ou bien *Skeletonema costatum* (code SKELCOS) qui ont des coordonnées négatives sur l'axe 1 de l'ACP de la matrice **M** (cf. figure 3.6), présentent des maxima d'abondance pendant les mois d'hiver. *A contrario*, les genres *Licmophora* (code LICM), *Pseudo-nitzschia* (code PSNZ) et *Leptocylindrus* (code LEPT) (coordonnées positives sur l'axe 1 de l'ACP de la matrice **M**) atteignent leur maximum d'abondance pendant les mois d'été (cf. figure 3.25). La représentation synthétique adoptée figures 3.24 et 3.25 permet également de décrire le schéma de succession des communautés phytoplanctoniques dans les eaux côtières de France métropolitaine. La progression saisonnière de communautés dominées par des Diatomées en hiver et en début de printemps (figure 3.25) vers des communautés dominées par des Dinoflagellés en été (figure 3.24) mise en évidence dans cette étude est caractéristique du schéma de succession saisonnière des communautés phytoplanctoniques en domaine tempéré (Smayda 1980). Ce schéma classique, décrit par de nombreuses études (e.g. Levasseur *et al.* 1984, Hallegraeff & Reid 1986, Marshall & Lacouture 1986), est associé à des propriétés physico-chimiques de la colonne d'eau : le mélange vertical de la colonne d'eau favorise le développement des *blooms* à Diatomées hivernaux, printaniers et automnaux, les *blooms* estivaux de Dinoflagellés étant associés à des conditions de stratification de la colonne d'eau. Parmi les 17 unités taxinomiques de Dinoflagellés sélectionnées dans notre étude, la plupart atteignent leur maximum d'abondance pendant les mois d'été (de mai à août, code ALEX à PRORLIME, cf. figure 3.24). En revanche, la classe des Diatomées est présente toute l'année : le groupe d'unités taxinomiques de THAA à ASTEGLA présente deux périodes de maxima de concentrations en hiver et à l'automne, les unités taxinomiques d'ASTE à RHABSTRI atteignant leur

maxima de concentrations au printemps et en été. Le cycle saisonnier des populations phytoplanctoniques les plus fréquemment observées sur le littoral français mis en évidence par l'analyse de la variabilité temporelle est également décrit par d'autres études. Par exemple, les Diatomées *Skeletonema costatum* (SKELCOS) et *Thalassiosira nordenskioldii* (espèce incluse dans le groupe de genres *Thalassiosira* + *Porosira*, code PORTHAL) ont été identifiées comme des espèces à maxima hivernaux (Levasseur *et al.* 1984, Marshall & Lacouture 1986). Sur les côtes françaises, le genre *Rhizosolenia* (regroupé avec le genre *Proboscia*, code PRORHIZ) a été décrit comme atteignant son maximum de concentration en fin d'hiver/début de printemps, et le genre *Dinophysis* comme «un genre estival» (fin de printemps, début d'été pour le taxon DINOAC et fin d'été pour le taxon DINODI dans nos résultats) (Videau *et al.* 1998, Beliaeff *et al.* 2001).

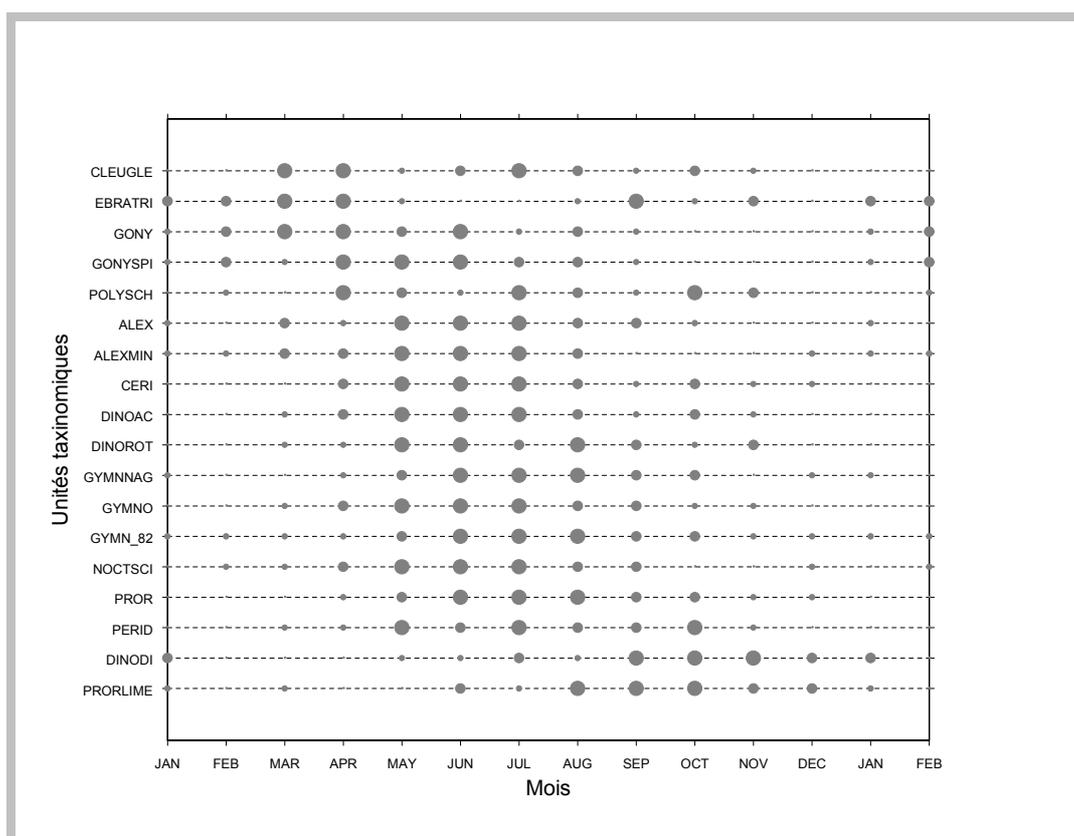


Figure 3.24 : description du cycle saisonnier des unités taxinomiques sélectionnées pour l'analyse de la variabilité à grande échelle géographique : Dinoflagellés et Euglénophycées.

Maxima d'abondance mensuels entre 1992 et 2000. La taille des symboles est proportionnelle au maximum d'abondance.

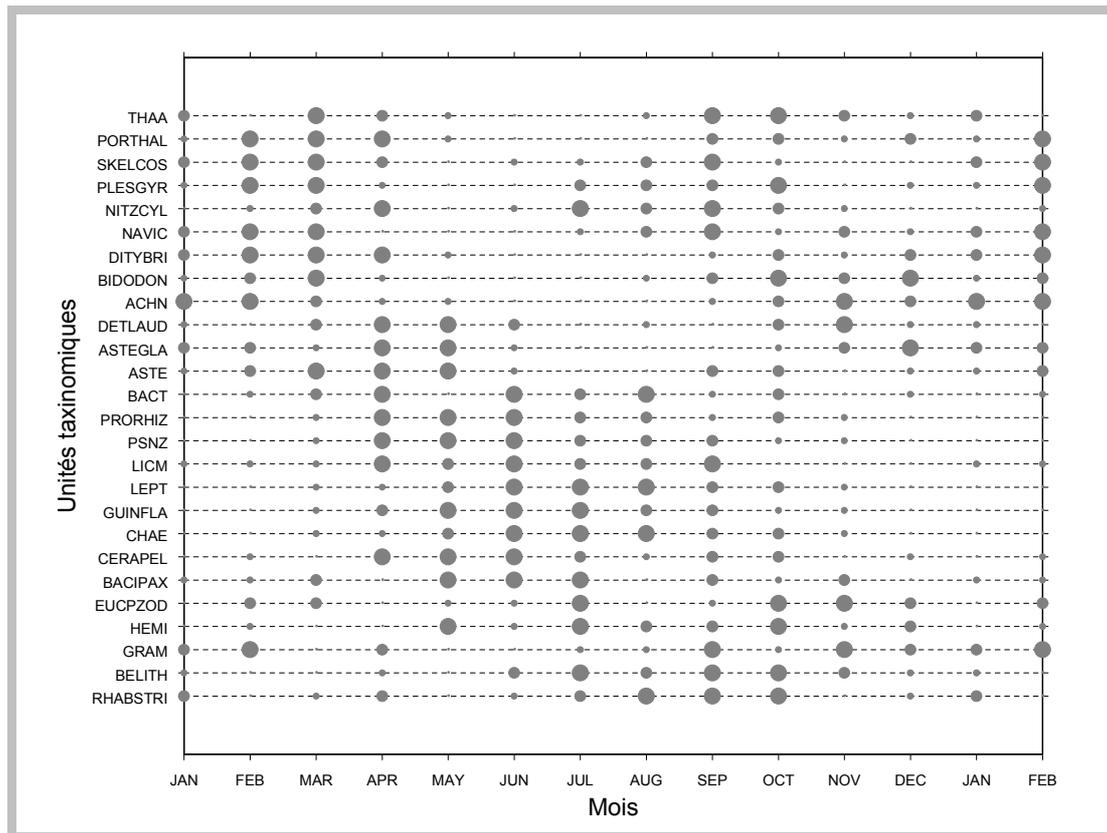


Figure 3.25 : description du cycle saisonnier des unités taxinomiques sélectionnées pour l'analyse de la variabilité à grande échelle géographique : Diatomées.

Maxima d'abondance mensuels entre 1992 et 2000. La taille des symboles est proportionnelle au maximum d'abondance.

b) Variabilité inter-annuelle

L'analyse de la variabilité inter-annuelle a mis en évidence une rupture marquée entre 1994 et 1995 (figure 3.10). 25 % de la variance totale sont expliqués par le premier plan factoriel de l'ACP de la matrice Y des moyennes géographiques corrigées du signal saisonnier. L'examen de la variabilité temporelle de deux unités taxinomiques contributives (figure 3.12) a permis de confirmer la rupture identifiée préalablement. Les figures 3.26 et 3.27 décrivent la variabilité inter-annuelle des unités taxinomiques appartenant aux classes des Dinoflagellés/Euglénophycées et des Diatomées respectivement. L'examen de ces figures met en évidence une faible variabilité inter-annuelle pour l'ensemble des unités taxinomiques (cette observation est en adéquation avec le faible pourcentage de variance expliquée par l'analyse de la variabilité inter-annuelle). La rupture entre 1994 et 1995 mise en évidence préalablement (figure 3.10) est cependant visible pour les unités taxinomiques identifiées comme contributives par l'ACP de la matrice Y (figure 3.11). Par exemple l'augmentation des concentrations du genre *Pseudo-nitzschia* (figure 3.12) est visible sur la figure 3.27. L'examen de la variabilité temporelle de certaines unités taxinomiques, comme notamment le genre *Pseudo-nitzschia*, amène à envisager la persistance d'un biais observateur. En effet, l'étape de qualification des données a mis en évidence un affinement de la précision dans l'identification des espèces phytoplanctoniques, et notamment à partir de 1995, suite aux formations dont ont pu bénéficier les observateurs des laboratoires côtiers. Si les regroupements opérés permettent de conserver des «unités taxinomiques» cohérentes du point de vue de l'écologie des espèces et des genres que l'on a rassemblés, un biais peut persister. Par exemple, les genres *Nitzschia* et *Pseudo-nitzschia* ont fait l'objet de confusions

(liées à un changement de la taxinomie), mais n'ont pas été regroupés sur la base des avis des experts. Des cellules du genre *Pseudo-nitzschia*, anciennement rattaché au genre *Nitzschia* par la classification taxinomique, ont été attribuées à ce dernier : le code correspondant au genre *Nitzschia* contenant un mélange des deux genres, il n'a pas été conservé pour le traitement. En revanche, le code correspondant au genre *Pseudo-nitzschia* a été conservé, car il ne contient bien que des données relatives à celui-ci ; en outre, certaines espèces du genre *Pseudo-nitzschia* produisent des toxines dangereuses pour le consommateur de coquillages (cf. chapitre 1.3), aussi ce genre doit-il être considéré avec attention. Cependant, les occurrences de ce genre demeurent sous-estimées au profit du genre *Nitzschia*.

Si l'interprétation de la variabilité inter-annuelle doit faire l'objet d'une attention particulière (seulement 25% de variance expliquée, et sans doute persistance du biais observateur pour quelques unités taxinomiques), l'identification de populations phytoplanctoniques présentant une variabilité temporelle soumise à de fortes fluctuations inter-annuelles peut se révéler importante. Elle a notamment un intérêt majeur lorsque l'on s'intéresse au développement anormal d'une population toxique ou nuisible en relation avec les facteurs hydroclimatiques. Par exemple, des conditions météorologiques exceptionnelles ont été observées en 1994 et 1995 dans le Golfe de Gascogne. Les régimes de vents anormalement faibles associés aux débits particulièrement élevés de la Loire et de la Gironde pendant ces années ont entraîné l'extension et le recouvrement des panaches des deux fleuves sur le plateau continental. La stratification haline induite par ces importants apports en eau douce a ainsi permis l'établissement précoce de la stabilité de la colonne d'eau, forçage physique essentiel pour la croissance phytoplanctonique (cf. chapitre 1.4). Ces conditions hydroclimatiques exceptionnelles peuvent contribuer à l'explication de la rupture identifiée par l'analyse de la variabilité inter-annuelle. Par exemple, la figure 3.26 met en évidence un maximum de concentration annuel plus élevé en 1995 pour l'espèce productrice d'ichtyotoxines *Karenia mikimotoi* (code GYMNAG), unité taxinomique identifiée comme contributive par la représentation des variables dans le premier plan factoriel (figure 3.11, coordonnées positives sur les axes 1 et 2). L'examen de la variabilité temporelle de cette espèce pour les 17 sites sélectionnés (cf. figure 3.28) montre que les fortes concentrations pour l'année 1995 sont principalement observées sur les sites du Golfe de Gascogne (de Brest à Arcachon). Le développement exceptionnel de *Karenia mikimotoi* durant cette année ne s'est pas limité à la zone habituelle de *bloom* (la Baie de Vilaine), mais s'est étendu sur toute la façade atlantique, causant d'importantes mortalités de faune marine (Arzul *et al.* 1994, Gentien *et al.* 1998).

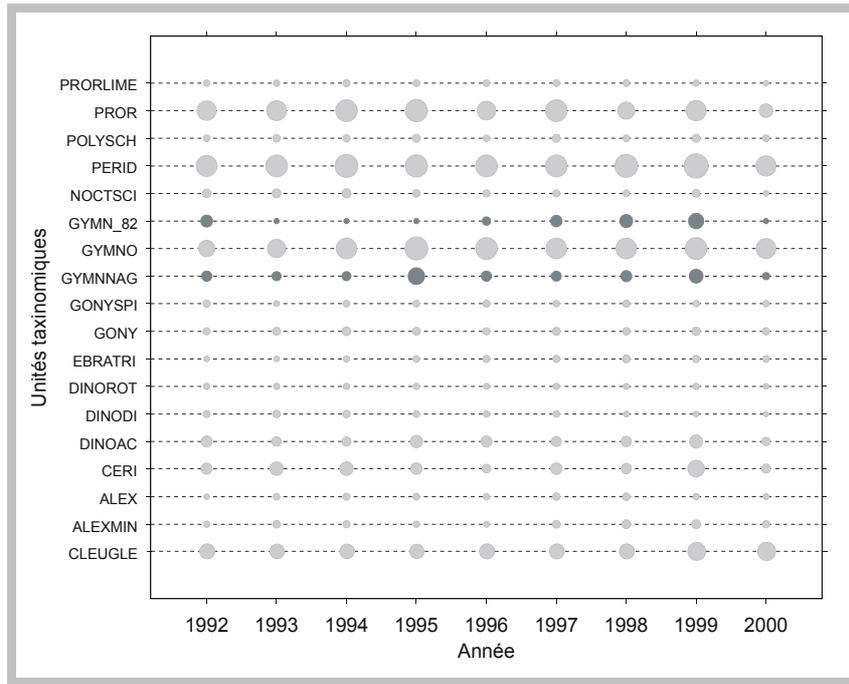


Figure 3.26 : mise en évidence de la variabilité inter-annuelle des unités taxinomiques sélectionnées pour l'analyse de la variabilité à grande échelle géographique : Dinoflagellés et Euglénophycées.

Maxima d'abondance annuels. La taille des symboles est proportionnelle au maximum annuel d'abondance. A titre d'exemple, les abondances de deux unités taxinomiques identifiées comme contributives par l'ACP de la matrice Y (GYMN-82 et GYMNAG) sont indiquées en gris foncé.

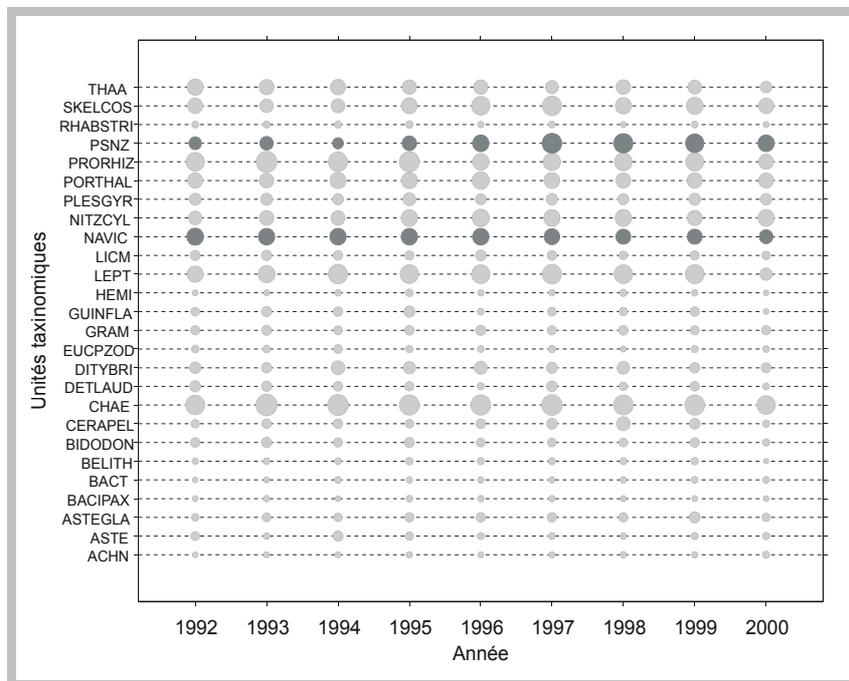


Figure 3.27 : mise en évidence de la variabilité inter-annuelle des unités taxinomiques sélectionnées pour l'analyse de la variabilité à grande échelle géographique : Diatomées.

Les abondances de deux unités taxinomiques identifiées comme contributives par l'ACP de la matrice Y (PSNZ et NAVIC) sont indiquées en gris foncé.

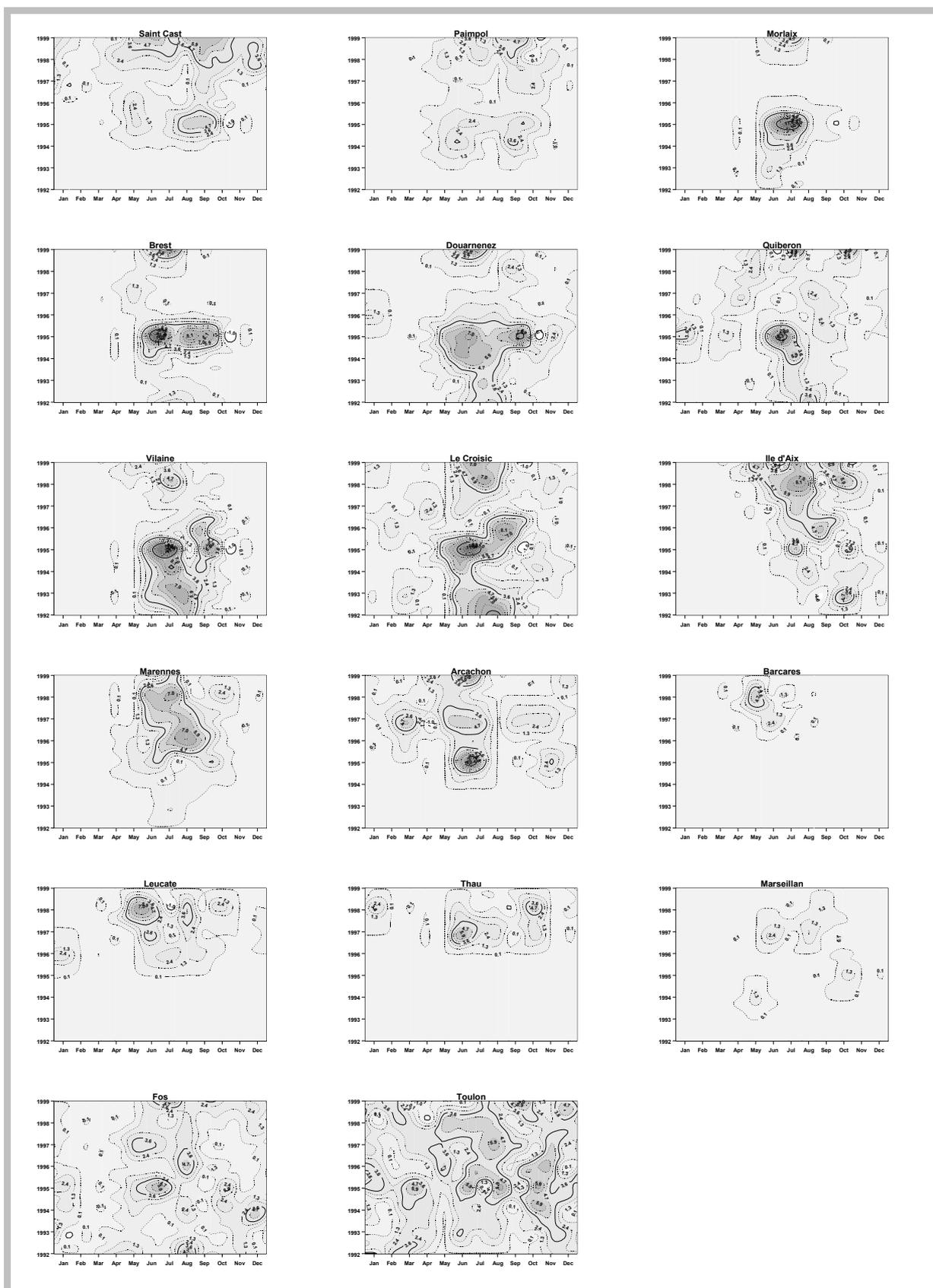


Figure 3.28 : variabilité temporelle du genre *Karenia mikimotoi* sur les 17 sites sélectionnés.

3.3.2. Variabilité géographique : comparaison de la dynamique des populations phytoplanctoniques entre sites d'échantillonnage

Le retrait du signal saisonnier a permis de dégager des spécificités géographiques locales, sur la base desquelles 3 zones géographiques ont pu être identifiées. La méthode de calcul de distances entre tableaux, basée sur le coefficient de corrélation vectorielle d'Escoufier, a permis la discrimination de régions homogènes au plan de la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques. L'échantillonnage du REPHY étant très côtier (le positionnement des stations d'échantillonnage est souvent conditionné par la vocation de surveillance et d'alerte du réseau, *i.e.* à proximité de zones de production conchylicole), l'identification de zones géographiques homogènes n'était pas acquise *a priori*. En effet, l'évolution des populations phytoplanctoniques étant conditionnée par les impacts directs des apports du bassin versant, et aussi par les propriétés des masses d'eau océaniques, les caractéristiques locales auraient pu s'avérer dominantes. Par exemple un point d'échantillonnage situé à l'embouchure d'un cours d'eau aurait pu ne présenter aucune similitude avec un point géographiquement voisin, mais plus directement sous l'influence de la mer ouverte. La non prise en compte des espèces rares, espèces généralement spécifiques à un point d'échantillonnage donné, a probablement contribué à éviter cet écueil. La distribution géographique des espèces qui n'ont pas été prises en compte pour l'analyse est illustrée annexe 3. L'analyse établit qu'à grande échelle géographique (celle des trois façades maritimes), c'est la «signature marine» qui l'emporte sur la «signature continentale locale».

Cette conclusion est confirmée par l'analyse de la variabilité temporelle à moyenne échelle géographique et par l'identification des unités taxinomiques les plus contributives à la discrimination entre sites (caractérisation «biologique» d'une région). La méthode d'analyse de données tridimensionnelles STATIS s'est révélée particulièrement adaptée pour l'étude globale d'un ensemble de données complexe. En effet, les analyses de l'interstructure (figure 3.16), du compromis (figure 3.18), et de l'intrastructure [corrélation des variables (figure 3.20) et projection des individus (figure 3.22)], permettent d'identifier une typologie géographique des communautés phytoplanctoniques observées le long des côtes françaises (tableau 3.3). L'analyse de l'interstructure permet de distinguer trois régions homogènes au plan de la variabilité temporelle des communautés phytoplanctoniques (la Manche occidentale, le Golfe de Gascogne et la Méditerranée). Les différentes unités taxinomiques caractéristiques de chaque région sont ensuite identifiées par les analyses du compromis et de l'intrastructure. Cette organisation géographique n'est qu'une tendance globale, chaque unité taxinomique pouvant présenter des spécificités propres à un site isolé. En outre, les résultats de l'analyse mettent en une forte homogénéité entre les différents sites d'échantillonnages. Les tableaux 3.4, 3.5 et 3.6 présentent les caractéristiques écologiques générales des taxons identifiés comme caractéristiques de Manche occidentale, du Golfe de Gascogne et de Méditerranée respectivement. La majorité des populations phytoplanctoniques caractéristiques des trois régions sont néritiques (*ie.* se développant près de la côte) ou bien typiquement côtières (*ie.* se développant dans des milieux saumâtres, des baies ou bien des estuaires). Seuls quelques genres sont océaniques à néritiques. Elles sont également pour la plupart cosmopolites, certaines ayant cependant des *preferenda* eaux tempérées à froides ou eaux tempérées à chaudes. Ces caractéristiques écologiques sont en adéquation avec la typologie géographique mise en évidence dans cette étude (par exemple, le genre *Porosira*, décrit comme abondant dans les eaux tempérées à froides, est identifié comme caractéristique de Manche, et l'espèce d'eaux tempérées à chaudes, *Oxyphysis oxytoides*, comme caractéristique de Méditerranée). Notons cependant quelques exceptions, comme par exemple, les espèces *Asterionella glacialis*, et *Ebria tripartita*, abondantes en eaux tempérées à froides et identifiées ici comme caractéristiques de Méditerranée. On peut également noter la présence d'espèces benthiques (*ie.* fixés sur des substrats et qui ne sont remises en suspension que sous certaines conditions physiques) à tychoplagiques (combinant les habitats benthiques et planctoniques). Parmi les 43 unités taxinomiques identifiées (tableau 3.3), 23 appartiennent à la classe des Diatomées (15 à l'ordre des

Centrales et 8 à l'ordre des Pennales), 18 à la classe des Dinoflagellés, 1 à la classe des Euglénophycées et 1 à la classe des Dictyochophycées. La Manche occidentale est caractérisée par des unités taxonomiques appartenant exclusivement à la classe des Diatomées Centrales, le Golfe de Gascogne par des unités taxonomiques appartenant majoritairement à la classe des Dinoflagellés (13 sur 20), et la Méditerranée par des unités taxonomiques appartenant majoritairement à la classe des Diatomées (11 sur 15). Ce résultat, ainsi que la connaissance de l'écologie des populations phytoplanctoniques, montre que la composition des communautés phytoplanctoniques est clairement associée aux caractéristiques hydrodynamiques des différentes régions. En effet, de nombreuses études ont montré qu'il existait une association marquée entre la structure des communautés phytoplanctoniques, et plus particulièrement entre la dominance Diatomées/Dinoflagellés, et les propriétés physiques de la colonne d'eau (par exemple, Jones *et al.* 1984, Kaneta *et al.* 1985, Estrada *et al.* 1987b). La turbulence inhibe la croissance des Dinoflagellés en causant des dommages physiques, des altérations physiologiques, et des modifications comportementales, alors que les Diatomées sont beaucoup moins sensibles à la turbulence (Thomas & Gibson 1990, Smayda 1997a, Smayda & Reynolds 2001).

a) Manche occidentale

Les côtes françaises de Manche occidentale sont soumises à de faibles apports d'eau douce. Du point de vue hydrodynamique, cette région est caractérisée par de forts courants de marée qui ont une influence majeure sur les propriétés physiques de la colonne d'eau. En effet, les forçages physiques induits par les courants de marée entraînent un brassage vertical permanent empêchant toute stratification de la colonne d'eau tout au long de l'année (Garreau 1993). L'ensemble de ces caractéristiques crée des conditions favorables à la croissance de Diatomées, telles que celles qui ont été identifiées dans notre étude. Ce résultat est confirmé par d'autres études portant sur la composition des communautés phytoplanctoniques de Manche occidentale (par exemple, Grall *et al.* 1971, Maddock *et al.* 1981, Martin-Jezequel & Videau 1992). Les 8 unités taxonomiques appartenant à la classe des Diatomées qui ont été identifiées dans notre étude (*Rhizosolenia setigera* + *R. Pungens*, *Rhizosolenia delicatula*, *Porosira* spp. + *Thalassiosira* spp., *Ditylum* spp., *Biddulphia* spp. + *Odontella* spp., *Detonula* spp. + *Lauderia* spp., *Rhizosolenia imbricata* + *R. styliformis* et *Bellerochea* spp. + *Lithodesmium* spp.) sont des espèces et genres planctoniques, fréquents dans les eaux côtières tempérées (cf. tableau 3.4). Elles ont été identifiées comme caractéristiques des communautés phytoplanctoniques de Manche occidentale par des études similaires. Par exemple, les genres *Ditylum* et *Thalassiosira* sont décrits comme caractéristiques des floraisons hivernales et printanières des côtes françaises de Manche occidentale, et le genre *Rhizosolenia* (représenté par 5 espèces dans notre étude) comme dominant dans les communautés phytoplanctoniques estivales (Crassous *et al.* 1981, Martin-Jezequel 1983, Ryckaert *et al.* 1983). Les genres *Lithodesmium*, *Rhizosolenia* et *Thalassiosira* sont identifiés parmi les populations dominantes du mois de juin par Grall *et al.* (1971), le genre *Biddulphia* est caractéristique des communautés hivernales à printanières sur le littoral de Manche (Hendey 1964). Il convient enfin de noter que dans cette étude, seules les communautés phytoplanctoniques caractéristiques de Manche occidentale ont été identifiées, aucun point en Manche orientale n'ayant pu être sélectionné (absence d'échantillonnage régulier). Ainsi, par rapport aux deux autres régions, le nombre de points retenus sur cette façade est plus réduit (3 en Manche, contre 11 dans le Golfe de Gascogne et 6 en Méditerranée). De plus, les caractéristiques hydrodynamiques de la Manche orientale sont différentes de celle de Manche occidentale (influence du panache de la Seine notamment), la prise en compte de points dans cette région auraient probablement permis d'identifier d'autres populations phytoplanctoniques.

Unités Taxinomiques	Caractéristiques écologiques
<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i> (Diatomées Centrales)	Espèces planctoniques (Ricard 1987), cosmopolites, <i>R. pungens</i> est fréquemment observée en eaux saumâtres (Thomas 1996).
<i>Rhizosolenia delicatula</i> (Diatomée Centrale)	Espèce planctonique (Ricard 1987).
<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp. (Diatomées Centrales)	<i>Porosira</i> spp. : 5 espèces planctoniques, néritiques, dont 2 sont particulièrement abondantes dans les eaux tempérées à froides (Ricard 1987). <i>Thalassiosira</i> spp. : une centaine d'espèces, essentiellement marines, cosmopolites à endémiques, euryhalines à sténohalines, le plus souvent planctoniques (Ricard 1987).
<i>Ditylum</i> spp. (Diatomée Centrale)	4 espèces planctoniques marines, néritiques (Ricard 1987). Genre cosmopolite (Thomas 1996).
<i>Biddulphia</i> spp. + <i>Odontella</i> spp. (Diatomées Centrales)	<i>Biddulphia</i> spp. : 40 espèces planctoniques, néritiques à océaniques, parfois présentes dans les eaux saumâtres. Large distribution géographique (Ricard 1987). <i>Odontella</i> spp. : une vingtaine d'espèces tycho-pélagiques à planctoniques, marines et saumâtres, euryhalines (Ricard 1987).
<i>Detonula</i> spp. + <i>Lauderia</i> spp. (Diatomées Centrales)	<i>Detonula</i> spp. : 3 espèces marines, planctoniques, néritiques (Ricard 1987) dont 1 (<i>Detonula confervacea</i>) fréquente dans les eaux tempérées à froides et décrite en Atlantique nord (Thomas 1996). <i>Lauderia</i> spp. : 1 seule espèce dans le plancton marin, néritique à océanique (<i>L. borealis</i>), préférentiellement dans les régions chaudes à tempérées (Ricard 1987, Thomas 1996).
<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i> (Diatomées Centrales)	<i>R. imbricata</i> : espèce planctonique, cosmopolite (Thomas 1996). <i>R. styliformis</i> : espèce planctonique, décrite en Atlantique nord (Thomas 1996).
<i>Bellerrochea</i> spp. + <i>Lithodesmium</i> spp. (Diatomées Centrales)	<i>Bellerrochea</i> spp. : 3 espèces marines planctoniques, néritiques (Ricard 1987) dont une (<i>B. malleus</i>) décrite en Mer du Nord, Manche, et Atlantique (Thomas 1996). <i>Lithodesmium</i> spp. : une dizaine d'espèces planctoniques, néritiques (Ricard 1987), eaux tempérées à chaudes (Thomas 1996).

Tableau 3.4 : spécificités écologiques des populations phytoplanctoniques identifiées comme caractéristiques de Manche occidentale.

L'unité taxinomique indiquée en grisé présente des caractéristiques écologiques qui ne sont pas en adéquation avec les résultats de l'analyse. En effet, les genres *Detonula* et *Lauderia* ne sont pas cités parmi les populations caractéristiques de Manche occidentale. De plus, le genre *Lauderia* est observé en régions chaudes à tempérées. L'identification de ce groupe de genres parmi les populations phytoplanctoniques de Manche occidentale est probablement liée à l'observation d'efflorescences sur les sites de Saint Cast et Paimpol, attribuées au genre *Detonula*. Cependant, le genre *Detonula* étant difficile à identifier, il doit faire l'objet d'une expertise, qui n'a pas été effectuée à l'heure actuelle.

b) Golfe de Gascogne

Contrairement aux côtes de Manche occidentale, les côtes françaises du Golfe de Gascogne sont soumises à d'importants apports d'eau douce (principalement en provenance de la Loire, de la Gironde et de l'Adour). Les courants de marée sont plus faibles, et la circulation hydrodynamique est principalement contrôlée par le vent. Dans cette région, en hiver et au printemps, les vents dominants de SW confinent les eaux dessalées en provenance des rivières dans la zone côtière soumise à de hauts niveaux de turbulence (induite par le vent et la marée). Ce phénomène empêche toute stratification de la colonne d'eau pendant cette période. En été, les vents de NW induisent des upwellings qui favorisent la dispersion des eaux dessalées le long du plateau continental, ce phénomène, ainsi que la formation d'une thermocline, provoquent une stratification de la colonne d'eau (Lazure & Jegou 1998). Les études décrivant les communautés phytoplanctoniques du Golfe de Gascogne sont nombreuses sur les côtes espagnoles, mais plus rares sur les côtes françaises (Varela 1996). Des études espagnoles mettent en évidence l'importance des facteurs hydrodynamiques sur la composition des communautés phytoplanctoniques (par exemple, Bode & Fernandez 1992). Le brassage de la colonne d'eau en hiver et au printemps, puis la stratification estivale, créent des conditions favorables au schéma classique de succession saisonnière des communautés phytoplanctoniques dans les eaux côtières tempérées caractérisé par une progression saisonnière de communautés dominées par les Diatomées en hiver et au printemps vers des communautés dominées par les Dinoflagellés en été (Smayda 1980). La stratification estivale est favorable au développement des Dinoflagellés, classe à laquelle appartiennent la majorité des unités taxinomiques identifiées comme caractéristiques de cette zone dans notre étude. La plupart des populations phytoplanctoniques identifiées dans cette étude sont similaires à celles identifiées dans une étude portant sur la composition des communautés phytoplanctoniques des côtes cantabriques (Golfe de Gascogne sud) (Fernandez *et al.* 1991). Cette étude compare les communautés côtières, océaniques et celles associées à une structure frontale induite par une intrusion saline. Les stations côtières sont caractérisées par des communautés dominées par des Diatomées (*e.g.* *Nitzschia closterium*), les stations associées à la structure saline sont caractérisées par l'absence de Diatomées et la dominance de Microflagellés (*e.g.* certaines espèces des genres *Dictyocha*, *Ceratium* et *Prorocentrum*) alors que les stations océaniques sont caractérisées par des assemblages mixtes de Diatomées (*e.g.* *Leptocylindrus*) et de Dinoflagellés (*e.g.* *Gymnodinium*). Les successions saisonnières des communautés phytoplanctoniques du Golfe de Gascogne sud ont également été étudiées (*e.g.* Fernandez & Bode 1994). L'espèce *Nitzschia longissima* et le genre *Dictyocha* ont été décrits comme caractéristiques des situations hivernales, le genre *Leptocylindrus* comme dominant au printemps, les Dinoflagellés *Dinophysis*, *Ceratium*, *Gonyaulax*, *Torodinium*, *Scropsiella*, et *Protoperdinium* sont décrits comme des genres estivaux/automaux. Sur la côte atlantique espagnole, les upwellings côtiers jouent également un rôle important sur la composition des communautés phytoplanctoniques et expliquent la co-occurrence de Diatomées et de Dinoflagellés. En effet, l'enrichissement de la zone euphotique en nutriments associée aux phénomènes d'upwellings permet le développement des Diatomées. Dans les zones plus au large, non affectées par les upwellings, la température plus élevée et la concentration en nutriments plus faible, constituent des conditions favorables au développement des Dinoflagellés (Varela 1992). Ainsi, parmi les populations phytoplanctoniques identifiées dans notre étude (*cf.* tableau 3.3), la Diatomée *Skeletonema costatum* a été identifiée comme caractéristique des situations printanières ou d'upwelling, l'espèce *Nitzschia longissima* est typiquement associée aux zones d'upwellings, les genres *Pseudo-nitzschia* et *Leptocylindrus*, ainsi que l'espèce *Prorocentrum micans* sont dominants dans les communautés phytoplanctoniques automnales sur les côtes de Galice (NW de l'Espagne) (Varela *et al.* 2001). La côte de Galice est également caractérisée par la présence de fjords ou baies (les rias), les interactions entre les upwellings côtiers et l'influence des rias ayant des conséquences majeures sur la structure des communautés phytoplanctoniques. Les Dinoflagellés

Prorocentrum micans, *Dinophysis* cf. *acuminata*, *Ceratium* spp., *Torodinium* spp., *Gyrodinium* spp., *Protoperdinium* spp., le genre *Gonyaulax* spp. (responsables d'eaux colorées), ainsi que la Diatomée *Skeletonema costatum* font partie des populations caractéristiques de la ria de Vigo (Estrada 1984). La concomitance des Diatomées et de Dinoflagellés est typique des situations de forte biomasse phytoplanctoniques associée à l'enrichissement en nutriments observées dans les rias, qui peut être comparée à certaines zones côtières du littoral atlantique français, semi-fermées et soumises à d'importants apports en eau douce (comme par exemple, la baie de Vilaine).

Sur les côtes françaises, les études localisées des communautés phytoplanctoniques mettent également en évidence l'importance des caractéristiques hydrodynamiques sur la structure des cortèges floristiques. Notamment, l'influence des panaches fluviaux et des courants de marée entraîne, dans les zones estuariennes, la co-occurrence d'espèces néritiques et océaniques, telles que *Nitzschia longissima* ou *Skeletonema costatum*, et d'espèces d'eau douce, telles que la majorité des espèces appartenant à la classe des Euglénophycées (Rince *et al.* 1989). Des travaux récents à l'échelle des côtes françaises du Golfe de Gascogne (Lampert *et al.* 2002) décrivent les Diatomées (e.g., *Skeletonema costatum* et *Leptocylindrus*) comme dominantes dans la partie nord, et les Dinoflagellés (et notamment, *Gymnodinium*) comme dominants dans la partie sud. Parmi les unités taxinomiques identifiées dans cette étude, notons la présence de populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles. Le genre *Dinophysis*, producteur de toxines diarrhéiques (*Diarrhetic Shellfish Poisoning*, DSP), responsable de nombreux épisodes de toxicité sur les côtes françaises de Bretagne sud (Lassus *et al.* 1988, Lassus *et al.* 1991), et le genre *Pseudo-nitzschia*, producteur de toxines amnésiantes (*Amnesic Shellfish Poisoning*, ASP), fréquemment observé sur le littoral français et récemment responsable d'un épisode de toxicité sur les côtes de Bretagne ouest (Amzil *et al.* 2001). L'espèce *Dictyocha speculum* a été à l'origine d'un épisode de mortalité de poissons d'élevage sur les côtes de Bretagne ouest (Douarnenez) en 1987 (Sournia *et al.* 1991b). Le Dinoflagellé *Gymnodinium chlorophorum* est régulièrement responsable d'efflorescences (entraînant des eaux colorées vertes) sur le littoral français atlantique, principalement en été. Sa distribution est typiquement côtière, et les proliférations semblent corrélées aux apports fluviaux. Des effets nocifs sur la faune ont été signalés et sont considérés comme indirects (anoxie) (Sournia *et al.* 1992).

<i>Dictyocha</i> spp. (Dictyochophycées)	Genre exclusivement planctonique et marin (Sournia 1986), l'espèce <i>D. speculum</i> est observée en Manche et Mer du Nord (Nézan & Piclet 1996)
<i>Micracanthodinium</i> (Dinoflagellés)	Genre exclusivement marin, cosmopolite (Sournia 1986). Une espèce (<i>M. setiferum</i>) présente en Atlantique nord, Mer Adriatique et Mer Baltique. <i>M. claytonii</i> a été décrite sur les côtes norvégiennes (Dodge 1982).
<i>Gymnodinium chlorophorum</i> (Dinoflagellés)	Espèce côtière, qui prolifère formant des eaux colorées vertes qui sont corrélées aux apports fluviaux (Sournia <i>et al.</i> 1992) – responsable d'eau colorées sur le littoral atlantique français (1982, 1983, de 1985 à 1989 et en 1991, Belin & Raffin 1998)
<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp. (Dinoflagellés)	Genres océaniques et néritiques, communs sur la façade française de Manche/Atlantique (Nézan & Piclet 1996) <i>Diplopsalis</i> spp. : une espèce (<i>D. lenticula</i>) estuarienne à océanique, cosmopolite (Thomas 1996). <i>Diplopelta</i> spp. : monospécifique (<i>D. parvum</i>), espèce côtière tempérée (Thomas 1996). <i>Diplopsalopsis</i> spp. : monospécifique (<i>D. orbicularis</i>), espèce décrite dans l'océan Pacifique, la Mer du Nord et la Manche (Dodge 1982, Thomas 1996). <i>Zygabikodinium</i> spp. : genre côtier, estuarien, cosmopolite en eaux tempérées à tropicales (Thomas 1996). <i>Oblea</i> spp. : une espèce (<i>O. baculifera</i>), décrite en Atlantique sud et Pacifique nord (Thomas 1996), ainsi que le long des côtes anglaises (Dodge 1982)
<i>Protoperidinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp. (Dinoflagellés)	<i>Peridinium</i> spp. : genre principalement dulçaquicole ou saumâtre (Thomas 1996). <i>Protoperidinium</i> spp. : une trentaine d'espèces à répartition géographique variable. Eaux côtières et estuariennes essentiellement (Thomas 1996).
<i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	<i>Cochlodinium</i> spp. : genre cosmopolite en eaux tempérées chaudes à tropicales (Thomas 1996). <i>Warnowia</i> spp. : genre océanique et côtier, eaux tempérées (Thomas 1996). <i>Nematodinium</i> spp. : genre abondant en eaux estuariennes et côtières, tempérées à chaudes (Thomas 1996).
<i>Gonyaulax</i> spp. (sauf <i>G. spinifera</i>) (Dinoflagellés)	Genre planctonique essentiellement marin, néritique, bien représenté sur le littoral français grâce à la thermo-tolérance de certaines espèces. Il est observé à fortes concentrations dans les eaux réchauffées des estuaires, des baies ou des étangs (Nézan & Piclet 1996).
<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> (Dinoflagellés)	<i>Prorocentrum micans</i> : espèce planctonique, néritique et estuarienne. Cosmopolite (Thomas 1996). <i>P. arcuatum</i> : Espèce planctonique, eaux tempérées chaudes à tropicales (Thomas 1996).
<i>Torodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	Genre exclusivement marin, eurytherme (Sournia 1986, Nézan & Piclet 1996).
Complexe <i>Dinophysis</i> cf. <i>acuminata</i> + <i>D. cf. sacculus</i> (Dinoflagellés)	Le genre <i>Dinophysis</i> est exclusivement marin, particulièrement bien représenté en zones côtières (dans lesquelles il peut proliférer en milieu semi-fermé). Le complexe <i>acuminata</i> + <i>sacculus</i> est commun dans les eaux côtières de Manche et d'Atlantique (Nézan & Piclet 1996).
<i>Ceratium</i> spp. (Dinoflagellés)	Genre planctonique marin, océanique, mais également néritique. Cosmopolite (Nézan & Piclet 1996, Thomas 1996).
<i>Prorocentrum</i> spp. (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> (Dinoflagellés)	Espèces planctoniques ou benthiques/épiphytes (Thomas 1996). Le genre <i>Prorocentrum</i> est essentiellement marin, cosmopolite, fréquent dans les zones littorales. Prolifère dans des zones soumises à des rejets industriels ou urbains, ou à des dessalures alors que les eaux sont déjà réchauffées (Nézan & Piclet 1996).

Tableau 3.5 : spécificités écologiques des populations phytoplanctoniques identifiées comme caractéristiques du Golfe de Gascogne.

<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (Diatomée Pennale)	Espèces planctoniques à très large répartition mondiale (Ricard 1987).
<i>Leptocylindrus</i> spp. (Diatomée Centrale)	Quatre espèces marines planctoniques, cosmopolites (Ricard 1987).
<i>Proboscia alata</i> + <i>Rhizosolenia</i> spp.* (Diatomées Centrales)	<i>Rhizosolenia</i> spp. : environ 60 espèces marines, genre typiquement planctonique de distribution variable (Ricard 1987, Thomas 1996). <i>Proboscia alata</i> : genre planctonique, distribution non connue (Thomas 1996).
<i>Gymnodinium</i> spp.** + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	<i>Gymnodinium</i> spp. : genre essentiellement planctonique cosmopolite, marin, saumâtre ou dulçaquicole. (Nézan & Piclet 1996). <i>Gyrodinium</i> spp. : genre marin planctonique cosmopolite, néritique sinon côtier, abondant en eaux saumâtres ou dulçaquicoles (Nézan & Piclet 1996). <i>Katodinium</i> spp. : genre cosmopolite, comprenant des espèces planctoniques et benthiques. En général euryhalin. Genre très commun, notamment sur les côtes françaises (Nézan & Piclet 1996).
<i>Scrippsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentaptharsodinium</i> spp. (Dinoflagellés)	Genres marins, euryhalins, abondants dans les eaux côtières. Le genre <i>Ensiculifera</i> est thermophile (Nézan & Piclet 1996). Le genre <i>Scrippsiella</i> compte des espèces benthiques (<i>S. subsala</i>) (Thomas 1996).
Classe des <i>Euglenophyceae</i>	La classe des <i>Euglenophyceae</i> compte principalement des espèces d'eaux douce (Rince <i>et al.</i> 1989).
<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (Diatomées Pennales)	<i>Nitzschia longissima</i> : espèce planctonique, saumâtre et marine, néritique à océanique des mers tempérées et tropicales (Ricard 1987). <i>Cylindrotheca closterium</i> : espèce benthique, marine à saumâtre, fréquente dans le plancton estuarien et littoral des mers tempérées (Ricard 1987).
<i>Skeletonema costatum</i> (Diatomée Centrale)	Espèce marine, planctonique. Supporte de très larges variations de salinité (Ricard 1987). Cosmopolite (Thomas 1996).

Tableau 3.5 (suite) : spécificités écologiques des populations phytoplanctoniques identifiées comme caractéristiques du Golfe de Gascogne.

Les unités taxinomiques indiquées en grisé présentent des caractéristiques écologiques qui ne sont pas en adéquation avec les résultats de l'analyse. L'étape de qualification des données a abouti à la conservation des espèces *Prorocentrum lima* + *P. marinum* + *P. mexicanum* (code PRORLIME), *P. micans* + *P. arcuatum* + *P. gibbosum* (code PRORMIC) et *P. minimum* + *P. balticum* + *P. cordatum* (code PRORMIN). Ainsi, le taxon PROR contient des espèces non identifiées ainsi que les espèces *P. compressum*, *P. gracile* et *P. triestinum*. L'espèce *P. compressum* est planctonique, océanique à néritique et cosmopolite ; elle est en particulier observée en Manche (nord et nord ouest des îles Britanniques), Mer du Nord, Atlantique et Méditerranée (Dodge 1982). *P. triestinum*, espèce océanique et néritique, cosmopolite, est notamment présente en Méditerranée et en mer Adriatique (Dodge 1982). Enfin, *P. gracile*, espèce néritique/estuarienne, cosmopolite, est observée en Atlantique, Pacifique et Méditerranée (Dodge 1982). Ces espèces ne sont pas citées parmi les populations caractéristiques du Golfe de Gascogne par les études qui se sont intéressées à la composition des communautés phytoplanctoniques dans cette région. Le groupe de genres *Rhizosolenia* + *Proboscia* est également sujet à caution, dans la mesure où le taxon *Rhizosolenia* ne contient que des espèces non identifiées, ainsi que l'espèce *R. hebetata*, les autres espèces ayant pu être conservées après l'étape de qualification des données. Ces espèces sont principalement associées aux sites de Manche occidentale. La distribution du genre *Proboscia* n'est pas connue, et l'espèce *P. alata* n'est pas recensée par les études qui se sont intéressées à la composition floristique des communautés phytoplanctoniques du Golfe de Gascogne.

* sauf *R. delicatula* + *R. fragilissima* + *R. imbricata* + *R. styliformis* +
R. robusta + *R. setigera* + *R. pungens* + *R. stolterfothii*

** sauf *G. chlorophorum* + *G. splendens*

c) Méditerranée

La Méditerranée est un bassin semi-fermé caractérisé par d'importants échanges avec l'Atlantique au niveau du détroit de Gibraltar. Le climat (et particulièrement l'irradiance) joue un rôle majeur sur les propriétés physiques du bassin méditerranéen (température et salinité élevées, et système oligotrophe) (Crise *et al.* 1999). Les caractéristiques hydrodynamiques de la Méditerranée sont essentiellement marquées par de très faibles amplitudes de marée, et par l'importance du rôle de la pression atmosphérique et du vent. Le vent induit notamment la formation d'upwellings côtiers transitoires (Millot 1979, Jones *et al.* 1984, Heburn 1995). Bien que la Méditerranée soit typiquement considérée comme un système oligotrophe, certaines régions sont caractérisées par une production primaire importante, associée à des gradients océaniques, comme par exemple, les fronts Liguro-Provençal et Catalan, induisant des mécanismes d'upwelling permettant l'enrichissement en nutriments de la zone euphotique (Margalef & Estrada 1987). D'autres mécanismes de fertilisation doivent également être pris en compte, le brassage de la colonne d'eau en hiver joue notamment un rôle important. Les structures hydrographiques de la Méditerranée sont soumises à une forte saisonnalité avec l'alternance de périodes de brassage et de stratification (Estrada *et al.* 1999). Dans cette région, la période de stratification de la colonne d'eau, induite par l'établissement d'une thermocline, s'étend de mai à octobre (Duarte *et al.* 1999). Ce phénomène favorise le développement de Dinoflagellés caractéristiques d'eau tempérées à chaudes, tels que ceux identifiés dans notre étude (les genres *Oxytoxum*, *Corythodinium*, *Oxyphysis* ainsi que plusieurs espèces du genre *Prorocentrum* : *P. mexicanum*, *P. minimum*, Thomas 1996). Ces genres ont également été identifiés par Margalef (1994) dans une étude recensant les communautés phytoplanctoniques de Méditerranée nord/ouest, et le Dinoflagellé *Oxytoxum* a été décrit dans les assemblages automnaux des côtes ouest méditerranéennes (Estrada 1982). Il faut souligner, parmi ces Dinoflagellés, la présence d'espèces benthiques et épiphytes (fixées sur des macroalgues) telles que *Prorocentrum mexicanum* et *P. lima*, qui sont occasionnellement remises en suspension dans des conditions de brassage important. Ces espèces ont également été décrites sur les côtes catalanes de Méditerranée (Vila *et al.* 2001a). L'espèce *P. lima* est fréquemment associée dans les régions tropicales et subtropicales à des épisodes de toxicité ciguatérique (Ciguatera Fish Poisoning, CFP) et diarrhéique (DSP) (Vila *et al.* 2001b). Notons également la présence de l'espèce toxique *Prorocentrum minimum* (production de toxines VSP, *Venerupin Shellfish Poisoning*), généralement présente dans des zones sous influence d'eau douce et enrichies en matière organique, et qui a été décrite comme dominante dans le panache Rhodanien (Videau & Leveau 1990). Les lagunes méditerranéennes constituent des écosystèmes particuliers, les échanges avec la mer et la circulation sont contrôlés par le vent et la pression atmosphérique. Leur faible profondeur entraîne un brassage permanent de la colonne d'eau (Vaulot & Frisoni 1986). Ces lagunes sont décrites comme «écosystèmes à Diatomées» (Jarry *et al.* 1990). En effet, le brassage permanent de la colonne d'eau favorise la croissance des Diatomées, et permet notamment la remise en suspension dans la colonne d'eau de genres benthiques à tychopélagiques tels que *Achnanthes*, *Grammatophora*, *Rhabdonema*, *Striatella*, *Licmophora*, *Diploneis*, *Amphora* ou *Navicula* (Ricard 1987, Thomas 1996). Ces genres ont été décrits comme caractéristiques des lagunes méditerranéennes (Jarry *et al.* 1991, Le Bec *et al.* 1997). L'importance de l'influence simultanée des apports marins et continentaux sur la structure des communautés phytoplanctoniques en milieu lagunaire explique la coexistence d'espèces d'eau douce et d'espèces marines telles que *Rhizosolenia fragilissima* (Jarry *et al.* 1991), seule diatomée planctonique identifiée ici comme caractéristique de Méditerranée.

<i>Grammatophora</i> spp. (Diatomée Pennale)	Environ 40 espèces, typiquement marines, benthiques à tychopélagiques des eaux littorales chaudes et tempérées à cosmopolites (Ricard 1987).
<i>Rhabdonema</i> spp. + <i>Striatella</i> spp. (Diatomées Pennales)	<i>Rhabdonema</i> spp. : une quinzaine d'espèces marines dont cinq communes. Espèces épiphytes, relativement fréquentes dans le plancton côtier des mers tempérées à tropicales (Ricard 1987). <i>Striatella</i> spp. : une dizaine d'espèces benthiques marines, parfois présentes dans le plancton côtier. Distribution tempérée à tropicale (Ricard 1987).
<i>Rhizosolenia fragilissima</i> (Diatomée Centrale)	Espèce planctonique (Ricard 1987).
<i>Asterionella glacialis</i> (Diatomée Pennale)	Espèce planctonique, néritique (Ricard 1987). Cosmopolite, abondante en eaux côtières tempérées à froides (Thomas 1996).
<i>Cerataulina pelagica</i> (Diatomées Centrale)	Espèce planctonique, cosmopolite (Thomas 1996), abondante en Manche et Mer du Nord (Hendey 1964).
<i>Rhizosolenia stolterfothii</i> (Diatomées Centrales)	Espèce planctonique, cosmopolite (Thomas 1996).
<i>Ebria tripartita</i> (Dinoflagellé)	Genre monospécifique marin surtout répandu dans les eaux tempérées et froides (Nézan & Piclet 1996)
<i>Chaetoceros</i> spp. (Diatomée Centrale)	Environ 400 espèces, genre planctonique, côtier ou océanique, cosmopolite (Thomas 1996).
<i>Achnanthes</i> spp. (Diatomée Pennale)	Une douzaine d'espèces marines et environ cinq espèces saumâtres : distribution géographique variable. Benthiques à tychopélagiques (Ricard 1987).
<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> (Dinoflagellés)	<i>Prorocentrum minimum</i> : espèce planctonique principalement estuarienne mais également néritique cosmopolite dans les eaux tempérées, halo et thermo – tolérante, photo-adaptative (Thomas 1996). <i>P. balticum</i> : espèce planctonique, eaux néritiques, répartition mondiale (Thomas 1996).
<i>Oxytoxum</i> spp. + <i>Corythodinium</i> spp. + <i>Oxyphysis oxytoides</i> (Dinoflagellés)	<i>Oxytoxum</i> spp. et <i>Corythodinium</i> spp. : genres marins, thermophiles. Abondants sur les côtes françaises d'atlantiques et de méditerranée (Nézan & Piclet 1996). Eaux tempérées chaudes et tropicales (Thomas 1996). <i>Oxyphysis oxytoides</i> : espèce marine, estuarienne, eaux chaudes (Thomas 1996).

Tableau 3.6 : spécificités écologiques des populations phytoplanctoniques identifiées comme caractéristiques de Méditerranée.

<p><i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> (Dinoflagellés)</p>	<p><i>Prorocentrum lima</i> : espèce néritique, préférence pour les habitats benthiques à substrats sableux, également en association épiphyte avec des macroalgues brunes ou rouges (Nézan & Piclet 1996). <i>P. mexicanum</i> : Néritique et estuarienne. Benthique à tychopélagique, eaux tropicales et subtropicales (Thomas 1996). Habitat dans des zones exposées au ressac ou sites protégé tels que les rades, les étangs et lagunes. Egalement en association épiphyte avec des macroalgues brunes ou rouges. En méditerranée sur le littoral français (Nézan & Piclet 1996).</p>
<p><i>Hemiaulus</i> spp. (Diatomée Centrale)</p>	<p>4 espèces planctoniques océaniques ou néritiques, tropicales à tempérées (Ricard 1987).</p>
<p><i>Licmophora</i> spp. (Diatomée Pennale)</p>	<p>Environ 50 espèces benthiques à tychopélagiques, largement répandues dans les eaux marines littorales du monde entier (Ricard 1987).</p>
<p><i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp. (Diatomées Pennales)</p>	<p><i>Navicula</i> spp. : genre très hétérogène. Espèces généralement benthiques à tychopélagiques, marines saumâtres et dulçaquicoles. Fréquent dans les eaux côtières (Ricard 1987). <i>Diploneis</i> spp. : environ 150 espèces, principalement marines et saumâtres, habituellement benthiques à tychopélagiques, souvent présentes dans le plancton côtier des mers tempérées principalement, mais également tropicales (Ricard 1987). <i>Amphora</i> spp. : environ 320 espèces en eaux marines et saumâtres, benthiques à planctoniques (Ricard 1987).</p>

Tableau 3.6 (suite) : spécificités écologiques des populations phytoplanctoniques identifiées comme caractéristiques de Méditerranée.

Les unités taxinomiques indiquées en grisé présentent des caractéristiques écologiques qui ne sont pas en adéquation avec les résultats de l'analyse. Les espèces *Asterionella glacialis* et *Cerataulina pelagica* sont observées dans les eaux tempérées à froides. L'espèce *Cerataulina pelagica* est notamment décrite comme caractéristique de Manche occidentale par Martin-Jezequel (1983). L'espèce *Rhizosolenia stolterfothii* est identifiée parmi les populations côtières du Golfe de Gascogne par Fernandez *et al.* (1991) et Varela (1992). Elle n'est pas identifiée dans les études portant sur les communautés phytoplanctoniques de Méditerranée. Enfin, le genre *Chaetoceros* regroupe de nombreuses espèces, à répartition géographique variable, et si certaines d'entre elles sont fréquentes en Méditerranée (Jarry *et al.* 1990, Estrada *et al.* 1999), elles sont également très souvent citées parmi les populations phytoplanctoniques de Manche (Martin-Jezequel 1983, Ryckaert *et al.* 1983) et du Golfe de Gascogne (Fernandez *et al.* 1991, Varela 1992, Fernandez & Bode 1994).

3.4. Conclusion

Afin de décrire les principaux schémas de variabilité des populations microalgales observées sur les côtes de France métropolitaine, et après avoir sélectionné les espèces ou groupes d'espèces pour lesquelles on dispose de séries temporelles régulièrement échantillonnées et qualifiées, nous avons commencé par rechercher d'éventuelles homogénéités géographiques (*i.e.* identifier des zones géographiques au sein desquelles les populations phytoplanctoniques présentent des modalités de variabilité temporelle communes). La première étape a consisté à identifier la composante temporelle des populations phytoplanctoniques commune à l'ensemble des sites d'échantillonnage. Cette composante temporelle a ensuite été retirée afin d'examiner les spécificités locales. Les résultats obtenus ont montré que les données récoltées dans le cadre du REPHY constituent une base pertinente pour la description des caractéristiques écologiques des communautés phytoplanctoniques observées sur le littoral de France métropolitaine. Cependant, l'acquisition régulière de telles données entraîne des contraintes matérielles (séries temporelles irrégulières, résolution taxinomique variable d'un laboratoire à l'autre, difficultés d'identification taxinomique) ; malgré un pré-traitement méticuleux, l'examen des résultats a mis en évidence la persistance de certains artefacts ; aussi, leur interprétation a du faire l'objet d'une attention particulière.

L'analyse de la variabilité temporelle à grande échelle géographique a permis d'identifier deux composantes (intra et inter annuelles) communes à l'ensemble des sites. La variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques observées sur le littoral français est principalement gouvernée par une composante saisonnière marquée. La description du cycle saisonnier des populations phytoplanctoniques a permis de mettre en évidence le schéma de succession classique des communautés phytoplanctoniques en domaine tempéré, de communautés dominées par des Diatomées en hiver au printemps vers des communautés phytoplanctoniques dominées par des Dinoflagellés en été. Le retrait du signal saisonnier a mis en évidence de faibles fluctuations inter-annuelles. Si l'interprétation de ces fluctuations s'est révélé délicate (25% seulement de variance expliquée et persistance du biais observateur), l'identification de populations phytoplanctoniques présentant une forte variabilité inter-annuelle a permis de mettre en relation le développement anormal d'une population phytoplanctonique nuisible avec des conditions hydroclimatiques exceptionnelles.

Le retrait de la composante temporelle commune à l'ensemble des sites a permis d'isoler les spécificités propres à chaque site d'échantillonnage. **L'étude des dissimilitude locales** a ensuite consisté en une analyse comparative de la variabilité temporelle des communautés phytoplanctoniques recensées sur 20 sites d'échantillonnage. Elle a permis d'établir une typologie géographique des populations phytoplanctoniques observées sur le littoral de France métropolitaine. L'analyse de données tridimensionnelles (unités taxonomiques x dates x sites) requiert l'utilisation de méthodes statistiques appropriées. La méthode STATIS, utilisée dans cette étude, est une méthode pertinente pour l'étude globale d'un ensemble de données complexe. En effet, l'analyse simultanée de l'ensemble des tableaux sites a permis d'établir une structure géographique traduisant la variabilité temporelle des communautés phytoplanctoniques. Trois zones géographiques homogènes ont été distinguées : la Manche occidentale, le Golfe de Gascogne et la Méditerranée. Les espèces responsables de la structure géographique ont ensuite été identifiées. Parmi les 43 unités taxinomiques identifiées, 8 présentaient des caractéristiques écologiques qui n'étaient pas en adéquation avec les résultats obtenus, laissant supposer des erreurs d'identification. Le retrait de ces unités taxinomiques n'a pas eu d'influence sur l'interprétation des résultats (*cf.* annexe 4). La connaissance de l'écologie des populations phytoplanctoniques associées aux différentes régions a permis de décrire les grandes caractéristiques biogéographiques des

communautés phytoplanctoniques observées sur les côtes françaises. Elle confirme l'importance du rôle des facteurs hydrodynamiques sur la distribution géographique des communautés phytoplanctoniques observées sur le littoral français. Malgré la localisation côtière des points d'échantillonnage du REPHY qui sont soumis à d'importants apports anthropiques, les propriétés hydrodynamiques générales des différentes régions (conditionnées par les apports fluviaux, les courants de marée, le vent ...) semblent jouer un rôle prépondérant. Ce résultat constitue une base pertinente pour une analyse approfondie de l'influence des facteurs environnementaux sur la structure des communautés phytoplanctoniques. En effet, cette étude s'inscrit dans un contexte descriptif, mais le rôle des facteurs hydrodynamiques peut être examiné en intégrant simultanément des descripteurs physiques de l'environnement et des descripteurs des communautés phytoplanctoniques. Cette approche devrait notamment permettre l'identification des conditions environnementales favorables au développement de populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles. Elle sera utilisée dans la dernière partie de cette étude afin de décrire les conditions physiques associées au développement récurrent de *Dinophysis* dans le Mor-Bras.

Chapitre 4 - Recherche des facteurs hydroclimatiques influant sur la variabilité temporelle du genre *Dinophysis* dans le Mor-Bras

4.1. Problématique et contexte de l'étude	107
4.1.1. <i>Les espèces phytoplanctoniques productrices de toxines sur les côtes françaises : le cas particulier de Dinophysis dans le Mor-Bras.....</i>	107
4.1.2. <i>Le genre Dinophysis : biologie et écologie et dynamique des populations.....</i>	109
a) Biologie.....	109
b) Ecologie et dynamique des populations : rôle des facteurs environnementaux.....	112
4.1.3. <i>Dinophysis dans le Mor-Bras.....</i>	116
4.2. Stratégie d'analyse des données	120
4.2.1. <i>Recherche de descripteurs de la dynamique pluriannuelle de Dinophysis dans le Mor-Bras.....</i>	120
a) Présentation de la zone d'étude.....	120
b) Présentation des données collectées dans le cadre du REPHY.....	121
c) Description de la dynamique de <i>Dinophysis</i> dans le Mor-Bras : variabilité géographique et variabilité temporelle.....	124
d) Identification de descripteurs de la dynamique pluriannuelle de <i>Dinophysis</i> dans le Mor-Bras : définition «d'épisodes annuels».....	126
4.2.2. <i>Recherche de variables physiques décrivant la variabilité hydroclimatique.....</i>	128
a) Le modèle hydrodynamique du Golfe de Gascogne.....	128
b) Descripteurs physiques sélectionnés.....	129
4.2.3. <i>Mise en relation des descripteurs biologiques et des variables physiques.....</i>	135
4.3. Résultats.....	136
4.3.1. <i>Identification de zones homogènes.....</i>	136
4.3.2. <i>Description des conditions biologiques et physiques associées à l'apparition de Dinophysis.....</i>	140
a) Assemblages planctoniques associés à l'épisode à <i>Dinophysis</i>	141
b) Description des conditions physiques associées à l'apparition de <i>Dinophysis</i>	142

4.3.3. Mise en relation des indicateurs associés à l'apparition de Dinophysis et des descripteurs physiques	153
a) Démarche	153
b) Hypothèse à la côte	155
c) Hypothèse au large	158
4.4. Discussion.....	161
4.4.1. Découpage du Mor-Bras en trois zones homogènes	161
4.4.2. Conditions associées à l'apparition de Dinophysis.....	162
a) Communautés phytoplanctoniques	162
b) Variables physiques	163
4.4.3. Rôle des facteurs hydroclimatiques.....	164
a) Conditions hydrologiques	164
b) Vent	167
4.5. Conclusion	169

La dynamique des populations phytoplanctoniques est influencée par de nombreux facteurs environnementaux (hydrodynamiques, physico-chimiques et biologiques) qui interagissent. Lorsque l'on s'intéresse à l'apparition d'efflorescences algales ou d'événements de toxicité, l'ensemble de ces interactions doit être pris en compte. De manière générale, les efflorescences algales sont associées à des conditions hydroclimatiques où le vent, les contraintes météorologiques et les courants sont les facteurs déterminants en phase finale (Maestrini & Granéli 1991, Rhodes *et al.* 1993). Cependant, il est souvent difficile d'identifier la cause directe à l'origine du développement d'un événement toxique ou nuisible. La mise en évidence des facteurs environnementaux précurseurs de ces phénomènes a fait l'objet de nombreuses études portant sur des zones précises. Les conditions du milieu à l'origine de tels événements sont complexes, et spécifiques de l'aire géographique considérée, ainsi que de l'espèce responsable. Le chapitre 3 a mis en évidence l'importance des facteurs hydroclimatiques sur la structure et la dynamique des communautés phytoplanctoniques observées le long des côtes françaises. Parmi les populations phytoplanctoniques responsables de la typologie géographique, seules deux d'entre elles, identifiées comme caractéristiques du Golfe de Gascogne, sont productrices de toxines et présentent un risque pour la santé publique : les genres *Dinophysis* et *Pseudo-nitzschia*. La présence de toxines amnésiantes associée à des blooms de *Pseudo-nitzschia* n'a été détectée qu'une seule fois sur le littoral français. En revanche le genre *Dinophysis* est fréquemment responsable d'épisodes de toxicité sur l'ensemble des côtes françaises, et plus particulièrement sur les côtes atlantiques, dans le Mor-Bras (Bretagne sud). Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est de rechercher les facteurs hydroclimatiques influant de manière prépondérante sur la variabilité temporelle de *Dinophysis* dans le Mor-Bras.

4.1. Problématique et contexte de l'étude

4.1.1. Les espèces phytoplanctoniques productrices de toxines sur les côtes françaises : le cas particulier de *Dinophysis* dans le Mor-Bras

Les efflorescences algales, associées ou non à la production de toxines, bien qu'étant des phénomènes naturels *sensu stricto*, semblent être en expansion, aussi bien par leur nombre, que par leur fréquence et leur intensité (*cf.* chapitre 1.3). L'importance des dommages causés par les efflorescences algales toxiques ou nuisibles, tant dans le domaine de la santé humaine que vis-à-vis des ressources et de l'écosystème marin, est telle que l'acquisition de connaissances sur les mécanismes qui favorisent leur développement est désormais primordiale. Bien que la France ait été relativement épargnée jusqu'en 1983, date à laquelle près de 3000 cas d'intoxications de type DSP (*Diarrhetic Shellfish Poisoning*) associées à la présence du genre *Dinophysis* ont été recensés en Bretagne sud, des populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles sont désormais fréquemment observées sur le littoral (*cf.* chapitre 1.3.2). En outre, les données récoltées dans le cadre du REPHY ont permis de mettre en évidence une expansion des efflorescences algales le long des côtes françaises (Belin 1993).

Parmi les nuisances associées à ces phénomènes, l'une des formes les plus répandues à travers le monde est le risque pour la santé publique associé à la production de DSP (Aubry *et al.* 2000). Ces toxines sont principalement produites par des Dinoflagellés appartenant aux genres *Dinophysis* et *Prorocentrum*. Les épisodes de toxicité associés à la présence de DSP ont été décrits dans de nombreuses zones côtières, comme par exemple, sur les côtes européennes d'Atlantique et Méditerranée (Lassus *et al.* 1988), et semblent en expansion aussi bien dans l'espace que dans le temps (*e.g.* Smayda 1990, Hallegraeff 1993, Anderson

1994). Les espèces appartenant au genre *Dinophysis* sont les principaux organismes responsables de la présence de toxines DSP dans les bivalves sur les côtes européennes (Marin *et al.* 2001). La détection de toxines diarrhéiques dans les coquillages, associées à la présence du genre *Dinophysis*, est notamment en augmentation sur le littoral français, représentant la principale cause de risque pour la santé publique (Belin 1993, Belin & Raffin 1998). Malgré la mise en évidence de l'expansion des effets nuisibles associés à la présence de ces toxines, ainsi que l'acquisition de connaissances sur la distribution et la dynamique du genre *Dinophysis*, les conditions environnementales favorisant son développement ne sont toujours pas identifiées (Delmas *et al.* 1992). En effet, les caractéristiques biologiques et écophysiologicals de la plupart des espèces du genre *Dinophysis* ne sont pas connues, en particulier à cause de l'impossibilité d'obtenir des cultures viables *in vitro*. En conséquence, l'acquisition de connaissances sur la biologie et l'écologie du genre *Dinophysis* suscite un important effort de recherche scientifique, notamment concernant la compréhension de son cycle biologique, de ses stratégies de reproduction, de son mode de nutrition, ou bien encore de sa production toxique.

