

L'Institut Agro Rennes-Angers
 Site d'Angers Site de Rennes

Année universitaire : 2021 - 2022
Spécialité :
Sciences halieutiques et aquacoles
Spécialisation (et option éventuelle) :
Ressources et écosystèmes aquatiques

Mémoire de fin d'études

- d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)
- de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)
- de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2)
- d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

Analyse temporelle long terme des variations d'abondance et de phénologie zooplanctonique en réponse aux conditions environnementales.

Par : Amélie POTIGNON

Soutenu à Rennes le 16/09/2022

Devant le jury composé de :

Président : Pablo Brosset, maître de conférences
Agrocampus Ouest

Maître de stage : Paul Marchal, Laboratoire des
ressources halieutiques Ifremer

Enseignant référent : Hervé le Bris, professeur
d'écologie halieutique et d'aquaculture chez
Agrocampus Ouest

Autres membres du jury (Nom, Qualité)

Jean-Baptiste Romagnan, chercheur Ifremer

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle de l'Institut Agro Rennes-Angers

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation «Patrimoine-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France» disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Remerciements

Mes premiers remerciements sont pour Sébastien Lefebvre, mon maître de stage à l'UMR 8187 LOG (Laboratoire d'Océanologie et Géosciences), pour sa disponibilité tout au long de ce projet. Sa patience et sa pédagogie m'ont permis d'acquérir de nombreuses connaissances que ce soit sur la réalisation de recherche bibliographique, sur l'utilisation du logiciel R ou sur l'utilisation de différents types d'analyses. Il m'a permis de découvrir le monde la recherche et a, sans aucun doute, participé au développement de mon sens critique ainsi que de ma curiosité. Merci d'avoir partagé autant de choses avec moi et d'avoir pris le temps de perfectionner au maximum la rédaction de ce rapport.

Je remercie également Paul Marchal (Laboratoire de ressources halieutiques de Boulogne sur mer, Unité Manche Mer du Nord Ifremer), mon maître de stage, pour son encadrement et pour m'avoir aiguillé et conseillé à chaque étape décisive. Le partage de ces connaissances et nos échanges hebdomadaires m'ont permis de conduire cette analyse le plus loin possible. Je le remercie également, ainsi que Christophe Loots, de m'avoir accueilli au sein de l'équipe d'Ifremer à bras ouverts. Merci également à Alice Delegrange (UMR LOG), également ma maître de stage, pour sa bonne humeur et pour m'avoir initié au monde du zooplancton. Merci aussi pour ces précieux conseils et pour le temps consacré à mon perfectionnement à l'oral.

Je remercie également l'ensemble de l'équipe de la station marine de Wimereux, de l'Ifremer et de la MREN pour leur accueil. Je remercie également EDF pour avoir mis à disposition leurs données.

Enfin, je remercie Lilia Guillet qui, durant ces six mois de vie commune, n'a cessé d'échanger avec moi, de me soutenir et de me donner de précieux conseils. Merci également à Mathilde Brunon pour son soutien sans faille.

Glossaire

FORESEA : funding ocean renewable energy through strategic european action

IFREMER : institut français de recherche pour l'exploitation de la mer

IGA : impact des grands aménagements

CNPE : centre nucléaire de production électrique

PO_4^{3-} : orthophosphates

$\text{Si}(\text{OH})_4$: acides orthosiliciques

NH_4^+ : ammonium

NO_2^- : nitrites

NO_3^- : nitrates

Chla : chlorophylle a

Pheo a : phéopigments

Calanus sp : genre connu (Calanus) mais pas l'espèce

Calanus spp : plusieurs espèces inconnues du genre Calanus

OMI : outlying mean index

GLM : modèle linéaire généralisé

GAM : modèle additif généralisé

GLMM : modèle linéaire généralisé mixte

GAMM : modèle additif généralisé mixte

AIC : critère d'information d'Akaike

LM : modèle linéaire

GLS : generalized least squares

AFC : analyse factorielle des correspondances

ARMA : modèle autorégressif et moyennes mobiles

NS : non significatif

CNPE : Centre nucléaire de production électrique

ACP : Analyse en composante principale

Table des matières

Remerciements

Glossaire

Liste des figures

Liste des tableaux

Liste des annexes

| | |
|---|----|
| Introduction..... | 1 |
| Matériel et méthodes..... | 6 |
| 1. Données | 6 |
| 1.1. Présentation générale..... | 6 |
| 1.2. Sélection des données d'abondances zooplanctoniques | 7 |
| 1.3. Sélection des variables environnementales..... | 9 |
| 1.4. Base de données phytoplanctoniques | 10 |
| 1.5. Calculs des moyennes annuelles d'abondance et des anomalies | 11 |
| 2. Méthode de création et d'analyses des niches..... | 11 |
| 2.1. Méthode OMI | 11 |
| 2.2. Choix du modèle OMI le mieux adapté à nos données | 12 |
| 2.3. Création des groupes de copépodes..... | 13 |
| 3. Méthode d'analyse long terme..... | 13 |
| 3.1. Calcul des indices phénologiques | 13 |
| 3.2. Modèles généralisés | 14 |
| Résultats..... | 16 |
| 1. Descriptions préliminaires des bases de données étudiées | 16 |
| 1.1. Abondance des copépodes | 16 |
| 1.2. Environnement..... | 17 |
| 2. Analyse des niches écologiques..... | 19 |
| 2.1. Analyse des résultats de l'OMI | 19 |
| 3. Analyses long terme des variables environnementales en liens avec les abondances moyennes et les indices phénologiques des trois groupes de copépodes | 21 |
| 3.1. Variations des concentrations moyennes annuelles de chlorophylle a et des valeurs moyenne annuelles de température | 21 |
| 3.2. Les variations des abondances annuelles et des indices phénologiques du groupe printemps-été (<i>Temora</i> , <i>Pseudocalanus</i> et <i>Centropages</i>) en lien avec la chlorophylle, la température et leur évolution dans le temps | 23 |
| 3.3. Les variations des abondances annuelles et des indices phénologique du groupe été-automne (<i>Euterpina</i> et <i>Acartia</i>) en lien avec la chlorophylle, la température et leur évolution dans le temps | 26 |
| 3.4. Les variations des abondances annuelles et des indices phénologique du groupe automne-hiver (<i>Paracalanus</i>) en lien avec la chlorophylle, la température et leur évolution dans le temps..... | 28 |

| | |
|---|----|
| Discussion | 30 |
| 1. Principaux résultats à discuter | 30 |
| 1. OMI et variations saisonnières..... | 30 |
| 2. Variations interannuelles de température et de chlorophylle a | 31 |
| 3. Variations des abondances annuelles moyennes des groupes de copépodes | 32 |
| 4. Variations de phénologie des groupes de copépodes | 32 |
| 5. Pics saisonniers précoces les années plus chaudes : une hypothèse remise en question dans notre zone d'étude | 33 |
| 6. Variations d'abondances et de durée des pics saisonniers : risque de match-mismatch | 34 |
| 7. Limites de l'étude et perspectives..... | 35 |
| 7.1. Données phytoplanctoniques | 35 |
| 7.2. Méthode WitOMI | 35 |
| 7.3. Analyses temporelles mensuelles | 36 |
| Conclusion..... | 37 |
| Bibliographie..... | 38 |
| Annexes..... | 1 |

Liste des figures

| | |
|--|----|
| Figure I: Modèle conceptuel de chaîne trophique marine. P: phytoplancton, Z: zooplancton, N: sels nutritifs, M: mixotrophe, B: bactéries, D: détritux, HTL: niveaux trophiques supérieurs, Flèches plaines: imports, Flèches en pointillés: exports, Flèches bleues : mixage, Flèches rouges et vertes : échange entre les niveaux d'eau supérieurs et inférieurs (Mitra et al., 2014). | 1 |
| Figure II: Localisation des points suivis pour la surveillance du milieu marin autour du CNPE (Centre Nucléaire de Production Electrique) de Gravelines (Wacquet et al 2021). | 6 |
| Figure III: Distribution de fréquence mensuelle d'échantillonnage du jeu de données d'abondance du zooplancton (Gravelines (59), point « prise ») (Potignon 2022). | 8 |
| Figure IV: Fréquence d'échantillonnage par mois du jeu de données environnementales (Potignon 2022). | 10 |
| Figure V: Arbre de décision du modèle le mieux adapté et arguments permettant de faire un choix entre les différents modèles. Partie grisée : modèles ou passages d'un modèle à un autre non adapté aux données de l'étude (Potignon 2022). | 15 |
| Figure VI: Moyennes mensuelles d'abondance des 11 taxons zooplanctoniques de l'étude (toutes années confondues de 1978 à 2020) (Potignon 2022). | 16 |
| Figure VII: Anomalies annuelles d'abondance des 11 espèces zooplanctoniques de l'étude (pour chaque espèce le calcul est réalisé à partir de la première année où l'abondance annuelle est différente de zéro) (Potignon 2022). | 17 |
| Figure VIII: Moyennes mensuelles des données environnementales utilisées dans les analyses (toutes années confondues de 1978 à 2021) (Potignon 2022). | 18 |
| Figure IX: Anomalies annuelles des concentrations en chlorophylle a et des valeurs de température de 1978 à 2020 (Potignon 2022). | 19 |
| Figure X: Représentation des centres de niches des 11 espèces de copépodes de l'étude, et de leurs groupes, dans un environnement défini par la température de l'eau et la concentration en chlorophylle a et phéopigments (pourcentage de variance expliqué par chaque dimension indiquée sur les axes). Rouge : groupe printemps-été / Bleu : groupe été / Vert : groupe été-automne (Potignon 2022). | 20 |
| Figure XI: Evolution de la concentration moyenne annuelle de chlorophylle a et des valeurs moyennes annuelles de température au cours du temps (modèles GAM) (Potignon 2022). | 22 |
| Figure XII: Evolution des indices phénologiques (date de fin de période et centre de gravité) de la concentration de chlorophylle a en fonction de la température et au cours du temps (modèle GAM pour le centre de gravité, modèle GLM pour la date de fin en fonction de la température et modèle GLMM pour la date de fin en fonction de l'année) (Potignon 2022). | 23 |
| Figure XIII: Evolution des abondances moyennes annuelles (abondances log (x+1)) des espèces du groupe printemps-été en fonction de la température, du temps et de la concentration en chlorophylle a (modèles GAM pour les relations avec la température et la relation entre l'abondance de Pseudocalanus et le temps. GLM pour la relation entre l'abondance de Temora et les années et entre l'abondance de Temora et la chlorophylle a) (Potignon 2022). | 24 |

| | |
|--|----|
| Figure XIV: Evolution des indices phénologiques des espèces du groupe printemps-été en fonction du temps (modèles GAM toutes les relations de phénologie de Pseudocalanus et Centropages, GAM pour le début de saison de Temora, GLMM pour la fin de saison de Temora)(Potignon 2022)..... | 25 |
| Figure XV: Evolution des abondances moyennes annuelles (abondances log (x+1)) des espèces du groupe été-automne en fonction de la concentration en chlorophylle a (modèle GAM pour l'abondance Acartia et GLM pour l'abondance de Euterpina) (Potignon 2022).... | 26 |
| Figure XVI: Evolution des indices phénologiques de Euterpina (groupe été-automne) en fonction de la température, de la concentration en chlorophylle a et du temps (modèles GAM pour le centre de gravité en fonction de chla, GLM pour le centre de gravité en fonction de la température, GAM pour la date de début en fonction de la température, GAM pour la date de fin en fonction du temps)(Potignon 2022)..... | 27 |
| Figure XVII: Evolution de l'abondance annuelle moyenne (abondances log (x+1)) de Paracalanus (groupe automne-hiver) en fonction du temps (modèle GLM) et de la concentration en chlorophylle a (modèles GAM) (Potignon 2022). | 28 |
| Figure XVIII: Evolution des indices phénologiques de Paracalanus (groupe automne-hiver) en fonction de la température pour le premier pic et du temps pour le deuxième pic (modèles GAM) (Potignon 2022). | 29 |

