

ODE/UL.LERLR & MARBEC

Franck Lagarde, Ariane Atteia, Angélique Gobet, Marion Richard, Behzad Mostajir, Cécile Roques, Elodie Foucault, Gregory Messiaen, Clarisse Hubert, Nicolas Cimiterra, Valérie Derolez, Béatrice Bec

RST.ODE/UL/LERLR 21-15

Phénomène d'Eaux Vertes à *Picochlorum* en lagune de Thau pendant les années 2018 et 2019. Observations environnementales



Canal de Sète en pleine épisode d'eaux vertes à Picochlorum, 19 janvier 2019. Source : F. Lagarde





Fiche documentaire

Titre du rapport : Phénomène d'Eaux Vertes à <i>Picochlorum</i> en lagune de Thau pendant les années 2018 et 2019. Observations environnementales.			
Référence interne :	Date de publication : 2021/06/15		
RST.ODE/UL/LERLR 21-15	Version : 1.0.0		
Diffusion : Restreinte jusqu'au 30 septembre	Référence de l'illustration de couverture		
2021)	Crédit photo/titre/date		
🗌 libre (internet)	Franck Lagarde / Canal de Sète en pleine épisode		
⊠ restreinte (intranet) – date de levée d'embargo : 2021/09/30	Langue(s) : Français		
interdite (confidentielle) – date de levée de confidentialité : AAA/MM/JJ			
Après avoir été eutrophisée jusque dans les ar	nnées 2000, la lagune de Thau est depuis sur		
une trajectoire de restauration écologique selo	on le processus d'oligotrophisation.		
une trajectoire de restauration écologique sele	on le processus d'oligotrophisation.		
Cependant, l'année 2018 est apparue comme	une année de bascule dans son		
fonctionnement écologique par son contexte l	hydroclimatique perturbé avec l'apparition		
d'un phénomène inédit d'eaux vertes impactar	nt significativement la filière ostréicole dans sa		
productivité et sa socio-économie. Déjà décrit	dans les années 1980 dans la lagune de		
Leucate, ce phénomène n'avait jamais été obs	ervé dans Thau et le besoin d'observer pour		
comprendre a abouti à la réalisation d'un suivi	environnemental de janvier 2019 à janvier		
2020 sur 3 stations. La description de la dynan	nique spatio-temporelle du phytoplancton et		
de l'espèce à l'origine d'eaux vertes a été asso	ciée à la biogéochimie des eaux lagunaires		
(nutriments azotés, phosphorés et silicatés) et	à la dynamique des communautés eucaryotes		
autotrophes et hétérotrophes. Ce suivi a été co	omplété par un diagnostic des macrophytes		
(incluant les macroalgues et les herbiers) réalis	sé en 2019 afin de mesurer l'impact des		
perturbations sur ce compartiment. L'hypothèr	se du lien entre le contexte hydroclimatique		
remarquable de l'année 2018 et ce phénomèn	e d'eaux vertes a été posée. Nos résultats ont		
montré que le contexte hydroclimatique du ba	assin de Thau a évolué avec une tendance à		
l'augmentation des moyennes annuelles de te	mpératures de l'eau (+1.6°C sur 20 ans entre		
2000 et 2019), avec l'augmentation des moyer	nes annuelles de salinités (+2 PSU entre 2000		
et 2019) et des périodes de sursalinités plus in	tenses (jusqu'à 110 jours en 2012 et des		
maximums à 42,9 en 2016). Les tempêtes hive	rnales, les orages printaniers, la canicule		
estivale, la malaïgue et les épisodes méditerra	néens automnaux de précipitations intenses		
font de l'année 2018, une année atypique. Cet	te succession d'évènements extrêmes a eu		
pour conséquence le phénomène d'eaux verte	es. Ce projet a permis d'en trouver l'origine :		
une efflorescence de <i>Picochlorum</i> , picophytop	lancton connu pour être thermotolérant et		
halotolérant. <i>Picochlorum</i> a dominé le phytopl	ancton de décembre 2018 à avril 2019 suivi		
de développements mineurs jusqu'en aout 20	19. Le retour à des communautés		
phytoplanctoniques plus typiques s'est fait en	septembre 2019 jusqu'à la fin du suivi en		
tevrier 2020. Cette efflorescence a pu être relié	ee a des apports massifs en nutriments azotés		
et phosphatés liés successivement à des précip	pitations fortes au printemps, à la malaïgue		
estivale et aux précipitations automnales des é	épisodes méditerranéens. La dynamique de		
population du <i>Picochlorum</i> a été contrôlée pa	r les nutriments mais probablement aussi par		
un prédateur parasitoïde de type <i>Aphelidium</i> i précise de ce parasitoïde reste une perspective et d'eaux vertes sur les magraphites est indu	dentifié de façon préliminaire. L'identification e. Les impacts des phénomènes de malaïgue		

et d'eaux vertes sur les macrophytes ont induit une diminution du recouvrement total en macrophytes. Le recouvrement relatif en espèce de référence, comme les zostères, a



Phénomène d'Eaux Vertes à Picochlorum en lagune de Thau pendant les années 2018 et 2019. - 29.06.2021 Page **3** sur **80**



également diminué avec un impact plus important sur la partie ouest du bassin. Les évènements extrêmes hydroclimatiques de 2018 ont induit une cascade d'effets écologiques avec changement de communautés phytoplanctoniques. Il aura fallu une année après la malaïgue de 2018 pour voir le retour à l'état antérieur, comme dans le cas des eaux vertes de la lagune de Leucate dans les années 1980. Les systèmes lagunaires méditerranéens représentent des zones à forts enjeux avec des problématiques écologiques, environnementales, sociétales et économiques. La restauration écologique des lagunes méditerranéennes et des biens et services associés nécessite de comprendre la dynamique des différents compartiments physiques, chimiques, biologiques et sociétaux, pour accompagner les filières des cultures marines et d'anticiper leurs trajectoires futures, en particulier dans un contexte d'anthropisation et de changement global.

Mots-clés:

Lagune de Thau, Eaux Vertes, Canicule Marine, Cascade d'Effets, Evènements Extrêmes, *Picochlorum*, Changement de Communautés Phytoplanctoniques, Changement Climatique, Réchauffement, Variabilité Climatique, *Aphelidium*-like, Malaïgue, Anoxie.

Key words :

Thau Lagoon, Green Water Phenomenon, Marine Heatwave, Cascading Effects, Extreme Events, *Picochlorum*, Phytoplankton Community Change, Climate Change, Warming, Climate Variability, *Aphelidium*-like, Anoxia.

Comment citer ce document :

Lagarde Franck, Atteia Ariane, Gobet Angélique, Richard Marion, Mostajir Behzad, Roques Cécile, Foucault Élodie, Messiaen Gregory, Hubert Clarisse, Nicolas Cimiterra, Derolez Valérie, Bec Béatrice. 2021. Phénomène d'Eaux Vertes à *Picochlorum* en lagune de Thau pendant les années 2018 et 2019, Observations environnementales. RST Ifremer ODE/UL/LERLR21/15. 82p. https://archimer.ifremer.fr/doc/00689/80087/

Disponibilité des données de la recherche :

SEANOE et en cours de définition pour E-ADN

DOI : https://doi.org/10.13155/80087

https://archimer.ifremer.fr/doc/00689/80087/

Commanditaire du rapport :

Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation (DPMA)

Région Occitanie

Département de l'Hérault

Sète Agglopôle Méditerranée

Ifremer

Nom / référence du contrat : Convention de financement à un appui scientifique et technique de l'Ifremer à la suite du phénomène d'eaux vertes lié à une efflorescence de picophytoplancton dans la lagune de Thau. Réf: 19/2 217 111

Rapport définitif : R.ODE/UL/LERLR 2021-15/ https://archimer.ifremer.fr/doc/00689/80087/)

Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit (programme européen, campagne, etc.) : Projet OVERTE. Ref.19/2 217 111

Auteur(s) / adresse mail	Affiliation / Direction / Service, laboratoire
Franck Lagarde / franck.lagarde@ifremer.fr	UMR Marbec-Ifremer-PDG-ODE-UL-LERLR
Béatrice Bec / beatrice.bec@umontpellier.fr	UMR Marbec-Université Montpellier
Ariane Atteia / ariane.atteia@cnrs.fr	UMR Marbec-CNRS



Angélique Gobet /	UMR Marbec-Ifremer-PDG-RBE-MARBEC-			
angelique.gobet@ifremer.fr	LAAAS			
Marion Richard /				
marion.richard@ifremer.fr	UMR Marbec-Ifremer-PDG-ODE-OL-LERLR			
Valérie Derolez /	LIMP Marbos Ifromor ODE LIL LEPLP			
valerie.derolez@ifremer.fr	OWR Marbec-Irremer-ODE-OL-LERER			
Behzad Mostajir /	LIND Marbas CNDS			
behzad.mostajir@cnrs.fr	UNIR Marbec-CINRS			
Cécile Roques /				
cecile.roques@cnrs.fr	UNIR Mardec-CINKS			
Elodie Foucault /	LIMP Marbac Ifromar ODE LIL LEPLP			
elodie.fourcault@ifremer.fr	OWN Warbet-Inemer-ODE-OE-LENER			
Gregory Messiaen /	LIMP Marbac Ifromar ODE LIL LEPLP			
gregory.messiaen@ifremer.fr	OWR Marbec-Inemer-ODE-OL-LERER			
Clarisse Hubert /	LIMP Marbac Iframar ODE LIL LEPLD			
clarisse.hubert@ifremer.fr				
Nicolas Cimiterra /	LIMP Marbac Iframar ODE LIL LEPLD			
nicolas.cimiterra@ifremer.fr				
Contributeurs: Camille Gianaroli, Martine Fortune, Ophélie Serais, Elise Hatey, Isaure Quétel				
Encadrement(s) : Franck Lagarde				

lfremer

Destinataires :

- Ministère de l'Alimentation et Direction des pêches maritimes et de l'Aquaculture représentés par la Direction départementale des territoires et de la mer de l'Hérault,

- Région Occitanie représentée par la Direction de la Mer/ Service Aménagement Durable et Economie Littorale (ADEL),

- Département de l'Hérault représenté par la Direction du service ports et filières maritimes,

- Sète Agglopôle Méditerranée représenté par la Direction du service espaces naturels,

- Ifremer représenté par la direction Centre de Méditerranée.

Validé par : Annie Fiandrino (Resp Ifremer-ODE-UL-LERLR)





Sommaire

Table des matières

1	Prol	ogue	9
2	Intro	oduction	11
3 é\	Bila véneme	n climatique des années 2017, 2018 et 2019 dans le contexte de l'évolution des ents du passé	15
	3.1	Changement climatique et vagues de chaleur	16
	3.2	Année 2017 : chaleur et sécheresse	17
	3.3	Année 2018 : tempêtes, vagues de chaleurs et précipitations	19
	3.4	Année 2019 : chaleur et sécheresse	20
4	Mat	ériels et Méthodes	21
	4.1	Suivi hydrologique sur la période 2000-2019	23
	4.1.	1 Température de l'eau et salinité	23
	4.1.	2 Canicules marines et sursalinités	23
	4.2	Bilan hydrobiologique sur les années 2017, 2018 et 2019	23
	4.2.	1 Température de l'eau et salinité	23
	4.2.	2 Analyse des nutriments	23
	4.2.	Biomasse de Chlorophylle <i>a</i> totale	24
	4.2.4	Abondances et taxonomie de flores phytoplanctoniques	24
	4.3	Suivi hydrobiologique effectué sur l'année 2019 jusqu'à janvier 2020	24
	4.3.	1 Concentration en oxygène dissous	25
	4.3.	2 Biomasses chlorophylliennes fractionnées	25
	4.3.	Abondances du bactérioplancton, du pico-, et du nano-phytoplancton	25
	4.3.4	4 Abondances et taxonomie du protozooplancton	26
	4.3.	5 ADN environnemental	27
	4.3.	6 Méthode de diagnostic des macrophytes	28
5	Rés	ultats et discussions	32
	5.1	Évolution de la température de l'eau et de la salinité sur la période 2000-2019	32
	5.1.	1 Séries temporelles de salinité	32
	5.1.	2 Identification des sursalinités	33
	5.1.	3 Séries temporelles de température de l'eau en surface	34
	5.1.4	4 Identification des canicules marines	35
	5.2	Bilan hydrobiologique sur les années 2017, 2018 et 2019	36
	5.2.	1 Précipitations et salinités	36
	5.2.	2 Nutriments	37



	5.2.3	Chlorophylle <i>a</i>			
	5.2.4	Abondances et composition du microphytoplancton45			
5	.3 Suivi hyd	drobiologique spécifique sur l'année 201952			
	5.3.1	Concentration en oxygène dissous52			
	5.3.2	Biomasses chlorophylliennes fractionnées53			
	5.3.3	Abondances du picophytoplancton et du nanophytoplancton sur l'année 2019 56			
	5.3.4	Abondances bactériennes sur l'année 201957			
	5.3.5 2019	Abondances de ciliés, flagellés hétérotrophes et <i>Aphelidium</i> -like sur l'année 59			
	5.3.6	Identification des organismes eucaryotes par approche moléculaire62			
	5.3.7 sur l'Eau	Diagnostic de l'état des macrophytes selon les critères de la Directive Cadre 66			
6	Conclusions	et perspectives73			
7	Références bibliographiques76				





1 Prologue

Le suivi environnemental des eaux vertes a été initié dans l'urgence sur l'année 2019 dans le contexte de l'efflorescence du picophytoplancton Picochlorum en lagune de Thau. Mis en œuvre par l'Ifremer et porté scientifiquement par l'UMR MARBEC (Univ. Montpellier, CNRS, IRD, Ifremer), ce projet OVERTE (convention ref. 19/2 217 111) a bénéficié d'un financement de 125 K€ du Ministère de l'Alimentation/DPMA (40%), de la Région Occitanie (19%), du Département de l'Hérault (11%), de Sète Agglopôle Méditerranée (10%) et de l'Ifremer (20%). Le CEPRALMAR, le Syndicat Mixte du Bassin de Thau, le Comité Régional de la Conchyliculture en Méditerranée et plusieurs professionnels ont été associés à ce projet en tant que partenaires techniques. Des collaborations scientifiques avec la Japan Fisheries Research and Education Agency (Dr. Masakazu Hori Prof. Masami Hamaguchi) et avec l'Institut des Sciences de la Mer de l'Université du Québec à Rimouski (Prof. Réjean Tremblay) ont permis d'obtenir des résultats complémentaires. Ce rapport s'attache à détailler chronologiquement les observations et les étapes du phénomène d'eaux vertes et de sa disparition selon les différents compartiments de l'écosystème Thau (climat, hydrologie, nutriments, phytoplancton et macrophytes). Les frises chronologiques de la Figure 1 synthétisent les éléments marquants des années 2018 et 2019 détaillés dans le rapport concernant la gestion de crise et la cascade d'effets après les perturbations hydroclimatiques de 2018.



Figure 1 : Frises chronologiques A) du déroulement administratif et financier du projet OVERTE et B) des principaux évènements climatiques et hydrologiques en lien avec le développement de Picochlorum et de son effondrement pour revenir à un état antérieur au niveau des communautés picophytoplanctoniques.





2 Introduction

Les écosystèmes lagunaires soutiennent des usages tels que la pêche, les cultures marines, le nautisme et le tourisme. Leur fonctionnement écologique est en partie régi par les forçages hydroclimatiques, les apports en nutriments et les actions humaines et sont sensibles aux fluctuations et aux perturbations hydroclimatiques et anthropiques (Le Fur et al. 2019, Derolez et al. 2020a). L'état de la lagune de Thau a été dégradé vis-à-vis de l'eutrophisation pendant plusieurs décennies, engendrant des épisodes fréquents d'anoxie (aussi appelée malaïgues pour « mauvaises eaux » en occitan). Grâce aux installations des stations d'épuration sur le bassinversant dans les années 1970, puis à des séries de travaux sur le système d'assainissement, les rejets de phosphore et d'azote ont fortement diminué, permettant à la lagune d'entamer une trajectoire d'oligotrophisation (processus inverse de l'eutrophisation), passant par la baisse des biomasses de phytoplancton depuis les années 1990 puis la recolonisation des fonds par les herbiers depuis le milieu des années 2000 (Collos et al. 2009, Derolez et al. 2020b). Depuis les années 1970, l'oligotrophisation a permis de réduire la fréquence et l'intensité des malaïgues en lagune de Thau. Au cours de la période 1970-2018, 12 malaïgues estivales ont touché la lagune de Thau. La Figure 2 illustre la durée et l'étendue spatiale de ces malaïgues. Au cours de la période 1970-2018, malgré une tendance à l'augmentation des températures, on observe une diminution de la fréquence des malaïgues et une baisse de la durée et de l'étendue spatiale de ces crises.



Figure 2 : Durée et intensité des malaïgues estivales de 1970 à 2018. L'axe des Y correspond à la durée (en mois) des crises et la taille des bulles correspond à l'étendue spatiale (lagune entière, une, 2 ou 3 zones conchylicoles) (Derolez et al., 2020).

Une analyse de l'origine des malaïgues estivales au cours de ces cinq décennies a montré que l'état de eaux vis-à-vis de l'eutrophisation, la température estivale, les pluies et les vents sont les principaux facteurs de déclenchement des malaïgues estivales en lagune de Thau (Derolez et al. 2020a). Malgré l'augmentation de la température observée de 1970 à 2018, l'amélioration de l'état de la lagune vis-à-vis de l'eutrophisation a permis de diviser par six le risque de déclenchement des malaïgues depuis les années 1990 (Derolez et al. 2020b). Ainsi, l'oligotrophisation a contribué à augmenter la résistance de l'écosystème aux vagues de chaleur estivale. Cependant, cette même analyse a également montré qu'une hausse de la température

estivale de l'air d'1°C multiplie le risque de malaïgues par 3 (Derolez et al. 2020a). De plus, l'impact des malaïgues sur la vie aquatique lagunaire et en particulier sur les stocks de coquillages en élevage peut être considérable. La Figure 3 illustre l'évolution de la production conchylicole de Thau de 1970 à 2019 (Derolez *et al.*, 2020 modifié) et les années de malaïgues estivales. Plusieurs de ces années ont été caractérisées par une baisse importante de la production, associée à la mortalité des coquillages (1975, 1982, 1990, 1997 et 2018).



Figure 3 : Production annuelle d'huîtres (courbe brune), de moules (courbe grise) et production conchylicole totale (courbe noire) en milliers de tonnes (10³t.an⁻¹) de 1970 à 2019 ; occurrence des malaïgues estivales (bandes grises verticales) dans la lagune de Thau (adapté de Derolez et al., 2020).

Le contexte hydroclimatique exceptionnel de 2018 (Lagarde 2018) a induit des perturbations avec une cascade d'effets : une malaïgue, suivie d'un fonctionnement écologique atypique de la lagune de Thau associé à un phénomène d'eaux colorées (Belin & Soudant 2018). Dès l'été 2018, une diminution de la qualité des huîtres en élevage a été observée (Figure 4) et des mortalités de coquillages ont été induites non seulement par la malaïgue estivale avec la perte de la totalité du stock de moules et de 30 à 60% du stock d'huîtres (Richard & Fiandrino 2018), mais aussi par le phénomène d'eaux vertes de fin 2018 et début 2019. Ainsi, la production conchylicole (huîtres creuses et moules) de 9 830 tonnes en 2017, diminue de 24% passant à 7 443 tonnes en 2018, puis de 12% sur l'année 2019 pour un volume de 6 559 tonnes (données 2019 : DML34 Com. Pers.).

lfremer





Figure 4: Indice Afnor (correspondant au pourcentage de remplissage de chair par rapport au poids total) en 2018 du lot d'huîtres NSI/ECOSCOPA en élevage à Marseillan-Est/Lagune de Thau. Figure extraite du site internet de l'Observatoire Conchylicole/ECOSCOPA¹.

Les modèles climatiques prévoient le réchauffement et l'acidification des eaux océaniques au niveau mondial ainsi que la montée du niveau de la mer (Gazeau et al. 2013, Hartmann et al. 2013, Soto-Navarro et al. 2020). Sur le bassin méditerranéen occidental, un assèchement de la zone associé à un effet paradoxal d'augmentation des extrêmes de précipitation est projeté à l'échelle régionale dans un avenir proche (Darmaraki et al. 2019, Soto-Navarro et al. 2020). Le contexte de l'année 2018 s'est inscrit dans cette tendance en exprimant une variabilité climatique exacerbée alors que Météo-France a classé cette année 2018 comme étant l'année la plus chaude depuis le début du XXe siècle² jusqu'alors. En France, l'année 2018 est caractérisée par un climat et une météorologie particulièrement agités en janvier, avec 5 tempêtes ayant pour conséquences des inondations et crues remarquables, puis des épisodes de neige et de pluie en février et mars. Au cours de l'été, une canicule exceptionnelle s'est étalée du 24 juillet 2018 au 08 aout 2018 (Lagarde 2018). Durant l'automne 2018, les régions méridionales ont ensuite été frappées par de violents épisodes méditerranéens accompagnés de pluies intenses qui ont généré des crues et des inondations localement dévastatrices courant octobre et novembre. Le pourtour méditerranéen a été arrosé avec un excédent de précipitations de 30 à 60 % selon Météo-France. Les conditions hydroclimatiques de 2018 se sont traduites par un phénomène d'eaux vertes au cours de l'automne et de l'hiver 2018-2019. Déjà vu dans la lagune de Leucate dans les années 1980 (Boutière et al. 1982), ce phénomène inédit dans la lagune de Thau s'est révélé être lié à une efflorescence d'un organisme picoeucaryote (de taille inférieure à 3 µm) unicellulaire photosynthétique appartenant au genre Picochlorum. Ce genre a été détecté dès le mois d'août 2018 (Hsaini 2019) puis à l'automne 2018 (Courboulès et al. 2021).