La présence régulière du genre *Dinophysis* sur les côtes françaises représente un risque pour la santé publique, et donne fréquemment lieu à des arrêtés préfectoraux d'interdiction de commercialisation et de ramassage des coquillages ayant des conséquences économiques importantes sur l'activité conchylicole. *Dinophysis* est observé régulièrement sur l'ensemble du littoral français, seules quelques zones étant touchées plus sporadiquement (*cf.* chapitre 1.3.2.). Ce Dinoflagellé n'est pas un genre proliférant à proprement parler, il n'a été signalé que rarement comme responsable d'efflorescences, ou bien comme dominant à l'intérieur de la communauté phytoplanctonique (Maestrini *et al.* 1997). Cependant, sa présence dans le milieu, même à faible concentration (quelques centaines de cellules par litre) entraîne presque systématiquement la présence de toxines dans les coquillages. La mise en place du REPHY en 1984 a permis d'identifier plusieurs «zones problématiques» affectées par le développement récurrent de *Dinophysis* : la partie nord de l'estuaire de la Seine, à Antifer (en Normandie), la baie de Douarnenez et le Mor-Bras (Bretagne sud) (Lassus *et al.* 1991). De nombreuses études ont été menées afin de déterminer les facteurs environnementaux favorisant le développement de *Dinophysis* dans ces zones géographiques (*e.g.* Lassus *et al.* 1986, Ménesguen *et al.* 1990, Lassus *et al.* 1993, Soudant 1997). Cependant, les situations sont spécifiques à chaque zone : par exemple, les conditions hydrologiques favorables au développement de *Dinophysis* (*e.g.*, les apports fluviaux), ou bien les maxima estivaux de concentration (de l'ordre de 10^3 cellules.L⁻¹ dans le Mor-Bras et de 10^6 cellules.L⁻¹ à Antifer) varient considérablement d'une zone à l'autre (Lassus *et al.* 1991). Des campagnes de mesures de concentrations de *Dinophysis* ainsi que de variables hydrologiques (*e.g.* température et salinité) ont été menées depuis 1983 dans le Mor-Bras, et 1986 à Antifer afin de comprendre les mécanismes initiant les *blooms* de *Dinophysis*. Cependant, les relations entre les différents paramètres influant sur la dynamique de *Dinophysis* (régime de vents, salinité de surface, stratification de la colonne d'eau ...) sont étroites, aussi est-il difficile de juger et de quantifier l'effet de chacun.

Ces études mettent en évidence la nécessité de disposer d'informations à long terme décrivant la variabilité pluri-annuelle à la fois des abondances de *Dinophysis*, mais également des facteurs environnementaux susceptibles d'influencer sa dynamique. Les données collectées dans le cadre du REPHY permettent de décrire la variabilité spatio-temporelle du genre *Dinophysis* sur des points répartis sur l'ensemble du littoral français. Les dénombrements phytoplanctoniques sont accompagnés de mesures de variables physiques (température, salinité et turbidité), mais d'autres facteurs jouant un rôle primordial sur la dynamique des populations de *Dinophysis* doivent être pris en compte. Les facteurs hydroclimatiques, tels que le vent ou bien l'état de stratification de la colonne d'eau, ont notamment été décrits comme des processus importants dans l'explication de la variabilité spatio-temporelle des populations de *Dinophysis*. La modélisation hydrodynamique permet de définir des descripteurs de l'environnement hydrodynamique, comme par exemple, la

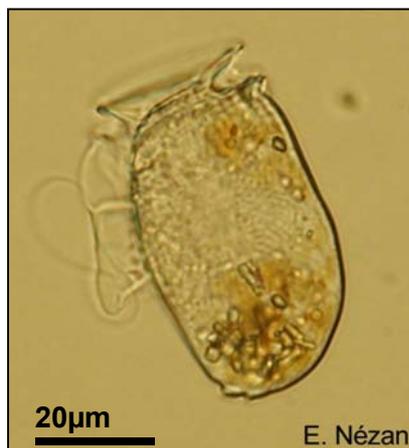
capacité de mélange de la colonne d'eau, paramètre dont on sait qu'il joue un rôle important dans la dynamique des populations phytoplanctoniques (cf. chapitre 1.2). Les descripteurs physiques issus des modèles hydrodynamiques ont pour intérêt de discriminer l'influence de différents processus physiques sur la dynamique et le mélange des masses d'eaux. Ils offrent ainsi une information pertinente pour examiner l'influence de descripteurs synthétiques de l'environnement physique sur la dynamique des populations de *Dinophysis*. Afin de caractériser l'influence des «forçages» physiques sur la variabilité temporelle de *Dinophysis*, cette étude utilisera des descripteurs synthétiques issus du modèle hydrodynamique développé dans le Golfe de Gascogne (Lazure & Jegou 1998), disponibles dans l'une des trois zones soumises au développement récurrent du genre *Dinophysis* : le Mor-Bras. L'objectif est de déterminer des «typologies» des conditions physiques (e.g. régimes de vents, état de stratification de la colonne d'eau) favorables au développement de *Dinophysis*. L'utilisation de tels descripteurs présente divers intérêts, notamment dans le cadre du REPHY, et en particulier, celui de pouvoir disposer de «signaux d'alerte». Le choix des descripteurs physiques sera motivé par la connaissance des facteurs environnementaux qui influent sur la dynamique de *Dinophysis* en général, et plus particulièrement sur les facteurs identifiés comme prépondérants dans le Mor-Bras.

4.1.2. Le genre *Dinophysis* : biologie et écologie et dynamique des populations

Le genre *Dinophysis* appartient à la classe des Dinoflagellés. Les caractéristiques éco-physiologiques des Dinoflagellés, ainsi que les conditions environnementales favorisant leur développement, ont été présentées dans le chapitre 1.4. Le paragraphe qui suit décrit sommairement les caractéristiques biologiques et écologiques spécifiques au genre *Dinophysis*, ainsi que l'état des connaissances sur les conditions environnementales favorisant son développement dans la zone étudiée : le Mor-Bras.

a) Biologie

- Morphologie



Le genre *Dinophysis* (classe des Dinoflagellés, ordre des Dinophysales et famille des Dinophysacées) compte environ 200 espèces, parmi lesquelles une dizaine produisent des toxines (e.g. *D. cf. acuminata*, *D. acuta*, *D. fortii*, *D. caudata*, *D. cf. sacculus* ... ; Hallegraeff *et al.* 1995). Les cellules mesurent 30 à 100 μm et sont caractérisées par la présence de deux collerettes bordant le sulcus et le cingulum abritant chacun deux flagelles. De nombreuses variations morphologiques sont observées entre les différentes espèces et à l'intérieur d'une même espèce. Les variations morphologiques intra-spécifiques peuvent être liées à des variations des facteurs environnementaux, différents morphotypes se succédant pendant l'année (Bravo 1995), ou bien correspondent à divers stades du cycle biologique

de l'espèce (Caroppo 2001).

- *Cycle biologique*

Aucune culture viable n'ayant été obtenue, le cycle biologique de *Dinophysis* est mal connu. Le mode de reproduction classique des Dinophysales s'effectue par division cellulaire végétative, aucune reproduction sexuée n'ayant été observée jusqu'à présent à l'intérieur de cet ordre (Sournia *et al.* 1991b). Cependant, pour le genre *Dinophysis* l'observation de certains morphotypes de petite taille (qui pourraient être des gamètes) ainsi que d'autres dépourvues de flagelle (assimilés à des kystes) peuvent laisser supposer la présence d'une reproduction sexuée sans distinction morphologique entre les cellules végétatives et les gamètes (mais avec des différences de taille) (Reguera *et al.* 1995, Maestrini *et al.* 1997, Reguera & Gonzalez Gil 2001). Le mode de reproduction sexuée a été associé à une forme enkystée, mais le processus de déenkystement n'a jamais été observé dans des sédiments prélevés *in situ*. Si une forme de dormance n'est pas clairement identifiée, en revanche, il semblerait que le genre *Dinophysis* soit présent toute l'année, y compris en hiver à faibles concentrations (Vila *et al.* 2001a en Méditerranée), et se développerait lorsque les conditions du milieu sont favorables.

- *Taux de croissance*

Bien qu'aucune culture viable de populations de *Dinophysis* n'ait pu être obtenue, certains aspects biologiques ou physiologiques peuvent être appréhendés par des mesures ou des expérimentations *in situ*. Des taux de croissance ont ainsi pu être estimés à partir de cellules isolées du milieu naturel. Cependant les mesures de taux de croissance sont très variables selon la méthode utilisée d'une part, mais également entre espèces, ainsi que pour une même espèce, d'une aire géographique à l'autre et d'une période de l'année à l'autre. Les trois méthodes les plus communément utilisées pour estimer les taux de croissance des populations phytoplanctoniques sont : i) la méthode du cycle cellulaire qui utilise des marqueurs cytologiques ou biochimiques pour identifier les cellules à différents stade de division, les taux de croissance étant estimés en calculant le pourcentage de cellules issues d'une récente division, ii) la méthode au C¹⁴ qui mesure le taux de croissance en estimant l'augmentation de la biomasse totale en fonction des taux de carbone assimilés, et enfin iii) la méthode d'observation en mésocosme qui évalue le taux de croissance en fonction de l'augmentation du nombre de cellules (Furnas 1990). Cette dernière méthode prend en compte les pertes liées à la mortalité des cellules. Le tableau 4.1 présente les taux de croissance nets exprimés en nombre de divisions cellulaires par jour pour différentes espèces de *Dinophysis*. L'examen de ce tableau met en évidence d'importantes différences entre espèces ainsi que pour une même espèce. Les écarts entre les valeurs relatives à une même espèce peuvent découler des différences de conditions de croissance, mais également du protocole utilisé (prise en compte ou non des pertes associées à la mortalité des cellules comme, par exemple, celles dues au broutage par le zooplancton) (Maestrini *et al.* 1997).

Espèce	Taux de division (div.j ⁻¹)	Région	Méthode	Référence
<i>Dinophysis</i> spp.	0.25	Côtes atlantiques françaises (juin 1990)	Variations de concentration cellulaire	Delmas <i>et al.</i> 1993
<i>D. cf. acuminata</i>	0.32 (juin) 0.18 (oct.)	Côtes de Galice (1994)	Cycle cellulaire	Reguera <i>et al.</i> 1995
	0.37	Antifer	C ¹⁴	Berland <i>et al.</i> 1994
	0.59	Skagerrak (Suède)	C ¹⁴	Granéli <i>et al.</i> 1997
	0.52-0.73	Côtes atlantiques françaises et Skagerrak (Suède)	C ¹⁴	Granéli <i>et al.</i> 1995
	0.97	Long Island Sound (USA, juillet 1987)	Cycle cellulaire	Chang & Carpenter 1991
<i>D. cf. sacculus</i>	0.13-0.24	Méditerranée (mai/juin)	Cycle cellulaire	Garces & Maso 2001
<i>D. acuta</i>	0.16	Côtes de Galice (octobre 1994)	Cycle cellulaire	Reguera <i>et al.</i> 1995
	0.36-0.45	Côtes atlantiques françaises et Skagerrak (Suède)	C ¹⁴	Granéli <i>et al.</i> 1995
<i>D. tripos</i>	0.31	Côtes de Galice (octobre 1994)	Cycle cellulaire	Reguera <i>et al.</i> 1995
<i>D. norvegica</i>	0.25-0.38	Côtes atlantiques françaises et Skagerrak (Suède)	C ¹⁴	Granéli <i>et al.</i> 1995
<i>D. caudata</i>	0.28	Côtes de Galice (octobre 1994)	Cycle cellulaire	Reguera <i>et al.</i> 1995

Tableau 4.1 : taux de divisions nets par jour estimés pour différentes espèces de *Dinophysis*.

- *Nutrition*

Certaines espèces de *Dinophysis* contiennent des chloroplastes (e.g. *Dinophysis* cf. *acuminata*), d'autres n'en contiennent pas (e.g. *D. rotundata*). L'origine des chloroplastes est endosymbiotique. Le mode de nutrition est varié et peut être autotrophe, hétérotrophe ou mixotrophe (association des modes de nutrition auto- et hétérotrophes). Des cas de phagotrophie sont également observés chez certaines espèces, comme par exemple, *Dinophysis rotundata* (Hansen 1991).

b) Ecologie et dynamique des populations : rôle des facteurs environnementaux

La dynamique des populations de *Dinophysis* est complexe et peut être liée à de nombreux facteurs environnementaux. Les espèces du genre *Dinophysis* ne se développent pas à de fortes concentrations (exceptionnellement supérieures 10^5 cellules par litre). Les variations de densité dans les baies et les estuaires peuvent être dues à des facteurs physiques (stratification, courants résiduels superficiels, vents dominants), à un déterminisme interne lié à la biologie des espèces (e.g. germination de kystes hivernaux, multiplication de cellules en dormance) ou à des apports en sels nutritifs ou en facteurs de croissance (Sournia *et al.* 1991b).

- **Facteurs physico-chimiques influant sur la croissance de *Dinophysis***

- Température et salinité

Le rôle de ces deux paramètres sur la croissance de *Dinophysis* n'a pas fait l'objet de recherche de laboratoire, les données actuellement disponibles concernent donc principalement la relation entre les variations de ces paramètres et les changements de densité cellulaire au sein des communautés naturelles.

L'influence de la température et de la salinité sur le développement de *Dinophysis fortii* le long des côtes japonaises a été mise en évidence par plusieurs études (Igarashi 1986, Iwasaki 1986). Ces auteurs ont observé que des cellules de *D. fortii* indétectables en hiver apparaissaient dès que la température dépassait 10°C ; la gamme de salinité favorable au développement de l'espèce étant comprise entre 33 et 35 (PSS78). Plus récemment, Koike *et al.* (2001) ont montré que l'espèce se développe dans la baie d'Okkirai (au nord du Japon) à des concentrations supérieures à 20 cellules.L⁻¹ lorsque la température est comprise entre 10.1°C et 15.3°C , et qu'elle n'est observée que lorsque la salinité est comprise entre 32.9 et 33.2 (PSS78).

De tels *preferenda* thermo-halins n'ont pas été aussi clairement identifiés pour les autres espèces de *Dinophysis*. En effet, si certains auteurs mettent en évidence un développement favorisé par une augmentation de la température, ils ne proposent pas de gamme thermo-haline préférentielle. Par exemple, Delmas *et al.* (1992) mettent en évidence une corrélation positive du développement de *Dinophysis* spp. avec une augmentation de la température, en revanche, l'espèce *D. caudata* est décrite comme thermotolérante et présente en hiver en mer adriatique (Sidari *et al.* 1995). Le développement du genre *Dinophysis* est associé à des faibles salinités dans le golfe de Trieste (Cabrini *et al.* 1995). Sur les côtes du Portugal, les blooms de *Dinophysis* cf. *acuminata* sont observés pour des gammes de température et de salinité de $13\text{-}16^{\circ}\text{C}$ et $35.6\text{-}35.9$ (PSS78) (Palma *et al.* 1998). En Méditerranée (lagune de Varano, Italie), *D. cf. sacculus* semble se développer préférentiellement dans des eaux réchauffées, les maxima d'abondance étant corrélés aux maxima de température, la même étude ne met en évidence aucune relation entre le développement de l'espèce et la salinité (Caroppo *et al.* 2001). Ainsi, de nombreuses informations peuvent être trouvées dans la littérature, parfois contradictoires. En outre, il est difficile de discriminer l'effet direct de ces deux paramètres de l'effet sur la stratification thermo-haline.

➤ Intensité lumineuse

La mobilité des Dinoflagellés leur permet de se déplacer activement vers la zone euphotique. Cependant, en dépit de leur phototactisme positif, les Dinoflagellés sont inhibés par une forte luminosité (cf. chapitre 1.4). Des études menées sur la réaction de populations naturelles de *Dinophysis* isolées en laboratoire à des variations d'intensité lumineuse ont mis en évidence une tolérance du genre aux forts éclaircissements plus importante que chez d'autres Dinoflagellés (Maestrini *et al.* 1997).

➤ Nutriments

La corrélation entre *Dinophysis* et nutrilités n'est pas établie : si certaines zones (comme, par exemple, le Mor-Bras) présentent des teneurs élevées en nutriments associées à d'importantes concentrations en *Dinophysis*, les mêmes concentrations peuvent être observées dans des zones pauvres en nutriments et à stratification thermique ou haline basse (comme la baie de Douarnenez) (Lassus *et al.* 1989). Delmas *et al.* (1992, 1993) n'ont trouvé aucune relation entre la croissance de *Dinophysis* et la disponibilité en nutriments minéraux dissous. En outre, ces mêmes études montrent que *Dinophysis* se développe après d'importants blooms à Diatomées, dans un milieu appauvri en nutriments. De même, lors d'une étude en mer Adriatique, la croissance des espèces *D. cf. sacculus*, *D. caudata*, *D. rotundata*, *D. fortii* et *D. tripos* s'est révélée indépendante de la teneur en nitrites, nitrates, phosphates et silicates (Aubry *et al.* 2000). Cependant, l'absence de relation entre la croissance de *Dinophysis* et la concentration en nutriments est en contradiction avec l'hypothèse sur ses besoins nutritionnels (Ménesguen *et al.* 1990). Par ailleurs, certaines études ont mis en évidence des corrélations entre la croissance du genre et la concentration en nutriments, comme par exemple dans le panache de la Seine, où le développement de *Dinophysis* est associé à de fortes concentrations en nitrates (Lassus *et al.* 1991). En Méditerranée, Caroppo *et al.* (2001), mettent en évidence une corrélation entre la croissance de *Dinophysis* et la teneur en nitrates et en ammonium. Ainsi, une corrélation directe entre la croissance de *Dinophysis* et la teneur en sels nutritifs semble difficile à établir, notamment du fait de l'absence de connaissances précises, acquises en laboratoire, sur le mode de nutrition des différentes espèces.

➤ Turbulence

L'absence relative de turbulence est considérée comme favorisant le développement des Dinoflagellés (cf. chapitre 1.4). La turbulence affecte plusieurs processus physiologiques, comme, par exemple, la capacité à prélever des nutriments, elle contrôlerait ainsi en partie la compétition interspécifique (Estrada *et al.* 1987b). Elle a également un effet sur la croissance des Dinoflagellés, ainsi que sur les divisions mitotiques (Thomas & Gibson 1990, Berdalet & Estrada 1993). L'effet de la turbulence sur la croissance du genre *Dinophysis* n'a pu être examinée en laboratoire. Cependant, de nombreuses études ont mis en évidence l'importance du rôle de la turbulence sur le développement des populations de *Dinophysis* en milieu naturel. Ainsi, la stratification de la colonne d'eau induite par la température ou par la salinité, joue un rôle prépondérant sur le développement de *Dinophysis*. Cependant, le rôle distinct de ces deux paramètres est difficile à identifier. Par exemple, Delmas *et al.* (1993) ont mis en relation le développement de *Dinophysis* et la stratification thermique de la colonne d'eau. Sur les côtes irlandaises, Raine *et al.* (1990), en comparant une baie à stratification thermique avec une zone portuaire à stratification haline, ont observé que seule la stratification d'origine thermique favorisait l'accumulation et la dominance des Dinoflagellés.

- **Facteurs hydroclimatiques influant sur la dynamique des populations de *Dinophysis***

Les facteurs hydroclimatiques peuvent jouer un rôle important dans les processus de transport et d'accumulation des populations phytoplanctoniques :

En baie de Seine, l'accumulation de *Dinophysis* dans la zone côtière, et notamment à Antifer, est favorisée par un régime de vent de sud-ouest, en revanche des vents dominants de nord-est entraînent une dispersion des cellules vers le large (Lassus *et al.* 1993, Soudant *et al.* 1997). En mer Adriatique, les régimes de vents (direction et faible intensité) ainsi que l'augmentation de la température (*via* la stratification thermique) sont apparus comme étant les facteurs déterminants pour le développement de *Dinophysis* ainsi que pour l'explication de sa distribution spatiale (Aubry *et al.* 2000).

L'hydrodynamisme de la zone, et la circulation générale des masses d'eau peuvent également contribuer à des phénomènes d'accumulation des populations de *Dinophysis* le long de fronts ou de zones semi-fermées. Les travaux japonais mettent en évidence l'importance du rôle de la dérive nord du courant océanique chaud Akashiwo sur la distribution côtière des populations de *D. fortii* (Iwasaki 1986). En outre, les upwellings et les marées joueraient également un rôle important dans le transport des cellules du large vers les zones conchylicoles. De même, sur le littoral français, les courants résiduels locaux associés à la configuration de la zone géographique semblent jouer un rôle prépondérant dans l'accumulation de populations de *Dinophysis* dans des baies ou des estuaires (Bretagne sud, Antifer, Baie de Seine ...). Les variations de densité des populations de *Dinophysis* dans ces zones pourraient en effet être liées à divers processus physiques tels que la stratification de la colonne d'eau, les courants résiduels superficiels et les vents dominants (Lassus *et al.* 1988, Soudant *et al.* 1997). Ainsi, si certaines espèces peuvent être présentes toute l'année en zones côtières, d'autres seraient introduites dans les estuaires et baies grâce à des courants et à des conditions du milieu favorables à leur développement (Delmas *et al.* 1992).

Enfin, de fortes concentrations de *Dinophysis* ont été associées à des oscillations positives de la North Atlantic Oscillation (NAO) dans le fjord de Gullmar en Suède (Belgrano *et al.* 1999). La NAO (différence de pression atmosphérique entre les Açores et l'Islande) représente les variations climatiques ; elle a une forte influence sur les régimes de vents d'ouest en Atlantique nord. Elle joue un rôle important sur la circulation océanique dans cette zone. Les variations climatiques en Atlantique nord depuis 30 ans pourraient être une des causes des augmentations des abondances du phytoplancton. Ce résultat prouve l'importance de la prise en compte des forçages physiques pour comprendre le fonctionnement des systèmes pélagiques, et notamment pour expliquer les événements toxiques en milieu côtier. Les *blooms* de *Dinophysis* observés à la côte se développeraient au large et seraient ramenés à la côte par advection (Belgrano *et al.* 1999).

- **Interaction avec la communauté phytoplanctonique et broutage par le zooplancton**

Les études s'intéressant à la structure des communautés phytoplanctoniques, et aux relations inter-spécifiques sont plus rares. Cependant le genre *Prorocentrum* a été décrit comme co-occurent avec *Dinophysis* par plusieurs auteurs, ces deux genres présentant des similitudes physiologiques (Lassus *et al.* 1988, Cabrini *et al.* 1995, Maestrini *et al.* 1996). D'autres Dinoflagellés présentent une distribution temporelle similaire à celle du genre *Dinophysis* : l'espèce *Gymnodinium catenatum* est décrite comme accompagnatrice de *D. acuta* dans les assemblages phytoplanctoniques observés sur les côtes de Galice (Reguera *et al.* 1993a, Blanco *et al.* 1998). *Scrippsiella* spp., *Prorocentrum micans* et *Ceratium fusus* sont dominants dans les assemblages phytoplanctoniques des côtes de Galice lorsque les maxima de concentration de *D. cf. acuminata* sont atteints (Reguera *et al.* 1993b).

Les interactions entre *Dinophysis* et le zooplancton sont peu connues du fait de l'absence d'expérimentations en laboratoire. Certaines études ont montré que les toxines diarrhéiques étaient potentiellement allélopathiques (Carlsson *et al.* 1995). Granéli *et al.* (1995) ont mis en évidence des mortalités de copépodes qui avaient ingéré *Dinophysis cf. acuminata*. Ceci pourrait être l'explication pour laquelle la croissance de cette espèce, et probablement celle d'autres espèces de *Dinophysis*, ne serait pas affectée (ou peu affectée) par des pertes liées au broutage par le zooplancton.

Cette présentation sommaire des caractéristiques biologiques et écologiques du genre *Dinophysis*, montre que malgré de nombreuses études, les connaissances actuelles sur la physiologie et le cycle biologique de *Dinophysis*, ainsi que sur l'influence des facteurs environnementaux sur sa dynamique, restent limitées (Caroppo *et al.* 2001). Néanmoins, des informations convergentes ont permis de mettre en évidence l'importance de facteurs environnementaux sur le développement de *Dinophysis*, tels que les effets négatifs de la turbulence et de vents forts, l'importance de la stabilité de la colonne d'eau et de la stratification thermique ou haline, ou bien le rôle de paramètres physiques (marée, upwellings, courants océaniques ...) dans le processus de transport et d'accumulation des populations dans les zones côtières. En revanche, l'influence d'autres facteurs tels que le rôle des nutriments et de la prédation restent particulièrement difficiles à caractériser.

4.1.3. *Dinophysis* dans le Mor-Bras

Suite à des épisodes importants de toxicité DSP en 1978, 1981 et 1983, le développement récurrent de *Dinophysis* dans le Mor-Bras a fait l'objet de nombreuses études (e.g., Lassus *et al.* 1985, Ménesguen *et al.* 1990). Parmi celles ci, d'importantes informations ont été collectées dans le cadre de campagnes entre 1983 et 1988, durant les mois d'été, qui ont permis d'examiner la répartition bathymétrique et spatiale du genre sur toute la zone d'étude et d'identifier les facteurs environnementaux favorables à son développement.

- L'analyse des données récoltées en 1983 et 1984 (Maggi *et al.* 1984, Lassus *et al.* 1985) a permis d'établir que le genre *Dinophysis* se développe dans un milieu appauvri en nutriments après des *blooms* à Diatomées associés à d'importantes précipitations au printemps et à une augmentation de la température de surface. L'intensité du développement de *Dinophysis* semble corrélée avec celle des *blooms* à Diatomées : en juin 1983, la concentration cellulaire du *bloom* à Diatomées (dominé par les espèces *Pseudo-nitzschia seriata* + *P. delicatissima* + *Rhizosolenia delicatula* + *Chaetoceros curvisetus* + *C. socialis*) atteignait $6.5 \cdot 10^6$ cellules.L⁻¹, la concentration en *Dinophysis* qui lui a succédé était alors supérieure à 10^4 cellules.L⁻¹. En 1984, l'intensité du *bloom* à Diatomées était plus faible ($1.2 \cdot 10^6$ cellules.L⁻¹), le genre *Dinophysis* s'est alors développé avec une concentration également inférieure, de l'ordre de $5 \cdot 10^3$ cellules.L⁻¹. En 1983, l'analyse des successions phytoplanctoniques (Pierre & Lassus 1983) a permis de confirmer le rôle des *blooms* à Diatomées dans le développement de *Dinophysis*. Cette étude a mis en évidence l'évolution parallèle de différents genres de Dinoflagellés, *Dinophysis* suivant le cycle de *Prorocentrum* et de *Gymnodinium*. La Diatomée *Skeletonema costatum*, espèce caractéristique des floraisons printanières dans le Mor-Bras (où elle est responsable d'eaux colorées) semble avoir une influence sur la croissance des Diatomées et des Dinoflagellés ; elle sécrète des substances (e.g. vitamines) qui pourraient favoriser la croissance de certains Dinoflagellés comme *Prorocentrum micans* (Pierre & Lassus 1983). Aucune relation entre les variations de concentrations de *Dinophysis* et les variations de salinité/température n'a été mise en évidence lors de cette campagne. Le développement du genre est en effet associé à une large gamme de tolérance thermo-haline : les maxima de concentrations ont été observés pour des températures comprises entre 15 et 21 °C et des salinités comprises entre 30 et 35 (PSS78).
- Lors de la campagne d'avril à juillet 1985 (Lassus *et al.* 1986), la distribution verticale de *Dinophysis* a été étudiée sur une radiale ouest/est : les concentrations maximales ont été observées à des profondeurs de -3 à -5 m. Cette campagne a mis en évidence l'influence du plateau rocheux compris entre l'île Dumet et la pointe de Piriac : les zones d'accumulation de nombreux Dinoflagellés, dont *Dinophysis*, ont lieu au nord de ce plateau rocheux, où les concentrations en Dinoflagellés les plus importantes sont situées à proximité du fond. L'envasement des fonds dans cette zone peut constituer un milieu favorable à la déposition de kystes de Dinoflagellés. Le rôle joué par la stabilité des masses d'eau (et par leur brassage sous l'effet de vents d'ouest dominants), sur les successions phytoplanctoniques est apparu primordial : le brassage de la colonne d'eau inhibe le développement de *Dinophysis*, ainsi que d'autres genres co-occurrents, tels que *Prorocentrum*, *Peridinium* et *Noctiluca*, qui sont alors remplacés par des genres moins sensibles à la turbulence (*Ceratium*, *Gonyaulax* et des *Gymnodiniales*). Suite à cette campagne, deux hypothèses concernant les variations de concentration de *Dinophysis* ont été proposées : i) un transport vers le sud des masses d'eau superficielles grâce à un régime spécifique de courants et ii) la présence d'une zone d'accumulation sur un front côtier avec des apports intermittents vers les zones littorales semi-fermées. Des mesures de courantologie auraient sans doute permis de vérifier l'une ou l'autre des deux hypothèses (Lassus *et al.* 1986).

- Un suivi similaire réalisé en 1986 et 1987 a mis en évidence plusieurs résultats : les maxima de concentrations sont observés en juin/juillet pour ces deux années. La partie sud du Mor-Bras est touchée en premier, la présence de *Dinophysis* pouvant être observée jusqu'en septembre, sur les sites situés en fond de baie. Les concentrations maximales sont souvent observées sur ces mêmes points, près du fond ; ce phénomène pourrait résulter d'un processus physique d'accumulation qui serait en partie lié à un courant cyclonique (Lassus *et al.* 1988). Cette étude a également permis d'établir que la distribution estivale de *Dinophysis* n'est pas limitée à une zone côtière restreinte aux baies et aux estuaires, mais s'étend à plus de 30 miles des côtes, selon un gradient croissant de concentration du large vers le littoral. De plus, en 1986, une zone stratifiée située au sud d'une ligne Noirmoutier/Belle Ile, a été identifiée comme site potentiel d'accumulation de *Dinophysis* au large. Cette stratification, liée à une thermocline superficielle marquée, a été moins importante en 1987, année au cours de laquelle les concentrations de *Dinophysis* observées à la côte étaient plus faibles. Le rôle de la stratification de la colonne d'eau sur le développement du genre a été plus précisément examiné à l'aide d'un «indice de stabilité» pour les années 1984 à 1986 ($E = 10^3 \frac{dS}{dZ}$, où dS est l'écart densité sur la colonne d'eau et dZ la profondeur) (Lassus & Proniewski 1988). Les maxima de l'indice de stabilité correspondaient, avec un léger décalage dans le temps, aux plus fortes concentrations du genre, en particulier pour les zones sous l'influence de la Vilaine, laissant supposer des processus de stratification sous la dépendance d'un mélange réduit des eaux douces et des eaux de la baie.
- Enfin, en 1988, une campagne élargie à l'ensemble des côtes françaises du Golfe de Gascogne a permis d'approfondir les résultats préalablement établis, et en particulier, d'examiner le rôle des nutriments sur la croissance de *Dinophysis* (Lassus *et al.* 1989). Trois secteurs ont été étudiés : ouest Bretagne, Loire-Vilaine et Charente-Vendée. Les profils verticaux ont été examinés jusqu'à des profondeurs de - 30 m, ils sont variables d'une zone à l'autre (de faibles concentrations superficielles tendant à augmenter dans la zone -20 à -30 m ont notamment été observées sur les stations les plus côtières, à l'exception notable de la baie de Vilaine dans le Mor-Bras, où l'on observe une accumulation superficielle). Le secteur Loire-Vilaine se caractérise par des teneurs en nitrates et phosphates plus élevées, en particulier pour les phosphates en baie de Vilaine, et parallèlement, par des concentrations en chlorophylle *a* supérieures (importance de l'influence de la Loire). Cependant, les concentrations de *Dinophysis* ne semblent pas corrélées avec les teneurs les plus élevées en nutriments. En effet, si certaines zones, riches en nutriments, comme le Mor-Bras, présentent des concentrations élevées de *Dinophysis*, en revanche, d'autres zones, comme la baie de Douarnenez, où les mêmes concentrations importantes sont observées, sont caractérisées par de faibles teneurs en nitrates/phosphates ainsi que par une absence notable de stratification haline ou thermique de la colonne d'eau. En outre, le facteur stratification thermique superficielle ne paraît pas aussi prépondérant qu'en 1986 : les fortes concentrations de *Dinophysis* dans le secteur Loire-Vilaine sont effectivement liées à une stratification thermique, mais ce même paramètre est associé à de faibles concentrations en Charente-Vendée. En revanche, dans certains secteurs, les développements de *Dinophysis* semblent concomitants à des apports d'eaux dessalées, riches en nutriments. Il est possible d'établir un lien entre l'augmentation de *Dinophysis* à partir de -20 m observée sur certaines zones côtières et la discontinuité entre des eaux superficielles plus chaudes et des eaux de fond froides et riches en nutriments. En 1988, il n'a pas été possible de définir, comme en 1986, des secteurs d'accumulation de *Dinophysis* sur une thermocline superficielle.

L'ensemble des résultats de l'analyse des données récoltées dans le cadre de ces campagnes ont permis d'identifier le rôle de certains facteurs sur le développement du genre *Dinophysis* dans le Mor-Bras (Lassus *et al.* 1988, Lassus *et al.* 1989) :

- Le développement de *Dinophysis* est généralement observé après d'importants *blooms* à Diatomées. L'hypothèse de la production de substances par les Diatomées stimulant la croissance du genre n'est cependant pas vérifiée, le développement de *Dinophysis* certaines années (comme en 1986) n'étant pas associé à une efflorescence à Diatomées.
- Le genre *Prorocentrum* semble présenter un cycle saisonnier proche de celui de *Dinophysis*. En 1983 le développement de *Dinophysis* était associé à un *bloom* à *Prorocentrum*. Cette observation n'a pas été confirmée par les autres campagnes.
- L'examen des distributions verticales du genre mettent en évidence des maxima de concentrations à des profondeurs comprises entre -3 et -5 m. De fortes concentrations à proximité du fond ont cependant été observées dans certaines zones côtières. En baie de Seine, les maxima de concentrations de *Dinophysis* ont également été observés près de la surface (entre -3 et -6 m), dans la zone sous l'influence des apports en eau douce, à l'interface des gradients de salinités/densités (Marcaillou-Le Baut *et al.* 2001). Ce confinement des populations de *Dinophysis* dans la pycnocline, sur une fine couche d'environ 50 centimètres, a été confirmé lors d'une campagne dans le secteur sud Bretagne en 1996. Cette campagne a, en outre, révélé la présence de «tâches» horizontales de fortes concentrations de *Dinophysis*, dont le diamètre atteint quelques kilomètres. Ces tâches, stables pendant la durée de la campagne (15 jours), correspondaient à des structures de confinement à l'échelle du rayon de déformation interne de Rossby, induites par des instabilités de la structure hydrologique (Gentien, com. pers.)
- Aucune relation directe entre les paramètres hydrologiques (température, salinité) et le développement de *Dinophysis* n'a pu être mise en évidence.
- De même, bien que le Mor-Bras constitue un milieu enrichi en nutriments, et en particulier en nitrates, le développement de *Dinophysis* ne semble pas influencé par les concentrations en sels nutritifs dans le milieu.
- La stratification de la colonne d'eau semble jouer un rôle important dans le développement de *Dinophysis* et dans son accumulation subsuperficielle. Dans un premier temps, la stratification thermique semblait prépondérante (1986), mais la stratification haline (1988), et l'apport d'eaux dessalées, riches en nutriments peuvent également jouer un rôle dans le développement du genre. L'utilisation d'un indice de stabilité a permis de confirmer le rôle prépondérant de ce paramètre.
- L'hydrodynamisme de la zone est un facteur important qui doit être pris en compte afin de vérifier différentes hypothèses qui mettent en évidence le rôle éventuel de processus physiques qui favoriseraient l'accumulation préférentielle de *Dinophysis* dans certaines zones.

Les données récoltées dans le cadre de ces campagnes ont également servi à une approche de modélisation des *blooms* de *Dinophysis* dans le Mor-Bras (Ménèsquen *et al.* 1990). Les résultats de cette étude ont confirmé le rôle de la turbulence dans l'inhibition du développement de *Dinophysis*. En revanche, les simulations du modèle mettent en évidence une possible limitation de la croissance du Dinoflagellé par la concentration en nitrates.

Enfin, la dynamique de *Dinophysis* dans le Mor-Bras a également été examinée à l'aide des données récoltées dans le cadre du REPHY (Treguier 1991). Les auteurs se sont intéressés aux variations inter-annuelles (entre 1987 et 1990) de variabilité temporelle du genre, en liaison avec le taux de toxines DSP dans les coquillages. L'année 1989 est caractérisée par un faible développement du genre ; en revanche, le développement de *Dinophysis* en 1990 a été particulièrement important et a entraîné un nombre important d'arrêtés d'interdiction de commercialisation et de ramassage des coquillages. Les années 1989 et 1990 ont toutes les deux bénéficié d'un été chaud et ensoleillé, avec une pluviométrie faible. De même, le développement de *Dinophysis* était plus marqué en 1987 qu'en 1988, or ces deux années sont caractérisées par des étés frais et pluvieux ; il semblerait ainsi qu'il n'y ait pas d'effet direct des conditions météorologiques. Aucune corrélation entre la concentration en *Dinophysis* dans le milieu et le taux de toxicité des coquillages n'a par ailleurs pu être mise en évidence.

En conclusion, les études de la dynamique des populations de *Dinophysis* dans le Mor-Bras attestent de la difficulté d'identifier un paramètre hydrologique déterminant, qui pourrait être utilisé comme facteur explicatif, voire prédictif. Cependant, elles mettent en exergue l'importance de la prise en compte de facteurs hydroclimatiques (tels que le vent ou bien l'hydrodynamisme de la zone) pour approfondir la compréhension des processus physiques impliqués dans la variabilité spatio-temporelle de *Dinophysis* dans le Mor-Bras. Ainsi, dans cette étude, nous nous intéresserons plus particulièrement à l'identification des facteurs hydroclimatiques qui influent sur la dynamique pluri-annuelle du genre, à l'aide de descripteurs synthétiques de l'environnement physique issus de la modélisation hydrodynamique.

4.2. Stratégie d'analyse des données

4.2.1. Recherche de descripteurs de la dynamique pluriannuelle de *Dinophysis* dans le Mor-Bras

a) Présentation de la zone d'étude

- *Situation géographique et morphologie*

Dans cette étude, la zone considérée, le Mor-Bras, s'étend de la presqu'île de Quiberon, au nord, jusqu'au Croisic au sud. Situé sur les côtes méridionales de Bretagne, au nord ouest de l'estuaire de la Loire, le Mor-Bras présente une morphologie complexe caractérisée, en particulier, par l'existence d'une dorsale pré-littorale d'orientation NW-SE, qui s'étend de la presqu'île de Quiberon jusqu'à l'île de Noirmoutier, au sud de la Loire. Cette dorsale constituée de haut fonds rocheux, ainsi que la présence d'îles, forment une barrière naturelle qui joue un rôle important dans la limitation des échanges entre la zone côtière et le large (Jegou & Salomon 1988). Le Mor-Bras est constitué de deux baies : la baie de Quiberon à l'ouest et la baie de Vilaine à l'est. La baie de Quiberon est une zone semi-fermée, de faible profondeur (15 m en moyenne), isolée par des hauts fonds et des îles (la presqu'île de Quiberon, les îles de Belle-Ile, Houat et Hoëdic) formant des passages étroits. Dans cette zone, l'influence du large est très faible. La baie de Vilaine, d'une superficie de 200 km², est délimitée par la presqu'île de Rhuys, la pointe de Castelli et l'île Dumet. Elle est bordée par des plateaux rocheux (le plateau Piriac-Ile Dumet notamment) et s'ouvre vers le large par un passage situé entre les plateaux du Four et des Cardinaux. Elle est peu profonde (7 m en moyenne, avec 64 % des fonds compris entre 5 et 15 mètres) (Clément 1987).

- *Hydrodynamique*

L'hydrodynamisme de la zone est principalement contrôlé par la marée, la circulation induite par le vent, et la circulation de densité. Sur le littoral de Bretagne sud, les courants de marée résiduels sont beaucoup plus faibles que sur le littoral de Bretagne nord. En effet, sur la majeure partie du littoral sud, et en particulier dans les fonds de baie, les vitesses résiduelles sont faibles, ne dépassant pas 0.5 cm.s⁻¹. Dans ces zones, le renouvellement des masses d'eau est particulièrement faible en l'absence de vent (Obaton 1996), au contraire des vents forts induisent une circulation giratoire favorisant le renouvellement des eaux côtières par les eaux du large (Chapelle 1991). En effet, les régimes de vents jouent un rôle majeur sur la circulation générale de la zone, ainsi que sur la stratification de la colonne d'eau.

- *Apports fluviaux*

Le Mor-Bras est soumis à l'influence de la Vilaine (et de son affluent, l'Oust) principalement, mais également de la Loire. Les bassins versants de la Vilaine et de la Loire s'étendent respectivement sur 10400 km² et 115000 km². Le débit moyen de la Vilaine est de l'ordre 80 m³.s⁻¹, sa variabilité inter-annuelle étant directement liée aux facteurs météorologiques. Les débits de la Loire sont en moyenne 10 fois supérieurs à ceux de la Vilaine, et peuvent exercer une influence notable sur le Mor-Bras, en particulier en période de crue (ils peuvent alors dépasser les 6000 m³.s⁻¹) (Clément 1987). Lazure & Jegou (1998) ont montré que l'influence du panache de la Loire pouvait s'étendre jusqu'à l'île de Sein (Bretagne occidentale) lorsque la période de crue est associée à des vents modérés (comme par exemple, en 1993). Le bassin versant de la Vilaine représente la majeure partie (10400 km²) de l'ensemble des bassins versants ayant le Mor-Bras comme exutoire (11800 km²). 78% du bassin versant sont occupés par des terres agricoles (Loyer 2001). Le Mor-Bras est ainsi soumis à d'importants apports en nutriments et notamment en azote (11000 tonnes par an, Lassus *et al.* 1991). La configuration de la zone, ainsi que son hydrodynamisme modéré, associés à l'importance des apports fluviaux, et aux flux de nutriments qu'ils engendrent, font du Mor-Bras un écosystème fragile soumis à de nombreux dysfonctionnements (eutrophisation et anoxie, eaux colorées ...).

b) Présentation des données collectées dans le cadre du REPHY

Dans le cadre du REPHY, les laboratoires côtiers de la Trinité sur Mer et de Nantes de la Direction de l'Environnement Littoral assurent la surveillance du phytoplancton sur l'ensemble du littoral des départements du Morbihan et de Loire Atlantique. Depuis la mise en place du réseau en 1984*, dans la zone d'étude considérée, des dénombrements phytoplanctoniques ont été effectués sur 16 points d'échantillonnage ; leur localisation est indiquée figure 4.1. Ces différents points ont été échantillonnés soit en stratégie «Flore Totale» (dénombrement de l'ensemble des populations phytoplanctoniques, échantillonnage bimensuel), soit en «Flore partielle régulière» (dénombrement des seules populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles, échantillonnage bimensuel ou hebdomadaire), ou enfin en «Flore partielle épisodique» (échantillonnage hebdomadaire uniquement pendant la période à risque, *ie.* lorsque la présence d'espèces toxiques ou nuisibles a été détectée sur des points réguliers). Dans le cas de la stratégie «Flore Partielle», la fréquence d'échantillonnage en période à risque est au minimum hebdomadaire. Afin de disposer d'un nombre maximum d'observations, l'ensemble des données sont prises en compte dans cette étude. La figure 4.2 décrit la stratégie d'échantillonnage («Flore Totale» et «Flore Partielle») ainsi que le nombre de prélèvements par mois effectués sur les 16 points entre 1987 et 2000. Parmi les 16 points sélectionnés, 5 ont fait l'objet d'un suivi régulier pendant toute la période d'observation : les points 49001, 57005, 59001 en stratégie «Flore totale + Flore Partielle», et les points 57001 et 57004 en stratégie «Flore Partielle épisodique». L'échantillonnage d'autres points est également régulier, mais ne couvre pas l'ensemble de la période 1987-2000 : certains points ont été mis en place plus tardivement, comme le point 57018 échantillonné à partir de 1989 en stratégie «Flore Partielle épisodique», ainsi que les points 49007 et 57058 échantillonnés en stratégie «Flore Partielle régulière» à partir de 1993 et 1995 respectivement. A l'inverse, la surveillance régulière du point 57007 en stratégie «Flore totale + Flore Partielle» a été interrompue en 1995. Enfin, l'échantillonnage des autres points est irrégulier (points 55006, 56001, 57003, 57008) et parfois même ponctuel, comme par exemple, pour les points 56002 et 57009 qui n'ont fait l'objet d'une surveillance que pendant une année.

* Les données, stockées dans la base QUADRIGE, ne sont disponibles que depuis 1987.

Les observations phytoplanctoniques sont effectuées au microscope inversé, après décantation d'échantillons d'eau de 10 ml en cuves à sédimentation. L'identification des espèces se fait sur des échantillons vivants et/ou fixés au lugol, le dénombrement se fait sur échantillons fixés. Les résultats sont obtenues en concentrations cellulaires pour 10 ml et sont ensuite ramenées en nombres de cellules par litre.

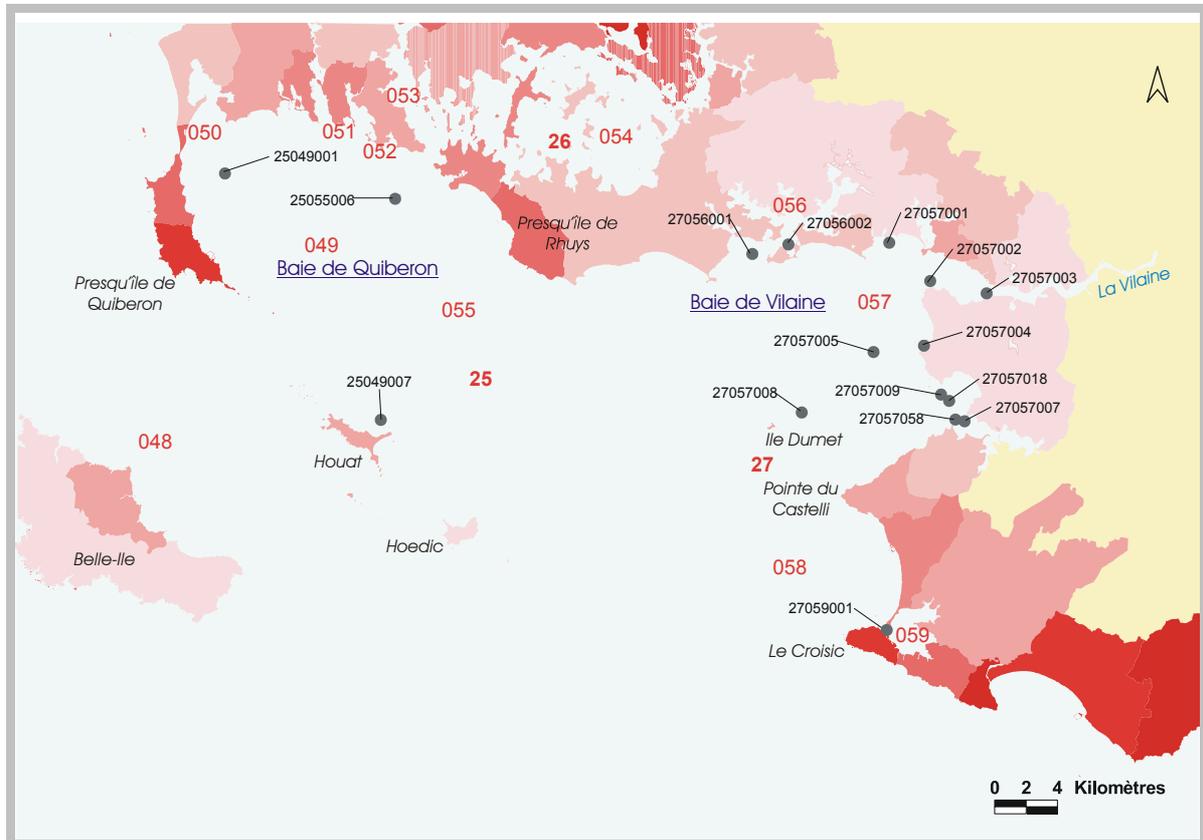


Figure 4.1 : localisation des points échantillonnés dans le cadre du REPHY entre 1987 et 2000 entre la presqu'île de Quiberon au nord et le Croisic au sud (Source : B. Raffin, DEL/AO).

Pour des raisons de lisibilité, les codes points seront restreints aux 5 derniers chiffres dans la suite de l'étude.

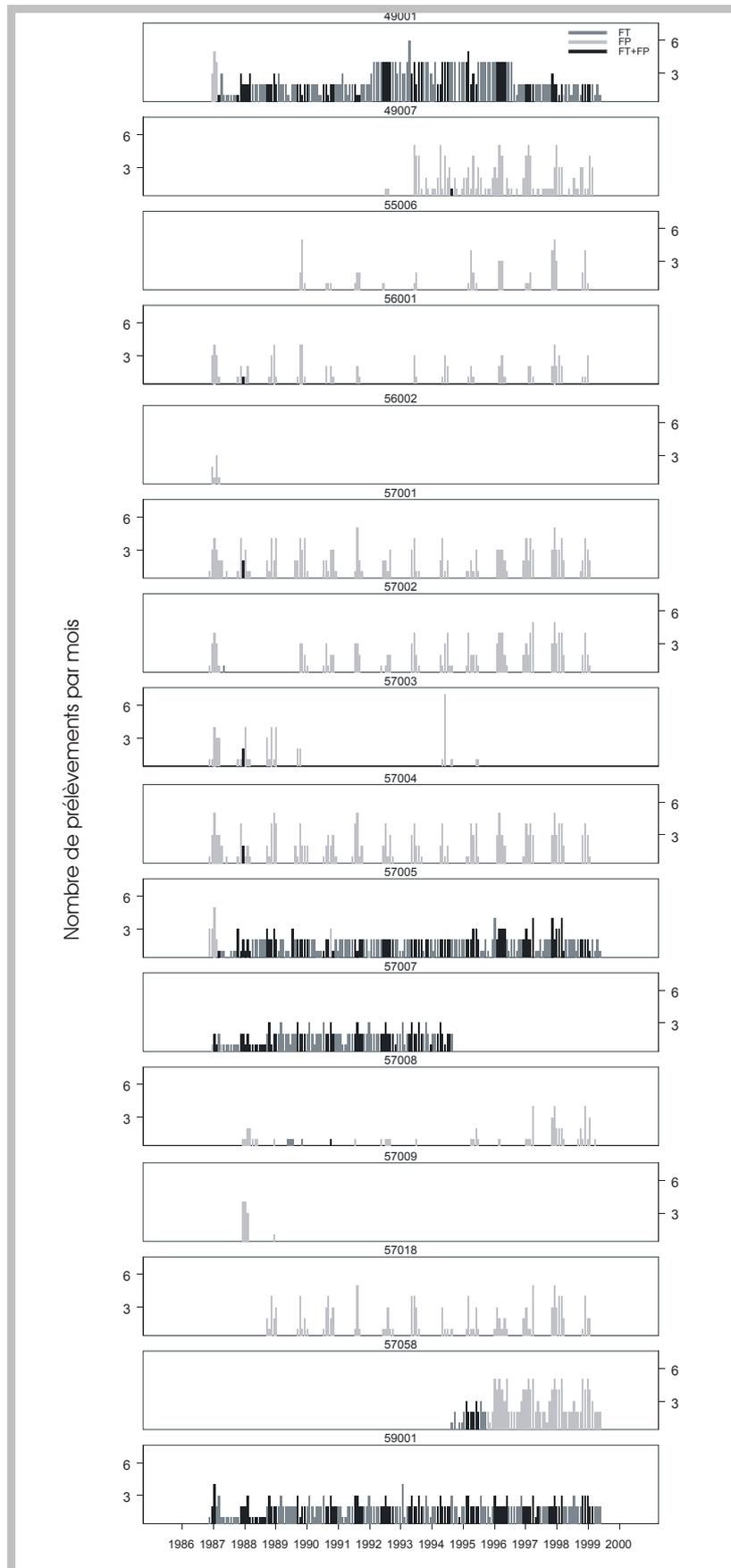


Figure 4.2 : fréquence d'échantillonnage en stratégie «Flore Totale» «Flore Partielle» et «Flore Totale + Flore Partielle» sur les 16 points sélectionnés.

c) Description de la dynamique de *Dinophysis* dans le Mor-Bras : variabilité géographique et variabilité temporelle

Les données collectées par le REPHY permettent de décrire la variabilité temporelle des populations de *Dinophysis* en différents points répartis sur toute la zone d'étude. Différentes espèces du genre sont observées dans le Mor-Bras, le genre étant majoritairement représenté par *D. cf. acuminata* et ses morphotypes (*D. acuminata* + *D. cf. acuminata* + *D. sacculus* + *D. cf. sacculus* + *D. norvegica* + *D. cf. norvegica* + *D. skagii* + *D. pavillardii*) (Nézan 2001). Pour cette étude, l'ensemble des espèces sont regroupées, afin de s'affranchir des difficultés d'identification morphologique. Ainsi, nous considérons le genre *Dinophysis* spp. dans la suite de l'étude.

La question de l'échelle spatiale doit tout d'abord être examinée : dans la zone considérée, certains points d'échantillonnage présentent-ils des similitudes au plan de la variabilité temporelle des populations de *Dinophysis* ? Afin de répondre à cette question, la dynamique de *Dinophysis* sur chaque point peut être caractérisée à l'aide de descripteurs synthétiques reflétant sa variabilité temporelle (intra et inter-annuelle). L'examen de la figure 4.3 qui décrit les séries temporelles du genre *Dinophysis* sur 12 points d'échantillonnage pour l'année 1998 met en évidence certaines similitudes (ou dissimilitudes) entre sites d'échantillonnage. En effet, la forme de la variabilité temporelle des abondances du genre varie d'un point à l'autre selon différents critères. Par exemple, nous remarquons que le développement de *Dinophysis* ne se produit pas simultanément sur l'ensemble des points : le genre est présent dès le mois de mai sur les points 49007, 57002, 57018 et 59001 alors qu'il n'est observé qu'à partir du mois de juin sur les points 57001, 57004, 57005 et 57058. Notons que certains points n'étant pas échantillonnés régulièrement tout au long de l'année (les points 55006, 56001 et 57008), la période d'apparition de *Dinophysis* sur ces points ne peut pas être estimée. La durée d'observation du genre est également variable : s'il est présent jusqu'en août ou début septembre sur les points 57001 à 57058, en revanche, il n'est observé que de mai/juin à juillet sur les points au nord de la zone (49001 à 55006). En outre, d'importantes différences de concentrations entre les sites situés à l'intérieur de la baie de Vilaine et les autres sites sont observées : les concentrations peuvent atteindre et parfois même dépasser 10^4 Cellules.L⁻¹ sur les points 56001 à 57005, alors qu'elles restent inférieures à 10^3 Cellules.L⁻¹ pour les autres sites. Enfin, la variabilité intra-annuelle peut présenter différentes formes d'un point à l'autre, comme par exemple une forme symétrique sur les points 49001 et 49007, et beaucoup plus fluctuante sur les autres points.

A la variabilité géographique décrite ci-dessus, s'ajoute une forte variabilité inter-annuelle, comme illustré par la figure 4.4 qui représente la variabilité temporelle de *Dinophysis*, sur un même point (57005), pour trois années différentes. L'année 1990 est caractérisée par une présence du genre d'avril à septembre, avec des concentrations particulièrement importantes (supérieure à 10^4 cellules.L⁻¹) dès le début de la période d'observation qui diminuent ensuite au mois de juin. En 1993, le genre apparaît plus tardivement (en juin) et reste présent jusqu'en octobre ; les concentrations restent inférieures ou égales à 10^3 cellules.L⁻¹ pendant toute la durée d'observation. L'année 1999 se distingue très nettement des deux autres années : le genre apparaît très précocement (en mars), et reste présent jusqu'en août à des concentrations très élevées (supérieures ou égales à 10^3 cellules.L⁻¹).

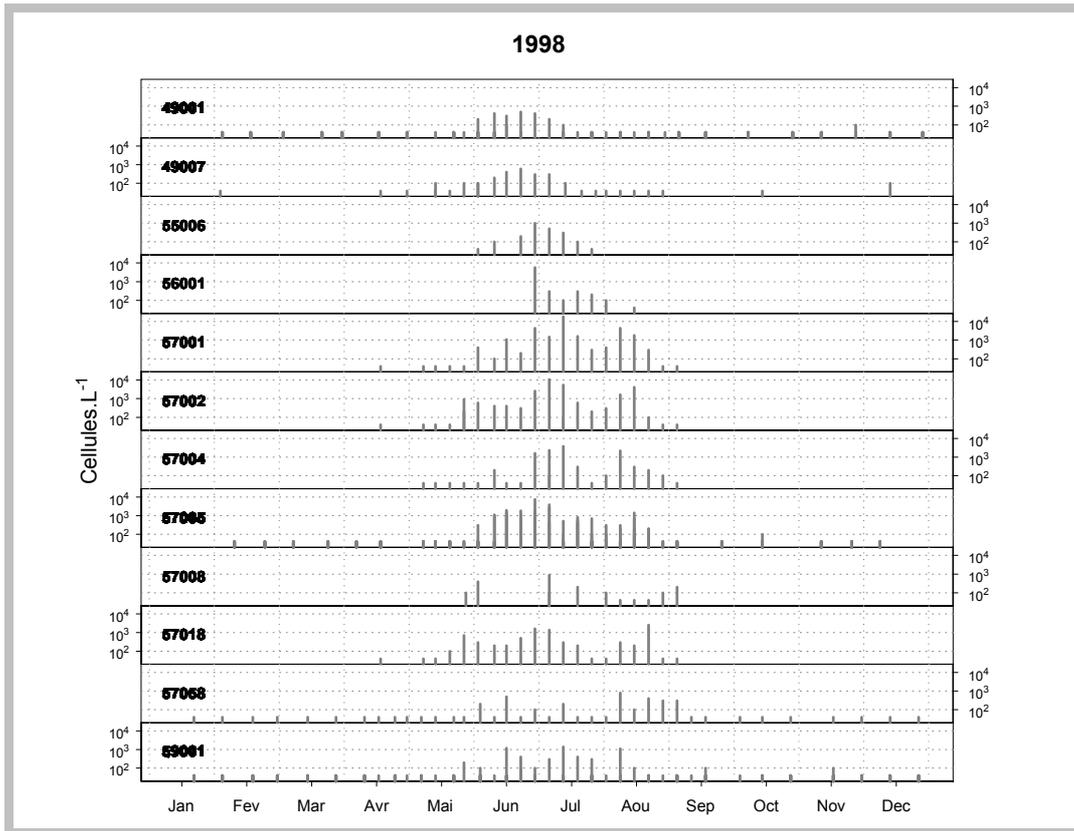


Figure 4.3 : séries temporelles du genre *Dinophysis* sur les 12 points échantillonnés au cours de l'année 1998.

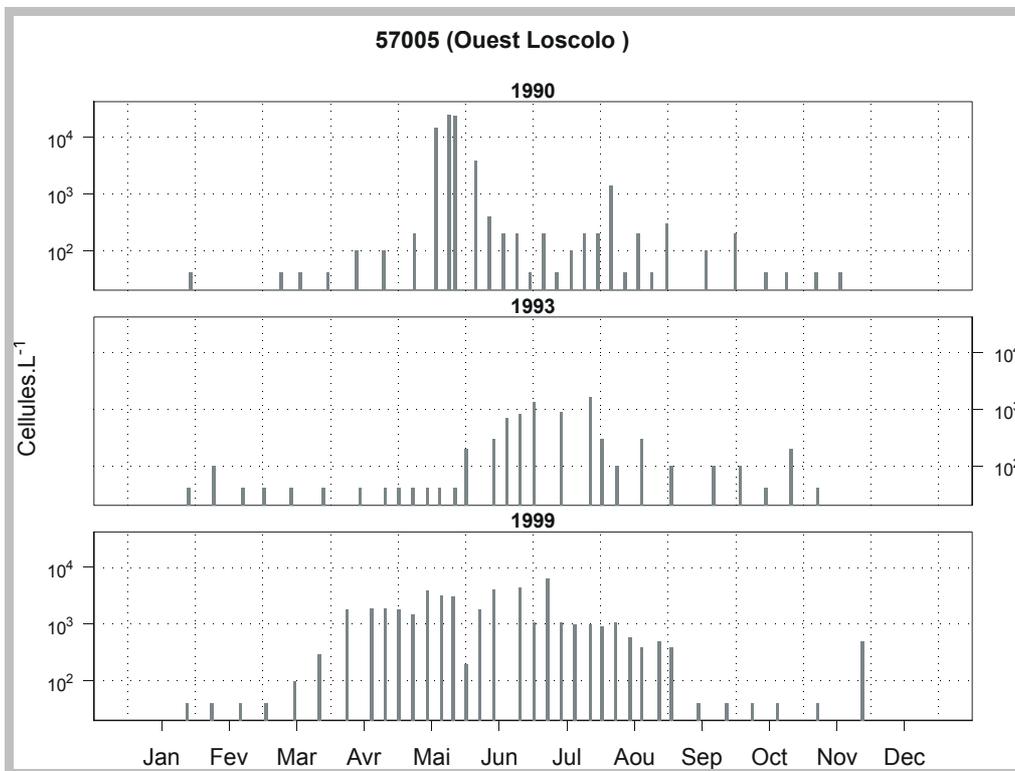


Figure 4.4 : variabilité temporelle du genre *Dinophysis* sur le point 57005 pour les années 1990, 1993 et 1999.

d) Identification de descripteurs de la dynamique pluriannuelle de *Dinophysis* dans le Mor-Bras : définition «d'épisodes annuels»

Les différents exemples présentés précédemment (cf. figures 4.3 et 4.4) mettent en évidence des fluctuations pluriannuelles souvent importantes de la variabilité intra-annuelle du genre *Dinophysis* sur un même point d'échantillonnage mais également entre points géographiquement proches. Ils démontrent la nécessité de disposer de descripteurs synthétiques de ces variations afin d'examiner s'il existe i) des sites présentant des similitudes au plan de la variabilité temporelle de *Dinophysis* et ii) des années pour lesquelles le genre présenterait le même schéma de variation. L'examen des séries temporelles sur l'ensemble des sites et pour toute la période d'observation (comme illustré par les figures 4.3 et 4.4) nous a conduit à envisager la définition «d'épisodes à *Dinophysis*» à l'échelle annuelle. Différentes espèces de *Dinophysis* se succèdent au cours d'une année (plusieurs formes de *D. cf. acuminata* au printemps et en été puis *D. caudata* en automne) (Nézan 2001), mais dans la mesure où nous considérons le genre, cette échelle nous a paru la plus appropriée. Ainsi pour chaque année et chaque point, la période de présence du genre *Dinophysis* est considérée comme un «épisode» qui peut être décrit par un ensemble d'indicateurs permettant de caractériser au mieux le schéma de variabilité.

Nous avons retenu des descripteurs de présence [semaine d'apparition, semaine correspondant au maximum de concentration, durée de l'épisode (ie., le nombre de semaines de présence)], de concentration (concentration initiale, concentration maximale pendant toute la durée de l'épisode, concentration moyenne, concentration médiane, et écart type de la concentration), et enfin des descripteurs de la forme de la distribution des abondances pendant l'épisode annuel (coefficients d'aplatissement et d'asymétrie). Ces différents descripteurs ne peuvent être estimés que lorsque l'échantillonnage du point est régulier ; en effet, lorsqu'un point est échantillonné en stratégie «Flore Partielle épisodique», l'échantillonnage ne débutant que lorsque la présence de *Dinophysis* a été détectée sur des points réguliers, il n'est pas possible de connaître précisément la période d'apparition du genre sur ce point. Cependant, les mesures effectuées sur ces points échantillonnés en «période à risque» peuvent contenir des informations importantes, notamment concernant les concentrations. Pour cette raison, nous avons souhaité conserver les points échantillonnés de façon régulière en «Flore Partielle épisodique». En revanche, les points échantillonnés occasionnellement ont été regroupés avec des points réguliers, et géographiquement proches, après comparaison des séries temporelles. Par exemple, l'examen de la figure 4.3 montre que la variabilité temporelle des abondances de *Dinophysis* sur le point 55006, échantillonné occasionnellement (cf. figure 4.2), présente des similitudes avec la variabilité temporelle sur le point régulier 49001. Après examen de l'ensemble des séries temporelles, nous avons opéré les regroupements suivants : au nord de la zone, le point 55006, occasionnellement échantillonné, est regroupé avec le point régulier 49001. Dans la baie de Vilaine, les mesures effectuées sur les points 56001 et 56002 sont rassemblées avec celles effectuées sur le point 57001 ; les points 57002 et 57003 sont réunis, et le point 57008 est regroupé avec le point 57005. Enfin, dans la zone plus au sud, le point 57009 est rattaché au point 57018. Lorsque plusieurs mesures ont été effectuées à une même date sur les points regroupés, le maximum de concentration est conservé, cette statistique étant plus révélatrice de la dynamique phytoplanctonique sur une journée et en une zone géographique donnée que des estimateurs de tendance tels que la moyenne ou la médiane. Les descripteurs sont ainsi estimés sur l'ensemble des données regroupées. Le tableau 4.2 illustre un exemple de descripteurs pour le groupe de points 57005 + 57008. Le tableau des descripteurs estimés sur l'ensemble des points sera «résumé» à l'aide d'une ACP afin d'examiner la position des individus (les points d'échantillonnage) tels qu'ils ont décrits par l'ensemble des variables (descripteurs de présence et de concentration), et d'identifier les points présentant des similitudes. Les points 49007, 57007 et 57058, qui n'ont pas été échantillonnés sur toute la période d'observation, ne sont pas pris en compte dans

l'analyse, mais projetés en individus supplémentaires, afin de visualiser leur position par rapport aux autres points.

Point	Année	Présence			Concentration					Distribution	
		Apparition	Maximum	Durée	Initiale	Max.	Med.	Moy.	Std	Skew.	Kurt.
57005	1987	16	21	27	2,48	3,95	2,90	3,13	3,33	3,13	10,22
57005	1988	15	32	31	2,30	4,12	2,81	3,20	3,42	3,24	12,14
57005	1989	12	18	26	2,00	3,62	2,60	2,98	3,05	1,55	1,81
57005	1990	14	21	28	2,30	4,39	2,30	3,47	3,85	2,58	5,52
57005	1991	17	31	19	2,30	3,18	2,00	2,42	2,61	2,25	4,87
57005	1992	14	24	31	2,00	4,26	2,48	3,26	3,63	3,42	12,29
57005	1993	23	32	24	2,30	3,26	2,48	2,69	2,70	1,27	1,21
57005	1994	18	23	22	2,00	3,43	2,76	2,84	2,85	1,30	1,99
57005	1995	18	27	26	2,48	3,42	1,71	2,56	2,83	2,35	5,53
57005	1996	12	25	28	2,00	3,99	2,70	3,10	3,30	3,59	14,79
57005	1997	13	31	25	2,30	3,43	2,78	2,89	2,89	1,52	2,14
57005	1998	20	25	15	2,00	3,88	2,78	3,13	3,28	2,59	7,28
57005	1999	10	29	28	2,00	3,81	3,22	3,28	3,19	1,25	1,53
57005	2000	12	23	35	3,04	4,30	2,93	3,45	3,67	2,29	5,22

Tableau 4.2 : exemple de descripteurs de la variabilité temporelle de *Dinophysis* sur le groupe de points 57005 + 57008.

Les descripteurs de présence (colonnes «Apparition», «Maximum», et «Durée») sont indiqués en semaine, par exemple, en 1990 la première concentration non nulle du genre *Dinophysis* est observée le 10 avril, date correspondant à la semaine 14, le maximum de concentration est atteint 7 semaines plus tard, semaine 21 (le 28/05), et enfin, le genre est observé pendant 28 semaines (d'avril à octobre).

Les descripteurs de concentration (colonnes «Initiale», «Max.», «Med.», «Moy.», et «Std.») correspondent respectivement à la première concentration non nulle, au maximum de concentration observé pendant toute la période de présence, à la concentration médiane, moyenne et à l'écart type de concentration. Les concentrations sont exprimées en Cellules.L⁻¹ après transformation logarithmique : $\log_{10}(\text{concentration}+1)$.

Les descripteurs de distribution des abondances (colonnes «Skew.» et «Kurt.») décrivent la forme de la distribution : «Skew.» correspond au coefficient d'asymétrie (skewness) :

m_3 / s^3 , où s est l'écart type et m_3 est le moment d'ordre 3 ($m_3 = \frac{1}{n} \sum (x_i - \bar{x})^3$), «Kurt.»

correspond au coefficient d'aplatissement (kurtosis) : m_4 / s^4 , où s est l'écart type et m_4 est le moment d'ordre 4 ($m_4 = \frac{1}{n} \sum (x_i - \bar{x})^4$).

4.2.2. Recherche de variables physiques décrivant la variabilité hydroclimatique

a) Le modèle hydrodynamique du Golfe de Gascogne

Le modèle numérique 3D, développé par l'équipe de physique côtière du service «Applications Opérationnelles» de la Direction de l'Environnement Littoral, décrit le transport et le mélange des masses d'eau sur le plateau continental atlantique, à des échelles de temps variant de l'heure à la journée. Le domaine d'application du modèle s'étend de l'entrée de la Manche au nord (49° N), jusqu'au Gouf de Cap Breton au sud (43°50' N) ; la maille de résolution horizontale est de 5 km (Lazure & Jegou 1998). Les conditions aux limites ouvertes proviennent d'un modèle de plus grande emprise s'étendant du Portugal aux côtes belges, qui calcule les variations du niveau de la mer induites par la marée et les effets du vent. Les forçages sont le vent (vitesse et direction), la marée, les débits des fleuves et les échanges de chaleur avec l'atmosphère.

Le transport et le mélange des masses d'eaux sont induits par différents processus physiques qui interagissent. Le modèle permet de traiter séparément ces différents processus et de décrire leurs actions sur l'hydrologie (Jegou & Lazure 1995, Lazure & Jegou 1998).

- La marée sur le plateau atlantique de Golfe de Gascogne est principalement semi-diurne. Les courants de marée sont faibles sur la majeure partie du plateau, mais on peut observer des courants plus importants localement près des côtes liés en partie à la bathymétrie. L'action la plus sensible de la marée sur l'hydrologie concerne le mélange induit par le frottement du courant sur le fond. En fonction de la vitesse du courant et de la profondeur, la colonne d'eau est susceptible de se stratifier plus ou moins.
- Le vent joue un rôle majeur sur le transport des masses d'eau à long terme dans les zones côtières. Le vent est très variable en force et en direction ; il agit par la tension qu'il exerce en surface, cette tension étant proportionnelle au carré de la vitesse. Près de la côte, la circulation induite par le vent est complexe du fait des variations de profondeur, et de l'influence de l'orographie sur la structure du champ de vent. L'effet du vent est conjugué à celui de la marée : les mouvements verticaux induits par des vents favorables aux upwellings sont plus marqués lorsque les courants de marée sont faibles (Jegou & Lazure 1995). En outre, les upwellings ne sont pas générés par les mêmes directions de vent au sud et au nord de la Loire, du fait de l'orientation de la côte.
- Au sud de la Loire, les vents de NW déplacent les masses d'eau vers le SW et induisent des upwellings qui favorisent la dispersion des eaux dessalées sur le plateau continental. En revanche, les vents de SW confinent les eaux dessalées en provenance des rivières dans la zone côtière, limitant le transport. Au nord de la Loire, sur les côtes de Bretagne, les upwellings sont induits par des vents d'ouest.
- Les gradients horizontaux de densité générés par des différences de température et surtout de salinité jouent également un rôle important sur la circulation des masses d'eau (circulation thermohaline ou de densité). La marée et les phénomènes d'upwellings peuvent engendrer des gradients de température horizontaux (les fronts thermiques) qui induisent des transports horizontaux importants dans ces zones au printemps et en été (e.g., le front de Ouessant, et les upwellings des Landes). Sur le plateau continental, les gradients de salinités sont principalement induits par les

apports d'eau douce des rivières. Le gradient de densité créé par l'arrivée massive d'eau dessalée, moins dense, provoque un courant en profondeur de la zone la plus dense vers la zone la moins dense. Les gradients de densité associés aux apports fluviaux créent ainsi des courants côtiers baroclines, entraînant les eaux superficielles dessalées vers le nord sous l'effet de la rotation de la terre. Cependant, l'extension des panaches des fleuves est très sensible à la circulation induite par le vent. Par exemple, un fort vent d'ouest peut dévier la circulation des panaches vers le sud. Ainsi, les fluctuations saisonnières et inter-annuelles des apports en eau douce associées à celles du vent (en force et en direction) entraînent d'importantes variations dans la dispersion des eaux dessalées superficielles.

L'ensemble de ces processus, ainsi que leurs interactions, sont reproduits par le modèle hydrodynamique. L'utilisation d'images satellites a permis de valider le calcul par le modèle de paramètres, tels que la température et la salinité (Jegou & Lazure 1995). Le modèle permet ainsi de décrire de manière réaliste le mouvement, le transport et le mélange des masses d'eaux sur le plateau atlantique du Golfe de Gascogne, et d'identifier les principales structures hydrologiques ainsi que leurs variations dans le temps et dans l'espace. Il offre une vision synoptique des caractéristiques hydrodynamiques du Golfe de Gascogne. Ces structures ont une influence majeure sur les processus biologiques, tels que le recrutement des larves de poissons ou bien la distribution géographique du plancton (Planque *et al.* 2002). Les modèles hydrodynamiques offrent ainsi la possibilité de disposer de descripteurs physiques de l'environnement hydrodynamique qui peuvent être mis en relation avec des processus biologiques. Ils constituent un support efficace pour l'identification de facteurs hydroclimatiques qui influent sur différents processus biologiques.

b) Descripteurs physiques sélectionnés

Les sorties du modèle sont moyennées sur 4 cycles de marée (2 jours environ) afin d'éliminer l'effet des fluctuations haute fréquence liées à la marée instantanée. Afin de décrire le transport et le mélange des masses d'eau, le modèle calcule des «variables d'état» : la température, la salinité, les courants et le mélange. Le modèle permet également d'estimer des «variables synthétiques» qui décrivent différentes caractéristiques de l'état des masses d'eaux tel que le déficit d'énergie potentielle qui permet de juger du degré de stratification de la colonne d'eau. Le tableau 4.3 présente les variables forçantes introduites dans le modèle et leur action sur les variables calculées par le modèle. Ainsi, les estimations de température sont principalement basées sur l'action du vent, ainsi que sur les effets des échanges de chaleur à l'interface océan atmosphère (température de l'air-humidité), et la nébulosité. Le vent est également le principal forçage pour les estimations des mesures de courant, ainsi que pour celles de la salinité qui sont également influencées par les débits des fleuves. Les débits des fleuves, associés aux coefficients de marée permettent également d'estimer le mélange des masses d'eau. La variable synthétique «déficit d'énergie potentielle» est principalement contrôlée par le coefficient de marée, le vent, et les débits des fleuves.