Liste des tableaux

Tableau I: Couvertures temporelles des données et méthodes de mesures des variables fournies pour l'analyse (données IGA Gravelines). Une période est définie comme étant « exploitable » lorsque, au minimum, 10 échantillonnages ont été réalisés dans l'année. Nombre maximum d'années : 43 / Nombre maximum de dates 2 195 (Potignon, 2022)..... 7

Tableau II: Résumé des regroupements de la base de données d'abondances de zooplancton (pourcentage d'occurrence au sein d'un même genre) (Potignon 2022)..... 9

Tableau III: Significativité des niches établies par la méthode OMI. Case vide : non significatif, . : marginalement significatif, * : $0.05 > p\text{-value} > 0.01$, ** : $0.01 > p\text{-value} > 0.001$, *** : $0.001 > p\text{-value}$. Modèle 1 : Chl a, Pheo, Temp / Modèle 2 : Chl a, Pheo, Temp, NO₂, NO₃, NH₄ / Modèle 3 : Chl a, Pheo, Temp, salinité (Potignon 2022)..... 13

Tableau IV: Inertie (inertia), marginalité (OMI), indice de tolérance (Tol) et tolérance résiduelle (Rtol) des niches des 11 espèces de copépodes de l'analyse. Les valeurs en italiques représentent les pourcentages de variabilités correspondants. La dernière colonne (p-value) représente la significativité des niches. Les espèces dont les niches sont définies de manière significative sont en gras (Potignon 2022)..... 21

Tableau V: Résumé de l'analyse de l'abondance annuelle moyenne et des indices phénologiques du groupe printemps-été en fonction du temps, de la température et de la concentration en chlorophylle a. Schéma des rendus graphiques (NS : non significatif) (Potignon 2022)..... 26

Tableau VI: Résumé de l'analyse de l'abondance annuelle moyenne et des indices phénologique du groupe été-automne en fonction du temps, de la température et de la concentration en chlorophylle a. Schéma des rendus graphiques (NS : non significatif) (Potignon 2022)..... 28

Liste des annexes

| | |
|---|----|
| Annexe I: Abondance (ligne noire) des 11 espèces de copépodes au point « Prise » du CNPE de Gravelines entre 1978 et 2021. Abondances moyennes annuelles en gris (Potignon 2022). | 1 |
| Annexe II : Evolution des variables environnementales au point « Prise » du CNPE de Gravelines entre 1978 et 2021 (Potignon 2022). | 7 |
| Annexe III: Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP). a: Projection des corrélations entre les variables et les composantes principales. b: Contribution des variables à la dimension 1. c: Contribution des variables à la dimension 2. | 12 |
| Annexe IV: Résultat de l'OMI des 11 espèces de copépodes avec les 3 variables environnementales (température, chlorophylle a et phéopigments). a : Représentation des variables environnementales, des valeurs propres et des niches de copépodes. b : Représentation des niches et de leur étendues dans les deux dimensions..... | 15 |
| Annexe V : Tableaux récapitulatifs des analyses long terme des trois groupes de copépodes (gris foncé : groupe printemps-été / gris clair : groupe été-automne / blanc : groupe automne-hiver) : méthode utilisée et significativité (* : $0.05 > p\text{-value} > 0.01$, ** : $0.01 > p\text{-value} > 0.001$, *** : $0.001 > p\text{-value}$). a : Analyse des abondances moyennes. b : Analyses phénologiques. | 16 |
| Annexe VI: Résultats des analyses long terme des abondances annuelles moyennes du groupe de copépodes printemps-été (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a..... | 18 |
| Annexe VII: Résultats des analyses long terme des abondances annuelles moyennes du groupe de copépodes été-automne (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a..... | 21 |
| Annexe VIII : Résultats des analyses long terme des abondances annuelles moyennes du groupe de copépodes automne-hiver (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a..... | 22 |
| Annexe IX : Résultats des analyses long terme de la phénologie du groupe de copépodes printemps-été (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a. Start : début de saison / CoG : centre de gravité / End : fin de la saison..... | 23 |
| Annexe X: Résultats des analyses long terme de la phénologie du groupe de copépodes été-automne (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a. Start : début de saison / CoG : centre de gravité / End : fin de la saison..... | 29 |
| Annexe XI: Résultats des analyses long terme de la phénologie du groupe de copépodes automne-hiver (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a. Start : début de saison / CoG : centre de gravité / End : fin de la saison..... | 32 |

Introduction

Le plancton regroupe l'ensemble des organismes qui ont des capacités de nage faible par rapport aux vitesses des courants océaniques. Ils sont donc susceptibles d'être entraînés par le déplacement des eaux. Le zooplancton représente la partie animale du plancton. Les organismes zooplanctoniques sont à la base des réseaux trophiques. Ils sont le lien central entre le phytoplancton et les niveaux trophiques supérieurs (fig. 1) (Beaugrand, Brander, Lindley, Souissi, & Reid 2003 ; Beaugrand & Kirby 2010 dans Benedetti et al. 2018). De plus, ils participent au cycle des nutriments, du carbone (Turner 2015 dans Benedetti et al. 2018), de l'azote et du phosphore (Hébert, Beisner, Maranger 2017). Le zooplancton participe au transport de particules vers les eaux profondes et/ou les sédiments via la production des pelotes fécales et leur migration verticale (Jonasdottir, Visser, Richardson, & Heath 2015 ou Turner 2002 dans Benedetti et al. 2018). Ils occupent donc une position clés dans de nombreux écosystèmes marins en plus d'être l'un des organismes marins les plus abondants (Kjørboe 2008a dans Litchman, Ohman, Kjørboe 2013).

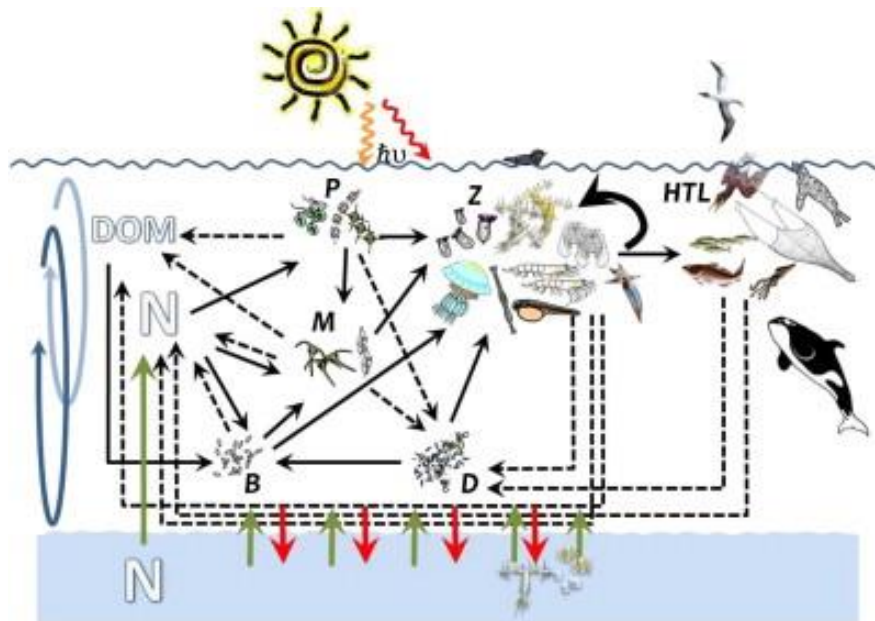


Figure 1: Modèle conceptuel de chaîne trophique marine. P: phytoplancton, Z: zooplancton, N: sels nutritifs, M: mixotrophe, B: bactéries, D: débris, HTL: niveaux trophiques supérieurs, Flèches plaines: imports, Flèches en pointillés: exports, Flèches bleues: mixage, Flèches rouges et vertes: échange entre les niveaux d'eau supérieurs et inférieurs (Mitra et al., 2014).

Le zooplancton est réparti en plusieurs groupes, définis par leur taille. Le plus étudié, est le mésozooplancton qui regroupe les organismes entre 200 μm et 2 mm (Sieburth, Smetacek, & Lenz 1978 dans Benedetti et al. 2018) car il est le plus abondant (Verity & Smetacek 1996 dans Benedetti et al. 2018). Ce groupe est dominé par les copépodes en termes d'abondance et de diversité (Kjørboe 2011a dans Benedetti et al. 2018). De manière générale, les copépodes sont généralement considérés comme étant un groupe clé du zooplancton puisque leur abondance et leur biomasse dépasse les 80% de biomasse totale du zooplancton (Williams et al. 1994 dans Mortelmans et al. 2021). L'étude des copépodes est d'autant plus intéressante qu'on trouve ces petits crustacés aquatiques dans différents écosystèmes marins et d'eau douce. De plus, leur dynamique est très sensible aux changements de conditions environnementales (Castellani and Edwards 2017 dans Mortelmans et al. 2021). Les pressions extérieures sont connues pour affecter les communautés de copépodes (pressions naturelles ou anthropiques) mais aussi les hauts niveaux trophiques associés (notamment des espèces commerciales d'intérêts) (Capuzzo et al. 2017 dans Mortelmans et al. 2021). L'étude de changements dans ces communautés de

copépodes peuvent donc révéler les impacts du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes (Hooff & Peterson 2006 dans Benedetti et al. 2018). Les copépodes sont donc un groupe clé de la compréhension des dynamiques trophiques des écosystèmes pélagiques. De plus, ils représentent généralement une part élevée de la nourriture d'au moins un stade de développement de poissons qui ont une importance économique (morue, hareng, maquereau...) (Sundby 2000, Orlova et al. 2005, Skreslet et al. 2005 dans (Helaouët, Beaugrand 2007).

Comprendre les conséquences de la variation du climat sur les écosystèmes pélagiques nécessite d'identifier les facteurs qui déterminent la niche de chaque espèce et la variabilité de leur abondance. Les communautés zooplanctoniques sont davantage capables de s'adapter aux variations saisonnières plutôt qu'à celles interannuelles (Helaouët, Beaugrand 2007). Le zooplancton adapte son cycle biologique, sa physiologie, son comportement et sa stratégie de distribution à ces variations. L'abondance et l'exposition des stades de vie plus vulnérables sont maximisées durant les périodes où l'environnement est optimal pour la reproduction, la croissance et la survie. Plusieurs mécanismes sont associés à cette maximisation. Parmi ces mécanismes, plusieurs sont des réponses aux variations de température comme la période de reproduction, la dormance des stades adulte ou des juvéniles tardifs, les migrations saisonnières, le taux de développement et la durée de vie d'une génération (Mackas et al. 2012; Mauchline 1998, Halsband-Lenk et al. 2002, Lindley & Reid 2002 dans Helaouët, Beaugrand 2007). Par exemple, Mortelmans et al. (2021) ont montré que, la biomasse des copépodes est fortement corrélée avec la température sur les côtes Belges, particulièrement au printemps. De plus, la température est corrélée négativement avec d'autres facteurs environnementaux comme par exemple la concentration en oxygène ou les sels nutritifs (Helaouët, Beaugrand 2007). Lorsque la température augmente au printemps et en été les efflorescences phytoplanctoniques augmentent également ce qui provoque une diminution des concentrations en sels nutritifs et une limitation (Russel-Hunter 1970 dans Helaouët, Beaugrand 2007). La température est ainsi un paramètre régulièrement utilisé dans la définition des niches de zooplancton. De la même manière, le taux de développement, la durée de vie d'une génération et les capacités de survie en fonction de la date et du taux net d'augmentation/diminution de la population sont des réponses aux variations de la disponibilité en nourriture du milieu (Mackas et al. 2012). La concentration en chlorophylle a, par exemple, est souvent utilisée comme un indicateur de la disponibilité en nourriture, notamment pour les espèces herbivores (Helaouët, Beaugrand 2007).