Compte tenu du caractère inédit de ce phénomène et des impacts engendrés sur la profession conchylicole et potentiellement sur l'environnement, les Services de l'Etat associés aux acteurs de la filière conchylicole ont demandé aux scientifiques régionaux (MARBEC/Ifremer, IRD, Université de Montpellier, CNRS) la mise en place d'un suivi environnemental pour décrire ce phénomène et mieux le comprendre.

¹ https://wwz.ifremer.fr/observatoire_conchylicole/Resultats-par-annee/Resultats-nationaux-2018/Croissance-par-site-et-par-classe-d-age

² http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2018/bilan-climatique-de-l-annee-2018



Le présent rapport a un triple objectif : (1) faire un bilan climatique des années 2017³, 2018 et 2019 dans le contexte de l'évolution climatique de 2000 à 2019 ; (2) synthétiser les données hydrologiques de la lagune de Thau de 2017 à 2019 et (3) présenter en détails les résultats du suivi écologique mis en place pour mieux comprendre le phénomène d'eaux vertes de février 2019 à janvier 2020 inclus. La description de la dynamique spatio-temporelle de *Picochlorum spp.* est associée à la biogéochimie des eaux lagunaires (nutriments azotés, phosphorés et silicatés) et à la dynamique des communautés eucaryotes autotrophes et hétérotrophes, caractérisées par plusieurs approches dont une sur l'ADN environnemental. Ce suivi a été complété par un diagnostic des macrophytes (incluant les macroalgues et les herbiers) réalisé au début de l'été 2019 afin de mesurer l'impact des perturbations liées à la malaïgue et au phénomène d'Eaux Vertes sur ce compartiment. Nous posons l'hypothèse que les eaux vertes à *Picochlorum* ont été la conséquence d'une succession de perturbations climatiques et hydrologiques suivies d'une cascade d'effets écologiques et socio-économiques.

³ L'année 2017 sert de référence puisqu'elle est antérieure au phénomène des eaux vertes et bénéficie d'un suivi bimensuel au niveau des nutriments dans le cadre du REPHY-OBS (REPHY – French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal Waters 2021).

3 Bilan climatique des années 2017, 2018 et 2019 dans le contexte de l'évolution des événements du passé

Ce bilan a été réalisé à partir des extraits des bilans climatiques définitifs Météo-France⁴ et des données Météo-France issues de la station de Sète (identifiant 34154001).

La moyenne des cumuls pluviométriques annuels entre 2000 et 2019 est de 504 mm (Figure 5). Non seulement une tendance à la diminution des cumuls pluviométriques annuels a été observée mais aussi une plus grande variabilité entre les années, particulièrement marquée entre 2017 (255 mm) et 2018 (843 mm).



Figure 5 : Cumul pluviométrique annuel sur la station Météo-France de Sète de 2000 à 2019.

Au cours des deux décennies, quatre années atypiques se sont distinguées en termes de cumuls pluviométriques annuels élevés (au-dessus de 600 mm) : 2002, 2003, 2014 et 2018. Un déficit de pluie a été constaté entre 2004 et 2016 (Derolez et al. 2020a). L'année 2018 s'est illustrée par le cumul pluviométrique annuel le plus important des 20 dernières années alors qu'en 2019 (399 mm) le cumul annuel était inférieur à la moyenne de ces 20 dernières années (Figure 5 et Figure 6).

⁴ http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques





Figure 6 : Températures de l'air (écarts à la normale) et précipitations (rapports à la normale) en France, Année 1959 à 2019- © Météo-France. Les années identifiées dans les cercles rouges sont les années étudiées plus précisément dans le cadre de l'étude.

3.1 Changement climatique et vagues de chaleur⁵

Les vagues de chaleur font partie des extrêmes climatiques les plus préoccupants au regard de la vulnérabilité de nos sociétés et de l'évolution attendue de leur fréquence et leur intensité au XXI^e siècle.

• Qu'est-ce qu'une vague de chaleur ?

Les vagues de chaleur correspondent à des températures anormalement élevées, observées pendant plusieurs jours consécutifs. Mais il n'existe pas de définition universelle du phénomène : les niveaux de température et la durée de l'épisode permettant de caractériser une vague de chaleur varient selon les régions du monde et les domaines considérés (caractérisation d'un point de vue climatologique, activité de recherche, dispositif de vigilance météorologique). Une étude qui vise à fournir une analyse du changement climatique en France au XXIe siècle en s'appuyant sur les évolutions temporelles d'anomalies de précipitations et température définie une vague de chaleur comme 5 jours consécutifs avec une température maximale supérieure de 5 degrés à la normale 1976-2005 (Ouzeau et al. 2014).

• Des vagues de chaleur plus fréquentes en France depuis 30 ans

Sur la base du recensement des vagues de chaleur depuis 1947, il apparaît clairement que la fréquence et l'intensité de ces évènements a augmenté au cours des 30 dernières années⁵. Les épisodes entre 1982 et 2016 ont été sensiblement plus nombreux que ceux de la période 1947-1980, de durée équivalente.

La canicule du 2 au 17 août 2003 est l'événement le plus intense que la France a connu sur la période 1947 à 2019. L'intensité et la durée de la vague de chaleur 2018 sont remarquables dans

⁵ http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/impacts-du-changement-climatique-sur-les-phenomenes-hydrometeorologiques/changement-climatique-et-canicules



le panel des vagues de chaleur depuis 1947 (Figure 7). D'autres épisodes ont également été particulièrement marquants : les 2 épisodes forts de juin et juillet 2019.



Figure 7 : Vagues de chaleur recensées en France sur la période 1947-2019, 41 épisodes identifiés - © Météo-France. La sévérité est un indicateur de chaleur cumulée pendant la vague de chaleur. L'intensité maximale est la température moyenne de la journée la plus chaude de l'épisode (Pascal et al. 2019).

3.2 Année 2017 : chaleur et sécheresse

L'année 2017 est caractérisée comme une année de chaleur et de sécheresse. En moyenne sur la France, le déficit pluviométrique a dépassé 10%, plaçant 2017 parmi les années les plus sèches sur la période 1959-2019 (Figure 6). L'année 2017 s'est illustrée également par un fort déficit de précipitations régionalement au niveau de la station Météo-France de Sète. L'hiver 2017 était l'hiver le plus sec sur la période 2000-2019 avec un déficit pluviométrique exceptionnel (Figure 8). L'année 2017 est marquée également par des températures élevées, ce qui en a fait, à l'instar de 2003, 2011 et 2015, une des années associant de manière remarquable chaleur (Figure 6) et sécheresse sur la période 2000-2019 (Figure 8). Le mois de mai a ainsi été peu pluvieux à Sète. Durant l'été, la pluviométrie a été déficitaire de plus de 50 %. Dans la continuité, durant l'automne, les précipitations ont été peu abondantes pour la saison avec un déficit compris entre 40 et 80 %.

Ifremer



2018



2019



Figure 8 : Précipitations mensuelles des années 2017, 2018 et 2019 (bâtons en gras) et moyennes des cumuls de pluies mensuelles sur 20 ans (2000-2019) (courbe continue).

L'été 2017 a été marqué par plusieurs épisodes de fortes chaleurs sur la France induisant une anomalie annuelle positive de température (Figure 9). Du 18 au 22 juin 2017, la vague de chaleur a concerné l'ensemble du pays et a été remarquable par sa précocité et son intensité. Du 5 au 8 juillet et du 17 au 19 juillet, deux pics de chaleur ont touché la majeure partie du pays. Du 28 juillet au 6 août, un épisode de canicule a été enregistré dans le Sud de France. Une vague de chaleur tardive (26 au 29 août) fut le dernier épisode sur l'ensemble du pays.



Figure 9 : Ecart à la normale 1981-2010 des Températures Moyennes Annuelles Globales en France de 1900 à 2019 - © Météo-France

3.3 Année 2018 : tempêtes, vagues de chaleurs et précipitations

En France, les évènements météorologiques majeurs de l'année 2018 ont été des précipitations remarquables (Figure 6 et Figure 8), des températures élevées et des canicules estivales (Figure 6 et Figure 9). Le premier semestre est caractérisé par une pluviométrie abondante, avec un excédent supérieur à 60 % en janvier et mars (Figure 8). Dès janvier 2018, cinq tempêtes ont été observées dont une à Montpellier avec 971 L/m² sur la durée de l'évènement, soit un excédent de plus de 50 % dans la région autour du bassin de Thau. Du 28 février au 1^{er} mars 2018, le Languedoc a connu un épisode neigeux tardif, avec des hauteurs de neige atteignant 15 à 30 cm autour du bassin de Thau comme à Montpellier et Nîmes. Sur les régions méditerranéennes, la pluviométrie a été 2 à 4 fois supérieure à la normale. Le mois de mars 2018 a été le plus pluvieux des mois de mars sur la période 2017-2019 avec une pluviométrie excédentaire. En avril et mai 2018, la pluviométrie fréquente et abondante a été excédentaire sur le pourtour méditerranéen y compris en Occitanie atteignant une fois et demie la normale (Figure 8). En juin, des épisodes orageux, parfois violents, ont été accompagnés de grêles occasionnant d'importants dégâts et localement des inondations. D'une manière générale, l'année 2018 a été une année exceptionnellement orageuse, la plus foudroyée depuis au moins 30 ans devant 1995 et 1994. Durant l'automne, les régions méditerranéennes ont été touchées par de violents épisodes pluvio-orageux qui se sont accompagnés de pluies localement diluviennes. Les températures sont restées supérieures aux normales la majeure partie du mois. L'excédent pluviométrique a atteint 1,5 à 4 fois la normale sur les régions méditerranéennes. Du 8 au 10 octobre, de fortes précipitations sont remontées dans un flux de sud sur le littoral occitan avec des cumuls dépassant localement 26,5 mm en 24 heures à Sète. Du 13 au 18 octobre, les précipitations ont été d'une intensité forte sur le bassin de Thau. Les cumuls de pluie ont localement dépassé 30 mm à Sète en 24 heures le 14 octobre et 60 mm sur la durée de l'évènement. Du 29 octobre au 31 octobre, la tempête Adrian qui a balayé la Méditerranée s'est accompagnée de fortes pluies : les cumuls ont atteint 58 mm à Sète. Au cours du mois de novembre, dans un flux de sud-est dominant, les épisodes méditerranéens ont été plus fréquents que la normale et parfois intenses avec des cumuls dépassant localement 30 mm. Le cumul des précipitations sur Sète en octobre 2018-novembre 2018 est de 251 mm. En décembre 2018, le déficit pluviométrique a dépassé 30 % le long des Pyrénées ainsi que sur le pourtour méditerranéen.

L'année 2018 se classe au 1^{er} rang des années les plus chaudes en France depuis le début du XX^{ème} siècle (Figure 9). La température moyenne annuelle a dépassé la normale⁶ de 1,4°C (Figure 8).

Les températures moyennes sur le mois de juin 2018 sont restées supérieures aux normales sur l'ensemble du pays. La température moyenne de 20,1°C sur la France et sur le mois a été supérieure à la normale de 1,7°C. La France, comme le bassin de Thau, a connu une canicule du 24 juillet au 8 août. Sur la France et sur le mois de juillet, la température moyenne de 23,2°C était supérieure à la normale de 2,4°C. Juillet 2018 se classe ainsi au 3^{ème} rang des mois de juillet les plus chauds depuis 1900, derrière juillet 2006 (+3,6 °C) et juillet 1983 (+2,6°C). Au mois d'aout, en moyenne sur le pays, la température moyenne de 22,3 °C a été supérieure à la normale de +1,7 °C. Août 2018 se classe ainsi au 4^{ème} rang des mois d'août les plus chauds, derrière août 1911 (+2,0 °C), août 1997 (+2,1 °C) mais loin derrière le caniculaire mois d'août 2003 (+4,2°C).

En septembre 2018, les températures sont restées supérieures aux normales durant la quasitotalité du mois. La France a connu deux pics de chaleurs du 9 au 12 et du 16 au 20 septembre avec des maximales, en moyenne, de 4 à 8°C au-dessus des normales.

3.4 Année 2019 : chaleur et sécheresse

L'année 2019 se classe au 3^{ème} rang des années les plus chaudes en France depuis le début du XX^{ème} siècle (Figure 9). La température moyenne annuelle a dépassé la normale⁶ de 1,1°C, plaçant l'année 2019 derrière 2018 et 2014 (+1,2 °C) (Figure 9). L'année 2019 a été caractérisée par quatre vagues de chaleur sur le bassin de Thau dont deux étaient d'une intensité exceptionnelle durant l'été. Les deux épisodes de canicule d'intensité exceptionnelle ont été relevés du 24 juin au 7 juillet puis du 21 au 27 juillet. Le record absolu de chaleur pour la France a été mesuré avec 46 °C le 28 juin 2019 à Vérargues (Hérault) dans le Sud-Est. Deux autres vagues de chaleur ont été relevées du 3 au 11 août et du 16 au 31 août 2019.

En 2019, la pluviométrie a été très contrastée. En Occitanie, le déficit pluviométrique a souvent atteint 10 à 30%, voire localement plus sur le Gard et l'Hérault. Déficitaire jusqu'à fin septembre, elle a atteint le dernier trimestre un excédent proche de 60% avec des pluies très abondantes sur le sud du pays. De septembre à décembre, les régions méridionales ont été frappées par de violents épisodes méditerranéens accompagnés de pluies intenses qui ont généré des crues et des inondations localement dévastatrices, notamment dans l'Hérault.

⁶ Moyenne de référence 1981-2010

4 Matériels et Méthodes

Les mesures présentées dans ce rapport ont été réalisées soit directement sur site ou à partir d'échantillons prélevés en lagune de Thau au niveau de trois sites : Marseillan, Bouzigues et Crique de l'Angle (Figure 10, Tableau 1). Les sites de Marseillan et de Bouzigues sont profonds, respectivement 4m et 7m, les prélèvements sont faits en surface (1 m sous la surface) et au fond (1m au-dessus du fond). Contrairement à Crique de l'angle ou la profondeur est de 2m, le prélèvement se fait uniquement en surface. Le suivi a donc été réalisé d'est en ouest sur 5 stations : Crique de l'Angle, Bouzigues-surface, Bouzigues-fond, Marseillan-surface et Marseillanfond.



Figure 10 : Lagune de Thau, avec ses zones conchylicoles (zones grisées) et \star stations de suivis hydrologiques Marseillan, Bouzigues et Crique de l'Angle

lfremer



Tableau 1 : récapitulatif des paramètres utilisées dans ce rapport. PROJET signifie que les données sont acquises dans le cadre ce projet.

Paramètre	Contexte	Marseillan- surface Marseillan(a)	Marseillan- fond	Bouzigues- surface Bouzigues(a)	Bouzigues- fond	Crique Angle
Suivi bactéries, phyto	plancton et	eucaryotes				
Biomasse chlorophylle totale	REPHY	pérenne		pérenne		
Biomasses fractions chlorophylliennes pico <3µm, nano [3-20µm] microphytoplancton, >20µm	PROJET	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020
Abondances bacterio pico <3μm, nano [3-20μm] microphytoplancton, >20μm	PROJET	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020
Composition taxonomique microphytoplancton	REPHY	pérenne		pérenne		
Suivi ADN-E diversité spécifique Eucaryotes incluant pico et nanophytoplancton Metabarcoding et bio. mol.	PROJET REPHY*			décembre 2018 et février 2019 à janvier 2020		
Composition taxonomique Protozooplancton (ciliés prédateur de picoplancton)	PROJET	février 2019 à janvier 2020		février 2019 à janvier 2020		février 2019 à janvier 2020
Suivi physico-chimiqu	e et biogéoc	himique	Γ		1	
Salinité	REPHY	pérenne		pérenne		
Température et Salinité	PROJET	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020
Oxygène, Sondes Haute fréquence	PROJET	juin 2019 à janvier 2020	juin 2019 à janvier 2020	juin 2019 à janvier 2020	juin 2019 à janvier 2020	
Nutriment (Azote inorganique dissout, Phosphate, silicate)	REPHY	pérenne		pérenne		
Nutriment (Azote inorganique dissout, Phosphate, silicate)	PROJET	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020	février 2019 à janvier 2020

*Concerne les prélèvements amont au projet en décembre 2018



4.1 Suivi hydrologique sur la période 2000-2019

4.1.1 Température de l'eau et salinité

Les données de température et salinité ont été extraites de la base de données Quadrige² (REPHY – French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal Waters 2021). Les données sont acquises historiquement sur deux stations Marseillan et Bouzigues à la fréquence bimensuelle. La série temporelle de température est représentée sous forme de graphique linéaire avec ajout de ligne verticale rouge (seuil de 27,5°C pour marquer la limité de tolérance de la moule de Méditerranée *Mytilus galloprovincialis* (Lubet & Aloui 1987). La série temporelle de salinité est représentée sous forme de graphiques linéaires avec ajout de ligne verticale rouge (seuil de 40 PSU) et violette (seuil de 42 PSU représentant une valeur proche des maximums enregistrés depuis 2010).

4.1.2 Canicules marines et sursalinités

Des valeurs journalières de température et de salinité ont été estimées par une interpolation linéaire (fonction « approx » du logiciel R) des données bimensuelles. Ces séries temporelles journalières ont été construites afin d'estimer des durées de périodes dépassant les seuils de température et de salinité (cf. § précédent) et permettre une visualisation des niveaux de stress (durée/intensité/fréquence annuelle des occurrences) sur ces deux paramètres en lagune de Thau sur la période 2000-2019. L'indicateur de sursalinité est calculé, par année, en sommant les différences entre les salinités mesurées et le seuil fixé (seuil de 40 PSU) sur les périodes de dépassement du critère. Cet indicateur renseigne également le nombre de périodes au-dessus du seuil sur une année (couleurs des points).

4.2 Bilan hydrobiologique sur les années 2017, 2018 et 2019

Le bilan hydrobiologique sur les années 2017, 2018 et 2019 est basé principalement sur les données hydrobiologiques bimensuelles du REPHY-OBS incluant un suivi des nutriments.

4.2.1 Température de l'eau et salinité

Les températures et salinités ont été mesurées avec une sonde WTW COND 3310.

4.2.2 Analyse des nutriments

Le prélèvement pour l'analyse de nutriments a été effectué à l'aide d'une bouteille de prélèvement (type Hydrobios de 2 L) plongée à une profondeur entre 1m et 1,5 mètres sous la surface et à 1 mètre du fond. Le remplissage des flacons a été effectué avec le port de gants à usage unique en plaçant un dispositif de préfiltration contenant un filtre en nylon de 100 µm. Un rinçage (3 fois) des flacons de 100 mL a été réalisé avant remplissage au 3/4 pour les paramètres ammonium (NH₄), nitrites+nitrates (NO₂+NO₃) et phosphates (PO₄). Pour le paramètre silicate (Si(OH)₄), un volume de 60 mL a été filtré à l'aide d'une seringue munie d'un filtre en acétate de cellulose de 0,45 µm. Dès la fin du remplissage, tous les flacons ont été placés à l'obscurité et au frais dans une glaciaire pendant le transport. A l'arrivée au laboratoire, les échantillons pour l'analyse du NH₄, NO₂+NO₃ et PO₄ ont été congelés tandis que les échantillons de silicates ont été placés au réfrigérateur.

Les concentrations des nutriments (µmol L⁻¹) ont été mesurées à l'aide d'auto-analyseurs analytiques SEAL AA3 via l'analyse en flux continu segmenté avec une détection colorimétrique (SEAL Analytical, Allemagne) pour NO₂+NO₃ et PO₄ et une détection fluorimétrique (JASCO, FP-2020plus, France) pour NH₄⁺ (Aminot & Kérouel 2007, Daniel et al. 2010, David et al. 2019). Les analyses de nutriments ont été effectuées par le laboratoire Ifremer LER-LR, accrédité par le COFRAC (accréditation n° 1-1655, pour le programme LAB GTA 05, « Analyses physico-chimiques des eaux »), depuis le 21/01/2014.

4.2.3 Biomasse de Chlorophylle *a* totale

Les biomasses de chlorophylle *a* totale (exprimées en µg L⁻¹) sont estimées par une méthode spectrophotométrique dans le cadre du REPHY.

Un volume de 2 L est prélevé à l'aide d'une bouteille Hydrobios à 1 mètre sous la surface et stocké en flacon opaque dans une glacière réfrigérée jusqu'au laboratoire. Une filtration de l'échantillon est réalisée le jour du prélèvement sur une rampe de filtration. Généralement, un volume de 1 L est filtrée sur un filtre Whatman GF/F de porosité de 0,7 µm, ce volume peut être adapté en fonction de la saturation du filtre. Le filtre est conservé à – 20°C jusqu'à l'analyse (maximum 1 mois après filtration). Lors de l'analyse, le filtre est broyé dans 10 mL d'acétone à 90%, puis laissé à 4°C et à l'abri de la lumière pendant la nuit pour maximiser l'extraction. Après 12h d'extraction, l'échantillon est centrifugé et le surnageant est récupéré puis analysé selon la méthode spectrophotométrique (Afnor 1984, ISO 1992, Aminot & Kerouel 2004).