		Forçages				
		Coefficient de marée	Vent	Débits	Nébulosité	Température de l'air - humidité
Variables d'état	Courants résiduels	+	+++	+	-	-
	Salinité	+	+++	+++	-	-
	Mélange	+++	+	++	-	-
	Température	+	+++	+	++	++
Variables synthétiques	Stratification	++	++	++	-	-

Tableau 4.3 : représentation schématique de l'action des forçages physiques sur les variables calculées par le modèle hydrodynamique.

La connaissance des facteurs hydroclimatiques influant sur la variabilité spatio-temporelle de *Dinophysis* dans le Mor-Bras (cf. chapitre 4.1) conduit à sélectionner les paramètres suivants :

- **Température et salinité de surface**

L'influence de ces deux paramètres sur la croissance de *Dinophysis* diverge selon les études et les espèces considérées, aussi nous avons souhaité examiner les conditions de température et de salinité propices au développement de *Dinophysis* dans le Mor-Bras. En outre, il est difficile de distinguer le rôle de ces deux paramètres de celui de la stratification thermique ou haline qu'ils induisent. Le modèle permet d'examiner séparément le rôle de ces paramètres de celui de la stratification, qui est décrite à l'aide d'une autre variable. Les figures 4.5 et 4.6 qui représentent des cartes de température et de salinité de surface respectivement, pour le mois de juin de 4 années différentes, mettent en évidence la variabilité inter-annuelle de ces deux paramètres. Notons que les variations inter-annuelles des températures de surface simulées par le modèle sont probablement sous-estimées ; en effet les flux de chaleur qui sont pris en compte dans le modèle pour calculer la température de surface sont basés sur des mesures climatologiques (e.g. température de l'air, humidité) fixées pour l'ensemble des années pour un mois donné, les variations inter-annuelles de température n'étant liées qu'aux variations du vent. L'année 1991 est caractérisée par des faibles températures de surface notamment au nord de la zone, ainsi qu'au large de l'estuaire de la Loire (figure 4.5). Les températures sont plus élevées pour les années 1993, 1995 et 1997, avec en particulier des eaux réchauffées dans les zones côtières pour les années 1993 et 1997. La figure 4.6 illustre les variations inter-annuelles de l'extension du panache de la Loire sur le plateau continental : en 1991, les eaux dessalées en provenance de la Loire restent confinées dans la zone côtière, alors que pour les autres années et en particulier en 1995, année de très fortes crues, des baisses de salinité sont observées dans les zones plus au large.

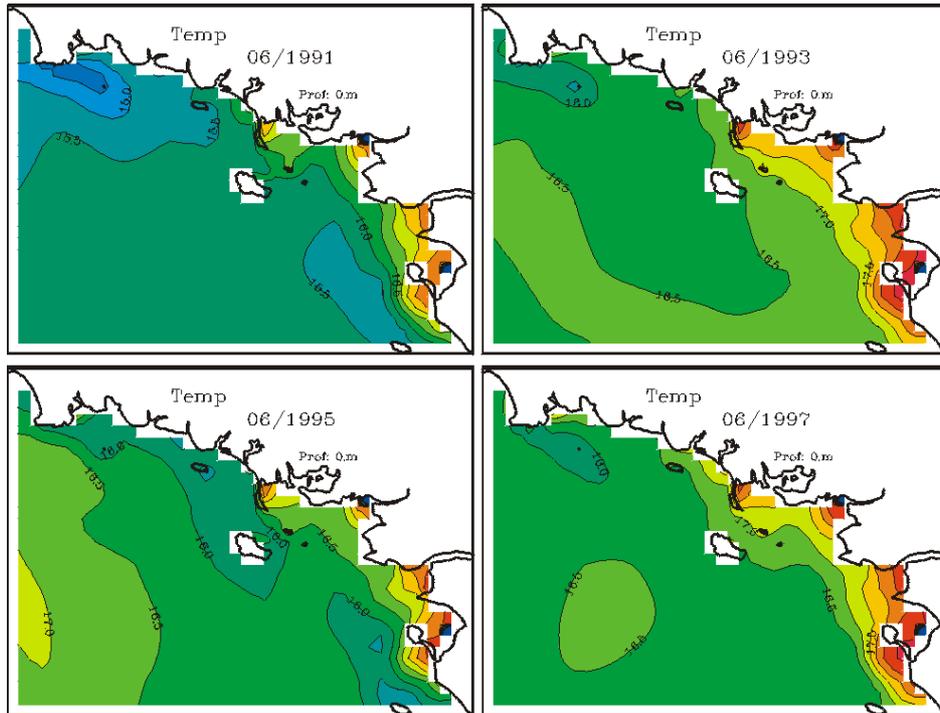


Figure 4.5 : représentation de la température mensuelle moyenne estimée par le modèle pour le mois de juin et pour 4 années différentes (1991, 1993, 1995 et 1997). Les échelles de couleur varient du bleu pour les faibles températures, au rouge pour les températures les plus élevées.

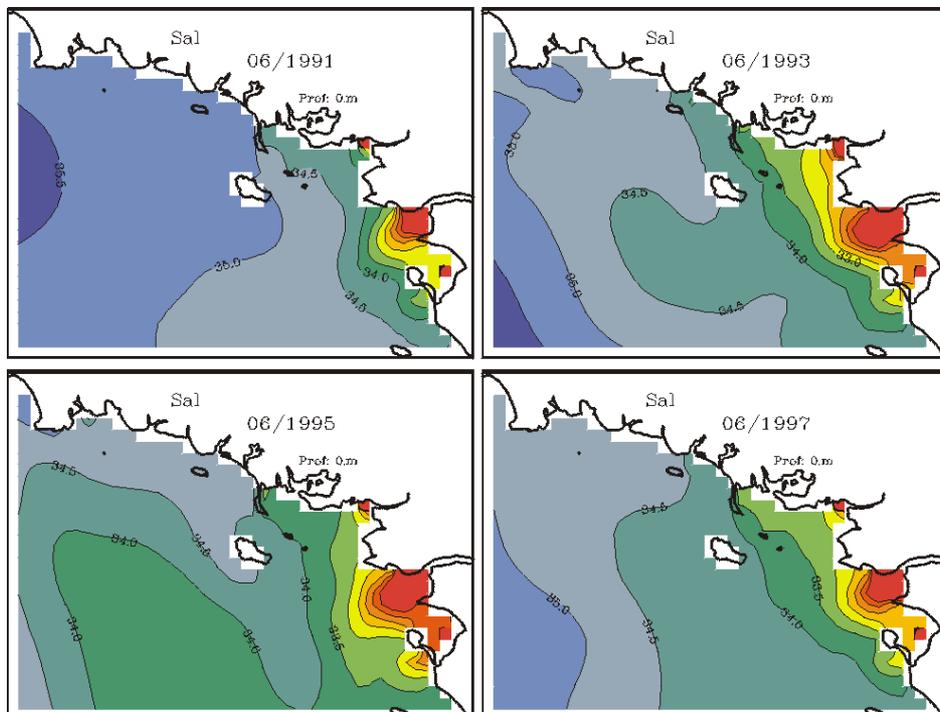


Figure 4.6 : représentation de la salinité mensuelle moyenne estimée par le modèle pour le mois de juin et pour 4 années différentes (1991, 1993, 1995 et 1997). Les salinités les plus importantes sont représentées en bleu, les dessalures sont représentées en rouge.

- **La stratification de la colonne d'eau**

Ce facteur joue un rôle majeur sur le développement de *Dinophysis*. L'influence réciproque de la stratification haline et de la stratification thermique est difficile à distinguer, bien que certaines études aient mis en évidence une influence prépondérante de la stratification thermique (e.g. Raine *et al.* 1990).

Parmi les variables synthétiques calculées par le modèle, le déficit d'énergie potentielle permet de juger de l'état de stratification de la colonne d'eau :

$$\Phi = \frac{1}{H + \xi} \int_{-H}^{\xi} (\bar{\rho} - \rho_z) g z dz \text{ (Joules)}$$

où H est la profondeur, ξ est l'élévation de la surface libre, ρ_z est la densité à la profondeur z, $\bar{\rho}$ est la densité moyenne de la colonne d'eau : $\bar{\rho} = \frac{1}{H + \xi} \int_{-H}^{\xi} \rho_z dz$, et g est la gravité.

Cette mesure représente l'énergie qu'il faudrait fournir pour mélanger la colonne d'eau, plus la colonne d'eau est stratifiée, plus le déficit d'énergie est important et réciproquement. Le déficit d'énergie potentielle peut être décomposé en déficit d'énergie potentielle induit par la température et en déficit d'énergie potentielle induit par la salinité, permettant ainsi de juger séparément de l'effet des stratifications thermique et haline sur le développement de *Dinophysis*. Les figures 4.7, 4.8 et 4.9 représentent les variations inter-annuelles du déficit d'énergie potentielle total, et des déficits d'énergie induits par la température et par la salinité respectivement.

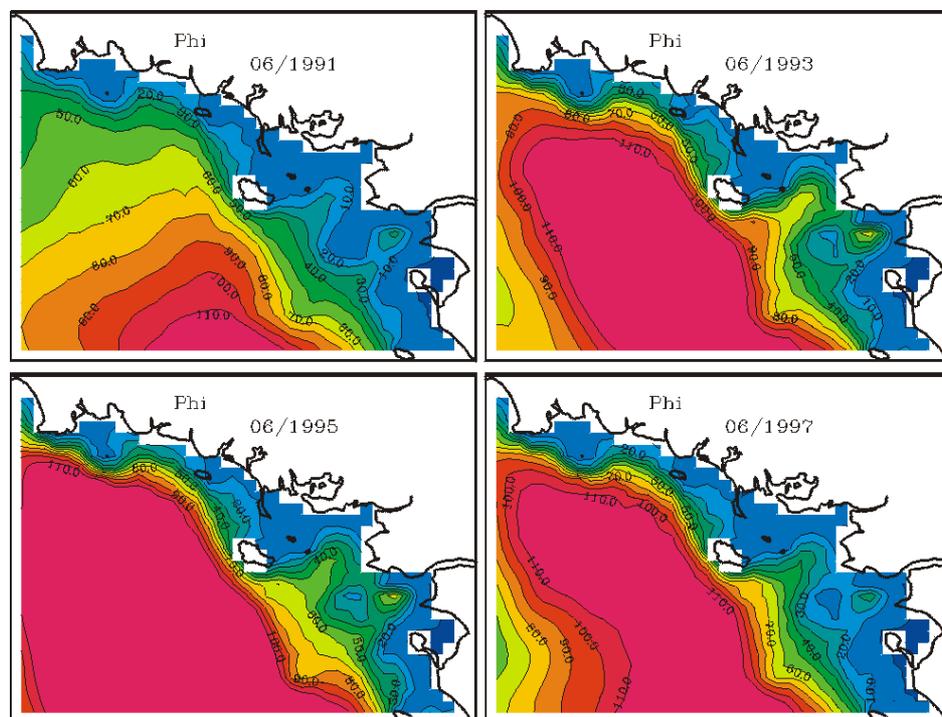


Figure 4.7 : représentation du déficit d'énergie potentielle moyen estimé par le modèle pour le mois de juin et pour 4 années différentes (1991, 1993, 1995 et 1997).

Les eaux stratifiées sont représentées en rouge, les eaux mélangées en bleu.

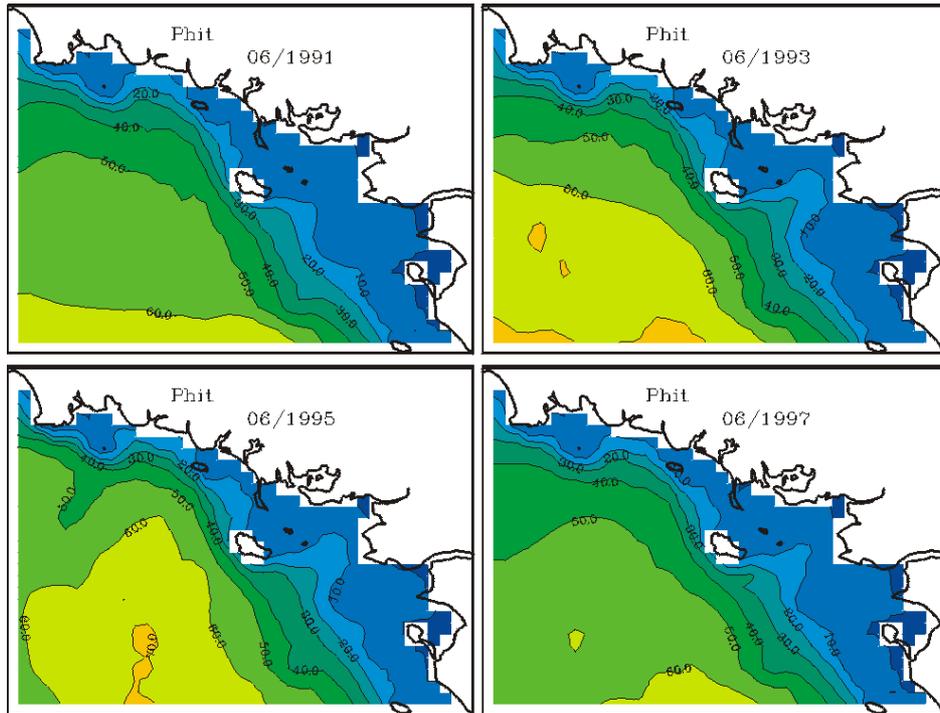


Figure 4.8 : représentation du déficit moyen d'énergie potentielle induit par la température estimé par le modèle pour le mois de juin et pour 4 années différentes (1991, 1993, 1995 et 1997).

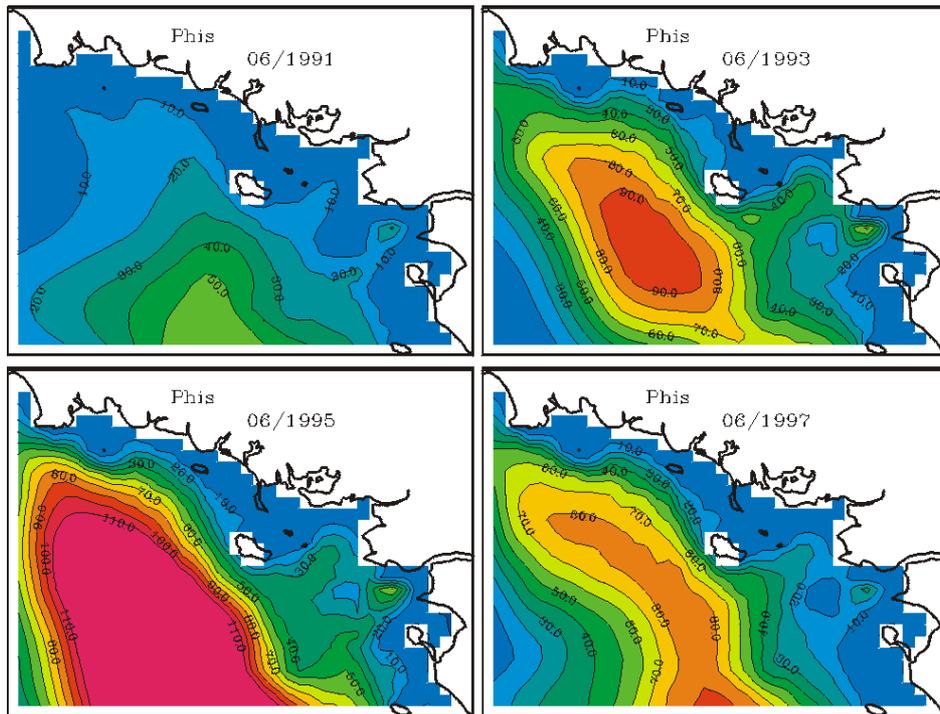


Figure 4.9 : représentation du déficit moyen d'énergie potentielle induit par la salinité estimé par le modèle pour le mois de juin et pour 4 années différentes (1991, 1993, 1995 et 1997).

Les échelles de couleurs utilisées pour les figures 4.8 et 4.9 sont les mêmes que celles utilisées pour la figure 4.7.

L'examen de ces figures met en évidence l'intérêt de discriminer les stratifications thermiques des stratifications halines. En effet, la figure 4.7 permet d'identifier une importante stratification des masses d'eau au large durant le mois de juin, pour les 4 années, particulièrement importante en 1995 et moins marquée en 1991. L'examen séparé des stratifications induites par la température et par la salinité (figures 4.8 et 4.9 respectivement) montre que la stratification est principalement induite par la salinité, excepté pour l'année 1991 (année pour laquelle la figure 4.6 avait déjà mis en évidence le confinement des eaux dessalées en provenance de la Loire dans les zones côtières). Notons enfin que les zones côtières, sous l'influence d'eaux dessalées et réchauffées (figures 4.5 et 4.6) sont cependant peu stratifiées (figure 4.7).

- **Le vent**

Le vent peut agir selon différents processus sur la dynamique de *Dinophysis*. Dans cette étude nous nous intéressons au rôle qu'il pourrait jouer sur le transport et l'accumulation des cellules dans certaines zones, selon des processus d'advection, ou bien au travers de son influence sur l'hydrodynamisme de la zone. Des mesures tri-horaires de vent (vitesse et direction) sont effectuées par Météo France au sémaphore du Talut (Belle Ile). La figure 4.10 présente les hodographes intégrés des vents pour les mois d'avril et de juin, elle met en évidence la variabilité inter-annuelle des régimes de vents. Les régimes de vents sont très variables d'une année à l'autre pour le mois d'avril, avec notamment, des régimes de vent atypiques de S et de NW pour les années 1987 et 1994 respectivement. La variabilité inter-annuelle est moins marquée pour les vents de juillet, notons cependant, le caractère atypique des années 1988, 1992 et 1995 avec des régimes de fort vent de NE.

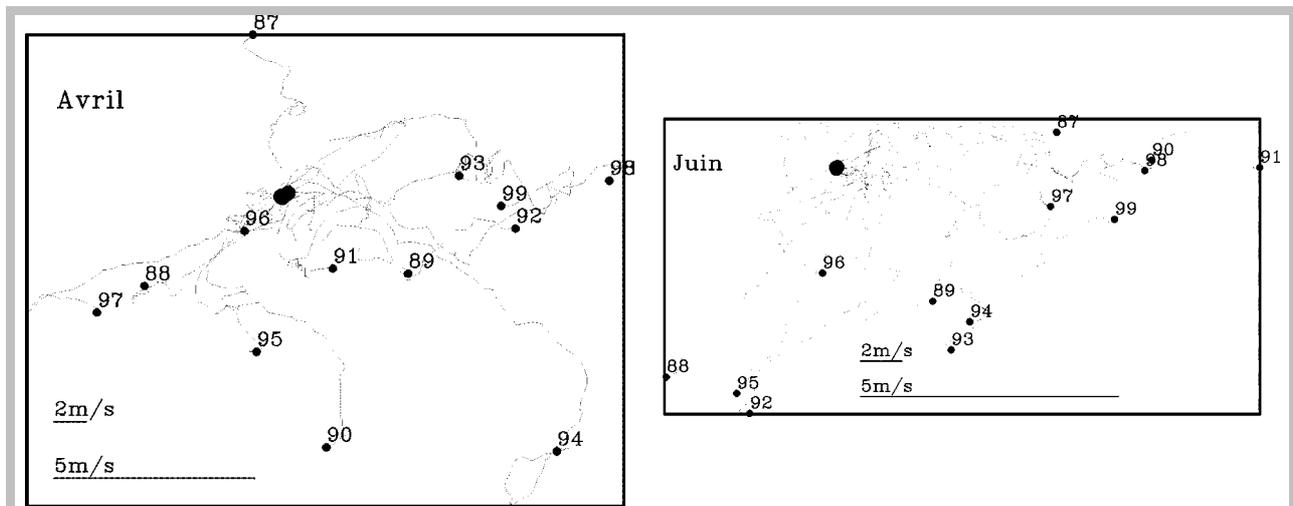


Figure 4.10 : hodographes intégrés des vents mesurés au sémaphore du Talut pour les mois d'avril et de juin entre 1987 et 1998.

4.2.3. Mise en relation des descripteurs biologiques et des variables physiques

Après examen de la question de l'échelle spatiale et du regroupement éventuel de certains points pour lesquels *Dinophysis* présenterait une variabilité temporelle similaire, les conditions associées à l'apparition du genre sur un point (ou un groupe de points) seront décrites à l'aide des descripteurs physiques sélectionnés. Dans cette étude, nous nous limitons essentiellement à l'identification des conditions hydroclimatiques associées à l'apparition de *Dinophysis*. Cependant, les données récoltées dans le cadre du REPHY en stratégie «Flores Totales» permettant de disposer d'informations quant à la composition des communautés planctoniques, les assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*, ainsi que ceux qui étaient associés à son développement, seront également examinées.

Afin de décrire les conditions hydroclimatiques associées à l'apparition de *Dinophysis*, la question de l'échelle temporelle choisie pour examiner le rôle des différentes variables préalablement sélectionnées doit tout d'abord être examinée. Doit-on considérer les conditions physiques associées au jour même d'apparition de *Dinophysis*, ou bien celles qui ont précédé cette date ? Afin de répondre à cette question, les caractéristiques biologiques du genre doivent être prises en compte. Les estimations des taux de croissance du genre sont très variables (cf. paragraphe 4.1.2) allant de 0.13 div.j^{-1} pour *Dinophysis* cf. *sacculus* (soit un temps de génération de 8 jours) à 0.97 pour *Dinophysis* cf. *acuminata* (soit un temps de génération de un jour). Face à une telle variabilité, et compte tenu du pas de temps d'échantillonnage du REPHY (bimensuel hors période d'alerte), nous avons choisi d'examiner les conditions hydroclimatiques pendant la quinzaine qui a précédé l'apparition du genre. En effet, la date d'apparition de *Dinophysis* est soumise à l'échantillonnage du REPHY et peut s'être produite pendant les 15 jours séparant l'absence et la présence de cellules dans un échantillon ; de même la première concentration non nulle peut être détectée alors que le genre était déjà présent dans le milieu.

Les études de la dynamique de *Dinophysis* dans le Mor-Bras ont conduit à envisager l'hypothèse d'un développement du genre au large qui serait ensuite transporté vers les zones côtières sous certaines conditions de vents et de courants. Ce type de situation a été mis en évidence pour *Dinophysis* spp. sur les côtes atlantiques (Delmas *et al.* 1993) et pour *Dinophysis fortii* au Japon (Iwasaki 1986). Le modèle hydrodynamique permettant d'obtenir des simulations au large et à la côte, cette hypothèse sera examinée dans notre étude.

Ainsi, pour chaque année et chaque point (ou groupe de points), nous disposons de variables physiques, moyennées sur les 15 jours précédant l'apparition de *Dinophysis* au large et à la côte. Une ACP de la matrice des variables physiques est utilisée afin d'examiner la structure des individus (les semaines d'apparition de *Dinophysis*) et d'identifier les conditions physiques qui sont associées à l'apparition du genre. Des variables «biologiques» décrivant l'apparition de *Dinophysis*, telles que la semaine d'apparition, la valeur de la première concentration non nulle, ou bien la concentration en Diatomées ayant précédé l'apparition sont projetées en variables supplémentaires pour faciliter et approfondir l'interprétation du rôle des facteurs physiques.

4.3. Résultats

4.3.1. Identification de zones homogènes

Les figures 4.11 et 4.12 représentent les positions des individus et des variables dans le premier plan de l'ACP de la matrice des descripteurs des épisodes annuels de *Dinophysis* (cf. tableau 4.2). 61 % de la variance totale sont expliqués par les deux premières composantes principales. Parmi les 16 points sélectionnés, et après regroupement des points échantillonnés sporadiquement, les épisodes annuels ont été décrits sur 10 points. Les points 49007, 57007 et 57058, qui n'ont pas été échantillonnés sur toute la fenêtre temporelle, ont été projetés en individus supplémentaires.

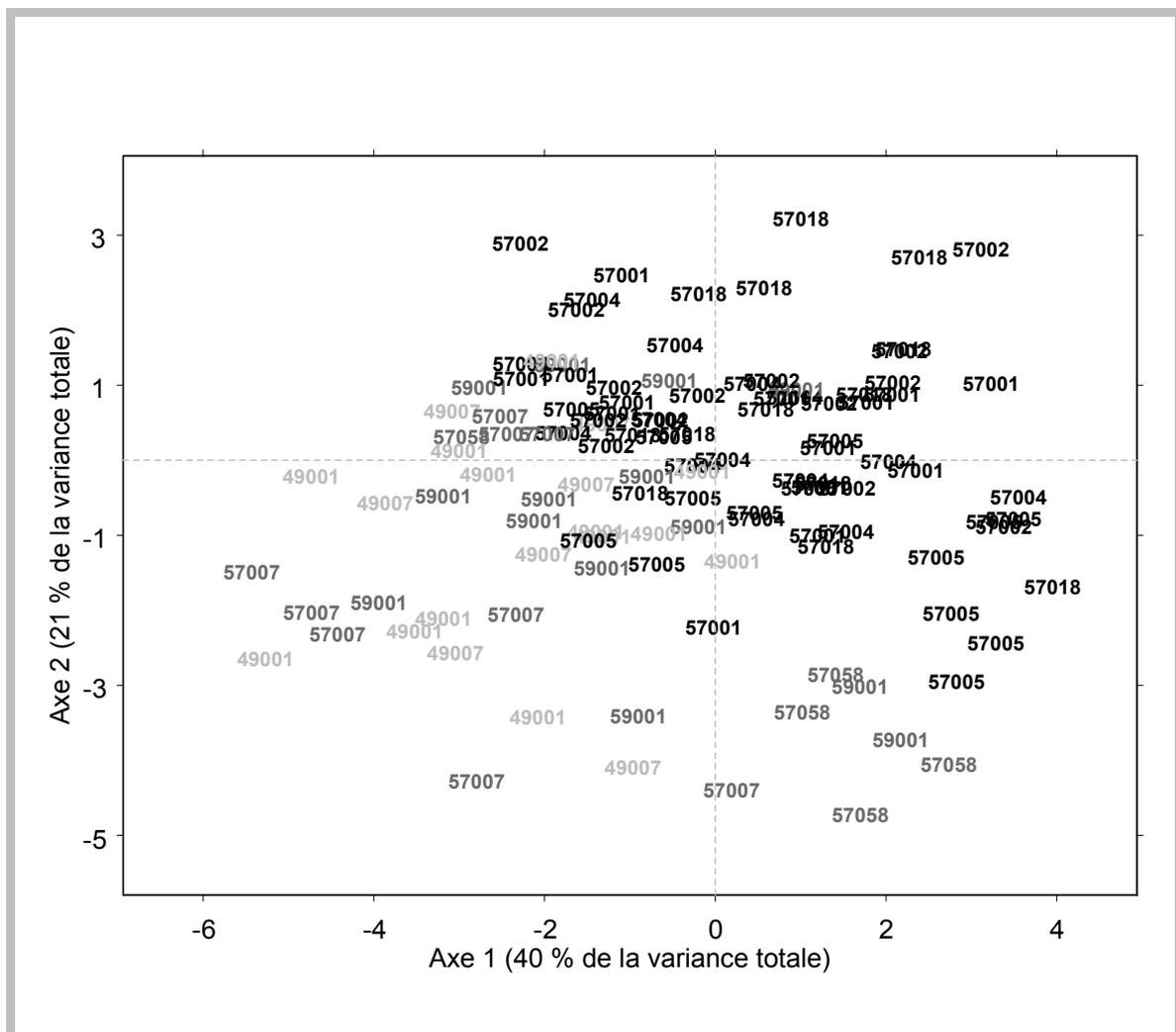


Figure 4.11 : représentation des individus (points d'échantillonnage) dans le premier plan principal de l'ACP des descripteurs des épisodes annuels de *Dinophysis*.

Les individus sont représentés par les libellés des points d'échantillonnage : pour chacun des 10 points, et pour chaque année (14 années), un épisode *Dinophysis* est défini.

illustre un exemple de séries temporelles sur les trois zones ; lorsque plusieurs échantillons ont été prélevés pour une même date dans une zone, le maximum de concentration est conservé. La variabilité temporelle du genre est différente d'une zone à l'autre (cf. figure 4.14) : le genre apparaît plus tardivement sur la zone 25049, qui était associée aux descripteurs d'apparition par l'ACP. La zone 27057, qui était associée aux descripteurs de concentration par l'ACP, est caractérisée par des concentrations élevées durant toute la période de présence de *Dinophysis*. Enfin, la zone 27059 se distingue par la forme de la variation des concentrations qui sont plus fluctuantes, avec notamment une baisse des concentrations en juillet, suivie de fortes concentrations en octobre. Les résultats de l'ACP avaient associé cette zone aux descripteurs de distribution.

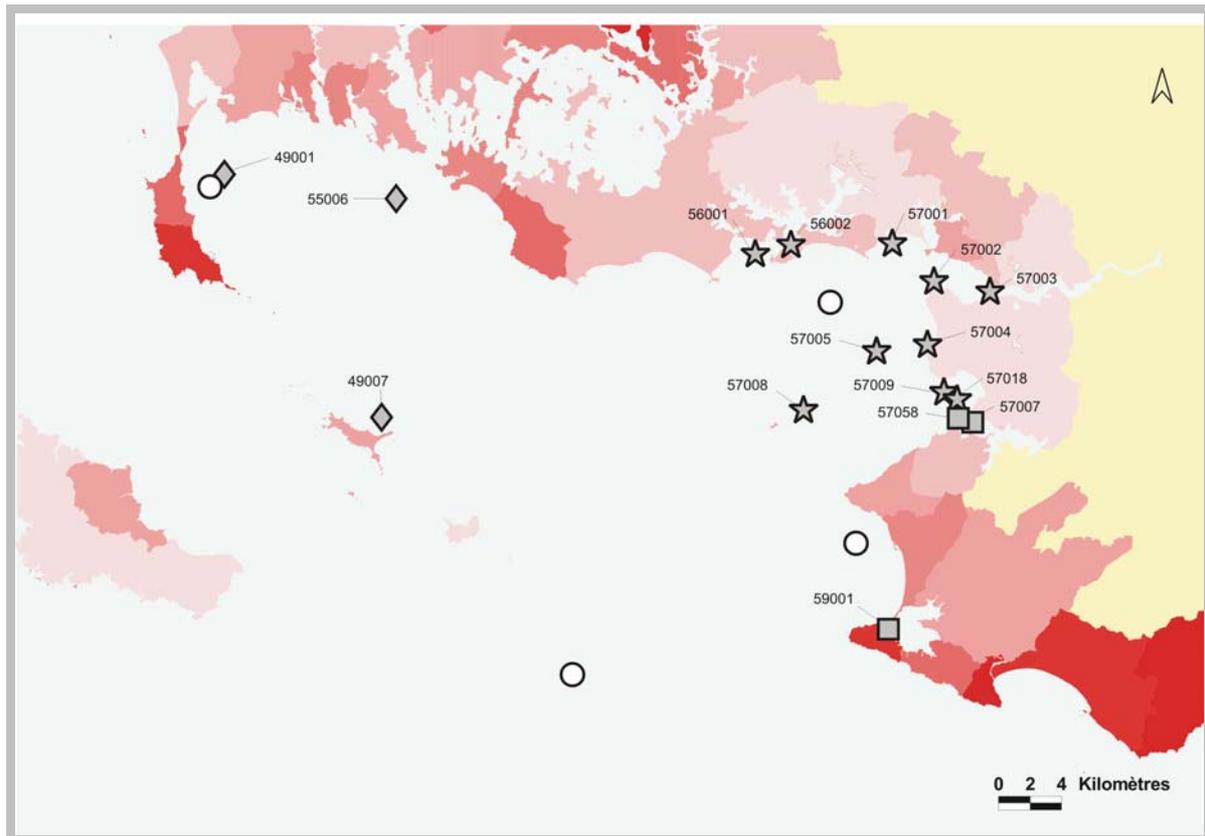


Figure 4.13 : représentation des trois zones identifiées par l'ACP de la matrice descripteurs des épisodes annuels de *Dinophysis*.

Trois zones sont identifiées par l'ACP, la zone de Quiberon au Nord (losanges), la zone de la baie de Vilaine (étoiles), et la zone du Croisic plus au sud (carrés). Les conditions associées à l'apparition de *Dinophysis* seront examinées dans ces trois zones ; les cercles blancs indiquent la position des points des estimations des descripteurs physiques, dans les trois zones à la côte et dans une zone au large de Belle Ile. Les points du modèle dans les mailles à la côte sont situés dans des zones d'une profondeur moyenne de 7 mètres, le point au large dans une zone de profondeur moyenne de 38 mètres.

Codes QUADRIGE	Codes traitement	Codes des regroupements opérés à priori	Codes des regroupements identifiés par l'ACP
25049001	49001	49001	25049
25055006	55006		
25049007	49007		
27056001	56001	57001	27057
27056002	56002		
27057001	57001		
27057002	57002	57002	
27057003	57003		
27057004	57004	57004	
27057005	57005	57005	
27057008	57008		
27057009	57009	57018	
27057018	57018		
27057007	57007	57007	27059
27057058	57058	57058	
27059001	59001	59001	

Tableau 4.4 : regroupements opérés pour l'identification des trois zones géographiques

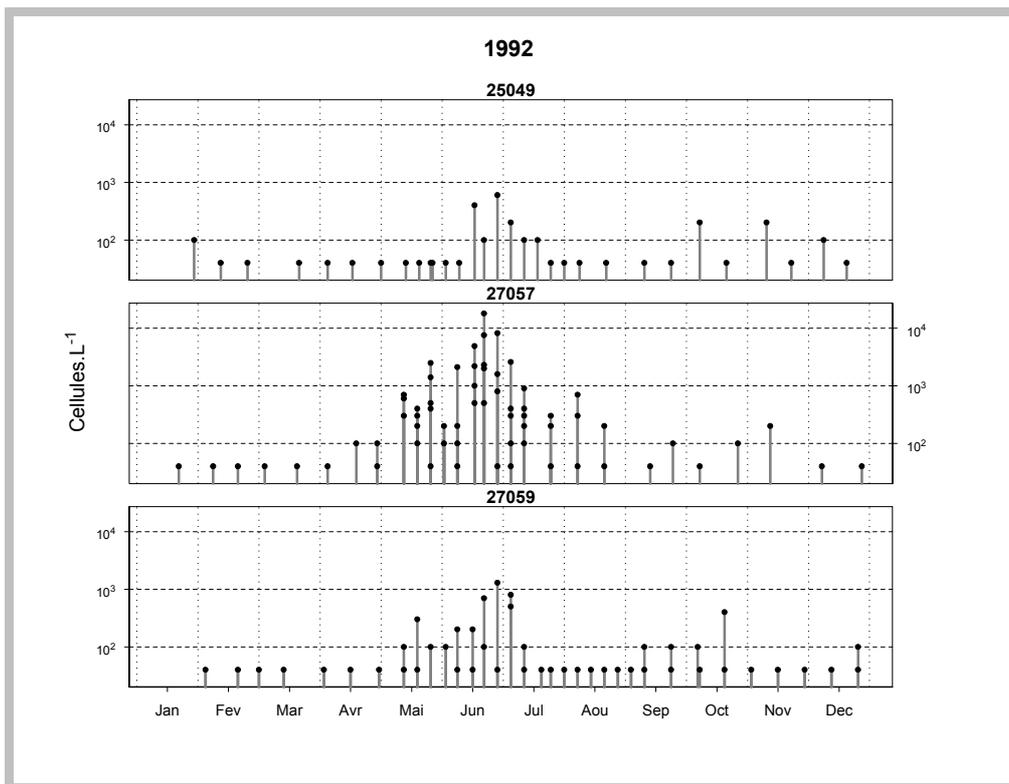


Figure 4.14 : exemple de séries temporelles du genre *Dinophysis* sur les trois zones pour l'année 1992.

Les concentrations maximales sont représentées par les barres verticales, les cercles indiquant les concentrations observées sur les différents points regroupés. Pour la suite de l'étude, le maximum de concentration par date pour chaque zone sera conservé.

4.3.2. Description des conditions biologiques et physiques associées à l'apparition de *Dinophysis*

Les résultats de l'ACP ayant permis d'identifier trois zones géographiques homogènes, les «épisodes annuels» de *Dinophysis* sont redéfinis pour les trois zones. Nous nous limitons à la description des conditions environnementales associées au développement de *Dinophysis*, ainsi, seuls les descripteurs associés à l'apparition du genre dans chaque zone sont conservés (semaine d'apparition et valeur de la concentration initiale). La semaine d'apparition de *Dinophysis* varie selon les années et selon les zones géographiques. Les apparitions ont lieu entre le mois de mars pour les plus précoces et au mois de juin pour les plus tardives (cf. figure 4.15 A). Le genre est généralement d'abord observé en baie de Vilaine (9 années sur 14), et plus tardivement à Quiberon (10 années sur 14). Les années 1999 et 2000 sont caractérisées par des apparitions précoces dans les trois zones, l'année 1993 par des apparitions tardives. La valeur des premières concentrations non nulles observées est en moyenne de 300 Cellules.L⁻¹. La baie de Vilaine qui est caractérisée par des maxima annuels de concentration importants (cf. figures 4.11 et 4.12) n'est pas associée à des concentrations initiales élevées (cf. figure 4.15 B).

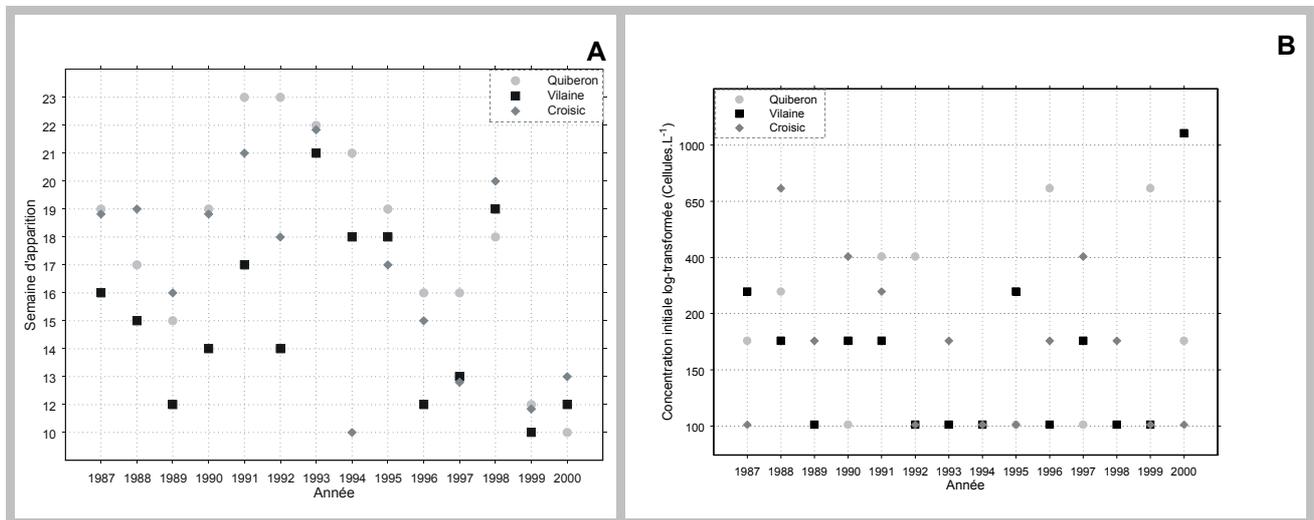


Figure 4.15: semaine d'apparition (A) et valeur de la première concentration annuelle non nulle (B) du genre *Dinophysis* sur les trois zones identifiées.

a) Assemblages planctoniques associés à l'épisode à *Dinophysis*

Dans chaque zone, nous disposons de dénombrements phytoplanctoniques en stratégie «Flores Totales» (points 49001, 57005 et 59001). Lorsque l'un des points «Flores Totales» a été échantillonné aux dates correspondant aux 15 jours ayant précédé le développement de *Dinophysis*, ou bien à sa date d'apparition, les assemblages phytoplanctoniques peuvent être décrits. L'annexe 5 présente les graphiques décrivant la concentration des différentes classes planctoniques ainsi que la composition des assemblages ayant précédé et accompagné l'apparition de *Dinophysis*.

- **Description des assemblages planctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis***

Pour les trois zones géographiques, les assemblages planctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sont majoritairement dominés par des Diatomées, dont les concentrations s'étendent de 10^4 Cellules.L⁻¹ à 3.10^6 Cellules.L⁻¹, avec une concentration moyenne sur l'ensemble des zones entre 1987 et 2000 de 4.10^5 Cellules.L⁻¹. La classe la mieux représentée est ensuite la classe des Dinoflagellés (concentration moyenne de 10^4 Cellules.L⁻¹), qui atteint 7.10^4 Cellules.L⁻¹ et peut être la classe dominante. Les Ciliés sont également présents en concentration importante (concentration moyenne de 8.10^3 Cellules.L⁻¹) et sont parfois plus abondants que les Dinoflagellés. Les autres classes (Chlorophycées, Cryptophycées, Dictyochophycées et Euglénophycées) sont moins abondantes, mais peuvent exceptionnellement atteindre des concentrations élevées. La diversité spécifique est plus importante sur la zone 27059, où toutes les classes sont représentées. En revanche, les assemblages planctoniques de la zone 27057 semblent moins diversifiés, et sont caractérisés par la dominance des Diatomées, des Dinoflagellés et des Ciliés. Notons enfin la présence régulière de Dictyochophycées sur la zone 25049, et d'Euglénophycées sur la zone 27059. Concernant la composition spécifique des assemblages, les taxons dominants pour la classe des Diatomées appartiennent majoritairement aux genres *Skeletonema*, *Rhizosolenia* et *Chaetoceros*. Les genres *Scripsiella* et *Prorocentrum* sont dominants dans les assemblages de Dinoflagellés. Pour les autres classes, les Ciliés sont régulièrement présents dans les assemblages qui ont précédé l'apparition de *Dinophysis*, les Dictyochophycées sont observés sur la zone 25049, des même des Euglénophycées et des Chlorophycées sont fréquemment présents sur la zone 27059. L'examen de la composition des assemblages planctoniques confirme également l'importante diversité spécifique observée sur la zone 27059.

- **Description de la flore ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis***

La classe des Diatomées est toujours la classe dominante (concentration moyenne de 4.10^5 Cellules.L⁻¹); la concentration moyenne en Dinoflagellés a augmenté (2.10^4 Cellules.L⁻¹). Les autres classes sont mieux représentées que dans les assemblages ayant précédé l'apparition du genre, y compris dans la zone 27057 qui était caractérisée par une faible diversité floristique. L'examen des assemblages planctoniques co-occurrents à l'apparition de *Dinophysis* met en évidence des variations dans la composition spécifique. Parmi les genres les plus abondants dans la classe des Diatomées, si certains genres présents en fortes concentrations dans les assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sont toujours bien représentés (e.g. *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira*), d'autres genres comme *Cerataulina*, *Leptocylindrus* et *Navicula* sont plus abondants. Notons que le genre *Skeletonema* n'est dominant que dans un seul assemblage. Les assemblages de Dinoflagellés sont plus diversifiés, parmi les genres les plus abondants à l'intérieur de cette classe, le genre *Protoperidium* est dominant dans 11 échantillons. Les genres *Gyrodinium*, et *Prorocentrum*, *Katodinium*, *Gymnodinium*, *Scripsiella*, *Diplopsalis* + *Diplopelta* + *Diplopsalopsis* + *Zygabikodinium* + *Oblea*, et *Heterocapsa* sont également présents régulièrement à des concentrations importantes. Parmi les autres classes, la classe des

Ciliés est toujours la mieux représentée sur l'ensemble de zones, les Cryptophycées sont devenues plus abondantes, et des Euglénophycées ainsi que des Chlorophycées sont régulièrement observées dans la zone 27059. La classe des Prasinophycées, absente des assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* est ici observée à deux reprises (en 1990 dans la zone 27057 et en 2000 dans la zone 27059). La présence des Prasinophycées est probablement liée au fait qu'elle était observée dans les assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*, mais sous sa forme non flagellée (stade phycome) qui n'est pas dénombrée. De même, certaines classes sont absentes des assemblages ayant précédé et accompagné *Dinophysis* parce qu'elles ne sont pas recensées (principalement le nanoplancton, et en particulier les Prymnésiophycées). Notons que l'ensemble des genres identifiés comme dominants dans les assemblages floristiques accompagnant l'apparition de *Dinophysis* ont été identifiés comme caractéristiques des assemblages du Golfe de Gascogne au chapitre 3.

b) Description des conditions physiques associées à l'apparition de *Dinophysis*

• Description des variables physiques : comparaison côte-large

Les conditions physiques associées à l'apparition de *Dinophysis* seront examinées à la côte (variables estimées par le modèle dans une maille correspondant à chacune des zones identifiées), et au large (variables estimées par le modèle dans une maille correspondant à un point situé au large de Belle-Ile) (cf. figure 4.13).

➤ Température

L'examen des séries temporelles de température de surface estimées dans des mailles à la côte et au large permet d'identifier les caractéristiques de chaque zone (cf. figure 4.16). Les températures les plus élevées sont observées dans la maille correspondant à la baie de Vilaine (températures maximales de l'ordre de 22°C), puis dans la zone plus au nord (Quiberon, températures maximales de l'ordre de 21°C). Les températures les plus faibles sont observées dans la zone du Croisic, où elles ne dépassent pas 20°C. Cette zone présente des similitudes avec la zone au large, tant dans les valeurs maximales que dans les variations de températures (avec par exemple des températures plus faibles en 1990). Cette observation est confirmée par l'examen de la figure 4.17 : les différences de température entre la zone au large et les zones de Quiberon et de Vilaine sont comprises entre -3°C et +3°C environ, et entre -2°C et + 2°C pour la zone du Croisic, avec des écarts positifs pour les mois d'été et négatifs pour les mois d'hiver.

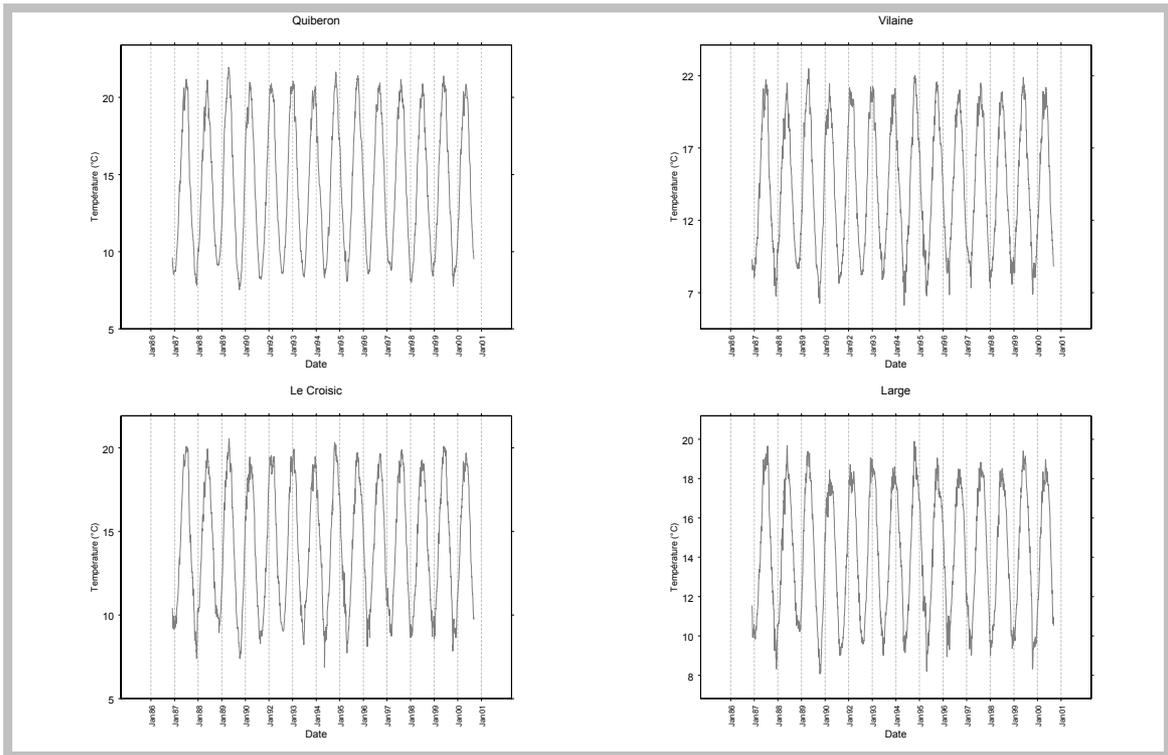


Figure 4.16 : séries temporelles de température de surface de 1987 à 2000 estimée dans des mailles du modèle correspondant aux zones préalablement identifiées («Quiberon» : zone 25049, «Vilaine» : zone 27057 et «Croisic» : zone 27059), ainsi que dans une maille au large de Belle-Ile («Large»).

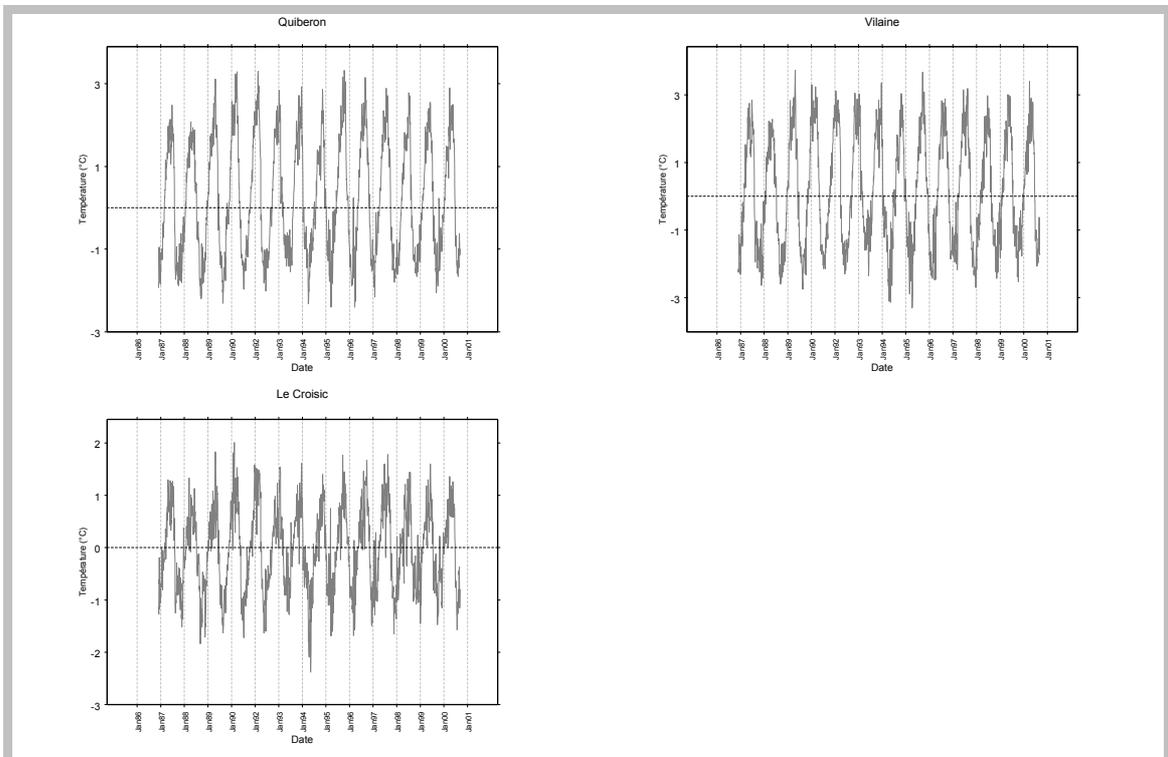


Figure 4.17 : différences de température de surface entre les estimations à la côte et les estimations au large.

➤ Salinité

Les variations de salinité les plus importantes sont observées dans la baie de Vilaine, où les dessalures peuvent atteindre 10 (PSS78). En revanche, les salinités les plus faibles sont de l'ordre de 24 (PSS78) dans la zone 25049 (Quiberon), de 22 (PSS78) au large, et de 20 (PSS78) dans la zone du Croisic (*cf.* Figure 4.18). Les différences de salinité entre les estimations à la côte et les estimations au large les plus marquées sont observées dans la baie de Vilaine (du fait des effets directs des apports en provenance de la Vilaine), où les écarts sont négatifs et peuvent atteindre -20 (PSS78) (*cf.* figure 4.19). D'importants écarts négatifs sont également observés dans la zone du Croisic (jusqu'à -8 (PSS78) environ), en revanche, dans la zone de Quiberon, les écarts avec le large sont compris entre -5 et $+5$ (PSS78) et sont fréquemment positifs.

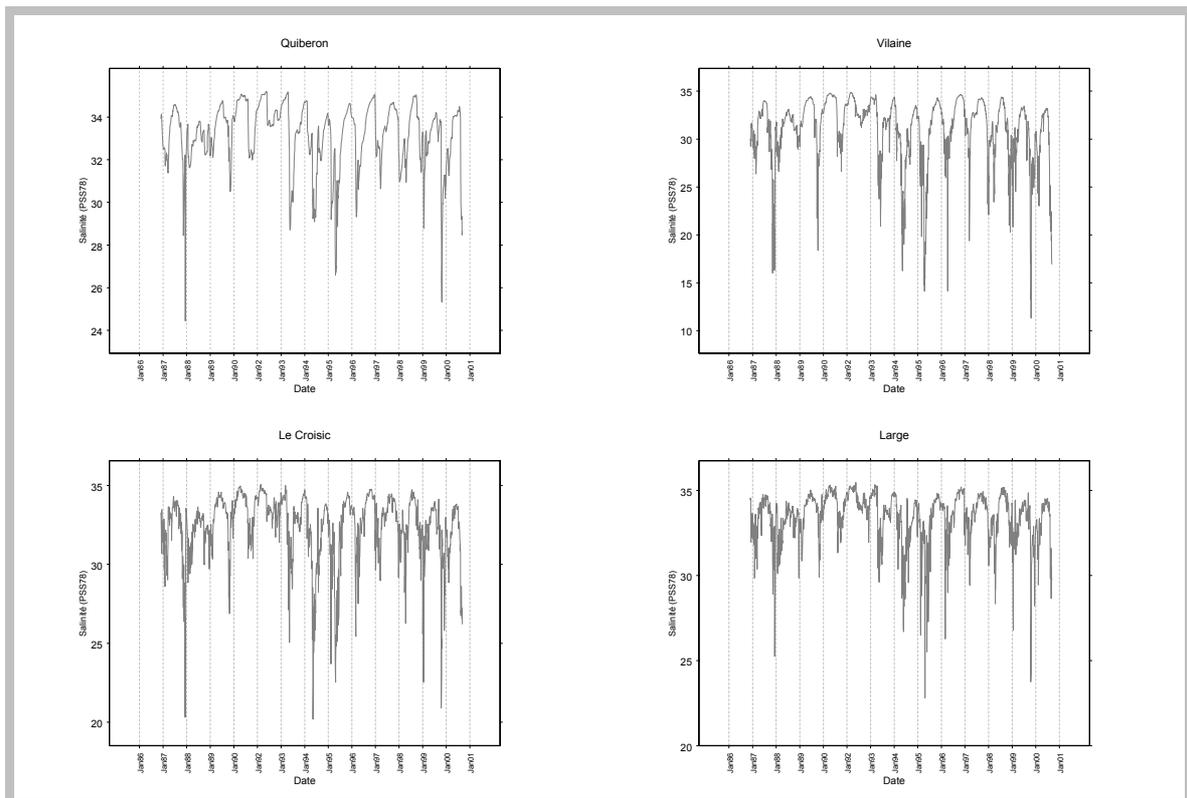


Figure 4.18 : séries temporelles de salinité de surface de 1987 à 2000 estimée dans des mailles du modèle correspondant aux trois zones préalablement identifiées et à une zone au large.

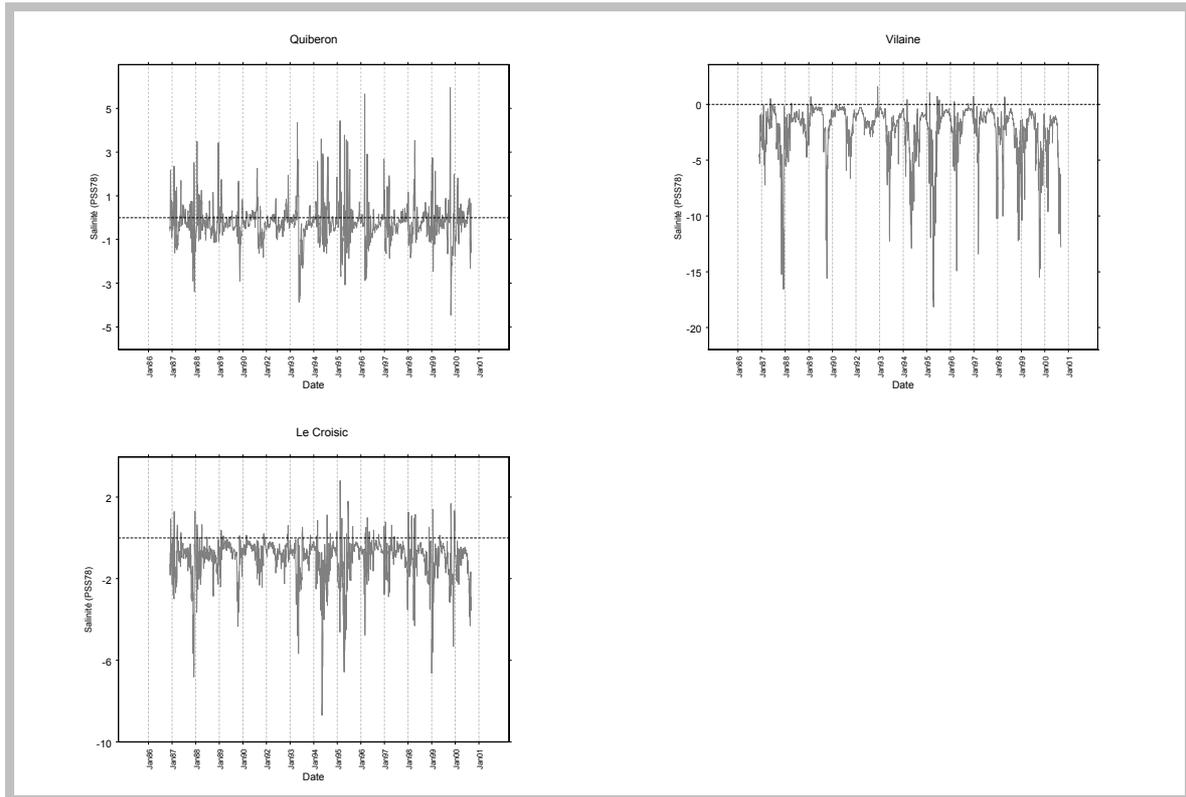


Figure 4.19 : différences de salinité de surface entre les estimations à la côte et les estimations au large.

➤ Déficit d'énergie potentielle induit par la température

Les estimations de déficit d'énergie induit par la température sont très faibles pour les zones côtières (*cf.* figure 4.20). La valeur maximale est d'environ 4 Joules et est observée dans la zone du Croisic en 1994. Ils sont majoritairement négatifs, notamment dans la baie de Vilaine. Au large, les estimations sont comprises entre -20 et $+30$ Joules environ. Les écarts entre les zones côtières et le large sont principalement négatifs et peuvent atteindre -40 Joules (*cf.* figure 4.21). Les faibles déficits observés à la côte sont dus à la faible profondeur de ces zones (7 mètres en moyenne).

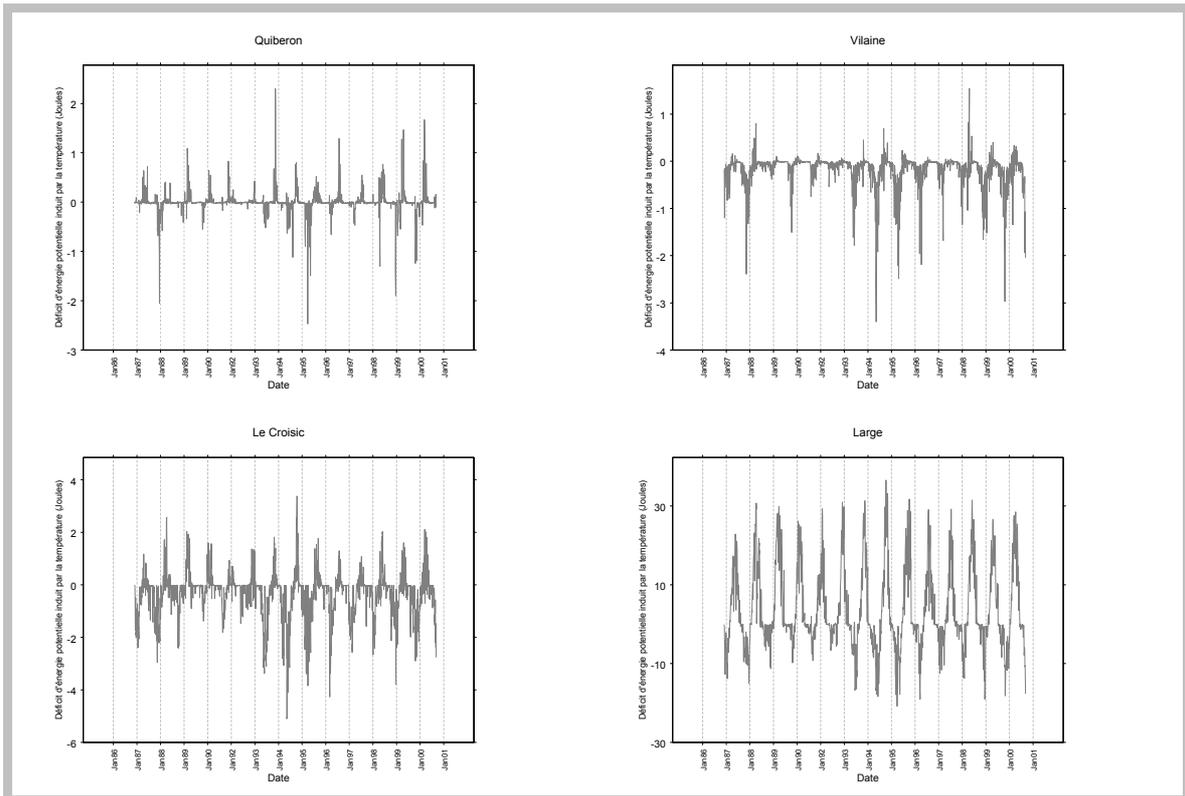


Figure 4.20 : séries temporelles de déficit d'énergie induit par la température de 1987 à 2000 estimé dans des mailles du modèle correspondant aux trois zones préalablement identifiées et à une zone au large.

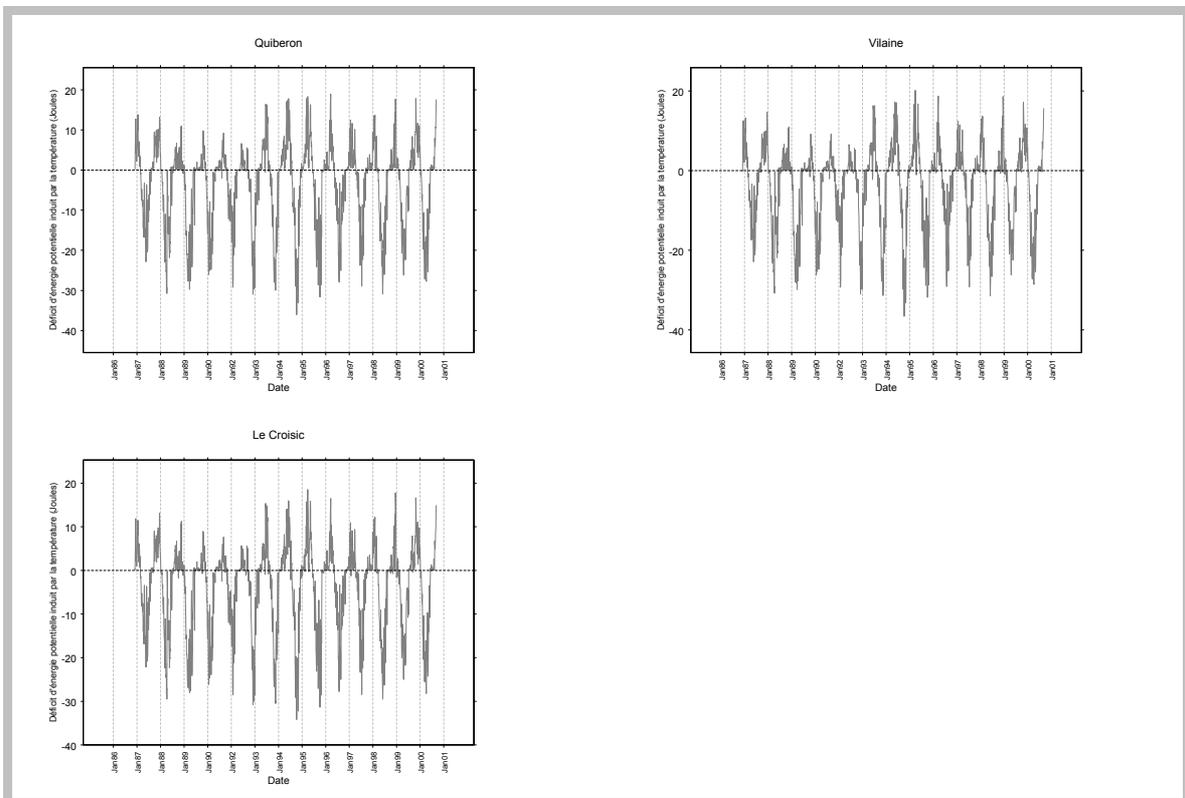


Figure 4.21 : différences de déficit d'énergie induit par la température entre les estimations à la côte et les estimations au large.

➤ Déficit d'énergie potentielle induit par la salinité

Le déficit d'énergie potentielle induit par la salinité est beaucoup plus important que le déficit induit par la température, à la fois dans les zones côtières et au large (cf. figure 4.22). En effet, la stratification de la colonne d'eau est beaucoup plus sensible aux variations de salinité qu'aux variations de température : une baisse de salinité de 1 (PSS78) a le même effet sur la stratification qu'une augmentation de 4°C (Lazure, com. pers.). Le déficit d'énergie potentielle induit par la salinité est beaucoup plus élevé au large, où il peut atteindre 240 Joules. A la côte, les valeurs les plus importantes sont observées dans les zones Vilaine (environ 110 Joules) et Croisic (environ 90 Joules). Elles ne dépassent pas 35 Joules dans la zone plus au nord (Quiberon), zone la moins soumise à des dessalures (cf. figure 4.18). Les écarts entre les estimations à la côte et au large sont très importants, ils atteignent environ -250 Joules dans la zone de Quiberon, les écarts les moins importants étant observés dans la baie de Vilaine (-200 Joules environ) (cf. figure 4.23). Notons que dans cette zone, qui est la plus soumise aux dessalures (cf. figure 4.18) de faibles écarts positifs sont parfois observés (50 Joules au maximum).

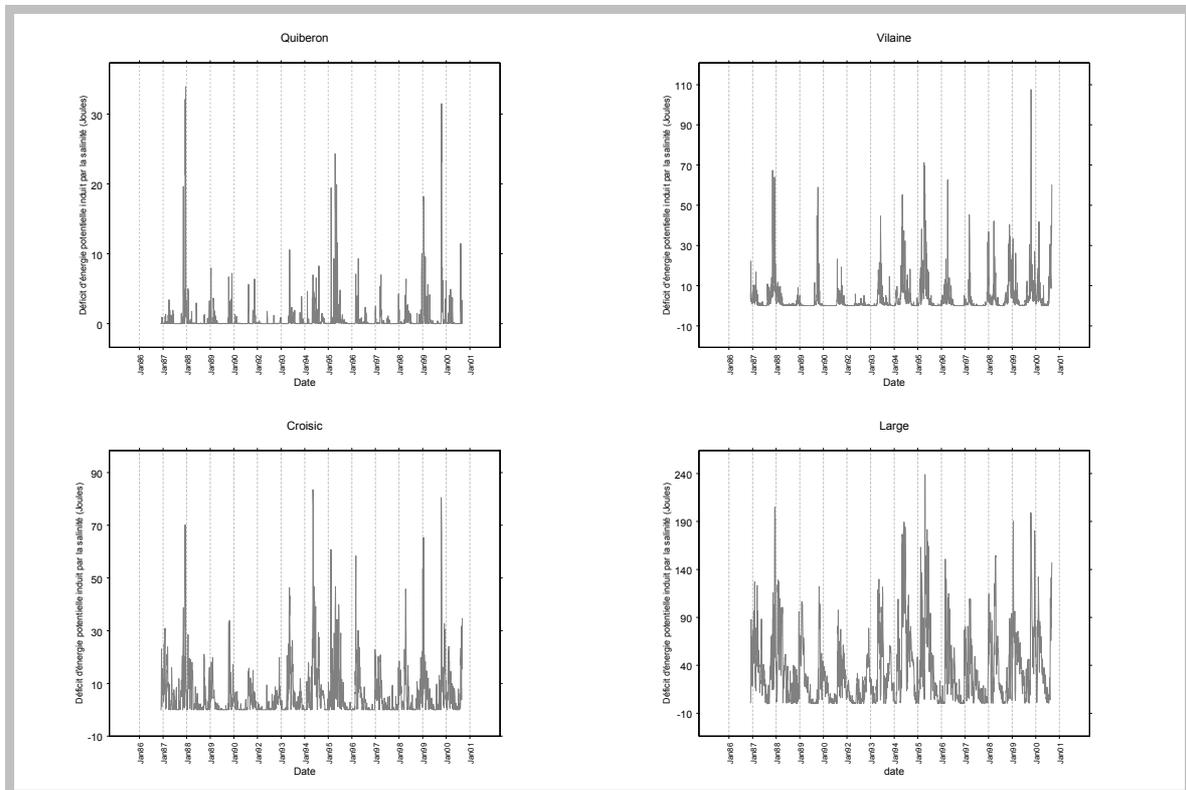


Figure 4.22 : séries temporelles de déficit d'énergie induit par la salinité de 1987 à 2000 estimé dans des mailles du modèle correspondant aux trois zones préalablement identifiées et à une zone au large.

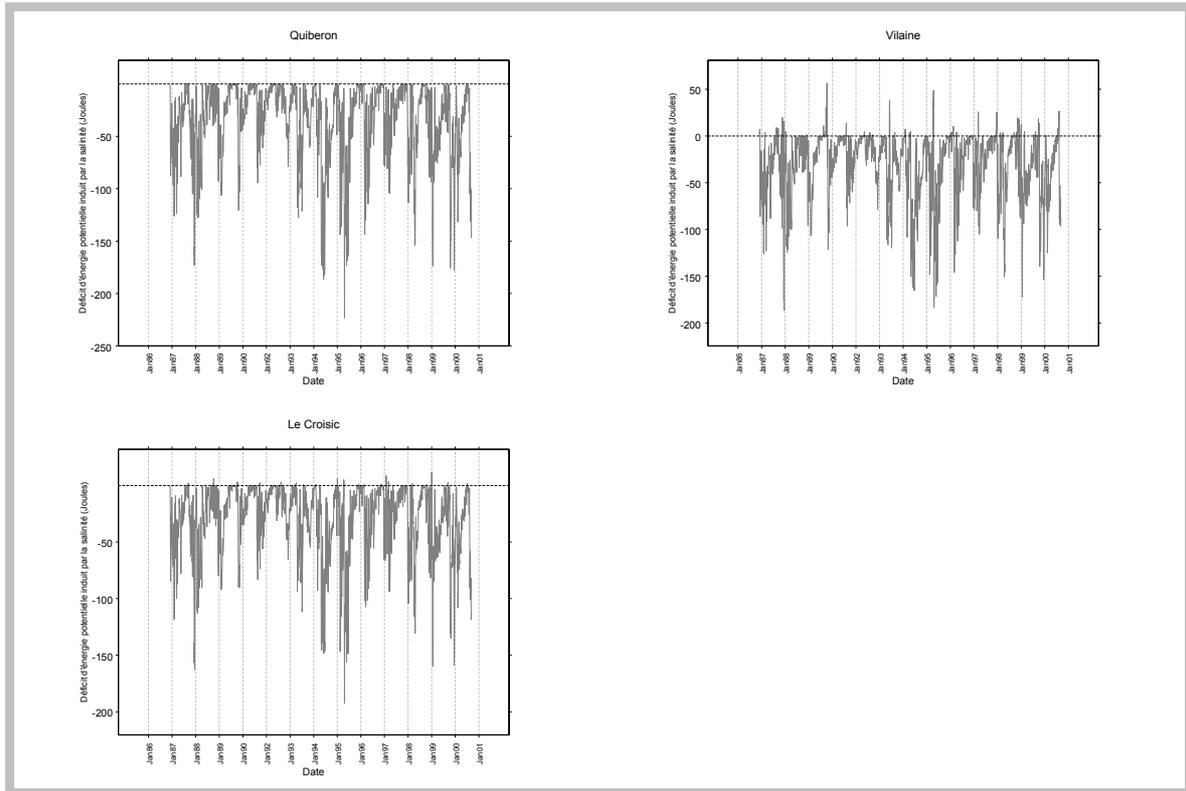


Figure 4.23 : différences de déficit d'énergie induit par la salinité entre les estimations à la côte et les estimations au large.