A l'échelle interannuelle, les variations des conditions météorologiques, notamment celles du printemps, (évolution des températures, stratification, disponibilité en phytoplancton) affectent ainsi la saisonnalité du développement du zooplancton (Mackas et al. 2012). Les organismes zooplanctoniques ont des cycles de vie généralement inférieurs à un an. Ces cycles de vies courts, associés à une sensibilité forte aux variations environnementales en font d'excellents indicateurs de ces changements. Ces organismes sont particulièrement sensibles aux changements à court terme de salinité et de température puisque ces deux facteurs influent sur leurs processus physiologiques ainsi que sur la dynamique de leur population (Kelly et al. 2016). En effet, à l'échelle individuelle, les changements climatiques impactent la physiologie, la morphologie et le comportement d'un individu (Harley et al. 2006 dans Goberville, Beaugrand, Edwards 2014). A l'échelle de la communauté, ils influencent les recrutements à travers des changements de dispersion et de dynamique des populations. Enfin ces changements affectent aussi les hauts niveaux trophiques, par cascade trophique, ce qui altère notamment les interactions entre espèces (Goberville, Beaugrand, Edwards 2014). L'étude des réponses écologiques des communautés zooplanctoniques aux variations de leur milieu passe notamment par l'étude du caractère qualitatif de la réponse (ce qui change), par l'étude de l'amplitude de la réponse (de combien est le changement) et par l'étude temporelle et spatiale (quand et où sont les réponses les plus forts) (Mackas, Beaugrand 2010). Les changements de phénologies font partie des principales réponses au réchauffement climatique (Beaugrand et al. 2002; Parmesan et Yohe 2003; Forster et al. 2012

dans Atkinson et al. 2015) et certaines généralisations sont possibles. Dans un climat plus chaud, les processus printaniers ont tendance à se produire plus tôt et les processus automnaux se produisent par contre plus tards (Parmesan et Yohe 2003; Richardson 2008 dans Atkinson et al. 2015). L'étude de la phénologie et de l'abondance est nécessaire pour s'assurer du bon fonctionnement de la chaîne trophique. Par exemple, les efflorescences phytoplanctoniques, qui ont lieu principalement au printemps, ont tendance à être moins influencées par la température que la phénologie des consommateurs primaires (Both et al. 2009; Aberle et al. 2012 dans Atkinson et al. 2015). La chaîne trophique serait alors impactée : les larves de consommateurs primaires n'ont plus accès à leurs ressources lorsqu'elles en ont besoin, on parle d'hypothèse de « match-mismatch » (Atkinson et al. 2015). L'hypothèse de « match-mismatch » apparaît déjà en 1960 (Cushing et al. 1990 dans Mackas et al. 2012), expliquant que la variabilité du recrutement de différentes espèces de poissons est expliquée par la variation des périodes où l'on observe à la fois les pics d'abondances de larves de poissons (durant en moyenne entre un et deux mois) et les pics d'abondances de production planctonique qui varie fortement d'années en années. Ces phénomènes rendent d'autant plus importante l'étude de la phénologie du zooplancton (Mackas et al. 2012). Les pics annuels de reproduction de la plupart des espèces de poisson sont corrélés avec les températures de l'eau mesurées quelques mois plus tôt et la phénologie de ces espèces a tendance à être plus précoce pour des températures plus élevées (Genner et al. 2010 dans Mackas et al. 2012). Cependant, même si la phénologie des espèces de poissons et de zooplancton semble suivre le même mécanisme, les changements de phénologie du poisson sont moins importants d'un facteur deux ce qui augmente encore cet effet de mis-match (Mackas et al. 2012).

Plusieurs espèces de copépodes ont déjà fait l'objet d'étude face aux changements environnementaux. En mer du nord, les pics saisonniers de zooplancton sont négativement corrélés à la température de l'eau : pic saisonnier arrivant plus tôt quand les températures augmentent. *Pseudocalanus elongatus* et *Acartia clausi* sont apparus systématiquement plus tôt dans les années plus chaudes. Leurs phénologies sont donc fortement liées à la température (Atkinson et al. 2015). Cette précocité des pics permet aux copépodes d'accéder plus tôt à de nouvelles sources de nourriture. Les copépodes font partie des groupes pour lequel la corrélation entre leur phénologie et les températures printanières est la plus forte. Les taxons ayant leur pic d'abondance entre avril et août sont ceux ayant une corrélation négative la plus forte (Edwards et Richardson, 2004 dans Mackas et al. 2012). En ce qui concerne les abondances des copépodes, on observe, dans la plupart des régions océaniques, que ce sont les variables environnementales comme la température de l'eau, ou encore la concentration en chlorophylle a qui sont à l'origine de la majorité de la variance totale des communautés zooplanctoniques (Mackas et al. 2012). Bien que la plupart des populations de zooplancton survivent à de grandes gammes de températures, les variations interannuelles des anomalies de biomasses zooplanctoniques sont souvent liées aux anomalies interannuelles de température. (McGowan et al. 1998; Mackas and Beaugrand 2010; Mackas et al. 2001, 2007; Beaugrand 2003, 2004; Beaugrand et al. 2002, 2003; Hays et al. 2005; Chiba et al. 2006; Valdés et al. 2006 dans Mackas et al. 2012). La température apparaît donc comme le meilleur prédicteur environnemental pour les variations de phénologie et/ou d'abondance du zooplancton (Mackas et al. 2012).

Plusieurs séries temporelles ont déjà été recensées en Atlantique Nord (Mackas et al. 2012). Pour la majorité de ces séries, les mesures sont effectuées une à deux fois par semaine sur des périodes comprises entre 19 et 32 ans. Les mesures effectuées de manière mensuelles sont généralement faites sur des périodes plus longues (entre 29 et 44 ans). Le nombre d'espèces étudiées à partir de ces données varie entre une seule et une quarantaine, généralement associées à deux ou trois variables environnementales (température, chlorophylle a ou photopériode) (Mackas et al. 2012). L'analyse effectuée durant ce stage porte sur 43 années. Une série temporelle aussi longue permet une meilleure couverture temporelle, avec un signal plus clair, d'autant plus que la variabilité de la plupart des taxons de zooplancton présente des tendances à long terme (Mackas et al. 2012). En effet, les

analyses de séries chronologiques sont plus fiables si elles couvrent plusieurs fluctuations (hausse et baisse) des variables (Mackas, Beaugrand 2010).

Dans les écosystèmes marins, la représentation mathématique et la modélisation de la diversité des stratégies écologiques, ainsi que des effets sur l'écosystème, des communautés de zooplancton restent des sujets complexes et seulement très récemment explorés (Litchman, Ohman, Kiørboe 2013). En effet, les études ont tendance à se concentrer sur les compartiments de niveaux trophiques supérieurs à celui de zooplancton (notamment pour la régulation des activités de pêche) ou inférieur avec le compartiment phytoplanctonique (Mitra et al. 2014). Les effets des changements environnementaux sur la chaîne trophique sont encore peu étudiés. Par exemple, Thackeray (2012) n'a pu recenser qu'une douzaine d'études sur le plancton qui ont mesuré les changements de phénologie à travers plusieurs niveaux trophiques (Atkinson et al. 2015). Différents modèles ont été développés pour décrire les processus biogéochimiques des océans et le fonctionnement des écosystèmes. Ces modèles permettent d'évaluer les réponses des écosystèmes au changement climatique. Dans ces modèles, seuls quelques compartiments représentaient les écosystèmes pélagiques. Avec le temps, une plus grande complexité écologique a été prise en compte afin de mieux quantifier la réponse des écosystèmes. Mais en ce qui concerne le zooplancton, la majorité des modèles s'appuient sur un nombre encore très limité de classe de tailles : micro-méso- et macrozooplancton (Kishi et al. 2007 ; Le Quere et al. 2016 dans Benedetti et al. 2018). Ces modèles ne révèlent donc qu'une faible partie de la variabilité des histoires de vies du zooplancton (Kiørboe 2011a ; Litchman, Ohman, & Kiørboe 2013 dans Benedetti et al. 2018).

L'objectif de ce stage était de déterminer l'impact des changements environnementaux sur les communautés de copépodes dans le sud de la Manche mer du Nord. Cette zone est soumise au réchauffement climatique et est un système eutrophisé en raison d'apports anthropiques de sels nutritifs venant des fleuves voisins (Rhin, Meuse et Escaut), (Lacroix et al. 2004; Daro et al. 2006 dans Mortelmans et al. 2021). Cependant, de nombreuses mesures concernant les engrais agricoles et les détergents, prises depuis la fin des années 1980, permettent une tendance significative à la déseutrophisation (Mialet et al. 2011 dans Mortelmans et al. 2021). Plus au large, la zone est aussi sous l'influence de l'Océan Atlantique : il apporte une eau chaude, claire et salée qui traverse la Manche (Lacroix et al. 2004; Nihoul et Rondan 1976; Lescauwet et al. 2013 dans Mortelmans et al. 2021). De nombreux impacts anthropiques façonnent cette zone : déversement de matériaux de dragage, chalutage de fond, extraction de granulats, zones d'ancrage, pollution, constructions en mer et importation d'espèces invasives (par la navigation) (Lescauwet et al. 2013 dans Mortelmans et al. 2021). Notre étude portera donc sur les réponses des abondances et de phénologie d'espèces de copépodes zooplanctoniques aux variations des paramètres biotiques de leur milieu et plus particulièrement de la température et de la concentration en chlorophylle a qui évoluent en sens inverse, ce qui constitue une problématique originale.

Pour répondre à cette problématique, nous avons à notre disposition deux bases de données issues de la surveillance écologique et halieutique réalisée autour du Centre Nucléaire de Production Electrique de Gravelines (département du Nord, 59 depuis 1978). Le premier jeu de données utilisé contient la mesure des abondances de 227 taxons de zooplancton. Onze taxons de Copépodes ont été retenus dans cette analyse. Le second jeu de données utilisé contient 11 variables abiotiques. Dans un premier temps, une analyse des bases de données a été effectuée par statistiques descriptives. Ensuite, une approche de biodiversité fonctionnelle a été mise en place dans le but de définir des groupes qui ont des niches écologiques communes. Une analyse temporelle long-terme (43 ans) est ensuite mise en place dans le but de révéler l'existence de lien entre l'abondance des communautés zooplanctoniques et les changements environnementaux ainsi que l'intensité de ces liens et l'impact sur leur phénologie. L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel R.