4.2.4 Abondances et taxonomie de flores phytoplanctoniques

Le dénombrement de l'ensemble des taxons phytoplanctoniques identifiables au microscope optique (« flores totales ») a été réalisé selon le protocole du réseau de surveillance du phytoplancton (REPHY) décrit par la norme « NF-EN-152014 de décembre 2006, guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée » (Utermöhl 1931). Les abondances cellulaires des taxons phytoplanctoniques de la flore totale sont exprimées en cellules par litre (cellules L⁻¹).

Les abondances des taxons phytoplanctoniques ont été analysées plus spécifiquement sur les années 2017, 2018 et 2019. L'objectif est d'étudier l'impact de la malaïgue de l'été 2018 et de l'efflorescence de *Picochlorum* durant l'automne-hiver 2018-2019 sur la composition taxonomique et sur les contributions relatives des unités taxonomiques (UT) dominantes au sein des communautés microphytoplanctoniques. Des regroupements taxonomiques ont été réalisées selon une méthodologie détaillée (Bec et al. 2018). A Marseillan et Bouzigues, la contribution relative des UT aux abondances microphytoplanctoniques totales a été calculée en prenant en compte l'ensemble des abondances de chaque UT quantifiées à partir des prélèvements réalisés sur une année. Les 10 UT dominantes ont été discriminées par un rang de 1 à 10, sur la base de leur contribution relative aux abondances microphytoplanctoniques totales sur les 3 années. En prenant en compte les 10 UT dominantes, leur contribution relative cumulée dépasse 95% des abondances microphytoplanctoniques totales.

4.3 Suivi hydrobiologique effectué sur l'année 2019 jusqu'à janvier 2020

Le suivi environnemental de ce projet a été réalisé de février 2019 à janvier 2020 pour améliorer la compréhension du phénomène d'eaux vertes à *Picochlorum* sur les cinq stations Marseillansurface, Marseillan-fond, Bouzigues-surface, Bouzigues-fond, et Crique de l'Angle dans la lagune de Thau (Figure 10). Un suivi spatio-temporel hydrobiologique bimensuel des masses d'eau, incluant l'analyses des paramètres physicochimiques (oxygène, température, salinité, nutriments) a été réalisé et un suivi approfondi sur Bouzigues-surface a permis l'observation des composantes microbiennes planctoniques incluant les procaryotes et les eucaryotes autotrophes et hétérotrophes. Les méthodes utilisées sont décrites ci-dessous.



4.3.1 Concentration en oxygène dissous

Le suivi des concentrations en oxygène dissous a été réalisé sur les stations Bouzigues et Marseillan entre le 4 juin 2019 et le 9 février 2020 à 2 profondeurs : 1 mètre sous la surface et à 1 mètre au-dessus du fond. Quatre enregistreurs HOBO U26-001 (PROSENSOR) ont été déployés pour des mesures haute fréquence (1 heure à heure fixe). Les capteurs optiques ont préalablement été calibrés à l'aide d'une solution à saturation d'oxygène (eau de qualité MilliQ saturée en air à l'aide d'un bulleur) et d'une solution à 0%[O₂] (Sodium sulfite anhydre 98,5% pour analyse, ACROS Organic: 10 g. L⁻¹ dissous dans de l'eau MilliQ) en amont du déploiement et au moment du changement des capteurs. Les capteurs ont été nettoyés à l'aide d'un goupillon, toutes les semaines durant l'été, tous les 15 jours à l'automne et tous les mois l'hiver. Les données ont été récoltées à l'aide d'une navette étanche (U-DTW-1). Les mesures optiques de concentration en oxygène ont été corrigées *a posteriori* à partir du logiciel HOBOware à l'aide de mesures ponctuelles de salinité (MTW Cond 3310) et de pression (Meteociel ⁷Sète) réalisées en début et en fin de chaque série de récupération de données.

4.3.2 Biomasses chlorophylliennes fractionnées

La structure de taille associée à la biomasse chlorophyllienne a été évaluée au travers de mesures complémentaires de la biomasse totale et fractionnée sur 3 μ m et 20 μ m. Pour le fractionnement, 50 à 200 mL d'eau ont été filtrés sur des membranes Nuclepore de porosité de 3 μ m et des filtres Nylon Millipore de porosité de 20 μ m. L'eau brute et les filtrats ont ensuite été filtrés sur des membranes de fibre de verre Whatman GF/F (25 mm de diamètre, porosité 0,7 μ m). Les filtres ont été conservés à -20°C jusqu'à leur analyse. Les biomasses phytoplanctoniques ont été estimées par spectrofluorimétrie (Perkin-Elmer L650B) (Neveux & Lantoine 1993) et sont exprimées en μ g L⁻¹. Ces analyses ont permis d'estimer la biomasse phytoplanctonique totale et la biomasse fractionnée associée au pico- (< 3 μ m), au nano- (3-20 μ m) et au micro-phytoplancton (> 20 μ m).

La méthode de Neveux et Lantoine (1993) permet d'estimer les concentrations de chlorophylle *a* (Chl *a*), de chlorophylle *b* (Chl *b*), de chlorophylle *c* (Chl *c*), et de phéopigments (Pheo *a*). Les concentrations en chlorophylle *a* permettent de quantifier la biomasse phytoplanctonique totale. Les chlorophylles *b* et *c* sont des pigments accessoires présents respectivement chez les organismes photosynthétiques verts (Chlorophytes, Euglénophytes) et les organismes photosynthétiques brun-dorés (en particulier Diatomées et Dinoflagellés).

4.3.3 Abondances du bactérioplancton, du pico-, et du nano-phytoplancton

3.4.3.1. Abondances du bactérioplancton

Les abondances bactériennes ont été déterminées par cytométrie en flux (FACSCalibur, Becton Dickinson, équipé d'un laser d'une longueur d'excitation de 488 nm). Pour la quantification des bactéries hétérotrophes qui ne possèdent pas de fluorescence naturelle, les échantillons ont été préalablement marqués à l'aide d'un marqueur fluorochromique, marqueur de l'ADN et de l'ARN (Syber Green-I). Il est susceptible de marquer toutes les cellules présentes. Cette méthode permet de discriminer les populations bactériennes en fonction de leur fluorescence liée à leur contenu génétique marqué (FL1) et à la diffraction lumineuse. Les échantillons d'eau prélevés (1 mL) ont été fixés au formaldéhyde (concentration finale de 2%) puis plongés dans l'azote liquide (Troussellier et al. 1995) et conservés à -80°C. Pour l'analyse des bactéries hétérotrophes, le

⁷ https://www.meteociel.fr/



marqueur fluorochromique Syber Green-I a été ajouté (5 μ L d'une solution stock diluée au 1/10^e) dans 200 μ L d'échantillon décongelé. Les échantillons marqués ont été mis à incuber à l'obscurité et au réfrigérateur pendant 15 minutes. Au moment de l'analyse au cytomètre, des standards internes (billes) ont été ajoutés à l'échantillon pour, d'une part connaître la taille relative des cellules étudiées (billes calibrées 1 et 2 μ m), et d'autre part calculer le volume d'échantillon analysé (billes TruCount de concentration connue). Les temps d'acquisition des échantillons (1 mL) sont de 1 à 3 min. Les abondances bactériennes sont exprimées en 10⁶ cellules mL⁻¹.

3.4.3.2 Abondances du pico- et du nano-phytoplancton

Les abondances du picophytoplancton ($\leq 3 \mu m$) et du nanophytoplancton (3-20 μm) ont été déterminées par cytométrie en flux (FACSCalibur, Becton Dickinson, équipé d'un laser d'une longueur d'excitation de 488 nm). La cytométrie permet de discriminer des populations phytoplanctoniques (Figure 11) en fonction de leur fluorescence naturelle liée à leurs caractéristiques pigmentaires (chlorophylle et phycoérythrine) et de leur diffraction lumineuse (FSC, associé à la taille cellulaire). Les cellules phytoplanctoniques eucaryotes sont discriminées sur la base de la fluorescence rouge (FL3, chlorophylle *a*) et de la diffraction lumineuse. Deux groupes ont ainsi été identifiés : les picoeucaryotes autotrophes (PEUK, $\leq 3 \mu m$) et le nanophytoplancton (NANO, 3-20 μm). Les picocyanobactéries (CYAN) sont discriminées sur la base de leurs fluorescences rouge (FL3) et orange (FL2, phycoérythrine) et de leur taille ($\leq 1 \mu m$).

Les échantillons d'eau prélevés (1 mL) ont été fixés au formaldéhyde (concentration finale de 2%) puis plongés dans l'azote liquide (Troussellier et al. 1995) et conservés à -80°C. Les temps d'acquisition des échantillons sont de 3 à 6 min (Bec et al 2011). Les abondances phytoplanctoniques sont exprimées en 10⁶ cellules L⁻¹.



Figure 11 : Cytogrammes obtenus pour des échantillons prélevés à Bouzigues le 15 janvier 2019 (A) et le 17 juin 2019 (B). On différencie 2 populations de picoeucaryotes autotrophes (PEUK1 et PEUK2) et une population de picocyanobactéries riches en phycoérythrine (PE-CYAN) au sein du picophytoplancton. A la date du 15 janvier, la population PEUK2 très abondante et de taille inférieure à 3 µm correspond très probablement à la population de Picochlorum.

4.3.4 Abondances et taxonomie du protozooplancton

Les prélèvements bimensuels dédiés à l'étude du protozooplancton incluant les microorganismes prédateurs comme les flagellés hétérotrophes, les ciliés ou encore les organismes



4.3.4.1 Flagellés hétérotrophes et Aphelidium-like

Le volume de 30 mL d'échantillon a été fixé avec du formol (filtré sur 0,2 µm) à la concentration finale de 4% et conservés à 4°C à l'obscurité jusqu'à l'analyse.

Les microorganismes hétérotrophes comprenant les flagellés hétérotrophes ainsi qu'un microorganisme hétérotrophe, d'une apparence microscopique proche des amibes, nommé ici *Aphelidium*-like, ont été dénombrés. Les flagellés hétérotrophes ont été également mesurés par classes de taille (2-5 μ m, 5 -10 μ m et >10 μ m) après un marquage au DAPI (4', 6'-diamidino-2phenyindole hydrochloride) pour une concentration finale de 2,5 μ g mL⁻¹ (Sherr et al. 1993). Le DAPI est un fluorochrome qui se fixe sur les bases A-T de l'ADN. Lorsqu'il est excité sous lumière ultra-Violette (UV) avec le filtre DAPI (excitation 350/50nm et émission 460/50 nm), il réémet une fluorescence bleue proportionnelle au nombre de molécules fixées sur l'ADN. Le DAPI marque tous les micro-organismes qui contiennent de l'ADN qu'ils soient hétérotrophes comme les bactéries, les flagellés ou les *Aphelidium*-like, ou autotrophes comme le pico- ou nanophytoplancton. Afin de distinguer les micro-organismes hétérotrophes ayant une fluorescence bleue de ceux contenant de la chlorophylle, on excite l'échantillon avec le filtre Y5 (excitation 620/60 nm et émission 700/76nm) où la chlorophylle *a* émet naturellement une fluorescence rouge.

L'échantillon marqué a été filtré sur un filtre Nuclepore noir en polycarbonate (0,8 µm, diamètre 25 mm) et analysé avec un microscope à épifluorescence motorisé LEICA/DM6 au grossissement x1000 (objectif à huile X100 : PL APO, ouverture numérique 0,7-1,40, et distance de travail 0,09 mm) avec une lampe metal halide. L'imagerie a été effectuée avec la caméra monochrome LEICA DFC9000 GT via le logiciel LASX.

Le comptage a été effectué en prenant des champs au hasard jusqu'à l'obtention de 100 individus environ lorsque cela était possible.

Les résultats de protozooplancton sont exprimés en nombre d'individus par litre (ind. L⁻¹).

4.3.4.2 Ciliés

Un volume de 100 cm³ d'échantillon a été fixé au Lugol artisanal à la concentration finale de 2% et conservés à 4°C à l'obscurité jusqu'à l'analyse. Les ciliés aloriqués et les Tintinnides ont été dénombrés et identifiés (classes ou genres) selon la technique de sédimentation d'Utermöhl (Utermöhl 1958). L'échantillon prélevé est homogénéisé et le volume de 100 cm³ est versé dans une cuve à sédimentation, puis laissé au repos au moins 24 h (à l'obscurité), pendant lesquelles les cellules sédimentent sur le fond de la cuve de façon homogène. L'observation du fond de la cuve est faite au microscope inversé (Olympus IX-70) en lumière blanche et contraste de Nomarski. Les comptages sont effectués sur une demi-cuve Utermöhl avec l'objectif x40 (UPlanFl, ∞ /0,17).

4.3.5 ADN environnemental

L'ADN environnemental a été suivi à une fréquence bimensuelle uniquement sur la station de Bouzigues-surface.



4.3.5.1 Filtrations séquentielles d'eau au laboratoire

Chaque jour de prélèvement, les microorganismes présents dans les échantillons d'eau ont été collectés par filtration séquentielle. Trois prélèvements de 150 cm³ ont été filtrés sur 3 membranes Polycarbonate Whatman Nuclepore Track-Etch de porosité de 3 μ m. Puis, des volumes de 15 cm³ de filtrat ont été filtrés sur des membranes Polycarbonate Track Etch (PCTE) avec de porosité de 0,2 μ m en triplicat. Les filtres ont été conservés dans un tube Eppendorf de 2 cm³ à - 80°C.

4.3.5.2 Extraction d'ADN environnemental et purification

L'extraction d'ADN total des communautés sur filtre a été réalisée par l'approche phénol/chloroforme (Sambrook et al. 1989). Le protocole inclut la resuspension des cellules dans un tampon TEN (10 mM Tris pH 8.0, 150 mM NaCl, 10 mM EDTA) puis une lyse à 37°C pendant 30 min dans le tampon SDS-EB (100 mM Tris pH 8.0, 400 mM NaCl, 40 mM EDTA, 2% SDS) en présence de RNase A. Les ADNs ont été extraits grâce à un mélange contenant du phénol, du chloroforme et de l'alcool isoamylique (ratio de 25:24:1). Après précipitation en présence d'isopropanol, les ADN ont été lavés en éthanol 70%. Les culots d'ADN précipités ont été séchés à l'air libre puis repris dans un tampon Tris-EDTA, pH 8,0.

Les ADN issus d'un même triplicat ont été mélangés ensemble puis purifiés grâce au kit OneStep PCR Inhibitor Removal (Ozyme).

4.3.5.3 Amplification et séquençage (échantillons décembre 2018-janvier 2019)

La région variable V4 du gène codant pour la sous-unité 18S de l'ARN ribosomal a été amplifiée en utilisant les amorces 5'-AATTCCAGCTCCAATAGCGTATAT-3' (sens) et 5'-TTTCAGCCTTGCGACCATAC-3' (antisense) qui permettent d'amplifier les séquences V4 de diatomées et de chlorophytes (Stoeck et al. 2010). Les amplicons générés ont été séquencés en utilisant la méthode de Sanger par la Société Eurofins Genomics (Cologne, Allemagne).

4.3.5.4 Suivi de la diversité eucaryote (échantillons Overte)

La région variable V4 du gène codant pour la sous-unité 18S de l'ARN ribosomal a été amplifiée en utilisant les amorces universelles spécifiques aux eucaryotes suivantes : TAReuk454FWD1 (CCAGCASCYGCGGTAATTCC) et TAReukREV3mo (ACTTTCGTTCTTGATYRATGA) (Stoeck et al. 2010). Les amplicons obtenus ont ensuite été séquencés en utilisant la chimie V3 (Illumina) sur un séquenceur MiSeq par la Société LGC Genomics basée à Berlin (Allemagne). Les séquences sens et antisens obtenues ont été assemblées puis regroupées sous forme d'ASVs (Amplicon Sequence Variants, analogues des Operational Taxonomic Units (OTUs)) et identifiées aux différents niveaux taxonomiques eucaryotes en utilisant la base de données PR2 (Guillou et al. 2013). Ces analyses ont été effectuées sous le logiciel R version 3.6.2 en utilisant la librairie « dada2 » (Callahan et al. 2016), la librairie « phyloseq » (McMurdie & Holmes 2013).

4.3.6 Méthode de diagnostic des macrophytes

Le suivi du compartiment « macrophytes » a été réalisé en juin 2019 sur 36 stations de la lagune de Thau (Figure 41), selon le protocole mis en œuvre dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE)(Ifremer 2013, MTES 2018). La mise en œuvre de ce diagnostic a pour but de caractériser l'impact des phénomènes de malaïgue de 2018 et d'eaux vertes de 2018-2019 sur la biocénose benthique et plus particulièrement sur les communautés macroalgales et les herbiers à magnoliophytes.



- Les espèces de référence : la plupart des phanérogames marines (dont les herbiers de zostères) et les algues polluo-sensibles,
- Les autres espèces, incluant les algues opportunistes.

L'évolution vers des écosystèmes dégradés par l'eutrophisation se traduit par une succession de communautés de macrophytes : les espèces de référence sont remplacées par des espèces opportunistes ou dérivantes, caractérisant alors une perte de la qualité du milieu.

L'observation des macrophytes a été réalisée en scaphandre autonome.

Trois étapes d'observation sont nécessaires :

- Estimation du recouvrement total par les macrophytes (pourcentage de la surface couverte par les macrophytes sur la surface explorée) ;
- Identification des groupes de macrophytes homogènes dans leur composition et estimation du pourcentage relatif de chaque groupe par rapport à l'ensemble de la couverture végétale;
- Estimation de l'abondance relative des espèces prépondérantes au sein de chaque groupe (avec une attention particulière pour les espèces de référence).

La trajectoire du plongeur s'effectue en cercle autour du point GPS de la station échantillonnée. Une corde de 10 m est fixée à un mouillage matérialisant le point de suivi et détermine le rayon du cercle effectué par le plongeur. En considérant 1 m de visibilité de chaque côté du plongeur, la surface observée est d'environ 120 m² (Figure 12). Cette étape est réalisée par deux plongeurs différents, afin de pouvoir comparer les observations.



Figure 12: Représentation de la zone d'observation (120 m² environ) des macrophytes en plongée subaquatique (vue du dessus).



Le diagnostic des macrophytes réalisé dans le cadre de la DCE permet d'aboutir à un indicateur d'état de la masse d'eau considérée. Chaque indicateur est retranscrit sous forme d'EQR (Ecological Quality Ratio) compris entre 0 et 1, 0 correspondant à un état « Mauvais » et 1 à un état « Très bon ».

Le calcul de l'EQR final, appelé EQRMAC dans les lagunes méditerranéennes poly- et eu-halines (salinité moyenne > 18 PSU), dépend de 3 variables nommées « métriques » :

(1) le pourcentage moyen de « recouvrement végétal total (RT) » par les macrophytes sur la masse d'eau. Cette métrique définit à elle seule l'indicateur d'abondance (EQRa) ;

(2) le pourcentage moyen de « recouvrement relatif par les espèces de référence » (RR) sur la masse d'eau (calculé uniquement lorsque le pourcentage de recouvrement en macrophytes (RT) est supérieur à 5%) ;

(3) la richesse spécifique moyenne (RS) de la masse d'eau.

Les deux métriques (RR) et (RS) permettent de définir l'indicateur de composition (EQRc).

L'indicateur final (EQRMAC) est basé sur le principe suivant : la présence d'espèces de référence, donc la composition, va définir essentiellement la classe de qualité du compartiment macrophyte de la station diagnostiquée. Cette qualité sera d'autant plus fortement déclassée que le recouvrement total sera inférieur à 50% (soit à partir d'un EQRa < 0,6 correspondant à la classe de qualité « moyen »). Ainsi, pour des EQRa inférieurs à 0,6, il y a un effet de déclassement qui s'accentue (fonction polynomiale) au fur et à mesure que l'on s'écarte du seuil Bon ou Moyen de l'EQRa.

Pour des EQRa supérieurs ou égaux à 0,6 (classe de qualité très bon et bon), la classe de qualité du compartiment macrophytes est égale à celle obtenue pour l'EQRc (EQRMAC = EQRc).

La grille de qualité de l'EQRMAC pour les macrophytes des lagunes poly- et eu-halines est présentée dans le Tableau 2 ci-dessous.

Tableau 2 : Grille de qualité pour l'indicateur macrophytes des lagunes poly- et eu-halines (EQRMAC).

EQRMAC	Très bon	Bon	Moyen	Médiocre	Mauvais
Lagunes poly- et euhalines	[1 - 0,8]]0,8 - 0,6]]0,6 - 0, 4]]0, 4 - 0,2]]0,2 - 0,00]

Ces métriques et les EQR peuvent être calculés par station, toutefois le diagnostic final est réalisé à l'échelle de la masse d'eau. Dans ce cas, les métriques (RT, RR et RS) obtenues pour chaque station sont moyennées pour obtenir les EQRa, EQRc et EQRMAC à l'échelle de la masse d'eau.