- **Description des variables physiques associées à l'apparition du genre *Dinophysis***

Nous nous intéressons désormais aux conditions physiques associées à l'apparition du genre *Dinophysis*. Pour chacune des trois zones considérées, les conditions physiques moyennées sur les 15 jours ayant précédé l'apparition du genre peuvent être décrites (cf. paragraphe 4.2.3).

➤ Température

La figure 4.24 représente les estimations de température de surface à la côte et au large, moyennées sur les 15 jours précédant l'apparition de *Dinophysis*, pour chaque zone et pour chaque année. La gamme de températures associées à l'apparition de *Dinophysis* est importante : elle s'étend de 9°C à 18°C pour les estimations à la côte, et de 10°C à 16°C pour les estimations au large. S'il existe des différences d'échelle entre le large et la côte, nous remarquons que les variations sont proportionnelles : par exemple, la température maximale est associée à l'apparition de *Dinophysis* en 1992 dans la zone la plus au nord (Quiberon), cette observation étant valable pour les estimations à la côte (19°C) comme pour celles au large (16°C).

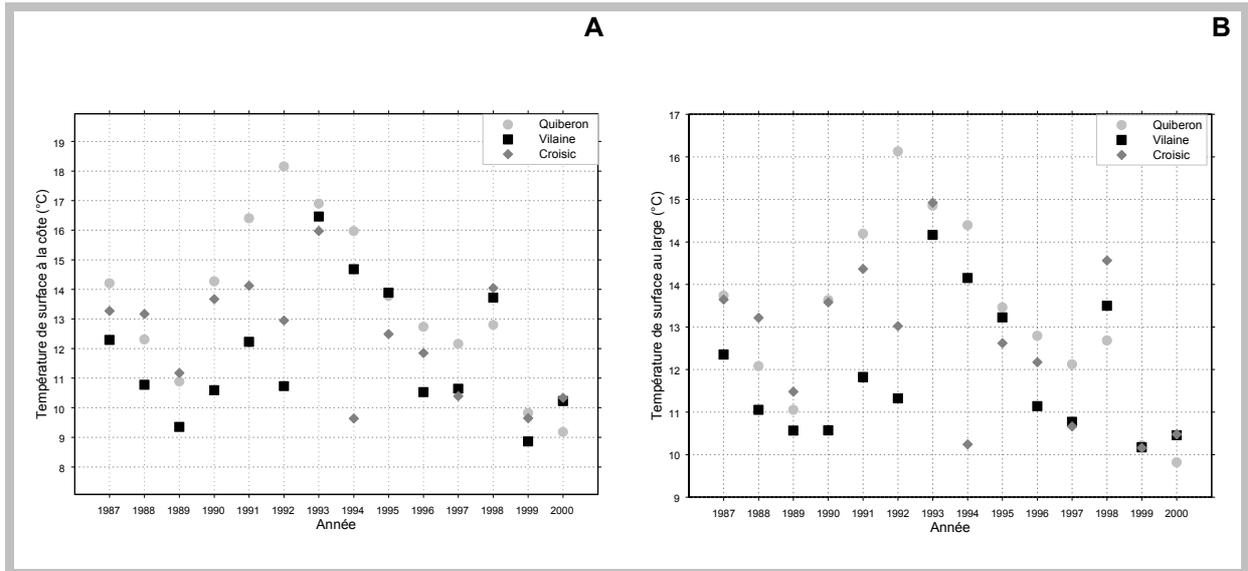


Figure 4.24 : température de surface associée à l'apparition de *Dinophysis* pour les trois zones identifiées, estimée à la côte (A) et au large (B).

Les valeurs représentent les températures moyennées sur la quinzaine qui a précédé l'apparition de *Dinophysis*.

➤ Salinité

La gamme de salinité associée à l'apparition de *Dinophysis* est également très étendue (cf. figure 4.25). Les valeurs estimées à la côte sont comprises entre 26 et 34 (PSS78), les salinités les plus faibles sont observées dans la baie de Vilaine. Les valeurs estimées au large sont plus élevées [29.6 et 35 (PSS78)]. Si la forme globale des variations inter-annuelles de salinité estimées au large sont comparables avec celle des salinités estimées à la côte (e.g. maxima pour les années 1990 à 1993, et minima pour les années 1998 à 2000), des variations entre zones sont cependant observées : en baie de Vilaine les apparitions sont associées aux plus faibles salinité à la côte mais pas systématiquement au large .

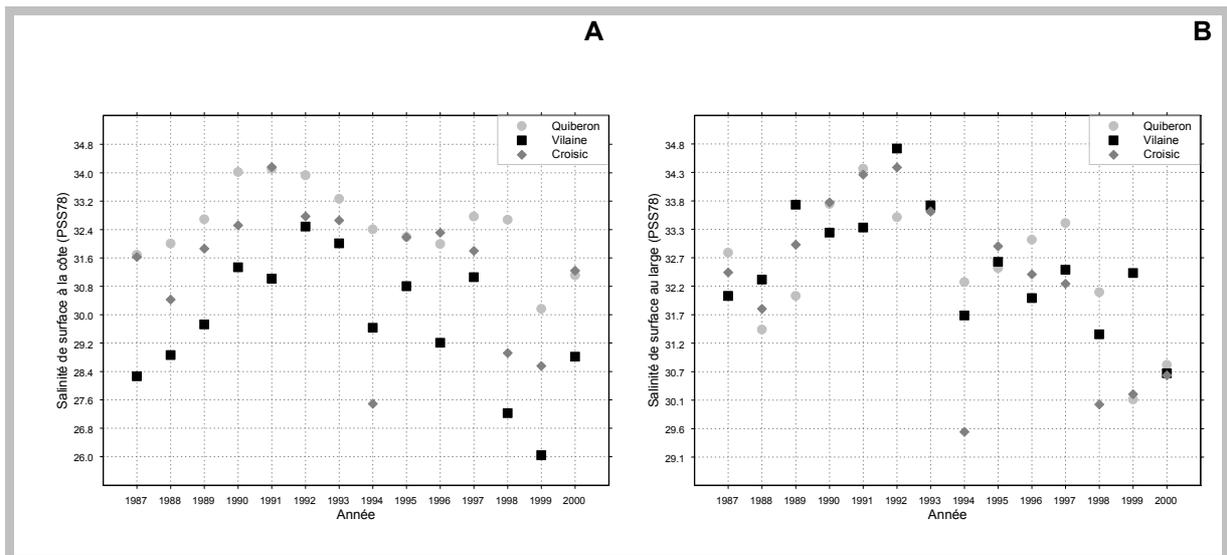


Figure 4.25 : salinité de surface associée à l'apparition de *Dinophysis* pour les trois zones identifiées, estimée à la côte (A) et au large (B).

➤ Déficit d'énergie potentielle induit par la température

L'examen des séries temporelles du déficit d'énergie potentielle induit par la température (cf. figure 4.20) a mis en évidence les faibles valeurs de ce paramètre, en particulier dans les zones côtières. Les valeurs de ce paramètre associées à l'apparition de *Dinophysis* sont proche de 0 pour les estimations à la côte (cf. figure 4.26). Elles sont également faibles pour les estimations au large (de -12 à $+15$ Joules environ). Notons cependant des similitudes entre les variations inter-annuelles au large et à la côte. Par exemple, en 1994 dans la zone du Croisic, l'apparition du genre est associée à un déficit d'énergie négatif induit par la température, à la fois pour les estimations au large et à la côte ; de même en 1999 et en 2000 les valeurs de déficit pour les points au large et à la côte sont négatives.

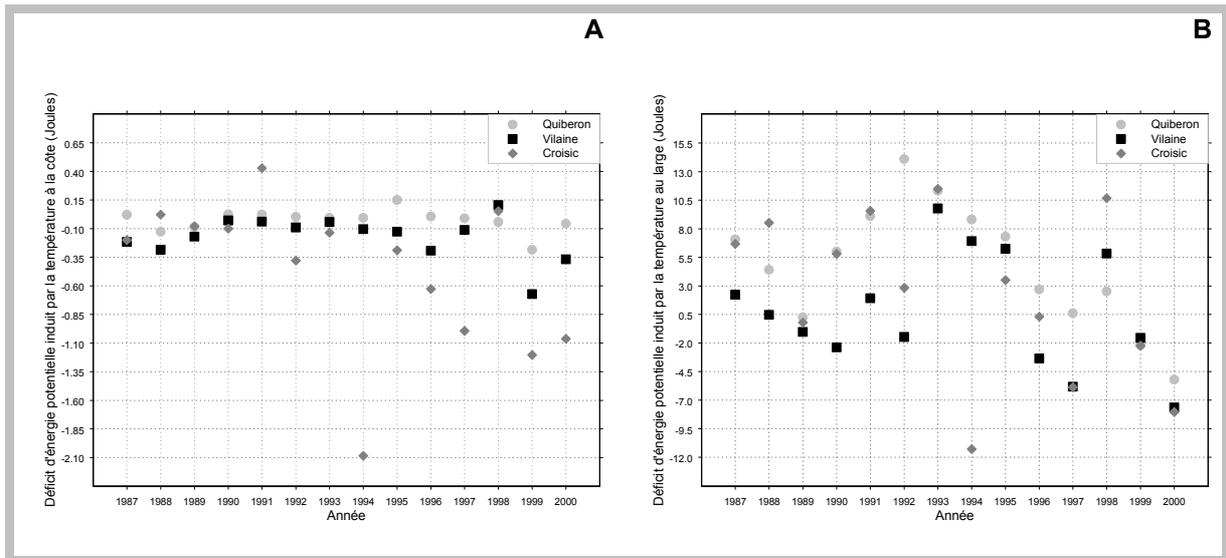


Figure 4.26 : déficit d'énergie potentielle induit par la température associé à l'apparition de *Dinophysis* pour les trois zones identifiées, estimé à la côte (A) et au large (B).

➤ Déficit d'énergie potentielle induit par la salinité

Les valeurs de déficit d'énergie potentielle induit par la salinité associées à l'apparition de *Dinophysis* sont plus élevées que celles du déficit induit par la température (cf. figure 4.27). En particulier, ce paramètre peut atteindre 140 Joules au large pour l'année 1994 dans la zone du Croisic. Les estimations à la côte, bien que plus importantes que celles du déficit induit par la température, restent faibles (25 Joules au maximum, en 1994 pour la zone du Croisic). Notons ici aussi des similitudes entre les variations inter-annuelles du paramètre estimé à la côte et au large, en particulier les valeurs maximales sont observées au Croisic en 1994 et 1998 dans les deux cas.

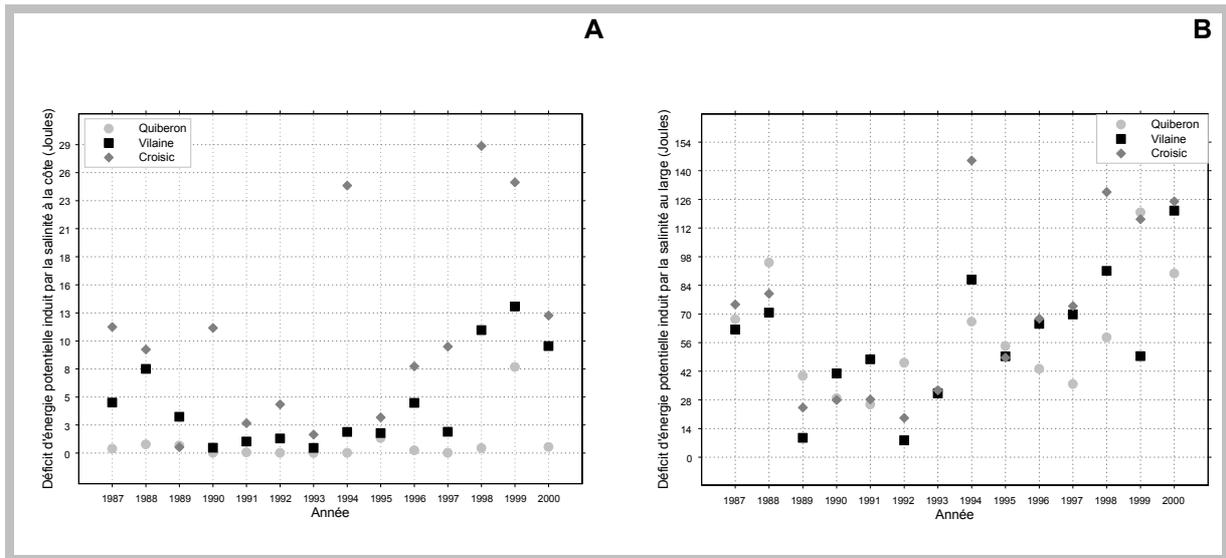


Figure 4.27 : déficit d'énergie potentielle induit par la salinité associé à l'apparition de *Dinophysis* pour les trois zones identifiées, estimé à la côte (A) et au large (B).

➤ Vent

La figure 4.28 présente les régimes de vent intégré sur la quinzaine ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* dans chacune des zones. L'apparition de *Dinophysis* sur les trois zones est majoritairement associée à des vents de secteur N/NE et W/SW. Seules 3 apparitions (en 1989 dans la zone 25049, en 1992 dans la zone 27057 et en 1995 dans la zone 27059) sont associées à des vents de NW, qui sont les vents dominants dans le Golfe de Gascogne au printemps et en été.

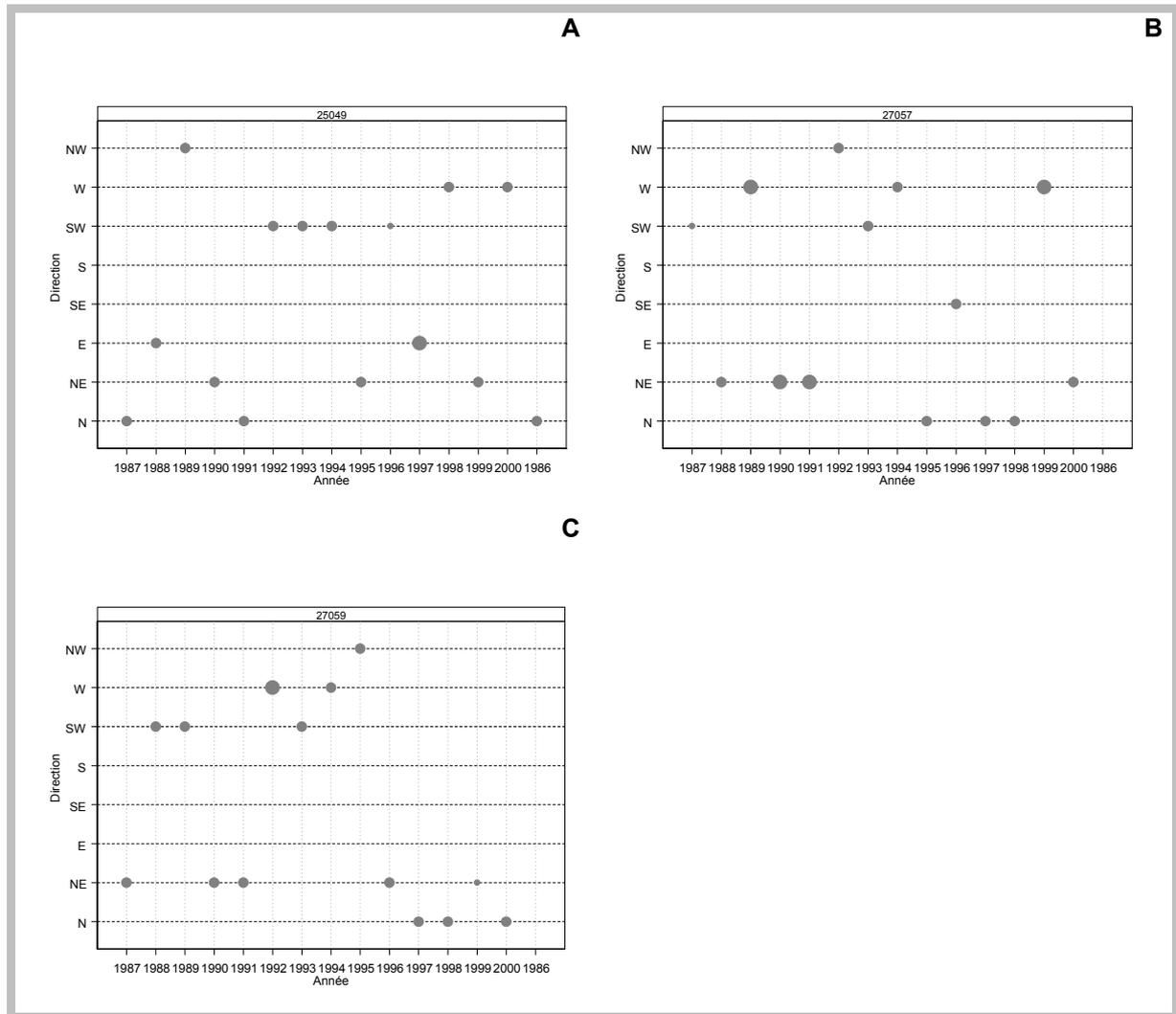


Figure 4.28 : vent intégré sur les 15 jours ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* dans la zone de Quiberon (A), de la baie de Vilaine (B) et du Croisic (C).
La taille des symboles est proportionnelle à la vitesse du vent.

4.3.3. Mise en relation des indicateurs associés à l'apparition de *Dinophysis* et des descripteurs physiques

L'analyse descriptive des conditions physiques associées à l'apparition de *Dinophysis* a mis en évidence une grande variabilité des différents paramètres, mis à part pour le déficit d'énergie potentielle induit par la température. Afin d'examiner plus précisément le rôle de chacune des variables sélectionnées, la matrice des variables physiques associées à l'apparition de *Dinophysis* peut être «résumée» à l'aide d'une ACP.

a) Démarche

L'ensemble des variables physiques (température et salinité de surface, déficits d'énergie potentielle induits par la température et par la salinité, et vent) peuvent être rassemblées dans une matrice décrivant les conditions associées à l'apparition de *Dinophysis*. Le vent est codé en variable quantitative : les valeurs de vent sont initialement exprimées à l'aide de deux composantes (vitesse et direction). Ces deux variables peuvent être projetées dans un repère qui correspond aux directions du vent. Par convention un vent de nord correspond à 0°, un vent d'est à 90°, un vent de sud à 180° et un vent d'ouest à 270°. La norme du vecteur est proportionnelle à la vitesse du vent. La variable utilisée ici correspond à une projection des vecteurs vitesse/direction du vent sur une composante NE/SW (projection de 45°). Les valeurs positives correspondent aux vents de SW, les valeurs négatives correspondent aux vents de NE. Des variables «biologiques» telles que la semaine d'apparition du genre, la valeur de la première concentration non nulle, ou bien la concentration en Diatomées dans l'échantillon précédant l'apparition de *Dinophysis* peuvent également être décrites, et seront projetées en variables supplémentaires dans l'ACP de la matrice des variables physiques afin d'examiner les corrélations entre ces différentes variables. Le tableau 4.5 illustre un extrait de la matrice ainsi obtenue pour la zone baie de Vilaine.

Deux hypothèses sont examinées ici (cf. chapitre 4.2.3) :

- «Hypothèse à la côte» : *Dinophysis* est présent en zone côtière toute l'année, y compris durant les mois d'hiver, et se développe sous l'effet favorable de variables physiques locales.
- «Hypothèse au large» : *Dinophysis* se développe au large sous certaines conditions physiques et est introduit dans les zones côtières par des phénomènes d'advection induits par les courants et le vent.

Afin de tester ces deux hypothèses, deux ACP seront effectuées : une ACP avec les variables physiques estimées à la côte, et une ACP avec les variables physiques au large. Notons que les deux hypothèses peuvent être concomitantes, *Dinophysis* pouvant être présent dans les zones côtières, mais également se développer au large et être introduit à la côte par advection. Le vent peut agir sur le développement de *Dinophysis* selon différents processus : il agit sur la circulation hydrodynamique de la zone, et peut ainsi avoir un rôle dans le développement du genre dans les zones côtières, il peut également être impliqué dans des phénomènes d'advection des eaux du large vers la côte, aussi il sera introduit dans les deux ACP.

Zone	Année	Variables «biologiques»			Variables physiques - côte				Variables physiques - large				Vent
		App.	Initiale	Diat.	Temp	Sal	Phit	Phis	Temp	Sal	Phit	Phis	
27057	1987	16	2,48	4,76	12,29	28,26	-0,22	4,68	12,02	32,04	2,23	62,40	2,8
27057	1988	15	2,30	5,51	10,77	28,86	-0,29	7,80	10,85	32,34	0,47	70,66	-5,6
27057	1989	12	2,00	4,76	9,35	29,72	-0,17	3,35	10,41	33,71	-1,03	9,45	6,1
27057	1990	14	2,30	5,16	10,60	31,34	-0,03	0,48	10,41	33,20	-2,39	40,91	-6,7
27057	1991	17	2,30	4,76	12,23	31,02	-0,04	1,06	11,54	33,29	1,91	47,82	-6
27057	1992	14	2,00	4,52	10,73	32,48	-0,09	1,35	11,09	34,74	-1,47	8,25	0,8
27057	1993	21	2,00	6,51	16,46	32,01	-0,04	0,47	14,55	33,70	9,77	31,18	4
27057	1994	18	2,00	5,47	14,68	29,63	-0,11	1,95	13,64	31,69	6,92	86,75	3
27057	1995	18	2,48	5,32	13,89	30,80	-0,13	1,86	12,80	32,67	6,24	49,29	-3,3
27057	1996	12	2,00	3,85	10,53	29,21	-0,29	4,66	10,93	32,01	-3,36	65,12	1,6
27057	1996	12	2,00	3,85	10,53	29,21	-0,29	4,66	10,93	32,01	-3,36	65,12	1,6
27057	1997	13	2,30	4,74	10,64	31,05	-0,11	1,97	10,59	32,52	-5,82	69,75	-2,7
27057	1998	19	2,00	4,91	13,72	27,22	0,11	11,39	13,05	31,34	5,83	91,00	-2
27057	1999	10	2,00	4,25	8,86	26,04	-0,67	13,59	10,06	32,46	-1,55	49,35	5,1
27057	2000	12	3,04	3,86	10,23	28,82	-0,37	9,91	10,31	30,63	-7,65	120,48	-3,4

Tableau 4.5 : extrait de la matrice décrivant les conditions associées à l'apparition de *Dinophysis* dans la zone «baie de Vilaine» (27057).

Les variables «biologiques» («App.», «Initiale» et «Diat.» décrivent respectivement la semaine d'apparition de *Dinophysis* (première concentration non nulle), la concentration initiale et la concentration en Diatomées dans l'échantillon précédant l'apparition de *Dinophysis* (i.e. 15 jours avant majoritairement, 1 semaine avant lorsqu'il y a eu prélèvement, ou bien exceptionnellement trois semaines avant dans le cas contraire). Les concentrations sont log-transformées.

Les variables physiques («Temp», «Sal», «Phit» et «Phis») représentent les estimations de température, salinité, déficit d'énergie induit par la température et déficit d'énergie induit par la salinité. Les estimations du modèle sont moyennées sur les 15 jours avant la date d'apparition de *Dinophysis* dans la zone considérée. Ici, les variables à la côte sont les variables estimées dans la maille du modèle correspondant à la baie de Vilaine. Les variables au large correspondent aux valeurs moyennées sur la même période mais dans la maille du modèle au large.

Le vent est codé en variable quantitative et correspond au vent intégré sur les deux semaines ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*, projeté sur une composante NE/SW.

b) Hypothèse à la côte

La figure 4.29 représente les positions des individus dans les deux premiers plans principaux de l'ACP de la matrice des variables physiques estimées à la côte. Les corrélations des variables avec les trois premiers axes de l'ACP sont illustrées par la figure 4.30. Les «variables biologiques» n'ont pas participé à l'analyse mais ont été projetées en variables supplémentaires. 72% et 64% de la variance totale sont expliquées par les deux premiers plans principaux. L'axe 1 oppose la variable *phis* aux autres variables physiques (*temp*, *sal*, et *phit*). La variable *semapp* est corrélée positivement avec les variables *phit*, *temp* et *sal* (cf. figure 4.30). L'axe 2 permet d'isoler le vent (coordonnées négatives) qui n'est pas corrélé avec les variables physiques. Ainsi, les individus qui ont des coordonnées positives sur l'axe 1 sont associés à des valeurs de salinité, de température et de déficit d'énergie potentielle induit par la température élevées. Ces variables étant corrélées positivement avec la semaine d'apparition, ces individus sont également associés à des semaines d'apparitions tardives. En revanche, les individus qui ont des coordonnées négatives sur l'axe 1 sont associés à des valeurs importantes de déficit d'énergie potentielle induit par la salinité et à des apparitions plus précoces. Par exemple, les individus correspondant aux années 1999 et 2000, qui sont caractérisées par des apparitions précoces pour les trois zones géographiques (cf. figure 4.15 A) ont des coordonnées négatives sur l'axe, à l'exception de la zone 25049 pour l'année 1999. La même opposition est visible dans le plan 1-3 (figure 4.29 B) : la variable semaine d'apparition (coordonnées négatives sur les axes 1 et 3) est corrélée positivement avec la température, la salinité et le déficit d'énergie induit par la température et négativement avec le déficit induit par la salinité. Le plan 1-3 permet de distinguer les débuts précoces associés à des déficits d'énergie induit par la salinité importants (coordonnées négatives sur les axes 1 et 3, e.g. l'année 1999 pour la zone 27059) des débuts précoces associés à de faibles déficits induits par la salinité (coordonnées positives sur l'axe 3, e.g. l'année 2000 pour la zone 25049). La forte dispersion sur l'axe 2, corrélé négativement avec le vent, confirme que les apparitions de *Dinophysis* sont principalement associées à des vents de secteur N/NE (coordonnées positives sur l'axe 2) et SW/W (coordonnées positives sur l'axe 2). Cette observation avait déjà été mise en évidence par l'analyse descriptive des conditions de vent associées à l'apparition de *Dinophysis* (cf. Figure 4.28). Notons enfin, que la concentration initiale n'est pas corrélée avec les variables physiques, et que la semaine d'apparition est corrélée positivement avec la concentration en Diatomées ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*.

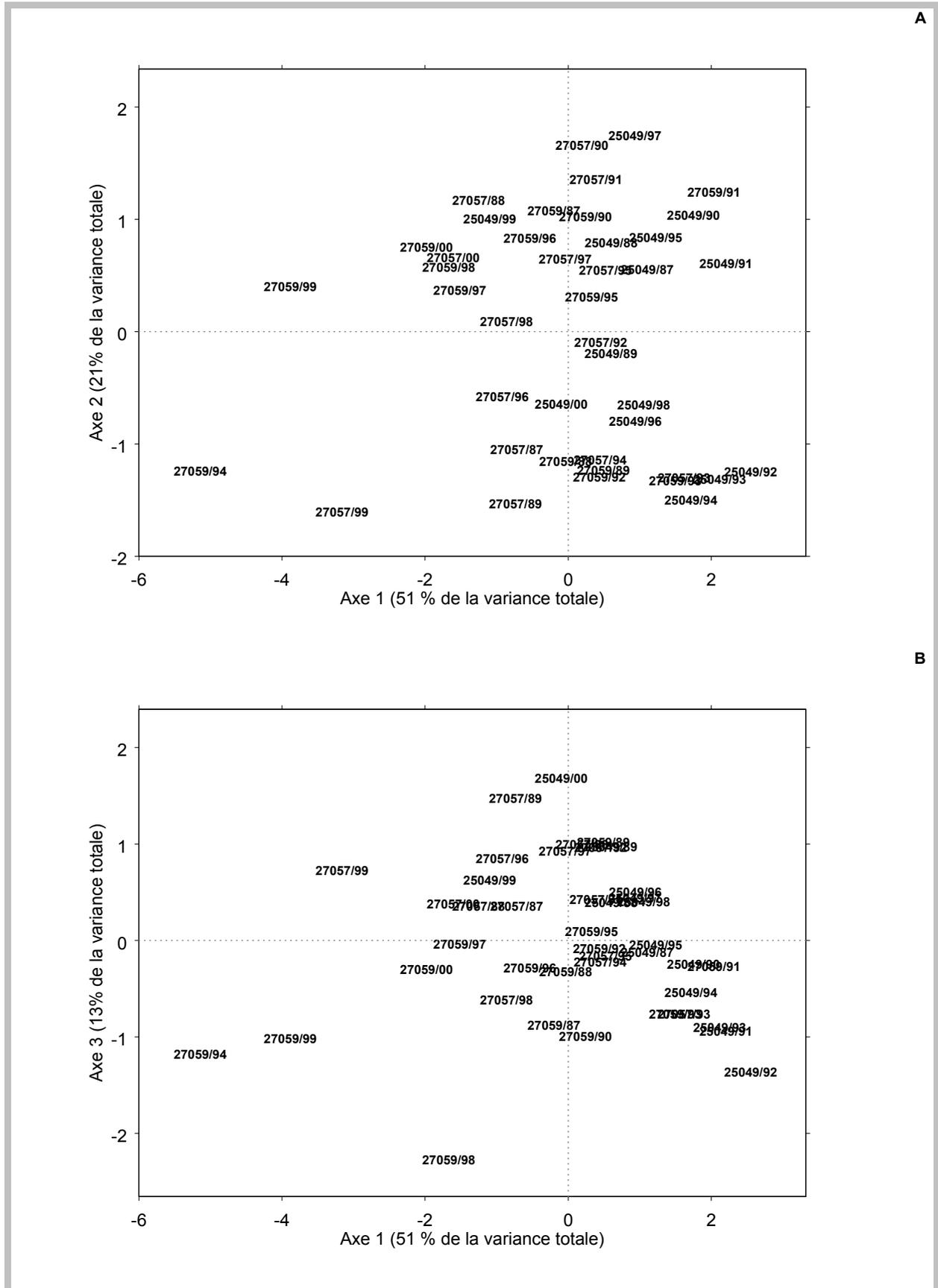


Figure 4.29 : représentation des individus (zone/année) dans les plans 1-2 (A) et 1-3 (B) de l'ACP de la matrice des variables physiques estimées à la côte.

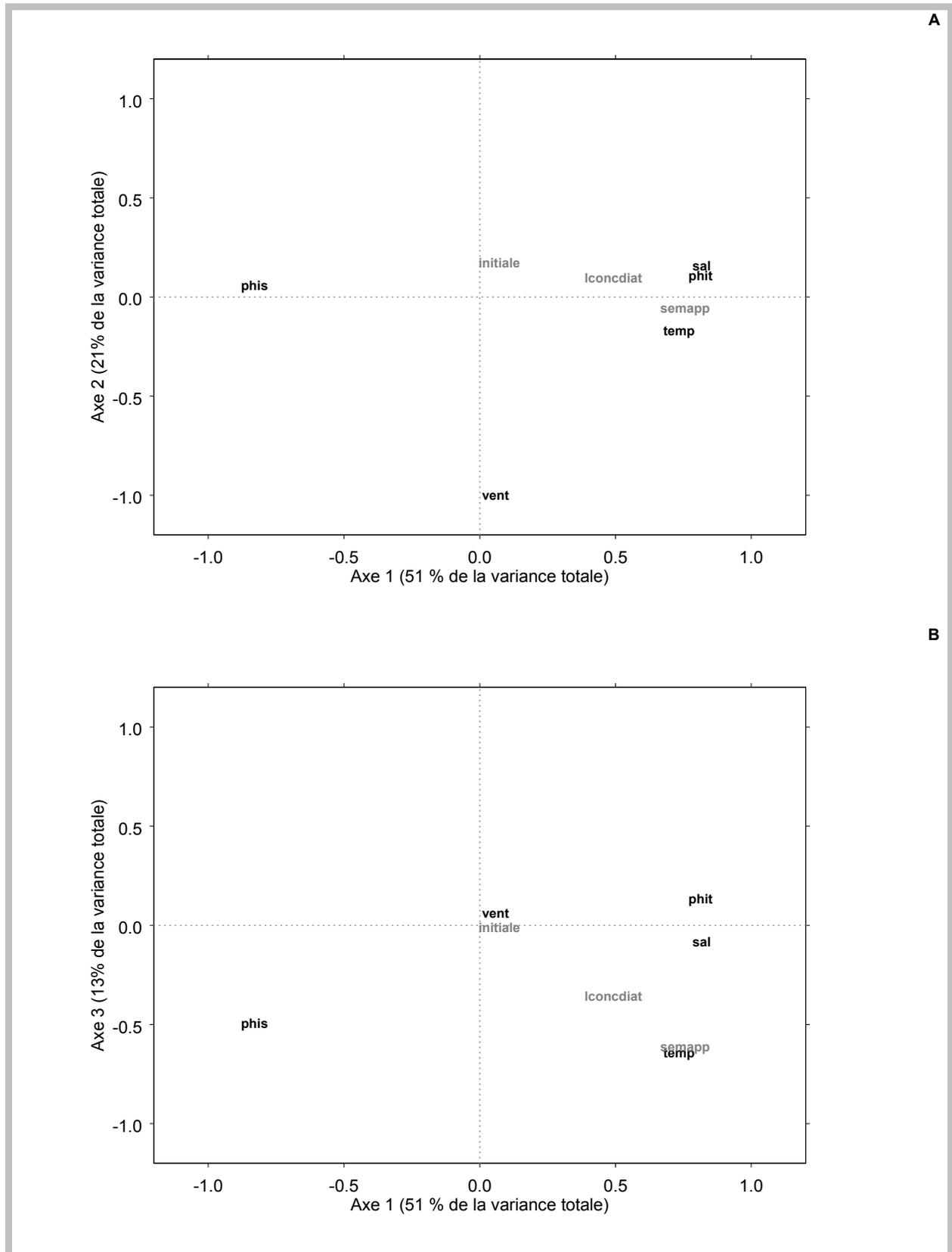


Figure 4.30 : représentation des variables physiques estimées à la côte dans les plan 1-2 (A) et 1-3 (B) de la matrice des conditions associées au développement de *Dinophysis*.

c) Hypothèse au large

Le pourcentage de variance totale expliquée par l'ACP de la matrice des variables physiques au large est plus élevé (79% pour le plan 1-2 et 75% pour le plan 1-3). Des similitudes sont observées : les variables physiques température, salinité et déficit d'énergie potentielle induit par la température sont opposées au déficit d'énergie induit par la salinité sur l'axe 1 (cf. figure 4.32). Le vent (coordonnées positives sur l'axe 3) n'est pas corrélé avec les variables physiques. Concernant les variables biologiques projetées en variables supplémentaires, la semaine d'apparition est ici aussi corrélée positivement avec les variables physiques température, salinité et déficit d'énergie potentielle induit par la température, et négativement avec la variable déficit induit par la salinité. Notons que la variable concentration en Diatomées, qui concerne les conditions locales associées à l'apparition de *Dinophysis* n'est pas prise en compte pour l'analyse des conditions au large. La concentration initiale n'est pas corrélée avec les variables physiques. La position des individus (cf. figure 4.31) présente également des similitudes avec la position des individus de l'ACP en local. Les apparitions précoces (coordonnées négatives) se distinguent des apparitions tardives (coordonnées positives) sur l'axe 1. Elles sont associées respectivement aux variables physiques déficit d'énergie induit par la salinité pour les apparitions précoces, et température, salinité, déficit induit par la température pour les apparitions tardives. Le vent permet de séparer distinctement les apparitions associées aux vents de SW/W (coordonnées positives sur l'axe 3) et de secteurs N/NE (coordonnées négatives sur l'axe 3).

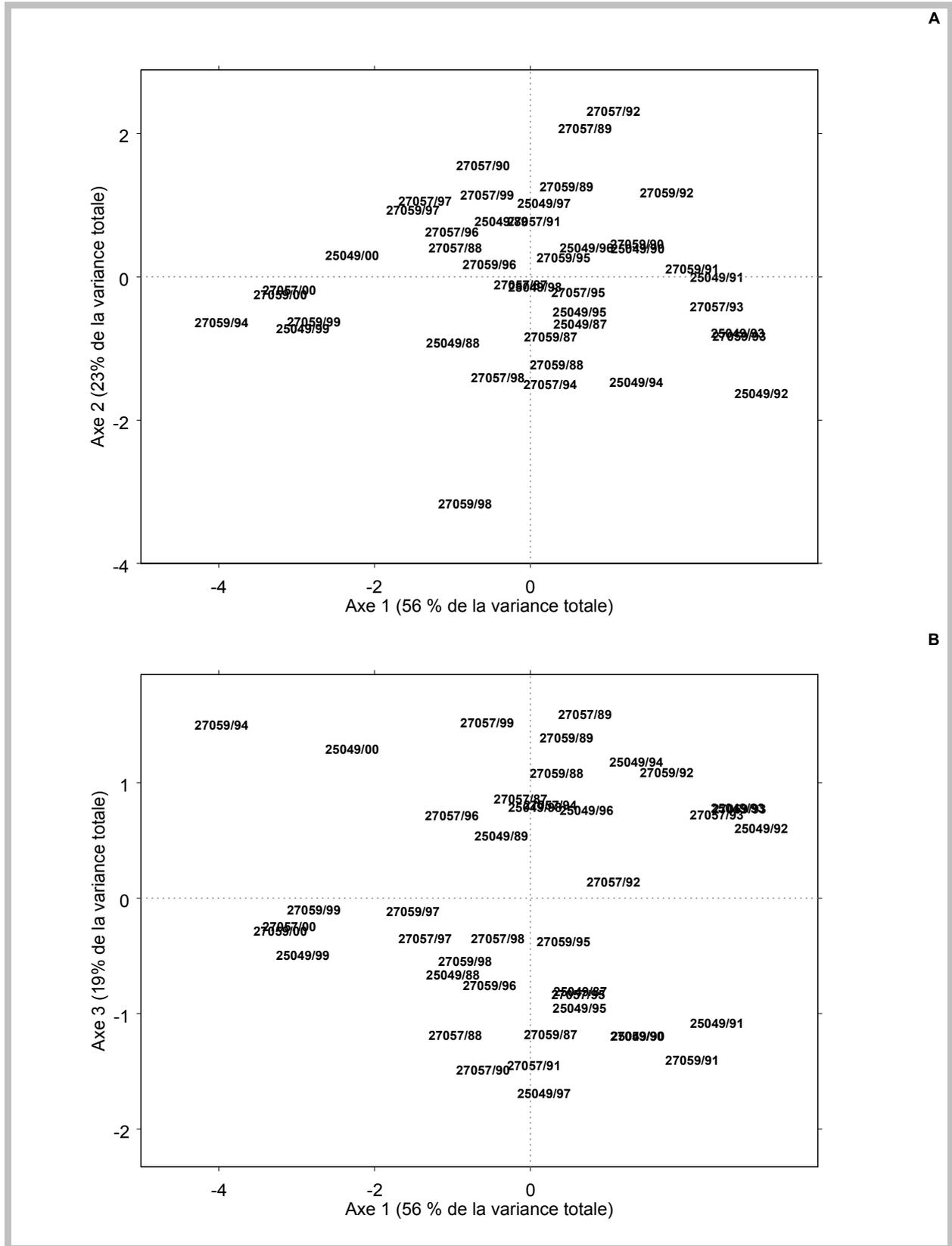


Figure 4.31 : représentation des individus (zone/année) dans les plans 1-2 (A) et 1-3 (B) de l'ACP de la matrice des variables physiques estimées au large.

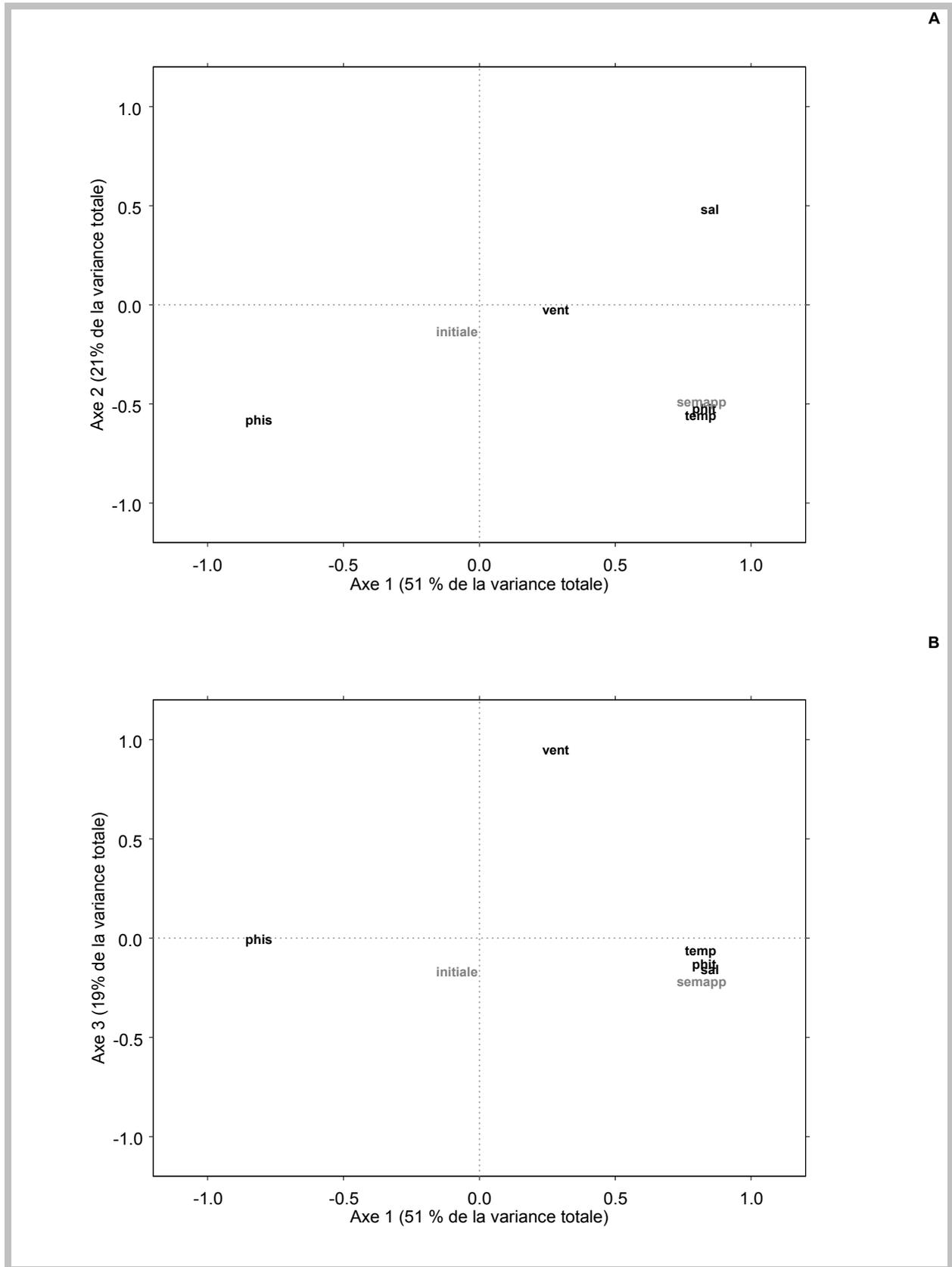


Figure 4.32 : représentation des variables physiques estimées au large dans les plan 1-2 (A) et 1-3 (B) de la matrice des conditions associées au développement de *Dinophysis*.

4.4. Discussion

4.4.1. Découpage du Mor-Bras en trois zones homogènes

La définition «d'épisodes annuels» à *Dinophysis* a permis de décrire de manière synthétique les caractéristiques de variabilité temporelle du genre sur chaque point d'échantillonnage. Pour l'ensemble de la zone, les premières concentrations non nulles de *Dinophysis* sont décelées entre les mois de mars et de juin. Les maxima de concentration sont généralement observés en juin/juillet, notons cependant que de fortes concentrations peuvent également être observées en automne (au mois d'octobre). Ils peuvent être compris entre 400 Cellules.L⁻¹ et 2.10⁴ Cellules.L⁻¹. Les résultats de l'ACP de la matrice des descripteurs des épisodes annuels (61% de variance expliquée) a conduit à envisager le découpage du Mor-Bras en trois secteurs géographiques homogènes au plan de la dynamique pluri-annuelle de *Dinophysis* : une zone au nord à proximité de la presqu'île de Quiberon, la zone de la baie de Vilaine et une zone plus au sud aux environs du Croisic. Chaque zone est caractérisée par différents descripteurs :

- Ainsi, la **zone de Quiberon** est associée à des apparitions plus tardives du genre (plus de la moitié des apparitions ont lieu aux mois de mai et de juin), ainsi qu'à des concentrations annuelles plus faibles (valeur moyenne de 200 Cellules.L⁻¹ environ et valeur maximale de 2800 Cellules.L⁻¹ pour toute la période d'observation).
- En revanche, la **baie de Vilaine** est caractérisée par les concentrations les plus importantes, aussi bien en moyenne qu'en maximum (valeur moyenne de 1100 Cellules.L⁻¹ environ, et valeur maximale de 24400 Cellules.L⁻¹ pour toute la période d'observation).
- Enfin, la **zone du Croisic** est associée à des fluctuations importantes de concentrations durant la période de présence annuelle du genre.

Le découpage du Mor-Bras en trois zones géographiques, basé sur la variabilité temporelle de *Dinophysis*, semble également associé à des conditions physiques variant d'une zone géographique à l'autre. En effet, l'examen des séries temporelles des variables physiques estimées dans des mailles du modèle correspondant à chacune des zones (figures 4.16 à 4.23) a permis de dégager différentes caractéristiques :

- **La zone de Quiberon** est associée à de faibles dessalures, ainsi qu'à l'absence notable de stratification thermo-haline.
- **La baie de Vilaine** est en revanche la zone soumise aux dessalures les plus importantes, ainsi qu'aux températures de surface les plus élevées. C'est dans cette zone, sous l'influence direct des apports en eaux douces en provenance de la Vilaine, que les stratifications halines sont les plus importantes.
- **La zone du Croisic** est la zone côtière qui présente le plus de similitudes avec le large, pour les températures de surface. Elle est également soumise à des baisses de salinité, mais moins marquées qu'en baie de Vilaine. De même des stratifications halines peuvent être observées. Bien que des écarts de salinité avec le large négatifs soient observés, cette zone est celle présentant le plus de similitudes avec le large. Ces observations traduisent l'influence du panache de la Loire qui est plus importante dans cette zone ainsi qu'au large que dans la zone de Quiberon (qui présente des écarts de salinité avec le large fréquemment positifs) (cf. figures 4.6 et 4.18).

4.4.2. Conditions associées à l'apparition de *Dinophysis*

a) Communautés phytoplanctoniques

L'analyse descriptive de la flore précédant l'apparition de *Dinophysis* a mis en évidence la dominance des Diatomées dans les communautés phytoplanctoniques observées avant le développement du Dinoflagellé. Les concentrations en Diatomées sont en moyenne de l'ordre de 4.10^5 Cellules.L⁻¹ et sont comprises entre 10^4 et 3.10^6 Cellules.L⁻¹. Les communautés de Diatomées sont dominées par l'espèce *Skeletonema costatum*, ainsi que par les genres *Rhizosolenia* et *Chaetoceros*. Des Dinoflagellés sont également présents (principalement les genres *Scrippsiella* et *Prorocentrum*) à des concentrations plus faibles (10^4 Cellules.L⁻¹ en moyenne), ainsi que des Ciliés (dont l'espèce caractéristique est *Mesodinium rubrum*) à une concentration légèrement inférieure (8.10^3 Cellules.L⁻¹ en moyenne).

La flore accompagnatrice est également dominée par la classe des Diatomées (4.10^5 Cellules.L⁻¹ en moyenne). La concentration en Dinoflagellés a augmenté (2.10^4 Cellules.L⁻¹ en moyenne), et la diversité floristique est plus importante. La composition des assemblages est différente : l'espèce *Skeletonema costatum* est notamment présente à des concentrations plus faibles. Parmi les Dinoflagellés, les genres les plus abondants sont *Protoperidinium*, *Prorocentrum* (et en particulier l'espèce *P. micans*) et *Scrippsiella*, ainsi que des genres appartenant à la famille des Gymnodiniacées

La description des communautés phytoplanctoniques associées à l'apparition de *Dinophysis* a également permis de mettre en évidence des différences entre zones. Ainsi, la zone de Quiberon est caractérisée par la présence régulière de Dictyochophycées, alors que des Euglénophycées et des Chlorophycées (classe majoritairement représentée par des espèces dulçaquicoles) sont fréquemment observées dans la zone du Croisic (soumise à l'influence du panache de la Loire). La baie de Vilaine se caractérise par une faible diversité floristique dans les communautés ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*, mais également par la plus forte concentration en Diatomées ($5.5.10^5$ Cellules.L⁻¹ en moyenne).

L'ensemble de ces observations confirme l'importance des concentrations en Diatomées dans les communautés phytoplanctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*, mais également dans la flore accompagnatrice du genre. L'espèce *Skeletonema costatum*, décrite comme dominante dans les floraisons printanières en baie de Vilaine (Pierre & Lassus 1983, Lassus *et al.* 1985), est également fréquemment observée dans cette étude. Le genre *Prorocentrum*, et en particulier l'espèce *P. micans*, est associé à l'apparition de *Dinophysis* (Lassus *et al.* 1985), mais dans cette étude le genre *Protoperidinium* a également été fréquemment observé dans la flore accompagnatrice de *Dinophysis*. Cependant d'importantes variations inter-annuelles, ainsi que des différences entre zones géographiques sont observées.

Notons enfin que la concomitance des Diatomées et des Dinoflagellés a été identifiée comme caractéristique des communautés phytoplanctoniques du Golfe de Gascogne, et plus particulièrement des zones côtières semi-fermées soumises à d'importants apports en eau douce telles que le Mor-Bras, au chapitre 3. En outre, l'analyse à moyenne échelle géographique avait identifié le genre *Dinophysis* comme spécifique de cette région, avec également les Dinoflagellés dominants dans les assemblages associés à l'apparition du genre (*Protoperidinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Diplopsalis* + *Diplopelata* + *Zygabikodinium* + *Oblea* et *Scrippsiella*).

b) Variables physiques

Les conditions physiques associées à l'apparition de *Dinophysis* sont très variables (cf. figures 4.24 à 4.27). Le tableau 4.6 présente les valeurs moyennes des variables physiques intégrées sur les 15 jours qui ont précédé l'apparition du genre, pour les mailles à la côte et au large. Les températures ainsi que les salinités de surface sont similaires à la côte et au large, et mettent en évidence la large gamme de tolérance thermo-haline du genre. En revanche, les échelles de déficits d'énergie sont très différentes entre les estimations à la côte et au large. Dans les deux cas, la stratification haline est plus importante que la stratification thermique, comme cela avait déjà été observé sur les graphiques des séries temporelles des deux paramètres (figures 4.20 et 4.22). Notons que les valeurs négatives du déficit d'énergie potentielle induit par la température correspondent à des inversions thermiques créées par l'influence des panaches.

	Côte			Large		
	Moyenne	Minimum	Maximum	Moyenne	Minimum	Maximum
Température (°C)	12.5	8.9	18.2	12.2	9.7	16.3
Salinité (PSS78)	31.2	26	34.2	32.5	29.6	34.8
Phit (Joules)	-2.1	-0.22	+0.43	2.58	-11.3	14.1
Phis (Joules)	5.5	0	28.5	61.9	2.2	145

Tableau 4.6 : moyennes des variables physiques associées à l'apparition de *Dinophysis* pour les deux semaines précédant l'apparition du genre, sur toute la période d'observation et pour les trois zones.

4.4.3. Rôle des facteurs hydroclimatiques

Les résultats des ACP à la côte et au large sont similaires. Le pourcentage de variance totale expliquée par les trois premiers axes principaux des deux ACP est important : 85% pour l'ACP de la matrice des variables physiques estimées à la côte, et 98% pour l'ACP de la matrice des variables physiques estimées au large. Si d'importantes différences d'échelle sont observées entre les variables estimées à la côte et les variables estimées au large, leurs variations sont comparables (cf. figures 4.16 à 4.23). L'ensemble des variables physiques sont significativement corrélées avec les trois premières composantes principales (cf. figures 4.30 et 4.32). Ce résultat semble indiquer que les variables physiques contribuent de manière prépondérante à l'explication de l'apparition du genre *Dinophysis* dans les trois zones géographiques. Elles permettent de distinguer les apparitions plus ou moins précoces du genre, mais en revanche n'influent pas sur les concentrations cellulaires. Les corrélations entre variables physiques sont cohérentes : le déficit d'énergie potentielle induit par la salinité est corrélé négativement avec la salinité de surface, et le déficit d'énergie potentielle induit par la température est corrélé positivement avec cette dernière. En revanche, le vent n'est pas corrélé avec les variables physiques. La projection des variables décrivant l'apparition de *Dinophysis* en variables supplémentaires permet alors d'interpréter le rôle des facteurs hydroclimatiques.

a) Conditions hydrologiques

Le rôle prépondérant de la stratification de la colonne d'eau sur le développement de *Dinophysis* mis en évidence par de nombreuses études (cf. chapitre 4.1) est ici confirmé. L'établissement d'une stratification haline de la colonne d'eau au printemps permet le développement précoce de *Dinophysis* dès le mois de mars, comme par exemple pour l'année 1999 (cf. figures 4.33 et 4.34) qui présente des coordonnées négatives sur l'axe 1 des ACP à la côte et au large (cf. figures 4.29 et 4.31). Lorsque aucune stratification haline ne se met en place au printemps, le genre se développe plus tardivement (e.g. en 1992, coordonnées positives sur l'axe 1 des deux ACP), après l'établissement d'une stratification thermique induite par l'augmentation de la température de surface (cf. figures 4.35 et 4.36). L'action de ces deux paramètres est visible aussi bien pour les valeurs estimées à la côte que pour celles estimées au large (cf. figures 4.33 à 4.36); les variations des estimations à la côte sont cependant beaucoup plus faibles du fait de la faible profondeur et du brassage plus important de la colonne d'eau. Le rôle spécifique de la salinité et de la température est difficile à interpréter, dans la mesure où ces variables sont fortement corrélées avec les déficits d'énergie potentielle induits par la salinité et par la température respectivement.

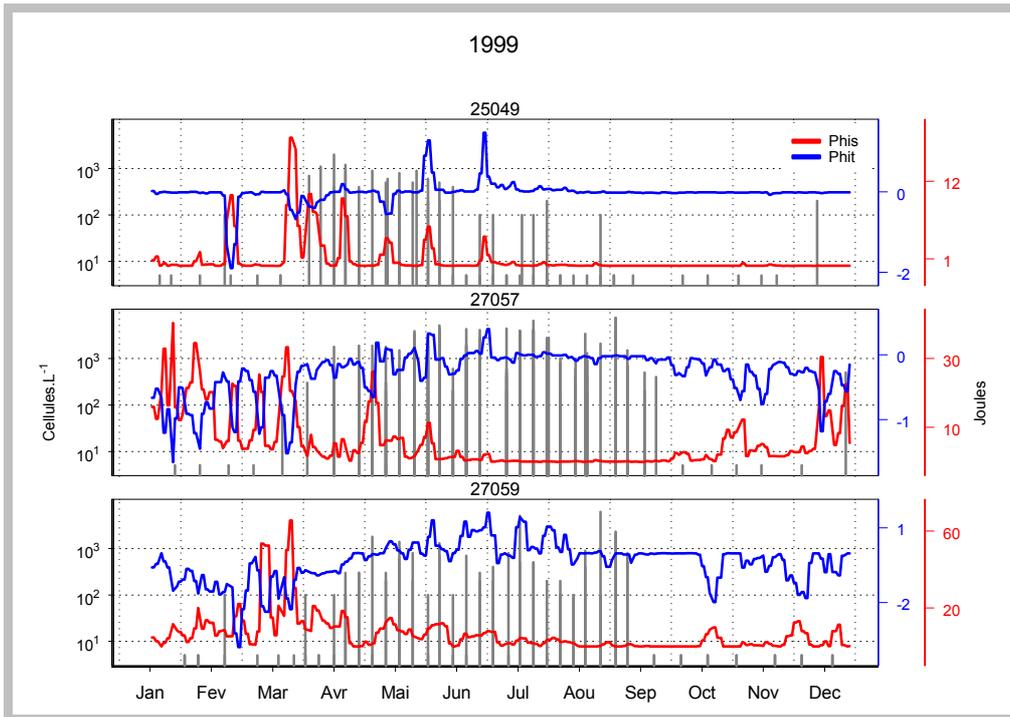


Figure 4.33 : superposition des variables physiques déficits d'énergie potentielle induits par la salinité et par la température estimées à la côte avec les séries temporelles de *Dinophysis* pour une année où le genre est apparu précocement.

Remarque : les échelles de déficits d'énergie varient d'un graphique à l'autre.

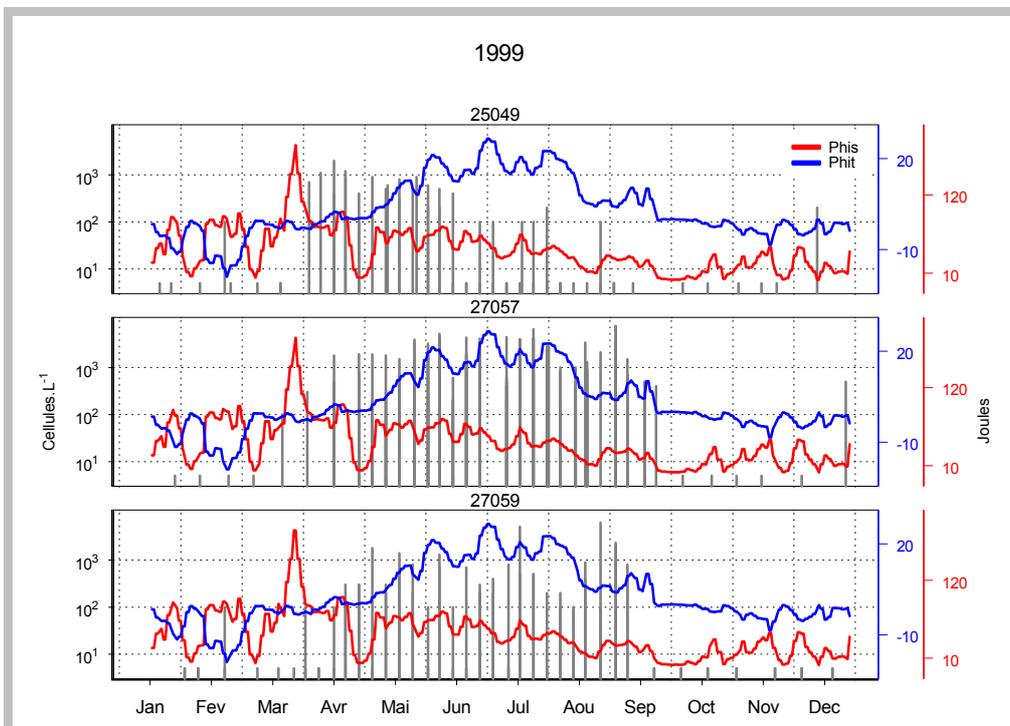


Figure 4.34 : superposition des variables physiques déficits d'énergie potentielle induits par la salinité et par la température estimées au large avec les séries temporelles de *Dinophysis* pour une année où le genre est apparu précocement.

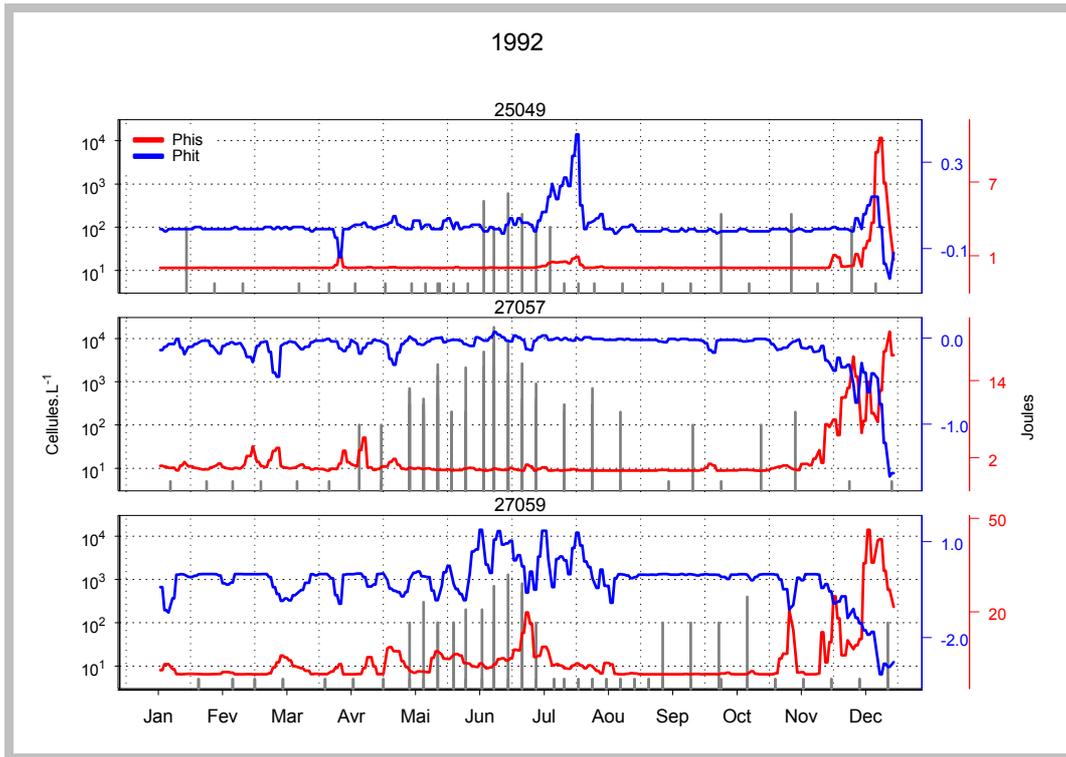


Figure 4.35 : superposition des variables physiques déficits d'énergie potentielle induits par la salinité et par la température estimées à la côte avec les séries temporelles de *Dinophysis* pour une année où le genre est apparu tardivement.

Remarque : les échelles de déficits d'énergie varient d'un graphique à l'autre.

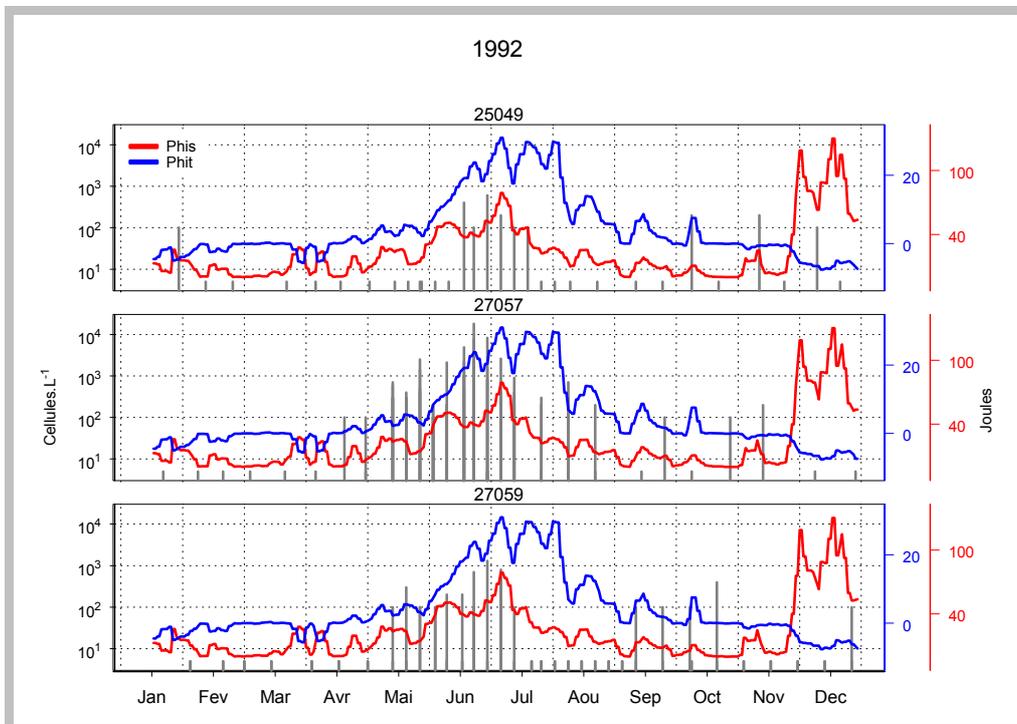


Figure 4.36 : superposition des variables physiques déficits d'énergie potentielle induits par la salinité et par la température estimées au large avec les séries temporelles de *Dinophysis* pour une année où le genre est apparu tardivement.

b) Vent

Le vent joue un rôle important sur le développement de *Dinophysis*, indépendamment des autres variables physiques. Il n'a pas d'influence sur le développement plus ou moins précoce du genre, et ne favorise pas son apparition dans une zone précise (cf. figures 4.29 et 4.31). L'analyse descriptive des conditions de vent (figure 4.28), ainsi que les résultats des ACP à la côte et au large (figures 4.29 à 4.32) montrent que l'apparition de *Dinophysis* est principalement associée à des régimes de vent de secteur SW (9 apparitions) et NE (12 apparitions), de vitesse variable. Le vent peut être impliqué dans des phénomènes d'advection (transport par les courants ou upwellings), mais il joue également un rôle important sur l'hydrodynamisme dans les zones côtières.

Le tableau 4.7 présente les estimations de flux et de temps de résidence des masses d'eau dans le Mor-Bras sous différentes directions de vent. La vitesse du vent est fixée à $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, et les flux sont estimés pour une situation printanière constante de température et salinité de surface ainsi que de déficit d'énergie potentielle. Les courants de marée instantanés (flot et jusant) sont filtrés en estimant des moyennes sur 7 cycles de marée (soit environ 3 jours). Les flux sont calculés en faisant la moyenne des courants résiduels entrant et sortant aux limites du Mors Bras, leur somme est nulle. Ils décrivent les échanges entre les eaux du large et les eaux côtières. Les temps de résidence sont calculés en divisant le volume total du Mor-Bras (estimé à $1.5 \cdot 10^{10} \text{ m}^3$) par les flux entrants (ou sortants). Notons que ces simulations sont effectuées pour des vents forts. Les flux les plus faibles sont associés à des vents de secteur SW, S et NE, qui limitent les échanges avec le large et sont associés à des temps de résidence des masses d'eau à l'intérieur du Mor-Bras importants, compris entre 8 et 14 jours. Au contraire, des vents forts de N et de NW, associés à des flux plus élevés, favorisent les échanges avec le large, et le renouvellement des eaux côtières par les eaux du large. Les temps de résidence des masses d'eau sont alors réduits à 4/5 jours. L'examen de la figure 4.37, qui représente les courants résiduels en surface et au fond, pour des vents de secteur NW (A) et NE (B) illustre ce résultat. Les simulations schématisées des courants résiduels sont estimées par le modèle hydrodynamique pour des vents constants en force ($10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) et variables en direction. Les schémas de circulation des masses d'eau dans le Mor-Bras sont très différents selon la direction du vent : les vents de NW entraînent les eaux superficielles côtières vers le large, les vents de NE au contraire confinent les eaux vers la côte.

Ainsi, les apparitions de *Dinophysis* dans le Mor-Bras sont majoritairement associées à des situations de confinement des masses d'eau induites par des régimes de vents de SW et de NE, durant lesquelles les échanges avec les eaux du large sont limités. Ce résultat conforterait l'hypothèse de la présence d'un inoculum de cellules de *Dinophysis* dans les zones côtières (présent à des faibles concentrations ou bien à l'état de dormance) qui se développerait sous certaines conditions physiques favorables à sa croissance. Le vent pourrait jouer un rôle important dans l'accumulation des cellules dans ces zones. Il n'écarte pas pour autant la présence d'une zone d'accumulation au large, certaines apparitions de *Dinophysis* étant associées à des vents de secteur N (8) et NW (3), régimes qui favorisent les échanges entre les eaux côtières et les eaux du large.

Direction du vent (vitesse 10m.s ⁻¹)	Flux (m ³ .s ⁻¹)	Temps de résidence
nord	3.45.10 ⁴	5 jours
nord est	2.15.10 ⁴	8 jours
est	2.75.10 ⁴	6 jours
sud est	2.60.10 ⁴	7 jours
sud	1.85.10 ⁴	9 jours
sud ouest	1.25.10 ⁴	14 jours
ouest	2.50.10 ⁴	7 jours
nord ouest	4.10 ⁴	4 jours

Tableau 4.7 : estimations des flux dans le Mor-Bras pour différentes directions de vent d'une vitesse de 10 m.s⁻¹.

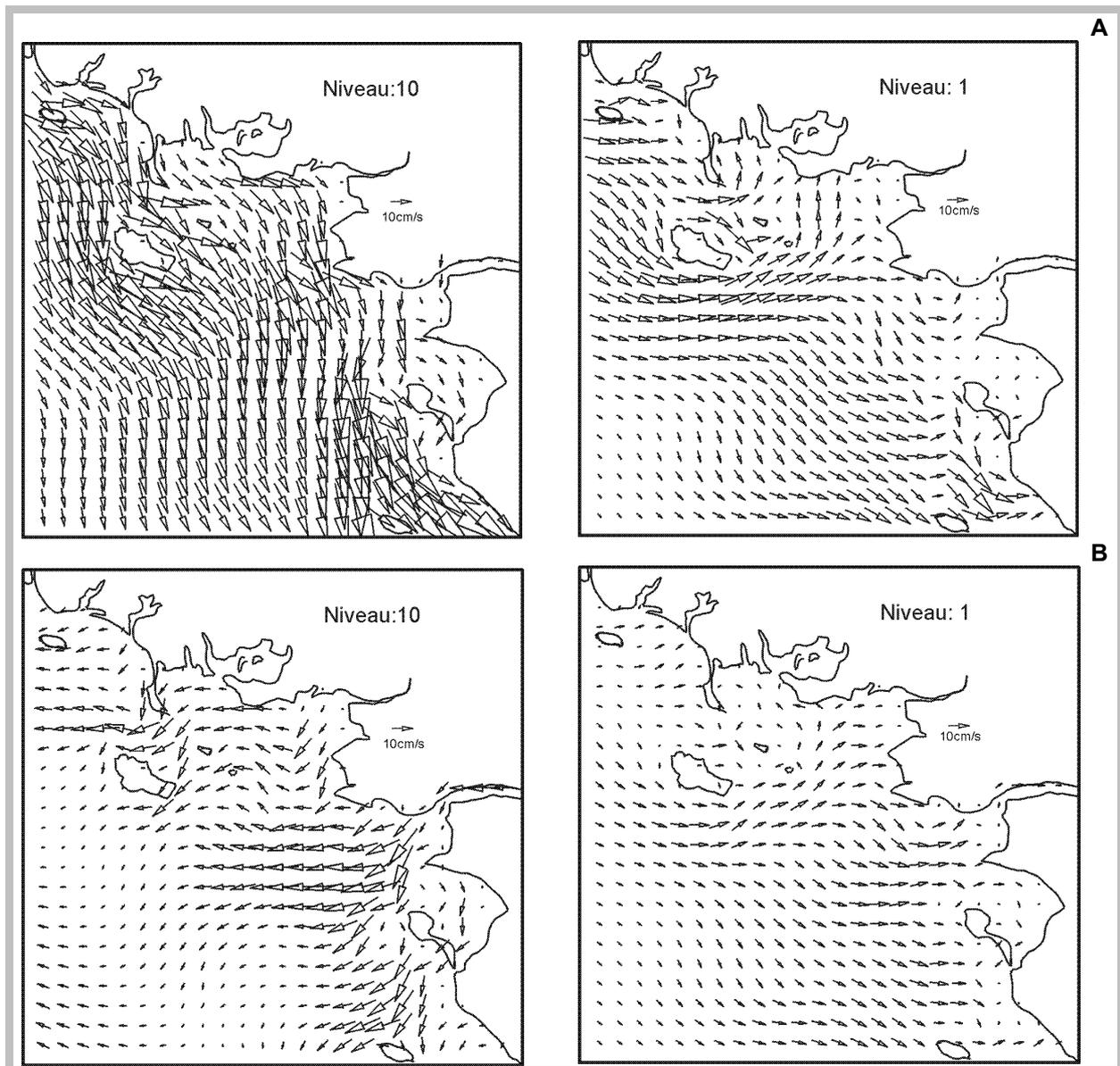


Figure 4.37 : courants résiduels en surface (niveau 10), près du fond (niveau 1) sous des vents de 10 m.s⁻¹ de secteur NW (A) et NE (B).

4.5. Conclusion

Afin d'identifier les conditions hydroclimatiques favorables au développement récurrent de *Dinophysis* dans le Mor-Bras, cette étude, essentiellement descriptive, a mis en relation les données récoltées dans le cadre du REPHY avec des descripteurs synthétiques de l'environnement physique. La première étape a consisté à examiner la variabilité géographique de la dynamique pluri-annuelle de *Dinophysis* dans le Mor-Bras. La comparaison de descripteurs de la variabilité temporelle du genre, basés sur la définition «d'épisodes annuels» a permis d'identifier des dissimilitudes entre points géographiquement proches. Elle a conduit à diviser le Mor-Bras en trois secteurs homogènes (Quiberon, la Baie de Vilaine et le Croisic), caractérisés par des schémas de variation (variabilité temporelle intra et inter-annuelles, différence d'abondance) spécifiques. L'examen des conditions physiques spécifiques à chaque secteur (tels que la température et la salinité) a montré que ces zones géographiques étaient également associées à des caractéristiques hydrodynamiques différentes (influence des apports en eau douce notamment).