A plus long terme, ce stage s'inscrit dans le projet pluriannuel FORESEA (2021-2024) (IFREMER) (*FORESEA 2050* [sans date]). L'objectif global de ce projet est de regrouper les

connaissances de plusieurs disciplines pour envisager la durabilité de la pêche commerciale française dans un contexte de changement climatique croissant. Pour atteindre cet objectif à l'horizon 2050, des combinaisons de scénarios prospectifs et de modèles d'écosystèmes marins sont envisagés. Ce stage doit permettre l'apport d'informations sur les groupes de zooplancton afin de répondre à l'objectif de compréhension et de mesure des effets d'exploitations des biomasses de zooplancton et des changements environnementaux sur les écosystèmes marins. Ces informations, par exemple, étayent les études de modélisation écosystémique.

Matériel et méthodes

1. Données

1.1. Présentation générale

Les données sont issues de la surveillance écologique et halieutique réalisée autour du Centre Nucléaire de Production Electrique (CNPE) de Gravelines depuis 1978. Le site de prélèvements est donc situé sur le littoral du département du Nord (59) entre les communes de Calais et Dunkerque. Notre point de prélèvement correspond au point « Prise » pélagique de la figure II. Cette surveillance permet d'étudier les évolutions de différents paramètres abiotiques et biotiques, notamment les paramètres physico-chimiques et les communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques pris en considération dans cette étude (Wacquet et al. 2021).

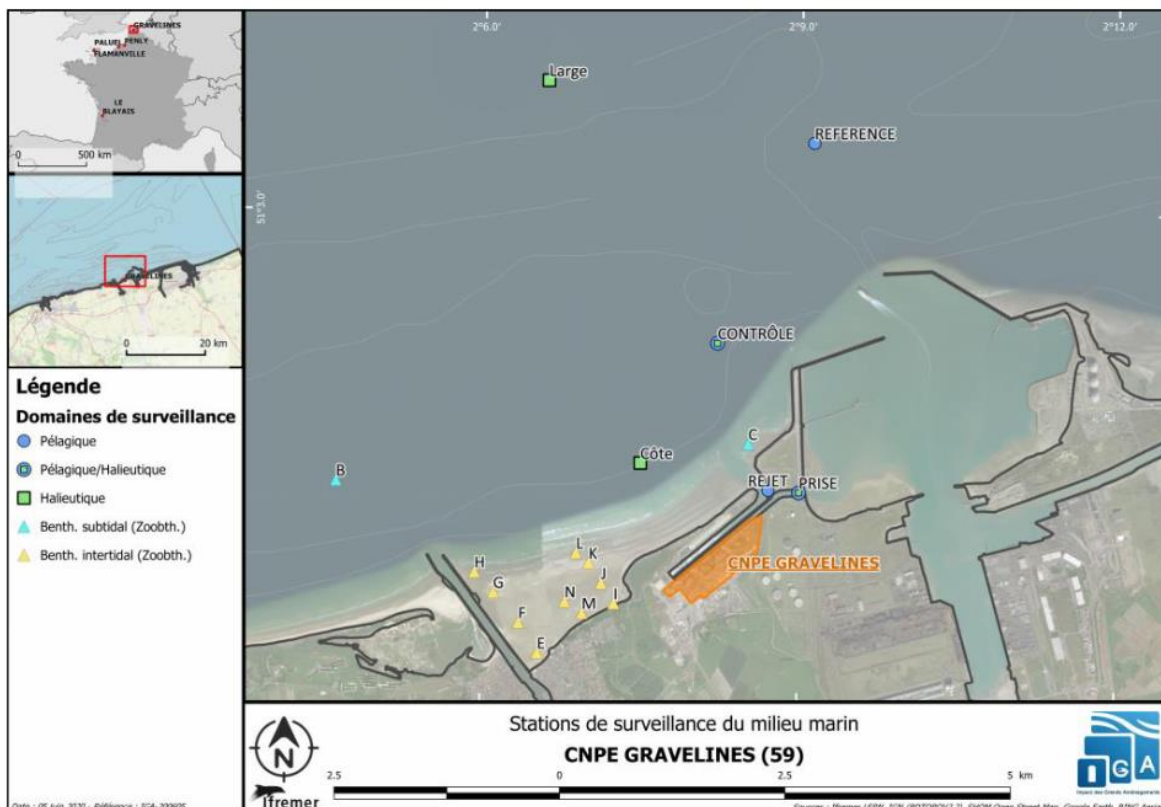


Figure II: Localisation des points suivis pour la surveillance du milieu marin autour du CNPE (Centre Nucléaire de Production Electrique) de Gravelines (Wacquet et al 2021).

La zone d'étude est proche de la côte, aux abords de la centrale de Gravelines située entre Calais et Dunkerque. Cette centrale se trouve dans la partie sud de la mer du Nord sur une côte basse et sablonneuse. On y trouve différents types de courants apportant nutriment et eau douce. On y trouve, dans un premier temps, des courants de marée alternatifs semi-diurnes parallèles au littoral. Il existe aussi un courant résiduel général qui s'écoule vers la mer du Nord. Dans cette zone les contre-courants côtiers, pouvant détourner vers le sud les eaux des grandes rivières du nord de l'Europe (par exemple l'Escaut, en Belgique), sont rares et. Finalement, une rivière canalisée en France (l'Aa) est à l'origine de flux irréguliers (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995).

Deux jeux de données ont été utilisés dans cette étude : un premier jeu de données abiotiques contenant les valeurs de plusieurs variables environnementales (11 sont décrites dans le tableau I) et un second contenant les valeurs d'abondance d'espèces de zooplancton.

Les fréquences d'échantillonnage ont été variables selon les paramètres considérés :

- Turbidité, oxygène dissous, ions orthophosphates (PO₄) et acides orthosiliques (SiOH) : nombre faible d'années exploitables (inférieur à 15) et de dates disponibles (tab. I) ;
- Salinité, l'ammonium (NH₄), nitrites (NO₂) et nitrates (NO₃) : nombre moyen d'années exploitables (entre 15 et 35) et de dates disponibles (tab. I) ;
- Température, chlorophylle a (Chla), phéopigments (Pheo a) et abondances de zooplancton : nombres élevés d'années exploitables (supérieur à 35) et de dates disponibles (tab. I).

Tableau I: Couvertures temporelles des données et méthodes de mesures des variables fournies pour l'analyse (données IGA Gravelines). Une période est définie comme étant « exploitable » lorsque, au minimum, 10 échantillonnages ont été réalisés dans l'année. Nombre maximum d'années : 43 / Nombre maximum de dates 2 195 (Potignon, 2022).

| Variable / Abréviation (unité) | Méthode de mesure | Période(s) exploitable(s) | Nombre d'années (nombre de dates) |
|---|--|---|--|
| Température / Temp (°C) | Sonde multiparamètre, Capteur de température in situ | Février 1978 - Octobre 1980 Janvier 1982 - Décembre 2021 | 43 (2 195) |
| Salinité / Sal | Sonde multiparamètre, Capteur de conductivité in situ | Février 1978 - Septembre 1980 Mars 1984 - Décembre 1984 Janvier 2008 - Décembre 2021 | 18 (714) |
| Turbidité / Turb (NTU) | Sonde multiparamètre, Capteur turbidimètre norme ISO 702 | Janvier 2019 - Novembre 2021 | 3 (38) |
| Oxygène dissous / Oxygène (mg.l ⁻¹) | Sonde multiparamètre, Capteur Oxygène à luminescence | Mars 1978 - Octobre 1980 Janvier 1983 - Décembre 1984 Janvier 2017 - Décembre 2021 | 10 (119) |
| Ammonium / NH ₄ (μmol.l ⁻¹) | Méthode spectrophotométrique d'absorption moléculaire au bleu d'indophénol | Février 1978 - Octobre 1980 Janvier 1983 - Novembre 1983 Janvier 1990 - Mai 1991 Janvier 1998 - Décembre 2021 | 30 (1 358) |
| Nitrite / NO ₂ (μmol.l ⁻¹) | Méthode spectrophotométrique d'absorption moléculaire au N-naphtyl-éthylènediamine | Février 1978 - Octobre 1980 Janvier 1983 - Décembre 1984 Janvier 1990 - Mai 1991 Janvier 2001 - Octobre 2003 Juillet 2011 - Décembre 2021 | 20 (747) |
| Nitrate / NO ₃ (μmol.l ⁻¹) | Méthode spectrophotométrique d'absorption moléculaire au N-naphtyl-éthylènediamine | Février 1978 - Octobre 1980 Janvier 1983 - Décembre 1984 Janvier 1990 - Mai 1991 Mars 1999 - Octobre 2008 Juin 2010 - Décembre 2021 | 29 (1 173) |
| Ion orthophosphate / PO ₄ (μmol.l ⁻¹) | Méthode spectrophotométrique d'absorption moléculaire au bleu phosphomolybdique | Février 1978 - Octobre 1980 Mars 1984 - Décembre 1984 Janvier 1990 - Mai 1991 Janvier 2003 - Octobre 2003 Janvier 2017 - Décembre 2021 | 12 (208) |
| Acide orthosilicique / SiOH (μmol.l ⁻¹) | Méthode spectrophotométrique d'absorption moléculaire au bleu silicomolybdique | Février 1978 - Octobre 1980 Janvier 1983 - Décembre 1984 Janvier 1990 - Mai 1991 Janvier 2017 - Décembre 2021 | 12 (174) |
| Chlorophylle a / Chla (μg.l ⁻¹) Pheopigment / Pheo (μg.l ⁻¹) | Jusqu'en 2018: méthode trichromatique 28/04/2022 Depuis 2018: méthode monochromatique . | Février 1978 - Octobre 1980 Janvier 1983 - Décembre 1984 Janvier 1999 - Décembre 2021 | Chloro a 38 (1 756) Pheo 38 (1 752) |
| Abondance de zooplancton (ind.m ⁻³) | Depuis 2008: filet à plancton de type WP2 et dénombrement à la loupe binoculaire | Août 1978 - Décembre 2020 | 43 (607) |

1.2. Sélection des données d'abondances zooplanctoniques

Le jeu de données contenait la mesure des abondances de 227 taxons de zooplancton. Le zooplancton est composé d'holoplancton, essentiellement composé de crustacés copépodes mais aussi d'appendiculaires, de chaetognathes, de cladocères, et de méroplancton. Le méroplancton était principalement composé de larves à vie pélagique de crabes, d'annélides, de mollusques ou de crustacés cirripèdes, mais aussi des phases pélagiques de méduses et des larves ou œufs de poissons. Les abondances ont été recensées

du 17 août 1978 au 1er décembre 2020, soit 509 mois et 606 unités d'échantillonnages.