Le diagnostic des macrophytes réalisé en 2019 est présenté et comparé aux résultats des précédents diagnostics DCE macrophytes 2011, 2015, 2017 (Andral & Sargian 2010, Sargian et al. 2013, Witkowski Fanny Andral Bruno 2017, Bouchoucha et al. 2019). Les indicateurs retenus pour cette description sont :

- Le diagnostic macrophytes pour l'année 2019 pour les 36 stations de la lagune de Thau selon l'indicateur utilisé dans la DCE ;
- Le diagnostic macrophytes sur la lagune de Thau pour l'année 2019 selon l'indicateur utilisé dans la DCE;



- Une description de l'évolution des pourcentages de recouvrement totaux moyens par les macrophytes et de recouvrement relatif moyen des espèces de référence sur la lagune entre les précédentes années l'année 2019 ;
- Une description de l'évolution des pourcentages de recouvrement totaux moyens par les macrophytes et de recouvrement relatif moyen des espèces de référence par secteur géographique sur la lagune entre les précédentes années et l'année 2019.
- Une caractérisation de l'évolution des grands groupes de macrophytes (algues rouges, algues vertes, algues brunes, herbiers à magnoliophytes) sur la lagune et par secteur géographique en considérant le pourcentage de la surface observée sur l'ensemble des stations de la lagune et non uniquement sur la surface totale végétalisée tel que cela est fait dans le protocole DCE. Nous parlerons alors de « recouvrement brut » pour chaque groupe de macrophytes (comprenant pour chacun la part des espèces de référence) en considérant la surface réelle occupée par les macrophytes de référence sur l'ensemble de la lagune.
- Une caractérisation de l'évolution des espèces de référence par secteur géographique.



5 Résultats et discussions

5.1 Évolution de la température de l'eau et de la salinité sur la période 2000-2019

A retenir : La température de l'eau et la salinité de la lagune de Thau évoluent sur la période 2000-2019 selon les tendances ci-dessous :

- Les salinités affichent une tendance à l'augmentation sur cette période (diminution des précipitations et augmentation de la température) à Bouzigues et à Marseillan. Les salinités les plus élevées sont mesurées à Marseillan dans l'Ouest de la lagune avec des pics de salinité récurrents entre 40 et 42,9 depuis 2010. L'évolution des sursalinités (≥ 40 PSU) montre une diminution de leur fréquence annuelle mais une augmentation de leur intensité et de leur durée (durées de 80 à 110 jours sur la période 2012-2019). Malgré ces tendances, une grande variabilité des gammes de salinité s'exprime, en particulier lors des années pluvieuses telles que 2003, 2006, 2013, 2015 ou 2018.

- Concernant les données de température de l'eau, les moyennes annuelles (comme les minimums et les maximums) expriment une tendance à l'augmentation (+1,6°C entre 2000 et 2019) à Marseillan et à Bouzigues, en particulier depuis 2016. Compte tenu de la faible fréquence d'acquisition des données historiques de température de l'eau (fréquence bimensuelle), il est recommandé d'utiliser de la donnée haute fréquence (données horaires) pour permettre de caractériser finement les évènements de canicules marines à venir et leurs effets.

5.1.1 Séries temporelles de salinité

Une tendance nette à l'augmentation des minimas et des maximas de salinité sur la période 2000-2019 a été constatée à Marseillan et à Bouzigues sauf pour l'année 2018 (Figure 13). On observe que les niveaux de salinité ont dépassé le seuil de 40 de plus en plus fréquemment depuis 2006 sur les deux sites avec une intensité et une durée plus grandes à Marseillan. La figure 14 montre que les maximas de salinité à Marseillan sont passés de 40,4 en 2000, 39,9 en 2001 et 40,3 en 2002 à 42,9 en 2016, 42,0 en 2017, 39,2 en 2018 et 42,2 en 2019.

Les maximums de salinité ont été mesurés en été et à l'automne alors que les minimas étaient en général en hiver et au printemps entre les mois de décembre et mai. La salinité a fluctué annuellement de manière synchrone sur les deux sites Marseillan (Figure 13a) et Bouzigues (Figure 13b) selon les saisons. Les moyennes annuelles entre les 2 sites étaient très proches alors que l'amplitude des valeurs de salinité étaient plus étendue à Marseillan (Figure 14).





Figure 13 : Mesures bimensuelles de salinité REPHY sur la période 2000-2019 à (A) Marseillan et (B) Bouzigues. La ligne rouge représente le seuil à 40 PSU et la ligne violette représente le seuil à 42 PSU.

Les moyennes annuelles de salinité comme les minimums et les maximums ont exprimé une tendance à l'augmentation à Marseillan et à Bouzigues (Figure 14).



Figure 14 : Mesures annuelles minimales, maximales et moyennes de salinité REPHY sur la période 2000-2019 à (A) Marseillan et (B) Bouzigues.

5.1.2 Identification des sursalinités

Du point de vue des sursalinités estimées, la station Marseillan a exprimé une plus grande sensibilité que Bouzigues (Figure 15). La station Marseillan a été plus impactée par les stress de salinité dès les années 2000 alors que Bouzigues a été impactée à partir de 2005. La station Marseillan a subi 3 stress de salinité annuels d'intensités moyennes entre les années 2005 à 2011. Entre 2012 et 2019, des évènements annuels uniques de sursalinités de longues durées ont été estimés sur des périodes allant de 80 à 110 jours à Marseillan (Figure 15a). Bien que les stress de salinité aient été moins exprimés sur le site de Bouzigues, il y a eu entre 68 et 74 jours de sursalinités au-dessus du seuil de 40 soit sous la forme d'un évènement unique de longue durée en 2016 et 2019, soit sous la forme de 4 évènements en 2017.



Figure 15 : Estimation de sursalinités au seuil de 40 PSU à Marseillan (A) et Bouzigues (B) entre 2000 et 2019. Estimations faites sur la base d'interpolations journalières des données bimensuelles du REPHY. L'indicateur de sursalinité (taille du cercle) est calculé en sommant les différences quotidiennes entre les salinités mesurées et le seuil fixé (seuil de 40 PSU) sur l'année sur les périodes de dépassement du critère. Cet indicateur indique aussi le nombre de périodes au-dessus du seuil sur une année (couleurs des points).

5.1.3 Séries temporelles de température de l'eau en surface

L'analyse des séries temporelles des températures de l'eau en surface, issues de l'observatoire du REPHY a permis de comparer les dynamiques des sites de Bouzigues et Marseillan entre 2000 et 2019 (Figure 16). Des stress de températures de fortes intensités (température de l'eau > 27,5°C) ont été observés sur les deux sites en 2003, 2006, 2015 et 2019. Aucun pic de température de l'eau n'a été en revanche mis en évidence par les mesures REPHY en 2018. Cela s'explique par la fréquence bimensuelle des mesures qui constitue une limitation importante visà-vis de nos interprétations de ces séries de données. Les stress de chaleur dont la durée est inférieure à la fréquence d'échantillonnage risquent de ne pas être observables. Il est donc nécessaire d'utiliser des données haute-fréquence (données horaires) pour percevoir les pics de température.



Figure 16 : Mesures bimensuelles de températures de l'eau en surface sur la période 2000-2019 à (A) Marseillan et (B) Bouzigues (données REPHY).

Eaux vertes à Picochlorum en lagune de Thau - 29.06.2021

Les moyennes annuelles de température de l'eau comme les minimums et maximums ont exprimé une tendance à l'augmentation à Marseillan et à Bouzigues, en particulier depuis 2016 (Figure 17). A Marseillan, les températures annuelles moyennes sont passées de 16,2°C en 2000 à 17,8°C en 2019. A Bouzigues, les températures annuelles moyennes sont passées de 16,0°C en 2000, à 16,3°C en 2010 puis à 17,6°C en 2019.



Figure 17 : Mesures annuelles minimales, maximales et moyennes de températures de l'eau en surface sur la période 2000-2019 à (A) Marseillan et (B) Bouzigues (données REPHY).

5.1.4 Identification des canicules marines

Sur la Figure 18, les stress thermiques au-dessus de 27,5°C ont été plus exprimés à Marseillan qu'à Bouzigues. A Marseillan, les stress de température ont été estimés à 15 jours en 2003 et 20 jours en 2006 alors qu'à Bouzigues ils ont été estimés à 11 jours en 2003 et 18 jours en 2006. Les stress thermiques les plus forts sur ces vingt dernières années ont été enregistrés en 2006 à Bouzigues et à Marseillan. En 2019, les stress thermiques au-dessus de 27,5°C ont été des événements uniques à Bouzigues et Marseillan et de plus fortes intensités à Marseillan. Des stress thermiques de moindre longueur (≤ 10 jours) ont été également mis en évidence en 2013 à Bouzigues et en 2015 à Marseillan. Aucun stress thermique n'a été en revanche mis en évidence par les mesures REPHY en 2018. La fréquence bimensuelle des mesures a constitué une limitation importante vis-à-vis de nos interprétations de ces séries de données. Les stress de chaleur dont la durée a été inférieure à la fréquence d'échantillonnage risquent de ne pas être observables. Il sera donc nécessaire d'utiliser des données haute-fréquence pour améliorer l'étude des stress de température.



Figure 18 : Estimations de stress thermique au seuil de 27,5°C dans l'eau (A) à Marseillan et (B) à Bouzigues entre 2000 et 2019. Estimations faites sur la base d'interpolations des données bimensuelles du REPHY. L'indicateur de stress thermique (taille du cercle) est calculé en sommant les différences entre les salinités mesurées et le seuil fixé (seuil de 27,5°C) sur l'année sur les périodes de dépassement du critère. Cet indicateur indique aussi le nombre de périodes audessus du seuil sur une année (couleurs des points)

5.2 Bilan hydrobiologique sur les années 2017, 2018 et 2019

5.2.1 Précipitations et salinités

L'année 2017 a été caractérisée par des faibles précipitations et des salinités élevées (41,2 à Marseillan-surface et 40,5 à Bouzigues-surface) jusqu'en hiver (Figure 19). Au contraire, les précipitations intenses et fréquentes du début de l'année 2018 (entre le 7 janvier 2018 et le 8 février 2018 puis entre le 27 février 2018 et le 18 mars 2018) ont entraîné une diminution de la salinité passant de 40,9 à 32,4 le 24 avril 2018 à Marseillan-Surface et passant de 40,1 à 31,8 le 4 juin 2018 à Bouzigues-surface.

Les précipitations printanières entre le 10 avril 2018 et le 13 juin 2018 étaient principalement des pluies orageuses. Les orages estivaux entre le 16 et le 21 juillet 2018 puis le 12 août 2018 ont limité l'augmentation des salinités estivales à des niveaux inférieurs à 38,5 à Marseillan-surface et 38,2 à Bouzigues-surface. Les précipitations associées à des épisodes méditerranéens intenses entre le 6 octobre 2018 et le 9 novembre 2018 ont fait passer la salinité de 38,5 à Marseillan-surface surface et 38,2 à Bouzigues-surface à 35,9 sur les deux points.

En 2019, les faibles précipitations observées de l'hiver à l'été ont induit une forte augmentation de salinité (42,2 à Marseillan-fond le 9 septembre 2019) jusqu'à l'automne. Des pluies diluviennes en octobre 2019 (cumuls mensuels de 140 mm) et fortes en novembre 2019 ont diminué la salinité jusqu'à 36,4 à Bouzigues-surface et 37,3 à Bouzigues-fond en janvier 2020.


Figure 19: (A) précipitations à la station Météo-France de Sète, évènements remarquables de pluie(rectangle violet) et (B) salinité en lagune de Thau sur les années 2017, 2018 et 2019.

5.2.2 Nutriments

A retenir : L'année 2017, chaude et sèche en termes de climat, nous sert de référence au niveau hydrobiologique puisqu'elle est antérieure au phénomène des eaux vertes. L'année 2018 était atypique par sa canicule, ses précipitations et la malaïgue estivale alors que l'année 2019, également chaude et sèche, a marqué le retour à l'état hydrobiologique antérieur. Les nutriments azotés et phosphorés ont été en faibles concentrations en 2017. Le contexte hydroclimatique de 2018 a induit une augmentation des concentrations avec une succession d'apports ponctuels et massifs de nutriments (par lessivage des sols, malaïgue ou déversements des réseaux saturés) jusqu'au début de l'année 2019, où les concentrations en nutriments ont diminué pour retrouver les niveaux de l'état de référence observé en 2017. Des fortes concentrations en nutriments (février et mars 2019), non associées à des évènements de pluie, des déversements ou reminéralisation suite à la malaïgue, sont probablement reliables aux effondrements d'efflorescences de *Picochlorum* et à la reminéralisation de la matière organique de l'efflorescence. Les concentrations en silicates ne sont pas apparues limitantes pour le développement phytoplanctonique excepté sur des courtes périodes d'efflorescence de diatomées.

5.2.2.1 Nutriments azotés

La Figure 20 montre le lien entre les précipitations, les températures et les concentrations en nutriments azotés (NH₄ et NO₂+NO₃). Une succession de perturbations climatiques (précipitations et canicules) a entraîné un déséquilibre des concentrations en nutriments azotés, avec des pulses nutritifs de NH₄ et de NO₂+NO₃ sur les années 2018 et 2019.



Figure 20 : (A) précipitations à la station Météo-France de Sète, évènements remarquables de pluie (rectangles violets), (B) températures et évènements de canicules (rectangles jaunes), et (C) nutriments azotés dans la lagune de Thau sur les années 2017, 2018 et 2019.

En 2017, les faibles précipitations n'ont pas induit d'apports massifs de nutriments azotés sur les stations Bouzigues-surface et Marseillan-surface. En 2017, les concentrations sont restées faibles sur la période suivies (à partir du 10 avril 2017), inférieures à 1,5 µmol L⁻¹. En 2018, les concentrations en NH₄ ont varié de 0,05 µmol L⁻¹ au printemps jusqu'à 6,5 µmol L⁻¹ le 13 aout 2018 à Bouzigues-surface. Cette valeur maximale était en lien avec la canicule marine et la malaïgue. Un second pic de NH₄ (3,88 µmol L⁻¹) le 06 novembre 2018 est synchrone aux précipitations intenses de fin octobre et début novembre (qui ont également engendré des déversements issus des réseaux saturés⁸). D'une manière générale, les concentrations en NH₄ au site de Marseillan-surface sont restées inférieures à celles de Bouzigues-surface sur 2017, 2018 et 2019.

En 2019, les sites Bouzigues-fond et Bouzigues-surface ont subi cinq pics de NH₄ les 11 février, 23 avril, 17 juin, 26 août (Bouzigues-fond seulement) et 23 septembre. On note que les pics de NH₄

⁸ VigiThau/plateforme collaborative du SMBT



Concernant les concentrations en NO₂+NO₃, les quantités sont restées inférieures à 0,5 µmol L⁻¹ à Bouzigues et à 0,15 µmol L⁻¹ à Marseillan sur la période suivie en 2017, alors qu'en 2018 un premier pic a été mesuré le 13 mars à 5,38 µmol L⁻¹ à Bouzigues-surface et 1,74 µmol L⁻¹ à Marseillan-surface. Un second pic de NO₂+NO₃ (3,96 µmol L⁻¹) a été mesuré le 6 novembre 2018 à Bouzigues-surface associé également à un pic d'ammonium et à une période de pluies intenses. En 2019, le premier pic de NO₂+NO₃ a été enregistré de manière synchrone sur les 5 stations (Marseillan-surface, Marseillan-fond, Bouzigues-surface, Bouzigues-fond et Crique de l'Angle) et n'a pas été relié à des conditions hydroclimatiques particulières (précipitations ou températures élevées. Un pic de moindre importance relié à de faibles précipitations a été mesuré le 2 décembre 2019 sur Crique de l'Angle (2,23 µmol L⁻¹) et Bouzigues-surface (2,86 µmol L⁻¹). Les concentrations en NO₂+NO₃ sont restées faibles toute l'année 2019 sur les sites de Marseillan-fond et Marseillan-surface. En janvier 2020, un pic de NO₂+NO₃ à 4,4 µmol L⁻¹ a été mesuré sur Bouzigues-surface.

5.2.2.2 Nutriments phosphatés

La Figure 21 permet de montrer l'augmentation des apports de phosphate dans la lagune de Thau en 2018 et 2019 avant l'initiation d'un retour à l'équilibre en janvier 2020.

D'une manière générale, l'année 2017 a vu ses concentrations en PO₄ inférieures à 0,15 μ mol L⁻¹. En 2018, la canicule estivale a eu un effet sur l'augmentation des concentrations en PO₄, variant de 0,04 μ mol L⁻¹ à un pic de 0,44 μ mol L⁻¹ le 18 août 2018 à Marseillan-surface (augmentation liée à la malaïgue) alors qu'à Bouzigues-surface l'augmentation a été progressive jusqu'au 3 décembre 2018 où la valeur maximale a été atteinte (0,24 μ mol L⁻¹).

Le début de l'année 2019 s'est illustré par des concentrations plus élevées sur tous les sites (Crique Angle = 0,22 µmol L⁻¹, Bouzigues-surface = 0,24 µmol L⁻¹, Bouzigues-fond = 0,19 µmol L⁻¹, Marseillan-surface = 0,22 µmol L⁻¹, Marseillan-fond = 0,20 µmol L⁻¹), qu'à la fin de l'année précédente ou l'on retrouve des concentrations inférieures à 0,11 µmol L⁻¹. Il faut attendre le 7 mai 2019 pour que la concentration de PO₄ revienne à des niveaux très faibles autour de 0,02 µmol L⁻¹. Les vagues de chaleur et canicules de l'été 2019 ont entraîné une nouvelle augmentation des concentrations en PO₄ dès le 17 juin 2019 pour atteindre un pic le 15 juillet 2019 sur les points Bouzigues-surface (0,26 µmol L⁻¹), Crique de l'Angle (0,24 µmol L⁻¹) et Bouzigues-fond (0,23 µmol L⁻¹) alors que les stations Marseillan-fond et Marseillan -surface ont été moins impactés et sont restées à des concentrations autour de 0,11 µmol L⁻¹. Un pic synchrone sur tous les sites, de moindre amplitude, a été enregistré le 23 septembre 2019 correspondant à un évènement de pluies intenses. En janvier 2020, le retour à des concentrations inférieures à 0,1 µmol L⁻¹ a été enregistré sur tous les sites sauf à Bouziguessurface (0,15 µmol L⁻¹).



Figure 21 : (A) précipitations à la station Météo-France de Sète, évènements remarquables de pluie (rectangles violets), (B) températures (en °C) et évènements de canicules (rectangles jaunes) et (C) nutriments phosphatés dans la lagune de Thau sur les années 2017, 2018 et 2019.

5.2.2.3 Nutriments silicatés

Les concentrations en silicates ont été la plupart du temps supérieures à 2 µmol L⁻¹ sur les 3 années 2107, 2018 et 2019 (Figure 22). Des concentrations maximales ont été mesurées entre 30 et 35 µmol L⁻¹ sur la période automne hiver 2018-2019 et sur la période estivale caniculaire de 2019 alors que les concentrations minimales ont été mesurées d'avril à juin 2019. Pendant les étés 2018 et 2019, les silicates n'étaient pas strictement reliés aux évènements climatiques mais principalement à la dynamique du phytoplancton, en particulier à la dynamique temporelle des diatomées dont la composition cellulaire du frustule est associée à la consommation de la silice. Les concentrations en silicates ne sont pas apparues limitantes pour le développement phytoplanctonique excepté sur des courtes périodes d'efflorescence de diatomées autour du 7 mai 2018 à Bouzigues-surface, du 8 avril 2019 au 17 juin 2019 et du 4 novembre 2019 au 18

fremer



novembre 2019. La Figure 22 permet de relier les évènements de canicules à des augmentations de concentrations en silicates.

Figure 22 : (A) précipitations à la station Météo-France de Sète, évènements remarquables de pluie (rectangles violets), (B) températures et évènements de canicules (rectangles jaunes), et (C) nutriments silicatés dans la lagune de Thau sur les années 2017, 2018 et 2019.

lfremer



5.2.3 Chlorophylle *a*

A retenir : Les concentrations en chlorophylle sont connues pour être faibles (en général, inférieures à 3 μg L⁻¹) au niveau des zones conchylicoles de Bouzigues et de Marseillan en lagune de Thau. Cependant, un pic de chlorophylle *a* extraordinaire et inédit entre novembre 2018 et janvier 2019 a été mesuré à 26,8 μg L⁻¹ à Marseillan et à 26,3 μg L⁻¹ à Bouzigues le 3 décembre 2018. Le caractère extraordinaire du pic a résidé dans son intensité, dans sa durée et dans les 4 rebonds qui ont suivi en 2019. Ce pic de chlorophylle *a* a été en lien avec de diffuses et fortes concentrations en nutriments azotés et phosphorés, habituellement limitants, qui ont permis de produire une biomasse phytoplanctonique massive.

En 2017, les moyennes annuelles des concentrations en Chl *a* sont restées faibles (Figure 23), et légèrement supérieures à Bouzigues $(0,9 \pm 0,7 \ \mu g \ L^{-1})$ par rapport à Marseillan $(0,6 \pm 0,4 \ \mu g \ L^{-1})$. En 2017, 3 pics de Chl *a* de faibles concentrations ont été enregistrés à Bouzigues le 3 janvier (2,0 $\ \mu g \ L^{-1}$), le 27 février (2,6 $\ \mu g \ L^{-1}$) et entre le 19 juin et le 3 juillet (2,1 $\ \mu g \ L^{-1}$) en lien avec des concentrations plus élevées en NH₄ pour ce dernier. Ces pics de Chl *a* mesurés à Bouzigues n'ont pas été observés à Marseillan. En fin d'année 2017, un pic de Chl *a* a été en lien avec une concentration en NH₄ autour de 2 $\ \mu mol \ L^{-1}$ à Bouzigues.