Les conditions environnementales associées à l'apparition de *Dinophysis* dans chacune des trois zones ont ensuite été étudiées :

- La description des assemblages phytoplanctoniques qui ont précédé l'apparition du genre, ainsi que de la flore accompagnatrice, a permis de confirmer certaines observations préalablement établies (Lassus *et al.* 1985, Lassus *et al.* 1988). *Dinophysis* se développe après d'importants *blooms* à Diatomées, essentiellement dominés par l'espèce *Skeletonema costatum* et par les genres *Chaetoceros* et *Rhizosolenia*. Les genres *Prorocentrum* et *Protoperidium* sont fréquemment observés en même temps que *Dinophysis*. D'importantes variations sont cependant observées entre zones géographiques et d'une année à l'autre, mettant en évidence la difficulté d'identifier des populations phytoplanctoniques comme indicatrices de l'apparition de *Dinophysis*.
- L'examen des conditions hydroclimatiques a mis en évidence l'importance du rôle de la stratification de la colonne d'eau dans l'apparition de *Dinophysis*. La discrimination des stratifications haline et thermique a permis de juger du rôle de chacune. Ainsi, les deux paramètres jouent un rôle important et expliquent notamment l'apparition plus ou moins précoce du genre. Bien que la stratification thermique soit souvent identifiée comme prépondérante (e.g. Raine *et al.* 1990), dans cette étude, l'établissement d'une stratification haline au printemps permet le développement de *Dinophysis*. Ainsi, les années associées à des forts débits fluviaux printaniers sont propices à des apparitions précoces du Dinoflagellé.
- Le vent influe également sur l'apparition de *Dinophysis* dans la zone étudiée. Les régimes de vents favorables au développement de *Dinophysis* (SW et NE) sont associés à un faible renouvellement des eaux côtières par les eaux du large. Ainsi, contrairement à ce qui est observé dans d'autres zones (e.g. sur les côtes atlantiques françaises au large de La Rochelle, Delmas *et al.* 1993), le vent ne semble pas être associé à des processus d'advection de cellules qui se développeraient au large. En effet, l'apparition de *Dinophysis* dans des eaux confinées implique la présence de cellules en faible concentration ou à l'état de dormance dans le milieu. La présence de cellules de *Dinophysis* durant toute l'année, y compris en hiver à faible concentration a été mise en évidence sur les côtes de Méditerranée (Vila *et al.* 2001a). Cependant, le pourcentage de variance expliqué par l'ACP de la matrice des variables physiques estimées au large est plus important. L'analyse descriptive des variables physiques au large et à la côte a mis en évidence d'importantes différences d'échelles mais des formes de variations semblables. Ainsi, les variables estimées au large semblent plus appropriées pour représenter l'état général des masses d'eau, y compris dans les zones côtières où les

forçages physiques sont «bruités» par les spécificités propres à ce milieu. En effet, la taille de la maille du modèle (5 km²) n'est pas appropriée pour décrire précisément les conditions physiques à la côte (d'importantes variations bathymétriques sont notamment observées à cette échelle).

L'ensemble de ces résultats ont ainsi permis de décrire les facteurs hydroclimatiques associés à l'apparition de *Dinophysis* dans le Mor-Bras. Cependant, certains facteurs physico-chimiques, tels que les sels nutritifs ou bien l'intensité lumineuse n'ont pas été pris en compte. Si le rôle de ces paramètres ne paraît pas prépondérant relativement aux forçages physiques, des informations divergentes sont obtenues dans la littérature, aussi il conviendrait d'examiner leur influence sur le développement de *Dinophysis*. En outre, nous ne nous sommes intéressés qu'aux conditions associées à l'apparition annuelle du genre ; afin d'identifier précisément l'influence des conditions environnementales sur la dynamique de *Dinophysis*, l'ensemble des conditions favorables ou bien défavorables à son développement doivent être prise en compte. La définition d'épisodes annuels peut également être affinée, plusieurs épisodes saisonniers impliquant différentes espèces, se succédant au cours de l'année. De plus, les conditions associées au développement de *Dinophysis* ont été examinées dans une zone présentant des caractéristiques hydrodynamiques spécifiques, il conviendrait également d'examiner le rôle de ces paramètres dans d'autres zones, comme par exemple en baie de Douarnenez, où le genre est également fréquemment observé, et qui présente des facteurs hydrodynamiques très différents (par exemple, cette zone n'est pas soumise à l'influence d'apports fluviaux). Il serait ainsi intéressant de vérifier que le genre *Dinophysis* se développe plus tardivement dans cette zone. Enfin, la problématique de la relation entre la concentration du genre et le taux de toxicité dans les coquillages n'a pas été abordée dans cette étude, dans une analyse approfondie, le rôle de facteurs biologiques (interaction avec la flore phytolantoniques) ou physiques (température, salinité, turbulence ...) sur la toxinogénèse du genre devra être examiné.

L'utilisation de descripteurs synthétiques de l'environnement physique s'est révélée particulièrement adaptée pour examiner le rôle des processus physiques sur la dynamique d'une population phytoplanctonique. L'intérêt de l'utilisation de tels descripteurs a par ailleurs été mis en évidence par d'autres études, comme par exemple pour examiner le rôle des processus physiques sur le recrutement de larves d'anchois (Allain *et al.* 1999). De tels descripteurs pourraient ainsi être utilisés afin d'identifier des situations hydroclimatiques (régime de vent, stratification de la colonne d'eau) favorables au développement de populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles. Ce type d'approche, qui pourrait être mise en place en collaboration avec les laboratoires côtiers en charge de la surveillance du phytoplancton, permettrait notamment, dans le cadre d'un réseau de surveillance tel que le REPHY, de déterminer des «situations à risque», et d'adapter la stratégie d'échantillonnage en conséquence.

Conclusion et perspectives

L'objectif de cette étude était de décrire et de hiérarchiser les différentes formes de variabilité spatio-temporelle des communautés phytoplanctoniques observées sur le littoral de France métropolitaine, et d'examiner l'influence des facteurs environnementaux sur leur dynamique.

Les résultats présentés ont été obtenus à partir de l'analyse des informations collectées par le REPHY, réseau français de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines. La première étape a consisté en une analyse approfondie de la qualité des données. En effet, l'évolution des compétences des spécialistes en charge de l'identification taxinomique des populations phytoplanctoniques a engendré des progrès de l'observation des séries temporelles des différentes unités taxinomiques. Une homogénéisation était nécessaire afin de disposer de données inter-comparables dans le temps et dans l'espace. Cela a conduit au regroupement des genres et espèces objets de confusions morphologiques, et a nécessité le soutien d'experts en écologie du phytoplancton afin de s'assurer de la «pertinence écologique» de ces regroupements. Elle aboutit à la construction d'un fichier «fiabilisé» permettant de décrire les caractéristiques écologiques (cycle saisonnier, distribution géographique) des unités taxinomiques sélectionnées.

Afin d'étudier les principaux schémas de variations des populations microalgales observées sur les côtes françaises, nous avons examiné la variabilité temporelle des unités taxinomiques préalablement sélectionnées à différentes échelles temporelles et géographiques, en vue d'identifier d'éventuelles **homogénéités géographiques**.

Dans un premier temps, l'analyse de **la dynamique des populations microphytoplanctoniques à grande échelle** (l'ensemble du littoral français) a conduit à l'identification du schéma de variabilité temporelle (intra- et inter-annuelle) commun à l'ensemble des sites d'échantillonnage. Elle a, en particulier, permis de décrire le cycle saisonnier des communautés phytoplanctoniques observées sur les côtes françaises, composante majeure de la variabilité temporelle des populations microalgales dans les eaux côtières tempérées. Le retrait de cette composante du signal a mis en évidence les particularités des différents sites, spécificités d'après lesquelles trois zones géographiques dissemblables ont été distinguées (Manche occidentale, Golfe de Gascogne et Méditerranée).

La reconnaissance de régions, au sein desquelles les populations phytoplanctoniques présentent des patrons de variabilité temporelle semblables, a conduit à engager, dans un deuxième temps, **une étude plus fine de la variabilité temporelle des populations microphytoplanctoniques à l'échelle régionale**. Une méthode d'analyse multi-tableaux a été utilisée afin de comparer la variabilité temporelle des populations phytoplanctoniques entre sites d'échantillonnage et d'identifier les «**unités taxinomiques structurantes**», *i.e.*, les plus contributives à la discrimination entre régions. Enfin, au sein de chaque région, les grandes caractéristiques du régime hydroclimatique ont été rapprochées des principaux traits de la distribution des communautés phytoplanctoniques le long des côtes françaises.

Après l'étude de la dynamique des populations phytoplanctoniques à grande et moyenne échelle, nous nous sommes intéressés à **la variabilité à l'échelle de groupes de points géographiquement proches**. Cette dernière étape avait pour objectif précis d'examiner les conditions hydroclimatiques associées au développement récurrent du genre *Dinophysis*, producteur de phycotoxines, dans le Mor-Bras. Elle a utilisé des descripteurs synthétiques de l'environnement physique, calculés à partir de simulations réalistes obtenues à l'aide d'un modèle hydrodynamique. Ces descripteurs se sont révélés particulièrement adaptés pour discriminer l'influence de facteurs hydrodynamiques tels que les stratifications haline et thermique par exemple. La description des conditions associées au développement de *Dinophysis* a permis l'identification de «situations hydroclimatiques» favorables au développement du genre (stratification de la colonne d'eau et régimes de vent).

En conclusion, cette étude a permis de décrire les principales caractéristiques écologiques des populations phytoplanctoniques observées sur le littoral français, et d'établir une typologie géographique des communautés microalgales le long des côtes françaises. Les études «synoptiques» consacrées à la variabilité spatio-temporelle des populations phytoplanctoniques sont peu fréquentes, et pas seulement sur le littoral français. Elles sont pourtant nécessaires à la compréhension des mécanismes agissant sur la dynamique des communautés phytoplanctoniques, et plus particulièrement de ceux favorisant le développement des populations toxiques ou nuisibles (mécanismes qui ne sont toujours pas précisément élucidés à l'heure actuelle). Elle a mis en évidence l'importance du rôle des facteurs hydroclimatiques sur la variabilité spatio-temporelle des populations microalgales, aussi bien à grande échelle géographique qu'à l'échelle locale. Ces derniers exercent notamment un contrôle prépondérant sur le développement du genre *Dinophysis* dans le Mor-Bras. Ce résultat atteste de l'utilité des descripteurs hydroclimatiques de l'état des masses d'eaux à différentes échelles temporelles et géographiques. De ce point de vue, la modélisation hydrodynamique constitue un outil puissant qui permet de mettre en relation des processus physiques et biologiques. Cette démarche est de plus en plus utilisée pour tenter de comprendre le rôle des processus physiques, non seulement dans la dynamique des populations phytoplanctoniques en tant que producteurs autotrophes (couplage de modèles «physiques» et «biologiques»), mais également à des niveaux supérieurs dans la chaîne trophique, comme par exemple le recrutement de larves de poissons.

Dans cette étude, la question de l'identification des échelles temporelles et géographiques pertinentes pour décrire les différents processus biologiques et physiques est apparue primordiale. En effet, les relations entre ces processus sont complexes : l'influence des processus physiques sur la dynamique des populations phytoplanctoniques peut se manifester à différentes échelles, de la circulation à l'échelle du bassin océanique, à des processus plus localisés tels que les upwellings, jusqu'aux plus petites échelles telle que l'action de la turbulence sur la croissance cellulaire. Nous avons vu au travers des analyses menées à différentes échelles géographiques que l'action des processus physiques influence non seulement la structure et la dynamique des communautés à grande et moyenne échelle géographique mais aussi la dynamique des populations phytoplanctoniques à l'échelle locale. Ainsi, il est nécessaire de disposer de synthétiques de l'environnement physique, comme par exemple l'état de stratification de la colonne d'eau, paramètre dont on sait qu'il joue un rôle majeur sur la dynamique des populations phytoplanctoniques, à des échelles spatiales fines permettant de décrire précisément les conditions physiques du milieu, notamment en domaine côtier. En outre, si nous savons désormais reproduire de manière fiable les processus physiques au travers de la modélisation hydrodynamique aux échelles contraintes par la résolution spatio-temporelle offerte par le modèle, il n'en est pas de mêmes pour les systèmes biologiques. Cette limite est notamment due à la difficulté d'obtenir des mesures de paramètres biologiques *in situ* à grande échelle géographique et avec une fréquence temporelle soutenue. Dans ce contexte, l'observation détaillée de la composition des communautés phytoplanctoniques, à long terme et à grande échelle géographique, telle que celle effectuée par l'Ifremer dans le cadre du REPHY, constitue une source d'information considérable. Cette étude met en évidence l'importance de disposer de telles données pour progresser dans la connaissance de l'écologie générale du phytoplancton et en particulier pour identifier les facteurs hydroclimatiques qui influent sur la variabilité spatio-temporelle ainsi que sur la structure des communautés phytoplanctoniques.

Les efforts de recherche effectués pour acquérir des données *in situ* ont permis d'élaborer des instruments (e.g. des bouées instrumentées) qui effectuent des mesures à haute fréquence de descripteurs tels que la chlorophylle *a*. Les images satellitales présentent également un intérêt considérable en offrant des représentations d'ensemble de la distribution spatiale de *blooms* phytoplanctoniques. En revanche, ces techniques ne permettent pas d'examiner la composition spécifique des populations phytoplanctoniques. L'acquisition régulière de dénombrements de l'ensemble des communautés phytoplanctoniques permet de disposer d'une information précise quant à la composition des cortèges floristiques. Cependant, elle est soumise à de nombreuses contraintes. En effet, dans cette étude, l'exploitation des données «Flores Totales» du REPHY s'est révélée très délicate. Les résultats de l'examen détaillé des dénombrements des communautés phytoplanctoniques ont mis en évidence une grande hétérogénéité dans le degré de précision de l'identification des populations dans le temps et dans l'espace. Cette considération conduit à proposer des modifications dans la stratégie d'observation du REPHY. En effet, si la base de données «Phytoplancton» du REPHY permet d'acquérir un ensemble de connaissances extrêmement riche sur l'écologie des populations phytoplanctoniques, elle ne peut être valorisée que si elle est exploitable. Un nombre plus limité de dénombrements phytoplanctoniques «fiables» et homogènes serait tout aussi approprié. Dans cette étude un nombre important d'unités taxinomiques n'a pu être pris en compte, et nous avons également été contraint de rejeter des points échantillonnés irrégulièrement. Malgré ce pré-traitement méticuleux, soutenu par l'expertise de spécialistes en écologie du phytoplancton, tout au long de cette étude nous avons dû accorder beaucoup d'attention à la persistance éventuelle d'erreurs entachant l'interprétation des résultats obtenus. En outre, la stratégie d'échantillonnage, tant en terme de résolution taxinomique que spatiale, dépend de l'objectif initial et de l'échelle géographique que l'on considère. Les analyses conduites à différentes échelles géographiques ayant mis en évidence des homogénéités géographiques, le nombre de points de surveillance sur chaque façade maritime du littoral pourrait être réduit. En revanche, l'analyse à l'échelle locale aurait pu être plus approfondie si nous avions disposé de dénombrements phytoplanctoniques au large. En effet, concernant la dynamique des populations phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles, les hypothèses de développement de ces populations au large et de leur introduction dans les zones côtières par des phénomènes d'advection ne peut être vérifiée que si l'échantillonnage est élargi à des zones plus étendues que le strict domaine côtier.

Les différentes analyses effectuées dans cette étude sont essentiellement descriptives. Elles ont utilisé des méthodes statistiques permettant de résumer l'information contenue dans un ensemble complexe de données. Elles ne constituent ainsi que la première étape d'études plus approfondies qui permettraient d'identifier précisément le rôle des facteurs hydroclimatiques, au travers de descripteurs synthétiques issus de la modélisation hydrodynamique, sur la dynamique des populations phytoplanctoniques. Cette approche est en particulier nécessaire pour une réelle gestion anticipative des événements phytoplanctoniques toxiques ou nuisibles, problématique majeure, notamment dans le cadre de réseaux de surveillance tels que le REPHY.

Références citées

- Allain G, Petitgas P, Lazure P (1999) Environmental and stock effects on the recruitment of anchovy in the Bay of Biscay: A multivariate analysis. Copenhagen-Denmark ICES, 12 p.
- Aminot A, Guillaud JF, Andrieux-Loyer F, Kerouel R, Cann P (1998) Nutrients and phytoplanktonic growth in the Bay of Seine, France. *In*: Chardy P (ed) Symposium on the National Coastal Oceanography Program PNOC (Programme National d'Océanographie Côtière) Colloque "Les Journées du PNOC". Paris-France Elsevier: 923-935.
- Amzil Z (1993) Phycotoxines des efflorescences algales, l'acide okadaïque : optimisation de la purification - nouvelle méthode de détection biologique. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Nantes, Ecole doctorale de Chimie-Biologie. 234 p.
- Amzil Z, Motteau L (2000) Toxines amnésiantes en France. Rapport interne IFREMER/DEL/MP/RST/00/07 Nantes, 37 p.
- Amzil Z, Fresnel J, Le Gal D, Billard C (2001) Domoic acid accumulation in French shellfish in relation to toxic species of *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pseudodelicatissima*. *Toxicon*, 39: 1245-1251.
- Anderson DM, White AW (1992) Marine biotoxins at the top of the food chain. *Oceanus*, 35 (3): 55-61.
- Anderson DM (1994) Red tides. *Sci. Am.*, 271 (2): 62-68.
- Anderson DM (1997) Bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species in the northeastern U.S. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (5): 1009-1022.
- Anderson JT (1998) The effect of seasonal variability on the germination and vertical transport of a cyst forming dinoflagellate, *Gyrodinium* sp., in the Chesapeake Bay. *Ecol. Model.*, 112 (2-3): 85-109.
- Arzul G, Bodennec G, Erard-Le Denn E, Gentien P (1994) Fish kills and *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* in Corsica (France). *Harmful Algae News, IOC, UNESCO*, 8-7.
- Aubry FB, Berton A, Bastianini M, Bertaggia R, Baroni A, Socal G (2000) Seasonal dynamics of *Dinophysis* in coastal waters of the NW Adriatic Sea (1990-1996). *Bot. Mar.*, 43 (5): 423-430.
- Bates SS, Bird CJ, De Freitas ASW, Foxall R, Gilgan M, Hanic LA, Johnson GR, McCulloch AW, Odense P (1989) Pennate diatom *Nitzschia pungens* as the primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 (7): 1203-1215.
- Beaugrand G, Ibanez F, Reid PC (2000) Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 200: 93-102.
- Belgrano A, Lindahl O, Hernroth B (1999) North Atlantic Oscillation primary productivity and toxic phytoplankton in the Gullmar Fjord, Sweden (1985-1996). *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.*, 266 (1418): 425-430.
- Beliaeff B, Gros P, Belin C, Raffin B, Gailhard I, Durbec JP (2001) Phytoplankton events in French coastal waters during 1987-1997. *Oceanol. Acta*, 24 (5): 425-433.
- Belin C (1993) Distribution of *Dinophysis* spp. and *Alexandrium minutum* along French coasts since 1984 and their DSP and PSP toxicity levels. *In*: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) Toxic phytoplankton blooms in the sea. Amsterdam Netherlands Elsevier: 469-474.
- Belin C, Raffin B (1998) Les espèces phytoplanctoniques toxiques et nuisibles sur le littoral français, résultats du REPHY (réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines). Rapport interne IFREMER/RST.DEL/MP-AO 98-16, 283 p.

- Bengtsson J (1998) Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 10 (3): 191-199.
- Berdalet E, Estrada M (1993) Effects of turbulence on several dinoflagellate species. *In*: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) Toxic phytoplankton blooms in the sea. Amsterdam Netherlands Elsevier: 737-740.
- Berland BR, Maestrini SY, Bechemin C, Legrand C (1994) Photosynthetic capacity of the toxic dinoflagellates *Dinophysis* cf. *acuminata* and *Dinophysis acuta*. *Umi Mer*, 32 (2): 107-117.
- Bianchi TS, Engelhaupt E, Westman P, Andren T, Rolff C, Elmgren R (2000) Cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Natural or human-induced. *Limnol. Oceanogr.*, 45 (3): 716-726.
- Blanc L (2000) Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation. Thèse de 3ième cycle, Université Claude Bernard - Lyon 1. 266 p.
- Blanco J, Morono A, Pazos Y, Maneiro J, Marino J (1998) Trends and variations of the abundance of main PSP and DSP producing species in the Galician rias: Environmental and biological influences. *In*: Reguera B, Blanco J, Fernandez ML, Wyatt T (eds) Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 204-207.
- Bode A, Fernandez E (1992) Influence of water-column stability on phytoplankton size and biomass succession patterns in the central Cantabrian sea (Bay of Biscay). *J. Plankton Res.*, 14 (6): 885-902.
- Bode A, Varela M (1998) Primary production and phytoplankton in three Galician Rias Altas (NW Spain): seasonal and spatial variability. *Sci. Mar. Barc.*, 62 (4): 319-330.
- Bove G, Di Ciaccio A (1994) A user-oriented overview of multiway methods and software. *Comput. Stat. Data Anal.*, 18: 15-37.
- Bravo I (1995) The *Dinophysis* genus: Toxicity and species definition in Europe. *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 843-845.
- Cabrini M, Cataletto B, Ganis P, Pecchiar I, Fonda-Umani S (1995) Relationships between toxic phytoplankton and environmental factors in the Gulf of Trieste: Multifactorial analysis. *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 139-144.
- Carlsson P, Granéli E, Finenko G, Maestrini SY (1995) Copepod grazing on a phytoplankton community containing the toxic dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *J. Plankton Res.*, 17 (10): 1925-1938.
- Caroppo C (2001) Autoecology and morphological variability of *Dinophysis sacculus* (Dinophyceae : Dinophysiaceae) in a Mediterranean lagoon. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 81 (1): 11-21.
- Caroppo C, Congestri R, Bruno M (2001) Dynamics of *Dinophysis* sensu lato species (Dinophyceae) in a coastal Mediterranean environment (Adriatic Sea). *Cont. Shelf Res.*, 21 (16-17): 1839-1854.
- Carroll JD (1968) Generalisation of canonical analysis to three or more sets of variables. *In*: Proceedings of the 76th Annual Convention of the American Psychological Association: 227-228.
- Chang J, Carpenter EJ (1991) Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. 5. Application to natural populations in Long Island Sound. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78 (2): 115-122.
- Chapelle A (1991) Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis à l'eutrophisation : la baie de Vilaine (sud Bretagne). Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène. Thèse de 3ième cycle, Université Paris VI. 201 p.

- Chauvaud L, Jean F, Ragueneau O, Thouzeau G (2000) Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 200: 35-48.
- Clément JC (1987) Impact des conditions hydrologiques et nutritionnelles sur l'évolution de la production primaire en baie de Vilaine, synthèse des données acquises sur la période 1982-1985. Cahier du Mor-Bras No 21, association halieutique du Mor-Bras, Affaires Maritimes Vannes, 267 p.
- Codd GA (2000) Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control. *Ecological Engineering*, 16 (1): 51-60.
- Coppi R (1994) An introduction to multiway data and their analysis. *Comput. Stat. Data Anal.*, 18: 3-13.
- Crassous MP, Erard E, Ryckaert M (1981) Occurrence of blooms and seasonal successions in phytoplankton populations observed in several sites of the North Sea, the English Channel, and the Atlantic (in the French coastal waters). *In: Influence of thermal discharges on marine and estuarine organisms*. Electricité de France, Paris-France. Direction de l'Équipement: 53-69.
- Crise A, Allen JI, Baretta J, Crispi G, Mosetti R, Solidoro C (1999) The Mediterranean pelagic ecosystem response to physical forcing. *Prog. Oceanogr.*, 44 (1-3): 219-243.
- Dale B, Yentsch CM (1978) Red tide and paralytic shellfish poisoning. *Oceanus*, 21: 41-49.
- Dazy F, Le Barzic JF (1996) L'analyse des données évolutives, méthodes et applications. Technip, Paris, 227 p.
- Delmas D, Herbland A, Maestrini SY (1992) Environmental conditions which lead to increase in cell density of the toxic dinoflagellates *Dinophysis* spp. in nutrient-rich and nutrient-poor waters of the French Atlantic coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89 (1): 53-61.
- Delmas D, Herbland A, Maestrini SY (1993) Do *Dinophysis* spp. come from the "open sea" along the French Atlantic coast? *In: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Amsterdam Netherlands Elsevier: 489-494.
- Dippner JW (1998) Competition between different groups of phytoplankton for nutrients in the southern North Sea. *J. Mar. Syst.*, 14 (1-2): 181-198.
- Dodge JD (1982) Marine Dinoflagellates of the British Isles. Her Majesty's Stationery Office, London, England, 303 p.
- Doledec S, Chessel D (1989) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecol.*, 10 (3): 207-232.
- Duarte CM, Agusti S, Kennedy H, Vaque D (1999) The Mediterranean climate as a template for Mediterranean marine ecosystems: the example of the northeast Spanish littoral. *Prog. Oceanogr.*, 44 (1-3): 245-270.
- Erard-Le Denn E, Morlaix M, Dao JC (1990) Effects of *Gyrodinium cf. aureolum* on *Pecten maximus* (post larvae, juveniles and adultes). *In: Granéli E, Sundstroem B, Elder L, Anderson DM (eds) Toxic Marine Phytoplankton*. Elsevier, New-York: 132-136.
- Escofier B, Pagès J (1994) Multiple factor analysis (AFMULT package). *Comput. Stat. Data Anal.*, 18: 121-140.
- Escoufier Y (1973) Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, 29: 751-760.
- Escoufier Y, Robert P (1979) Choosing variables and metrics by optimizing the RV-coefficient. *In: Rustagi JS (ed) Optimizing Methods in Statistics*. Academic Press.

- Estrada M (1982) Phytoplankton of the western Mediterranean at the beginning of autumn. *Int. Revue gesamt. Hydrobiol.*, 67 (4): 517-532.
- Estrada M (1984) Phytoplankton distribution and composition of the coast of Galicia (Northwest of Spain). *J. Plankton Res.*, 6: 417-434.
- Estrada M, Alcaraz M, Marrasé C (1987a) Effect of reversed light gradients on the phytoplankton composition in marine microcosms. *Invest. Pesq.*, 51 (3): 443-458.
- Estrada M, Alcaraz M, Marrasé C (1987b) Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38 (3): 267-281.
- Estrada M, Marrasé C, Alcaraz M (1988) Phytoplankton response to intermittent stirring and nutrient addition in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48 (3): 225-234.
- Estrada M (1995) Dinoflagellate assemblages in the Iberian upwelling area. In: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 157-162.
- Estrada M, Varela RA, Salat J, Cruzado A, Arias E (1999) Spatio-temporal variability of the winter phytoplankton distribution across the Catalan and North Balearic fronts (NW Mediterranean). *J. Plankton Res.*, 21 (1): 1-20.
- Fernandez E, Bode A, Botas A, Anadon R (1991) Microplankton assemblages associated with saline fronts during a spring bloom in the central Cantabrian Sea: Differences in trophic structure between water bodies. *J. Plankton Res.*, 13 (6): 1239-1256.
- Fernandez E, Bode A (1994) Succession of phytoplankton assemblages in relation to the hydrography in the southern Bay of Biscay: A multivariate approach. *Sci. Mar.*, 58 (3): 191-205.
- Frontier S, Etienne M (1990) Etude de la diversité spécifique par le moyen des diagrammes rangs-fréquences : modélisation, variabilité d'échantillonnage. In: Biométrie et Oceanographie - Société de Biométrie. IFREMER - Actes de Colloques: 145-177.
- Furnas MJ (1990) In situ growth rates of marine phytoplankton: Approaches to measurement, community and species growth rates. *J. Plankton Res.*, 12 (6): 1117-1151.
- Gaertner JC, Chessel D, Bertrand J (1998) Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach. *Aquat. Living Resour.*, 11 (2): 75-85.
- Gailhard I, Belin C, Beliaeff B, Gros P (1999) Données REPHY-Phytoplankton. Document de travail, 259 p.
- Gailhard I, Belin C (2000) Données REPHY-Phytoplankton. Document de synthèse sur les codages taxinomiques des données REPHY dans la base QUADRIGE. Document de travail, 196 p.
- Garces E, Maso M (2001) Phytoplankton potential growth rate versus increase in cell numbers: Estimation of cell lysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 212: 297-300.
- Garreau P (1993) Hydrodynamics of the North Brittany coast: A synoptic study. In: Chardy P, Cabioch L (eds) Channel Symposium: Fluxes and processes within a macrotidal sea: 469-477.
- Gentien P, Lazure P, Raffin B (1998) Effect of meteorological conditions in spring on the extent of *Gymnodinium cf. nagasakiense* bloom. In: Reguera B, Blanco J, Fernandez ML, Wyatt T (eds) Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 200-203.
- GEOHAB (2001) Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms - A science Plan, 86 p.

- Goodman D, Eppley RW, Reid FMH (1984) Summer phytoplankton assemblages and their environmental correlates in the Southern California Bight. *J. Mar. Res.*, 42 (4): 1019-1049.
- Gower JC (1987) Introduction to ordination techniques. *In*: Legendre P, Legendre L (eds) *Developments in Numerical Ecology*. NATO ASI Series. Series G: Ecological Sciences: 3-64.
- Grall JR, Le Fevre-Lehoerff G, Le Fevre J (1971) Observation sur la distribution du plankton à proximité d'Ouessant en juin 1969 et ses relations avec le milieu physique. *Cahiers Océanographiques*, 23 (2): 145-170.
- Granéli E, Anderson DM, Carlsson P, Finenko G, Maesterini SY, Sampayo MA, Smayda TJ (1995) Nutrition, growth rate and sensibility to grazing for the dinoflagellates *Dinophysis acuminata*, *D. acuta* and *D. norvegica*. *Umi Mer*, 33 (3): 149-156.
- Granéli E, Anderson DM, Carlsson P, Maestrini SY (1997) Light and dark carbon uptake by *Dinophysis* species in comparison to other photosynthetic and heterotrophic dinoflagellates. *Aquat. Microb. Ecol.*, 13 (2): 177-186.
- Guillaud JF, Andrieux F, Menesguen A (2000) Biogeochemical modelling in the Bay of Seine (France): an improvement by introducing phosphorus in nutrient cycles. *J. Mar. Syst.*, 25 (3-4): 369-386.
- Hallegraeff GM, Reid DD (1986) Phytoplankton species successions and their hydrological environment at a coastal station off Sydney. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 37 (3): 361-377.
- Hallegraeff GM (1993) A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32 (2): 79-99.
- Hallegraeff GM, Anderson DM, Cembella AD, Enevoldsen HO (1995) Manual on harmful marine microalgae. *Manuel Guides IOC*, Paris France UNESCO, 566 p.
- Hallegraeff GM (1995) Transport of toxic dinoflagellates via ships' ballast water: An interim review. Copenhagen Denmark ICES, 11 p.
- Hallegraeff GM (1998) Transport of toxic dinoflagellates via ships' ballast water: Bioeconomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 168: 297-309.
- Hansen PJ (1991) *Dinophysis* - a planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 69 (1-2): 201-204.
- Harshman RA (1970) Foundations of the PARAFAC procedure: Models and conditions for an 'explanatory' multi-modal factor analysis. *UCLA Working Papers in Phonetics*, 16: 1-84.
- Hawser SP, O'Neil JM, Roman MR, Codd GA (1992) Toxicity of blooms of the cyanobacterium *Trichodesmium* to zooplankton. *J. Appl. Phycol.*, 4 (1): 79-86.
- Heburn GW (1995) The Dynamics of the Seasonal Variability of the Western Mediterranean Circulation. *In*: La Violette PE (ed) *Seasonal and interannual variability of the western Mediterranean Sea*. Coastal and estuarine studies: 249-285.
- Hendey NI (1964) An introduction account of the smaller algae of British coastal waters - Part V : Bacillariophyceae. Her Majesty's Stationery Office, London, England.
- Hoch T (1998) Modelling pelagic food web and primary production in the English Channel. *In*: Chardy P (ed) *Symposium on the National Coastal Oceanography Program PNOC (Programme National d'Océanographie Côtière) - Colloque "Les Journées du PNOC"*. Paris-France Elsevier: 871-885.
- Hoch T, Garreau P (1998) Phytoplankton dynamics in the English Channel: A simplified three-dimensional approach. *J. Mar. Syst.*, 16 (1-2): 133-150.

Holligan PM, Harris RP, Newell RC, Harbour DS, Head RN, Linley EAS, Lucas MI, Tranter PRG, Weekley CM (1984) Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 14 (2-3): 111-127.

Horner RA, Garrison DL, Plumley FG (1997) Harmful algal blooms and red tide problems on the U.S. west coast. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (5, Supp 2): 1076-1088.

Hotelling H (1936) Relations between two sets of variates. *Biometrika*, 28: 321-377.

Humborg C, Fennel K, Pastuszak M, Fennel W (2000) A box model approach for a long-term assessment of estuarine eutrophication, Szczecin Lagoon, southern Baltic. *J. Mar. Syst.*, 25 (3-4): 387-403.

Igarashi T (1986) Occurrence of *Dinophysis fortii*, a dinoflagellate responsible for diarrhetic shellfish poisoning at Kesenuma Bay. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 48: 137-144.

Imai I, Itakuar S (1998) Cyst dynamics and occurrence of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) by light and dark cycles. In: Reguera B, Blanco J, Fernandez ML, Wyatt T (eds) Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 163-166.

Iwasaki J (1986) The mechanism of mass occurrence of *Dinophysis fortii* along the coast of Ibaraki Prefecture. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 48: 125-136.

Jarry V, Fiala M, Frisoni GF, Jacques G, Neveux J, Panouse M (1990) The spatial distribution of phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Etang de Thau). *Oceanol. Acta*, 13 (4): 503-512.

Jarry V, Frisoni GF, Legendre P (1991) Spatial organization of a lagoon phytoplankton population (Thau Lagoon, Hérault, France) under marine and continental influences. *Oceanol. Acta*, 14 (5): 473-488.

Jegou AM, Salomon JC (1988) Télédétection Loire-Vilaine. Rapport interne IFREMER/DERO-88.01-EL, 58 p.

Jegou AM, Lazure P (1995) Quelques aspects de la circulation sur le plateau Atlantique. *Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Vizcaya*, 99-106.

Jones KJ, Gowen RJ, Tett P (1984) Water column structure and summer phytoplankton distribution in the sound of Jura, Scotland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 78: 269-289.

Justic D (1987) Long-term eutrophication of the northern Adriatic Sea. *Mar. Pollut. Bull.*, 18 (6): 281-284.

Kaneta PJ, Levandowsky M, Esaias W (1985) Multivariate analysis of the phytoplankton community in the New York Bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23 (3): 231-239.

Kettenring JR (1971) Canonical analysis of several sets of variables. *Biometrika*, 58 (3).

Koike K, Otobe H, Takagi M, Yoshida T, Ogata T, Ishimaru T (2001) Recent occurrences of *Dinophysis fortii* (*Dinophyceae*) in the Okkirai Bay, Sanriku, Northern Japan, and Related Environmental Factors. *J. Oceanogr.*, 57 (2): 165-175.

Korringa P, Roskam RT (1961) An unusual case of mussel poisoning. Int. Cons. Explor. Sea. CM/Shellfish Committee, 2 p.

Kroonenberg PM (1994) The TUCKALS line - A suite of programs for three-way data analysis. *Comput. Stat. Data Anal.*, 18: 73-96.

Lampert L, Quéguiner B, Labasque T, Pichon A, Lebreton N (2002) Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay (north-east Atlantic)

Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998. *Cont. Shelf Res.*, 22: 1225-1247.

Lassus P, Bardouil M, Truquet I, Truquet P, Le-Baut C, Pierre MJ (1985) *Dinophysis acuminata* distribution and toxicity along the southern Brittany coast (France): Correlation with hydrological parameters. In: Anderson DM, White AW, Baden DG (eds) Toxic Dinoflagellates: 159-164.

Lassus P, Maggi P, Truquet I, Truquet P, Bardouil M, Larrazabal M (1986) Distribution of *Dinophysis acuminata* and associated species in Vilaine Bay during summer 1985. Copenhagen Denmark ICES, 18 p.

Lassus P, Proniewski F (1988) Déterminisme des floraisons de *Dinophysis* en zone côtière. In: La gestion des systèmes écologiques : des progrès de la recherche au développement des techniques. IVème colloque national de l'AFIE. Ministère de l'environnement: 239-252.

Lassus P, Berthomé JP, Maggi P, Truquet P, Le Dean L (1988) Seasonal occurrence of *Dinophysis* sp. along the French coast between 1983 and 1987. *Aquat. Living Resour.*, 1 (3): 155-164.

Lassus P, Truquet P, Le Dean L, Bardouil M (1989) Hydrologie et distribution de *Dinophysis* en juin 1988, dans la frange côtière nord-Gascogne. Rapport interne IFREMER/DERO-89-08-MR, 69 p.

Lassus P, Bardouil M (1991) The "*Dinophysis acuminata* " complex: Species identification along French coasts. *Cryptogam. Algal.*, 12 (1): 1-9.

Lassus P, Herbland A, Lebaut C (1991) *Dinophysis* blooms and toxic effects along the French coast. *World Aquacult.*, 22 (4): 49-54.

Lassus P, Proniewski F, Maggi P, Truquet P, Bardouil M (1993) Wind-induced toxic blooms of *Dinophysis* cf. *acuminata* in the Antifer area (France). In: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) Toxic phytoplankton blooms in the sea. Amsterdam Netherlands Elsevier: 519-524.

Lassus P, Ledoux M, Bardouil M, Bohec M, Erard E (1994) Kinetics of *Alexandrium minutum* halim toxin accumulation in mussels and clams. *Nat. Toxins*, 2 (5): 329-333.

Lassus P, Abadie E, Amzil Z, Belin C, Comps MA, Elziere Papayanni P, Le Bec C, Marcaillou - Le Baut C, Nezan E, Poggi R (1999) Contamination of Thau lagoon by *A. tamarense*. The November/December 1998 episode. Ed. Ifremer, 44 p.

Lavit C (1988) Analyse Conjointe de Tableaux Quantitatifs. Masson, 251 p.

Lavit C, Escoufier Y, Sabatier R, Traissac P (1994) The ACT (STATIS method). *Comput. Stat. Data Anal.*, 18: 97-119.

Lazraq A, Cléroux R, Kiers HAL (1992) Mesures de liaison vectorielle et généralisation de l'analyse canonique. *Rev. Statistique Appliquée*, 39 (1): 23-35.

Lazure P, Jegou AM (1998) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanol. Acta*, 21 (2): 165-177.

Le Bec C, Belin C, Gaertner JC, Beliaeff B, Raffin B, Ibanez F (1997) Time series of the French phytoplankton monitoring network (REPHY). Study of two zones of the West Mediterranean coast. *Oceanol. Acta*, 20 (1): 101-107.

Le Pape O, Ménesguen A (1997) Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. *J. Mar. Syst.*, 12 (1-4): 171-186.

Levasseur M, Therriault JC, Legendre L (1984) Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19 (3): 211-222.

- Lewis J, Higman W, Kuenstner S (1995) Occurrence of *Alexandrium* sp. cysts in sediments from North East coast of Britain. In: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 175-180.
- L'Hermier Des Plantes H (1976) Structuration des tableaux à trois indices de la statistique. Théorie et applications d'une méthode d'analyse conjointe. Thèse de 3^{ème} cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 98 p.
- Li WKW (1997) Cytometric diversity in marine ultraphytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (5): 874-880.
- Licandro P, Ibanez F (2000) Changes of zooplankton communities in the Gulf of Tigullio (Ligurian Sea, Western Mediterranean) from 1985 to 1995. Influence of hydroclimatic factors. *J. Plankton Res.*, 22: 2225-2253.
- Lingoes JC, Schönemann PH (1974) Alternative measures of fit for Schönemann-Caroll matrix fitting algorithm. *Psychometrica*, 39: 423-427.
- Lohrenz SE, Fahnenstiel GL, Redalje DG, Lang GA, Dagg MJ, Whitledge TE, Dortch Q (1999) Nutrients, irradiance and mixing as factors regulating primary production in coastal waters impacted by the Mississippi River plume. *Cont. Shelf Res.*, 19 (9): 1113-1141.
- Longhurst A (1995) Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Prog. Oceanogr.*, 36 (2): 77-167.
- Longhurst A (1997) Ecological Geography of the Sea. Academic Press, 391 p.
- Loyer S (2001) Modélisation de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique enrichie par les apports fluviaux. Thèse de 3^{ème} cycle, Université Paris VI. 232 p.
- Maddock L, Boalch GT, Harbour DS (1981) Populations of phytoplankton in the western English Channel between 1964 and 1974. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 61: 565-583.
- Maestrini SY, Granéli E (1991) Environmental conditions and ecophysiological mechanisms which led to the 1988 *Chrysochromulina polylepis* bloom: An hypothesis. *Oceanol. Acta*, 14 (4): 397-413.
- Maestrini SY, Berland B, Carlsson P, Granéli E, Pastoureaud A (1996) Recent advances in the biology of the toxic Dinoflagellate genus *Dinophysis*: the enigma continues. In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y (eds) Harmful and Toxic Algal Blooms: 397-400.
- Maestrini SY, Berland B, Dalet C, Lassus P (1997) *Dinophysis* spp. In: Berland B, Lassus P (eds) Toxic algal blooms of the French coastal water: Ecology, ecophysiology, toxicology - Efflorescences toxiques des eaux cotieres francaises: écologie, écophysologie, toxicologie. Repères Océan, IFREMER Plouzané (France): 17-51.
- Maggi P, Soulard L, Truquet I, Chauvin J (1984) Hydroclimatic factors and development of red tides in Vilaine Bay (France) during summer 1983. 1: Climatic factors, 2: Hydrological factors. Rapp. Tech. ISTPM, IFREMER Nantes - France, 45 p.
- Malone TC, Neale PJ, Boardman D (1980) Influences of estuarine circulation on the distribution and biomass of phytoplankton size fractions. In: Kennedy VA (ed) Estuarine perspectives proceedings of the fifth Biennial international estuarine research conference: 249-262.
- Mann KH, Lazier JRN (1996) Dynamics of Marine Ecosystems. Blackwell Science, Inc., 394 p.
- Marcaillou-Le Baut C, Gentien P, Lunven M, Le Grand J, Mondeguer F, Danielou MM, Crassous MP, Youenou A (2001) *Dinophysis acuminata* distribution and specific toxin content in relation to mussel contamination. In: Hallegraeff GM, Blackburn S, Bolch CJ, Lewis RJ (eds) Harmful Algal Blooms 2000. UNESCO: 356-359.

- Margalef R (1958) Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. *In*: Buzzati-Traverso A (ed) *Perspective in marine biology*. University of California Press, Berkeley: 89-94.
- Margalef R (1978) Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.
- Margalef R, Estrada M, Blasco D (1979) Functional morphology of organisms involved in Red Tides, as adapted to decaying turbulence. *In*: Taylor DL, Seliger HH (eds) *Developments in Marine Biology, Proceedings of the Second International Conference on Toxic Dinoflagellate Blooms, Key Biscayne, Florida, October 31 -November 5, 1978 -"Toxic Dinoflagellate Blooms"*. Elsevier North-Holland: 89-94.
- Margalef R, Estrada M (1987) Synoptic distribution of summer microplankton (Algae and Protozoa) across the principal front in the western Mediterranean. *Invest. Pesq.*, 51 (1): 121-140.
- Margalef R (1994) Through the looking glass: how marine phytoplankton appears through the microscope when graded by size and taxonomically sorted. *Sci. Mar.*, 58 (1-2): 87-101.
- Marin I, Aguilera A, Gonzalez Gil S, Reguera B, Abad JP (2001) Genetic analysis of three species of *Dinophysis* causing Diarrhetic Shellfish outbreaks in Galicia (NW Spain). *In*: Hallegraeff GM, Blackburn S, Bolch C, Lewis RJ (eds) *Harmful Algal Blooms 2000*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 222-225.
- Marshall HG, Lacouture R (1986) Seasonal patterns of growth and composition of phytoplankton in the lower Chesapeake Bay and vicinity. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 23 (1): 115-130.
- Martin-Jezequel V (1983) Hydrological factors and phytoplankton in the Bay of Morlaix (Roscoff, western English Channel). *Hydrobiologia*, 102 (2): 131-143.
- Martin-Jezequel V, Videau C (1992) Phytoplankton and bacteria over the transient area of the continental slope of the Celtic Sea in spring. 1. Vertical distribution and productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85 (3): 289-301.
- McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature*, 405 (6783): 228-233.
- McMahon T, Silke J, Cahill B (1999) Irish coastal dinoflagellate blooms and shellfish toxicity. *Journal of Shellfish Research*, 18 (2): 722.
- Ménesguen A, Lassus P, De-Cremoux F, Boutibonnes L (1990) Modelling *Dinophysis* blooms: A first approach. *In*: Granéli E, Sundstroem B, Edler L, Anderson DM (eds) *Toxic Marine Phytoplankton*: 195-200.
- Millot C (1979) Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. *Oceanol. Acta*, 2 (3): 261-274.
- Nézan E, Piclet G (1996) Guide pratique à l'usage des analystes du phytoplancton. Document IFREMER destiné aux analystes du REPHY, 63 p.
- Nézan E (2001) Episodes à *Dinophysis* dans le Finistère et variations morphologiques des espèces responsables. Rapport interne IFREMER RST.DEL/00-01/Concarneau, 20 p.
- Nichetto P, Honsell G, Bressan G (1995) First survey of dinoflagellate cysts in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea). *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) *Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles*. Paris France Lavoisier: 205-211.
- Noe-Nygaard N, Surlyk F, Piasecki S (1987) Bivalve mass mortality caused by toxic dinoflagellate blooms in a Berriasian-Valanginian lagoon, Bornholm, Denmark. *Palaios*, 2 (3): 263-273.
- Obaton D (1996) Caractéristiques hydrodynamiques du littoral sud Bretagne. Rapport interne IFREMER/DEL 96-05, 23 p.

- O'Mahony JHT (1993) Phytoplankton species associated with imports of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*, from France to Ireland. Copenhagen Denmark ICES, 8 p.
- Palma AS, Vilarinho MG, Moita T (1998) Interannual trends in the longshore distribution of *Dinophysis* of the Portuguese coast. *In*: Reguera B, Blanco J, Fernandez ML, Wyatt T (eds) Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 124-127.
- Paulmier G, Berland B, Billard C, Nézan E (1995) *Gyrodinium corsicum* nov. sp. (Gymnodiniales, Dinophycées), organisme responsable d'une "eau verte" dans l'étang marin de Diana (Corse), en avril 1994. *Cryptogam. Algol.*, 16 (2): 77-94.
- Paulmier G (1997) Atlas des Diatomophycées des côtes françaises et des aires géographiques adjacentes. Rapport interne IFREMER/DRV/RH/RST/97-14, 428 p.
- Peterson TD, Schaefer HL, Martin JL, Kaczmarek I (1999) *Chaetoceros furcillatus* Bailey in the Canadian Maritimes. *Bot. Mar.*, 42 (3): 253-263.
- Pierre MJ, Lassus P (1983) Toxic dinoflagellates on the French coasts during the summer of 1983. Ecosystem perturbations of Vilaine Bay. Analysis of phytoplankton series preceding toxic dinoflagellate occurrence. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 47 (3-4): 134-148.
- Planque B, Lazure P, Jegou AM (2002) Typologie of hydrological structures modelled and observed in the bay of Biscay. *Oceanol. Acta*, submitted.
- Radach G (1991) Ecosystem functioning in the German Bight under continental nutrient inputs by rivers. *In*: Couplings Between Watersheds and Coastal Waters -Fifth International Congress of Ecology - Intecol: 477-496.
- Radach G, Moll A (1993) Estimation of the variability of production by simulating annual cycles of phytoplankton in the Central North Sea. *Prog. Oceanogr.*, 31 (4): 339-419.
- Raine R, O'Mahony J, McMahon T, Roden C (1990) Hydrography and phytoplankton of waters off south-west Ireland. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 30 (6): 579-592.
- Reguera B, Bravo I, Marcaillou-Le Baut C, Masselin P (1993a) Monitoring of *Dinophysis* spp. and vertical distribution of okadaic acid on mussel rafts in ria de Pontevedra (NW Spain). *In*: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) Toxic phytoplankton blooms in the sea. Amsterdam Netherlands Elsevier: 553-558.
- Reguera B, Marino J, Campos MJ, Bravo I, Fraga S, Carbonell A (1993b) Trends in the occurrence of *Dinophysis* spp. in Galician waters. *In*: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) Toxic phytoplankton blooms in the sea. Amsterdam Netherlands Elsevier: 559-564.
- Reguera B, Bravo I, Fraga S (1995) Autoecology and some life history stages of *Dinophysis acuta* Ehrenberg. *J. Plankton Res.*, 17 (5): 999-1015.
- Reguera B, Gonzalez Gil S (2001) Small cell and intermediate cell formation in species of *Dinophysis* (*Dinophyceae*, Dinophysiales). *Journal of Phycology*, 37 (2): 318-333.
- Rhodes LL, Haywood AJ, Ballantine WJ, MacKenzie AL (1993) Algal blooms and climate anomalies in North-east New Zealand, August-December 1992. *N.Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, 27 (4): 419-430.
- Ricard M (1987) Atlas du phytoplancton marin - Volume 2 : Diatomophycées. Editions du CNRS, Paris, 293 p.
- Richardson K (1997) Harmful or exceptional phytoplankton blooms in the marine ecosystem. *Adv. Mar. Biol.*, 31: 301-385.
- Rince Y, Martin-Jezequel V, Ravail B (1989) Ecological observations on plankton of the Loire Estuary (France). *Cahiers de biologie marine*, 30 (2): 201-216.

- Rios AF, Fraga F, Figueiras FG, Pérez FF (1995) New and regenerated production in relation to the proliferations of diatoms and dinoflagellates in natural conditions. *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 663-668.
- Robert P, Escoufier Y (1976) A unifying tool for linear multivariate statistical methods : The *RV*-Coefficient. *Appl. Statist.*, 25 (3): 257.
- Ryckaert M, Gros P, Erard-Le Denn E (1983) Seasonal succession of coastal phytoplanktonic populations in the Channel. *Oceanol. Acta*, No Special: 171-175.
- Saporta G (1990) Probabilités Analyse des données et Statistique. Technip, Paris, 493 p.
- Satake M, Ofuji K, Naoki H, James KJ, Furey A, McMahon T, Silke J, Yasumoto T (1998) Azaspiracid, a New Marine Toxin Having Unique Spiro Ring Assemblies, Isolated from Irish Mussels, *Mytilus edulis*. *J. Am. Chem. Soc.*, 120 (38): 9967-9968.
- Seliger HH, Tyler MA, McKinley KR (1979) Phytoplankton distributions and Red Tides resulting from frontal circulation patterns. *In*: Taylor DL, Seliger HH (eds) Developments in Marine Biology, Proceedings of the Second International Conference on Toxic Dinoflagellate Blooms, Key Biscayne, Florida, October 31 -November 5, 1978 -"Toxic Dinoflagellate Blooms": 239-248.
- Shinada A, Shiga N, Ban S (1999) Structure and magnitude of diatom spring bloom in Funaka Bay, southwestern Hokkaido, Japan, as influenced by the intrusion of Coastal Oyashio Water. *Plankton Biol. Ecol.*, 46 (1): 24-29.
- Sidari L, Cok S, Cabrini M, Tubaro A, Honsell G (1995) Temporal distribution of toxic phytoplankton in the Gulf of Trieste(northern Adriatic Sea) in 1991 and 1992. *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 231-236.
- Smayda TJ (1980) Phytoplankton succession. *In*: Morris (ed) Physiological Ecology of Phytoplankton. Oxford Blackwell scientific publications: 493-570.
- Smayda TJ, Villareal TA (1989) An extraordinary, noxious brown-tide in Narragansett Bay. 1. The organism and its dynamics. *In*: Okaichi T, Anderson DM, Nemoto T (eds) Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology 129-132: 129-132.
- Smayda TJ (1990) Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. *In*: Granéli E, Sundstroem B, Elder L, Anderson DM (eds) Toxic Marine Phytoplankton. Elsevier, New-York: 29-40.
- Smayda TJ (1997a) Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (5, Supp2): 1137-1153.
- Smayda TJ (1997b) What is a bloom? A commentary. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (5, Supp. 2): 1132-1136.
- Smayda TJ, Reynolds CS (2001) Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Res.*, 23 (5): 447-461.
- Smith PT (1996) Toxic effects of blooms of marine species of Oscillatoriales on farmed prawns (*Penaeus monodon*, *Penaeus japonicus*) and brine shrimp (*Artemia salina*). *Toxicon*, 34 (8): 857-869.
- Soudant D (1997) Application de modèles dynamiques bayésiens aux séries temporelles de *Dinophysis* à Antifer (Normandie, France). Thèse de 3ième cycle, Université Paris 7 - Denis Diderot. 115 p.
- Soudant D, Beliaeff B, Thomas G (1997) Explaining *Dinophysis* cf. *acuminata* abundance in Antifer (Normandy, France) using dynamic linear regression. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 156: 67-74.

- Sournia A (1986) Atlas du phytoplancton marin - Volume 1 : Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées, Raphidophycées. Editions du CNRS, Paris, 216 p.
- Sournia A, Chretiennot-Dinet MJ, Ricard M (1991a) Marine phytoplankton: How many species in the world ocean? *J. Plankton Res.*, 13 (5): 1093-1099.
- Sournia A, Belin C, Berland B, Erard - Le Denn E, Gentien P, Grzebyk D, Marcaillou-Le-Baut C, Lassus P, Partensky F (1991b) Noxious phytoplankton species on the coasts of France: From biology to prevention. IFREMER, 154 p.
- Sournia A, Belin C, Billard C, Catherine M, Erard-Le Denn E, Fresnel J, Lassus P, Pastoureaud A, Soulard R (1992) The repetitive and expanding occurrence of a green, bloom-forming dinoflagellate (*Dinophyceae*) of the coasts of France. *Cryptogam. Algol.*, 13 (1): 1-13.
- Sournia A (1995) Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: An inquiry into biodiversity. *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 103-112.
- Stewart D, Love W (1968) A general Canonical Correlation Index. *Psycho. Bull.*, 70: 160-163.
- Stickney HL, Hood RR, Stoecker DK (2000) The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems. *Ecol. Model.*, 125 (2-3): 203-230.
- Taylor JA, Lewis J (1995) Immunofluorescence of *Alexandrium* species from the United Kingdom. *In*: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C (eds) Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles. Paris France Lavoisier: 89-94.
- Teitelbaum JS, Zatorre RJ, Carpenter S, Gendron D, Evans AC, Gjedde A, Cashman NR (1990) Neurologic sequelae of domoic acid intoxication due to the ingestion of contaminated mussels. *N. Engl. J. Med.*, 322 (25): 1781-1787.
- Thomas CR (1996) Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates. Academic Press, Inc, 597 p.
- Thomas WH, Gibson CH (1990) Effects of small-scale turbulence on microalgae. *J. Appl. Phycol.*, 2 (1): 71-77.
- Tian RC, Vézina AF, Legendre L, Ingram RG, Klein B, Packard T, Roy S, Savenkoff C, Silverberg N, Therriault JC, Tremblay JE (2000) Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: a modeling approach. *Deep Sea Res. 2-Top. Stud. Oceanogr.*, 47 (3-4): 637-662.
- Tilman D (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405 (6783): 208-211.
- Trégouboff G, Rose M (1957) Manuel de planctologie méditerranéenne, Tome 1. CNRS, 128 p.
- Treguier C (1991) Bilan des perturbations phytoplanctoniques sur les côtes morbihannaises en 1990. Rapport interne IFREMER/DEL/91.07/La Trinité sur Mer, 22 p.
- Tucker LR (1964) The extension of factor analysis to three-dimensional matrices. *In* Gullinkson H, Frederiksen N (eds), Contributions to mathematical psychology. Rinehart and Winston, New York, pp. 110-119.
- Varela M (1992) Upwelling and phytoplankton ecology in Galician (NW Spain) rias and shelf waters. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 8 (1): 57-74.
- Varela M (1996) Phytoplankton ecology in the Bay of Biscay. *Sci. Mar.*, 60 (Supp. 2): 45-53.
- Varela M, Prego R, Belzunce MJ, Salas FM (2001) Inshore-offshore differences in seasonal variations of phytoplankton assemblages: the case of a Galician Ria Alta (Ria de A Coruna) and its adjacent shelf (NW of Spain). *Cont. Shelf Res.*, 21 (16-17): 1815-1838.

- Vaulot D, Frisoni GF (1986) Phytoplanktonic productivity and nutrients in five Mediterranean lagoons. *Oceanol. Acta*, 9 (1): 57-63.
- Vézina AF, Savenkoff C, Roy S, Klein B, Rivkin R, Therriault JC, Legendre L (2000) Export of biogenic carbon and structure and dynamics of the pelagic food web in the Gulf of St. Lawrence Part 2. Inverse analysis. *Deep Sea Res. 2-Top. Stud. Oceanogr.*, 47 (3-4): 609-635.
- Videau C, Leveau M (1990) Phytoplanktonic biomass and productivity in the Rhone River plume in spring time. *C. R. Acad. Sci. - Ser. 3 Sci. Vie*, 311 (6): 219-224.
- Videau C, Ryckaert M, L' Helguen S (1998) Phytoplankton in the Bay of Seine (France). Influence of the river plume on primary productivity. *Oceanol. Acta*, 21 (6): 907-921.
- Vila M, Camp J, Garces E, Maso M, Delgado M (2001a) High Resolution Spatio-temporal Detection of Potentially Harmful Dinoflagellates in Confined Waters of the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.*, 23 (5): 497-514.
- Vila M, Garces E, Maso M (2001b) Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquat. Microb. Ecol.*, 26 (1): 51-60.
- Wright JLC, Boyd RK, Freitas ASW, Falk M, Foxall RA, Jamieson WD, Laycock MV, McCulloch AW, McInnes AG (1989) Identification of domoic acid, a neuroexcitatory amino acid, in toxic mussels from eastern Prince Edward Island. *Can. J. Chem.*, 67 (3): 481-490.
- Yasumoto T, Oshima Y, Yamaguchi M (1978) Occurrence of a new type of Shellfish Poisoning in the Tohoku district. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 44 (1): 1249-1255.
- Zeitzschel B (1978) Why study phytoplankton ? *In*: Sournia A (ed) *Phytoplankton manual. Monographs on oceanographic methodology - UNESCO*: 1-6.
- Zingone A, Enevoldsen HO (2000) The diversity of harmful algal blooms: a challenge for science and management. *Ocean & Coastal Management*, 43: 725-748.

Annexes

Annexe 1 - Questionnaire aux experts.....	1
1.1. Liste des experts sélectionnés.....	2
1.2. Questionnaire aux experts.....	6
1.3. Exemple de réponse au questionnaire	12
Annexe 2 - Validation des données «phytoplancton» du REPHY : regroupements taxinomiques opérés pour le traitement des données.....	15
2.1. Fenêtre temporelle 1992/2000.....	16
2.1.1. Classe des Diatomées.....	16
2.1.2. Classe des Dinoflagellés	23
2.1.3. Autres classes	29
2.2. Fenêtre temporelle 1995/2000.....	32
2.2.1. Classe des Diatomées.....	32
2.2.2. Classe des Dinoflagellés	39
2.2.3. Autres classes	45
Annexe 3 - Analyse de la variabilité temporelle à grande échelle géographique : unités taxinomiques sélectionnées pour le traitement.....	48
3.1. Fenêtre temporelle 1992/2000.....	49
3.2. Fenêtre temporelle 1995/2000.....	53
Annexe 4 - Analyse de la variabilité géographique et comparaison inter-sites : fenêtre temporelle 1995/2000, 61 unités taxinomiques	58
Annexe 5 - Assemblages planctoniques associés à l'épisode de <i>Dinophysis</i>.....	83
5.1. Flore ayant précédé l'apparition de <i>Dinophysis</i>	84
5.1.1. Concentrations des classes planctoniques	84
5.1.2. Composition taxinomique des assemblages	86
5.2. Flore ayant accompagné l'apparition de <i>Dinophysis</i>	91
5.2.1. Concentrations des classes planctoniques	91
5.2.2. Composition taxinomique des assemblages	93

Annexe 1 - Questionnaire aux experts

1.1. Liste des experts sélectionnés

Remarque : les experts qui ont répondu sont indiqués en gras.

ANDERSON, Don
WHOI, Woods Hole, MA
USA 02543

BILLARD, Chantal
Biologie et Biotechnologies Marines
Phycologie
Université de Caen
Esplanade de la Paix
14032 Caen Cedex
FRANCE

BLACK, Edward
BC. Ministry of Fisheries
2500 Cliffe Avenue
Courtney, BC
CANADA

COLLOS, Yves
CNRS - Laboratoire d'Hydrobiologie
URA 1355 - Univ. des Sciences et
Techniques
du Languedoc - CC 093
2, Place Eugène Bataillon
34095 Montpellier Cedex 5
FRANCE

DELMAS, Daniel
CNRS / IFREMER, Place du Séminaire
CREMA - L'Houmeau
BP 5
17137 L'Houmeau
FRANCE

DINET, Marie-Josèphe
CNRS – URA 117
Observatoire Océanologique
Laboratoire Arago
BP 44
66650 Banyuls-sur-Mer
FRANCE

DODGE, J.D.
University of London
TW 20 Oex Survey
ENGLAND

ELBRÄCHTER, Malte
Biologische Anstalt Helgoland
Wattenmeerstation Sylt
Hafenstraße 43 - D 25992 List
GERMANY

ENEVOLDSEN, Henrik O.
IOC Science and Communication Centre on
Harmful Algae
University of Copenhagen
Oster Farimagsgade 2 D
1353 Copenhagen K
DENMARK

ERARD-LE DENN, Evelyne
Ifremer - DEL/EC/PP
Centre de Brest - BP 70
29280 Plouzané
FRANCE

ESTRADA, Marta
Institut de Ciències del Mar
Consejo Superior de Investigaciones
Científicas
P. Joan de Borbó, s/n
08039 Barcelona
SPAIN

FRYXELL, Greta
Dept. Of Integrative Biology
Biological laboratories
Austin TX 78712
USA

FUKUYO, Yasuwo
Asian Natural Environmental Science Center
The University of Tokyo
Yayoi 1 - 1 - 1, Bunkyo - ku
Tokyo 113
JAPAN

GRANÉLI, Edna
Dept. of Natural Sciences
University of Kalmar
Box 905
39129 Kalmar
SWEDEN

DORTCH, Quay
LUMCON, 8124 Highway 56, Chauvin, LA
USA 70344

HONSELL, Giorgio
Dipartimento di Biologia ed Economia Agro
Industriale
Universita degli Studi di Udine
Via Cotonificio, 108
Udine 33100
ITALY

HORNER, Rita
Oceanography, University of Washington,
Seattle, WA,
USA 98195

Véronique MARTIN-JEZEQUEL
CNRS - UMR 6539, IUEM
Université de Bretagne Occidentale
Place Copernic
29280 Plouzané
FRANCE

LACOUTURE, Richard
The Acad. of Natural Sciences, Estuarine
Res.
Ctr., 10545 Mackall Road, St. Leonard, MD
USA 20685

MONCRIEFF, Cynthia
University of S. Mississippi, Department of
Marine
Science, MS
USA

LE CORRE, Pierre
Institut Universitaire Européen de la Mer
UPR CNRS 9042 Chimie Marine
UBO-Technopole Brest – Iroise
Place Nicolas Copernic
29280 Plouzané
FRANCE

NEZAN, Elisabeth
Ifremer - DEL/CC
13, rue de Kérose
29187 CONCARNEAU Cedex
FRANCE

LEVASSEUR, Maurice
Institut Maurice Lamontagne,
850 Route de la Mer,
C.P. 1000, Mont-Joli, QC
CANADA G5H 3Z4

PARTENSKY, Frédéric
CNRS - Observatoire océanologique
Station Biologique
BP 74 - Place Georges Teissier
29682 Roscoff Cedex
FRANCE

MACKENZIE, Lincoln
Cawthron Institute
98 Halifax Street, Private Bag 2
NELSON
NEW ZEALAND

PAULMIER, Gérard
CNRS / IFREMER, Place du Séminaire
CREMA - L'Houmeau
BP 5
17137 L'Houmeau
FRANCE

MAESTRINI, Serge Y.
CREMA L'Houmeau
CNRS - IFREMER
BP 5
17137 L'Houmeau
FRANCE

REGUERA, Beatriz
Centro Oceanográfico de Vigo
Instituto Español de Oceanografía
Aptdo 1552
36280 Vigo
SPAIN

MALLIN, Michael
Ctr. For Mar. Sci. Res., University of NC-
Wilmington,
7205 Wrightsville Avenue, Wilmington, NC,
USA 28403-3297

RHODES, Lesley Louise
Cawthron Institute
98 Halifax Street, Private Bag 2
NELSON
NEW ZEALAND

MARSHALL, Harold
Biology Dept., Old Dominion University,
Norfolk, VA
USA 23529-0266

MARTIN, Jennifer L.
St. Andrews Biological Station
Department of Fisheries and Oceans
Brandy Cove Road
St Andrews, New Brunswick EOG 2X0
CANADA

RINES, Jan
Graduate School of Oceanography,
University of RI, Narragansett
USA 02882

ROBERT, Jean-Michel
ISOMER
Faculté des Sciences - Université de Nantes
2, rue de la Houssinière
44072 Nantes Cedex 03
FRANCE

RYCKAERT, Mireille
CNRS / IFREMER, Place du Séminaire
CREMA - L'Houmeau
BP 5
17137 L'Houmeau
FRANCE

SCIANDRA, Antoine
C N R S
Observatoire océanologique
Station Zoologique
URA – CNRS 2077
BP 28
06230 Villefranche-sur-Mer
FRANCE

SIERACKI, Michael
Bigelow Lab.for Ocean Sciences,
McKown Pt. Road, W. Boothbay Harbor, ME,
USA 04575

RIAUX-GOBIN, Catherine
Laboratoire Océanographie Biologique
Université Pierre et Marie Curie - INSU -
CNRS
Laboratoire Arago - BP 44
66650 Banyuls-sur-Mer
FRANCE

RINCÉ, Yves
ISOMER Laboratoire Biologie marine
Université de Nantes
Faculté des Sciences
2, rue de la Houssinière
44072 Nantes Cedex 03
FRANCE

TRAVERS, Marc
Université d'Aix - Marseille II
COM, Station Marine d'Endoume
Rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille
FRANCE

TURNER, Jefferson
Biology, U. Massachusetts Dartmouth,
N. Dartmouth, MA
USA 02747

TAYLOR, F.J.R.
Oceanography, Department of Earth
and Ocean Sciences
University of British Columbia
6270 University Blvd.
Vancouver, B.C. V6T 1Z4
CANADA

VAQUER, André
CNRS - Laboratoire d'Hydrobiologie
URA 1355 -Univ. des Sciences et Techniques
du Languedoc - CC 093
2, Place Eugène Bataillon
34095 Montpellier Cedex 5
FRANCE

VAULOT, Daniel
Station Biologique CNRS – INSU – UPCM
BP 74
29682 Roscoff
FRANCE

SOURNIA, Alain
IRD
213 rue La Fayette
75480 Paris cedex 10

SMAYDA, Theodore
Graduate School of Oceanography,
University of RI, Kingston, RI
USA 02881

STEIDINGER, Karen
Florida Marine Research Inst., FL Fish &
Wildlife
Conservation Commission, 100 8th Ave. SE,
St. Petersburg, FL 33701-5095
USA

TESTER, Pat
ptester@hatteras.bea.nmfs.gov
USA

TOMAS, Carm
Ctr. For Mar. Sci. Res.,
University of NC, Wilmington
USA 28403

VENRICK, Elizabeth
Scripps Inst. Of Oceanography,
University of California, LaJolla, CA
USA 92093-0227

VERITY, Peter
Skidaway Institute of Oceanography,
10 Ocean Science Circle, Savannah, GA
USA 31411

VILLAREAL, Tracy
tracy@Utmsi.zo.utexas.edu
USA

ZINGONE, Adriana
Stazione Zoologica 'A. Dohm' Villa Comunale
80121 Napoli
ITALY

1.2. Questionnaire aux experts

French National Phytoplankton & Phycotoxins Monitoring Network ***Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines - REPHY***

<http://www.ifremer.fr/envlit/surveillance/rephy.htm>

The National Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network (REPHY) was set up by IFREMER in 1984 to achieve three closely related objectives: i) obtain knowledge about phytoplankton population time-series along French coasts; ii) record all kinds of unusual phytoplankton-related events in the coastal environment, whether toxic, harmful or harmless; and iii) detect any occurrence of phycotoxin-producing species and compare phycotoxin (PSP, DSP, ASP) concentrations in shellfish flesh with regulatory.

REPHY consists of a large network of sampling stations covering the three French coastal areas (English Channel, Atlantic Ocean and Mediterranean Sea). Observations are performed in the 12 IFREMER coastal laboratories located between Boulogne sur Mer and Toulon. The data collected after 15 years of operation represent the basic material for a thesis entitled "Analysis of space-time variability in microalgal populations from coastal areas monitored by the REPHY programme," which was undertaken in late 1999. In this context, an effort is being made to ensure the coherence of REPHY data prior to analytic studies.

Foreword

Dear colleague,

We would appreciate your assistance as an internationally recognized expert in the ecology and diagnosis of marine phytoplankton.

We realize that the number of questionnaires of all types is increasing and that your time is valuable. However, the present request is of particular importance since your participation will contribute to the validation process for the REPHY (French National Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network) database. Consequently, if you could send us your answer before the end of October 2000, we would be grateful to you. This questionnaire could be also sent to other experts who can help us.

If you choose to participate,

- i) your name will be cited in all published material dealing with the methodology used,
- ii) and you will receive a copy of the thesis concerning this project by the end of 2002.

We sincerely hope that you can assist us, and we thank you in advance for taking an interest in our work.

Isabelle Gailhard, Ph.D. student (IFREMER - DEL)

Patrick Lassus, Head of the Microbiology and Phycotoxin Research Department (IFREMER - DEL)

Le Réseau de surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (REPHY), géré et coordonné par l'IFREMER, a été créé en 1984 pour répondre à une série d'objectifs complémentaires : i) documenter une base de connaissances en décrivant la distribution spatio-temporelle des différentes espèces phytoplanctoniques des eaux côtières et lagunaires de France métropolitaine, ii) recenser les événements exceptionnels tels que les eaux colorées, qu'elles soient toxiques, nuisibles, ou sans effet sur le milieu côtier, iii) détecter l'apparition des espèces productrices de phycotoxines, et comparer à des normes réglementaires les concentrations en phycotoxines (PSP, DSP, ASP) observées dans la chair des coquillages.

Le REPHY couvre les trois façades maritimes de France métropolitaine (Manche, Atlantique et Méditerranée), ses observateurs opérant à partir des douze laboratoires côtiers de l'IFREMER, répartis sur le littoral depuis Boulogne sur Mer jusqu'à Toulon. Les observations qu'ils ont recueillies depuis plus d'une quinzaine d'années fournissent aujourd'hui la matière d'un travail de thèse : "Analyse de la variabilité spatio-temporelle des populations microalgales côtières observées par le REPHY" engagé depuis la fin de l'année 1999. L'étude porte sur les populations microphytoplanctoniques des trois façades littorales précisées ci-dessus. La question abordée ici est celle de la mise en cohérence de l'ensemble des données du REPHY, préalable indispensable à leur analyse ultérieure.

Exposé des motifs

Chers collègues,

Nous avons souhaité demander l'avis d'experts reconnus, au plan national et international, pour leurs travaux sur l'écologie et la diagnose du phytoplancton marin et c'est à ce titre que nous vous contactons.

Nous avons tout à fait conscience du nombre grandissant de questionnaires en tout genre que vous pouvez recevoir par ailleurs mais la sollicitation qui vous est adressée est avant tout votre contribution personnelle à la démarche de validation de la base de données nationale du Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des phycotoxines (REPHY). Par conséquent, si vous pouviez nous retourner votre réponse avant la fin octobre 2000, nous vous en serions très reconnaissants. Le questionnaire peut également être envoyé à toute personne susceptible de nous aider.

En contrepartie :

- 1) Vous serez cité dans toutes les publications concernant la méthodologie utilisée.
 - 2) Vous recevrez, fin 2002, un exemplaire du mémoire de thèse en cours de préparation.
- En souhaitant sincèrement que vous puissiez vous associer à cette démarche (voir note explicative jointe) nous vous remercions d'avance de l'intérêt porté à notre travail.

I.Gailhard, thésarde (IFREMER - DEL)

P.Lassus, responsable du département Microbiologie et Phycotoxines (IFREMER - DEL)

Rationale

REPHY observations on phytoplankton relate to a list of 281 taxa in the "QUADRIGE" database (Db) ranked from species to the kingdom *Protista*. The best documented levels are genus and species.

Since REPHY was set up in 1984, the expertise of observers has gradually improved, especially through internal training sessions, expert assistance and various teaching materials such as taxonomic data sheets, Phyto Quiz self-training on CD-Rom, etc.

However, these changes may have been responsible for some disruption in taxon time-series. For example, between 1987 and 1998, the same phytoplankton species was not always necessarily linked to the same taxonomic rank or to the same taxon for an equivalent hierarchical rank.

A working document describing the time-series contained in the QUADRIGE Db was used at several recent meetings with REPHY observers during which different factors likely to disturb time-series homogeneity were identified:

- Internationally recognized taxonomic changes: for example, some species included in the *Biddulphia* genus prior to 1995 were transferred to the *Odontella* genus.
- Observer bias: subsequent to a training session or due to the availability of identification tools (taxonomic data sheets, atlases, etc.), taxon identification may have become more precise, *i.e.* allowing transfer from a genus to a species not previously identified, or from a poorly identified genus to another genus. Or, conversely, the identification may have become more general, *i.e.* the return to a higher taxonomic level.