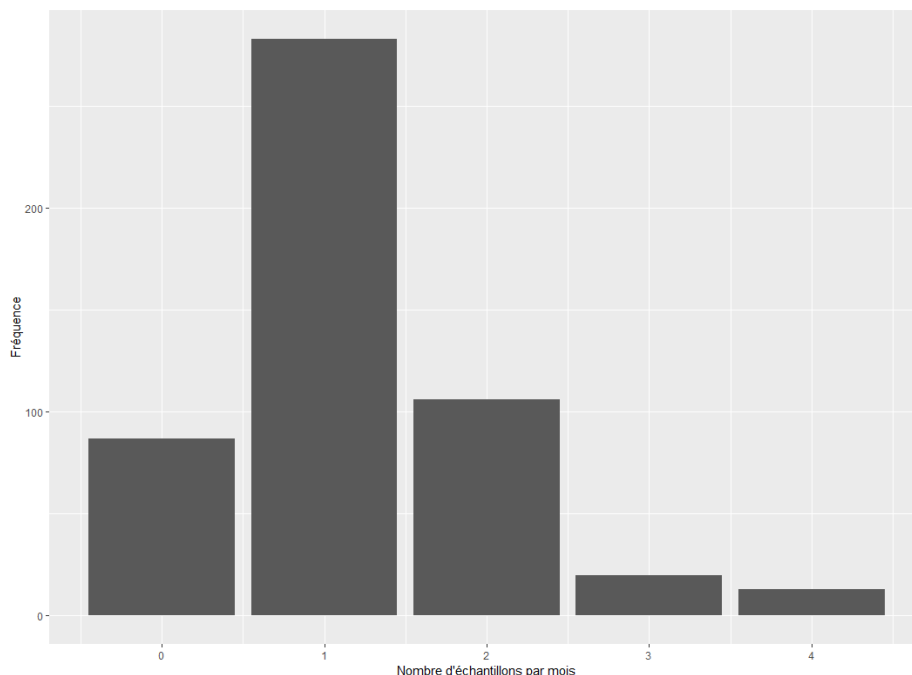


Figure III: Distribution de fréquence mensuelle d'échantillonnage du jeu de données d'abondance du zooplancton (Gravelines (59), point « prise ») (Potignon 2022).

L'échantillonnage a été quasi-mensuel (fig. III). Cependant, une fréquence similaire de zéro et de deux échantillonnages par mois était observable. Certains échantillonnages étaient peut-être effectués en tout début de mois suivant ou fin du mois précédent ce qui entraînait une fréquence supérieure pour le mois suivant (ou précédent) et une fréquence nulle pour le mois concerné. Certaines années, il y avait trois ou quatre échantillonnages par mois.

Parmi les 227 taxons de zooplancton, l'étude s'est portée sur des espèces de la classe des crustacés (embranchement des arthropodes) et plus précisément de la sous-classe des copépodes. En effet, ces espèces, qui ont depuis longtemps fait l'objet d'une attention particulière dans la littérature scientifique (Katechakis et al. 2004), représentent généralement plus de 70% des communautés zooplanctoniques (entre 0 et 500 mètres de profondeur) (Deevey 1971 ; Deevey and Brooks 1971 dans (Ivory, Steinberg, Latour 2019). Trente taxons de copépodes ont été identifiés, soit jusqu'au genre (N=6), soit jusqu'à l'espèce (N=24). Depuis 1978, différentes personnes ont été en charge de l'identification, certains ayant tendance à identifier jusqu'à l'espèce et d'autres jusqu'au genre ce qui a conduit, dans cette étude, à des regroupements. Quatre cas de figures étaient présents (tab. II) :

- Cas 1 : le taxon avait une abondance totale et une occurrence d'apparition très faible (nombre d'individus inférieur à 5 par mètre cube d'eau et occurrence inférieure à 10 dates) ;
- Cas 2 : il existait un taxon défini jusqu'au genre et un taxon jusqu'à l'espèce avec une occurrence d'apparition et une abondance totale de l'espèce nettement supérieure (environ 80%) ;
- Cas 3 : il existait un taxon défini jusqu'au genre et deux taxons définis jusqu'à l'espèce avec une occurrence d'apparition et une abondance totale d'une des espèces nettement supérieure (environ 80%) ;
- Cas 4 : espèces n'ayant fait l'objet d'aucun regroupement.

Dans le cas 1, les taxons ont simplement été retirés de la base de données pour l'analyse. Dans le cas 2, les taxons ont été regroupés (somme). Dans le cas 3, les taxons ont également été regroupés si les traits fonctionnels (Benedetti et al. 2018) étaient proches. Les espèces du groupe *Centropages* étaient un cas particulier. Les deux espèces sont très différentes et

Centropages hamatus était majoritaire. Un regroupement a donc été possible entre *Centropages* et *Centropages hamatus* et il a fallu supprimer *Centropages typicus*. Quatre espèces faisaient parties du cas 4: *Euterpina acutifrons*, *Isias clavipes*, *Temora longicornis*, *Pseudodiaptomus marinus*.

Tableau II: Résumé des regroupements de la base de données d'abondances de zooplancton (pourcentage d'occurrence au sein d'un même genre) (Potignon 2022).

| Cas n°1 | Cas n°2 | Cas n°3 |
|---------------------------------|---|--|
| <i>Caligus elongatus</i> | <i>Paracalanus</i> (7.59%) | <i>Centropages</i> (18.11%) |
| <i>Cyclopinoides dilatata</i> | <i>Paracalanus parvus</i> (92.41%) | <i>Centropages typicus</i> (0.09%) |
| <i>Cyclopinoides littoralis</i> | | <i>Centropages hamatus</i> (81.80%) |
| <i>Eurytemora affinis</i> | | |
| <i>Monstrilla longicornis</i> | | |
| <i>Oithona nana</i> | | |
| <i>Oithona similis</i> | <i>Pseudocalanus</i> (1.13%) | <i>Acartia</i> (13.72%) |
| | <i>Pseudocalanus elongatus</i> (98.86%) | <i>Acartia discaudata</i> (0.06%) |
| | | <i>Acartia clausi</i> (86.22%) |
| <i>Paracartia grani</i> | <i>Labidocera</i> (41.76%) | |
| <i>Parapontella brevicornis</i> | <i>Labidocera wollastoni</i> (58.24%) | |
| <i>Stephos</i> | | |
| <i>Stephos minor</i> | <i>Corycaeus</i> (19.23%) | |
| | <i>Ditrichocorycaeus anglicus</i> (80.77%) | |
| | <i>Calanus</i> (20.38%) | |
| | <i>Calanus helgolandicus</i> (79.62%) | |

L'étude s'est finalement portée sur 11 taxons :

- *Centropages* spp
- *Acartia* spp
- *Paracalanus* spp
- *Pseudocalanus* spp
- *Calanus* spp
- *Euterpina acutifrons*
- *Isias clavipes*
- *Ditrichocorycaeus* spp
- *Labidocera wollastoni*
- *Temora longicornis*
- *Pseudodiaptomus* spp.

1.3. Sélection des variables environnementales

Le second jeu de données utilisé contenait 18 variables abiotiques mesurées au point « Prise ». Seules 11 d'entre elles ont été retenues pour ce travail (tab. I) car contenant suffisamment de données. Les sept autres variables n'étaient pas mesurées pendant plusieurs dizaines d'années. Les données ont été recensées du 7 février 1978 au 30 décembre 2021

avec un échantillonnage quasi-hebdomadaire soit 527 mois et 2254 unités d'échantillonnages.

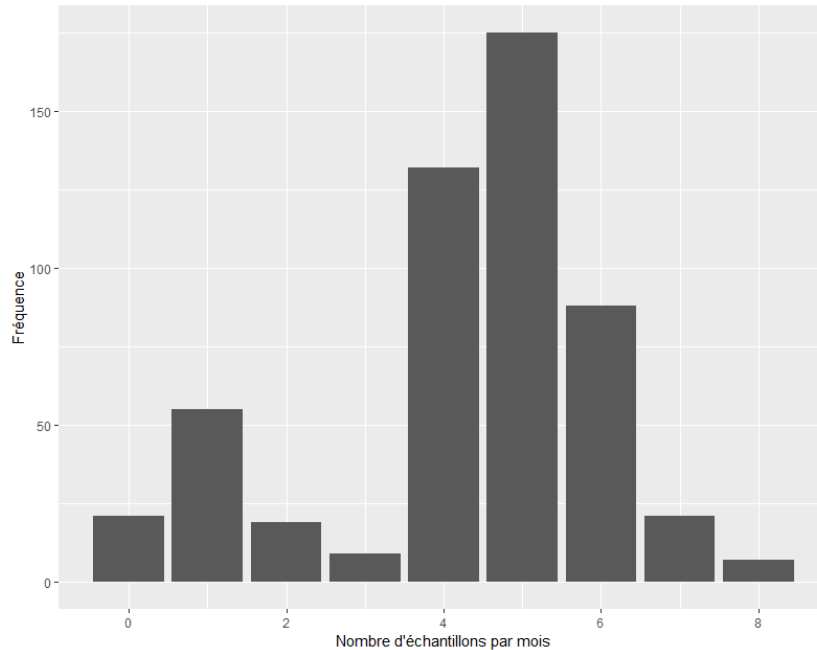


Figure IV: Fréquence d'échantillonnage par mois du jeu de données environnementales (Potignon 2022).

Différents laboratoires étaient en charges des mesures de ces variables à différentes périodes ce qui explique des fréquences d'échantillonnages mensuelles supérieures à quatre sur la figure IV. Généralement, les mesures étaient hebdomadaires. Dans d'autres cas, les mesures des variables environnementales se faisaient en même temps que l'échantillonnage zooplanctonique ce qui explique les fréquences d'une mesure par mois. Les fréquences de zéro et de deux mesures par mois s'expliquent de la même manière que pour le zooplancton : certaines mesures sont faites en début de mois suivant ou en fin de mois précédent.

Certaines valeurs aberrantes, pour quatre des variables, ont été retirées du jeu de données :

- Température (moyenne de 12.9 et écart-type de 4.7) : une valeur à 135.5 °C, six valeurs à -1°C et une valeur à 0.2 °C
- NH₄ (moyenne de 5.4 et écart-type de 4.1) : une valeur à 15 400 µmol.l⁻¹ et une valeur à 138 µmol.l⁻¹
- Salinité (moyenne de 33.9 et écart-type de 0.6) : deux valeurs à -1
- NO₂ (moyenne de 0.5 et écart-type de 0.4) : une valeur à 16 µmol.l⁻¹.

Pour conserver une analyse robuste, il a été nécessaire de ne garder que les variables environnementales qui avaient un nombre d'unités d'échantillonnages ou d'années exploitables proches de celles du jeu de données d'abondances zooplanctoniques (tab. I) Les variables environnementales avec plus de 10 années et/ou 150 unités d'échantillonnages de moins que pour le jeu de données d'abondances zooplanctonique (soit ¼ des données) n'ont pas été conservées dans cette analyse. Quatre variables étaient dans ce cas : SiOH, PO₄, l'oxygène dissous et la turbidité. Quatre autres variables, avec un nombre suffisant d'unités d'échantillonnages, ont été conservées et testées dans les modèles de définition des niches : NO₂, NO₃, NH₄ et la salinité. Trois variables, avec un nombre suffisant d'unités d'échantillonnages et d'années, ont été conservées pour la définition des niches et les analyses long terme : la chlorophylle a, les phéopigments et la température.

1.4. Base de données phytoplanctoniques

Un examen de la composition spécifique du phytoplancton de la base de données IGA a également été effectué. Cependant, pour tous les taxons, des valeurs très faibles d'abondance, entre 1982 et 1998, ont remis en question la fiabilité des données les plus anciennes. Ce problème serait dû à la sélection du filtre lors de l'extraction des données et n'a

pas pût être résolu durant cette étude.

1.5. Calculs des moyennes annuelles d'abondance et des anomalies

Les abondances de chaque espèce au cours d'une année sont sommées et divisées par le nombre de valeurs de cette même année afin d'obtenir les moyennes annuelles. Le même calcul est appliqué par les valeurs de température et de chlorophylle a. Des anomalies annuelles d'abondance de zooplancton, de température et de concentration en chlorophylle a ont été calculées. Pour cela, la moyenne globale des moyennes annuelles est soustraite à chaque moyenne annuelle. Ce calcul permet de comparer la valeur de chaque année à la valeur moyenne de toutes les années confondues. Cette représentation met en avant les années qui se trouvent nettement en dessous (anomalie négative) ou en dessus (anomalie positive) de la moyenne. Ces anomalies permettent d'observer les variations intra-annuelles et permettent de dégager des tendances sur le long terme. Le but était ici d'observer des variations d'abondance de zooplancton, de chlorophylle a ou de température, similaires durant certaines périodes.