Concernant l'année 2018, les concentrations en Chl *a* ont été similaires (1,70 µg L⁻¹) le 13 mars 2018, à Bouzigues et Marseillan et associées à des concentrations plus élevées en NO₂+NO₃. Un second pic de Chl *a* a été observé au printemps, entre le 04 avril et le 19 avril 2018 avec des concentrations de Chl *a* respectivement de 1,53 µg L⁻¹ et 1,77 µg L⁻¹. A partir du 2 juillet 2018, des concentrations de Chl *a* oscillant autour de 1 µg L⁻¹ jusqu'au 24 septembre à Bouzigues ont été relevées alors qu'un pic de 5,11 g L⁻¹ est mesuré à Marseillan-surface le 13 août 2018 en lien avec un pic de NH₄ (autour de 6 µmol L⁻¹). A partir de fin septembre, une augmentation de la biomasse phytoplanctonique a été observée de manière synchrone sur les deux sites et augmentant de manière exponentielle jusqu'à son maximum de 26,8 µg L⁻¹ à Marseillan et de 26,3 µg L⁻¹ à Bouzigues observé le 3 décembre 2018. Ce bloom phytoplanctonique long et intense s'est traduit par le phénomène d'eaux vertes à l'échelle entière de lagune de Thau. Ce pic exceptionnel de Chl *a* est, entre autres, en lien avec un pic de NH₄ le 6 novembre 2019 à Bouzigues-surface (3,88 µmol L⁻¹) et à Marseillan-surface (0,55 µmol L⁻¹).

Ce bloom s'est maintenu au début de l'année 2019 (26,0 µg L⁻¹ à Bouzigues-Surface et 24,3 µg L⁻¹ à Marseillan-Surface le 15 janvier 2019) puis a amorcé une phase de décroissance jusqu'au 25 février 2019 pour atteindre des concentrations de Chl *a* de 3,32 µg L⁻¹ à Marseillan et 2,01 µg L⁻¹ à Bouzigues. Au cours du printemps 2019, un second pic ayant son maximum de manière synchrone sur l'ensemble des 5 stations a été observé le 27 mars avec 6,65 µg L⁻¹ de Chl *a* à Marseillan et 5,12 µg L⁻¹ à Bouzigues. Ce second bloom a décru jusqu'au 23 avril où les concentrations sont revenues à des niveaux inférieurs à 2 µg L⁻¹. Un troisième pic d'une concentration de Chl *a* de 2,49 µg L⁻¹ a été mesuré le 3 juin 2019 à Bouzigues, sans biomasse équivalente à Marseillan (0,69 µg L⁻¹). Au cours de l'été 2019, une augmentation de la biomasse phytoplanctonique a été observée, s'étendant du 1^{er} juillet au 9 septembre principalement à Bouzigues et atteignant son maximum 8,58 µg L⁻¹ le 15 juillet 2019 pour redescendre entre 4,50 µg L⁻¹ le 29 juillet et 4,36 µg L⁻¹ le 12 août. A Marseillan, les concentrations en chlorophylle sont restées inférieures à 2 µg L⁻¹ sur cette même période. A l'automne, un 5^{ième} pic synchrone à Bouzigues (6,51 µg L⁻¹) et à Marseillan (2,49 µg L⁻¹) a eu lieu le 4 novembre 2019.



Figure 23 : (A) Concentrations en chlorophylle a totale REPHY ($\mu g L^{-1}$) et efflorescences phytoplanctoniques basées sur les biomasses de chlorophylle a (rectangles verts), (B) concentrations en chlorophylle a totale OVERTE ($\mu g L^{-1}$) et (C) nutriments azotés dans la lagune de Thau sur les années 2017, 2018 et 2019

Les périodes de faibles concentrations en chlorophylle *a*, en particulier au cours de l'année 2017 et jusqu'à l'été 2018 où les concentrations en PO₄ n'ont pas dépassé 0,1 μ mol L⁻¹, ont montré le caractère limitant du phosphate dans le système (Figure 24).

A partir de l'été 2018, une augmentation des concentrations en PO₄ à Marseillan-surface a eu lieu entre le 2 juillet 2018 et le 13 août 2018 où les concentrations en PO₄ ont atteint 0,44 µmol L⁻¹. Cette augmentation estivale des concentrations en PO₄ associée également à une augmentation en NH₄ (Figure 23) s'est traduite par une efflorescence phytoplanctonique amenant à des concentrations en Chl *a* de 5,1 µg L⁻¹ à Marseillan(a). Cette augmentation progressive des concentrations en PO₄ a également accompagné le bloom phytoplanctonique aboutissant à l'hiver 2018-2019 au phénomène des eaux vertes.

En 2019, avec la décroissance du bloom phytoplanctonique hivernal, le retour à des concentrations en PO₄ plus faibles s'est fait progressivement. Au cours de l'été 2019, l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique entre le 1^{er} juillet et le 13 août observée sur les 3 sites (7,71 µg L⁻¹ à Bouzigues-surface, 6,49 µg L⁻¹ à la Crique de l'Angle et 5,92 µg L⁻¹ à Bouzigues-fond) a été reliée à des concentrations en PO₄ respectivement de 0,26 µmol L⁻¹, 0,24 µmol L⁻¹ et 0,23 µmol L⁻¹. A l'automne 2019, le dernier pic de Chl *a* (6,51 µg L⁻¹ à Bouzigues



et 2,49 µg L⁻¹ à Marseillan) observé le 4 novembre a été associé à des concentrations de PO₄ inférieures à 0,1 µmol L⁻¹.

Figure 24 : (A) Concentrations en chlorophylle a totale REPHY (μ g L⁻¹) et efflorescences phytoplanctoniques basées sur les biomasses de chlorophylle a (rectangles verts), et (B) Concentrations en chlorophylle a totale OVERTE (μ g L⁻¹) et (C) nutriments phosphatés dans la lagune de Thau sur les années 2017, 2018 et 2019

De manière plus spécifique, la Figure 25 permet de relier les évènements d'efflorescences phytoplanctoniques associées au développement de diatomées aux variations de concentrations en silicates. Sur les 3 années 2017, 2018 et 2019, les concentrations en silicates ont été la plupart du temps supérieures à 2 µmol L⁻¹ et donc pas limitantes pour la croissance des diatomées. A la différence des apports en azote et phosphore, la dynamique des silicates n'est pas strictement reliée aux évènements climatiques (pluies, augmentation de la température) mais elle est davantage associée à la consommation (ou non) des silicates par les diatomées.

Les périodes d'efflorescence de diatomées autour du 7 mai 2018 à Bouzigues-surface, du 8 avril 2019 au 17 juin 2019 et du 4 au 18 novembre 2019 (cf. §5.2.4) ont été associées à des diminutions des concentrations en silicates dans la lagune. Ces valeurs maximales ont coïncidé avec le développement des eaux vertes dans la lagune, et traduisent la non consommation des silicates par l'efflorescence de *Picochlorum*. Des valeurs proches de 30 µmol L⁻¹ étaient à nouveau observées au cours de l'été 2019.







5.2.4 Abondances et composition du microphytoplancton

A retenir : L'analyse microscopique de la composition des communautés microphytoplanctoniques a révélé des changements au cours des années 2017, 2018 et 2019. Au sein des Diatomées, les genres *Chaetoceros spp.* et *Skeletonema spp.*, présents en 2017, se sont raréfiés en 2018 et 2019 au profit de *Leptocylindrus spp.*, *Cylindrotheca spp.* et *Pseudo-nitzschia spp.* La malaïgue de l'été 2018 a entrainé une forte modification de la composition des communautés phytoplanctoniques perdurant durant près d'une année complète.

Au sein des communautés microphytoplanctoniques, des changements de composition taxonomique ont été observés sur les 3 années 2017, 2018 et 2019 sur Bouzigues et Marseillan. A Bouzigues (Figure 26), le taxon *Chaetoceros* a été abondant au printemps et à l'été 2017 (autour de 100 000 cellules L⁻¹) et jusqu'au printemps 2018 (320 000 cellules L⁻¹). Au cours de l'été 2018, les abondances de *Chaetoceros* ont diminué drastiquement à partir du 2 juillet 2018 (8 000 cellules L⁻¹) pour rester à des abondances inférieures à 25 000 cellules L⁻¹ jusqu'à fin 2019. Au contraire, le taxon *Cylindrotheca* en faibles abondances (inférieures à 50 000 cellules L⁻¹) durant l'année 2017 et jusqu'en juillet 2018 est devenu très abondant à Bouzigues dès le 13 août 2018 (700 000 cellules L⁻¹) puis du 8 avril 2019 au 26 août 2019 (entre 600 000 et 680 000 cellules L⁻¹). Toujours sur le site de Bouzigues, *Pseudo-Nitzschia* a été abondant aux printemps et aux automnes 2017, 2018 et 2019 avec des efflorescences à 792 300 cellules L⁻¹ le 15 juillet



2019. Ce taxon a fait des efflorescences de faibles intensités après la malaïgue de 2018, avec des abondances de 67 900 cellules L⁻¹ le 27 août 2018.

A Marseillan (Figure 27), on a observé en 2017 des abondances fortes de *Chaetoceros* (en particulier des efflorescences durant la période estivale avec 420 000 cellules L⁻¹ le 18 août 2017 et 103 600 cellules L⁻¹ le 28 août 2017). Au cours de l'été 2018, on a observé une diminution des abondances de *Chaetoceros* à partir de juillet 2018 et sur une période d'un an. Les abondances de ce taxon ont augmenté à nouveau pendant l'été 2019. A l'inverse, durant l'été 2018, une efflorescence majeure de *Cylindrotheca* a eu lieu entre le 30 juillet 2018 et le 27 août 2018 passant de 4 000 000 cellules l⁻¹ à 20 000 000 cellules L^{-1.} Cette efflorescence s'est effondrée rapidement en septembre 2018 (12 800 cellules L⁻¹ le 10 septembre). En 2017, 2018 et 2019, on note la quasiabsence du genre *Skeletonema* sur ce site, excepté en hiver avec de faibles abondances toujours inférieures à 50 000 cellules L⁻¹.





Figure 26 Abondances (cellules L⁻¹) du microphytoplancton à Bouzigues en 2017, 2018 et 2019. Les données sont issues du REPHY.



Figure 27: Abondances (cellules L⁻¹) du microphytoplancton à Marseillan en 2017, 2018 et 2019. Les données sont issues du REPHY.

lfremer

L'analyse de l'évolution des contributions relatives des unités taxonomiques (UT) dominantes a permis de mettre en évidence des changements significatifs au sein des communautés microphytoplanctoniques à Bouzigues et à Marseillan au cours des 3 années suivies (Tableau 3).

Tableau 3 : Unités taxonomiques dominantes au sein des communautés phytoplanctoniques de 2017 à 2019 à Bouzigues. Les Unités Taxonomiques (UT) sont présentées selon leur contribution décroissante aux abondances phytoplanctoniques totales (les 2 premiers pourcentages de contribution de chaque année sont notés en gras). Les Unités Taxonomiques appartenant aux Diatomées et aux Dinoflagellés sont identifiées, respectivement en vert et en orange.

Unité taxonomique	Code	Contribution	Rang sur	Contribution relative (%)		
		relative sur	3 ans	2017	2018	2019
		3 ans (%)	(de 1 à 10)			
Pseudo-Nitzschia spp	PSEU	30,5	1	15,9	33,9	31,4
Cylindrotheca+Nitzschia+	CYLI-NITZ-HANZ	29,2	2	5,9	20,9	49,0
Hantzschia						
Chaetoceros spp	CHAE	24,2	3	41,8	34,5	3,8
Skeletonema spp	SKEL	3,0	4	8,7	2,4	1,6
Rhizosolenia spp	RHIZ	2,1	5	3,1	0,2	4,3
Thalassionema+Thalassiothrix	THAL-THAL-LIOL	2,0	6	2,1	2,1	1,9
+Lioloma						
Gymnodinium+Gyrodinium	GYMN-GYRO	1,7	7	2,9	1,0	2,2
Leptocylindrus spp	LEPTO	1,7	8	4,3	1,3	1,3
Prorocentrum spp	PROR	1,4	9	3,1	0,9	1,4
Scrippsiella spp	SCRIP	0,7	10	2,1	0,5	0,4

A Bouzigues, les 10 UT dominantes ont contribué à 96,5% aux abondances microphytoplanctoniques totales sur les années 2017, 2018 et 2019, dont 7 UT appartenant aux Diatomées (CHAE, CYLI-NITZ-HANZ, LEPTO, PSEU, RHIZ, SKEL et THAL-THAL-LIOL, Tableau 3) et 3 UT appartenant aux Dinoflagellés (GYMN-GYRO, PROR et SCRIP, Tableau 3). A Marseillan, les 10 UT dominantes ont contribué à 99,3% aux abondances microphytoplanctoniques totales sur les années 2017, 2018 et 2019, dont 7 UT appartenant aux Diatomées (CHAE, CYLI-NITZ-HANZ, DACT, LEPTO, PSEU, SKEL et THAL-THAL-LIOL, Tableau 4) et 3 UT appartenant aux Dinoflagellés (GYMN-GYRO, HETER et PROR, Tableau 4).

Les 4 UT dominantes ont été similaires aux deux stations (Tableau 3 et Tableau 4) :PSEU (Pseudo-Nitzschia), CHAE (Chaetoceros), CYLI-NITZ-HANZ (regroupement des genres Cylindrotheca, Nitzschia et Hantzschia), et SKEL (Skeletonema). Ces 4 UT ont représenté 87% et 98% des abondances microphytoplanctoniques totales sur les trois années suivies, respectivement à Bouzigues et à Marseillan. A Bouzigues, SKEL a contribué majoritairement en janvier-février des années 2017 et 2018 (Figure 28), et plus sporadiquement en février 2019. PSEU et CHAE ont été observées au cours du printemps (mars-avril-mai) en 2017 et 2018 ; si PSEU a régressé au cours de l'été 2017, CHAE est devenu l'UT dominante durant cette période. Au cours de l'été 2018, on a observé un changement brutal de cette dynamique estivale avec une nette dominance de l'UT CYLI-NITZ-HANZ, après la malaïgue. La dominance de cette UT a perduré durant près d'un an, jusqu'en mai 2019 puis au cours de l'été 2019. Ainsi, si cette UT a contribué faiblement en 2017 (5,9% des abondances totales), elle a contribué fortement en 2018 (20,9%) et en 2019 (49%) aux communautés phytoplanctoniques. De l'été 2018 à mai 2019, cette UT a été associée le plus souvent à PSEU au sein des Diatomées ou à GYMN-GYRO au sein des Dinoflagellés, en particulier durant l'hiver 2018-2019. De manière similaire à CYLI-NITZ-HANZ, la contribution de PSEU aux communautés phytoplanctoniques a augmenté au cours des 3 années, passant de 15,9% en 2017 à 33,9% en 2018 et 31,4% en 2019. Par opposition, la contribution de 2 UT emblématiques du phytoplancton dans la lagune de Thau, CHAE et SKEL, a diminué au cours des trois années : de 41,8% en 2017 à 3,8% en 2019 pour CHAE et de 8,7% à 1,6% en 2019 pour SKEL.



Tableau 4 : Unités taxonomiques dominantes au sein des communautés phytoplanctoniques de 2017 à 2019 à Marseillan. Les Unités Taxonomiques sont présentées selon leur contribution décroissante aux abondances phytoplanctoniques totales. Les Unités Taxonomiques appartenant aux Diatomées et aux Dinoflagellés sont identifiées, respectivement en vert et en orange.

Unité taxonomique	Code	Contribution	Rang sur	Contribution relative (%)		
		relative sur	3 ans	2017	2018	2019
		3 ans (%)	(de 1 à 10)			
Cylindrotheca+Nitzschia+	CYLI-NITZ-HANZ	91,3	1	1,2	95,1	72,8
Hantzschia						
Chaetoceros spp	CHAE	4,4	2	64,2	2,3	11,8
Pseudo-Nitzschia spp	PSEU	1,7	3	2,8	1,4	4,8
Skeletonema spp	SKEL	0,4	4	11,9	0,1	0,2
Gymnodinium+Gyrodinium	GYMN-GYRO	0,4	5	2,5	0,2	1,9
Thalassionema+Thalassiothrix	THAL-THAL-LIOL	0,3	6	2,1	0,2	1,0
+Lioloma						
Leptocylindrus spp	LEPTO	0,3	7	1,0	0,1	2,0
Prorocentrum spp	PROR	0,2	8	3,8	0,1	0,4
Heterocapsa spp	HETER	0,2	9	0,1	0,2	0,05
Dactylioselen spp	DACT	0,2	10	0,2	0,1	1,6

A Marseillan, la dynamique saisonnière des communautés phytoplanctoniques a été similaire à celle décrite à Bouzigues (Figure 29). La dominance de l'UT CYLI-NITZ-HANZ a été encore plus marquée après la malaïgue de 2018. De l'été 2018 à mai 2019, cette UT a été associée le plus souvent aux Dinoflagellés, principalement aux UT HETER, GYMNO-GYRO et PROR. Ainsi, l'UT CYLI-NITZ-HANZ a contribué faiblement en 2017 (1,2% des abondances totales) mais elle a contribué très fortement en 2018 (95,1%) et en 2019 (72,8%) aux communautés phytoplanctoniques. Les UT CHAE, PSEU et SKEL ont vu leur contribution chuter en 2018 (respectivement, 2,3%, 1,4% et 0,1%) comparativement à 2017 (respectivement, 64%, 2,8% et 11,9%) puis augmenter en 2019 (respectivement, 11,8%, 4,8% et 0,2%). A partir de mi-juin 2019, l'UT CHAE a dominé de nouveau jusqu'en janvier 2020, où elle a été associée le plus souvent à PSEU ou LEPTO pour les Diatomées, et à PROR ou GYMNO-GYRO pour les Dinoflagellés.

A Bouzigues et à Marseillan, la contribution relative de l'UT CYLI-NITZ-HANZ a eu tendance à diminuer entre octobre 2018 et février 2019 (comparativement à l'été 2018), durant le bloom hivernal. A Marseillan, l'UT GYMNO-GYRO (Dinoflagellés) a eu tendance à augmenter durant cette même période. On observe les mêmes tendances à Bouzigues, avec une contribution supplémentaire de SKEL et THAL-THAL-LIOL (Diatomées) durant le bloom hivernal.



Figure 28 : Contribution relative des unités taxonomiques dominantes à Bouzigues en 2017, 2018 et 2019. Les traits pointillés délimitent chaque année de suivi et le cadre noir identifie la période de la malaïgue durant l'été 2018.



Figure 29 : Contribution relative des unités taxonomiques dominantes à Marseillan en 2017, 2018 et 2019. Les traits pointillés délimitent chaque année de suivi et le cadre noir identifie la période de la malaïgue durant l'été 2018.



5.3 Suivi hydrobiologique spécifique sur l'année 2019

5.3.1 Concentration en oxygène dissous

A retenir : Les concentrations en oxygène mesurées dans l'eau en 2019 sur les points de suivi à Marseillan (surface et fond), sont restées proches de la saturation à 100%, montrant une bonne résistance de la zone, même en période caniculaire. Cependant, la désaturation en oxygène à Bouzigues au fond pendant l'été caniculaire de 2019 et jusqu'au 1^{er} septembre 2019 a montré que cette zone était exposée aux hypoxies de fond.

Sur la période du 1er juin 2019 au 10 février 2020, les 4 stations de suivi ont eu des niveaux de saturation en O_2 différents, que ce soit entre les sites Bouzigues et Marseillan ou sur une station donnée entre fond et surface (Figure 30). Le point de suivi Bouzigues-fond a été le point le plus sensible aux désaturations en O_2 pendant les périodes de canicules successives (cf. §3.3). Ce point a indiqué les périodes de désaturation en O_2 pouvant amener à la reminéralisation de la matière organique et expliquer l'augmentation des teneurs d'ammonium et de phosphates aux mêmes périodes (Figures 19 et 20).

Les concentrations en O_2 ont été proches de la saturation à 100% jusqu'au 20 juin 2019 alors que celles-ci ont augmenté jusqu'à leur maximum au 28 juin 2019 à Bouzigues-surface, Marseillan-surface et Marseillan-fond. La sonde à Bouzigues-fond a été hors-service du 28 juin 2020 jusqu'au 10 juillet 2020.

Contrairement à Marseillan-surface et fond où les saturations en O₂ ont varié autour de 100%, une désaturation à Bouzigues-surface a été observée à partir du 7 juillet 2019. A Bouzigues-fond cette désaturation a été enregistrée à partir du 11 juillet 2021, dès la remise en service de la sonde (sonde en panne du 28 juin au 10 juillet) avec une variabilité quotidienne importante jusqu'au 31 août 2019, en particulier avec des médianes inférieures à 50% entre le 20 juillet et le 10 août 2019. Passé le 31 août 2019, les saturations en O2 ont repris des niveaux proches de 100% avec une faible variabilité quotidienne sur l'ensemble des 4 stations. Des hypoxies et anoxies de fond ont été observées la nuit sur Bouzigues fond. Ces résultats ont montré tout l'intérêt d'un suivi haute fréquence comparativement à un suivi ponctuel effectué en matinée qui n'aurait pas été en mesure de déceler d'anomalies et de risque de départ de malaïgue.



Figure 30 : Boites à moustache des saturations en oxygène quotidiennes(en %) sur les quatre stations Bouzigues et Marseillan aux deux profondeurs (Surface et Fond) du 01 juin 2019 au 10 février 2020. Le rectangle va du premier quartile au troisième quartile et est coupé par la médiane, la longueur des « moustaches » vaut 1,5 fois l'écart interquartile.