Problématique

Les observations phytoplanctoniques du REPHY sont rapportées à une liste de 281 taxons dans la base de données "QUADRIGE", allant du rang de l'espèce au règne des Protistes, les niveaux les plus documentés dans la base étant le genre et l'espèce.

Depuis la création du REPHY en 1984, la compétence des observateurs a progressé, notamment grâce à des stages de formation internes, au soutien d'experts, ainsi qu'à la mise à disposition de moyens d'aide à l'identification (fiches signalétiques, CD-Rom Phyto Quiz...). De cette évolution ont pu découler des ruptures dans les séries temporelles des taxons. Ainsi, entre 1987 et 1998, une même espèce phytoplanctonique n'a pas nécessairement toujours été rattachée au même niveau hiérarchique de la taxinomie, ou à un même taxon pour un niveau hiérarchique équivalent.

Un document de travail décrivant les séries temporelles des données contenues dans la base QUADRIGE a servi de support à une série de réunions récentes avec les observateurs du REPHY, réunions au cours desquelles les différentes causes susceptibles de perturber l'homogénéité de constitution des séries ont été identifiées :

- Evolution de la taxinomie : par exemple, certaines espèces anciennement rattachées au genre *Biddulphia* sont, depuis 1995, rattachées au genre *Odontella*.
- "Biais observateur" : suite à un stage, ou à la mise à disposition d'outils d'aide à l'identification (fiches signalétiques, CD-Rom ...), la reconnaissance d'un taxon a pu gagner en précision : transfert d'un genre vers une espèce non identifiée préalablement, d'un genre mal identifié vers un autre genre, ou à l'inverse, devenir plus globale : retour vers un niveau taxinomique supérieur.

Questionnaire table structure

All the above-mentioned transfers have resulted or could eventually result in taxonomic regrouping (species or genus groups).

The questionnaire table features taxonomic regrouping (first column), for which the experts are expected to give their advice: Is the new taxonomic unit resulting from the merging of two (or more) units really a homogeneous group, especially in terms of the ecophysiology of the various genera and/or species it is composed of (second column). The last column is intended to allow experts to provide more information about the different criteria used to reach their final diagnosis. The expert might naturally restrict his answers to the taxa he is more familiar with.

First, we need to consider the constraints which led to the choice of the regroupings:

- As previously indicated, most regroupings resulted from a lack of technical knowledge (difficulty in discriminating between morphologically close species) or from changes in taxonomy (e.g. *Biddulphia/Odontella* transfer). Moreover, regroupings and confusions are not classified in the table according to a hierarchical order or a weighting procedure (data have been collected since 1987 by some 30 observers in 12 coastal laboratories). Some confusions are rare and others more frequent (but this is not indicated in the questionnaire).
- Another constraint is structural and directly related to the observation coding system routinely used in the QUADRIGE Db. For example, the taxon code SCRI is used indiscriminately for the genera *Scrippsiella*, *Ensiculifera* and *Pentapharsodinium*.
- Finally, in view of the REPHY' "consumer health protection" objective, some regroupings of toxin-producing species were performed as "precautionary measures." Such "operational" regroupings are illustrated by the genus *Dinophysis*.

Structure du questionnaire

Pour le traitement des données, ces différents "transferts" conduisent à envisager des regroupements taxinomiques (groupes d'espèces ou groupes de genres).

Le tableau qui suit contient (première colonne) les regroupements taxinomiques sur lesquels les experts sont amenés à donner un avis : la question posée est celle de savoir si l'entité créée en fusionnant deux (ou plus de deux) unités taxinomiques constitue un groupe homogène ou non du point de vue de **l'écophysologie** des genres ou espèces qui le constituent (deuxième colonne). La dernière colonne permet aux experts sollicités de préciser **les éléments sur lesquels ils fondent leur diagnostic**. Chaque expert pourra naturellement se limiter aux genres / espèces correspondant à son domaine de compétence.

Avant d'aborder l'examen du tableau lui même, il convient de mentionner quelles contraintes ont imposé les rassemblements dont la validité est désormais évaluée :

- Tout d'abord, comme indiqué précédemment, la plupart des regroupements sont imposés par des **carences d'ordre technique** (difficulté de distinction entre espèces de morphologie très semblable), ou encore par **l'évolution de la taxinomie** elle-même (e.g., certaines espèces du genre *Biddulphia* rattachées au genre *Odontella* depuis 1995). Il faut également préciser que l'ensemble des regroupements ou confusions sont recensés dans le tableau sans hiérarchisation ni pondération (les données sont le fruit du travail d'une trentaine d'observateurs depuis 1987, répartis dans les douze laboratoires côtiers ; certaines confusions sont rares, d'autres plus fréquentes, mais, cette information n'est pas mentionnée).
- Il existe ensuite une **cause structurelle** aux regroupements, propre au système de codage des observations adopté dans la base QUADRIGE : par exemple le code taxon SCRI rassemble les genres *Scrippsiella*, *Ensiculifera*, *Pentapharsodinium*.
- Enfin, compte tenu de l'objectif "protection du consommateur" du REPHY rappelé en préambule, certains regroupements impliquant des espèces potentiellement productrices de phycotoxines sont effectués "par précaution" ; ces regroupements, à **caractère opérationnel**, pour partie délibérés (les difficultés d'identification précédemment mentionnées sont également rencontrées) concernent par exemple certaines espèces du genre *Dinophysis*.

The questionnaire structure is thus as follows:

- Regroupings to be considered for all coastal laboratories are indicated by class (namely Diatoms and Dinoflagellates) and in table format. The first table give within-genera regroupings, the second inter-genera regroupings.

In addition to the tables used to evaluate regroupings, the list of genera and species registered in the REPHY network database is also provided. It is worth emphasizing that **when a taxonomic regrouping of two or more genera is proposed, the "pooling" is strictly limited to the species quoted in the list.**

Le questionnaire se structure de la manière suivante :

- Les regroupements à envisager pour tous les laboratoires côtiers sont rassemblés par classe (classe des Diatomées, et classe des Dinophycées principalement), sous la forme de tableaux. Le premier tableau présente les regroupements d'espèces d'un même genre, le second les regroupements entre genres.

Les tableaux indiquant les regroupements taxinomiques à examiner sont précédés de la liste des genres et espèces enregistrés dans la base de données QUADRIGE. **Lorsqu'un regroupement de genres est suggéré, il est strictement limité aux espèces mentionnées dans cette liste.**

Expected results

This procedure for REPHY data validation has two objectives: i) to set up the final database to be used for time-space variability analysis of microalgal populations, and ii) to qualify the REPHY Phytoplankton database (identification of all keyboarding or other errors) in the context of a quality procedure for the network. Corrected data will eventually be available on the IFREMER web site.

Retombées attendues

Cette démarche d'examen des données du REPHY s'inscrit dans un double contexte : outre la **constitution de la base de données** qui sera utilisée pour l'analyse de la variabilité spatio-temporelle des populations microalgales, elle permet également la qualification de la base de données REPHY - phytoplancton (identification de toutes les erreurs de saisie ou autres), dans le cadre d'un **plan qualité du réseau**. Les données "corrigées" seront disponibles par la suite sur le site Internet de l'IFREMER.

Please send your answer to /Adressez SVP votre réponse à :

Isabelle Gailhard,
IFREMER, BP 70,
F - 29280 PLOUZANE
isabelle.gailhard@ifremer.fr

Taxonomic regroupings considered / Regroupements à envisager	Expert advice / Avis de l'expert		Criteria used to reach the diagnostic and more information / Critères fondateurs de l'avis et commentaires
<i>Bacteriastrum</i> + <i>Chaetoceros</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Biddulphia</i> + <i>Odontella</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Nitzschia</i> + <i>Hantzschia</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent		

**Extrait du tableau servant de support à l'évaluation des agrégations (exemple)
An extract from the table used to evaluate regroupings (example)**

The first column "Taxonomic regroupings considered" contains the taxonomic units expected to be merged for further data analysis.

The second column "Expert advice" allows the expert to give his personal opinion about the regrouping, and especially to confirm whether the new group is really a homogeneous taxonomic unit ("consistent regrouping") or, on the contrary, a group of taxonomic units with drastically different ecological and biological needs ("rejected regrouping").

The third column "Criteria used to reach the diagnostic and more information" allows some precision from the expert regarding the type of criteria which were used (ecology, cell size, biological cycle, etc.) in order to determine the degree of relevance of the regrouping.

La première colonne "Regroupements à envisager" contient les unités taxinomiques que l'on envisage de confondre dans l'analyse des données.

La deuxième colonne "Avis de l'expert" permet à l'expert d'indiquer si le regroupement constitue une entité biologique relativement homogène ("regroupement cohérent"), ou bien, au contraire, s'il aboutit à rassembler des unités taxinomiques dont les caractères biologiques et les exigences écologiques sont très différentes ("regroupement rejeté").

La troisième colonne "Critères fondateurs de l'avis et commentaires" permet à l'expert de préciser sur quels critères (écologie, taille, cycle biologique ...) il s'est appuyé pour juger de la pertinence du regroupement, ainsi que toute information complémentaire.

1.3. Exemple de réponse au questionnaire

Taxonomic regroupings considered / Regroupements à envisager	Expert advice / Avis de l'expert		Criteria used to reach the diagnostic and more information / Critères fondateurs de l'avis et commentaires
<i>Bacteriastrum + Chaetoceros</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	Bacteriastrum a une niche écologique assez chaude, peu ou pas abondant sur nos côtes Manche/Atlantique
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Triceratium + Biddulphia alternans</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	taxinomie cohérente
<i>Biddulphia + Odontella</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	taxinomie cohérente
<i>Melosira + Podosira</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	problème taxinomique: Podosira= Porosira= Melosira ou Thalassiosira
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	si c'est Podosira=Porosira=Melosira

Taxonomic regroupings considered / Regroupements à envisager	Expert advice / Avis de l'expert		Criteria used to reach the diagnostic and more information / Critères fondateurs de l'avis et commentaires
<i>Bellerochea + Lithodesmium</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	genres très voisins écologiquement et reconnaissance optique très proche
<i>Lauderia + Detonula</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	genres voisins écologiquement
<i>Lauderia + Detonula + Cerataulina</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	Cerataulina est écologiquement & taxinomiquement différente
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Porosira + Thalassiossira anguste-lineata</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	T. anguste-lineata = Coscinodisus
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Porosira + Thalassiossira anguste-lineata + Thalassiossira nordenskioldii + Lauderia + Detonula</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	espèces et genres voisins écologiquement

Taxonomic regroupings considered / Regroupements à envisager	Expert advice / Avis de l'expert		Criteria used to reach the diagnostic and more information / Critères fondateurs de l'avis et commentaires
<i>Thalassiosira + Coscinosira</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	taxinomie identique
<i>Pleurosigma + Gyrosigma</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté		
	consistent regrouping / regroupement cohérent	oui	genres voisins écologiquement et reconnaissance optique très proche
<i>Thalassiosira + Coscinosira + Coscinodiscus</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	écologiquement différents
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Thalassiosira + Coscinosira + Coscinodiscus + Porosira</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	idem
	consistent regrouping / regroupement cohérent		
<i>Thalassiosira + Coscinosira + Coscinodiscus + Actinocyclus</i>	rejected regrouping / regroupement rejeté	oui	Coscinodiscus & Actinocyclus peuvent être regroupés
	consistent regrouping / regroupement cohérent		

**Annexe 2 - Validation des données
«phytoplancton» du REPHY : regroupements
taxinomiques opérés pour le traitement des
données**

Les tableaux suivants décrivent le référentiel de la base de données «Phytoplancton» du REPHY dans la base QUADRIGE, ainsi que les regroupements opérés pour le traitement des données. Les taxons sont présentés par classe (classe des Diatomées, des Dinoflagellés et autres classes). Les taxons présents dans le référentiel, mais qui n'ont jamais été documentés sont indiqués en quadrillé ; ceux qui n'ont pas été pris en compte dans l'analyse sont indiqués en grisé. Ces tableaux ont été réalisés en collaboration avec E. Nézan (DEL/CC).

Remarque : un certain nombre de changements de la taxinomie n'ont pas été pris en compte, par exemple, l'espèce *Rhizosolenia delicatula* est désormais rattachée au genre *Guinardia* (= *Guinardia delicatula*). De même l'espèce *Rhizosolenia fragilissima* est rattachée au genre *Dactyliosolen* (= *Dactyliosolen fragilissima*).

2.1. Fenêtre temporelle 1992/2000

78 taxons ont été conservés pour la fenêtre temporelle 1992/2000, parmi ceux-ci 36 appartiennent à la classe des Diatomées et 40 à la classe des Dinoflagellés. Nous avons également pu retenir le taxon «classe des Euglénophycées» ainsi que le genre *Phaeocystis* (classe des Prymnésiophycées).

2.1.1. Classe des Diatomées

a) Centrales

22 taxons retenus - 18 rejetés (dont 10 aux niveaux spécifique ou générique) – 13 non documentés

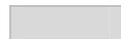
Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
CLDIATO	Diatomées		
ORCENTR	Centrales		
FMASTER	<i>Asterolampraceae</i>		
	ASTR	<i>Asteromphalus</i> sp.	
FMBIDDU	<i>Biddulphiaceae</i>		
	EUNO	<i>Eunotogramma</i> sp.	
	ISTH	<i>Isthmia</i> sp.	
	CERA	<i>Cerataulina</i> sp.	Genre <i>Cerataulina</i> (principalement <i>Cerataulina pelagica</i>)
	CERAPEL	<i>Cerataulina pelagica</i>	

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement	
FMBIDDU (suite)	EUCP EUCPZOD	<i>Eucampia</i> sp. <i>Eucampia zodiacus</i>	Genre <i>Eucampia</i> (principalement <i>Eucampia zodiacus</i>)	EUCPZOD
	HEMI	<i>Hemiaulus</i> sp.	Genre <i>Hemiaulus</i>	HEMI
	BIDD BIDDALT	<i>Biddulphia</i> sp. <i>Biddulphia alternans</i> (= <i>Triceratium alternans</i>)		
FMEUPOD	<i>Eupodisceaceae</i>			
	ODONAUUR	<i>Odontella aurita</i> (= <i>Biddulphia aurita</i>)	Groupe de genres <i>Biddulphia</i> + <i>Odontella</i>	BIDODON
	ODONGRA	<i>Odontella granulata</i> (= <i>Biddulphia granulata</i>)		
	ODONMOB	<i>Odontella mobiliensis</i> (= <i>Biddulphia mobiliensis</i>)		
	ODONREG	<i>Odontella regia</i> (= <i>Biddulphia regia</i>)		
	ODONRHO	<i>Odontella rhombus</i> (= <i>Biddulphia rhombus</i>)		
	ODONSIN	<i>Odontella sinensis</i> (= <i>Biddulphia sinensis</i>)		
	TRIC	<i>Triceratium</i> sp.	Genre <i>Triceratium</i> (sauf <i>T. favus</i>)	TRIC
	TRICFAV	<i>Triceratium favus</i>	<i>Triceratium favus</i>	TRICFAV
FMCHAET	<i>Chaetoceraceae</i>			
	BACT	<i>Bacteriastrum</i> sp.	Genre <i>Bacteriastrum</i>	BACT
	CHAE	<i>Chaetoceros</i> sp.	Genre <i>Chaetoceros</i>	CHAE
	CHAEAFF	<i>Chaetoceros affinis</i>		
	CHAECUR	<i>Chaetoceros curvisetus</i> + <i>C. Debilis</i>		
	CHAEDAN	<i>Chaetoceros danicus</i> + <i>C. peruvianus</i> + <i>C. eibenii</i> + <i>C. densus</i>		
	CHAEDEC	<i>Chaetoceros decipiens</i> + <i>C. lorenzianus</i>		
	CHAEDID	<i>Chaetoceros didymus</i> + <i>C. protuberans</i>		
	CHAEPER	<i>Chaetoceros perpusillus</i>		
	CHAESOC	<i>Chaetoceros socialis</i> + <i>C. radians</i>		
	CHAESUB	<i>Chaetoceros subtilis</i>		
	CHAECOM	<i>Chaetoceros compressum</i>		
	CHAEGRA	<i>Chaetoceros gracile</i>		
	CHAEARM	<i>Chaetoceros armatus</i>	changement de taxinomie : <i>Attheya armatus</i>	CHAEARM

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMCOSCI	Coscinodisceae		
	COSC <i>Coscinodiscus sp.</i>		
	COSCRAD <i>Coscinodiscus radiatus</i>		
	COSCWAI <i>Coscinodiscus wailesii</i>	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	COSCWAI
FMHELIO	Heliopeltaceae		
	ACTN <i>Actinoptychus sp.</i>		
	ACTNSEN <i>Actinoptychus senarius (=A. undulatus)</i>		
	AULA <i>Aulacodiscus sp.</i>		
FMHEMID	Hemidisceae		
	ACTI <i>Actinocyclus sp.</i>		
FMLEPTC	Leptocylindraceae		
	CORECRI <i>Corethron criophilum</i>	<i>Corethron criophilum</i>	CORECRI
	LEPT <i>Leptocylindrus sp.</i>		
	LEPTDAN <i>Leptocylindrus danicus</i>	Genre Leptocylindrus	LEPT
	LEPTMIN <i>Leptocylindrus minimus</i>		
FMLITHO	Lithodesmiaceae		
	BELL <i>Bellerochea sp.</i>		
	LITH <i>Lithodesmium sp.</i>	Groupe de genres Bellerochea + Lithodesmium	BELITH
	LITHUND <i>Lithodesmium undulatum</i>		
	DITY <i>Ditylum sp.</i>		
	DITYBRI <i>Ditylum brightwellii</i>	Genre Ditylum (principalement Ditylum brightwellii)	DITYBRI
	STRE <i>Streptothecca sp.</i>	Changement de taxinomie : genre Helicothecca	STRE



Taxons rejetés



Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMMELOS	Melosiraceae		
	MELO <i>Melosira</i> sp.		
	PARAMAR <i>Paralia marina</i> (= <i>Paralia sulcata</i> = <i>Melosira sulcata</i>)		
	PODS <i>Podosira</i> sp.	Genre <i>Podosira</i>	PODS
	PODSSTE <i>Podosira stelliger</i>		
	STEX <i>Stephanopyxis</i> sp.	Genre <i>Stephanopyxis</i>	STEX
FMRHIZO	Rhizosoleniaceae		
	DACT <i>Dactyliosolen</i> sp.		
	GUIN <i>Guinardia</i> sp.	Genre <i>Guinardia</i> (principalement <i>Guinardia flaccida</i>)	GUINFLA
	GUINFLA <i>Guinardia flaccida</i>		
	PROBALA <i>Proboscia alata</i> (= <i>Rhizosolenia alata</i>)		
	RHIZ <i>Rhizosolenia</i> sp.		
	RHIZIND <i>Rhizosolenia indica</i> - Changement de taxinomie : <i>Proboscia alata</i> var. <i>indica</i>		
	RHIZHEB <i>Rhizosolenia hebetata</i>		
	RHIZDEL <i>Rhizosolenia delicatula</i>		
	RHIZFRA <i>Rhizosolenia fragilissima</i>		
	RHIZIMB <i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i>		
	RHIZROB <i>Rhizosolenia robusta</i>		
	RHIZSET <i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>		
	RHIZSTO <i>Rhizosolenia stolterfothii</i>		
		Groupe de genres <i>Proboscia</i> + <i>Rhizosolenia</i>	PRORHIZ

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMTHALA	<i>Thalassiosiraceae</i>		
	CYCA <i>Cyclotella</i> sp.		
	DETO <i>Detonula</i> sp.	Groupe de genres <i>Lauderia</i> + <i>Schroederella</i> + <i>Detonula</i>	DETLAUD
	LAUD <i>Lauderia</i> sp. + <i>Schroederella</i> sp.		
	PORO <i>Porosira</i> sp.		
	THAL <i>Thalassiosira</i> sp. + <i>Coscinosira</i> sp. + <i>Coscinodiscus eccentricus</i>		
	THALDEC <i>Thalassiosira decipiens</i>		
	THALGRA <i>Thalassiosira gravida</i>		
	THALLEV <i>Thalassiosira levanderi</i>		
	THALNOR <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>		
	THALPOL <i>Thalassiosira polychorda</i> (= <i>Coscinosira polychorda</i>)		
	THALROG <i>Thalassiosira rotula</i> + <i>T. gravida</i> (si non discernables)	Groupe de genres <i>Porosira</i> + <i>Thalassiosira</i>	PORTHAL
	THALROT <i>Thalassiosira rotula</i>		
	THALSUB <i>Thalassiosira subtilis</i>		
	SKELCOS <i>Skeletonema costatum</i>	<i>Skeletonema costatum</i>	SKELCOS

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

b) Pennales

14 taxons retenus - 14 rejetés (dont 8 aux niveaux spécifique ou générique) – 3 non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
ORPENNA	Pennales		
FMACHNA	<i>Achnantheaceae</i>		
	ACHN <i>Achnanthes</i> sp.	Genre <i>Achnanthes</i>	ACHN
	COCC <i>Cocconeis</i> sp.		
FMFRAGI	<i>Fragilariaceae</i>		
	ASTE <i>Asterionella</i> sp.	Genre <i>Asterionella</i> (sauf <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i>)	ASTE
	ASTEKAR <i>Asterionella kariana</i>		
	ASTEFOR <i>Asterionella formosa</i>	<i>Asterionella formosa</i>	ASTEFOR
	ASTEGLA <i>Asterionella glacialis</i> (=A. japonica)	<i>Asterionella glacialis</i> (=A. japonica)	ASTEGLA
	FRAG <i>Fragilaria</i> sp.		
	GRAM <i>Grammatophora</i> sp.	Genre <i>Grammatophora</i>	GRAM
	GRAMSER <i>Grammatophora serpentina</i>		
	LICM <i>Licmophora</i> sp.	Genre <i>Licmophora</i>	LICM
	PLAG <i>Plagiogramma</i> sp.		
	RHAP <i>Raphoneis</i> sp.		
	RHAB <i>Rhabdonema</i> sp.	Groupe de genres <i>Rhabdonema</i> + <i>Striatella</i>	RHABSTRI
	STRI <i>Striatella</i> sp.		
	SYNE <i>Synedra</i> sp.		
	THAA <i>Thalassionema</i> sp. + <i>Thalassiothrix</i> sp.	Groupe de genres <i>Thalassionema</i> + <i>Thalassiothrix</i>	THAA
	THAANIT <i>Thalassionema nitzschioides</i>		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMCYMBE	Cymbellaceae		
	AMPH <i>Amphora</i> sp.		
FMNAVIC	Naviculaceae	Groupe de genres <i>Amphora</i> + <i>Diploneis</i> + <i>Navicula</i>	NAVIC
	DIPL <i>Diploneis</i> sp.		
	NAVI <i>Navicula</i> sp.		
	NAIPEL <i>Navicula pelagica</i>		
	PINN <i>Pinnularia</i> sp.		
	PLESGYR <i>Pleurosigma</i> sp. + <i>Gyrosigma</i> sp.	Groupe de genres <i>Pleurosigma</i> + <i>Gyrosigma</i>	PLESGYR
	STAU <i>Stauroneis</i> sp.	Genre <i>Stauroneis</i> (principalement <i>Stauroneis membranacea</i>)	STAUMEN
	STAUMEM <i>Stauroneis membranacea</i> - Changement de taxinomie : <i>Stauropsis membranacea</i>		
	AMPR <i>Amphiprora</i> sp. – Changement de taxinomie : <i>Entomoneis</i> sp., famille des <i>Entomoneideae</i>		
FMNITZS	Nitzschiaceae		
	BACIPAX <i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)	<i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)	BACIPAX
	NITZLON <i>Nitzschia longissima</i>	Groupes d'espèces <i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (= <i>Nitzschia closterium</i>)	NITZCYL
	CYLICLO <i>Cylindrotheca closterium</i> (= <i>Nitzschia closterium</i>)		
	NITZ <i>Nitzschia</i> sp. + <i>Hantzschia</i> sp.		
	PSNZ <i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	Genre <i>Pseudo-nitzschia</i>	PSNZ
	PSNZDEL <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (= <i>Nitzschia delicatissima</i>)		
	PSNZPSE <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (= <i>Nitzschia pseudodelicatissima</i>)		
	PSNZPUN <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (= <i>Nitzschia pungens</i>)		
	PSNZSER <i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (= <i>P. fraudulenta</i> = <i>Nitzschia fraudulenta</i>)		
FMSURIR	Surirellaceae		
	SURI <i>Surirella</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

2.1.2. Classe des Dinoflagellés

40 taxons retenus - 29 rejetés (dont 16 aux niveaux spécifique ou générique) – 23 non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
CLDINOP	Dinophycées		
ORDINOP	Dinophysales		
FMDINOP	<i>Dinophysaceae</i>		
	DINO <i>Dinophysis sp.</i>		
	DINOACU <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. cf. acuminata</i>	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>Dinophysis sacculus</i>	DINOAC
	DINOSAC <i>Dinophysis sacculus</i> + <i>D. cf. sacculus</i>		
	DINONOR <i>Dinophysis norvegica</i> + <i>D. cf. norvegica</i>		
	DINOSKA <i>Dinophysis skagii</i>		
	DINOPAV <i>Dinophysis pavillardii</i>		
	DINOACT <i>Dinophysis acuta</i>	<i>Dinophysis acuta</i>	DINOACT
	DINOCAU <i>Dinophysis caudata</i>	Complexe <i>Dinophysis caudata</i>	DINODI
	DINODIE <i>Dinophysis diegensis</i>		
	DINOFOR <i>Dinophysis fortii</i>	<i>Dinophysis fortii</i>	DINOFOR
	DINOHAS <i>Dinophysis hastata</i>	<i>Dinophysis hastata</i>	DINOHAS
	DINORON tous <i>Dinophysis</i> ronds avec épithèque bien visible		
	DINOROT <i>Dinophysis rotundata</i>	<i>Dinophysis rotundata</i>	DINOROT
	DINOTRI <i>Dinophysis tripos</i>	<i>Dinophysis tripos</i>	DINOTRI
	META <i>Metaphalacroma sp.</i>	Genre <i>Metaphalacroma</i>	META
	ORNI <i>Ornithocerus sp.</i>		

 Taxons rejetés

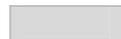
 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement		
OREBRIA	Ebriales				
FMEBRIA	Ebriaceae				
	EBRATRI <i>Ebria tripartita</i>	<i>Ebria tripartita</i>	EBRATRI		
	HERM <i>Hermesinum</i> sp.	Genre <i>Hermesinum</i>	HERM		
ORGYMNO	Gymnodiniales				
FMWARNO	Warnowiaceae				
	WARN <i>Warnowia</i> sp. + <i>Nematodinium</i> sp.				
FMGYMNO	Gymnodiniaceae				
	AMPD <i>Amphidinium</i> sp.	Groupe de genres <i>Warnowia</i> + <i>Nematodinium</i> + <i>Amphidinium</i> + <i>Cochlodinium</i> + <i>Gyrodinium</i> + <i>Katodinium</i> + <i>Gymnodinium</i> (sauf <i>G. chlorophorum</i>)	GYMNO		
	COCO <i>Cochlodinium</i> sp.				
	GYRO <i>Gyrodinium</i> sp.				
	GYROSPI <i>Gyrodinium spirale</i>				
	KATO <i>Katodinium</i> sp.				
	GYMN <i>Gymnodinium</i> sp.				
	GYMNCAT <i>Gymnodinium catenatum</i>				
	GYMNSPL <i>Gymnodinium splendens</i> (= <i>G. sanguineum</i>)				
	GYMN-82 <i>Gymnodinium</i> 'sp.1982'			Changement de taxinomie : <i>Gymnodinium chlorophorum</i>	GYMN-82
	GYMNBRE <i>Gymnodinium breve</i> + <i>G. cf. breve</i> (= <i>Ptychodiscus brevis</i>)			Changement de taxinomie : <i>Karenia brevis</i>	GYMNBRE
	GYMNLOH <i>Gymnodinium lohmani</i>				
	GYMNNAG <i>Gymnodinium nagasakiense</i> (= <i>G. mikimotoi</i> = <i>Gyrodinium aureolum</i>)	Changement de taxinomie : <i>Karenia mikimotoi</i>	GYMNNAG		
	KATOROT <i>Katodinium rotundatum</i>				
	PSEL <i>Pseliodinium</i> sp.	Genre <i>Pseliodinium</i>	PSEL		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
FMGYMNO (suite)	TORO	<i>Torodinium</i> sp.		
	TOROROB	<i>Torodinium robustum</i>		
FMPLYK	<i>Polykrikaceae</i>			
	POLY	<i>Polykrikos</i> sp.	Genre <i>Polykrikos</i> (principalement <i>Polykrikos schwartzii</i>)	POLYSCH
	POLYSCH	<i>Polykrikos schwartzii</i>		
ORNOCTI	Noctilucales			
FMLEPTD	<i>Leptodiscaceae</i>			
	SCAP	<i>Scaphodinium</i> sp.		
FMNOCTI	<i>Noctiluaceae</i>			
	NOCTSCI	<i>Noctiluca scintillans</i>	<i>Noctiluca scintillans</i>	NOCTSCI
FMPROTO	<i>Protodiniferaceae</i>			
	PRON	<i>Pronoctiluca</i> sp.		
OROXYRR	Oxyrrhinales			
FMOXYRR	<i>Oxyrrhinaceae</i>			
	OXYRMAA	<i>Oxyrrhis marina</i>	<i>Oxyrrhis marina</i>	OXYRMAA
ORPERID	Peridiniales			
FMGERAT	<i>Ceratiaceae</i>			
	CERI	<i>Ceratium</i> sp.	Genre <i>Ceratium</i>	CERI
	CERIFUR	<i>Ceratium furca</i>		
	CERIFUS	<i>Ceratium fusus</i>		
	CERILIN	<i>Ceratium lineatum</i> + <i>C. minutum</i>		
	CERITRP	<i>Ceratium tripos</i> + 'Ceratium avec cornes post. remontantes'		
	CERIRAN	<i>Ceratium ranipes</i>		

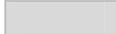


Taxons rejetés



Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMCLADO	<i>Cladopyxidaceae</i>		
	PALA	<i>Palaeophalacroma</i> sp.	
FMGONIO	<i>Goniodomataceae</i>		
	ALEX	<i>Alexandrium</i> sp.	ALEX
	ALEXAFF	<i>Alexandrium affine</i>	ALEXAFF
	ALEXAND	<i>Alexandrium andersoni</i>	ALEXAND
	ALEXHIR	<i>Alexandrium hiranoi</i>	ALEXHIR
	ALEXPSE	<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>	ALEXPSE
	ALEXINS	<i>Alexandrium insuetum</i>	ALEXINS
	ALEXLEE	<i>Alexandrium leei</i>	ALEXLEE
	ALEXMAR	<i>Alexandrium margalefi</i>	ALEXMAR
	ALEXMIN	<i>Alexandrium minutum</i>	ALEXMIN
	ALEXOST	<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	ALEXOST
	ALEXTAM	<i>Alexandrium tamarense</i>	ALEXTAM
	ALEXTAY	<i>Alexandrium taylori</i>	
	GONI	<i>Goniodoma</i> sp. (= <i>Heteraulacus</i> sp.)	
	GONIPOL	<i>Goniodoma polyedricum</i>	
	GONISPH	<i>Goniodoma sphaericum</i> + <i>G. orientale</i>	
FMGONYA	<i>Gonyaulacaceae</i>		
	AMYLTRI	<i>Amylax triacantha</i>	AMYLTRI
	GONY	<i>Gonyaulax</i> sp.	GONY
	GONYSPI	<i>Gonyaulax spinifera</i>	GONYSPI

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
FMGONYA (suite)	LINGPOL	<i>Lingulodinium polyedra</i> (= <i>Gonyaulax polyedra</i>)	<i>Lingulodinium polyedra</i> (= <i>Gonyaulax polyedra</i>)	LINGPOL
	PERA	<i>Peridiniella</i> sp.		
	PROT	<i>Protoceratium</i> sp.		
	PROTRET	<i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)	<i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)	PROTRET
FMOSTRP <i>Ostreopsidaceae</i>				
	COOL	<i>Coolia</i> sp.		
	OSTR	<i>Ostreopsis</i> sp.	Genre <i>Ostreopsis</i>	OSTR
FMOXYTA <i>Oxytoxaceae</i>				
	OXYT	<i>Oxytoxum</i> sp. + <i>Corythodinium</i> sp.		
FMOXYPH (ORDINOP) <i>Oxyphysaceae</i>				
	OXYP	<i>Oxyphysis</i> sp.		
FMPERID <i>Peridiniaceae</i>				
	DIPO	<i>Diplopsalis</i> + <i>Diplopelta</i> + <i>Diplopsalopsis</i> + <i>Zygabikodinium</i> + <i>Oblea</i>	Regroupement des genres appartenant à la famille des <i>Peridiniaceae</i> + famille indéterminée	PERID
	KRYPFOL	<i>Kryptoperidium foliaceum</i>		
	PROI	<i>Protoperidinium</i> sp. + <i>Peridinium</i> sp.		
	PROIBIP	<i>Protoperidinium bipes</i> (= <i>Minuscula bipes</i>)		
	PROIDEP	<i>Protoperidinium depressum</i>		
	PROIDIA	<i>Protoperidinium diabolium</i>		
	PROIMIN	<i>Protoperidinium minutum</i>		
	PROIPUN	<i>Protoperidinium punctulatum</i>		
	PROIQUI	<i>Peridinium quinquecorne</i>		
	PROISTE	<i>Protoperidinium steinii</i>		
	SCRI	<i>Scrippsiella</i> + <i>Enciculifera</i> + <i>Pentapharsodinium</i>		
	FRAI	<i>Fragilidium</i> sp. (= <i>Helgolandinium</i> sp.)		
	HETENIE	<i>Heterocapsa niei</i> (= <i>Cachonina niei</i>)		
	HETETRI	<i>Heterocapsa triquetra</i>		
	MICN	<i>Micracanthodinium</i> sp.		
Famille indéterminée				

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMPDOL	<i>Podolampadaceae</i>		
	BLEP <i>Blepharocysta</i> sp.		
	PODL <i>Podolampas</i> sp.		
FMPYROP	<i>Pyrophacaceae</i>		
	PYRP <i>Pyrophacus</i> sp.	<i>Pyrophacus</i> sp.	PYRP
ORPRORO	Prorocentrales		
FMPRORO	<i>Prorocentraceae</i>		
	MESP <i>Mesoporos</i> sp.		
	PROR <i>Prorocentrum</i> sp. (= <i>Exuviaella</i> sp.)	Genre <i>Prorocentrum</i> (= <i>Exuviaella</i> sp.) (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>)	PROR
PRORCOM	<i>Prorocentrum compressum</i>		
PRORGRA	<i>Prorocentrum gracile</i>		
PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>		
PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>		
PRORTRI	<i>Prorocentrum triestinum</i> (= <i>P. redfieldii</i>)		
PRORLIM	<i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i>	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>	PRORLIME
PRORMEX	<i>Prorocentrum mexicanum</i>		
PRORCON	<i>Prorocentrum concavum</i>		
ORPYROC	Pyrocystales		
FMPYROC	<i>Pyrocystaceae</i>		
	DISS <i>Dissodinium</i> sp. + <i>Pyrocystis</i> sp.	Groupe de genres <i>Dissodinium</i> + <i>Pyrocystis</i> + <i>Pyrophacus</i>	DISS



Taxons rejetés



Taxons non documentés

2.1.3. Autres classes

2 taxons retenus - 41 rejetés (dont 27 aux niveaux spécifique ou générique) – 15 non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
RGPROCA	Procaryotes (= monères)		
CLCYANO	Cyanobactéries (= Cyanophycées)		
	ANAB <i>Anabaena</i> sp.		
	MERI <i>Merismopedia</i> sp.		
	NOST <i>Nostoc</i> sp.		
	OSCI <i>Oscillatoria</i> sp.		
RGPROTI	Protistes (= eucaryotes unicellulaires)		
CLCHLOR	Chlorophycées		
	ACTA <i>Actinastrum</i> sp.		
	ANKI <i>Ankistrodesmus</i> sp.		
	CLOT <i>Closterium</i> sp.		
	COEL <i>Coelastrum</i> sp.		
	COSA <i>Cosmarium</i> sp.		
	CRUC <i>Crucigenia</i> sp.		
	KIRC <i>Kirchneriella</i> sp.		
	PEDI <i>Pediastrum</i> sp.		
	SCEN <i>Scenedesmus</i> sp.		
	SCENQUA <i>Scenedesmus quadricauda</i>		
	SELE <i>Selenastrum</i> sp.		
	STAR <i>Staurastrum</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE				Libellé traitement	Code traitement
CLCHRYS	Chrysophycées				
OROCHRO	Ochromonadales				
		DIBR	<i>Dinobryon sp.</i>		
ORPEDIN	Pedinellales				
		APEDSPI	<i>Apedinella spinifera (=Meringosphaera radians)</i>		
		PSPD	<i>Pseudopedinella sp.</i>		
CLCILIE	Ciliés				
		MESORUB	<i>Mesodinium rubrum</i>		
CLCRYPT	Cryptophycées				
ORCRYPT	Cryptomonadales				
CLDICTY	Dictyochophycées				
		DICT	<i>Dictyocha sp. (=Distephanus sp.)</i>		
		DICTFIB	<i>Dictyocha fibula</i>		
		DICTSPE	<i>Dictyocha speculum</i>		
CLEUGLE	Euglénophycées	CLEUGLE	Classe des Euglénophycées	Classe des Euglénophycées	CLEUGLE
CLPRASI	Prasinophycées				
ORCHLOR	Chlorodendrales				
		HALO	<i>Halosphaera sp.</i>		
		PACH	<i>Pachysphaera sp. + Pterosperma sp.</i>		
		PYRA	<i>Pyramimonas sp.</i>		
		TETI	<i>Tetraselmis sp.</i>		



Taxons rejetés



Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
CLPRYMN	Prymnésiophycées			
ORCOCCO	Coccolithophorales			
		COLIPEL <i>Coccolithus pelagicus</i>		
		EMIL <i>Emiliana huxleyi</i> + <i>Gephyrocapsa</i> sp.		
		SYRA <i>Syracosphaera</i> sp.		
ORPRYMN	Prymnésiales			
		CHRU <i>Chrysochromulina</i> sp.		
		PHAE <i>Phaeocystis</i> sp.	Genre <i>Phaeocystis</i>	PHAE
		PRYM <i>Prymnesium</i> sp.		
CLRAPHI	Raphidophycées			
ORRAPHI	Raphidomonadales			
		CHAT <i>Chattonella</i> sp.		
		CHATMIN <i>Chattonella minima</i>		
		FIBRJAP <i>Fibrocapsa japonica</i>		
		HETGCAR <i>Heterosigma carterae</i> (= <i>H. akashiwo</i>)		
		OLIS <i>Olisthodiscus</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

2.2. Fenêtre temporelle 1995/2000

Grâce à l'affinement des identifications taxinomiques au cours du temps, 100 taxons ont pu être conservés pour la fenêtre temporelle 1995/2000. L'amélioration de la précision de l'identification est observée pour la classe des Diatomées (43 unités taxinomiques sont conservées au lieu de 36 pour la fenêtre temporelle 1992/2000), mais elle est particulièrement visible pour la classe des Dinoflagellés, où 53 unités taxinomiques ont été retenues (vs 40 pour la fenêtre temporelle 1992/2000). 4 taxons (dont 2 supplémentaires) appartenant aux autres classes peuvent également être pris en compte pour cette fenêtre temporelle.

2.2.1. Classe des Diatomées

a) Centrales

29 taxons retenus - 16 rejetés (dont 9 aux niveaux spécifique ou générique) – 13 non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
CLDIATO	Diatomées			
ORCENTR	Centrales			
FMASTER	<i>Asterolampraceae</i>			
	ASTR	<i>Asteromphalus</i> sp.		
FMBIDDU	<i>Biddulphiaceae</i>			
	EUNO	<i>Eunotogramma</i> sp.		
	ISTH	<i>Isthmia</i> sp.		
	CERA	<i>Cerataulina</i> sp.	Genre <i>Cerataulina</i> (principalement <i>Cerataulina pelagica</i>)	CERAPEL
	CERAPEL	<i>Cerataulina pelagica</i>		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
	EUCP	<i>Eucampia</i> sp.	Genre <i>Eucampia</i> (principalement <i>Eucampia zodiacus</i>)	EUCPZOD
	EUCPZOD	<i>Eucampia zodiacus</i>		
	HEMI	<i>Hemiaulus</i> sp.	Genre <i>Hemiaulus</i>	HEMI
	BIDD	<i>Biddulphia</i> sp.		
	BIDDALT	<i>Biddulphia alternans</i> (= <i>Triceratium alternans</i>)		
FMEUPOD	<i>Eupodiscaceae</i>			
	ODONAUT	<i>Odontella aurita</i> (= <i>Biddulphia aurita</i>)	Groupe de genres <i>Biddulphia</i> + <i>Odontella</i>	BIDODON
	ODONGRA	<i>Odontella granulata</i> (= <i>Biddulphia granulata</i>)		
	ODONMOB	<i>Odontella mobiliensis</i> (= <i>Biddulphia mobiliensis</i>)		
	ODONREG	<i>Odontella regia</i> (= <i>Biddulphia regia</i>)		
	ODONRHO	<i>Odontella rhombus</i> (= <i>Biddulphia rhombus</i>)		
	ODONSIN	<i>Odontella sinensis</i> (= <i>Biddulphia sinensis</i>)		
	TRIC	<i>Triceratium</i> sp.	Genre <i>Triceratium</i>	TRIC
TRICFAV	<i>Triceratium favus</i>	<i>Triceratium favus</i>	TRICFAV	
FMCHAET	<i>Chaetocera</i> sp.			
	BACT	<i>Bacteriastrum</i> sp.	Genre <i>Bacteriastrum</i>	BACT
	CHAE	<i>Chaetoceros</i> sp.	Genre <i>Chaetoceros</i>	CHAE
	CHAEAFF	<i>Chaetoceros affinis</i>		
	CHAECUR	<i>Chaetoceros curvisetus</i> + <i>C. Debilis</i>		
	CHAEDAN	<i>Chaetoceros danicus</i> + <i>C. peruvianus</i> + <i>C. eibonii</i> + <i>C. densus</i>		
	CHAEDEC	<i>Chaetoceros decipiens</i> + <i>C. lorenzianus</i>		
	CHAEDID	<i>Chaetoceros didymus</i> + <i>C. protuberans</i>		
	CHAEPER	<i>Chaetoceros perpusillus</i>		
	CHAESOC	<i>Chaetoceros socialis</i> + <i>C. radians</i>		
	CHAESUB	<i>Chaetoceros subtilis</i>		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMCHAET (suite)	CHAECOM	<i>Chaetoceros compressum</i>	
	CHAEGRA	<i>Chaetoceros gracile</i>	
	CHAEARM	<i>Chaetoceros armatus</i>	changement de taxinomie : <i>Attheya armatus</i> CHAEARM
FMCOSCI	<i>Coscinodiscaceae</i>		
	COSC	<i>Coscinodiscus</i> sp.	
	COSCRAD	<i>Coscinodiscus radiatus</i>	
	COSCWAI	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	<i>Coscinodiscus wailesii</i> COSCWAI
FMHELIO	<i>Heliopeltaceae</i>		
	ACTN	<i>Actinoptychus</i> sp.	
	ACTNSEN	<i>Actinoptychus senarius</i> (=A. undulatus)	
	AULA	<i>Aulacodiscus</i> sp.	
FMHEMID	<i>Hemidiscaceae</i>		
	ACTI	<i>Actinocyclus</i> sp.	
FMLEPTC	<i>Leptocylindraceae</i>		
	CORECRI	<i>Corethron criophilum</i>	<i>Corethron criophilum</i> CORECRI
	LEPT	<i>Leptocylindrus</i> sp.	Genre <i>Leptocylindrus</i> LEPT
	LEPTDAN	<i>Leptocylindrus danicus</i>	
	LEPTMIN	<i>Leptocylindrus minimus</i>	
FMLITHO	<i>Lithodesmiaceae</i>		
	BELL	<i>Bellerochea</i> sp.	Groupe de genres <i>Bellerochea</i> + <i>Lithodesmium</i> BELITH
	LITH	<i>Lithodesmium</i> sp.	
	LITHUND	<i>Lithodesmium undulatum</i>	
	DITY	<i>Ditylum</i> sp.	Genre <i>Ditylum</i> (principalement <i>Ditylum brightwellii</i>) DITYBRI
	DITYBRI	<i>Ditylum brightwellii</i>	
	STRE	<i>Streptothecha</i> sp.	Changement de taxinomie : genre <i>Helicothecha</i> STRE

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMMELOS	Melosiraceae		
	MELO <i>Melosira</i> sp.		
	PARAMAR <i>Paralia marina</i> (= <i>Paralia sulcata</i> = <i>Melosira sulcata</i>)		
	PODS <i>Podosira</i> sp.	Genre <i>Podosira</i>	PODS
	PODSSTE <i>Podosira stelliger</i>		
	STEX <i>Stephanopyxis</i> sp.	Genre <i>Stephanopyxis</i>	STEX
FMRHIZO	Rhizosoleniaceae		
	DACT <i>Dactyliosolen</i> sp.	Genre <i>Dactyliosolen</i>	DACT
	GUIN <i>Guinardia</i> sp.	Genre <i>Guinardia</i> (principalement <i>Guinardia flaccida</i>)	GUINFLA
	GUINFLA <i>Guinardia flaccida</i>		
	PROBALA <i>Proboscia alata</i> (= <i>Rhizosolenia alata</i>)		
	RHIZ <i>Rhizosolenia</i> sp.		
	RHIZIND <i>Rhizosolenia indica</i> - Changement de taxinomie : <i>Proboscia alata</i> var. <i>indica</i>	Groupe de genres <i>Proboscia</i> + <i>Rhizosolenia</i> (sauf <i>R. delicatula</i> + <i>R. fragilissima</i> + <i>R. imbricata</i> + <i>R. styliformis</i> + <i>R. robusta</i> + <i>setigera</i> + <i>R. pungens</i> + <i>R. stolterfothii</i>)	PRORHIZ
	RHIZHEB <i>Rhizosolenia hebetata</i>		
	RHIZDEL <i>Rhizosolenia delicatula</i>	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	RHIZDEL
	RHIZFRA <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	RHIZFRA
	RHIZIMB <i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i>	<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i>	RHIZIMB
	RHIZROB <i>Rhizosolenia robusta</i>	<i>Rhizosolenia robusta</i>	RHIZROB
	RHIZSET <i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>	RHIZSET
	RHIZSTO <i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	RHIZSTO
FMTHALA	Thalassiosiraceae		
	CYCA <i>Cyclotella</i> sp.		
	DETO <i>Detonula</i> sp.	Groupe de genres <i>Lauderia</i> + <i>Schroederella</i> + <i>Detonula</i>	DETLAUD
	LAUD <i>Lauderia</i> sp. + <i>Schroederella</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
FMTHALA (suite)	PORO	<i>Porosira</i> sp.	Groupe de genres <i>Porosira</i> + <i>Thalassiosira</i>	PORTHAL
	THAL	<i>Thalassiosira</i> sp. + <i>Coscinosira</i> sp. + <i>Coscinodiscus eccentricus</i>		
	THALDEC	<i>Thalassiosira decipiens</i>		
	THALGRA	<i>Thalassiosira gravida</i>		
	THALLEV	<i>Thalassiosira levanderi</i>		
	THALNOR	<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>		
	THALPOL	<i>Thalassiosira polychorda</i> (= <i>Coscinosira polychorda</i>)		
	THALROG	<i>Thalassiosira rotula</i> + <i>T. gravida</i> (si non discernables)		
THALROT	<i>Thalassiosira rotula</i>			
	THALSUB	<i>Thalassiosira subtilis</i>		
	SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>	<i>Skeletonema costatum</i>	SKELCOS



Taxons rejetés



Taxons non documentés

b) Pennales

14 taxons retenus - 14 rejetés (dont 8 aux niveaux spécifique ou générique) – 3 non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
ORPENNA	Pennales		
FMACHNA	<i>Achnantheaceae</i>		
	ACHN <i>Achnanthes</i> sp.	Genre <i>Achnanthes</i>	ACHN
	COCC <i>Cocconeis</i> sp.		
FMFRAGI	<i>Fragilariaceae</i>		
	ASTE <i>Asterionella</i> sp.	Genre <i>Asterionella</i> (sauf <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i>)	ASTE
	ASTEKAR <i>Asterionella kariana</i>		
	ASTEFOR <i>Asterionella formosa</i>	<i>Asterionella formosa</i>	ASTEFOR
	ASTEGLA <i>Asterionella glacialis</i> (= <i>A. japonica</i>)	<i>Asterionella glacialis</i> (= <i>A. japonica</i>)	ASTEGLA
	FRAG <i>Fragilaria</i> sp.		
	GRAM <i>Grammatophora</i> sp.	Genre <i>Grammatophora</i>	GRAM
	GRAMSER <i>Grammatophora serpentina</i>		
	LICM <i>Licmophora</i> sp.	Genre <i>Licmophora</i>	LICM
	PLAG <i>Plagiogramma</i> sp.		
	RHAP <i>Raphoneis</i> sp.		
	RHAB <i>Rhabdonema</i> sp.	Groupe de genres <i>Rhabdonema</i> + <i>Striatella</i>	RHABSTRI
	STRI <i>Striatella</i> sp.		
	SYNE <i>Synedra</i> sp.		
	THAA <i>Thalassionema</i> sp. + <i>Thalassiothrix</i> sp.	Groupe de genres <i>Thalassionema</i> + <i>Thalassiothrix</i>	THAA
	THAANIT <i>Thalassionema nitzschioides</i>		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMCYMBE	Cymbellaceae		
	AMPH <i>Amphora</i> sp.		
FMNAVIC	Naviculaceae	Groupe de genres <i>Amphora</i> + <i>Diploneis</i> + <i>Navicula</i>	NAVIC
	DIPL <i>Diploneis</i> sp.		
	NAVI <i>Navicula</i> sp.		
	NAIPEL <i>Navicula pelagica</i>		
	PINN <i>Pinnularia</i> sp.		
	PLESGYR <i>Pleurosigma</i> sp. + <i>Gyrosigma</i> sp.	Groupe de genres <i>Pleurosigma</i> + <i>Gyrosigma</i>	PLESGYR
	STAU <i>Stauroneis</i> sp.	Genre <i>Stauroneis</i> (principalement <i>Stauroneis membranacea</i>)	STAUMEN
STAUMEM	<i>Stauroneis membranacea</i> - Changement de taxinomie : <i>Stauopsis membranacea</i>		
	AMPR <i>Amphiprora</i> sp. – Changement de taxinomie : <i>Entomoneis</i> sp., famille des <i>Entomoneideae</i>		
FMNITZS	Nitzschiaceae		
	BACIPAX <i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)	<i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)	BACIPAX
	NITZLON <i>Nitzschia longissima</i>	Groupes d'espèces <i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (= <i>Nitzschia closterium</i>)	NITZCYL
	CYLICLO <i>Cylindrotheca closterium</i> (= <i>Nitzschia closterium</i>)		
	NITZ <i>Nitzschia</i> sp. + <i>Hantzschia</i> sp.		
	PSNZ <i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	Genre <i>Pseudo-nitzschia</i>	PSNZ
PSNZDEL	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (= <i>Nitzschia delicatissima</i>)		
PSNZPSE	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (= <i>Nitzschia pseudodelicatissima</i>)		
PSNZPUN	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (= <i>Nitzschia pungens</i>)		
PSNZSER	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (= <i>P. fraudulenta</i> = <i>Nitzschia fraudulenta</i>)		
FMSURIR	Surirellaceae		
	SURI <i>Surirella</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

2.2.2. Classe des Dinoflagellés

53 taxons retenus - 28 rejetés (dont 13 aux niveaux spécifique ou générique) – 23 non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
CLDINOP	Dinophycées			
ORDINOP	Dinophysales			
FMDINOP	<i>Dinophysaceae</i>			
	DINO	<i>Dinophysis</i> sp.		
	DINOACU	<i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. cf. acuminata</i>	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>Dinophysis sacculus</i>	DINOAC
	DINOSAC	<i>Dinophysis sacculus</i> + <i>D. cf. sacculus</i>		
	DINONOR	<i>Dinophysis norvegica</i> + <i>D. cf. norvegica</i>		
	DINOSKA	<i>Dinophysis skagii</i>		
	DINOPAV	<i>Dinophysis pavillardii</i>		
	DINOACT	<i>Dinophysis acuta</i>	<i>Dinophysis acuta</i>	DINOACT
	DINOCAU	<i>Dinophysis caudata</i>	Complexe <i>Dinophysis caudata</i>	DINODI
	DINODIE	<i>Dinophysis diegensis</i>		
	DINOFOR	<i>Dinophysis fortii</i>	<i>Dinophysis fortii</i>	DINOFOR
	DINOHAS	<i>Dinophysis hastata</i>	<i>Dinophysis hastata</i>	DINOHAS
	DINORON	tous <i>Dinophysis</i> ronds avec épithèque bien visible		
	DINOROT	<i>Dinophysis rotundata</i>	<i>Dinophysis rotundata</i>	DINOROT
	DINOTRI	<i>Dinophysis tripos</i>	<i>Dinophysis tripos</i>	DINOTRI
	META	<i>Metaphalacroma</i> sp.	Genre <i>Metaphalacroma</i>	META
	ORNI	<i>Ornithocerus</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
OREBRIA	Ebriales		
FMEBRIA	Ebriaceae		
	EBRATRI <i>Ebria tripartita</i>	<i>Ebria tripartita</i>	EBRATRI
	HERM <i>Hermesinium</i> sp.	Genre <i>Hermesinium</i>	HERM
ORGYMNO	Gymnodinales		
FMGYMNO	Gymnodiniaceae		
	AMPD <i>Amphidinium</i> sp.		
	GYRO <i>Gyrodinium</i> sp.	Groupe de genres <i>Gyrodinium</i> + <i>Katodinium</i> + <i>Gymnodinium</i> (sauf <i>G. chlorophorum</i> + <i>G. breve</i> + <i>G. cf. breve</i> + <i>G. splendens</i>)	GYMNO
	GYROSPI <i>Gyrodinium spirale</i>		
	KATO <i>Katodinium</i> sp.		
	GYMN <i>Gymnodinium</i> sp.		
	GYMNCAT <i>Gymnodinium catenatum</i>		
	GYMN-82 <i>Gymnodinium</i> 'sp.1982'	Changement de taxinomie : <i>Gymnodinium chlorophorum</i>	GYMN-82
	GYMNSPL <i>Gymnodinium splendens</i> (= <i>G. sanguineum</i>)	<i>Gymnodinium splendens</i> (= <i>G. sanguineum</i>)	GYMNSPL
	GYMNLOH <i>Gymnodinium lohmani</i>		
	GYMNBRE <i>Gymnodinium breve</i> + <i>G. cf. breve</i> (= <i>Ptychodiscus brevis</i>)	Changement de taxinomie : <i>Karenia brevis</i>	GYMNBRE
	GYMNNAG <i>Gymnodinium nagasakiense</i> (= <i>G. mikimotoi</i> = <i>Gyrodinium aureolum</i>)	Changement de taxinomie : <i>Karenia mikimotoi</i>	GYMNNAG
	KATOROT <i>Katodinium rotundatum</i>		
	PSEL <i>Pseliodinium</i> sp.	Genre <i>Pseliodinium</i>	PSEL
	TORO <i>Torodinium</i> sp.	Genre <i>Torodinium</i>	TORO
	TOROROB <i>Torodinium robustum</i>		
	COCO <i>Cochlodinium</i> sp.	Groupes de genres <i>Cochlodinium</i> + <i>Warnowia</i> + <i>Nematodinium</i>	COCWARN
FMWARNO	Warnowiaceae		
	WARN <i>Warnowia</i> sp. + <i>Nematodinium</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMPOLYK	<i>Polykrikaceae</i>		
	POLY <i>Polykrikos</i> sp. POLYSCH <i>Polykrikos schwartzii</i>	Genre <i>Polykrikos</i> (principalement <i>Polykrikos schwartzii</i>)	POLYSCH
ORNOCTI	Noctilucales		
FMLEPTD	<i>Leptodiscaceae</i>		
	SCAP <i>Scaphodinium</i> sp.		
FMNOCTI	<i>Noctiluaceae</i>		
	NOCTSCI <i>Noctiluca scintillans</i>	<i>Noctiluca scintillans</i>	NOCTSCI
FMPROTO	<i>Protodiniferaceae</i>		
	PRON <i>Pronoctiluca</i> sp.		
OROXYRR	Oxyrrhinales		
FMOXYRR	<i>Oxyrrhinaceae</i>		
	OXYRMAA <i>Oxyrrhis marina</i>	<i>Oxyrrhis marina</i>	OXYRMAA
ORPERID	Peridinales		
FM CERAT	<i>Ceratiaceae</i>		
	CERI <i>Ceratium</i> sp. CERIFUR <i>Ceratium furca</i> CERIFUS <i>Ceratium fusus</i> CERILIN <i>Ceratium lineatum</i> + <i>C. minutum</i> CERITRP <i>Ceratium tripos</i> + 'Ceratium avec cornes post. remontantes' CERIRAN <i>Ceratium ranipes</i>	Genre <i>Ceratium</i>	CERI
FMCLADO	<i>Cladopyxidaceae</i>		
	PALA <i>Palaeophalacroma</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMGONIO	Goniodomataceae		
	ALEX Alexandrium sp.	Genre Alexandrium (sauf <i>A. affine</i> + <i>A. andersoni</i> + <i>A. leei</i> + <i>A. hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i> + <i>A. insuetum</i> + <i>A. margalefi</i> + <i>A. minutum</i> + <i>A. ostenfeldii</i> + <i>A. tamarense</i>)	ALEX
	ALEXAFF <i>Alexandrium affine</i>	<i>Alexandrium affine</i>	ALEXAFF
	ALEXAND <i>Alexandrium andersoni</i>	<i>Alexandrium andersoni</i>	ALEXAND
	ALEXHIR <i>Alexandrium hiranoi</i>	Groupes d'espèces (morphotypes) <i>Alexandrium hiranoi</i> + <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>	ALEXHIR
	ALEXPSE <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>		
	ALEXINS <i>Alexandrium insuetum</i>	<i>Alexandrium insuetum</i>	ALEXINS
	ALEXLEE <i>Alexandrium leei</i>	<i>Alexandrium leei</i>	ALEXLEE
	ALEXMAR <i>Alexandrium margalefi</i>	<i>Alexandrium margalefi</i>	ALEXMAR
	ALEXMIN <i>Alexandrium minutum</i>	<i>Alexandrium minutum</i>	ALEXMIN
	ALEXOST <i>Alexandrium ostenfeldii</i>	<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	ALEXOST
	ALEXTAM <i>Alexandrium tamarense</i>	<i>Alexandrium tamarense</i>	ALEXTAM
	ALEXTAY <i>Alexandrium taylori</i>		
	GONI Goniodoma sp. (=Heteraulacus sp.)		
	GONIPOL <i>Goniodoma polyedricum</i>		
	GONISPH <i>Goniodoma sphaericum</i> + <i>G. orientale</i>		
FMGONYA	Gonyaulacaceae		
	AMYLTRI <i>Amylax triacantha</i>	<i>Amylax triacantha</i>	AMYLTRI
	GONY Gonyaulax sp.	Genre Gonyaulax	GONY
	GONYSPI <i>Gonyaulax spinifera</i>	<i>Gonyaulax spinifera</i>	GONYSPI
	LINGPOL <i>Lingulodinium polyedra</i> (= <i>Gonyaulax polyedra</i>)	<i>Lingulodinium polyedra</i> (= <i>Gonyaulax polyedra</i>)	LINGPOL

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement	
FMGONYA (suite)	PERA	<i>Peridiniella</i> sp.		
	PROT	<i>Protoceratium</i> sp.		
	PROTRET	<i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)	<i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)	PROTRET
FMOSTRP	<i>Ostreopsidaceae</i>			
	COOL	<i>Coolia</i> sp.	Genre <i>Coolia</i>	COOL
	OSTR	<i>Ostreopsis</i> sp.	Genre <i>Ostreopsis</i>	OSTR
FMOXYTA	<i>Oxytoxaceae</i>			
	OXYT	<i>Oxytoxum</i> sp. + <i>Corythodinium</i> sp.		
FMOXYPH (ORDINOP)	<i>Oxyphysaceae</i>		Groupe de genres <i>Oxytoxum</i> + <i>Corythodinium</i> + <i>Oxyphysis</i>	OXYTP
	OXYP	<i>Oxyphysis</i> sp.		
FMPERID	<i>Peridiniaceae</i>			
	DIPO	<i>Diplopsalis</i> sp. + <i>Diplopelta</i> sp. + <i>Diplopsalopsis</i> sp. + <i>Zygabikodinium</i> sp. + <i>Oblea</i> sp.	Groupe de genres <i>Diplopsalis</i> + <i>Diplopelta</i> + <i>Diplopsalopsis</i> + <i>Zygabikodinium</i> + <i>Oblea</i>	DIPO
	KRYPFOL	<i>Kryptoperidium foliaceum</i>	<i>Kryptoperidium foliaceum</i>	KRYPFOL
	PROI	<i>Protopteridinium</i> sp. + <i>Peridinium</i> sp.		
	PROIBIP	<i>Protopteridinium bipes</i> (= <i>Minuscula bipes</i>)		
	PROIDEP	<i>Protopteridinium depressum</i>		
	PROIDIA	<i>Protopteridinium diabolium</i>		
	PROIMIN	<i>Protopteridinium minutum</i>		
	PROIPUN	<i>Protopteridinium punctulatum</i>		
	PROIQUI	<i>Peridinium quinquecome</i>		
	PROISTE	<i>Protopteridinium steinii</i>		
	SCRI	<i>Scrippsiella</i> sp. + <i>Ensiculifera</i> sp. + <i>Pentapharsodinium</i> sp.	Groupe de genres <i>Scrippsiella</i> + <i>Ensiculifera</i> + <i>Pentapharsodinium</i>	SCRI

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
FMPODOL <i>Podolampadaceae</i>			
	BLEP <i>Blepharocysta</i> sp.		
	PODL <i>Podolampas</i> sp.		
FMPYROP <i>Pyrophacaceae</i>			
	PYRP <i>Pyrophacus</i> sp.	Genre <i>Pyrophacus</i>	PYRP
Famille indéterminée	FRAI <i>Fragilidium</i> sp. (= <i>Helgolandinium</i> sp.)	Genre <i>Fragilidium</i>	FRAI
	HETENIE <i>Heterocapsa niei</i> (= <i>Cachonina niei</i>)		
	HETETRI <i>Heterocapsa triquetra</i>		
	MICN <i>Micracanthodinium</i> sp.	Genre <i>Micracanthodinium</i>	MICN
ORPRORO Prorocentrales			
FMPRORO <i>Prorocentraceae</i>			
	MESP <i>Mesoporos</i> sp.		
	PROR <i>Prorocentrum</i> sp. (= <i>Exuviaella</i> sp.)	Genre <i>Prorocentrum</i> (= <i>Exuviaella</i> sp.) (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>)	PROR
	PRORCOM <i>Prorocentrum compressum</i>		
	PRORGRA <i>Prorocentrum gracile</i>		
	PRORTRI <i>Prorocentrum triestinum</i> (= <i>P. redfieldii</i>)		
	PRORLIM <i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i>	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>	PRORLIME
	PRORMEX <i>Prorocentrum mexicanum</i>		
	PRORMIC <i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>	PRORMIC
	PRORMIN <i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>	PRORMIN
	PRORCON <i>Prorocentrum concavum</i>		
ORPYROC Pyrocystales			
FMPYROC <i>Pyrocystaceae</i>			
	DISS <i>Dissodinium</i> sp. + <i>Pyrocystis</i> sp.	Groupe de genres <i>Dissodinium</i> + <i>Pyrocystis</i> + <i>Pyrophacus</i>	DISS

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

2.2.3. Autres classes

4 taxons retenus - 37 rejetés (dont 24 aux niveaux spécifique ou générique) – 15 non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
RGPROCA	Procaryotes (= monères)		
CLCYANO	Cyanobactéries (= Cyanophycées)		
	ANAB <i>Anabaena</i> sp.		
	MERI <i>Merismopedia</i> sp.		
	NOST <i>Nostoc</i> sp.		
	OSCI <i>Oscillatoria</i> sp.		
RGPROTI	Protistes (= eucaryotes unicellulaires)		
CLCHLOR	Chlorophycées		
	ACTA <i>Actinastrum</i> sp.		
	ANKI <i>Ankistrodesmus</i> sp.		
	CLOT <i>Closterium</i> sp.		
	COEL <i>Coelastrum</i> sp.		
	COSA <i>Cosmarium</i> sp.		
	CRUC <i>Crucigenia</i> sp.		
	KIRC <i>Kirchneriella</i> sp.		
	PEDI <i>Pediastrum</i> sp.		
	SCEN <i>Scenedesmus</i> sp.		
	SCENQUA <i>Scenedesmus .quadricauda</i>		
	SELE <i>Selenastrum</i> sp.		
	STAR <i>Staurastrum</i> sp.		

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE			Libellé traitement	Code traitement
CLCHRYS	Chrysophycées			
OROCHRO	Ochromonadales			
		DIBR	<i>Dinobryon sp.</i>	
ORPEDIN	Pedinellales			
		APEDSPI	<i>Apedinella spinifera</i> (= <i>Meringosphaera radians</i>)	
		PSPD	<i>Pseudopedinella sp.</i>	
CLCILIE	Ciliés			
		MESORUB	<i>Mesodinium rubrum</i>	
CLCRYPT	Cryptophycées			
ORCRYPT	Cryptomonadales			
CLDICTY	Dictyochophycées			
		DICT	<i>Dictyocha sp.</i> (= <i>Distephanus sp.</i>)	Genre <i>Dictyocha</i>
		DICTSPE	<i>Dictyocha speculum</i>	
		DICTFIB	<i>Dictyocha fibula</i>	
CLEUGLE	Euglénophycées	CLEUGLE	Classe des Euglénophycées	Classe des Euglénophycées
CLPRASI	Prasinophycées			
ORCHLOR	Chlorodendrales			
		HALO	<i>Halosphaera sp.</i>	
		PACH	<i>Pachysphaera sp.</i> + <i>Pterosperma sp.</i>	
		PYRA	<i>Pyramimonas sp.</i>	
		TETI	<i>Tetraselmis sp.</i>	

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

Code et libellé QUADRIGE		Libellé traitement	Code traitement
CLPRYMN	Prymnésiophycées		
ORCOCCO	Coccolithophorales		
	COLIPEL	<i>Coccolithus pelagicus</i>	
	EMIL	<i>Emiliana huxleyi</i> + <i>Gephyrocapsa</i> sp.	
	SYRA	<i>Syracosphaera</i> sp.	
ORPRYMN	Prymnésiales		
	CHRU	<i>Chrysochromulina</i> sp.	
	PHAE	<i>Phaeocystis</i> sp.	Genre <i>Phaeocystis</i> PHAE
	PRYM	<i>Prymnesium</i> sp.	
CLRAPHI	Raphidophycées		
ORRAPHI	Raphidomonadales		
	CHAT	<i>Chattonella</i> sp.	
	CHATMIN	<i>Chattonella minima</i>	
	FIBRJAP	<i>Fibrocapsa japonica</i>	
	HETGCAR	<i>Heterosigma carterae</i> (= <i>H. akashiwo</i>)	<i>Heterosigma carterae</i> (= <i>H. akashiwo</i>) HETGCAR
	OLIS	<i>Olisthodiscus</i> sp.	

 Taxons rejetés

 Taxons non documentés

**Annexe 3 - Analyse de la variabilité temporelle
à grande échelle géographique : unités
taxinomiques sélectionnées pour le traitement**

3.1. Fenêtre temporelle 1992/2000

Le tableau 1 présente le nombre d'occurrences ainsi que la fréquence d'occurrence des 78 unités taxinomiques retenues après l'étape de validation des données (cf. annexe 2). Parmi celles-ci, nous avons choisi de ne conserver que les 44 unités taxinomiques les plus fréquemment observées sur le littoral français, les taxons qui n'ont pas été pris en compte pour l'analyse de la variabilité temporelle à grande échelle géographique sont indiqués en grisé. L'examen du tableau 2, qui décrit le nombre d'occurrences par site des unités taxinomiques exclues de l'analyse met en évidence les spécificités géographiques de ces dernières. Notons que plus de la moitié des taxons rejetés (18 sur 34) ont une fréquence d'occurrence inférieure à 10, 4 d'entre eux n'ayant jamais été observés entre 1992 et 2000 sur les 17 sites sélectionnés. Parmi les taxons les plus occurants, certains sont caractéristiques d'un site donné, comme par exemple, le genre *Helicotheca* (code STRE), observé 64 fois sur 80 à Arcachon ou bien l'espèce *Corethron criophilum* (code CORECRI), observée 29 fois sur 37 au Croisic, en revanche d'autres ont une large répartition géographique (e.g. les genres *Stauroneis* (code STAUMEN) et *Dissodinium* + *Pyrocystis* + *Pyrophacus* (code DISS), qui sont dénombrés sur les trois façades maritimes).

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
NAVIC	Groupe de genres <i>Amphora</i> + <i>Diploneis</i> + <i>Navicula</i>	Diatomée	2936	6,83
PERID	Famille des <i>Peridiniaceae</i> + <i>Fragilidium</i> sp. + <i>Micracanthodinium</i> sp. + <i>Heterocapsa niei</i> + <i>Heterocapsa triquetra</i>	Dinoflagellé	2821	6,57
CHAE	Genre <i>Chaetoceros</i>	Diatomée	2760	6,42
PRORHIZ	Groupe de genres <i>Proboscia</i> + <i>Rhizosolenia</i>	Diatomée	2656	6,18
NITZCYL	Groupe d'espèces <i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (= <i>Nitzschia closterium</i>)	Diatomée	2649	6,17
GYMNO	Groupe de genres <i>Warnowia</i> + <i>Nematodinium</i> + <i>Amphidinium</i> + <i>Cochlodinium</i> + <i>Gyrodinium</i> + <i>Katodinium</i> + <i>Gymnodinium</i> (sauf <i>G. chlorophorum</i>)	Dinoflagellé	2508	5,84
PROR	Genre <i>Prorocentrum</i> (= <i>Exuviaella</i> sp.) (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>)	Dinoflagellé	2122	4,94
PORTHAL	Groupe de genres <i>Porosira</i> + <i>Thalassiosira</i>	Diatomée	2070	4,82
THAA	Groupe de genres <i>Thalassionema</i> + <i>Thalassiothrix</i>	Diatomée	2005	4,67
LEPT	Genre <i>Leptocylindrus</i>	Diatomée	1958	4,56
PLESGYR	Groupe de genres <i>Pleurosigma</i> + <i>Gyrosigma</i>	Diatomée	1790	4,17
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>	Diatomée	1776	4,13
PSNZ	Genre <i>Pseudo-nitzschia</i>	Diatomée	1731	4,03
CLEUGLE	Classe des Euglénophycées	Euglénophycées	1593	3,71
DITYBRI	Genre <i>Ditylum</i> (principalement <i>D. brighwellii</i>)	Diatomée	1085	2,53
LICM	Genre <i>Licmophora</i>	Diatomée	1079	2,51
GRAM	Genre <i>Grammatophora</i>	Diatomée	970	2,26
CERI	Genre <i>Ceratium</i>	Dinoflagellé	826	1,92
BIDODON	Groupe de genres <i>Biddulphia</i> + <i>Odontella</i>	Diatomée	751	1,75
CERAPEL	Genre <i>Cerataulina</i> (principalement <i>C. pelagica</i>)	Diatomée	663	1,54
DINOAC	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i>	Dinoflagellé	588	1,37

Tableau 1 : nombre total d'occurrences et fréquence d'occurrence des 78 unités taxinomiques entre 1992 et 2000 sur les 17 sites sélectionnés.