2. Méthode de création et d'analyses des niches

2.1. Méthode OMI

L'analyse « Outlying Mean Index » (OMI) est une méthode d'analyse statistique multivariée (technique d'ordination) générée afin d'étudier les relations espèces-environnement : elle permet l'estimation des niches réalisées des espèces le long de gradients environnementaux (Karasiewicz, Lefebvre 2022). En donnant un même poids dans l'analyse, à toutes les unités d'échantillonnages (même pauvres en espèce), cette analyse décrit mieux la diversité des réponses possibles des espèces face à leur environnement par rapport à d'autres techniques d'ordination comme l'analyse canonique des correspondances et l'analyse de redondance. Ce n'est donc pas le nombre d'individus qui est important mais la fréquence de ces individus : la précision de la position de la niche d'une espèce est donc proportionnelle à la fréquence de cette espèce (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). Deux matrices sont nécessaires pour cette analyse : une matrice environnement (dates en lignes, variables environnementales en colonne), et une matrice communauté (dates, abondance des espèces). Les deux matrices sont fusionnées pour créer une matrice (environnement en lignes et fréquence d'apparition des espèces en colonne) qui est ensuite analysée comme une analyse factorielle des correspondances.

Une fois l'ordination effectuée, différents paramètres sont calculés avec la fonction « niche.param » du package ade4 (Dray et Dufour, 2007). Tout d'abord, le centre de gravité est calculé à partir des données environnementales : il est positionné à l'origine des axes des variables environnementales et décrit l'habitat moyen du lieu d'échantillonnage (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). La marginalité est un critère de spécialisation qui mesure la distance entre les conditions de l'habitat moyen utilisé par une espèce et les conditions moyennes du lieu d'échantillonnage (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). Une forte marginalité montre que l'espèce est présente dans des habitats atypiques (du point de vue des variables qui les définissent). À l'inverse, une faible marginalité reflète un habitat commun (proche de l'habitat moyen) (Karasiewicz, Lefebvre 2022). Une fois l'habitat moyen et le centre de niche (marginalité) des espèces définis, la méthode OMI calcule aussi la tolérance d'une niche. La tolérance d'une niche est une évaluation de son étendue (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). Une espèce avec une forte tolérance sera considérée comme généraliste : elle peut se trouver dans différentes conditions environnementales. À l'inverse, une faible tolérance est associée à des espèces spécialistes, on ne les trouve que dans des environnements spécifiques (Karasiewicz, Lefebvre 2022). La tolérance résiduelle est un paramètre qui permet d'évaluer l'aptitude des variables environnementales à décrire les niches des espèces. Elle quantifie la variance perdue suite à la réduction des dimensions

(Karasiewicz, Lefebvre 2022). Finalement, l'analyse OMI cherche un compris entre la marginalité de chaque espèce. Pour quantifier l'influence des variables environnementales sur la séparation des niches des espèces, c'est l'inertie qui est calculée (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000).

2.2. Choix du modèle OMI le mieux adapté à nos données

Pour définir les niches écologiques de nos 11 taxons zooplanctoniques, il a d'abord fallu faire un choix dans les données environnementales conservées suite aux analyses préliminaires. Ce choix s'est fait selon la significativité des niches obtenues avec les différentes variables et le pourcentage d'unités d'échantillonnages conservées. La méthode de définition des niches croise les données d'abondances zooplanctoniques et les données environnementales à partir des dates (une date étant une unité d'échantillonnage). Les mesures des différentes variables n'ont pas été faites exactement aux mêmes dates, les données zooplanctoniques sont associées aux données environnementales jusqu'à, maximum, trois jours d'écart.

Trois de nos variables avaient un nombre suffisamment élevé de dates correspondantes pour être systématiquement incluses : la température, les phéopigments et la chlorophylle a. En faisant correspondre les dates, jusqu'à trois jours d'écart, il était possible de conserver jusqu'à 92.7% des unités d'échantillonnage d'abondance. De plus, ces variables contribuent fortement à la variabilité temporelle d'abondance zooplanctonique dans plusieurs études (Mackas et al. 2012; (Atkinson et al. 2015). La chlorophylle, tout comme les phéopigments, sont utilisés comme approximation de la biomasse phytoplanctonique et donc de nourriture disponible. La température est une des variables les plus importantes à inclure dans nos modèles. En effet, l'abondance d'une espèce, ses capacités trophiques et la physiologie d'un individu sont directement impactés par la température (Richardson 2008).

Il a ensuite fallu évaluer la pertinence d'inclure les données de sels nutritifs (NO_2 , NO_3 et NH_4) et de salinité. Inclure la salinité faisait diminuer la proportion d'unités d'échantillonnage à 86%. Inclure les sels nutritifs faisait descendre cette valeur à 42.6%. Trois combinaisons de facteurs environnementaux ont donc été testées :

- Modèle 1 : la température, les phéopigments et la chlorophylle a
- Modèle 2 : la température, les phéopigments, la chlorophylle a, NO_2 , NO_3 et NH_4
- Modèle 3 : la température, les phéopigments, la chlorophylle a et la salinité.

La méthode OMI a donc permis de calculer les niches de nos 11 taxons zooplanctoniques pour chacun de ces modèles. Un test de signification statistique a ensuite été mis en œuvre pour évaluer si les données environnementales incluses dans le modèle étaient suffisantes pour représenter les niches correctement. Il correspond à la comparaison entre la marginalité observée des taxons et les valeurs simulées, après 100 permutations aléatoires, sous l'hypothèse nulle que chaque taxon est indifférent à son environnement (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). L'hypothèse nulle n'est pas conservée pour les p-value < 0.05.

Le modèle 1 (tab. III), comprenant seulement trois variables environnementales (Température, Chl a et Pheopigments), alloue une niche significative au plus grand nombre de groupes taxonomiques (seuls deux d'entre eux, *Calanus* et *Ditrichocorycaeus*, n'ont pas de niche caractéristique). Le modèle 2 (tab. III), comprenant les sels nutritifs comme variables explicatives supplémentaires, ne définissait que les niches de *Acartia* et *Euterpina*. Le modèle 3 (tab. III), avec la salinité comme variable explicative supplémentaire, permettait de définir huit niches sur 11. Ce modèle n'a cependant pas été retenu en raison du nombre important d'unités d'échantillonnage devant être retirées en comparaison avec le modèle 1 (la salinité était moins souvent mesurée que la température ou la chlorophylle a entre 1985 et 2005). C'est le modèle 1 qui a donc été retenu et qui sera présenté plus en détails en partie résultats.

Tableau III: Significativité des niches établies par la méthode OMI. Case vide : non significatif, . : marginalement significatif, * : 0.05 > p-value > 0.01, ** : 0.01 > p-value > 0.001, *** : 0.001 > p-value. Modèle 1 : Chl a, Pheo, Temp / Modèle 2 : Chl a, Pheo, Temp, NO₂, NO₃, NH₄ / Modèle 3 : Chl a, Pheo, Temp, salinité (Potignon 2022).

| | MODELE 1 | MODELE 2 | MODELE 3 |
|-------------------|----------|----------|----------|
| Centropages | ** | NS | NS |
| Acartia | *** | ** | * |
| Paracalanus | ** | . | * |
| Pseudocalanus | ** | NS | * |
| Temora | ** | . | * |
| Calanus | NS | NS | NS |
| Euterpina | *** | ** | ** |
| Labidocera | * | . | * |
| Isias | ** | NS | * |
| Ditrichocorycaeus | NS | . | * |
| Pseudodiaptomus | ** | . | NS |

2.3. Création des groupes de copépodes

Les taxons ont été regroupés pour pouvoir étudier leur évolution sur le long terme. Le regroupement s'inspire de la méthode de Benedetti et al. (2015). Les coordonnées des espèces le long des deux axes les plus significatifs de l'analyse OMI ont été utilisées afin de calculer les distances euclidiennes entre les 11 taxons. La matrice des distances a ensuite été utilisée pour réaliser une classification ascendante hiérarchique utilisant une méthode d'agrégation synoptique (Ward's) (Husson et al., 2010 dans Benedetti, Gasparini, Ayata 2015).

3. Méthode d'analyse long terme

Dans l'analyse de l'évolution à long terme des taxons de copépodes, cinq taxons n'ont pas été retenus : *Calanus*, *Ditrichocorycaeus*, *Pseudodiaptomus*, *Isias* et *Labidocera*. En effet, les abondances de ces taxons étaient, pendant plusieurs années au début de la série, nulles ou irrégulièrement distribuées. Une proportion trop élevée de zéros fausserait les calculs des indices phénologiques. *Paracalanus* a alors été le seul taxon retenu du groupe été-automne, et fera l'objet d'analyses plus spécifiques.

3.1. Calcul des indices phénologiques

La suite de cette analyse avait pour but d'identifier les variations long terme au sein des différents groupes de taxons zooplanctoniques définis précédemment. Les copépodes ont des périodes de fortes abondances au sein d'une même année (cycle de vie court). Pour caractériser ces périodes de fortes abondances il est possible de calculer différents indices phénologiques. Trois indices sont utilisés dans cette étude : le centre de gravité de la saison, la date de début de saison d'abondance et la date de fin de saison d'abondance. Ces trois indices étaient les mieux adaptés aux données disponibles et aux contraintes de temps.

Le centre de gravité est un indice initialement développé par Colebrook et Robinson (1963) pour décrire le cycle saisonnier moyen d'une espèce. Il s'agit de la moyenne des jours juliens de présence d'une espèce donnée pondérée par l'abondance de la population. C'est donc la date du pic saisonnier durant la période de développement de l'espèce (la tendance centrale T) (Edwards, Richardson 2004) selon la formule : $T = \frac{\sum_{i=1}^{nd} J x_i}{\sum_{i=1}^{nd} x_i}$ avec « nd » le nombre de date dans l'année et x_i la valeur d'abondance du jours J. Dans cette étude, *Paracalanus* présente une courbe annuelle d'abondance bimodale. La méthode utilisée a donc été de diviser chaque année en deux segments de six mois et les centres de gravité ont été calculés séparément.

Le début et la fin de saison appartiennent à un groupe d'indices appelés « percentile cumulés ». Ils permettent d'apporter davantage de détails sur le cycle saisonnier. La méthode de calcul de ces indices a été utilisée à l'origine par Greve et al. (2001, 2004, 2005). La première étape consiste à calculer les abondances cumulées de chaque espèce pour chaque jour julien de mesure. Ensuite, pour obtenir une valeur par jour, il a été nécessaire de réaliser une interpolation linéaire. Les 15 -ème et 85 -ème percentiles du total de l'abondance cumulée sont respectivement appelé début et fin de période d'abondance. L'intervalle entre ces deux dates donne une estimation de la durée de la période de développement de l'espèce.