5.3.2 Biomasses chlorophylliennes fractionnées

A retenir : L'analyse des biomasses chlorophylliennes fractionnées a permis d'approfondir les observations de changements de communautés phytoplanctoniques. Les biomasses chlorophylliennes ont montré la dominance du picophytoplancton appartenant aux chlorophycées et la quasi-absence de Diatomées de janvier 2019 jusqu'à la fin du mois d'avril 2019 en lagune de Thau. Entre avril 2019 et juin 2019, les biomasses de cette composante ont indiqué le retour du nanophytoplancton dans le système tandis que la canicule de juillet 2019 a vu augmenter les biomasses de chlorophylle *a* avec une faible contribution des biomasses de chlorophylle *b* et *c*. Les biomasses de chlorophylles *a* de l'été 2019 ont été principalement représentées par des Diatomées et du picophytoplancton (picoeucaryotes autotrophes et picocyanobactéries) (§4.3.3).

Le phénomène d'eaux vertes a révélé des biomasses phytoplanctoniques particulièrement élevées et associées de manière quasi-spécifique au développement de picophytoplancton pendant l'automne et l'hiver 2018-2019. La structure de taille associée aux biomasses phytoplanctoniques a été étudiée afin d'analyser la contribution du pico- (< 3μ m), du nano- (3-20 μ m) et du micro-phytoplancton (> 20 μ m) au cours de l'année 2019. Les biomasses chlorophylliennes des trois fractions phytoplanctoniques selon les différents types de chlorophylle *a* (Figure 31), chlorophylle *b* (Figure 32) et chlorophylle *c* (Figure 33) ont permis de caractériser les dominances et les successions des groupes phytoplanctoniques (Diatomées i.e. algues brunes-dorées et chlorophycées *i.e.* algues vertes) au sein de ce compartiment autotrophe.

Le suivi de la structure de taille du phytoplancton a débuté le 28 janvier 2019 au moment de la décroissance du bloom hivernal associé alors à une concentration en Chl *a* de 17 μ g L⁻¹



homogène sur l'ensemble des stations (Figure 31a). Durant le premier semestre 2019 (du 28 janvier au 6 avril) sur les cinq stations, les biomasses phytoplanctoniques ont été majoritairement associées au picophytoplancton avec de fortes biomasses supérieures à 5 μg L⁻¹ (Figure 31a) et des contributions à la biomasse totale proches de 75% (Figure 31b). Le suivi des concentrations de chlorophylle *b* (Figure 32) a révélé une contribution particulièrement forte de ce pigment accessoire au sein du picophytoplancton, et ceci tout au long de l'année 2019. La chlorophylle *b* est un pigment marqueur des algues vertes au sens large, auxquelles appartient le genre *Picochlorum*.

Au début du suivi (28 janvier 2019), les biomasses de picophytoplancton étaient fortes à Marseillan-surface (13,1 µg L⁻¹) et à Bouzigues-surface (13,5 µg L⁻¹) (Figure 31). A cette date, les biomasses nanophytoplanctoniques ont dominé aux stations Crique de l'Angle (11,0 μg L⁻¹), à Bouzigues-fond (9,7 μ g L⁻¹) et à Marseillan-fond (11,2 μ g L⁻¹). De manière contrastée, la contribution du microphytoplancton à la biomasse totale de Chl a a été inférieure à 2% sur l'ensemble des sites et la concentration de chlorophylle c (pigment marqueur des Diatomées et des Dinoflagellés) inférieure au seuil de détection (Figure 33). L'effondrement du bloom hivernal a été observé le 11 février 2019 et a été associé à une augmentation fugace de la concentration en Chl c le 25 février 2019 indiquant un premier changement au sein des communautés phytoplanctoniques à cette date (Figure 24). Après l'effondrement du bloom hivernal, une augmentation des biomasses chlorophylliennes a et b a été à nouveau observée entre le 25 février 2019 et le 8 avril 2019, avec une nette dominance du picophytoplancton sur l'ensemble des stations de la lagune (Figure 31 et Figure 32), associée à des concentrations de Chl a allant de 4,7 μ g L⁻¹ à Marseillan-fond jusqu'à 7,6 μ g L⁻¹ à Bouzigues-fond. Le bloom phytoplanctonique printanier s'est effondré à son tour le 23 avril 2019 où les concentrations en Chl a étaient inférieures à 2 µg L⁻¹. Entre fin avril et début juin, un changement de communautés phytoplanctoniques a été observé avec des concentrations de Chl c significatives, révélant le développement de Diatomées et une diminution des concentrations en Chl b soulignant le déclin des algues vertes et du picophytoplancton (Figure 31, Figure 32 et Figure 33).

Au cours de l'été 2019, une augmentation des biomasses phytoplanctoniques a eu lieu le 15 juillet avec des concentrations en Chl *a* élevées entre 5,9 et 7,7 µg L⁻¹ à Bouzigues-fond, Bouzigues-surface et Crique de l'Angle alors qu'à Marseillan-fond et à Marseillan-surface les concentrations en Chl a ont été plus faibles (inférieures à 2 µg L⁻¹). Cette augmentation de la biomasse phytoplanctonique a été associée à une contribution plus importante du nano- et du micro-phytoplancton, contrastant de façon marquée avec la dynamique phytoplanctonique du début d'année. Ainsi, au cours du bloom du 15 juillet 2019, la contribution du nanophytoplancton à la biomasse totale a été de 44 à 50% à Bouzigues et à Crique de l'Angle et de 12% à Marseillan, et la contribution du microphytoplancton à la biomasse totale de 29 à 35% à Bouzigues et à Crique de l'Angle et de 62% à Marseillan.



Figure 31 : Biomasses chlorophylliennes des fractions pico-, nano- et microphytoplanctoniques. (A) concentrations de chlorophylle a (μ g L⁻¹) et (B) contributions (%) sur l'année 2019.



Figure 32 : Biomasses chlorophylliennes des fractions pico-, nano- et microphytoplanctoniques. (A) concentrations de chlorophylle b (μ g L⁻¹) et (B) contributions (%) sur l'année 2019.





Figure 33 : Biomasses chlorophylliennes des fractions pico-, nano- et microphytoplanctoniques. (A) concentrations de chlorophylle c (μ g L⁻¹) et (B) contributions (%) sur l'année 2019.

5.3.3 Abondances du picophytoplancton et du nanophytoplancton sur l'année 2019

<u>A retenir :</u> Des abondances remarquables de picophytoplancton ont été mesurées en amont du suivi, allant de 1,2 milliards de cellules par litre à Bouzigues jusqu'à 1,4 milliards de cellules par litre à Marseillan entre décembre 2018 et janvier 2019. Les niveaux extrêmement élevés et l'homogénéité de ces abondances entre Bouzigues et Marseillan ont révélé un fonctionnement écologique de la lagune de Thau jamais décrit jusqu'à maintenant. Le pic d'abondances de picophytoplancton a été représenté exclusivement par des picoeucaryotes autotrophes (intégrant *Picochlorum*) de décembre 2018 à avril 2019. Un changement de communautés picophytoplanctoniques a été observé au cours de l'année 2019 avec une transition de la dominance hivernale et printanière des picoeucaryotes vers une dominance des picocyanobactéries (organisme photosynthétique pourvu de chlorophylle *a*) pendant la canicule en juillet 2019 et août 2019. Les abondances en picophytoplancton reviennent à des niveaux faibles à l'automne suivant indiquant un retour de la lagune de Thau vers un fonctionnement écologique tel qu'observé en 2017, antérieurement au phénomène des eaux vertes.

Le phénomène d'eaux vertes a révélé des biomasses phytoplanctoniques particulièrement élevées, associées à des abondances picophytoplanctoniques exceptionnelles. Le suivi des abondances phytoplanctoniques par cytométrie en flux a pu être réalisé dès décembre 2018, ponctuellement en amont du suivi dans le cadre du REPHY.

Les abondances du picophytoplancton et du nanophytoplancton (Figure 34A) ainsi que leurs contributions relatives (Figure 34b) ont extrêmement évolué sur l'année 2019. Sur l'ensemble des stations, une nette dominance des picoeucaryotes autotrophes au sein du picophytoplancton a été observée dès le 17 décembre 2018 et s'est prolongée jusqu'au 7 mai 2019. Les abondances maximales de picoeucaryotes autotrophes ont atteint 1000 à 1200 10⁶ cellules L⁻¹ à Bouzigues-surface entre le 17 décembre 2018 et le 21 janvier 2019, et 1200 à 1400 10⁶ cellules L⁻¹ à Marseillan-surface entre le 7 janvier et le 21 janvier 2019 (Figure 34). De telles abondances n'ont jamais été observées dans la lagune de Thau. Durant cette période, les



abondances de nanophytoplancton ont varié de 0,2 à 1,45 10⁶ cellules L⁻¹ et les abondances de picocyanobactéries ont varié de 9 à 98 10⁶ cellules L⁻¹.

Le bloom phytoplanctonique printanier observé entre le 27 mars et le 8 avril 2019 (Figure 34) a été associé à des abondances de picoeucaryotes autotrophes plus faibles (entre 433 x 10⁶ cellules L⁻¹ à Crique de l'Angle et 938 10⁶ cellules L⁻¹ à Marseillan-fond) qu'au cours de l'hiver. A partir de mai 2019, un changement de communautés au sein du picophytoplancton a été observé passant d'une dominance des picoeucaryotes autotrophes aux picocyanobactéries (Figure 34B). La dominance des picocyanobactéries a été particulièrement marquée durant l'été: les abondances ont évolué de 20 10⁶ cellules L⁻¹ autour du 21 mai 2019 sur les différentes stations à des maximums le 1 juillet 2019 à Marseillan (347 10⁶ cellules L⁻¹ à Marseillan-fond et 437 10⁶ cellules L⁻¹à Marseillan-surface), le 15 juillet 2019 dans la Crique de l'Angle (515 10⁶ cellules L⁻¹) et le 12 aout 2019 à Bouzigues (597 10⁶ cellules l⁻¹ à Bouzigues-surface et 488 10⁶ cellules L⁻¹ à Bouzigues-fond). La nette dominance des picocyanobactéries s'est illustrée par des contributions entre 92% et 98% des abondances picoplanctoniques le 1^{er} juillet 2019 sur l'ensemble des stations. Sur la période estivale, la distribution spatiale du picophytoplancton a été cependant différente à l'échelle de la lagune, avec une contribution plus faible des picocyanobactéries à Marseillan (40% des abondances) comparativement à Bouzigues et à la Crique de l'Angle (respectivement 68% et 73% des abondances). A partir de fin septembre et jusqu'à janvier 2020, une dominance des picoeucaryotes autotrophes a été observée sur tous les sites, à des abondances inférieures à 25 10⁶ cellules L⁻¹.



Figure 34 : (A) Abondances (10⁶ cellulesL⁻¹)de picoeucaryotes autotrophes totaux (PEUK_TOT), picocyanobactéries (PE_CYAN), et de nanophytoplancton (NANO) sur l'année 2019 et (B) contribution des abondances (%).

5.3.4 Abondances bactériennes sur l'année 2019

La dynamique des bactéries hétérotrophes a été semblable sur l'ensemble des stations en 2019, avec deux pics d'abondance observés au printemps, entre le 8 avril 2019 et le 21 mai 2019 (avec un ordre de grandeur de 7 10⁶ cellules mL⁻¹), puis durant l'été entre le 1^{er} juillet et le 28 août 2019 (avec un ordre de grandeur de 6 à 10 10⁶ cellules mL⁻¹) (Figure 35). Le premier développement bactérien a fait suite à la période d'effondrement du bloom picoplanctonique

sur l'ensemble de sites de la lagune. Le second développement bactérien a été lié à la période de chaleur de l'été 2019.

Les abondances bactériennes mesurées à l'hiver 2018 étaient deux fois plus fortes (4 10⁶ cellules mL⁻¹ en moyenne à Marseillan-surface et Bouzigues-surface) que celles mesurées à l'hiver 2019 (2 10⁶ cellules mL⁻¹ en moyenne à Marseillan-surface et Bouzigues-surface).



Figure 35: Abondances des bactéries (cellules L⁻¹) sur les 5 stations de suivi en lagune de Thau sur l'année 2019.

emer



5.3.5 Abondances de ciliés, flagellés hétérotrophes et Aphelidium-like sur l'année 2019

A retenir : Les abondances du protozooplancton (flagellés hétérotrophes et ciliés) sont liées aux développements phytoplanctoniques. Ces microorganismes sont des prédateurs connus du picophytoplancton en lagune de Thau (Mostajir et al. 2012, Trombetta et al. 2020). Cependant, le suivi a permis la découverte d'un organisme jamais décrit dans Thau. Cet organisme serait apparenté au phylum d'*Aphelidium* lors des développements de picophytoplancton (en particulier à *Picochlorum*, cf §4.3.6). Les *Aphelidiums* ont été décrits comme des parasitoïdes intracellulaires ou prédateurs de diatomées et des algues vertes (Karpov et al. 2014a, Seto et al. 2020). Dans le cas de ce suivi, les développements d'*Aphelidium* avec des abondances maximales (jusqu'à 5 millions de cellules par litre) sont apparus spécifiquement liés aux efflorescences de picophytoplancton.

Les dynamiques des populations de protozooplancton ont été très variables sur l'année 2019 (Figure 37). La dynamique de ces prédateurs unicellulaires a été en lien avec les efflorescences phytoplanctoniques. On a noté l'apparition d'un organisme non décrit antérieurement dans la lagune de Thau que l'on a nommé ici *Aphelidium*-like (Figure 36). Les Aphélides sont des parasites du phytoplancton. Parasite de petite taille, *Aphelidium* est également prédateur de microalgues (Karpov et al. 2014a, 2020, Seto et al. 2020). La dynamique de population a été identique sur les trois stations jusqu'au 25 mars 2019, puis la station de Marseillan-surface s'est différenciée légèrement des stations Crique de l'Angle et Bouzigues-surface surtout après l'été 2019. On a pu remarquer une similarité de la dynamique des groupes des ciliés tintinnides et aloriqués par rapport aux flagellés hétérotrophes et *Aphelidium-like*, avec la plupart du temps, un décalage temporel de 2 semaines entre les groupes priorisant les flagellés hétérotrophes et *Aphelidium*-like puis ensuite les ciliés.

Les abondances d'Aphelidium-like ont été très importantes voir exceptionnelles (Figure 37A), avec plus de 5000 cellules mL⁻¹ dans les différentes stations au 28 janvier 2019 (respectivement 6435, 5772 et 5304 cellules mL⁻¹ à Bouzigues-surface, Crique de l'Angle et Marseillan-surface), au moment de l'effondrement du bloom hivernal. Un effondrement de cette population a été observé le 25 février 2019 suivi d'un rebond au 12 mars 2019 à Bouzigues-surface (1482 cellules mL⁻¹) et Marseillan-surface (702 cellules mL⁻¹), puis le 15 juillet 2019 avec des intensités plus faibles (1235 cellules mL⁻¹ à Bouzigues-surface et 1938 cellules mL⁻¹à Crique de l'Angle et 325 cellules mL⁻¹ à Marseillan-surface). On note que les abondances d'*Aphelidium*-like ont été spécifiquement reliées aux efflorescences du 15 janvier 2019, du 25 février 2019 au 27 mars 2019 et du 1 juillet 2019 au 15 juillet 2019.





Figure 36 : A) Flagellés hétérotrophes, B) et C) Aphelidium-like (en bleu) en présence de picophytoplancton (suspicion Picochlorum) (en rouge sur A, B et C), microscopie à épifluorescence (DM6, Leica), composite : excitation 350/50 nm émission 460/50nm et excitation 540/10nm emission585/40nm. Grossissement X1000. Crédits photos : CécileRoques@cnrs

Les abondances de flagellés hétérotrophes ont également suivi les efflorescences phytoplanctoniques de façon quasi-systématique en 2019 (Figure 37B). Les ciliés aloriqués et les flagellés hétérotrophes ont probablement contribué à mettre fin au bloom de picophytoplancton (picocyanobactéries et picoeucaryotes (incluant *Picochlorum*) de fin juillet-début août 2019, en particulier sur les stations de la Crique de l'Angle et de Bouziguessurface. Pour la station Marseillan-surface, les ciliés aloriqués semblent avoir contrôlé et mis fin au bloom de picophytoplancton en fin d'année 2019.

L'hypothèse émise est que les flagellés hétérotrophes (prédateurs) et les *Aphelidium*-like (parasites) sont impliqués dans le contrôle du bloom picoplanctonique (incluant *Picochlorum*), les picocyanobactéries et les autres espèces de picoeucaryotes autotrophes en général. Des investigations complémentaires seront nécessaires pour l'identification d'*Aphelidium*-like et de son rôle dans le fonctionnement des communautés phytoplanctoniques.



Figure 37 : Abondances du protozooplancton et efflorescences phytoplanctonique basées sur les biomasses de chlorophylle a (rectangles verts), A) Aphelidium-like et flagellés hétérotrophes en cellule L⁻¹ et B) ciliés aloriqués et tintinnides en cellules L⁻¹, sur les stations Crique de l'Angle, Bouzigues-surface et Marseillan-surface durant l'année 2019.

lfremer



5.3.6 Identification des organismes eucaryotes par approche moléculaire

A retenir : Les approches de biologie moléculaire ont permis d'identifier le picophytoplancton à l'origine du phénomène des Eaux Vertes. Ces approches ont montré que ce picophytoplancton, qui appartient au genre *Picochlorum*, était présent dans la lagune de décembre 2018 à mai 2019, puis de juillet à septembre 2019. L'approche de type metabarcoding à partir de l'ADN environnemental a permis d'obtenir une description détaillée de la communauté microbienne eucaryote, et en particulier des organismes picoplanctoniques, non identifiables avec les approches classiques. Un changement des communautés picoeucaryotes a été mis en évidence, passant d'une dominance de *Picochlorum* au premier trimestre 2019, à une dominance des taxons de picoeucaryotes connus en lagune de Thau (*e.g. Ostreococcus, Bathycoccus* et *Micromonas*) au deuxième semestre 2019. Ce changement des Caux Vertes.

Les organismes de type *Aphelidium*-like ont pu être observés par microscopie optique (cf. §5.3.5) et par biologie moléculaire mais pas par l'approche de metabarcoding. Afin d'identifier les séquences obtenues par metabarcoding, il est nécessaire de consulter les bases de données publiques telles que PR2, qui sont, à ce jour, limitées par les connaissances de la communauté scientifique. Ainsi, ces observations mettent en évidence l'importance d'utiliser simultanément différentes approches afin d'avoir une vision globale et complète des fluctuations de communautés eucaryotes dans la lagune de Thau.

Nota Bene : En amont du suivi, dès le mois de décembre 2018 et janvier 2019 pendant l'efflorescence des eaux vertes, des extractions d'ADN à partir de deux échantillons prélevés dans les eaux de surface de Bouzigues et Marseillan ont été réalisées. L'amplification par PCR des gènes codant pour la petite sous-unité ribosomale (18S) suivie d'une étape de séquençage (méthode de Sanger) a permis d'identifier le picophytoplancton *Picochlorum* (Chlorophyte, Trebouxiophyceae) dans les deux échantillons. Une analyse des communautés eucaryotes a confirmé la prépondérance de *Picochlorum* dans les prélèvements d'eau en date du 6 décembre 2018 et 7 janvier 2019 sur les deux sites.

Dans les extraits d'ADN issus des échantillons du 7 janvier 2019, des produits d'amplification présentant 92% d'identité de séquence (516/558) avec le gène pour la sous-unité ribosomale 18S d'*Aphelidium desmodesmi* strain FD104 (Sequence ID: KY249641.1)) ont été obtenus. *Aphelidium desmodesmi* appartient aux Aphélides, un groupe d'eucaryotes parasites d'algues unicellulaires (Karpov et al. 2014b a, Letcher et al. 2017).

Dès le mois de février 2019, une approche de type metabarcoding ciblant la région V4 du gène de l'ADN codant pour la petite sous-unité 18S du ribosome a été mise en place dans le but de suivre les fluctuations des communautés eucaryotes suite à l'efflorescence de *Picochlorum*. Pour ces analyses, les prélèvements d'eau de surface au niveau de la station de Bouzigues ont été filtrés de manière séquentielle sur des filtres de porosité 3 µm et 0,2 µm.

Dans la fraction de taille > 3 µm, on a retrouvé majoritairement des organismes de grande taille appartenant aux divisions suivantes : les Métazoaires (organismes pluricellulaires), les Ochrophytes (par exemple, les Diatomées *Chaetoceros* et *Skeletonema*), les Dinoflagellés et les Cryptophytes (organismes photosynthétiques, flagellés et phytoplancton) et les Ciliés (organismes prédateurs de bactéries, de flagellés et de picophytoplancton, Figure 38). La présence de métazoaires peut être dû au cycle biologique des organismes (par exemple, présence de gamètes lors des périodes de reproduction), à la présence d'ADN extracellulaire venant de cellules mortes dans l'eau, ou bien aux cellules assez souples pour passer à travers les mailles de 3 µm du filtre. Ce phénomène est communément observé dans les différentes fractions venant d'échantillons planctoniques (Massana et al. 2015, de Vargas et al. 2015). Dans la fraction 0,2-3 µm, on a retrouvé majoritairement les organismes de petite taille appartenant à la division des Chlorophytes, des organismes photosynthétiques unicellulaires difficilement identifiables taxonomiquement à partir des techniques d'études traditionnelles (par exemple, la microscopie optique et la cytométrie en flux).



Figure 38 : Distribution des eucaryotes identifiés au niveau taxonomique de la division à l'aide de l'approche metabarcoding de l'ADN environnemental dans les fractions 0,2-3 μ m et > 3 μ m. Les divisions comprenant des organismes photosynthétiques sont indiquées par un * astérisque vert. NA, catégorie qui regroupe les OTUs qui n'ont pas pu être identifiés à partir de la base de données PR2.