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
DETLAUD	Groupe de genres <i>Lauderia</i> + <i>Schroederella</i> + <i>Detonula</i>	Diatomée	587	1,37
GUINFLA	Genre <i>Guinardia</i> (principalement <i>G. flaccida</i>)	Diatomée	486	1,13
GYMNNAG	<i>Karenia mikimotoi</i> (= <i>Gymnodinium mikimotoi</i>)	Dinoflagellé	480	1,12
ASTEGLA	<i>Asterionella glacialis</i>	Diatomée	478	1,11
EUCPZOD	Genre <i>Eucampia</i> (principalement <i>E. zodiacus</i>)	Diatomée	275	0,64
GONY	Genre <i>Gonyaulax</i> (sauf <i>G. spinifera</i>)	Dinoflagellé	274	0,64
RHABSTRI	Groupe de genres <i>Rhabdonema</i> + <i>Striatella</i>	Dinoflagellé	253	0,59
POLYSCH	Genre <i>Polykrikos</i> (principalement <i>P. schwartzii</i>)	Dinoflagellé	217	0,51
ASTE	Genre <i>Asterionella</i> (sauf <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i>)	Diatomée	194	0,45
NOCTSCI	<i>Noctiluca scintillans</i>	Dinoflagellé	188	0,44
BELITH	Groupe de genres <i>Bellerochea</i> + <i>Lithodesmium</i>	Diatomée	187	0,44
ACHN	Genre <i>Achnantes</i>	Diatomée	163	0,38
HEMI	Genre <i>Hemiaulus</i>	Diatomée	151	0,35
ALEXMIN	<i>Alexandrium minutum</i>	Dinoflagellé	150	0,35
GYMN_82	<i>Gymnodinium chlorophorum</i>	Dinoflagellé	138	0,32
EBRATRI	<i>Ebria tripartita</i>	Dinoflagellé	121	0,28
ALEX	Genre <i>Alexandrium</i> (sauf <i>A. affine</i> + <i>A. andersoni</i> + <i>A. leii</i> + <i>A. hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i> + <i>A. insuetum</i> + <i>A. margalefi</i> + <i>A. minutum</i> + <i>A. ostenfeldii</i> + <i>A. tamarense</i>)	Dinoflagellé	119	0,28
DINODI	Complexe <i>Dinophysis caudata</i>	Dinoflagellé	112	0,26
GONYSPI	<i>Gonyaulax spinifera</i>	Dinoflagellé	105	0,24
BACIPAX	<i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)	Diatomée	103	0,24
BACT	Genre <i>Bacteriastrum</i>	Diatomée	98	0,23
PRORLIME	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>	Dinoflagellé	89	0,21
DINOROT	<i>Dinophysis rotundata</i>	Dinoflagellé	88	0,20

Tableau 1 (suite)

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
STRE	Genre <i>Helicotheca</i>	Diatomée	80	0,19
STAUMEM	Genre <i>Stauroneis</i> (principalement <i>S. membranacea</i>)	Diatomée	56	0,13
CORECRI	<i>Corethron criophilum</i>	Diatomée	37	0,09
CHAEARM	<i>Attheya armatus</i>	Diatomée	36	0,08
DISS	Groupe de genres <i>Dissodinium</i> + <i>Pyrocystis</i> + <i>Pyrophacus</i>	Dinoflagellé	34	0,08
ASTEFOR	<i>Asterionella formosa</i>	Diatomée	33	0,08
ALEXTAM	<i>Alexandrium tamarense</i>	Dinoflagellé	30	0,07
OXYRMAA	<i>Oxyrrhis marina</i>	Dinoflagellé	30	0,07
OSTR	Genre <i>Ostreopsis</i>	Dinoflagellé	29	0,07
TRIC	Genre <i>Triceratium</i> (sauf <i>T. favus</i>)	Diatomée	25	0,06
AMYLTRI	<i>Amylax triacantha</i>	Dinoflagellé	24	0,06
PYRP	Genre <i>Pyrophacus</i>	Dinoflagellé	22	0,05
PHAE	Genre <i>Phaeocystis</i>	Prymnésiophycées	21	0,05
GYMNBRE	<i>Karenia brevis</i>	Dinoflagellé	20	0,05
LINGPOL	<i>Lingulodinium polyedra</i> (= <i>Gonyaulax polyedra</i>)	Dinoflagellé	20	0,05
ALEXAFF	<i>Alexandrium affine</i>	Dinoflagellé	13	0,03
HERM	Genre <i>Hermesinium</i>	Dinoflagellé	9	0,02
ALEXOST	<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	Dinoflagellé	8	0,02
PODS	Genre <i>Podosira</i>	Diatomée	8	0,02
ALEXHIR	Groupe d'espèces <i>Alexandrium hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i>	Dinoflagellé	7	0,02
PROTRET	<i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)	Dinoflagellé	5	0,01
ALEXMAR	<i>Alexandrium margalefi</i>	Dinoflagellé	4	0,01
COSCWAI	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	Diatomée	4	0,01
DINOTRI	<i>Dinophysis tripos</i>	Dinoflagellé	4	0,01
STEX	Genre <i>Stephanopyxis</i>	Diatomée	4	0,01
DINOACT	<i>Dinophysis acuta</i>	Dinoflagellé	3	0,01
META	<i>Metaphalacroma</i>	Dinoflagellé	3	0,01
ALEXINS	<i>Alexandrium insuetum</i>	Dinoflagellé	2	0,00
ALEXLEE	<i>Alexandrium leii</i>	Dinoflagellé	2	0,00
TRICFAV	<i>Triceratium favus</i>	Diatomée	1	0,00
ALEXAND	<i>Alexandrium andersoni</i>	Dinoflagellé		
DINOFOR	<i>Dinophysis fortii</i>	Dinoflagellé		
DINOHAS	<i>Dinophysis hastata</i>	Dinoflagellé		
PSEL	Genre <i>Pselodinium</i>	Dinoflagellé		

Tableau 1 (suite)

TAXON	St Cast	Paimpol	Morlaix	Brest	Douarnenez	Quiberon	Vilaine	Croisic	Aix	Marennes	Arcachon	Barcares	Leucate	Thau	Marseillan	Fos	Toulon	Total
STRE	4				1			3			64	3	4	1				80
STAUMEM	7		6	10	2			6			1	4	3	2	4	11		56
CORECRI			1	1	5			29			1							37
CHAEARM			7	7	19			2			1							36
DISS	1		4	3	8			3			2	2	2	3	3	3		34
ASTEFOR			2	17	2			7			3	1	1					33
ALEXTAM				5	3			2			4	13	2	1				30
OXYRMAA	3	6		5		4	2							1	1	4	4	30
OSTR		5										1	1	1	5	14	2	29
TRIC			2	1	4			5			5	8						25
AMYLTRI			4	4	8			4			2	2						24
PYRP			1	1	3			6			4	3	4					22
PHAE			3	8	6			2			2							21
GYMNBRE				1	9			1			2	4	1	1	1			20
LINGPOL		8									5				2	1	4	20
ALEXAFF					3			3			3	4						13
HERM									1	1							7	9
ALEXOST				2	4			1			1							8
PODS			1		2				2	3								8
ALEXHIR				1	2			2			2							7
PROTRET				3												1	1	5
ALEXMAR				1	2			1										4
COSCWAI			1	1	2													4
DINOTRI					1							1			2			4
STEX											4							4
DINOACT					1						2							3
META				1	2													3
ALEXINS												1			1			2
ALEXLEE				1	1													2
TRICFAV									1									1
ALEXAND																		0
DINOFOR																		0
DINOHAS																		0
PSEL																		0

Tableau 2 : nombre d'occurrences par site entre 1992 et 2000, pour les 34 unités taxinomiques qui n'ont pas été prises en compte pour l'analyse de la variabilité temporelle à grande échelle géographique

3.2. Fenêtre temporelle 1995/2000

Afin d'examiner les dissimilitudes géographiques, nous avons souhaité conserver un nombre plus important d'unités taxinomiques. Parmi les 100 taxons conservés après l'étape de validation des données (cf. annexe 2), 69 ont été sélectionnés pour l'analyse à moyenne échelle géographique. Le dernier taxon retenu présente une fréquence d'occurrence de 0.08 % (cf. tableau 3), les unités taxinomiques qui n'ont pas été sélectionnées pour le traitement sont indiquées en grisé. De la même manière que pour la fenêtre temporelle 1992/2000, parmi les 31 unités taxinomiques exclues, certaines sont observées sur un site particulier (e.g. la Diatomée *Rhizosolenia robusta* observée 12 fois sur 23 à Marennes), d'autres, comme l'espèce *Oxyrrhis marina*, sont recensées sur une large échelle géographique (cf. tableau 4).

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
NITZCYL	Groupe d'espèces <i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (= <i>Nitzschia closterium</i>)	Diatomée	2182	5,61
NAVIC	Groupe de genres <i>Amphora</i> + <i>Diploneis</i> + <i>Navicula</i>	Diatomée	2181	5,61
CHAE	Genre <i>Chaetoceros</i>	Diatomée	2070	5,32
GYMNO	Groupe de genres <i>Gyrodinium</i> + <i>Katodinium</i> + <i>Gymnodinium</i> (sauf <i>G. chlorophorum</i> + <i>G. splendens</i>)	Dinoflagellé	1964	5,05
PERID	Groupe de genres <i>Protoperidium</i> + <i>Peridium</i>	Dinoflagellé	1704	4,38
PORTHAL	Groupe de genres <i>Porosira</i> + <i>Thalassiosira</i>	Diatomée	1641	4,22
PSNZ	Genre <i>Pseudo-nitzschia</i>	Diatomée	1539	3,96
SCRI	Groupe de genres <i>Scripsiella</i> + <i>Ensiculifera</i> + <i>Pentapharsodinium</i>	Dinoflagellé	1532	3,94
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>	Diatomée	1463	3,76
LEPT	Genre <i>Leptocylindrus</i>	Diatomée	1453	3,74
THAA	Groupe de genres <i>Thalassionema</i> + <i>Thalassiothrix</i>	Diatomée	1447	3,72
PLESGYR	Groupe de genres <i>Pleurosigma</i> + <i>Gyrosigma</i>	Diatomée	1392	3,58
CLEUGLE	Classe des Euglénophycées	Euglénophycée	1247	3,21
PRORMIC	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>	Dinoflagellé	1127	2,90
RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>	Diatomée	938	2,41
RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	Diatomée	894	2,30
DITYBRI	Genre <i>Ditylum</i> (principalement <i>D. brighwellii</i>)	Diatomée	822	2,11
GRAM	Genre <i>Grammatophora</i>	Diatomée	773	1,99
LICM	Genre <i>Licmophora</i>	Diatomée	771	1,98
DICT	Genre <i>Dictyocha</i>	Dictyochophycée	729	1,87
RHIZFRA	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	Diatomée	678	1,74

Tableau 3 : nombre total d'occurrences et fréquence d'occurrence des 100 unités taxinomiques entre 1995 et 2000 sur les 20 sites sélectionnés.

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
PROR	Genre <i>Prorocentrum</i> (= <i>Exuviaella</i> sp.) (sauf <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>)	Dinoflagellé	643	1,65
CERI	Genre <i>Ceratium</i>	Dinoflagellé	597	1,53
PRORHIZ	Groupe de genres <i>Proboscia</i> + <i>Rhizosolenia</i> (sauf <i>R. delicatula</i> + <i>R. fragilissima</i> + <i>R. imbricata</i> + <i>R. styliformis</i> + <i>R. robusta</i> + <i>R. setigera</i> + <i>R. pungens</i> + <i>R. stolterfothii</i>)	Diatomée	591	1,52
CERAPEL	Genre <i>Cerataulina</i> (principalement <i>C. pelagica</i>)	Diatomée	588	1,51
BIDODON	Groupe de genres <i>Biddulphia</i> + <i>Odontella</i>	Diatomée	573	1,47
RHIZSTO	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	Diatomée	471	1,21
DINOAC	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i>	Dinoflagellé	462	1,19
GYMNNAG	<i>Karenia mikimotoi</i> (= <i>Gymnodinium mikimotoi</i>)	Dinoflagellé	427	1,10
PRORMIN	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>	Dinoflagellé	383	0,98
ASTEGLA	<i>Asterionella glacialis</i>	Diatomée	380	0,98
RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> + <i>R. styliformis</i>	Diatomée	378	0,97
DETLAUD	Groupe de genres <i>Lauderia</i> + <i>Schroederella</i> + <i>Detonula</i>	Diatomée	357	0,92
GUINFLA	Genre <i>Guinardia</i> (principalement <i>G. flaccida</i>)	Diatomée	339	0,87
DIPO	Groupe de genres <i>Diplopsalis</i> + <i>Diplopelta</i> + <i>Diplopsalopsis</i> + <i>Zygabikodinium</i> + <i>Oblea</i>	Dinoflagellé	289	0,74
GONY	Genre <i>Gonyaulax</i> (sauf <i>G. spinifera</i>)	Dinoflagellé	259	0,67
TORO	Genre <i>Torodinium</i>	Dinoflagellé	244	0,63
RHABSTRI	Groupe de genres <i>Rhabdonema</i> + <i>Striatella</i>	Diatomée	204	0,52
GYMN_82	<i>Gymnodinium chlorophorum</i>	Dinoflagellé	181	0,47
EUCPZOD	Genre <i>Eucampia</i> (principalement <i>E. zodiacus</i>)	Diatomée	178	0,46
POLYSCH	Genre <i>Polykrikos</i> (principalement <i>P. schwartzii</i>)	Dinoflagellé	162	0,42
COCWARN	Groupe de genres <i>Cochlodinium</i> + <i>Warnowia</i> + <i>Nematodinium</i>	Dinoflagellé	154	0,40
ALEXMIN	<i>Alexandrium minutum</i>	Dinoflagellé	150	0,39
BELITH	Groupe de genres <i>Bellerochea</i> + <i>Lithodesmium</i>	Diatomée	150	0,39
ACHN	Genre <i>Achnantes</i>	Diatomée	141	0,36
OXYTP	Groupe de genres <i>Oxytoxum</i> + <i>Corythodinium</i> + <i>Oxyphisis</i>	Dinoflagellé	140	0,36
ASTE	Genre <i>Asterionella</i> (sauf <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i>)	Diatomée	132	0,34
HEMI	Genre <i>Hemiaulus</i>	Diatomée	123	0,32
NOCTSCI	<i>Noctiluca scintillans</i>	Dinoflagellé	120	0,31
EBRATRI	<i>Ebria tripartita</i>	Dinoflagellé	102	0,26
HETGCAR	<i>Heterosigma carterae</i> (= <i>H. akashiwo</i>)	Rhaphidophycée	96	0,25

Tableau 3 (suite)

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
GONYSPI	<i>Gonyaulax spinifera</i>	Dinoflagellé	94	0,24
MICN	Genre <i>Micracanthodinium</i>	Dinoflagellé	94	0,24
BACIPAX	<i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)	Diatomée	82	0,21
DACT	Genre <i>Dactyliosolen</i>	Diatomée	72	0,19
ALEX	Genre <i>Alexandrium</i> (sauf <i>A. affine</i> + <i>A. andersoni</i> + <i>A. leii</i> + <i>A. hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i> + <i>A. insuetum</i> + <i>A. margalefi</i> + <i>A. minutum</i> + <i>A. ostenfeldii</i> + <i>A. tamarense</i>)	Dinoflagellé	71	0,18
DINOROT	<i>Dinophysis rotundata</i>	Dinoflagellé	71	0,18
BACT	Genre <i>Bacteriastrum</i>	Diatomée	68	0,17
KRYPFOL	<i>Kryptoperidinium foliaceum</i>	Dinoflagellé	64	0,16
PRORLIME	Groupe d'espèces <i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>	Dinoflagellé	63	0,16
DINODI	Complexe <i>Dinophysis caudata</i>	Dinoflagellé	54	0,14
STRE	Genre <i>Helicotheca</i>	Diatomée	53	0,14
PRON	Genre <i>Pronoctiluca</i>	Dinoflagellé	40	0,10
GYMNBRE	<i>Karenia brevis</i>	Dinoflagellé	38	0,10
ALEXTAM	<i>Alexandrium tamarense</i>	Dinoflagellé	36	0,09
ASTEFOR	<i>Asterionella formosa</i>	Diatomée	36	0,09
GYMNSPL	<i>Gymnodinium splendens</i> (= <i>G. sanguineum</i>)	Dinoflagellé	36	0,09
CHAEARM	<i>Attheya armatus</i>	Diatomée	35	0,09
STAUMEM	Genre <i>Stauroneis</i> (principalement <i>S. membranacea</i>)	Diatomée	35	0,09

Tableau 3 (suite)

Taxon	Libellé	Classe	Occurrence	Fréquence
CORECRI	<i>Corethron criophilum</i>	Diatomée	30	0,08
OSTR	Genre <i>Ostreopsis</i>	Dinoflagellé	25	0,06
RHIZROB	<i>Rhizosolenia robusta</i>	Diatomée	23	0,06
DISS	Groupe de genres <i>Dissodinium</i> + <i>Pyrocystis</i> + <i>Pyrophacus</i>	Dinoflagellé	21	0,05
ALEXHIR	Groupe d'espèces <i>Alexandrium hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i>	Dinoflagellé	18	0,05
AMYLTRI	<i>Amylax triacantha</i>	Dinoflagellé	18	0,05
PHAE	Genre <i>Phaeocystis</i>	Prymnésiophycée	18	0,05
ALEXOST	<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	Dinoflagellé	16	0,04
LINGPOL	<i>Lingulodinium polyedra</i> (= <i>Gonyaulax polyedra</i>)	Dinoflagellé	14	0,04
OXYRMAA	<i>Oxyrrhis marina</i>	Dinoflagellé	14	0,04
TRIC	Genre <i>Triceratium</i> (sauf <i>T. favus</i>)	Diatomée	14	0,04
COOL	Genre <i>Coolia</i>	Dinoflagellé	13	0,03
PYRP	Genre <i>Pyrophacus</i>	Dinoflagellé	13	0,03
ALEXMAR	<i>Alexandrium margalefi</i>	Dinoflagellé	9	0,02
COSCWAI	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	Diatomée	8	0,02
PROTRET	<i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)	Dinoflagellé	8	0,02
ALEXAFF	<i>Alexandrium affine</i>	Dinoflagellé	6	0,02
HERM	Genre <i>Hermesinium</i>	Dinoflagellé	6	0,02
PODS	Genre <i>Podosira</i>	Diatomée	5	0,01
DINOFOR	<i>Dinophysis fortii</i>	Dinoflagellé	4	0,01
DINOACT	<i>Dinophysis acuta</i>	Dinoflagellé	3	0,01
FRAI	Genre <i>Fragilidium</i>	Dinoflagellé	3	0,01
ALEXINS	<i>Alexandrium insuetum</i>	Dinoflagellé	2	0,01
META	<i>Metaphalacroma</i>	Dinoflagellé	2	0,01
ALEXAND	<i>Alexandrium andersoni</i>	Dinoflagellé	1	0,00
ALEXLEE	<i>Alexandrium leii</i>	Dinoflagellé	1	0,00
PSEL	Genre <i>Pselodinium</i>	Dinoflagellé	1	0,00
STEX	Genre <i>Stephanopyxis</i>	Diatomée	1	0,00
TRICFAV	<i>Triceratium favus</i>	Diatomée	1	0,00
DINOHAS	<i>Dinophysis hastata</i>	Dinoflagellé		
DINOTRI	<i>Dinophysis tripos</i>	Dinoflagellé		

Tableau 3 (suite)

TAXON	St Cast	Paimpol	Morlaiv	Brest	Crozon	Douarn	Conc	Quib	Vilaine	Croisic	Noirm	Div	Maran	Arcac	Barca	Leucate	Thau	Marsail	Eze	Toulon	Total
CORECRI					1	1	3							25							30
OSTR												2	5		1	1	1		3	12	25
RHIZROB						3			2			5	12	1							23
DISS	1	2	3	2	2	6	1					1	1	2							21
ALEXHIR				1	1	2	10										2	2			18
AMYLTRI				1	5	1	5	2	1	3											18
PHAE				6	5	4			2				1								18
ALEXOST				2	2	4	6	1						1							16
LINGPOL													7	4				1		2	14
OXYRMAA				5	2								2					1	2	2	14
TRIC			2		1	4	1					2	2	2							14
COOL												1							4	8	13
PYRP						2					1	2	2						3	3	13
ALEXMAR				1	2	2	3							1							9
COSCWAI			1	1	2	2	2														8
PROTRET				3	3		1												1		8
ALEXAFF							1			2			3								6
HERM												1	1							4	6
PODS					1	2						2									5
DINOFOR					2		2														4
DINOACT							1							2							3
FRAI						1													1	1	3
ALEXINS															1			1			2
META						2															2
ALEXAND							1														1
ALEXLEE				1																	1
PSEL					1																1
STEX							1														1
TRICFAV												1									1
DINOHAS																					
DINOTRI																					

Tableau 4 : : nombre d'occurrences par site entre 1995 et 2000, pour les 31 unités taxinomiques qui n'ont pas été prises en compte pour l'analyse des dissimilitudes géographiques

**Annexe 4 - Analyse de la variabilité
géographique et comparaison inter-sites :
fenêtre temporelle 1995/2000, 61 unités
taxinomiques**

L'analyse comparative de la variabilité temporelle des 69 unités taxinomiques entre sites d'échantillonnage a permis d'identifier les populations phytoplanctoniques caractéristiques des trois zones géographiques préalablement identifiées. Parmi les 43 taxons identifiés, 8 présentaient des caractéristiques écologiques en contradiction avec les résultats de l'analyse. La publication qui suit expose les résultats obtenus après retrait de ces 8 unités taxinomiques.

Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts

I. Gailhard ^{1*}, B. Beliaeff ², R. Sabatier³

¹ IFREMER, BP 70, F-29280 Plouzané, France

² IFREMER, BP 21105, F-44311 Nantes cedex 3, France

³ Laboratoire de Physique Moléculaire UMR 5094, Faculté de Pharmacie, 34060 Montpellier, France

*E-mail: igailhar@ifremer.fr

Abstract

This paper describes the patterns of geographical variability of phytoplankton communities along French coasts. The analysis is based on data collected by REPHY, the Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network of Ifremer, the French Research Institute for Exploitation of the Sea. A multitable method (STATIS) was used to compare the temporal variability patterns of phytoplankton communities observed at 20 sites along the coasts. Between-site differences were studied first, and a “common pattern” (shared by all sites) was then identified. Finally, comparative analysis of the properties specific to each site indicated groups of sites with similar characteristics. Thus, three “homogeneous” geographical regions were distinguished in which phytoplankton communities showed similar temporal variability patterns: the western English Channel, the Bay of Biscay and the Mediterranean Sea. The phytoplankton communities specific to each region were then identified. Ecological features showed the importance of hydrodynamic factors (freshwater inputs, tidal currents, weather conditions, etc.) in the geographical structure of phytoplankton communities along French coasts.

Microphytoplankton – French coasts – Biogeography – Hydrodynamic factors – Three ways analysis (STATIS)

Introduction

Phytoplankton communities are composed by assemblages of co-occurring species with very different biological (size, shape, etc.) and physiological (mode of nutrition, growth rate, etc.) characteristics (Smayda, 1997). The specific composition of phytoplankton communities, the relative abundance of different species, and the dominance of one population over another are constantly changing (Smayda, 1980). The succession of phytoplankton assemblages is mainly controlled by local environmental conditions as well as by the response of phytoplankton populations to variations in these conditions. The diversity and dynamics of phytoplankton populations within the community are due to the complex interaction of hydrological, physicochemical and biological factors (Goodman *et al.*, 1984).

The dynamics of phytoplankton populations has often been studied in terms of the response of the community as a whole to environmental variations, on the basis of synthetic variables such as total phytoplankton biomass (e.g., Radach and Moll, 1993). These studies are essential to an understanding of the role of autotrophic producers in the functioning of the pelagic ecosystem, but do not elucidate certain critical matters. For example, knowledge of the taxonomic composition of phytoplankton communities is necessary to an understanding of the still unidentified mechanisms that favor the dominance of a given phytoplankton population within the community (Smayda, 1997; Smayda and Reynolds, 2001). Thus, knowledge of the factors controlling the dynamics of phytoplankton communities on the whole may be necessary to an understanding of the mechanisms favorable to toxic or harmful phytoplankton blooms.

Few studies have considered the variability of phytoplankton communities on a large spatio-temporal scale, notably because of the scarcity of suitable data sets. However, some studies have dealt with the geographical distribution of phytoplankton populations on a world ocean scale. For example, Longhurst (1997) used various works concerning phytoplankton distribution on different spatial scales to divide up the pelagic ecosystem into “biogeographical provinces.” This approach, based mainly on the relation between regional oceanographic characteristics and phytoplankton distribution, provides pertinent data for general problematics such as modeling of the pelagic ecosystem, but cannot account for the biological response of phytoplankton populations to different physical forcings. These studies describing the distribution of phytoplankton populations in a very global manner contrast with those providing very precise description of populations at a given site and/or characterizing their temporal variability in order to assess the influence of environmental factors on community structure (Goodman *et al.*, 1984; Kaneta *et al.*, 1985; Hallegraeff and Reid, 1986). Finally, other authors have compared the floristic composition at different sites by identifying the “dominant taxa” in terms of abundance (Belin *et al.*, 1995). All these studies provide knowledge about the geographical distribution and temporal variability of phytoplankton populations at a given site, but do not cover both aspects at the same time. In fact, the temporal variability of phytoplankton populations in a temperate environment is due to several superimposed mechanisms. In addition to a powerful seasonal component, there are interannual variations associated with local environmental conditions that differ from one geographical region to another (Longhurst, 1995).

The data collected along the metropolitan coasts of France by REPHY (the Phytoplankton and Phycotoxin Monitoring Network of Ifremer, the French Research Institute for Exploitation of the Sea) constitute a relevant basis for determining the long-term composition of phytoplankton communities (1987 until now) on a large geographic scale (all French coasts). These data served as the basis for a recent study describing the patterns of temporal and geographic variability in phytoplankton communities observed along French coasts (Gailhard *et al.*, 2002). The authors identified three homogeneous geographical regions (English Channel, Bay of Biscay and Mediterranean Sea) in which phytoplankton populations show similar temporal variability patterns. The purpose of the present study was to refine the

ecological interpretation of these regional phytoplankton community structures by identifying “discriminant” populations (*i.e.* those responsible for the structures) and describing the geographical specificities of the populations observed. A statistical three ways comparison method (STATIS) was used to compare the temporal variability of phytoplankton communities at different sites along French coasts and identify the populations characteristic of each region.

Method

- **Data**

Since 1987, REPHY has quantified the abundance of all phytoplankton populations observed along the coasts of metropolitan France (Belin and Raffin, 1998). Twenty-nine sites are sampled twice a month. Sampling and phytoplankton identification are ensured by the 12 Ifremer coastal laboratories. Because of problems concerning the quality of data (difficulty of taxonomic identification, confusions between some genera and species, etc.), it now seems advisable to group together genera and species with similar ecological characteristics and limit the temporal window to the period 1995 to 2000. These modifications would provide data that could be compared temporally and between sampling sites (Gailhard *et al.*, 2002).

The data set analyzed in this study indicated the monthly abundance of 61 taxonomic units measured at 20 sites. Only sites sampled regularly (at least once a month) between 1995 and 2000 were retained (figure 1). The taxonomic units correspond to species, groups of species, or groups of phytoplankton genera (table 1).

- **Statistical analysis**

A_{stu} indicates the abundance (cells.L⁻¹) of the taxonomic unit u ($U = 61$) at time t (one of the months from January 1995 to April 2000; $T = 64$) at site s ($S = 20$). Abundance values were log-transformed: $X_{stu} = \log_{10}(A_{stu} + 1)$.

The purpose of the analysis was to compare the composition and temporal variability of phytoplankton communities between sampling sites. In temperate coastal waters, phytoplankton populations are subjected to a marked seasonal cycle (Longhurst, 1995, 1997). To remove this temporal component common to all sampling sites and retain only

local specificities, the data were initially standardized: $Z_{stu} = \frac{X_{stu} - m_{.tu}}{\sqrt{\text{var}_{.tu}}}$, where $m_{.tu}$ is the

mean abundance over all sites for the taxonomic unit u at date t , and $\text{var}_{.tu}$ is the associated variance.

Thus, for each site s , a $U \times T$ (taxonomic units in rows and dates in columns) matrix \mathbf{Z}_s of abundance values corrected for the temporal component common to all sites was obtained. The \mathbf{Z}_s matrices were then compared in order to study the differences between sampling sites.

The STATIS (Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique) method used (Escoufier, 1973; Robert and Escoufier, 1976; Lavit *et al.*, 1994), which has been applied in oceanography (e.g. Gaertner *et al.*, 1998; Licandro and Ibanez, 2000), allows several data tables to be analyzed simultaneously. Thus, $S = 20$ site tables, \mathbf{Z}_s , were available, all constituted from the same quantitative variables (temporal abundance values) measured on the same individuals (taxonomic units) to establish the specificities of each site for determination of the groups of sites with common characteristics. The STATIS method allowed (i) comparison of site tables (interstructure step), (ii) definition of a mean for all of the tables (compromise step), and (iii) consideration of the position of all of the individuals in all of the tables with reference to the compromise (intrastructure step).

Figure 1
Table 1

Interstructure: between-sites comparison

The purpose of the interstructure study was to compare all of the S site tables \mathbf{Z}_s . The first step consisted in defining a representation characteristic of each table and then comparing these different representations.

Each site table was characterized by the distances between individuals (taxonomic units) in variables space (dates) with the common scalar product. The distances between individuals in each table were measured using scalar products: $\mathbf{W}_s = \mathbf{Z}_s \mathbf{M}_T \mathbf{Z}_s'$ ($\mathbf{M}_T = \mathbf{I}$ is the $T \times T$ diagonal matrix of the variable weights, and \mathbf{Z}_s' is the $T \times U$ transposed \mathbf{Z}_s matrix). The $U \times U$ symmetric \mathbf{W}_s matrices represent the interindividual relations of each \mathbf{Z}_s table.

The \mathbf{W}_s matrices were then compared using the sample correlation coefficient (RV-coefficient) proposed by Escoufier (1973):
$$RV(\mathbf{W}_i \mathbf{D}, \mathbf{W}_j \mathbf{D}) = \frac{\text{trace}(\mathbf{W}_i \mathbf{D} \mathbf{W}_j \mathbf{D})}{\sqrt{\text{trace}[(\mathbf{W}_i \mathbf{D})^2] \cdot \text{trace}[(\mathbf{W}_j \mathbf{D})^2]}}$$
,

with $\mathbf{D} = \frac{1}{U} \mathbf{I}$ is the individuals weight metric.

The distance between two normed \mathbf{W}_i and \mathbf{W}_j matrices (*i.e.* for calculation of the RV-coefficient, the \mathbf{W}_i matrix is replaced by $(\mathbf{W}_i / \|\mathbf{W}_i\|)$, where $\|\mathbf{W}_i\|$ is the norm of the \mathbf{W}_i matrix: $\|\mathbf{W}_i\| = \sqrt{\text{trace}[(\mathbf{W}_i)^2]}$) is equal to $2[1 - RV(\mathbf{W}_i, \mathbf{W}_j)]$. The distances between \mathbf{W}_s describe the relations between site tables. Principal component analysis (PCA) of the \mathbf{RV} matrix allows the interstructure to be visualized.

Compromise: structure of individuals common to the different sites

When the “mean” \mathbf{W} for the 20 site tables was searched for, the compromise \mathbf{W} was obtained by calculating a weighted sum of \mathbf{W}_s matrices:

$$\mathbf{W} = \sum_{s=1}^S \alpha_s \mathbf{W}_s$$
 where α_s are the coefficients of the \mathbf{RV} first eigenvector $\left(\sum_{s=1}^S \alpha_s^2 = 1 \right)$. The

diagonalization of the \mathbf{RV} matrix allows a weight α_s to be attributed to each \mathbf{W}_s table. \mathbf{W} can be considered as a matrix of interindividual scalar products, whose Euclidean image represents the compromise positions of individuals as described by the tables as a whole.

PCA of the \mathbf{W} matrix allows the mean position of taxonomic units to be described (a dimension common to each of the tables).

Intrastructure: comparison of site tables with the compromise

Calculation of the correlations of variables in each site table (64 dates) with the axes of the compromise provides a representation of the relation between site tables and the compromise. These correlations can be summarized in a graph accounting for the positions of individuals in the compromise. The projection of the individuals (61 taxonomic units) of each site table into supplementary individuals onto the compromise space allows the position of “site individuals” to be studied relative to that of the compromise individual. The position of the taxonomic units of each site with respect to the compromise individual improves interpretation of the axes of the compromise.

Results

- **Interstructure analysis: intersite comparison**

The first three axes of the **RV** matrix PCA represent 77.1%, 3.5% and 3.3% respectively of total variance. The matrix for RV-coefficients is symmetric, and the values are by definition between zero and one, and all elements of the first eigenvector are positive. Figures 2A and 2B show the interstructure in planes 1-2 and 1-3 respectively. Plane 1-2 opposes Bay of Biscay sites (negative coordinates on axis 2) to the other sites, particularly Mediterranean Sea sites (Thau, Barcarés, Marseillan, Leucate, Toulon and Fos), all of which have a positive coordinate on axis 2. Plane 1-3 distinguishes western English Channel sites (Saint Cast, Paimpol and Morlaix), which have negative coordinates on axis 3.

Figure 2

- **Analysis of the compromise: description of a “mean” site**

Analysis of the compromise identified the individuals responsible for similarities or differences between sites. It is noteworthy that sites with a low coordinate on the first PCA axis of the **RV** matrix (e.g. Brest and Arcachon sites, cf. figure 2) were involved only slightly, if at all, in the construction of the compromise. Only sites whose corresponding vectors had an elevated norm contributed to the construction of the compromise. Figure 3 shows the positions of compromise individuals in PCA factorial planes 1-2 and 1-3 of the compromise **W**. A hierarchical classification (average linkage strategy, figure 4) of taxonomic units coordinates on the three first axes was used to distinguish groups of taxonomic units in the compromise space (Lance and Williams, 1967). In the first factorial plane (figure 3A), axis 1 opposes groups A and B (negative coordinates) to groups F and H (positive coordinates or close to zero) constituted exclusively of taxonomic units belonging to the diatom class, except for the *Euglenophyceae* class (CLEUGLE, group F1). Group G, which also has coordinates that are positive or close to zero on axis 1, is composed of two taxonomic units belonging to the dinoflagellate class (codes OXYTP and PRORMIN). Axis 2 opposes groups G and D (positive coordinates), constituted essentially of taxonomic units belonging to the dinoflagellate class (codes CERI, DINOAC, OXYTP and PRORMIN) to groups A, F and H, composed exclusively of taxonomic units belonging to the diatom class, except for the *Euglenophyceae* class (CLEUGLE, group F1). In the second factorial plane (figure 3B), axis 3 opposes groups C, E (constituted exclusively of taxonomic units belonging to the dinoflagellate class) and F1 (positive coordinates) to groups F2 and H (negative coordinates) composed of taxonomic units belonging to the diatom class.

Figures 3 & 4
Table 2

- **Intrastructure analysis: intrasite study**

Here, the first graphic of the intrastructure step consist in a study of the correlations of the variables of each site table with the axes of the compromise. Thus, correlations were calculated between the 64 variables (dates) of each site table (20 tables) and the axes of the compromise. When all of the data were taken into account, no temporal structure (intra- or interannual) was apparent in the representation of correlations of variables with axes 1, 2 and 3 of the compromise. However, the dates of the different sites were grouped together along the first principal component of the compromise, irrespective of month or year. To facilitate interpretation, a division by month was performed. A study of figures 5A (plane 1-2), and 5B (plane 1-3), which provide an example of the structure of variables for March, allows the interpretation of the position of individuals in “compromise space” (figure 3). Axis 1 opposes western English Channel and Bay of Biscay sites (negative coordinates or close to zero) to Mediterranean Sea sites (positive coordinates), while axis 2 opposes western English Channel sites (negative coordinates) to Bay of Biscay sites (figure 5A). Axis 3 distinguishes the Bay of Biscay sites, which have mainly positive coordinates on this axis (figure 5B). Thus, the taxonomic units showing positive coordinates on axis 1 of the compromise (groups F2, G and H; figures 3A and 3B) are associated with Mediterranean

sites, those with positive coordinates or close to zero on axes 1, 2 and 3 (group D, figure 3A; groups C, E and F1, figure 3B) with Bay of Biscay sites, and those with negative coordinates on axes 1, 2 and 3 (groups A and B, figures 3A and 3B) with western English Channel sites. It is noteworthy that group B, constituted of taxonomic units with positive coordinates on axes 2 (DICT and RHIZIMB) and 3 (DICT, RHIZIMB and THAA), seems to be positioned at the transition point between groups A and D (plane 1-2) and A and C (plane 1-3).

Figure 5

By way of example, figure 6 shows divergences from compromise values for three taxonomic units in plane 1-3 of the compromise, *i.e.* the species *Rhizosolenia delicatula* (code RHIZDEL), the genus *Torodinium* (code TORO) and the genus *Hemiaulus* (code HEMI). Projection of the individuals of each site table into the plane of the compromise provides confirmation of the geographical structure found. In fact, the species *Rhizosolenia delicatula* (negative coordinates on axes 1 and 3) shows considerable divergences for western English Channel sites, the genus *Torodinium* (positive coordinates on axis 2 and close to zero on axis 1) for Bay of Biscay sites, and the genus *Hemiaulus* (positive coordinates on axis 1) for Mediterranean Sea sites.

Figure 6

Discussion

The STATIS method of three-dimensional analysis proved particularly suitable for global study of a complex data set. Analyses of the intrastructure (figure 2), compromise (figure 3) and intrastructure [correlation of variables (figure 5) and projection of individuals (figure 6)] identified a geographical typology for phytoplankton communities observed along French coasts. Interstructural analysis distinguished three homogeneous regions in terms of the temporal variability of phytoplankton communities: the western English Channel, the Bay of Biscay and the Mediterranean Sea. The different taxonomic units characteristic of each zone were then identified by analysis of the compromise and the intrastructure. The geographical organization discerned provides only a general trend, as each taxonomic unit can show specificities relative to a given site. Table 3 summarizes the general geographical characteristics of the taxa contributing markedly to the construction of the compromise. Among the 31 taxonomic units identified, 17 belonged to the diatom class, 12 to the dinoflagellate class, 1 to the *Euglenophyceae* class and 1 to the *Dictyochophyceae* class. The western English Channel was characterized by units belonging to the diatom class (except for the genus *Dictyocha* in the *Dictyochophyceae* class), the Bay of Biscay by units belonging mainly (10/15) to the dinoflagellate class, and the Mediterranean Sea by units belonging mainly (6/8) to the diatom class. These results indicate that the composition of phytoplankton communities is clearly associated with the hydrodynamic features of the different regions. In fact, various studies have shown that there is a marked association between the structure of these communities (more particularly between diatom/dinoflagellate dominance) and the physical properties of the water column (e.g. Jones *et al.*, 1984; Kaneta *et al.*, 1985; Estrada *et al.*, 1999). Turbulence inhibits dinoflagellate growth by causing physical damage, physiological alterations and behavioral changes, whereas diatoms are much less sensitive to turbulence (Thomas and Gibson, 1990; Smayda, 1997; Smayda and Reynolds, 2001).

Table 3

The French coasts of the **western English Channel** receive low inputs of freshwater. From an hydrodynamic point of view, this region is characterized by strong tidal currents, which exert a major influence on the physical properties of the water column. The physical forcings induced by tidal currents cause a continual vertical mixing that prevents stratification of the water column throughout the year (Garreau, 1993). On the whole, these features create favorable conditions for diatom growth, as indicated in our study. Similar results have been reported in other studies concerning the composition of phytoplankton communities in the western English Channel (e.g. Grall *et al.*, 1971; Maddock *et al.*, 1981; Martin-Jezequel and Videau, 1992). The 7 taxonomic units belonging to the diatom class identified in our study (*Rhizosolenia setigera* + *R. Pungens*, *Rhizosolenia delicatula*, *Porosira* spp. + *Thalassiosira* spp. + *Coscinosira* spp, *Ditylum* spp., *Biddulphia* spp. + *Odontella* spp., *Thalassionema* spp. + *Thalassiothrix* spp. and *Rhizosolenia imbricata* + *R. styliformis*, cf. table 3) are pelagic to tythropelagic species and genera frequently found in temperate coastal waters (Hendey, 1964; Ricard, 1987; Thomas, 1996). They have been identified as characteristic of phytoplankton communities in the western English Channel. For example, the genera *Ditylum* (code DITYBRI) and *Thalassiosira* (code PORTHAL), as well as the species *Thalassionema nitzschioides* (code THAA), have been described as typical of winter and spring blooms, and the genus *Rhizosolenia* (represented by 5 species in our study; codes RHIZSET, RHIZDEL and RHIZIMB) as dominant in summer phytoplankton communities (Crassous *et al.*, 1981; Martin-Jezequel, 1983; Ryckaert *et al.*, 1983). The genus *Dictyocha* is exclusively marine and cosmopolite, although the species *D. speculum* is observed more often in cold waters. A *D. speculum* bloom was responsible for the death of farmed fish along the North Brittany coasts (Douarnenez) in 1987 (Sournia *et al.*, 1991). This genus, though described by Maddock *et al.* (1981) in English Channel phytoplankton communities, is not considered to be characteristic of this region. Its position in the compromise plane (positive coordinate on axis 1 and close to zero on axis 3, cf. figure 3) suggests that it is transitional between taxonomic units clearly associated with western English Channel sites (group A)

and those associated with Bay of Biscay sites (groups C, D and E). Finally, it should be noted that only phytoplankton communities characteristic of the western English Channel were identified in this study. No eastern English Channel points were selected because of a lack of regular REPHY sampling. Thus, the number of Channel points was reduced compared to the other two regions (3 versus 11 in the Bay of Biscay and 6 in the Mediterranean Sea). Moreover, hydrodynamic characteristics are different in the eastern English Channel, notably because of the influence of the Seine River plume. Other phytoplankton populations would probably have been identified if the study had included sampling points in the eastern English Channel.

Contrary to the situation in the western English Channel, French coastal waters of the **Bay of Biscay** receive large inputs of freshwater (mainly from the Loire, Gironde and Adour rivers). Tidal currents are weaker, and hydrodynamic circulation is mainly wind driven. In winter and spring, the dominant southwest winds in this region confine river water input to the coastal zone subjected to high turbulence levels (induced by wind and tide). This phenomenon prevents any stratification of the water column during this period. In summer, northwest winds induce upwellings that favor dispersion of river waters along the continental shelf. This process, as well as the formation of a thermocline, leads to stratification of the water column (Lazure and Jegou, 1998). Studies of phytoplankton communities in the Bay of Biscay are numerous for Spanish coasts, but rare for French coasts (Varela, 1996). The Spanish studies show the importance of hydrodynamic factors in the composition of these communities (*e.g.* Bode and Fernandez, 1992). The mixing within the water column in winter and spring, followed by stratification in summer, creates conditions favorable to the classical pattern of the seasonal succession of phytoplankton communities in temperate coastal waters, *i.e.* domination by diatoms in winter and spring giving way to domination by dinoflagellates in summer (Smayda, 1980). The stratification in summer is favorable to the development of dinoflagellates, the class represented by the majority of taxonomic units identified in our study as characteristic of this region. Coastal upwellings also play an important role in the composition of phytoplankton communities and account for the co-occurrence of diatoms and dinoflagellates. The enrichment of the euphotic zone in nutrients in association with upwellings allows the development of diatoms. In zones farther out to sea and unaffected by upwellings, higher temperatures and lower nutrient concentrations provide conditions favorable to the development of dinoflagellates (Varela, 1992). Thus, among the phytoplankton populations identified in our study (*cf.* table 3), the diatom species *Skeletonema costatum* and *Nitzschia longissima*, the genus *Pseudo-nitzschia* and some species of the genus *Leptocylindrus* have been found to be characteristic of spring and autumn conditions or of upwelling along the coasts of Galicia (northwestern Spain) (Varela *et al.*, 2001). The dinoflagellates *Dinophysis*, *Ceratium*, *Gonyaulax* and *Protoperidinium* have been found to be dominant in summer phytoplankton communities in the southern Bay of Biscay (Fernandez and Bode, 1994). The latter study also identified the genus *Dictyocha* as characteristic of winter conditions, which corroborates its position according to our analysis between communities characteristic of the western English Channel and the Bay of Biscay. Along French coasts, localized studies of phytoplankton communities have also shown the importance of hydrodynamic characteristics for the structure of floristic successions. Notably, the influence of river plumes and tidal currents in estuarine zones leads to the co-occurrence of neritic and oceanic species, such as *Nitzschia longissima* or *Skeletonema costatum*, and of freshwater species, such as most of those belonging to the *Euglenophyceae* class (Rince *et al.*, 1989). Recent studies on the scale of the French coasts of the Bay of Biscay (Lampert *et al.*, 2002) found diatoms (*e.g.*, *Skeletonema costatum* and *Leptocylindrus*) to be dominant in the northern part and dinoflagellates (notably *Gymnodinium*) in the southern part. Among the taxonomic units identified in the present study, two genera involve public health risks: the genus *Dinophysis*, which produces diarrhetic toxins (diarrhetic shellfish poisoning, DSP) responsible for numerous toxicity events along South Brittany coasts (Lassus *et al.*, 1988; Lassus *et al.*, 1991); and the genus *Pseudo-nitzschia*, which produces amnesic toxins (amnesic shellfish poisoning, ASP) and is frequently observed along French coasts. *Pseudo-*

nitzschia was recently responsible for a toxicity event along the North Brittany coasts (Amzil *et al.*, 2001).

The Mediterranean Sea occupies a nearly enclosed basin, but undergoes considerable exchanges with the Atlantic Ocean through the Strait of Gibraltar. The climate (particularly in terms of irradiance) has a major influence on the physical properties of this region (high temperature and salinity and an oligotrophic system) (Crise *et al.*, 1999). The hydrodynamics of the Mediterranean is characterized essentially by very low tidal amplitudes and the important effects of atmospheric pressure and wind. In particular, the wind is responsible for transient coastal upwellings (Millot, 1979; Jones *et al.*, 1984; Heburn, 1995). In this region, the period of stratification of the water column, induced by the formation of a thermocline, extends from May to October (Duarte *et al.*, 1999). This phenomenon is favorable to dinoflagellates, characteristic of temperate to warm waters, such as those identified in our study, namely the genera *Oxytoxum*, *Corythodinium* and *Oxyphysis* and the species *Prorocentrum minimum* (Thomas, 1996). *P. minimum*, a species producing DSP toxins, is generally present in zones influenced by freshwater and enriched in organic matter, which accounts for its dominance in the Rhone River plume (Videau and Leveau, 1990). Mediterranean lagoons (e.g. Leucate and Thau, for which data are provided here) constitute special ecosystems in which exchanges with the sea and hydrodynamic circulation are controlled by wind and atmospheric pressure. The shallowness of these lagoons is responsible for a continual mixing of the water column (Vaulot and Frisoni, 1986). In fact, they have been described as “diatom ecosystems” (Jarry *et al.*, 1990), because the continual mixing of the water column is favorable to diatom growth and allows benthic to tychopelagic genera to be resuspended in the water column. Among the 6 diatoms identified in our study as characteristic of the Mediterranean, 5 are benthic genera (*Grammatophora*, *Rhabdonema*, *Striatella*, *Licmophora*, *Diploneis*, *Amphora* or *Navicula*) (Ricard, 1987; Thomas, 1996). These genera have been described as characteristic of Mediterranean lagoons (Jarry *et al.*, 1990; Le Bec *et al.*, 1997). The importance of the simultaneous influence of marine and land inputs on the structure of phytoplankton communities in a lagoon environment explains why freshwater species and marine species, e.g. *Rhizosolenia fragilissima* (Jarry *et al.*, 1991) co-exist there. *R. fragilissima* was the only pelagic diatom identified in our study as characteristic of the Mediterranean region.

In summary, knowledge of the ecology of phytoplankton communities in different regions along the French coasts allowed their major biogeographical features to be determined. This study confirms the important role of hydrodynamic factors in the geographical distribution of these communities. Despite the coastal location of REPHY sampling points, which are thus subjected to heavy anthropic inputs, it seems clear that the general hydrodynamic properties of the different regions (as affected by river inputs, tidal currents, wind, etc.) play a preponderant role. These results provide a good basis for in-depth analysis of the influence of environmental factors on the structure of phytoplankton communities. The present work is largely descriptive, but the role of hydrodynamic factors could be studied by the simultaneous integration of physical environmental descriptors and phytoplankton community descriptors. In particular, this approach would allow the identification of environmental conditions conducive to the development of toxic or harmful phytoplankton populations.

Acknowledgments

The authors are grateful to the experts who contributed to this study: C. Billard (University of Caen, France), J.D. Dodge (University of London, England), V. Martin-Jézéquel (University of Brest, France), G. Paulmier, (CREMA, L’Houmeau, France), Y. Rincé (University of Nantes, France) and D. Vaulot (Biology Station, Roscoff, France). They also wish to thank the 12 Ifremer coastal laboratories that performed sampling and phytoplankton counts. This study was carried out in the context of the French National Coastal Environment Program (PNEC).

Literature cited

- Amzil, Z., Fresnel, J., Le Gal, D. and Billard, C. (2001) Domoic acid accumulation in French shellfish in relation to toxic species of *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pseudodelicatissima*. *Toxicon*, **39**, 1245-1251.
- Belin, C., Beliaeff, B., Raffin, B., Rabia, M. and Ibanez, F. (1995) Phytoplankton Time-Series Data of the French Phytoplankton Monitoring Network : Toxic and Dominant Species. In Lassus, P., Arzul, G., Erard - Le Denn, E., Gentien, P., Marcaillou - Le Baut, C. (eds), *Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles*. PARIS-FRANCE LAVOISIER, pp. 771-776.
- Belin, C. and Raffin, B. (1998) Les espèces phytoplanctoniques toxiques et nuisibles sur le littoral français, résultats du REPHY (réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines). *Rapport interne IFREMER/RST.DEL/MP-AO 98-16*.
- Bode, A. and Fernandez, E. (1992) Influence of water-column stability on phytoplankton size and biomass succession patterns in the Central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *J. Plankton Res.*, **14**, 885-902.
- Crassous, M.P., Erard, E. and Ryckaert, M. (1981) Occurrence of blooms and seasonal successions in phytoplankton populations observed in several sites of the North Sea, the English Channel, and the Atlantic (in the French coastal waters). *Influence of Thermal Discharges on Marine and Estuarine Organisms. Influence des Rejets Thermiques sur le Milieu Vivant en Mer et en Estuaire. Electricité de France, Paris-France. Direction de l'Équipement*, 53-69.
- Crise, A., Allen, J.I., Baretta, J., Crispi, G., Mosetti, R. and Solidoro, C. (1999) The Mediterranean pelagic ecosystem response to physical forcing. *Prog. Oceanogr.*, **44**, 219-243.
- Duarte, C.M., Agusti, S., Kennedy, H. and Vaque, D. (1999) The Mediterranean climate as a template for Mediterranean marine ecosystems: the example of the northeast Spanish littoral. *Prog. Oceanogr.*, **44**, 245-270.
- Escoufier, Y. (1973) Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, **29**, 751-760.
- Estrada, M., Varela, R.A., Salat, J., Cruzado, A. and Arias, E. (1999) Spatio-temporal variability of the winter phytoplankton distribution across the Catalan and North Balearic fronts (NW Mediterranean). *J. Plankton Res.*, **21**, 1-20.
- Fernandez, E. and Bode, A. (1994) Succession of phytoplankton assemblages in relation to the hydrography in the southern Bay of Biscay: A multivariate approach. *Sci. Mar.*, **58**, 191-205.
- Gaertner, J.C., Chessel, D. and Bertrand, J. (1998) Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multivariate approach. *Aquat. Living Resour.*, **11**, 75-85.
- Gailhard, I., Gros, P., Durbec, J.P., Beliaeff, B., Belin, C., Nézan, E. and Lassus, P. (2002) Variability patterns of microphytoplankton communities along French coasts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **in press**.
- Garreau, P. (1993) Hydrodynamics of the North Brittany coast: A synoptic study. In Chardy, P., Cabioch, L. (eds), *Channel Symposium: Fluxes And Processes Within A Macrotidal Sea*, Vol. 16, pp. 469-477.
- Goodman, D., Eppley, R.W. and Reid, F.M.H. (1984) Summer phytoplankton assemblages and their environmental correlates in the Southern California Bight. *J. Mar. Res.*, **42**, 1019-1049.
- Grall, J.R., Le Fevre - Lehoerff, G. and Le Fevre, J. (1971) Observation sur la distribution du plankton à proximité d'Ouessant en juin 1969 et ses relations avec le milieu physique. *Cahiers Océanographiques*, **XXIII**, 145-170.
- Hallegraeff, G.M. and Reid, D.D. (1986) Phytoplankton species successions and their hydrological environment at a coastal station off Sydney. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, **37**, 361-377.

- Heburn, G.W. (1995) The Dynamics of the Seasonal Variability of the Western Mediterranean Circulation. In La Violette, P.E. (ed), *Seasonal and interannual variability of the western Mediterranean Sea*. Coastal and estuarine studies, Vol. 46, pp. 249-285.
- Hendey, N.I. (1964) *An Introduction Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters - Part V : Bacillariophyceae*. Her Majesty's Stationery Office, London, England.
- Jarry, V., Fiala, M., Frisoni, G.F., Jacques, G., Neveux, J. and Panouse, M. (1990) The spatial distribution of phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Etang de Thau). *Oceanol. Acta*, **13**, 503-512.
- Jarry, V., Frisoni, G.F. and Legendre, P. (1991) Spatial organization of a lagoon phytoplankton population (Thau Lagoon, Hérault, France) under marine and continental influences. *Oceanol. Acta*, **14**, 473-488.
- Jones, K.J., Gowen, R.J. and Tett, P. (1984) Water column structure and summer phytoplankton distribution in the sound of Jura, Scotland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **78**, 269-289.
- Kaneta, P.J., Levandowsky, M. and Esaias, W. (1985) Multivariate analysis of the phytoplankton community in the New York Bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **23**, 231-239.
- Lampert, L., Quéguiner, B., Labasque, T., Pichon, A. and Lebreton, N. (2002) Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998. *Cont. Shelf. Res.*, **22**, 1225-1247.
- Lance, G.N. and Williams, W.T. (1967) A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical Systems. *Comput. J.*, **9**, 373-380.
- Lassus, P., Berthomé, J.P., Maggi, P., Truquet, P. and Le Dean, L. (1988) Seasonal occurrence of *Dinophysis* sp. along the French coast between 1983 and 1987. *Aquat. Living Resour.*, **1**, 155-164.
- Lassus, P., Herbland, A. and Lebaut, C. (1991) *Dinophysis* blooms and toxic effects along the French coast. *World Aquacult.*, **22**, 49-54.
- Lavit, C., Escoufier, Y., Sabatier, R. and Traissac, P. (1994) The ACT (STATIS method). *Comput. Stat. Data Anal.*, **18**, 97-119.
- Lazure, P. and Jegou, A.M. (1998) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanol. Acta*, **21**, 165-177.
- Le Bec, C., Belin, C., Gaertner, J.C., Beliaeff, B., Raffin, B. and Ibanez, F. (1997) Time series of the French phytoplankton monitoring network (REPHY). Study of two zones of the West Mediterranean coast. *Oceanol. Acta*, **20**, 101-107.
- Licandro, P. and Ibanez, F. (2000) Changes of zooplankton communities in the Gulf of Tigullio (Ligurian Sea, Western Mediterranean) from 1985 to 1995. Influence of hydroclimatic factors. *J. Plankton Res.*, **22**, 2225-2253.
- Longhurst, A. (1995) Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Prog. Oceanogr.*, **36**, 77-167.
- Longhurst, A. (1997) *Ecological Geography of the Sea*. ACADEMIC PRESS.
- Maddock, L., Boalch, G.T. and Harbour, D.S. (1981) Populations of phytoplankton in the western English Channel between 1964 and 1974. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **61**, 565-583.
- Martin-Jezequel, V. (1983) Hydrological factors and phytoplankton in the Bay of Morlaix (Roscoff, western English Channel). *Hydrobiologia*, **102**, 131-143.

- Martin-Jezequel, V. and Videau, C. (1992) Phytoplankton and bacteria over the transient area of the continental slope of the Celtic Sea in spring. 1. Vertical distribution and productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **85**, 289-301.
- Millot, C. (1979) Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. *Oceanol. Acta*, **2**, 261-274.
- Radach, G. and Moll, A. (1993) Estimation of the variability of production by simulating annual cycles of phytoplankton in the Central North Sea. *Prog. Oceanogr.*, **31**, 339-419.
- Ricard, M. (1987) *Atlas du phytoplancton marin*. Editions du CNRS.
- Rince, Y., Martin-Jezequel, V. and Ravail, B. (1989) Ecological observations on plankton of the Loire Estuary (France). *Cah. Biol. Mar.*, **30**, 201-216.
- Robert, P. and Escoufier, Y. (1976) A Unifying Tool for Linear Multivariate Statistical Methods : The RV-Coefficient. *Appl. Statist.*, **25**, 257.
- Ryckaert, M., Gros, P. and Erard-Le Denn, E. (1983) Seasonal succession of coastal phytoplanktonic populations in the Channel. *Oceanol. Acta*, **sp**, 171-175.
- Smayda, T.J. (1980) Phytoplankton succession. In Morris (ed), *Physiological Ecology of Phytoplankton I*. Oxford Blackwell scientific publications, pp. 493-570.
- Smayda, T.J. (1997) Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1137-1153.
- Smayda, T.J. and Reynolds, C.S. (2001) Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Res.*, **23**, 447-461.
- Sournia, A., Belin, C., Berland, B., Erard - Le Denn, E., Gentien, P., Grzebyk, D., Marcaillou-Le-Baut, C., Lassus, P. and Partensky, F. (1991) *Noxious phytoplankton species on the coasts of France: From biology to prevention*. IFREMER.
- Thomas, C.R. (1996) *Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates*. Academic Press, Inc.
- Thomas, W.H. and Gibson, C.H. (1990) Effects of small-scale turbulence on microalgae. *J. Appl. Phycol.*, **2**, 71-77.
- Varela, M. (1992) Upwelling and phytoplankton ecology in Galician (NW Spain) rias and shelf waters. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, **8**, 57-74.
- Varela, M. (1996) Phytoplankton ecology in the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, **60**, 45-53.
- Varela, M., Prego, R., Belzunce, M.J. and Salas, F.M. (2001) Inshore-offshore differences in seasonal variations of phytoplankton assemblages: the case of a Galician Ria Alta (Ria de A Coruna) and its adjacent shelf (NW of Spain). *Continental Shelf Research*, **21**, 1815-1838.
- Vaulot, D. and Frisoni, G.F. (1986) Phytoplanktonic productivity and nutrients in five Mediterranean lagoons. *Oceanol. Acta*, **9**, 57-63.
- Videau, C. and Leveau, M. (1990) Phytoplanktonic biomass and productivity in the Rhone River plume in spring time. *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III.*, **311**, 219-224.

Legends of tables and figures

Table 1: List of the 61 taxonomic units selected for analysis.

Table 2: Significance of the codes for the taxonomic units identified in figure 3.

Table 3: General characteristics of the geographical distribution of taxonomic units identified as participating in the structure of sites in three French regions. Local specificities play an important role, but were intentionally not taken into account here. Note: The order of appearance of taxa within groups is not representative of their geographical distribution; likewise, the regions indicated in the right margin are only indicative.

Figure 1: Locations of REPHY sampling points. The 20 sites selected for analysis in this study are indicated by black dots.

Figure 2: Interstructure analysis of the distances between matrix-sites (taxonomic units x dates). Correlations between matrix-sites were calculated using the RV-coefficient. The PCA of the **RV** matrix allows the proximities between sites matrices to be displayed. Axes 1, 2 and 3 explain 71%, 3.5% and 3.3% of the variance respectively.

Figure 3: Compromise analysis. Euclidean image of individuals in plane 1-2 (figure 3A; accounting for 13.2% of total variance) and plane 1-3 (figure 3B; accounting for 13.1% of total variance). The position of the taxonomic units in the compromise space reflects the dimension common to each of the tables. The different groups were identified by hierarchical classification (figure 4).

Figure 4: Hierarchical classification of taxonomic units on the first three compromise axes. Eight groups of taxonomic units can be distinguished. The significance of the codes is indicated in table 2.

Figure 5: Intrastructure analysis. Examples of correlations of variables (dates) for all 20 sites using the first three principal components of the compromise for the month of March in planes 1-2 (5A) and 1-3 (5B). On each graph, the different years (6 years and 20 sites) are represented to facilitate interpretation (and in the absence of an interannual structure, for which the graphs are not shown); the dates for the different sites are not indicated. The symbols allow differentiation of the dates for sites in the English Channel (diamonds), Bay of Biscay (triangles) and Mediterranean Sea (squares). Plane 1-2 (figure 5A) distinguishes Mediterranean sites (positive coordinates or close to zero on the 2 axes) from English Channel sites (negative coordinates or close to zero on axis 1 and negative on axis 2) and Bay of Biscay sites (negative coordinates or close to zero on axis 1 and positive coordinates or close to zero on axis 2). Plane 1-3 (figure 5B) opposes Bay of Biscay sites (positive coordinates on axis 3) to English Channel and Mediterranean Sea sites (negative coordinates on axis 3).

Figure 6: Intrastructure analysis. Divergences from the compromise for taxonomic units. The groups of symbols represent the divergence of three individuals relative to their compromise individual. The compromise individual is represented by a circle, and the positions of individuals in each site table are indicated by different symbols for each coastal region (diamonds for English Channel sites, triangles for Bay of Biscay sites and squares for Mediterranean Sea sites). The species *Rhizosolenia delicatula* (RHIZDEL, group A) has a negative coordinate on the third principal component, which opposes western English Channel sites (negative coordinates) to Bay of Biscay sites (negative coordinates). This individual has a coordinate distant from that of the compromise for western English Channel sites. The genus *Torodinium* spp. (TORO, group C, positive coordinate on axis 3) has coordinates distant from the compromise for most Bay of Biscay sites. The genus *Hemiaulus* spp. (HEMI, group H, positive coordinates on axis 1) has coordinates distant from that of the compromise for Mediterranean Sea sites. Note: To facilitate interpretation of the figure, the size of symbols associated with each taxonomic unit has been increased (English Channel sites for RHIZDEL, Bay of Biscay sites for TORO and Mediterranean Sea sites for HEMI).

Diatoms	
ACHN	<i>Achnanthes</i> spp. (diatom)
ASTE	<i>Asterionella</i> spp. [except <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i> (= <i>A. japonica</i>)]
ASTEFOR	<i>Asterionella formosa</i>
BACIPAX	<i>Bacillaria paxillifer</i> (= <i>B. paradoxa</i>)
BACT	<i>Bacteriastrum</i> spp.
BELITH	<i>Bellerochea</i> spp. + <i>Lithodesmium</i> spp.
BIDODON	<i>Biddulphia</i> spp. + <i>Odontella</i> spp.
CHAEARM	<i>Attheya armatus</i> (= <i>Chaetoceros armatus</i>)
DACT	<i>Dactyliosolen</i> spp.
DITYBRI	<i>Ditylum</i> spp.
EUCPZOD	<i>Eucampia zodiacus</i>
GRAM	<i>Grammatophora</i> spp.
GUINFLA	<i>Guinardia flaccida</i>
HEMI	<i>Hemiaulus</i> spp.
LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp.
LICM	<i>Licmophora</i> spp.
NAVIC	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp.
NITZCYL	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i>
PLESGYR	<i>Pleurosigma</i> spp. + <i>Gyrosigma</i> spp.
PORTHAL	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp.
PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.
RHABSTRI	<i>Rhabdonema</i> spp. + <i>Striatella</i> spp.
RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i>
RHIZFRA	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>
RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. styliformis</i>
RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>
STAUMEN	<i>Stauropsis membranacea</i>
STRE	<i>Helicotheca</i> spp. (= <i>Streptothea</i> spp.)
THAA	<i>Thalassionema</i> spp. + <i>Thalassiothrix</i> spp.

Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Table 1

Dinoflagellates	
ALEX	<i>Alexandrium</i> spp. (except <i>A. affine</i> + <i>A. andersoni</i> + <i>A. hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i> + <i>A. insuetum</i> + <i>A. leii</i> + <i>A. margalefi</i> + <i>A. minutum</i> + <i>A. ostenfeldii</i> + <i>A. tamarense</i>)
ALEXMIN	<i>Alexandrium minutum</i>
AEXTAM	<i>Alexandrium tamarense</i>
CERI	<i>Ceratium</i> spp.
COCWARN	<i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp.
DINOAC	Complex <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i>
DINODI	<i>Dinophysis diegensis</i> + <i>D. caudata</i>
DINOROT	<i>Dinophysis rotundata</i>
DIPO	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp.
GONY	<i>Gonyaulax</i> spp. (except <i>G. spinifera</i>)
GONYSPI	<i>Gonyaulax spinifera</i>
GYMNBRE	<i>Gymnodinium breve</i> + <i>G. cf. breve</i> (= <i>Ptychodiscus brevis</i>)
GYMNNAG	<i>Karenia mikimotoi</i> (= <i>Gymnodinium nagasakiense</i>)
GYMNO	<i>Gymnodinium</i> spp. (except <i>G. breve</i> + <i>G. cf. breve</i> + <i>G. splendens</i> + <i>G. chlorophorum</i>) <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp.
GYMNSPL	<i>Gymnodinium splendens</i> (= <i>G. sanguineum</i>)
GYMN-82	<i>Gymnodinium chlorophorum</i>
KRYPFOL	<i>Kryptoperidinium foliaceum</i>
MICN	<i>Micracanthodinium</i> spp.
NOCTSCI	<i>Noctiluca scintillans</i>
OXYTP	<i>Oxytoxum</i> spp. + <i>Corythodinium</i> spp. + <i>Oxyphysis oxytoxoides</i>
PERID	<i>Proto-peridinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp.
POLYSCH	<i>Polykrikos schwartzii</i>
PRON	<i>Pronoctiluca</i> spp.
PROLIME	<i>Prorocentrum lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i>
PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>
PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>
SCRI	<i>Scrippsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentaparsodinium</i> spp.
TORO	<i>Torodinium</i> spp.
Others	
CLEUGLE	<i>Euglenophyceae</i> class
DICT	<i>Dictyocha</i> spp. (= <i>Distephanus</i> spp.) - <i>Dictyochophyceae</i> class
HETGCAR	<i>Heterosigma carterae</i> (= <i>H. akashiwo</i>) – <i>Rhaphidophyceae</i> class

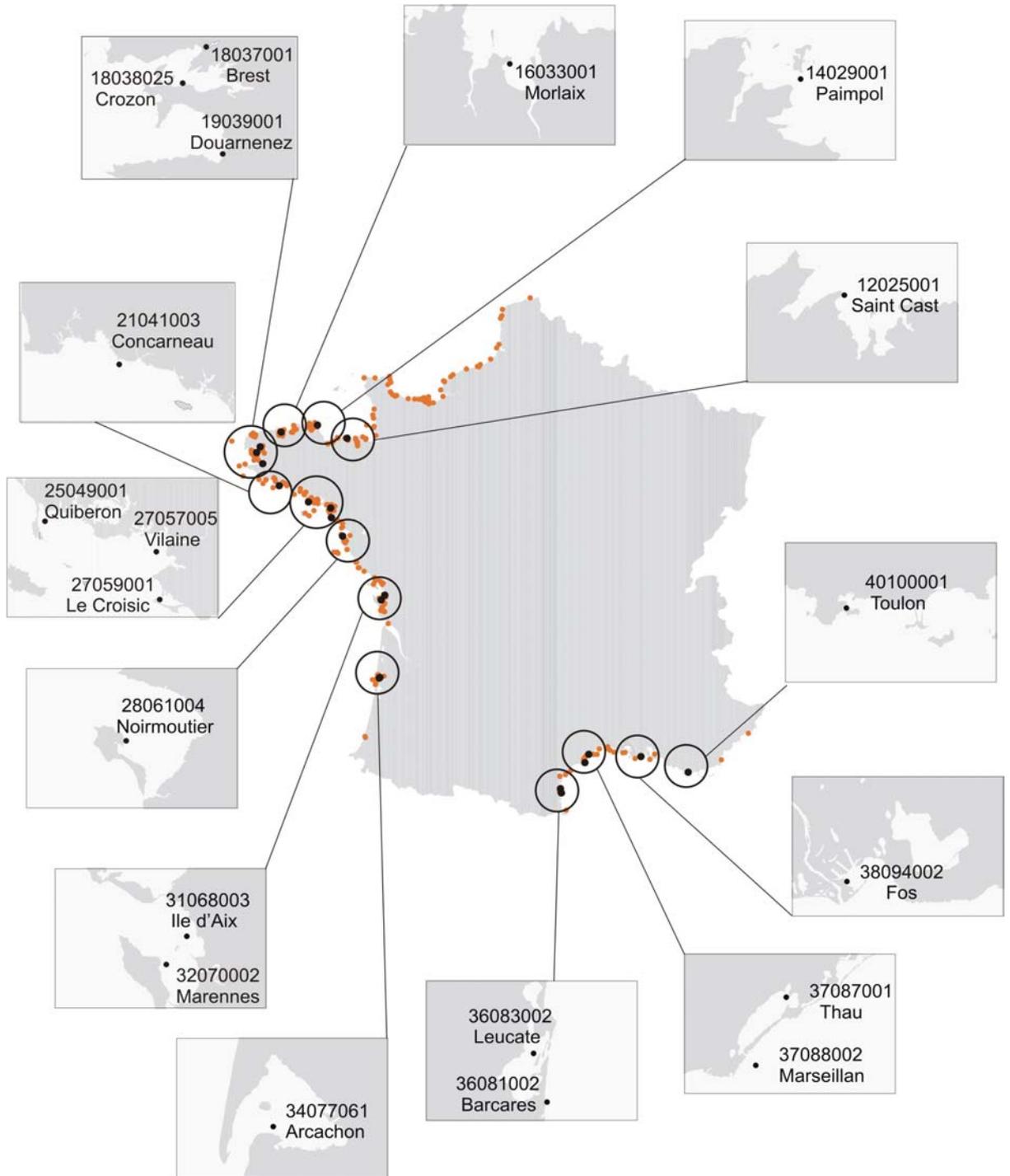
Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Table 1 (continued).