3.2. Modèles généralisés

3.2.1. Modèles linéaires généralisés (GLM), modèles additifs généralisés (GAM) et modèles mixtes (GLMM et GAMM)

La seconde partie de l'analyse a pour but d'étudier les liens entre les abondances et la phénologie (variables de réponses) et les variables environnementales telles que la température et la chlorophylle a (variables explicatives). Les modèles linéaires classiques ont pour conditions d'utilisation : distribution normale des résidus, indépendance des résidus, homogénéité de la variance des résidus et relations linéaires entre variables expliquées et explicatives. Les GLM et GAM sont des extensions de la modélisation linéaire et additive qui permettent une distribution non gaussienne de la variable de réponse et, pour les GAM, une relation non linéaire entre les variables de réponses et les variables explicatives. Autrement dit, les modèles linéaires simples avec une seule variable explicative sont de la forme

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + \varepsilon_i$$

avec Y les données des variables de réponses, X les données des variables explicatives et ε les résidus $\sim N(0, \sigma^2)$. Tandis que les modèles GAM sont de la forme

$$Y_i = \alpha + f(X_i) + \varepsilon_i.$$

Les régressions linéaires établissent une relation entre Y et X établie par un paramètre de régression (β) qui est à estimer alors que les modèles GAM ont un « smoother », une fonction spline, qui explique ce lien. Les GLM sont de la même forme que les régressions linéaires sauf que les résidus ne suivent pas nécessairement une distribution normale. Pour les données continues, la distribution gaussienne est la distribution la plus utilisée pour les résidus, mais il est également possible d'utiliser la distribution gamma qui, dans cette étude, s'est avérée être la plus adaptée pour expliquer les indices phénologiques (qui sont des données temporelles et donc continues) et les abondances moyennes annuelles. Pour les données de comptage, qui sont par nature discrètes, la loi de distribution de Poisson est la distribution la plus utilisée, mais il est également possible d'utiliser la distribution binomiale négative (Zuur et al. 2009).

Cependant, les données d'abondances utilisées ne sont pas discrètes puisqu'elles sont ramenées à un nombre d'individus par mètre de cube. De plus, l'analyse a été faite avec les moyennes annuelles et donc des données continues auxquelles seules les lois gamma ou gaussiennes sont adaptées (la première étant la mieux adaptée à nos données). Malgré la prise en compte de la loi gamma, la variance résiduelle n'était pas parfaitement homogène en fonction des valeurs prédites. Pour y remédier, les données d'abondances ont été transformées ($\log(x+1)$).

Afin de choisir le modèle le mieux adapté aux données, le premier modèle testé pour chaque variable de réponse a été un modèle GAM avec soit une distribution gaussienne et prenant en compte différentes fonctions de lien (identité, log et inverse) soit une distribution gamma avec les différentes fonctions de liens. Les AIC (critère d'information d'Akaike), qui mesurent la qualité des modèles, sont ensuite comparées pour trouver le modèle le mieux adapté (celui ayant la plus faible valeur d'AIC). Si le modèle GAM (package *mgcv*, v1.8) retenu est non significatif ou bien linéaire, les mêmes modèles, sous forme de GLM (package *stats*, v4.3) sont alors testés (fig. V).

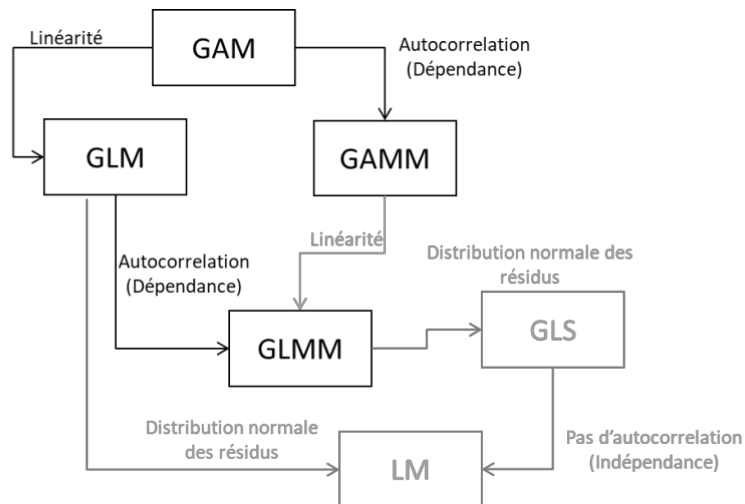


Figure V: Arbre de décision du modèle le mieux adapté et arguments permettant de faire un choix entre les différents modèles. Partie grisée : modèles ou passages d'un modèle à un autre non adapté aux données de l'étude (Potignon 2022).

Les données de cette étude présentaient, dans de rares cas, des dépendances entre les années (pour l'abondance de *Temora* avec la chlorophylle a par exemple). Ces dépendances ont été révélées graphiquement à l'aide d'un diagramme d'autocorrélation des résidus (ACF) et aussi d'une fonction *auto.arima* (package *forecast*, v8.16). Lorsque significative, il a donc fallu ajouter aux résidus des modèles une structure résiduelle de corrélation temporelle en utilisant un modèle de moyenne mobile auto-régressif (ARMA). Ce modèle est composé de deux paramètres : le nombre de paramètres auto-régressifs (p) et le nombre de paramètre des moyennes mobiles (q). Un modèle ARMA($p,0$) donne des résidus de la forme

$$\varepsilon_i = \phi_1 \varepsilon_{i-1} + \phi_2 \varepsilon_{i-2} + \phi_3 \varepsilon_{i-3} + \dots + \eta_i$$

et un modèle ARMA(0, q) donne des résidus de la forme

$$\varepsilon_i = \phi_1 \eta_{i-1} + \phi_2 \eta_{i-2} + \phi_3 \eta_{i-3} + \dots + \eta_i.$$

Le modèle ARMA(p,q) est donc une combinaison de ces deux structures. Comme le présente la figure V si le modèle prend en compte des autocorrélations, ce sont les modèles GLMM ou GAMM (package *mgcv*, v1.8) qui ont été utilisés.

3.2.2. Choix des variables explicatives

Chaque variable de réponse (abondances moyennes annuelles ou indices phénologiques) était modélisée avec une seule variable explicative pour éviter toute colinéarité. Lorsque deux variables environnementales donnaient des résultats significatifs, il était alors possible de les inclure dans un même modèle. Cependant ces modèles montraient des signes évidents de colinéarité et ne seront pas présentés dans ce rapport. En plus de la concentration moyenne annuelle en chlorophylle a et des températures moyennes annuelles, les années ont été incluses comme variables explicatives. Cela permet d'inclure les modèles d'autocorrélation et aussi de révéler si une autre variable environnementale influence nos variables de réponses.

Résultats

1. Descriptions préliminaires des bases de données étudiées

Dans cette partie, les jeux de données utilisés dans l'analyse, les premiers résultats d'étude des abondances de nos 11 taxons de copépodes ainsi que l'étude des moyennes annuelles et saisonnières, sont présentés.

1.1. Abondance des copépodes

1.1.1. Dynamiques saisonnières de l'abondance des copépodes

Les variations saisonnières des 11 taxons de copépodes ont été représentés par les moyennes d'abondances mensuelles (en regroupant toutes les années) (fig. VI). Trois groupes se dégagent en fonction de leurs abondances.

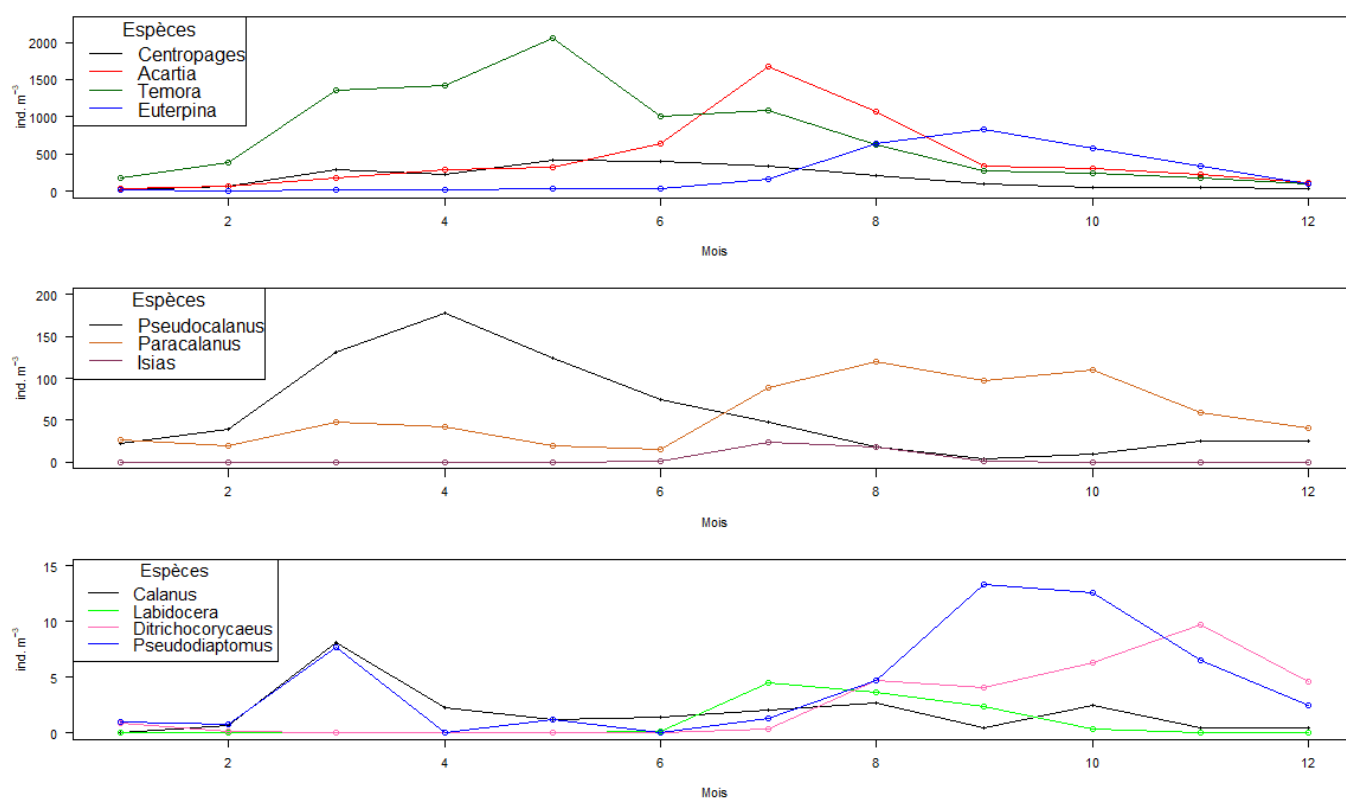


Figure VI: Moyennes mensuelles d'abondance des 11 taxons zooplanctoniques de l'étude (toutes années confondues de 1978 à 2020) (Potignon 2022).

Un premier groupe comprend quatre taxons dont le pic d'abondance se déroulait plutôt au printemps (mars à juin) (fig. VI), *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Temora*, *Centropages*, avec pour ces trois derniers taxons, un étalement sur la période estivale (juin à septembre). *Acartia*, *Labidocera* et *Isias* font partie d'un second groupe qui apparaissait pendant l'été (en juin) (fig. VI). Un troisième groupe comprend *Euterpina*, *Paracalanus*, *Ditrichocorycaeus* et *Pseudodiaptomus*, qui débutait en fin d'été pour des pics d'abondance à l'automne (fig. VI). A noter que *Pseudodiaptomus* et *Paracalanus* ont présenté des seconds pics de moindre intensité au printemps (fig. VI). L'étalement saisonnier peut différer et a varié de 4 à 7 mois. Cet étalement peut-être la résultante d'une niche plus ou moins étendue en fonction de la variabilité environnementale. Il peut également être dû à des variations de phénologies au cours des différentes années.