Grâce à l'approche de metabarcoding à partir de l'ADN environnemental, nous avons pu identifier les Chlorophytes au niveau taxonomique du genre. La majorité de ces Chlorophytes a été retrouvée principalement dans la fraction 0,2-3 µm (Figure 39), et appartiennent à la classe de taille du picophytoplancton (PEUK), groupe qui domine la biomasse photosynthétique dans la majorité des océans (Worden et al. 2004, Vaulot et al. 2008) et la mer Méditerranée (Zhu et al. 2005). Les genres majoritaires sont *Ostreococcus, Micromonas, Picochlorum* et *Bathycoccus* (Figure 39). Les genres *Ostreococcus, Micromonas* et *Bathycoccus* sont des genres reconnus comme étant majoritaires dans les océans (Eikrem & Throndsen 1990, Courties et al. 1994, Viprey et al. 2008). *Picochlorum* est reconnu comme étant un organisme plutôt versatile, capable de s'adapter à de grandes variations de salinité et de température dans l'environnement (Foflonker et al. 2015, 2018, Krasovec et al. 2018).

L'analyse réalisée a révélé des dynamiques temporelles distinctes. Le genre *Ostreococcus* est observable à partir de mai 2019 avec un pic d'efflorescence en septembre et octobre 2019 et un



autre en janvier 2020. *Micromonas* a été observé toute l'année avec un pic en mai 2019 et un autre en novembre et décembre 2019. *Bathycoccus* a été observé toute l'année avec un pic en février 2019.



Figure 39 : Fluctuation des genres appartenant à la division des Chlorophytes dans les fractions > 3 µm et 0,2-3 µm de Février 2019 à Janvier 2020. Les dates sont indiquées selon le format AAMMJJ. Dans la fraction 0,2-3 µm, l'échantillon du 23/04/2019 est manquant. Autres, catégorie comprenant 23 genres dont l'abondance totale dans tous les échantillons en nombre de séquences est inférieure à 500 séquences : Crustomastigaceae-AB, Dolichomastigaceae-A, Crustomastix, Prasinococcales-Clade-B_X, Pycnococcaceae_X, Dolichomastix, Chlamydomonadales_X, Dolichomastigaceae_NA, Acetabularia, Crustomastigaceae_NA, Tetraselmis, Nephroselmidaceae_XX, Schizochlamydella, Mamiellophyceae_NA, Chlorella, Crustomastigaceae_X, Prasino-Clade-VIII_XXX, Ulva, Phaeophila, Acrochaete, Chlorophyta_NA, Halosphaera, Microthamniales_XX.

Deux efflorescences de *Picochlorum* ont été observées sur l'année 2019 (Figure 40). Après l'effondrement du pic hivernal (décembre 2018 et janvier 2019) non échantillonné dans le cadre de ce projet, une première efflorescence a eu lieu au printemps entre le 27 mars 2019 et le 7 mai 2019 et une autre en été, entre le 15 juillet 2018 et le 12 août 2019. Notablement, le genre *Picochlorum* a aussi été observé dans la fraction > 3 µm avec en particulier, une forte abondance en nombre de séquences le 27 mars 2019 et le 4 août 2019. Les cellules de *Picochlorum* mesurent typiquement 1-3 µm (Henley et al. 2004, Foflonker et al. 2018). Cependant, des augmentations de taille/volume sont fréquemment observées, par exemple lors de la multiplication cellulaire (par autosporulation) (Henley et al. 2004), ou dans des cas de carences en nutriments, telles des carences en azote (Gonzalez-Esquer et al. 2019). Nous pouvons aussi poser l'hypothèse que la prédation de *Picochlorum* par un prédateur peut être à l'origine de sa rétention dans la fraction > 3 µm.



Figure 40 : Fluctuation des OTUs annotés au genre Picochlorum dans la fraction > 3 μ m et la fraction 0,2-3 μ m de janvier 2019 à Février 2020. Les dates sont indiquées selon le format AAMMJJ. Dans la fraction 0,2-3 μ m, l'échantillon du 23/04/2019 est manquant.

Les approches de biologie moléculaire nous ont permis de mettre en évidence la présence de Picochlorum dans un premier temps (expérimentations ariane.atteia@cnrs.fr) puis d'avoir une description détaillée de la communauté microbienne eucaryote (metabarcoding à partir de l'ADN environnemental), et en particulier des organismes picoplanctoniques, habituellement non identifiables avec les approches classiques. Cependant, il est important de noter les limites de l'approche par metabarcoding. Par exemple, nous avons choisi des amorces universelles aux eucaryotes qui permettent de cibler un maximum de groupes taxonomiques eucaryotes mais pas tous ; les Foraminifera, les Prymnesiophyceae, certaines lignées d'Excavata et d'Haptophyta ne sont pas identifiées avec ces amorces (Stoeck et al. 2010, Bittner et al. 2013, Massana et al. 2015). D'autre part, afin d'identifier les séguences obtenues par metabarcoding, il a été nécessaire de consulter les bases de données publiques telles que PR2, qui sont limitées par les connaissances de la communauté scientifique. Ainsi, certains organismes peuvent être identifiés par microscopie optique mais pas par l'approche de metabarcoding. C'est le cas, par exemple, du parasite Aphelidium-like (Figure 36 et Figure 37). Ces observations mettent en évidence l'importance d'utiliser différentes approches simultanément afin d'avoir une vision globale et complète des fluctuations de communautés eucaryotes dans la lagune de Thau.



5.3.7 Diagnostic de l'état des macrophytes selon les critères de la Directive Cadre sur l'Eau

A retenir : Le diagnostic macrophytes selon les critères de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) effectué en 2019 a eu pour objectif de caractériser l'état des macrophytes et des herbiers sur 36 stations benthiques après les phénomènes de la malaïgue de 2018 et des eaux vertes à *Picochlorum* en 2019. Une diminution du recouvrement total des macrophytes a été identifiée entre 2017 et 2019, passant d'un état « Très bon » à « Bon », alors que le recouvrement relatif en espèces de référence (espèces sensibles à l'eutrophisation, telles que les herbiers de zostères), bien qu'en légère diminution, est resté dans un état « moyen ». En outre, les macrophytes opportunistes appartenant au groupe des algues vertes ont gagné en recouvrement sur l'ensemble de la lagune. Les évolutions du recouvrement total des macrophytes ainsi que du recouvrement brut des espèces de référence ont été différentes pour les secteurs Est et Ouest de la lagune. Le secteur Ouest de la lagune a été plus impacté par les phénomènes de malaïgue et d'eaux vertes. On observe en effet une régression entre 2017 et 2019 du recouvrement total par les macrophytes et du recouvrement brut des macrophytes de référence plus importante sur le secteur Ouest que sur le secteur Est.

5.3.7.1 Diagnostic de l'indicateur macrophytes DCE pour les 36 stations de la lagune de Thau en 2019

Le diagnostic des macrophytes sur la masse d'eau de "Thau" sur les 36 stations est présenté sur la Figure 41. Le recouvrement total en macrophytes (RT) a été supérieur ou égal à 50% sur 24 stations mais seule 1 station (TW47) a présenté un recouvrement relatif en espèces de référence (RR) supérieur à 50%. Ces différents recouvrements (totaux et relatifs) ont permis d'aboutir, pour chaque station à des EQRMAC classés de « mauvais » à « très bon », rendant compte de l'hétérogénéité marquée au sein de la lagune. Sur les 36 stations échantillonnées, 1 station a été classée en état « Très bon », 12 sont classées en état « moyen », 13 en état « médiocre » et 10 en état « mauvais ».



Figure 41 : Classes de qualité de l'indicateur EQR macrophytes en 2019 pour les 36 stations sur la lagune de Thau.

Eaux vertes à Picochlorum en lagune de Thau - 29.06.2021



Sur l'ensemble de la lagune, le recouvrement total moyen (RT) ainsi que le recouvrement moyen en espèces de référence (RR) ont respectivement été de 58,5% et 6,9% (Figure 42a et Figure 42b).



Annee 2015

Figure 42 : (A) Répartition des pourcentages de recouvrement total par les macrophytes et (B) de recouvrement relatif par les macrophytes de référence sur les 36 stations de la lagune de Thau en 2019. NB : Les traits de couleur représentent les limites basses des états DCE pour chacune des deux métriques (bleu : Très bon, vert : Bon, jaune : Moyen, orange : Médiocre). Le point de couleur représente la valeur moyenne du recouvrement total et du recouvrement relatif en espèces de référence. Les traits en gras représentent les valeurs médianes du recouvrement total et du recouvrement relatif en espèces de référence

Le nombre moyen d'espèces échantillonnées (RS) par station a été de 7,8 pour un nombre total d'espèces observées de 49 (Tableau 5).

Les valeurs des métriques RT et RR calculées à l'échelle de la lagune ont permis de calculer les indicateurs d'abondance (EQRa) et de composition (EQRc) qui ont été respectivement estimés à 0,67 et 0,41. L'EQRa étant supérieur à 0,6, l' EQRMAC = EQRc = 0,41, correspondant à un état "Moyen" (Tableau 5).



Tableau 5 : Métriques et indicateurs de l'état DCE des macrophytes sur la lagune de Thau en 2019.

Nb de stations (nb de stations avec Rec Tot <5%)	Nb total d'espèces	Nb moyen d'espèces (RS)	% moyen de recouvrement végétal (RT)	% moyen de recouvrement relatif de référence (RR)	EQRa	EQRc	EQRMAC
36(0)	49	7,8	58,5%	6,9%	0,67	0,41	0,41

5.3.7.2 Evolution du diagnostic de l'état DCE de 2011 à 2019 sur la lagune de Thau

D'une manière générale la lagune de Thau a conservé en 2019 le même état qu'en 2011, 2014 et 2017, diagnostiqué « Moyen » avec des EQRMAC respectivement de 0,54, 0,57 et 0,49. Les valeurs des 3 EQR (EQRa , EQRc et EQRMAC) en 2019 ont été les plus faibles depuis 2011 (Tableau 6).

Tableau 6 : Evolution du diagnostic de l'état DCE de 2011 à 2019 sur la lagune de Thau

Nom de la masse d'eau	Année du diagnostic	EQRa	EQRc	EQRMAC	Classe
	2011	0,76	0,54	0,54	Moyen
	2014	0,83	0,57	0,57	Moyen
Thau	2017	0,81	0,49	0,49	Moyen
	2019	0,67	0,41	0,41	Moyen

Le recouvrement moyen total (RT) sur la lagune de Thau a diminué progressivement depuis 2014 (année pour laquelle le RT a été le plus élévé), passant de 78,6% (EQRa = 0,83) en 2014 (Figure 43a et Tableau 6) à 58,5% (EQRa = 0,67) en 2019, soit une diminution de presque 20% du recouvrement en deux ans. De la même manière le recouvrement relatif en espèce de référence (RR) a suivi la même tendance passant de 42% (EQRc = 0,57) en 2014 (année pour laquelle le RR a maximal) à 6,9% (EQRc = 0,41) en 2019, soit une diminution de presque 35% du recouvrement relatif en espèce de référence en cinq ans (Figure 43b). Ces évolutions ne se sont pas répercutées sur la classe de qualité de l'EQR macrophytes calculé en 2019, restante à une valeur correspondant à l'état « Moyen » (Tableau 6).







5.3.7.3 Caractérisation des peuplements de macrophytes de la lagune de Thau

La diminution du recouvrement total moyen en macrophytes en 2019 a pu être interprétée en considérant la part de chacun des grands groupes de macrophytes présents sur la lagune avec, en plus, le recouvrement des espèces de référence appartenant à ces groupes.

5.3.7.3.1 Evolution du recouvrement total moyen des macrophytes par secteur sur la lagune de Thau

Des effets de perturbations (eutrophisation, malaïgue) ont été mis en évidence dans ce compartiment, sur des échelles temporelles, annuelles ou pluriannuelles et spatiales relativement localisées. En effet, la diminution du recouvrement total moyen des macrophytes sur la lagune a pu être interprétée selon le secteur géographique de la lagune. La malaïgue survenue en 2018 a gagné la totalité de la colonne d'eau sur les bordures et au niveau des tables conchylicoles de Mèze et de Marseillan (zone Ouest de la lagune) (Raud 2018). La zone de Bouzigues (zone Est de la lagune) a été moins touchée, sans doute grâce aux échanges plus importants avec la mer, chargée en oxygène et à sa profondeur plus élevée (Fiandrino et al. 2017). L'évolution du recouvrement moyen total (RT) sur le secteur Ouest de la lagune de Thau a particulièrement diminué entre 2017 et 2019, passant de 86,7% à 59,5% respectivement, ce qui



tend à penser que le secteur Ouest de la lagune de Thau a subi un impact plus conséquent que le secteur Est (Figure 44).



Figure 44 : Pourcentages de recouvrement totaux par les macrophytes selon le secteur géographique. Les points noirs représentent la valeur moyenne du recouvrement total. Les traits en gras représentent la valeur médiane du recouvrement total.

5.3.7.3.2 Evolution du recouvrement brut des grands groupes de macrophytes de 2011 à 2019 sur la lagune de Thau

En 2019, la diminution du recouvrement total moyen en macrophytes a été particulièrement observée dans le groupe des algues rouges et des algues brunes, avec des diminutions de recouvrement brut de presque 15% et 12% respectivement par rapport à 2017, quel que soit le secteur géographique (Figure 45). Une augmentation du recouvrement des algues vertes en 2019 a été observée par rapport à 2017 (+13%) (Figure 45) sur les deux secteurs de la lagune (Figure 46).



Figure 45 : Recouvrement brut des grands groupes de macrophytes (comprenant la part des espèces de référence et les autres) et de la surface nue sur la lagune de Thau en 2011,2014, 2017 et 2019.





Figure 46 : Recouvrement brut des grands groupes de macrophytes et de la surface nue sur la lagune de Thau en 2011,2014, 2017 et 2019 selon le secteur géographique

5.3.7.3.3 Evolution du recouvrement brut des espèces de référence de 2011 à 2019, par secteur géographique, sur la lagune de Thau

Le taux de recouvrement brut moyen des macrophytes de référence a eu tendance à diminuer depuis 2014. Cependant ce recouvrement a évolué différemment entre le secteur Est et le secteur Ouest. En effet, si le recouvrement a diminué de manière progressive sur le secteur Ouest entre 2014 et 2019, ce n'est pas le cas à l'Est où une diminution a été remarquée (18%) entre 2014 et 2017 uniquement (Figure 47). De plus, si on considère les années 2017 et 2019 uniquement, les recouvrements bruts des macrophytes de référence semblent relativement similaires sur le secteur Est de la lagune, ce qui n'est pas le cas sur le secteur Ouest, où nous pouvons remarquer une diminution du recouvrement brut des macrophytes de référence sur la lagune. En effet 80% des stations échantillonnées présentent un recouvrement brut inférieur à 20% en 2019 contre 43% en 2017 (Figure 47), ce qui semble caractériser l'impact du phénomène d'eau verte post anoxie de l'année 2018 sur la biocénose benthique et plus particulièrement sur le compartiment macrophytes.





Figure 47 : Répartition des pourcentages de recouvrement brut des macrophytes de référence et de leur distribution selon le secteur géographique La diminution marquée de 6% du recouvrement brut des espèces de référence entre 2014 et 2017 provient des herbiers à magnoliophytes mais aussi du groupe des algues brunes.

En effet, en 2014 les algues de référence représentaient 70% du groupe des algues brunes (soit 11,9% de recouvrement brut) alors qu'en 2017, les algues brunes de référence ne représentaient plus que 15% du groupe, soit 2,95% de recouvrement brut (Figure 45). Cette différence s'explique car les algues brunes de référence *Dictyota dichotoma* et *Dictyota spiralis* ont été confondues en 2011 et 2014 avec l'algue brune *Rugulopterix okamurae* qui n'est pas une espèce de référence (Cimiterra et al. 2020). La récente mise en lumière de l'expansion à Thau de l'espèce *Rugulopterix okamurae* (Verlaque et al. 2009) est à l'origine de cette interprétation de la diminution drastique du recouvrement des algues brunes de référence sur la lagune de Thau en 2017 (Dijoux 2018).

On note par ailleurs que l'augmentation du recouvrement des algues vertes en 2019 par rapport à ce qui avait été observé en 2017 (+13%, Figure 45) sur les deux secteurs de la lagune est exclusivement liée aux algues opportunistes ou introduites, caractéristiques d'un milieu perturbé (Figure 47).

Ainsi une diminution du taux de recouvrement des algues rouges a pu être observée au bénéfice de surface de sédiment nu ou recouvertes d'algues vertes. De nombreuses espèces d'algues vertes sont opportunistes, indicatrices de milieux eutrophisés. Les apports d'ammonium et phosphate engendrés à l'interface eau-sédiment au moment de la malaïgue ont pu être à l'origine de ces développements. Au contraire, les macrophytes de référence (comme les herbiers) ont vu leur taux de recouvrement relatif diminuer, indiquant que ces espèces sont plus sensibles à l'anoxie, aux conditions dystrophiques associées et à la turbidité induite par le bloom de *Picochlorum*.


6 Conclusions et perspectives

Aujourd'hui, dans un contexte d'oligotrophisation, les conditions environnementales de la lagune de Thau sont influencées en premier lieu par le contexte climatique. Au cours des deux dernières décennies, l'évolution climatique met en évidence une augmentation des températures (+1,6°C en lagune de Thau en 2000 et 2019), une augmentation des salinités, des périodes prolongées de sursalinité au-dessus de 40 PSU, et une plus grande variabilité interannuelle des précipitations. Ces tendances peuvent conduire à des périodes de stress du point de vue des communautés microbiennes et des cultures marines.

Les travaux majeurs d'assainissement mis en œuvre depuis les 5 dernières décennies sur le bassin-versant de la lagune de Thau associés à une diminution des précipitations depuis les années 2000, ont induit une diminution très significative des apports en phosphore (divisés par 10 depuis 1970) et d'azote (divisés par 2 depuis 1990) à lagune. Cette diminution des apports en nutriments a engendré une baisse de la biomasse phytoplanctonique en lagune de Thau depuis deux décennies, associée à des changements de composition des communautés phytoplanctoniques (Collos et al. 2009, Derolez et al. 2020b). Mais l'année 2018 a été atypique par sa canicule estivale et ses précipitations printanières et automnales remarquables. Ce contexte a induit une malaïgue estivale et une augmentation massive des concentrations en nutriments azotés et phosphorés. Une part de ces apports en nutriments est issue de la reminéralisation de la matière organique, en particulier les organismes animaux et végétaux morts suite à la malaïgue. A l'automne, des apports additionnels de nutriments peuvent être associés aux pluies intenses survenues en octobre et novembre 2018, ces précipitations ont engendré des déversements lors de surcharges des réseaux⁹. La conséquence de cette succession de perturbations a été un développement massif picophytoplanctonique, sans précédent en lagune de Thau. Un pic de chlorophylle a, d'une intensité et d'une durée extraordinaires, a ainsi été mesuré entre novembre 2018 et janvier 2019, suivi de plusieurs rebonds. Les biomasses chlorophylliennes ont montré la dominance du picophytoplancton appartenant aux Chlorophycées et la quasi-absence de diatomées de novembre 2018 jusqu'à la fin du mois d'avril 2019. Des abondances remarquables de picophytoplancton ont été mesurées de 1,2 milliards de cellules par litre à Bouzigues jusqu'à 1,4 milliards de cellules par litre à Marseillan sur la période de décembre 2018 et janvier 2019. Le pic d'abondance de picophytoplancton est représenté de décembre 2018 à avril 2019. Les approches de biologie moléculaire ont permis de confirmer la présence de *Picochlorum* de février à mai 2019, puis de juillet à septembre 2019. Une succession des communautés de picoeucaryotes a été mise en évidence, avec d'abord une dominance de *Picochlorum* au premier semestre 2019, puis de juillet et août 2019 une efflorescence de picocyanobactéries induite par la canicule et les hypoxies/anoxie de fond favorisant les apports en ammonium et phosphate à l'interface eausédiment et dans la colonne d'eau. Pour finir, au deuxième semestre 2019, le développement de taxons de picoeucaryotes autotrophes connus depuis les années 1990 en lagune de Thau tels que Ostreococcus, Bathycoccus et Micromonas a été observé. Un an après la malaïgue, les abondances en picophytoplancton reviennent à des niveaux faibles à l'automne 2019, indiguant le retour de la lagune de Thau à un fonctionnement écologique antérieur à la crise des eaux vertes.

⁹ VigiThau / Plateforme Collaborative du SMBT



L'analyse des compositions et biomasses microphytoplanctoniques a également révélé des changements de composition et d'abondances au sein de ces communautés au cours des années 2017, 2018 et 2019. Au sein des diatomées, les taxons *Chaetoceros spp.* et *Skeletonema spp.*, présents en 2017, se sont raréfiés en 2018 et 2019 au profit de *Leptocylindrus spp, Cylindrotheca spp* et *Pseudo-nitzschia spp.* Entre avril et juin 2019, les biomasses plus élevées de nanophytoplancton indiquent leur retour dans l'écosystème. Le fonctionnement écologique de la lagune de Thau, en particulier le compartiment phytoplanctonique, a ainsi été fortement perturbé après la malaïgue de l'été 2018 et pendant un an.