Groupe	Code	Taxonomic units
A	RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i> (diatoms)
A	RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i> (diatom)
A	PORTHAL	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp. (diatoms)
A	DITYBRI	<i>Ditylum</i> spp. (diatom)
B	BIDODON	<i>Biddulphia</i> spp. + <i>Odontella</i> spp. (diatoms)
B	THAA	<i>Thalassionema</i> spp. + <i>Thalassiothrix</i> spp. (diatoms)
B	RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. Styliformis</i> (diatoms)
B	DICT	<i>Dictyocha</i> spp. (= <i>Distephanus</i> spp.) (<i>Dictyochophyceae</i>)
C	TORO	<i>Torodinium</i> spp. (dinoflagellate)
C	COCWARN	<i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp. (dinoflagellates)
C	GONY	<i>Gonyaulax</i> spp. (dinoflagellate)
C	PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> (dinoflagellates)
C	DIPO	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp. (dinoflagellates)
D	CERI	<i>Ceratium</i> spp. (dinoflagellate)
D	DINOAC	Complex <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i> (dinoflagellates)
D	PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (diatom)
D	LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp. (diatom)
E	GYMNO	<i>Gymnodinium</i> spp. + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp. (dinoflagellates)
E	PERID	<i>Protoperidinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp. (dinoflagellates)
E	SCRI	<i>Scrippsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp. (dinoflagellates)
F1	SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i> (diatom)
F1	CLEUGLE	<i>Euglenophyceae</i>
F1	NITZCYL	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (diatoms)
F2	LICM	<i>Licmophora</i> spp. (diatom)
F2	NAVIC	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp. (diatoms)
G	OXYTP	<i>Oxytoxum</i> spp. + <i>Corythodinium</i> spp. + <i>Oxyphysis</i> spp. (dinoflagellates)
G	PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> (dinoflagellates)
H	RHIZFRA	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> (diatom)
H	RHABSTRI	<i>Rhabdonema</i> spp. + <i>Striatella</i> spp. (diatoms)
H	GRAM	<i>Grammatophora</i> spp. (diatom)
H	HEMI	<i>Hemiaulus</i> spp. (diatom)

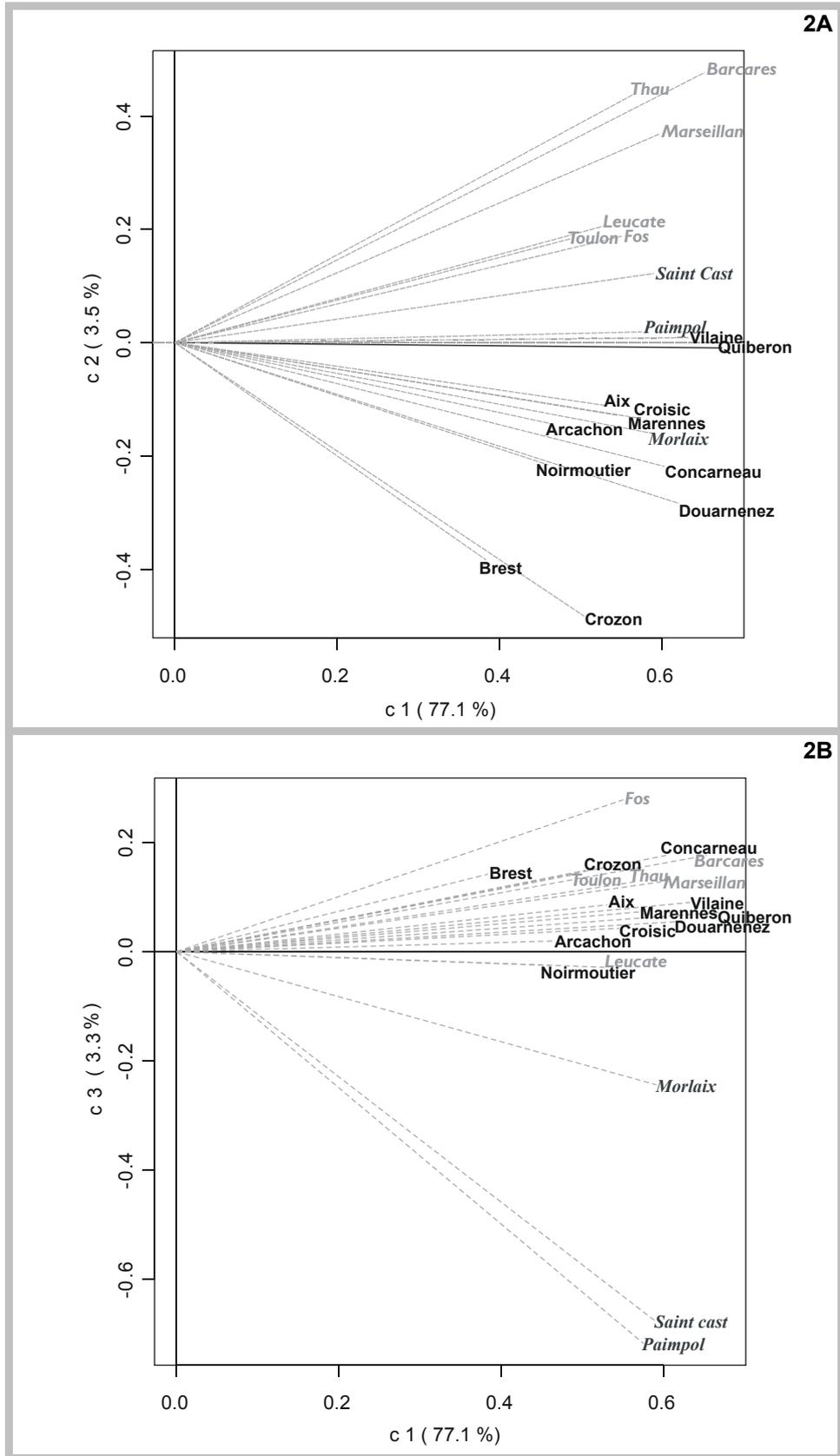
Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Table 2

Groupe	Code	Taxonomic units	Coastal areas
A	RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i> (diatoms)	English Channel
A	RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i> (diatom)	
A	PORTHAL	<i>Porosira</i> spp. + <i>Thalassiosira</i> spp. (diatoms)	
A	DITYBRI	<i>Ditylum</i> spp. (diatom)	
B	BIDODON	<i>Biddulphia</i> spp. + <i>Odontella</i> spp. (diatoms)	
B	THAA	<i>Thalassionema</i> spp. + <i>Thalassiothrix</i> spp. (diatoms)	
B	RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> (= <i>R. shrubsolei</i>) + <i>R. Styliformis</i> (diatoms)	
B	DICT	<i>Dictyocha</i> spp. (= <i>Distephanus</i> spp.) (<i>Dictyochophyceae</i>)	
C	TORO	<i>Torodinium</i> spp. (dinoflagellate)	Bay of Biscay
C	COCWARN	<i>Cochlodinium</i> spp. + <i>Warnowia</i> spp. + <i>Nematodinium</i> spp. (dinoflagellates)	
C	GONY	<i>Gonyaulax</i> spp. (dinoflagellate)	
C	PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i> (dinoflagellates)	
C	DIPO	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp. (dinoflagellates)	
D	CERI	<i>Ceratium</i> spp. (dinoflagellate)	
D	DINOAC	Complexe <i>Dinophysis acuminata</i> + <i>D. sacculus</i> (dinoflagellates)	
D	PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (diatom)	
D	LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp. (diatom)	
E	GYMNO	<i>Gymnodinium</i> spp. + <i>Gyrodinium</i> spp. + <i>Katodinium</i> spp. (dinoflagellates)	
E	PERID	<i>Protoperidinium</i> spp. + <i>Peridinium</i> spp. (dinoflagellates)	
E	SCRI	<i>Scrippsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp. (dinoflagellates)	
F1	SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i> (diatom)	
F1	CLEUGLE	<i>Euglenophyceae</i>	
F1	NITZCYL	<i>Nitzschia longissima</i> + <i>Cylindrotheca closterium</i> (diatoms)	
G	OXYTP	<i>Oxytoxum</i> spp. + <i>Corythodinium</i> spp. + <i>Oxyphysis</i> spp. (dinoflagellates)	Mediterranean Sea
G	PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> (dinoflagellates)	
H	RHIZFRA	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> (diatom)	
H	RHABSTRI	<i>Rhabdonema</i> spp. + <i>Striatella</i> spp. (diatoms)	
H	GRAM	<i>Grammatophora</i> spp. (diatom)	
H	HEMI	<i>Hemiaulus</i> spp. (diatom)	
F2	LICM	<i>Licmophora</i> spp. (diatom)	
F2	NAVIC	<i>Navicula</i> spp. + <i>Diploneis</i> spp. + <i>Amphora</i> spp. (diatoms)	

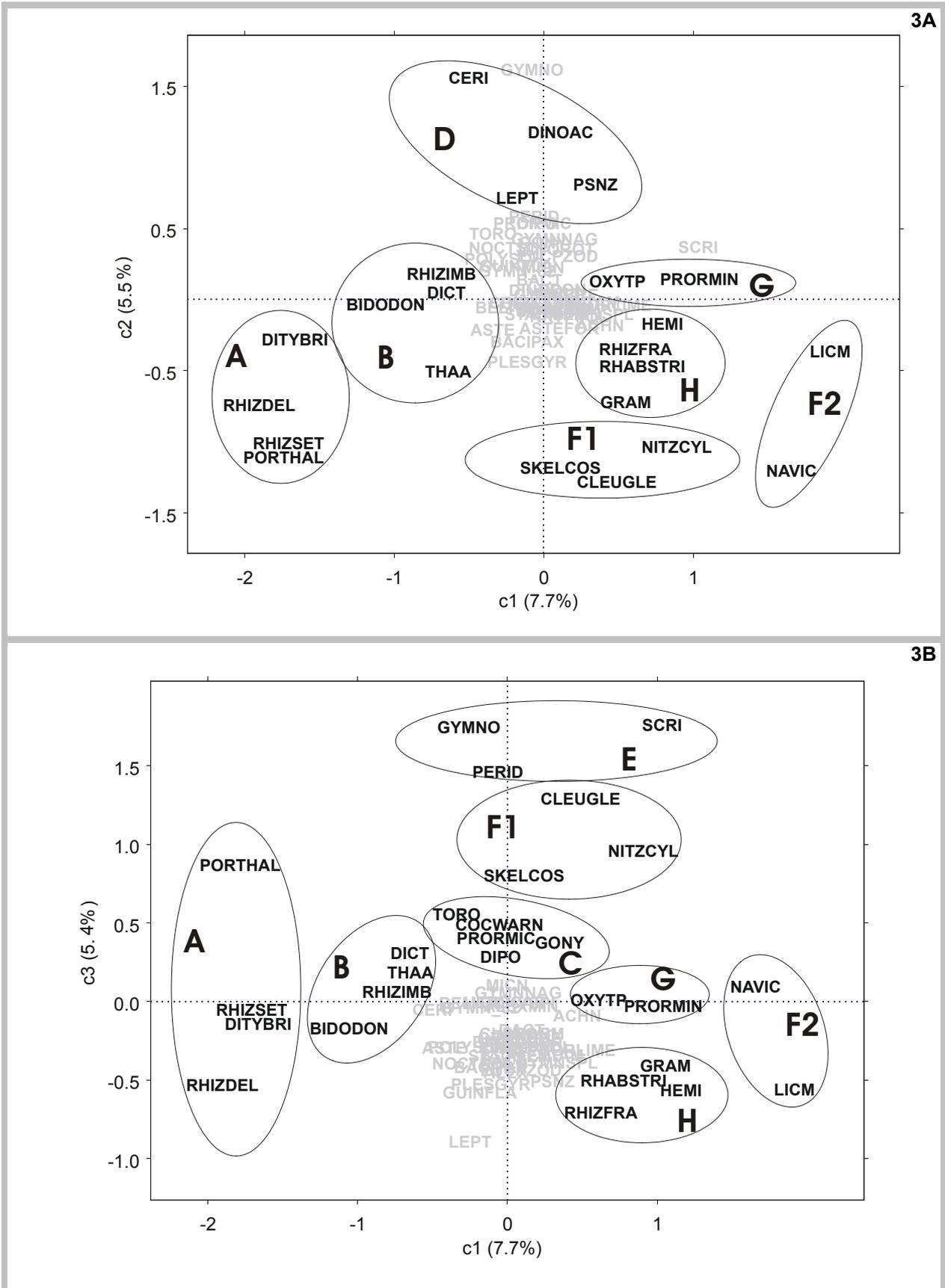
Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Table 3



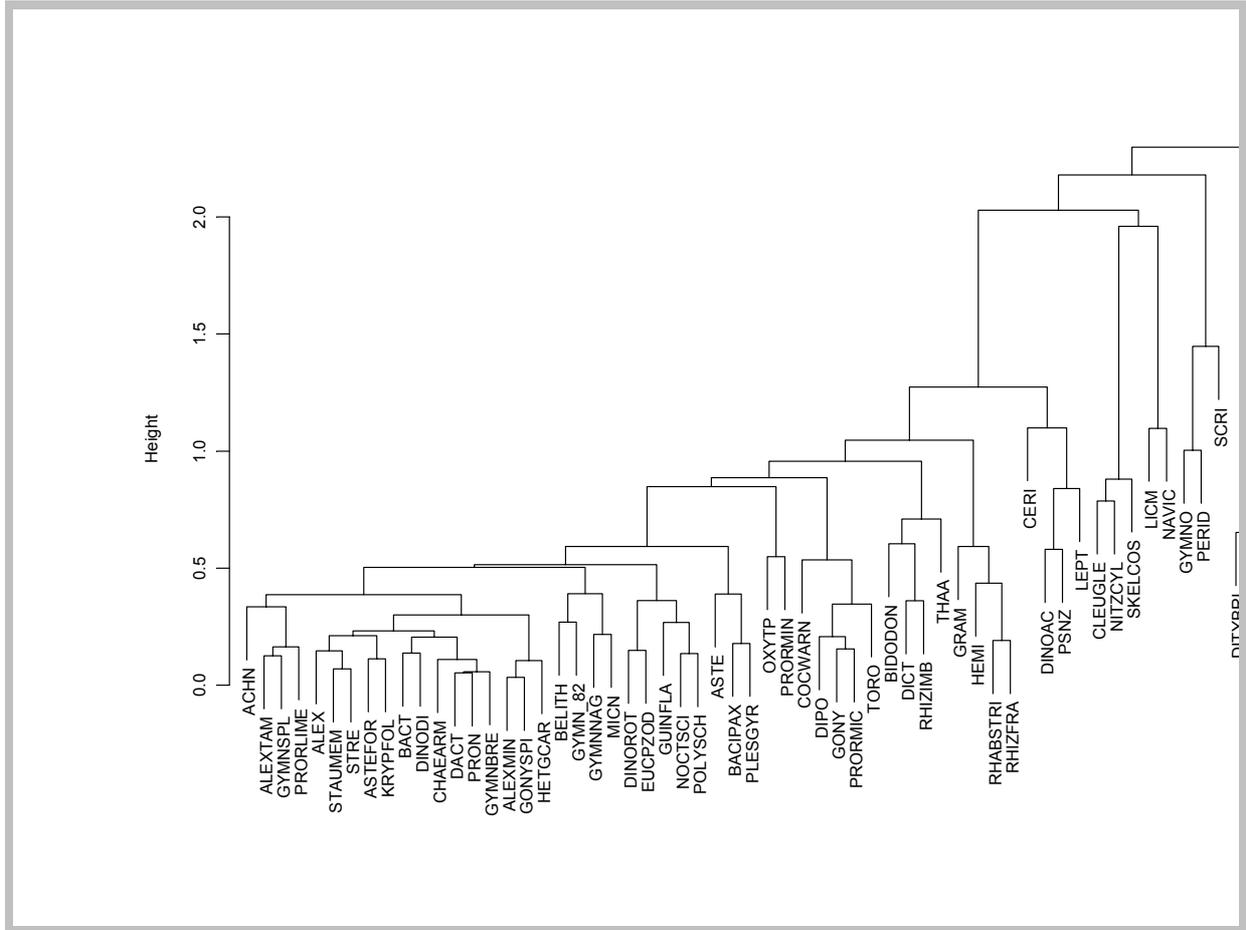
Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Fig.1



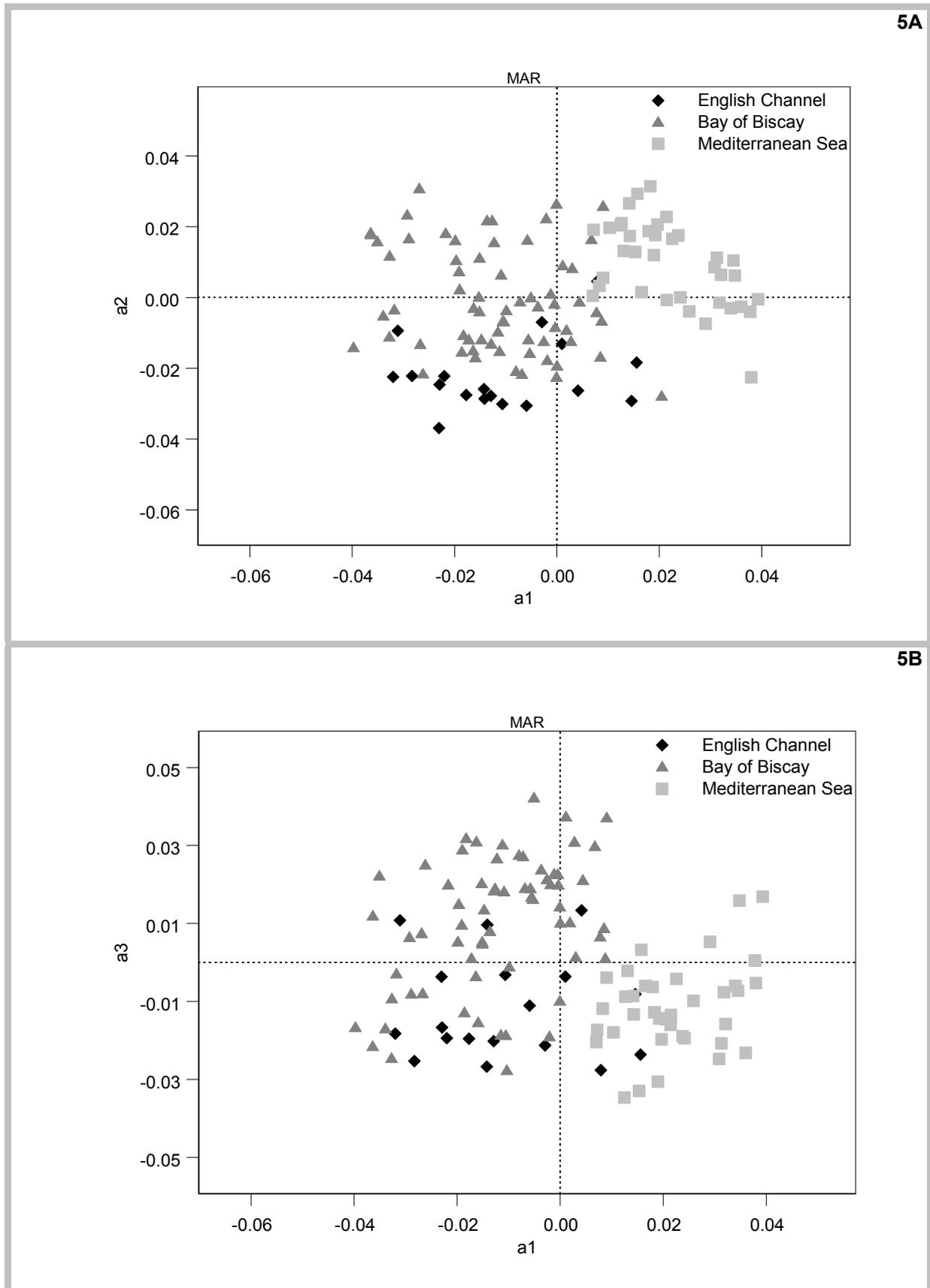
Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Fig.2



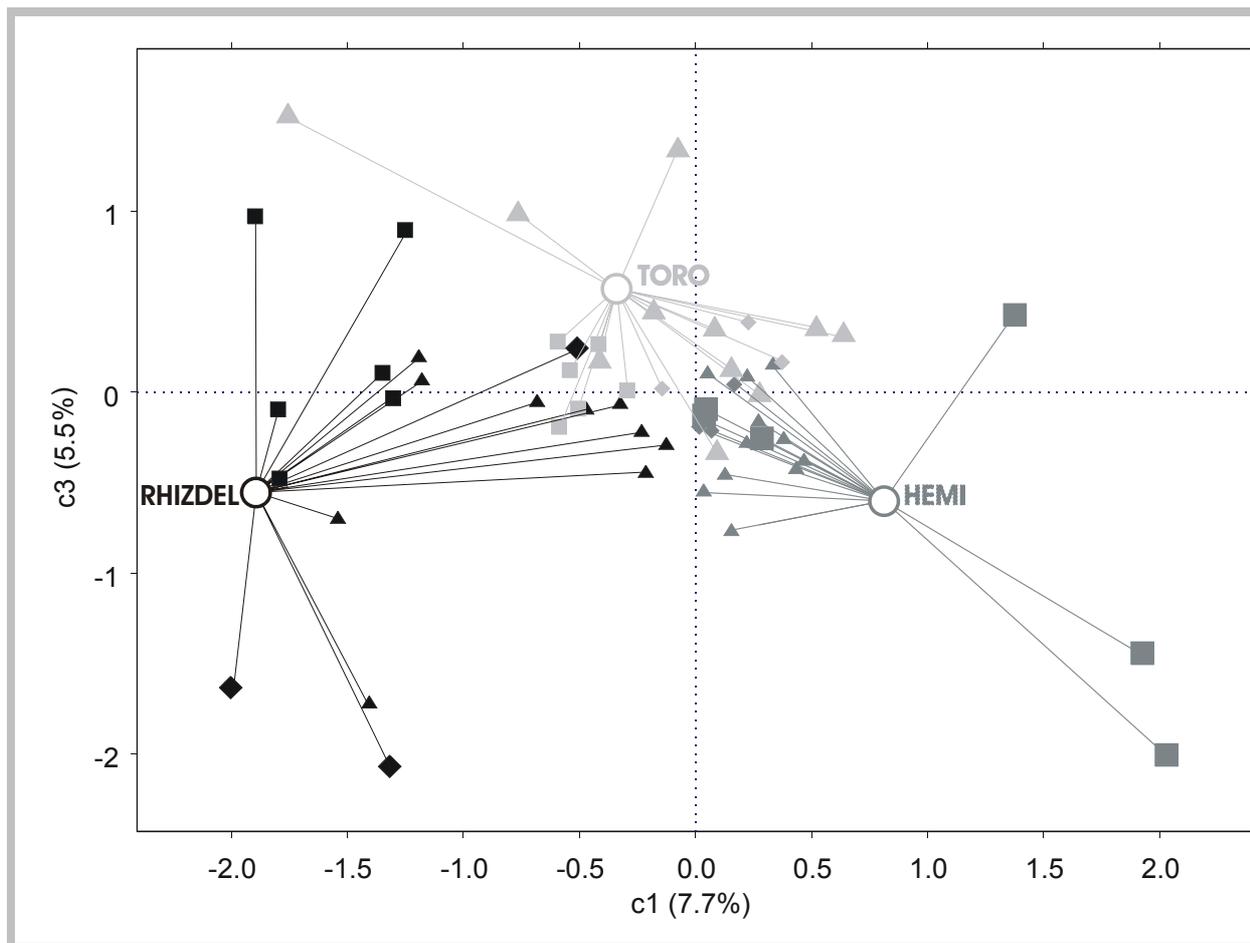
Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Fig.3



Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Fig.4



Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Fig.5



Geographical distribution of microphytoplankton communities along French coasts. Gailhard. Fig.6

**Annexe 5 - Assemblages planctoniques
associés à l'épisode de *Dinophysis***

5.1. Assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis*

5.1.1. Concentrations des classes planctoniques

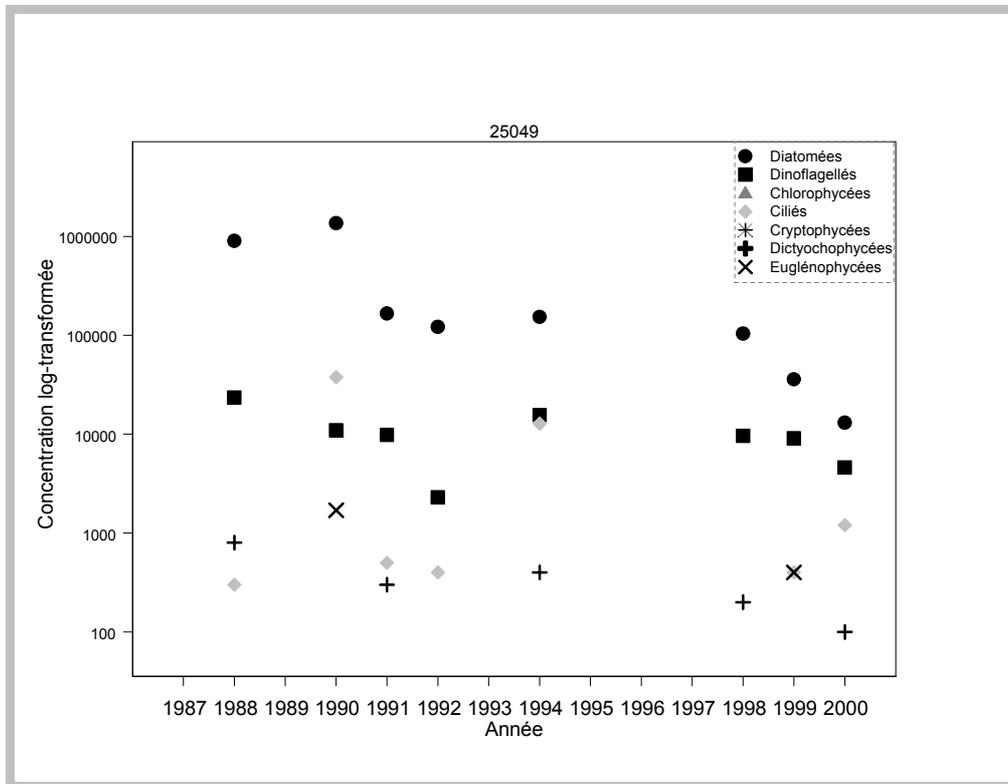


Figure 1 : concentrations log-transformées des différentes classes planctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de Quiberon (25049).

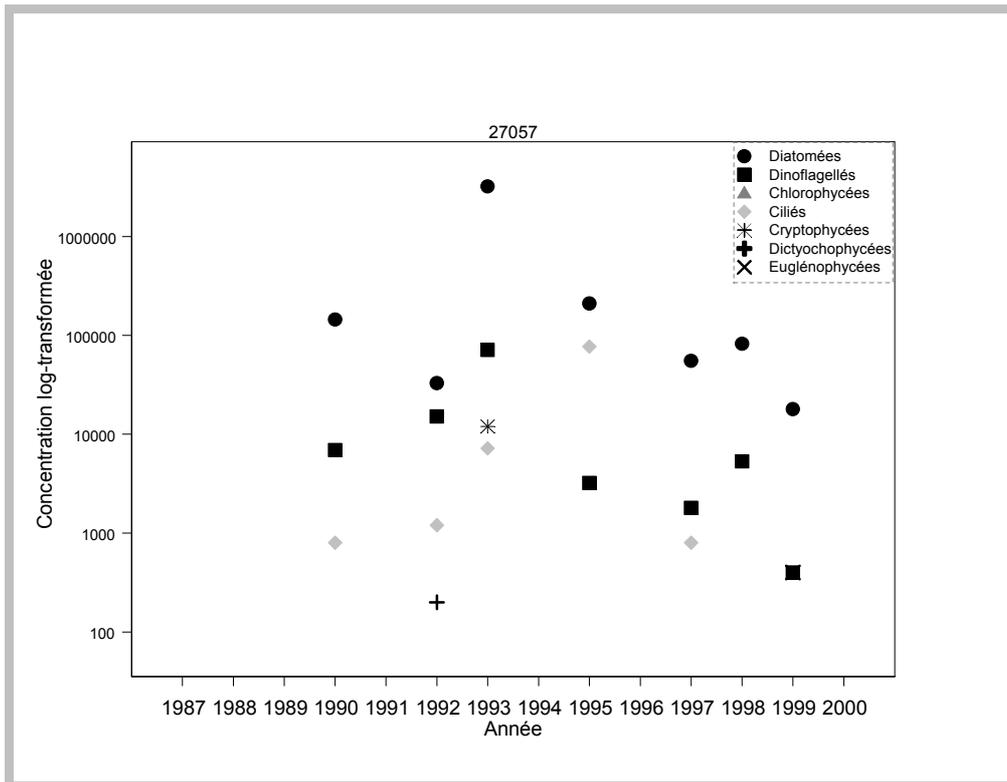


Figure 2 : concentrations log-transformées des différentes classes planctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de la baie de Vilaine (27057).

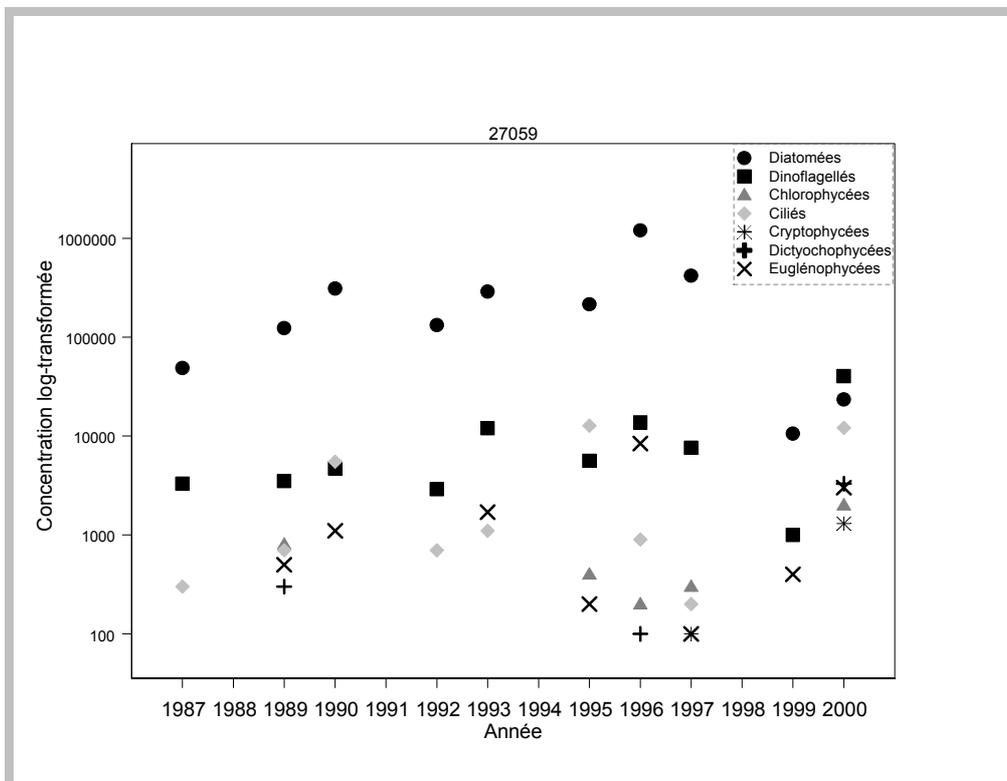


Figure 3 : concentrations log-transformées des différentes classes planctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone du Croisic (27059).

5.1.2. Composition taxinomique des assemblages

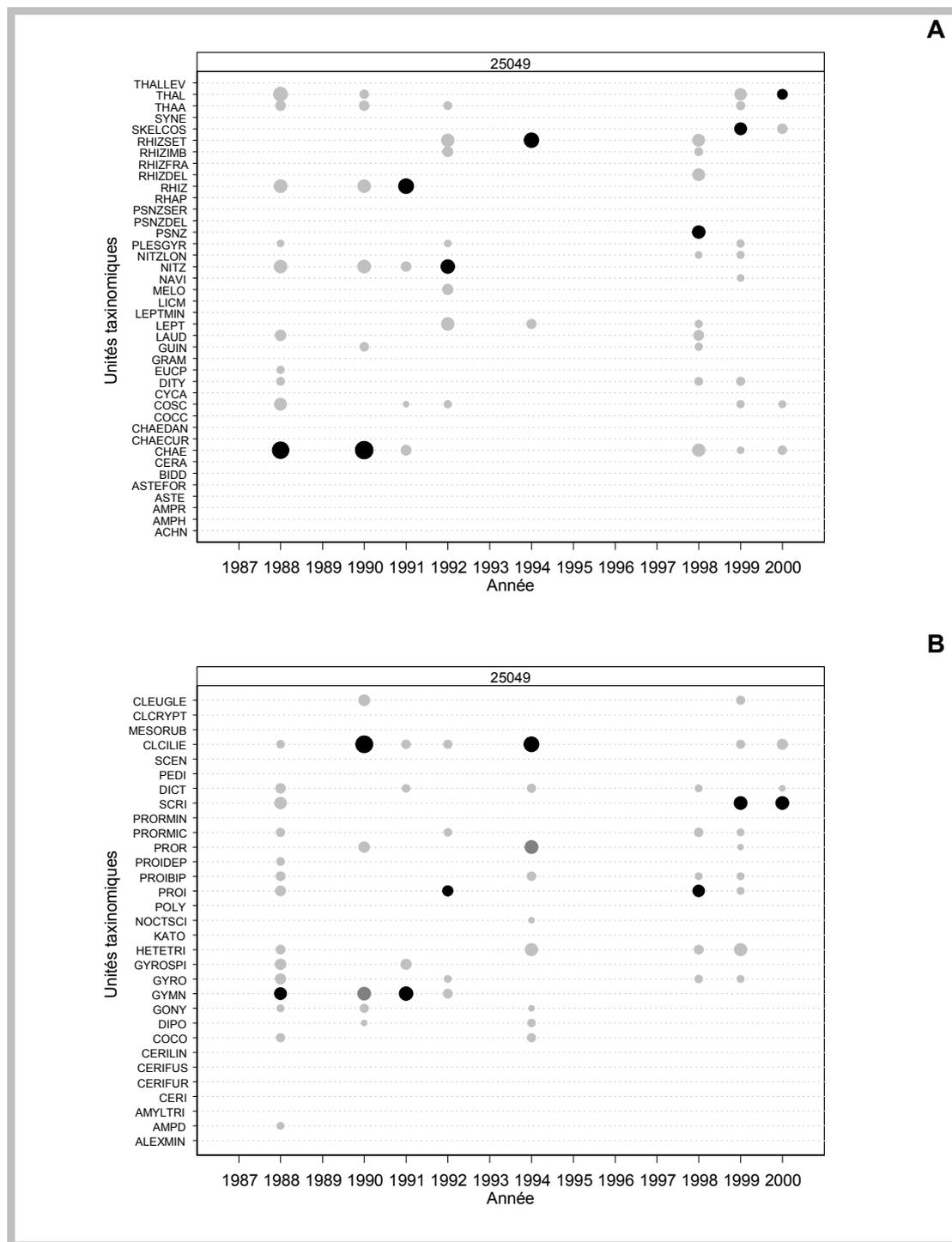


Figure 4 : composition taxinomique des assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de Quiberon (25049).

La taille des symboles est proportionnelle à la concentration de l'unité taxinomique. **A** : classe des Diatomées, le taxon dominant (associé à la concentration la plus importante) est indiqué en noir. **B** : classe des Dinoflagellés et autres classes (codes CLEUGLE à DICT) : le taxon dominant pour l'ensemble des classes est indiqué en noir, lorsque ce taxon n'appartient pas à la classe des Dinoflagellés, le taxon présentant la plus forte concentration à l'intérieur de cette classe est indiqué en gris foncé. La signification des taxons est indiquée tableaux 5 et 6.

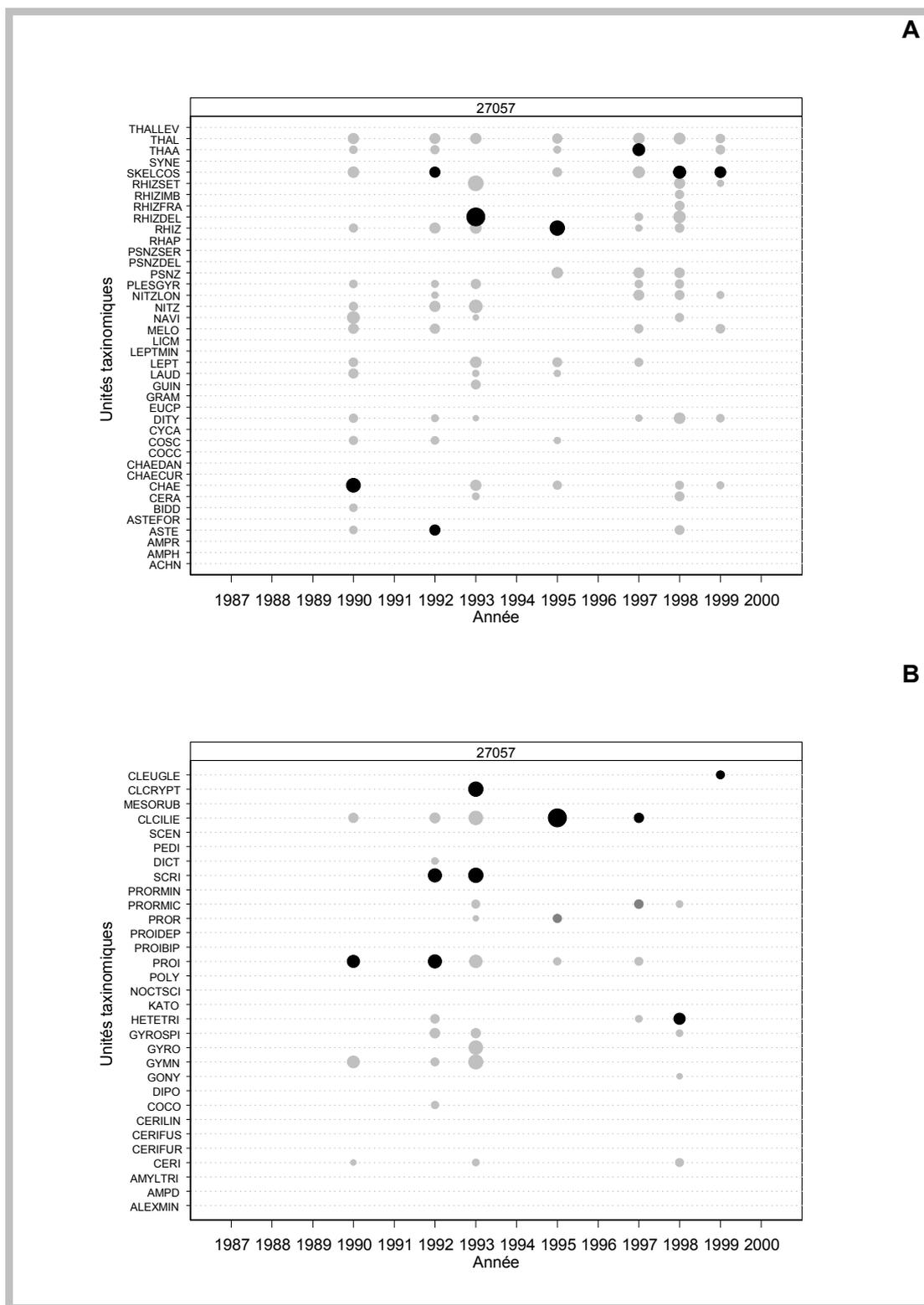


Figure 5: composition taxinomique des assemblages de Diatomées (A) et de Dinoflagellés/autres classes (B) ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de la baie de Vilaine (27057).

La symbolique utilisée est la même que pour la figure 4, la signification des codes est indiquée tableaux 5 et 6.

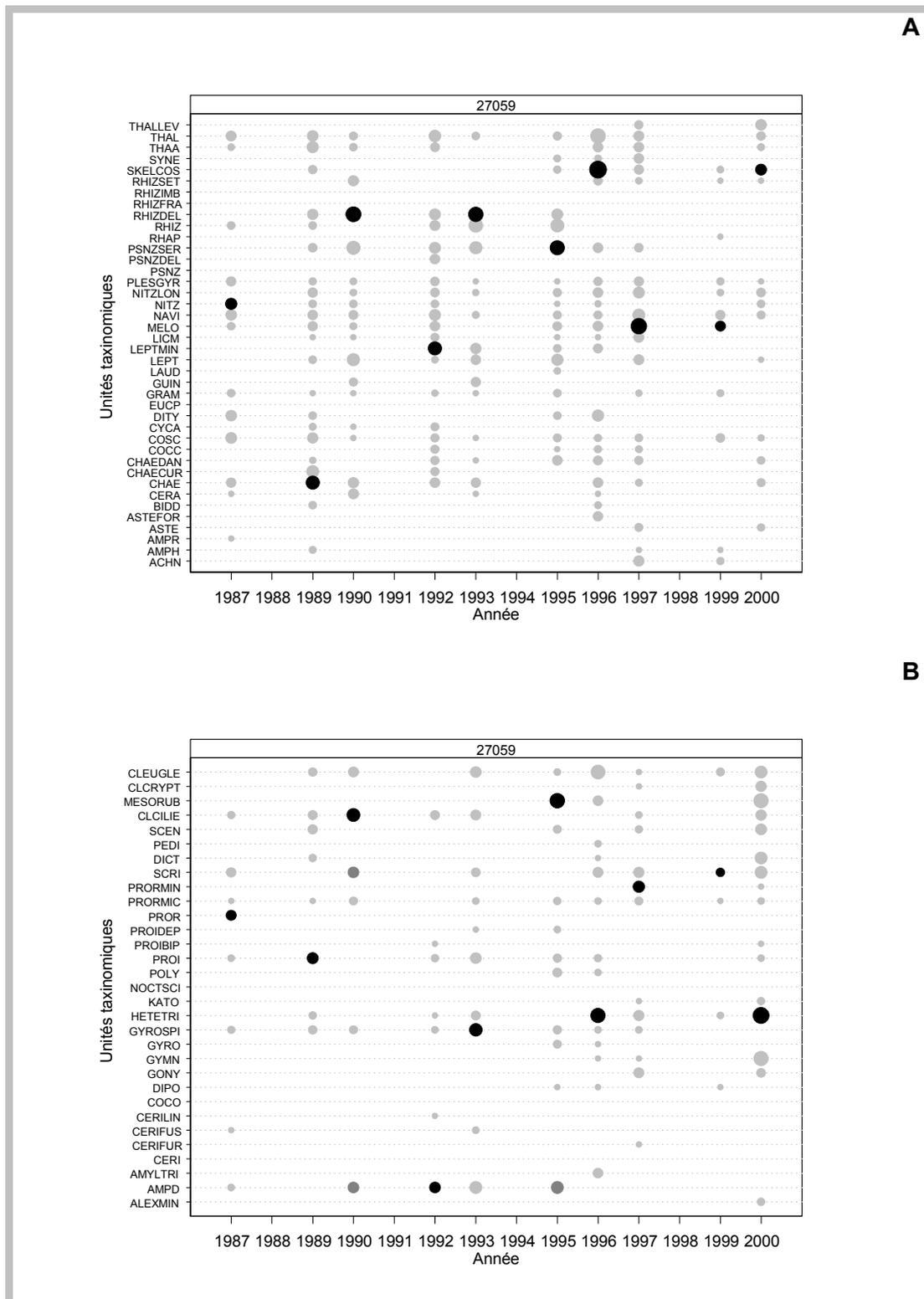


Figure 6 : composition taxinomique des assemblages de Diatomées (A) et de Dinoflagellés/autres classes (B) ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone du Croisic (27059).

La symbolique utilisée est la même que pour la figure 4, la signification des codes est indiquée tableaux 5 et 6.

Code	Libellé
THALLEV	<i>Thalassiosira levanderi</i>
THAL	<i>Thalassiosira</i> spp. (sauf <i>T. decipiens</i> + <i>T. gravida</i> + <i>T. levanderi</i> + <i>T. nordenskiöldii</i> + <i>T. polychorda</i> + <i>T. rotula</i> + <i>T. gravida</i>) + <i>Coscinosira</i> spp.
THAA	<i>Thalassionema</i> spp. (sauf <i>Thalassionama nitzschioides</i>) + <i>Thalassiothrix</i> spp.
SYNE	<i>Synedra</i> spp.
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>
RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>
RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> + <i>R. styliformis</i>
RHIZFRA	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>
RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i>
RHIZ	<i>Rhizosolenia</i> spp. (sauf <i>R. indica</i> + <i>R. hebetata</i> + <i>R. fragilissima</i> + <i>R. delicatula</i> + <i>R. imbricata</i> + <i>R. styliformis</i> + <i>R. robusta</i> + <i>R. setigera</i> + <i>R. pungens</i> + <i>R. stolterfothii</i>)
RHAP	<i>Rhaphoneis</i> spp.
PSNZSER	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> + <i>P. fraudulenta</i>
PSNZDEL	<i>P. delicatissima</i>
PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (sauf <i>P. delicatissima</i> + <i>P. pseudodelicatissima</i> + <i>P. pungens</i> + <i>P. seriata</i> + <i>P. fraudulenta</i>)
PLESGYR	<i>Pleurosigma</i> spp. + <i>Gyrosigma</i> spp.
NITZLON	<i>Nitzschia longissima</i>
NITZ	<i>Nitzschia</i> spp. (sauf <i>N. longissima</i>)
NAVI	<i>Navicula</i> spp.
MELO	<i>Melosira</i> spp.
LICM	<i>Licmophora</i> spp.
LEPTMIN	<i>Leptocylindrus minimus</i>
LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp. (sauf <i>L. danicus</i> + <i>L. minimus</i>)
LAUD	<i>Lauderia</i> spp. + <i>Schroederella</i> spp.
GUIN	<i>Guinardia</i> spp. (principalement <i>G. flaccida</i>)
GRAM	<i>Grammatophora</i> spp.
EUCP	<i>Eucampia</i> spp.
DITY	<i>Ditylum</i> spp. (principalement <i>G. brightwellii</i>)
CYCA	<i>Cyclotella</i> spp.
COSC	<i>Coscinodiscus</i> spp. (sauf <i>C. radiatus</i> + <i>C. wailesii</i>)
COCC	<i>Cocconeis</i> spp.
CHAEDAN	<i>Chaetoceros danicus</i> + <i>C. peruvianus</i> + <i>C. eibonii</i> + <i>C. densus</i>
CHAE	<i>Chaetoceros</i> spp. (sauf <i>C. affinis</i> + <i>C. curvisetus</i> + <i>C. debilis</i> + <i>C. danicus</i> + <i>C. peruvianus</i> + <i>C. eibonii</i> + <i>C. densus</i> + <i>C. decipiens</i> + <i>C. lorenzianus</i> + <i>C. didymus</i> + <i>C. protuberans</i> + <i>C. perpusillus</i> + <i>C. socialis</i> + <i>C. radians</i> + <i>C. subtilis</i>)
CERA	<i>Cerataulina</i> spp. (principalement <i>C. pelagica</i>)
BIDD	<i>Biddulphia</i> spp.
ASTEFOR	<i>Asterionella formosa</i>
ASTE	<i>Asterionella</i> spp. (sauf <i>A. kariana</i> + <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i>)
AMPR	<i>Entomoneis</i> spp.
AMPH	<i>Amphora</i> spp.
ACHN	<i>Achnantes</i> spp.

Tableau 5 : composition taxinomique des assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* : signification des codes pour la classe des Diatomées.

Code	Libellé
CLEUGLE	Classe des Euglénophycées
CLCRYPT	Classe des Cryptophycées
MESORUB	<i>Mesodinium rubrum</i> (Classe des Ciliés)
CLCILIE	Classe des Ciliés
SCEN	<i>Scenedesmus</i> spp. (Classe des Chlorophycées)
PEDI	<i>Pediastrum</i> spp. (Classe des Chlorophycées)
DICT	<i>Dictyocha</i> spp. (sauf <i>D. speculum</i>) (Classe des Dictyochophycées)
SCRI	<i>Scripsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp.
PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>
PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>
PROR	<i>Prorocentrum</i> spp. (sauf <i>P. compressum</i> + <i>P. gracile</i> + <i>P. triestinum</i> + <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> + <i>P. micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>)
PROIDEP	<i>Protoberidinium depressum</i>
PROIBIP	<i>Protoberidinium bipes</i>
PROI	<i>Protoberidinium</i> spp. (sauf <i>P. bipes</i> + <i>P. depressum</i> + <i>P. diabolium</i> + <i>P. minutum</i> + <i>P. punctulatum</i> + <i>P. quinquecorne</i> + <i>P. steinii</i>) + <i>Beridinium</i> spp.
POLY	<i>Polykrikos</i> spp. (sauf <i>P. schwartzii</i>)
NOCTSCI	<i>Noctiluca scintillans</i>
KATO	<i>Katodinium</i> spp.
HETETRI	<i>Heterocapsa triquetra</i>
GYROPSI	<i>Gyrodinium spirale</i>
GYRO	<i>Gyrodinium</i> spp. (sauf <i>G. spirale</i>)
GYMN	<i>Gymnodinium</i> spp. (sauf <i>G. catenatum</i> + <i>G. chlorophorum</i> + <i>G. breve</i> + <i>G. cf. breve</i> + <i>G. mikimotoi</i> + <i>G. splendens</i>)
GONY	<i>Gonyaulax</i> spp. (sauf <i>G. spinifera</i>)
DIPO	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp.
COCO	<i>Cochlodinium</i> spp.
CERILIN	<i>Ceratium lineatum</i> + <i>C. minutum</i>
CERIFUS	<i>Ceratium fusus</i>
CERI	<i>Ceratium</i> spp. (sauf <i>C. furca</i> + <i>C. lineatum</i> + <i>C. minutum</i> + <i>C. fusus</i> + <i>C. tripos</i>)
AMYLTRI	<i>Amylax triacantha</i>
AMPD	<i>Amphidinium</i> spp.
ALEXMIN	<i>Alexandrium minutum</i>

Tableau 6 : composition taxinomique des assemblages ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* : signification des codes pour la classe des Dinoflagellés ainsi que pour les autres classes (codes CLEUGLE à DICT).

5.2. Assemblages ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis*

5.2.1. Concentrations des classes planctoniques

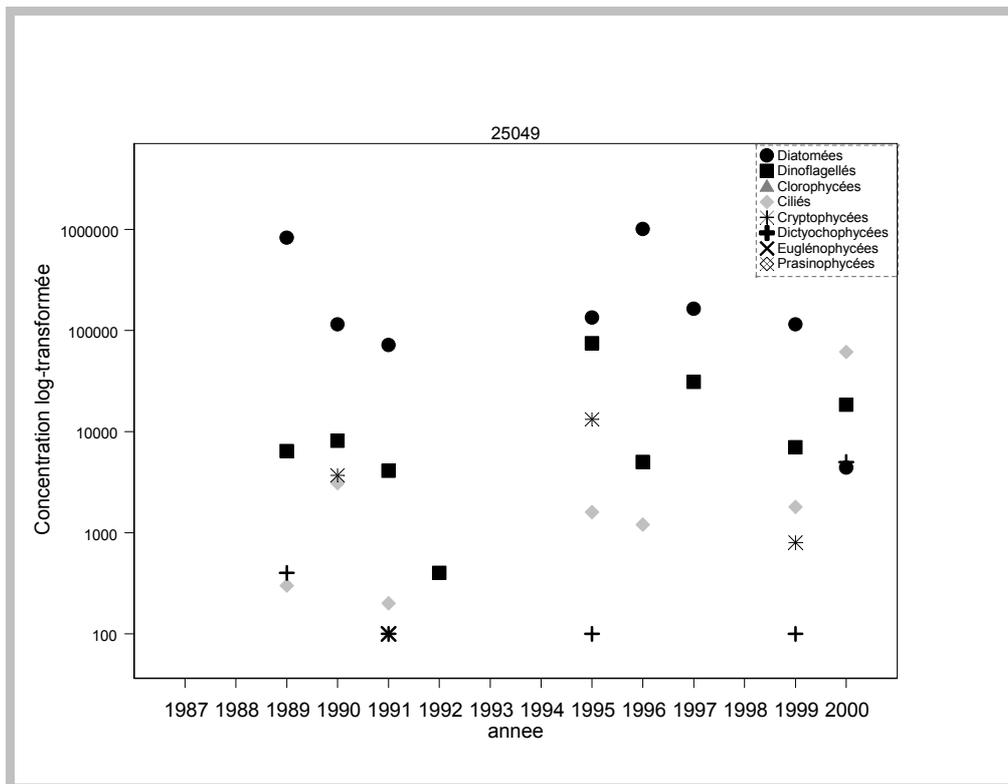


Figure 7 : concentrations log-transformées des différentes classes planctoniques ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de Quiberon (25049).

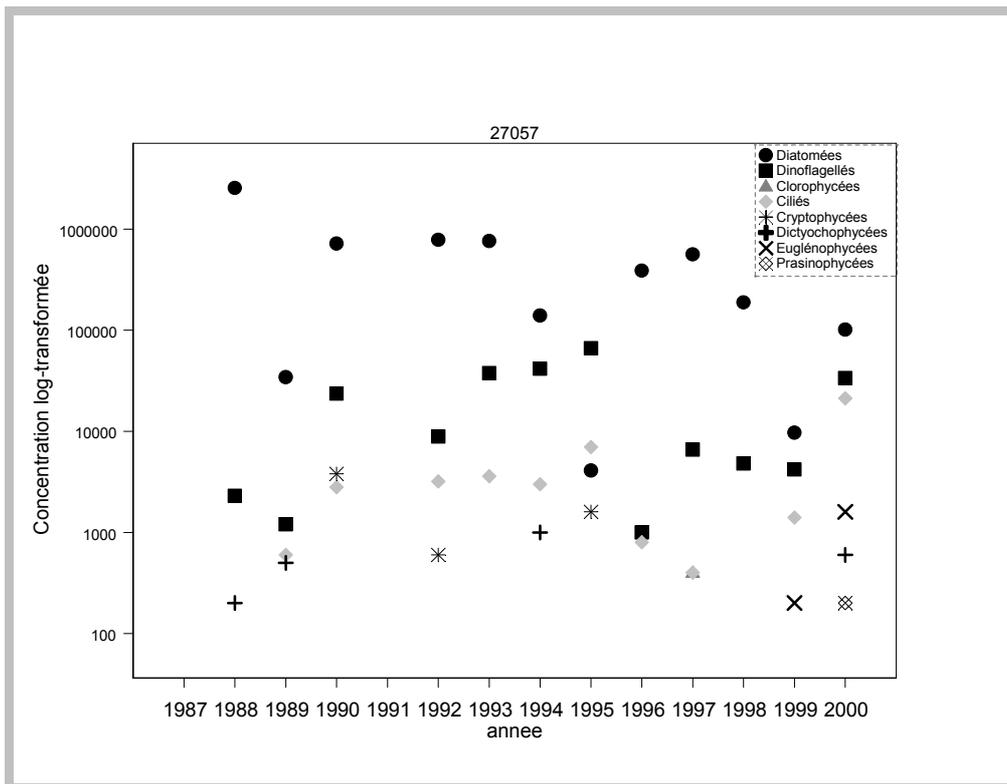


Figure 8 : concentrations log-transformées des différentes classes planctoniques ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de la baie de Vilaine (27057).

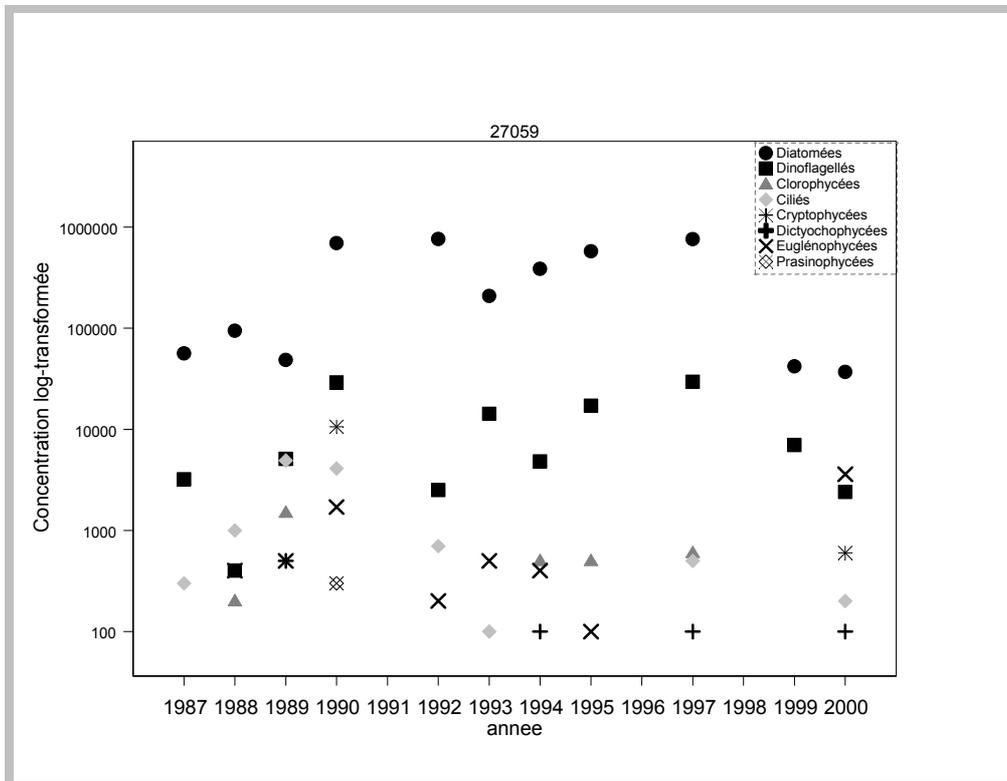


Figure 9 : concentrations log-transformées des différentes classes planctoniques ayant précédé l'apparition de *Dinophysis* sur la zone du Croisic (27059).

5.2.2. Composition taxinomique des assemblages

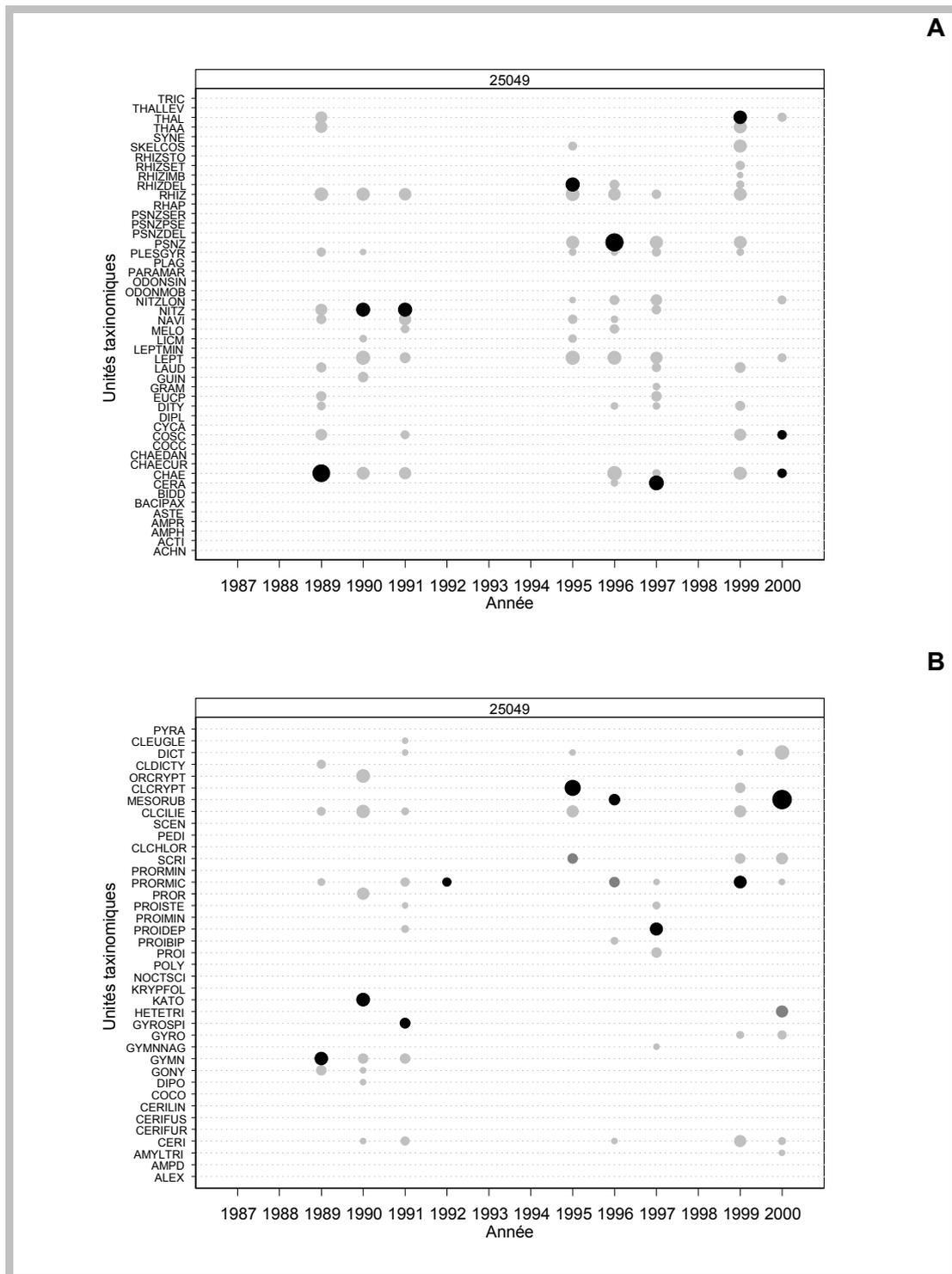


Figure 10 : composition taxinomique des assemblages ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de Quiberon (25049).

A : classe des Diatomées. **B** : classe des Dinoflagellés et autres classes (codes CLCHLOR à PYRA): La symbolique utilisée est la même que pour la figure 4, la signification des codes est indiquée tableaux 7 et 8.

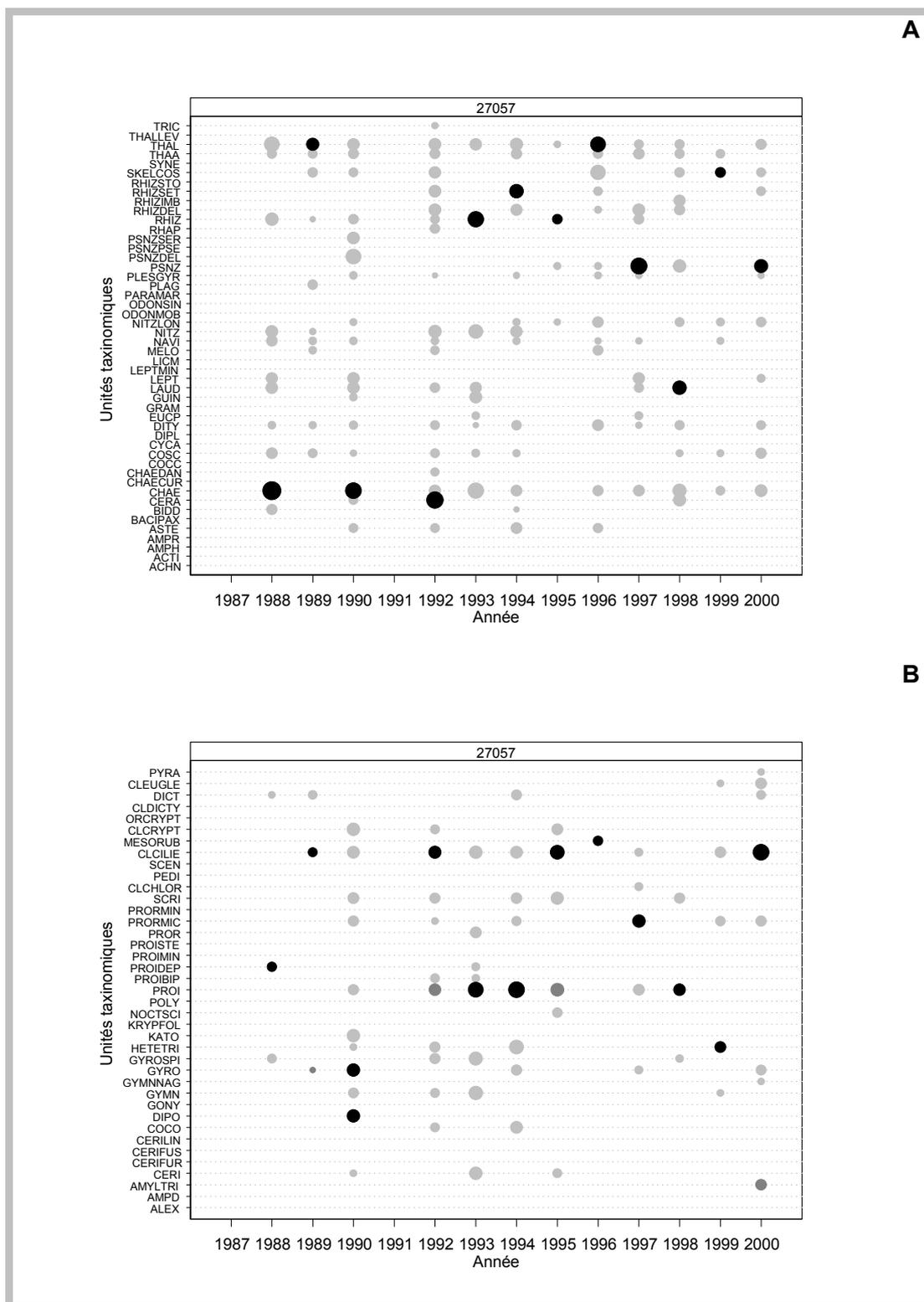


Figure 11 : composition taxinomique des assemblages de Diatomées (A) et de Dinoflagellés/autres classes (B) ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* sur la zone de la baie de Vilaine (27057).

La symbolique utilisée est la même que pour la figure 4, la signification des codes est indiquée tableaux 7 et 8.

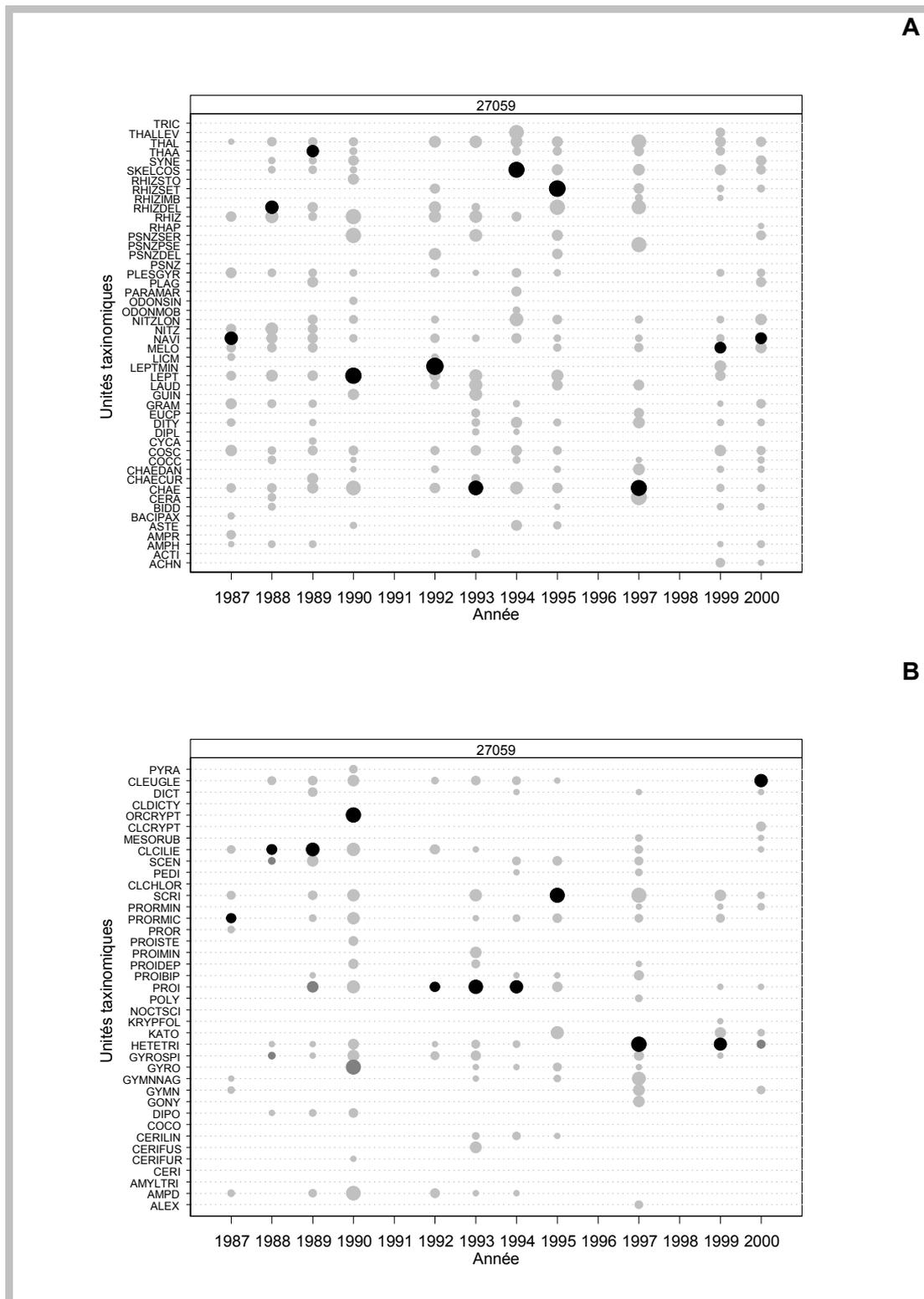


Figure 12 : composition taxinomique des assemblages de Diatomées (A) et de Dinoflagellés/autres classes (B) ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* sur la zone du Croisic (27059).

La symbolique utilisée est la même que pour la figure 4, la signification des codes est indiquée tableaux 7 et 8.

Code	Libellé
TRIC	<i>Triceratium</i> spp. (sauf <i>T. favus</i>)
THALLEV	<i>Thalassiosira levanderi</i>
THAL	<i>Thalassiosira</i> spp. (sauf <i>T. decipiens</i> + <i>T. gravida</i> + <i>T. levanderi</i> + <i>T. nordenskiöldii</i> + <i>T. polychorda</i> + <i>T. rotula</i> + <i>T. gravida</i>) + <i>Coscinosira</i> spp.
THAA	<i>Thalassionema</i> spp. (sauf <i>Thalassionama nitzschioides</i>) + <i>Thalassiothrix</i> spp.
SYNE	<i>Synedra</i> spp.
SKELCOS	<i>Skeletonema costatum</i>
RHIZSTO	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>
RHIZSET	<i>Rhizosolenia setigera</i> + <i>R. pungens</i>
RHIZIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i> + <i>R. styliformis</i>
RHIZDEL	<i>Rhizosolenia delicatula</i>
RHIZ	<i>Rhizosolenia</i> spp. (sauf <i>R. indica</i> + <i>R. hebetata</i> + <i>R. fragilissima</i> + <i>R. delicatula</i> + <i>R. imbricata</i> + <i>R. styliformis</i> + <i>R. robusta</i> + <i>R. setigera</i> + <i>R. pungens</i> + <i>R. stolterfothii</i>)
RHAP	<i>Rhaphoneis</i> spp.
PSNZSER	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> + <i>P. fraudulenta</i>
PSMZPSE	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>
PSNZDEL	<i>P. delicatissima</i>
PSNZ	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (sauf <i>P. delicatissima</i> + <i>P. pseudodelicatissima</i> + <i>P. pungens</i> + <i>P. seriata</i> + <i>P. fraudulenta</i>)
PLESGYR	<i>Pleurosigma</i> spp. + <i>Gyrosigma</i> spp.
PLAG	<i>Plagiogramma</i> spp.
PARAMAR	<i>Paralia marina</i>
ODONSIN	<i>Odontella sinensis</i>
ODONMOB	<i>Odontella mobiliensis</i>
NITZLON	<i>Nitzschia longissima</i>
NITZ	<i>Nitzschia</i> spp. (sauf <i>N. longissima</i>)
NAVI	<i>Navicula</i> spp.
MELO	<i>Melosira</i> spp.
LICM	<i>Licmophora</i> spp.
LEPTMIN	<i>Leptocylindrus minimus</i>
LEPT	<i>Leptocylindrus</i> spp. (sauf <i>L. danicus</i> + <i>L. minimus</i>)
LAUD	<i>Lauderia</i> spp. + <i>Schroederella</i> spp.
GUIN	<i>Guinardia</i> spp. (principalement <i>G. flaccida</i>)
GRAM	<i>Grammatophora</i> spp.
EUCP	<i>Eucampia</i> spp.
DITY	<i>Ditylum</i> spp. (principalement <i>G. brightwellii</i>)
DIPL	<i>Diploneis</i> spp.
CYCA	<i>Cyclotella</i> spp.
COSC	<i>Coscinodiscus</i> spp. (sauf <i>C. radiatus</i> + <i>C. wailesii</i>)
COCC	<i>Cocconeis</i> spp.
CHAEDAN	<i>Chaetoceros danicus</i> + <i>C. peruvianus</i> + <i>C. eibonii</i> + <i>C. densus</i>
CHAECUR	<i>Chaetoceros curvisetus</i> + <i>C. debilis</i>
CHAE	<i>Chaetoceros</i> spp. (sauf <i>C. affinis</i> + <i>C. curvisetus</i> + <i>C. debilis</i> + <i>C. danicus</i> + <i>C. peruvianus</i> + <i>C. eibonii</i> + <i>C. densus</i> + <i>C. decipiens</i> + <i>C. lorenzianus</i> + <i>C. didymus</i> + <i>C. protuberans</i> + <i>C. perpusillus</i> + <i>C. socialis</i> + <i>C. radians</i> + <i>C. subtilis</i>)
CERA	<i>Cerataulina</i> spp. (principalement <i>C. pelagica</i>)
BIDD	<i>Biddulphia</i> spp.
BACIPAX	<i>Bacillaria paxillifer</i>
ASTE	<i>Asterionella</i> spp. (sauf <i>A. kariana</i> + <i>A. formosa</i> + <i>A. glacialis</i>)
AMPR	<i>Entomoneis</i> spp.
AMPH	<i>Amphora</i> spp.
ACTI	<i>Actinocyclus</i> spp.
ACHN	<i>Achnantes</i> spp.

Tableau 7 : composition taxinomique des assemblages ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* : signification des codes pour la classe des Diatomées.

Code	Libellé
PYRA	<i>Pyramimonas</i> (Classe des Prasinophycées)
CLEUGLE	Classe des Euglénophycées
DICT	<i>Dictyocha</i> spp. (sauf <i>D. speculum</i>) (Classe des Dictyochophycées)
CLDICTY	Classe des Dictyochophycées
CLCRYPT	Classe des Cryptophycées
MESORUB	<i>Mesodinium rubrum</i> (Classe des Ciliés)
CLCILIE	Classe des Ciliés
SCEN	<i>Scenedesmus</i> spp. (Classe des Chlorophycées)
PEDI	<i>Pediastrum</i> spp. (Classe des Chlorophycées)
CLCHLOR	Classe des Chlorophycées
SCRI	<i>Scripsiella</i> spp. + <i>Ensiculifera</i> spp. + <i>Pentapharsodinium</i> spp.
PRORMIN	<i>Prorocentrum minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i>
PRORMIC	<i>Prorocentrum micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>
PROR	<i>Prorocentrum</i> spp. (sauf <i>P. compressum</i> + <i>P. gracile</i> + <i>P. triestinum</i> + <i>P. lima</i> + <i>P. marinum</i> + <i>P. mexicanum</i> + <i>P. minimum</i> + <i>P. balticum</i> + <i>P. cordatum</i> + <i>P. micans</i> + <i>P. arcuatum</i> + <i>P. gibbosum</i>)
PROISTE	<i>Protoperidinium steinii</i>
PROIMIN	<i>Protoperidinium minutum</i>
PROIDEP	<i>Protoperidinium depressum</i>
PROIBIP	<i>Protoperidinium bipes</i>
PROI	<i>Protoperidinium</i> spp. (sauf <i>P. bipes</i> + <i>P. depressum</i> + <i>P. diabolium</i> + <i>P. minutum</i> + <i>P. punctulatum</i> + <i>P. quinquecorne</i> + <i>P. steinii</i>) + <i>Peridinium</i> spp.
POLY	<i>Polykrikos</i> spp. (sauf <i>P. schwartzii</i>)
NOCTSCI	<i>Noctiluca scintillans</i>
KRYPFOL	<i>Kryptoperidium foliaceum</i>
KATO	<i>Katodinium</i> spp.
HETETRI	<i>Heterocapsa triquetra</i>
GYROPSI	<i>Gyrodinium spirale</i>
GYRO	<i>Gyrodinium</i> spp. (sauf <i>G. spirale</i>)
GYMNNAG	<i>Gymnodinium mikimotoi</i>
GYMN	<i>Gymnodinium</i> spp. (sauf <i>G. catenatum</i> + <i>G. chlorophorum</i> + <i>G. breve</i> + <i>G. cf. breve</i> + <i>G. mikimotoi</i> + <i>G. splendens</i>)
GONY	<i>Gonyaulax</i> spp. (sauf <i>G. spinifera</i>)
DIPO	<i>Diplopsalis</i> spp. + <i>Diplopelta</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Diplopsalopsis</i> spp. + <i>Zygabikodinium</i> spp. + <i>Oblea</i> spp.
COCO	<i>Cochlodinium</i> spp.
CERILIN	<i>Ceratium lineatum</i> + <i>C. minutum</i>
CERIFUS	<i>Ceratium fusus</i>
CERIFUR	<i>Ceratium furca</i>
CERI	<i>Ceratium</i> spp. (sauf <i>C. furca</i> + <i>C. lineatum</i> + <i>C. minutum</i> + <i>C. fusus</i> + <i>C. tripos</i>)
AMYLTRI	<i>Amylax triacantha</i>
AMPD	<i>Amphidinium</i> spp.
ALEX	<i>Alexandrium</i> spp. (sauf <i>A. affine</i> + <i>A. andersoni</i> + <i>A. hiranoi</i> + <i>A. pseudogonyaulax</i> + <i>A. insuetum</i> + <i>A. leii</i> + <i>A. margalefi</i> + <i>A. minutum</i> + <i>A. ostenfeldii</i> + <i>A. tamarense</i>)

Tableau 8 : composition taxinomique des assemblages ayant accompagné l'apparition de *Dinophysis* : signification des codes pour la classe des Dinoflagellés ainsi que pour les autres classes (codes PYRA à CLCHLOR).