Un organisme définit sous le terme d'*Aphelidium*-like a été détecté massivement lors des efflorescences de *Picochlorum*. Ce genre *Aphelidium* est décrit comme un parasitoïde intracellulaire et prédateur de diatomées et d'algues vertes. Ces organismes, encore jamais décrits dans la lagune de Thau, ont pu être observés par microscopie optique. Malheureusement l'approche de metabarcoding n'a pas permis d'identifier et de caractériser la dynamique de ce parasitoïde car les bases de données de référence ne sont pas renseignées pour cet organisme aux frontières de la connaissance. Ainsi, ces observations mettent en évidence l'importance d'utiliser simultanément différentes approches afin d'avoir une vision globale et complète des fluctuations de communautés eucaryotes dans la lagune de Thau.

Le diagnostic des peuplements de macrophytes réalisé en 2019 a montré que la malaïgue et le phénomène d'eaux vertes à *Picochlorum* ont engendré une diminution du recouvrement total des macrophytes et des espèces de référence (telles que les herbiers) à l'échelle de la lagune. L'impact sur les peuplements de macrophytes a été plus important sur la partie ouest de la lagune.

A l'issue des observations réalisées dans le cadre de ce projet, nous avons atteint l'objectif de décrire partiellement le phénomène d'eaux vertes à *Picochlorum* de 2018 et 2019. Ce phénomène d'eaux vertes est la conséquence d'une crise dystrophique qui tient son origine dans un contexte hydroclimatique en 2018 exceptionnellement chaud (année la plus chaude depuis le début du XX^e siècle¹⁰) et pluvieux. La description de ces processus écologiques inédits en lagune de Thau entre donc dans la thématique de la caractérisation de l'impact d'évènements marins extrêmes probablement associés aux changements climatiques.

Ce suivi a permis d'identifier un picophytoplancton non identifié jusqu'alors en lagune de Thau : le genre *Picochlorum* dont les capacités comme la thermotolérance et l'halotolérance sont connues pour être très développées. Ces aptitudes font que cet organisme a une fenêtre environnementale (ou niche écologique) très large, lui offrant des capacités de survie dans les contextes les plus changeants. Au-delà des conditions thermiques et salines, la régulation de la dynamique de population de *Picochlorum* dans la lagune semble principalement liée (1), en ce qui concerne sa croissance exponentielle : aux apports continus et diffus de nutriments (NH₄ et PO₄) dans la colonne d'eau faisant suite à la malaïgue et à la reminéralisation de la matière organique ainsi qu'aux apports pluvieux massifs et (2) en ce qui concerne son effondrement : au rôle des prédateurs et/ou des parasites. Par ailleurs, l'évolution de l'état écologique de la lagune de Thau au cours du processus d'oligotrophisation amorcé depuis 20 ans a probablement favorisé le développement de ce type d'algue de très petite taille (< 3 µm), particulièrement compétitif dans les conditions nutritives rencontrées récemment.

¹⁰ http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2018/bilan-climatique-de-l-annee-2018

Le cas de figure des eaux vertes à *Picochlorum* dans la lagune de Thau vient donc illustrer un exemple de successions de perturbations hydroclimatiques synergiques (fortes précipitations + canicule + malaïgue) suivies d'une cascade d'effets écologiques (changements drastiques du microphytoplancton + efflorescences de *Picochlorum* + efflorescences d'*Aphelidium*-like) puis économiques (mortalité de coquillages + arrêt de la productivité ostréicole sur plusieurs mois à des périodes commerciales critiques).

Cette synthèse est le rassemblement de l'ensemble des données et des informations qui ont pu être présentées aux parties-prenantes quasiment en temps réel pendant la crise de 2019 sous forme de bulletins d'information et lors des 6 comités de pilotage de 2019 et 2020. Dans un futur proche, les jeux de données et processus seront étudiés de manière plus approfondie en vue d'être publiés dans des revues scientifiques à comité de lecture. L'objectif des bulletins, des comités de pilotage et de ce rapport, était de fournir de la connaissance et aider à la gestion de crise environnementale et socio-économique au niveau local.

Ce projet nous a montré que dans le cas d'évènements extrêmes, nous sommes à la frontière de la connaissance scientifique, comme c'est le cas avec les deux organismes identifiés *Picochlorum* et *Aphelidium*-like. Une première perspective est de poursuivre les travaux de recherche sur la génétique et les capacités physiologiques de *Picochlorum* afin de mieux connaitre ses origines, ses traits d'histoire de vie, sa croissance et la qualité de ses interactions avec les coquillages à valeur commerciale. Ces connaissances nous permettront d'améliorer notre capacité de diagnostic afin d'aider à la gestion des crises environnementales et socio-économiques dans le futur. La description des interactions entre *Picochlorum* et les bivalves en élevage a été explorée dans un second livrable dont l'objectif était de tester l'effet de la filtration de différentes espèces et tailles de bivalves sur les abondances de *Picochlorum* (Richard et al. 2021). Une seconde perspective est de poursuivre les travaux sur l'identification génétique d'*Aphelidium*, ses traits d'histoire de vie en lagunes méditerranéennes et ses interactions avec *Picochlorum* et les communautés phytoplanctoniques.

Les connaissances issues de cet observatoire des eaux vertes dans la lagune de Thau viennent en soutien à la gestion d'évènements environnementaux extrêmes impactant des activités socioéconomiques contraintes par le phénomène de changement global.



7 Références bibliographiques

- Afnor (1984) Norme expérimentale. Dosage de la chlorophylle a et des phéopigments par spectrométrie et absorption moléculaire. Décembre 1984.
- Aminot A, Kerouel R (2004) Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses. Ifremer (ed).
- Aminot A, Kérouel R (2007) Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines : méthodes en flux continu. QUAE/Ifremer (ed).
- Andral B, Sargian P (2010) Directive Cadre Eau. District "Rhône et côtiers méditerraéens". Contrôles de surveillance/opérationnel. Campagne DCE 2009. Rapport Ifremer. 129p.
- Bec B, Derolez V, Soudant D, Cesmat L, Pete R, Richard M (2018) Projet CAPATHAU : CAPAcité Trophique de la lagune de THAU. Livrable 1. Evolution temporelle de l'état écologique de la lagune de Thau et des performances des coquillages en élevage au regard de la réduction des apports issus du bassin versant. 58p.
- Belin C, Soudant D (2018) Trente années d'observation des microalgues et des toxines d'algues sur le littoral, Ed. Quae.
- Bittner L, Gobet A, Audic S, Romac S, Egge ES, Santini S, Ogata H, Probert I, Edvardsen B, de Vargas C (2013) Diversity patterns of uncultured Haptophytes unravelled by pyrosequencing in Naples Bay. Mol Ecol 22:87–101.
- Bouchoucha M, Derolez V, Munaron D, Gonzalez J-L, Cimiterra N, Tomasino C (2019) Directive Cadre sur l'Eau. Bassin Rhône Méditerranée Corse - Année 2018. 83p.
- Boutière H, de Bovée F, Delille D, Fiala M, Gros C, Labat JP, Panouse M, Soyer J (1982) Effet d'une crise dystrophique dans l'étang de Salses-Leucate. Oceanol Acta SP:231–242.
- Callahan BJ, McMurdie PJ, Rosen MJ, Han AW, Johnson AJA, Holmes SP (2016) DADA2: Highresolution sample inference from Illumina amplicon data. Nat Methods 13:581–583.
- Cimiterra N, Massinelli L, Dijoux L, Oheix J, Derolez V (2020) Diagnostic du compartiment macrophyte dans 17 masses d'eau de transition lagunaires en 2016, 2017 et 2018. Ifremer ODE/UL/LER-LR/20-15. 135P.
- Collos Y, Bec B, Jauzein C, Abadie E, Laugier T, Lautier J, Pastoureaud A, Souchu P, Vaquer A (2009) Oligotrophication and emergence of picocyanobacteria and a toxic dinoflagellate in Thau lagoon, southern France. J Sea Res 61:68–75.
- Courboulès J, Vidussi F, Soulié T, Mas S, Pecqueur D, Mostajir B (2021) Effects of experimental warming on small phytoplankton, bacteria and viruses in autumn in the Mediterranean coastal Thau Lagoon. Aquat Ecol 55:647–666.
- Courties C, Vaquer A, Trousselier M, Lautier J, Chretiennot-Dinet MJ, Neveux J, Machado C, Claustre H (1994) Smallest eukaryotic organism. Nature 370:255.
- Daniel A, Kerouel R, Aminot A (2010) Document de méthode hydrologie. Complément au manuel de méthodes d'analyses en milieu marin : Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines (2007).
- Darmaraki S, Somot S, Sevault F, Nabat P, Cabos Narvaez WD, Cavicchia L, Djurdjevic V, Li L, Sannino G, Sein D V. (2019) Future evolution of Marine Heatwaves in the Mediterranean Sea. Clim Dyn 53:1371–1392.



- Derolez V, Malet N, Fiandrino A, Lagarde F, Richard M, Ouisse V, Bec B, Aliaume C (2020a) Fifty years of ecological changes: Regime shifts and drivers in a coastal Mediterranean lagoon during oligotrophication. Sci Total Environ 732:139292.
- Derolez V, Soudant S, Malet N, Chiantella C, Richard M, Abadie E, Aliaume C, Bec B (2020b) Two decades of oligotrophication: evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France). Estuar Coast Shelf Sci:106810.
- Dijoux L (2018) Evaluation de l'état des lagunes méditerranéennes dans le cadre de la DCE par le compartiment macrophytes Incertitudes liées à l'identification et à l'évaluation du recouvrement végétal. 27p. Sète.
- Eikrem W, Throndsen J (1990) The ultrastructure of Bathycoccus gen. nov. and B. prasinos sp. nov., a non-motile picoplanktonic alga (Chlorophyta, Prasinophyceae) from the Mediterranean and Atlantic. Phycologia 29:344–350.
- Fiandrino A, Ouisse V, Dumas F, Lagarde F, Pete R, Malet N, Le Noc S, de Wit R (2017) Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. Mar Pollut Bull 119:132–144.
- Foflonker F, Mollegard D, Ong M, Yoon HS, Bhattacharya D (2018) Genomic Analysis of Picochlorum Species Reveals How Microalgae May Adapt to Variable Environments. Mol Biol Evol:1–10.
- Foflonker F, Price DC, Qiu H, Palenik B, Wang S, Bhattacharya D (2015) Genome of the halotolerant green alga Picochlorum sp . reveals strategies for thriving under fluctuating environmental conditions. Environ Microbiol 17:412–426.
- Le Fur I, De Wit R, Plus M, Oheix J, Derolez V, Simier M, Malet N, Ouisse V (2019) Reoligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series. Mar Ecol Progess Ser 608:13–32.
- Gazeau F, Parker LM, Comeau S, Gattuso J-P, O'Connor WA, Martin S, Poertner H-O, Ross PM (2013) Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. Mar Biol 160:2207–2245.
- Gonzalez-Esquer CR, Wright KT, Sudasinghe N, Carr CK, Sanders CK, Turmo A, Kerfeld CA, Twary S, Dale T (2019) Demonstration of the potential of Picochlorum soloecismus as a microalgal platform for the production of renewable fuels. Algal Res 43:101658.
- Guillou L, Bachar D, Audic S, Bass D, Berney C, Bittner L, Boutte C, Burgaud G, De Vargas C, Decelle J, Del Campo J, Dolan JR, Dunthorn M, Edvardsen B, Holzmann M, Kooistra WHCFCF, Lara E, Le Bescot N, Logares R, Mahé F, Massana R, Montresor M, Morard R, Not F, Pawlowski J, Probert I, Sauvadet A-LL, Siano R, Stoeck T, Vaulot D, Zimmermann P, Christen R (2013) The Protist Ribosomal Reference database (PR2): a catalog of unicellular eukaryote Small Sub-Unit rRNA sequences with curated taxonomy. Nucleic Acids Res 41:D597–D604.
- Hartmann DL, Tank AMGK, Rusticucci M, Ipcc, Hartmann DL, Tank AMGK, Rusticucci M, Ipcc, Hartmann DL, Tank AMGK, Rusticucci M (2013) IPCC Fifth Assessment Report, Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Ipcc AR5:31–39.
- Henley WJ, Hironaka JL, Guillou L, Buchheim MA, Buchheim JA, Fawley MW, Fawley KP (2004) Phylogenetic analysis of the 'Nannochloris-like' algae and diagnoses of Picochlorum



oklahomensis gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). Phycologia 43:641–652.

- Hsaini L (2019) Caractérisation des fluctuations de Picochlorum et diversité des communautés phytoplanctoniques lors d'un phénomène d'eau verte post anoxie en lagune de Thau. Rapport de stage de M1/UPEC/UMR Marbec. Juin 2019. 33p.
- Ifremer (2013) Réseau de Suivi du Languedoc-Roussillon. Bilan des résultats 2012. 248 p. http://archimer.ifremer.fr/doc/00148/25940/.
- ISO (1992) Norme Internationale. Qualité de l'eau mesurage des paramètres biochimiques, dosage spectrométrique de la chlorophylle a.
- Karpov SA, Mamkaeva MA, Aleoshin V V., Nassonova E, Lilje O, Gleason FH (2014a) Morphology, phylogeny, and ecology of the aphelids (Aphelidea, Opisthokonta) and proposal for the new superphylum Opisthosporidia. Front Microbiol 5:1–11.
- Karpov SA, Mamkaeva MA, Benzerara K, Moreira D, López-García P (2014b) Molecular Phylogeny and Ultrastructure of Aphelidium aff. melosirae (Aphelida, Opisthosporidia). Protist 165:512–526.
- Karpov SA, Vishnyakov A, López-García P, Zorina N, Ciobanu M, Tcvetkova V, Moreira D (2020) Morphology and molecular phylogeny of Aphelidium insulamus sp. nov. (Aphelida, Opisthosporidia). Protistology.
- Krasovec M, Vancaester E, Rombauts S, Bucchini F, Yau S, Hemon C, Lebredonchel H, Grimsley N, Moreau H, Sanchez-brosseau S, Vandepoele K, Piganeau G, Hemon C, Lebredonchel H, Grimsley N (2018) Genome analyses of the microalga picochlorum provide insights into the evolution of thermotolerance in the green lineage. Genome Biol Evol 10:2347–2365.
- Lagarde F (2018) Malaïgue sur la lagune de Thau, expertise de la température de l'eau de la lagune de Thau . DDTM 34 Direction Départementale des Territoires et de la Mer de l'Hérault , DML Unité Cultures Marines et Littoral Sète. 2p. https://archimer.ifremer.fr/doc/004.
- Letcher PM, Powell MJ, Lee PA, Lopez S, Burnett M (2017) Molecular Phylogeny and Ultrastructure of Aphelidium desmodesmi, a New Species in Aphelida (Opisthosporidia). J Eukaryot Microbiol 64:655–667.
- Lubet P, Aloui N (1987) Limites létales thermiques et action de la température sur les gamétogenèses et l'activité neurosecrétrice chez la moule (*Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis*, mollusque bivalve). Haliotis 16:309–316.
- Massana R, Gobet A, Audic S, Bass D, Bittner L, Boutte C, Chambouvet A, Christen R, Claverie J-M, Decelle J, Dolan JR, Dunthorn M, Edvardsen B, Forn I, Forster D, Guillou L, Jaillon O, Kooistra WHCF, Logares R, Mahé F, Not F, Ogata H, Pawlowski J, Pernice MC, Probert I, Romac S, Richards T, Santini S, Shalchian-Tabrizi K, Siano R, Simon N, Stoeck T, Vaulot D, Zingone A, de Vargas C (2015) Marine protist diversity in European coastal waters and sediments as revealed by high-throughput sequencing. Environ Microbiol 17:4035–4049.
- McMurdie PJ, Holmes S (2013) Phyloseq: An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data. PLoS One 8.
- Mostajir B, Amblard C, An-Dubau EB, De Wit R, Lensi R, Sime-Ngando T (2012) Les Réseaux Trophiques Microbiens Des Milieux Aquatiques Et Terrestres. J.C. Bertrand et al. Presses Universitaires de Pau et des Pays de l'Adour, pp.28. https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00848692.



- MTES (2018) Guide relatif aux règles d'évaluation de l'état des eaux littorales dans le cadre de la DCE. Paris.
- Neveux J, Lantoine F (1993) Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap 40:1747–1765.
- Ouzeau G, Déqué M, Jouini M, Planton S, Vautard R, Jouzel J (2014) Le climat de la France au XXI e siècle Volume 4 Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer.
- Pascal M, Wagner V, Corso M, Laaidi K, Le Tertre A (2019) Évolution de l'exposition aux canicules et de la mortalité associée en France métropolitaine entre 1970 et 2013. Saint-Maurice : Santé publique France, 2019. 69 p. ISBN-NET : 979-10-289-0488-3.
- Raud M (2018) Procès verbal du comité départemental d'expertise du 30 aout 2018. Direction départementale des territoires et de la mer. Préfet de l'Hérault.
- REPHY French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal Waters (2021) REPHY dataset - French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal waters. Metropolitan data. SEANOE. https://doi.org/10.17882/47248.
- Richard M, Bec B, Bergeon L, Hébert M, Mablouké C, Atteia A, Lagarde F (2021) Influence de la filtration de différentes espèces et tailles de bivalves sur les concentrations de Picochlorum sp. Responsable du phénomène d'eaux vertes observés dans la la lagune de Thau en 2018. Rapport Scientifique et Techniques Ifremer, ODE/UL/LERLR2.
- Richard M, Fiandrino A (2018) Expertise sur les mortalités constatées durant le mois d'août 2018 sur l'étang de Thau au moment de la canicule et de la malaïgue. 6p.
- Sambrook J, Fritsch EF, Maniatis T (1989) Molecular cloning: a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY, USA.
- Sargian P, Andral B, Derolez V (2013) Réseaux de Surveillance DCE Campagne 2012 District "Rhône et côtiers méditerranéens". Rapport Ifremer. p. 132.
- Seto K, Matsuzawa T, Kuno H, Kagami M (2020) Morphology, Ultrastructure, and Molecular Phylogeny of Aphelidium collabens sp. nov. (Aphelida), a Parasitoid of a Green Alga Coccomyxa sp. Protist 171:125728.
- Sherr EB, Caron DA, Sherr BF (1993) Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. Handbook of methods in aquatic microbial ecology. In: *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ (eds) LP (ed) Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, p 213–227
- Soto-Navarro J, Jordá G, Amores A, Cabos W, Somot S, Sevault F, Macías D, Djurdjevic V, Sannino G, Li L, Sein D (2020) Evolution of Mediterranean Sea water properties under climate change scenarios in the Med-CORDEX ensemble.
- Stoeck T, Bass D, Nebel M, Christen R, Jones MDM, Breiner HW, Richards TA (2010) Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. Mol Ecol 19:21–31.
- Trombetta T, Vidussi F, Roques C, Scotti M, Mostajir B (2020) Marine Microbial Food Web Networks During Phytoplankton Bloom and Non-bloom Periods: Warming Favors Smaller Organism Interactions and Intensifies Trophic Cascade. Front Microbiol 11:1–19.



- Troussellier M, Courties C, Zettelmaier S (1995) Flow Cytometric Analysis of Coastal Lagoon Bacterioplankton and Picophytoplankton: Fixation and Storage Effects. Estuar Coast Shelf Sci 40:621–633.
- Utermöhl H (1931) Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons. (Mit besondere Beriicksichtigung des Ultraplanktons). Verh Int Verein Theor Angew Limnol 5:567–595.
- Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik: Mit 1 Tabelle und 15 abbildungen im Text und auf 1 Tafel. Int Vereinigung für Theor und Angew Limnol Mitteilungen 9:1–38.
- de Vargas C, Audic S, Henry N, Decelle J, Mahé F, Logares R, Lara E, Berney C, Le Bescot N, Probert I, Carmichael M, Poulain J, Romac S, Colin S, Aury J-M, Bittner L, Chaffron S, Dunthorn M, Engelen S, Flegontova O, Guidi L, Horák A, Jaillon O, Lima-Mendez G, Lukeš J, Malviya S, Morard R, Mulot M, Scalco E, Siano R, Vincent F, Zingone A, Dimier C, Picheral M, Searson S, Kandels-Lewis S, Acinas SG, Bork P, Bowler C, Gorsky G, Grimsley N, Hingamp P, Iudicone D, Not F, Ogata H, Pesant S, Raes J, Sieracki ME, Speich S, Stemmann L, Sunagawa S, Weissenbach J, Wincker P, Karsenti E (2015) Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. Science (80-) 348:1261605.
- Vaulot D, Eikrem W, Viprey M, Moreau H (2008) The diversity of small eukaryotic phytoplankton (≤3 µm) in marine ecosystems. FEMS Microbiol Rev 32:795–820.
- Verlaque M, Steen F, De Clerck O (2009) Rugulopteryx (Dictyotales, Phaeophyceae), a genus recently introduced to the Mediterranean. Phycologia 48:536–542.
- Viprey M, Guillou L, Ferreol M, Vaulot D (2008) Wide genetic diversity of picoplanktonic green algae (Chloroplastida) in the Mediterranean Sea uncovered by a phylum-biased PCR approach. Environ Microbiol 10:1804–1822.
- Witkowski Fanny Andral Bruno DVTC (2017) Campagne de surveillance DCE 2015 en Méditerranée française. Districts « Rhone et côtiers méditerranéens » et « Corse ». FRANCE.
- Worden AZ, Nolan JK, Palenik B (2004) Assessing the dynamics and ecology of marine picophytoplankton: The importance of the eukaryotic component. Limnol Oceanogr 49:168–179.
- Zhu F, Massana R, Not F, Marie D, Vaulot D (2005) Mapping of picoeucaryotes in marine ecosystems with quantitative PCR of the 18S rRNA gene. FEMS Microbiol Ecol 52:79–92.