Trois groupes d'abondances sont présents. Le premier groupe était composé de *Centropages*, *Acartia*, *Temora* et *Euterpina*, avec des abondances saisonnières fortes comprises entre 0 et plus de 2000 ind. m⁻³. Le deuxième était composé de *Pseudocalanus*, *Paracalanus* et *Isias* qui avaient des abondances saisonnières comprises entre 0 et moins de 200 ind. m⁻³. Le dernier groupe, composé de *Calanus*, *Labidocera*, *Ditrichocorycaeus* et *Pseudodiaptomus* regroupait des espèces ayant de très faibles abondances saisonnières : entre 0 et 15 ind. m⁻³.

1.1.2. Dynamiques annuelles et anomalies

Pour les taxons recensés depuis le lancement du programme de suivi (1978), on retrouvait 2 patrons interannuels distincts. Le premier était caractérisé par une augmentation avec le temps de la fréquence des anomalies positives, e.g., *Paracalanus* (fig. VII). Le second patron était caractérisé par une augmentation de la fréquence des anomalies négatives à partir des années 2000, e.g., *Temora* et *Pseudocalanus* (fig. VII). Pour plusieurs taxons (*Euterpina*, *Acartia* et *Centropages*) aucun patron systématique n'était observable (fig. VII). Les autres taxons dont le recensement était plus récent, e.g., *Calanus*, *Pseudodiaptomus*, *Ditrichocorycaeus*, *Labidocera*, *Pseudodiaptomus*, présentaient des dynamiques inter-annuelles contrastées, dont l'interprétation était compliquée par leurs faibles à très faibles abondances.

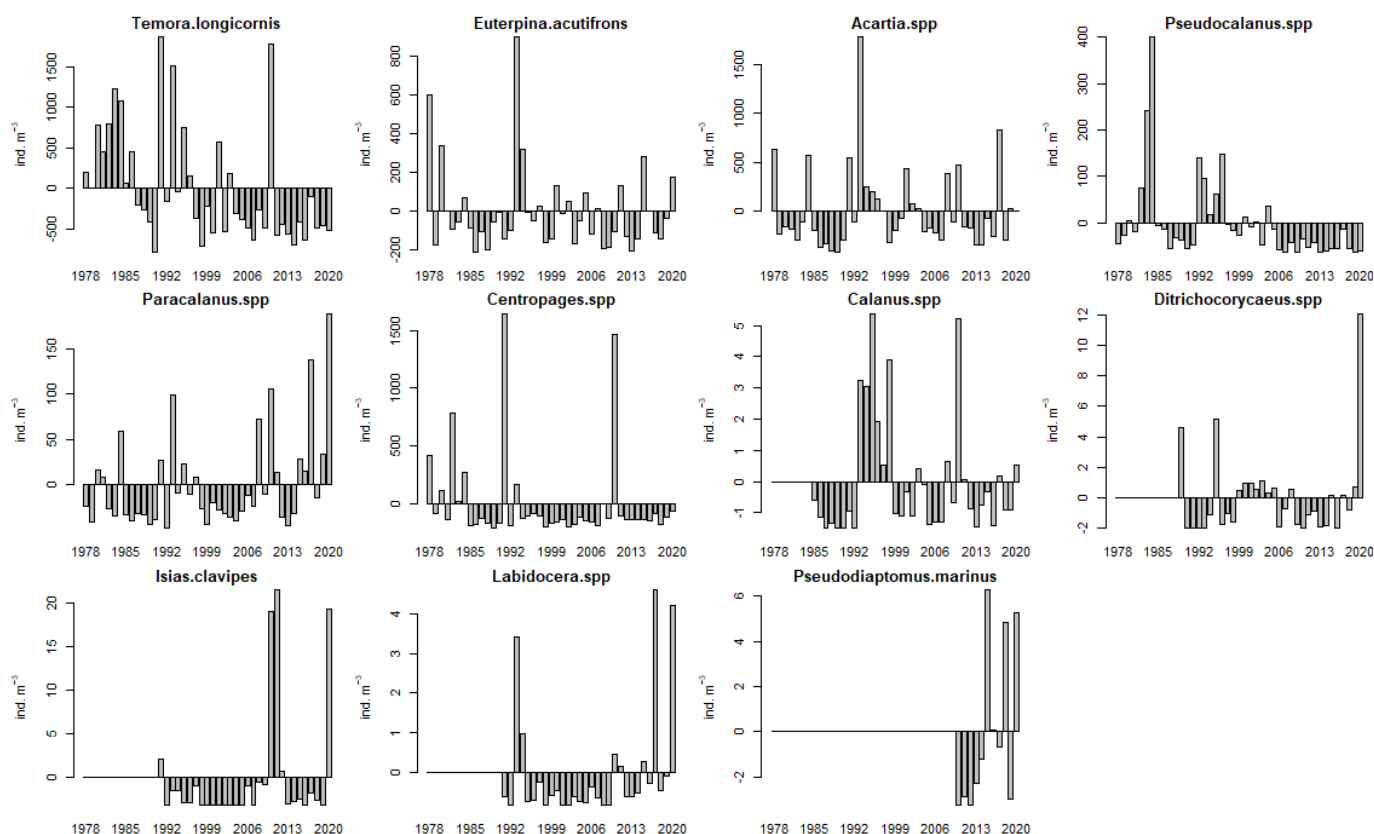


Figure VII: Anomalies annuelles d'abondance des 11 espèces zooplanctoniques de l'étude (pour chaque espèce le calcul est réalisé à partir de la première année où l'abondance annuelle est différente de zéro) (Potignon 2022).

1.2. Environnement

1.2.1. Dynamiques saisonnières des variables environnementales

Les concentrations des composés inorganiques dissous, NO_2 , NO_3 et NH_4 (sels nutritifs), présentait une diminution en période printanière et estivale à la suite d'une augmentation de la concentration en chlorophylle a de 0 à $12 \mu\text{g.l}^{-1}$ entre janvier et avril (fig. VIII). C'est un phénomène saisonnier courant en milieu côtier tempéré. La matière organique piégée dans les sédiments se régénère à la fin de l'été, suite aux différents blooms et les stocks de sels nutritifs se reconstituent l'hiver par l'apport des bassins versants côtiers. La matière organique des sédiments est minéralisée en NH_4 puis en NO_2 et NO_3 par des processus bactériens. La chlorophylle a et les phéopigments variaient de la même manière puisque le second est le produit de la dégradation du premier. La concentration en chlorophylle a a augmenté à partir de février, avec un pic en avril et une diminution progressive jusqu'à la fin de l'année (fig. VIII). La température a augmenté à la même période mais a atteint son maximum en août avant de diminuer (fig. VIII). La salinité suivait la même tendance saisonnière que la température (fig. VIII), en raison de l'évaporation de l'eau de la diminution des apports d'eau douce en milieu côtier durant l'été.

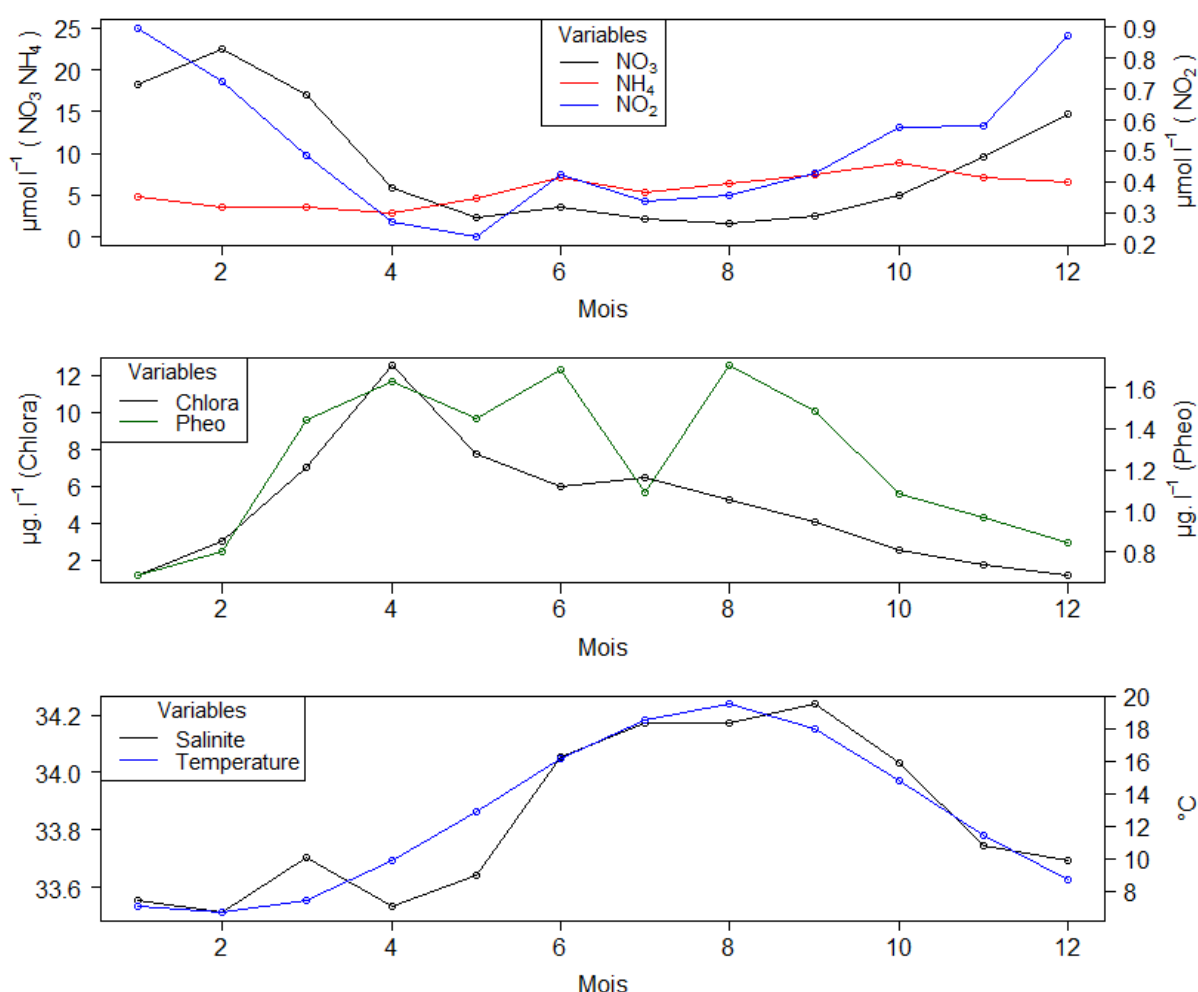


Figure VIII: Moyennes mensuelles des données environnementales utilisées dans les analyses (toutes années confondues de 1978 à 2021) (Potignon 2022).

1.2.2. Dynamiques annuelles

Les anomalies de température étaient négatives de 1978 à 1985 (fig. IX). Il était ensuite possible d'observer une période de variations entre anomalies négatives et positives jusqu'en 1996. Après cette date, les anomalies de températures positives ont ensuite été croissantes

jusqu'en 2020 à l'exception de deux années. L'analyse des anomalies de chlorophylle a a révélé un changement de régime avec une prépondérance d'anomalies positives de 1978 à 2011, et une période de concentration particulièrement élevée entre 1986 et 1989, suivie d'une séquence continue d'anomalies négatives de 2012 à 2021 (fig. IX). Ces deux analyses des variations annuelles mettaient en avant une augmentation de la température et une diminution de la chlorophylle a depuis les années 2010.

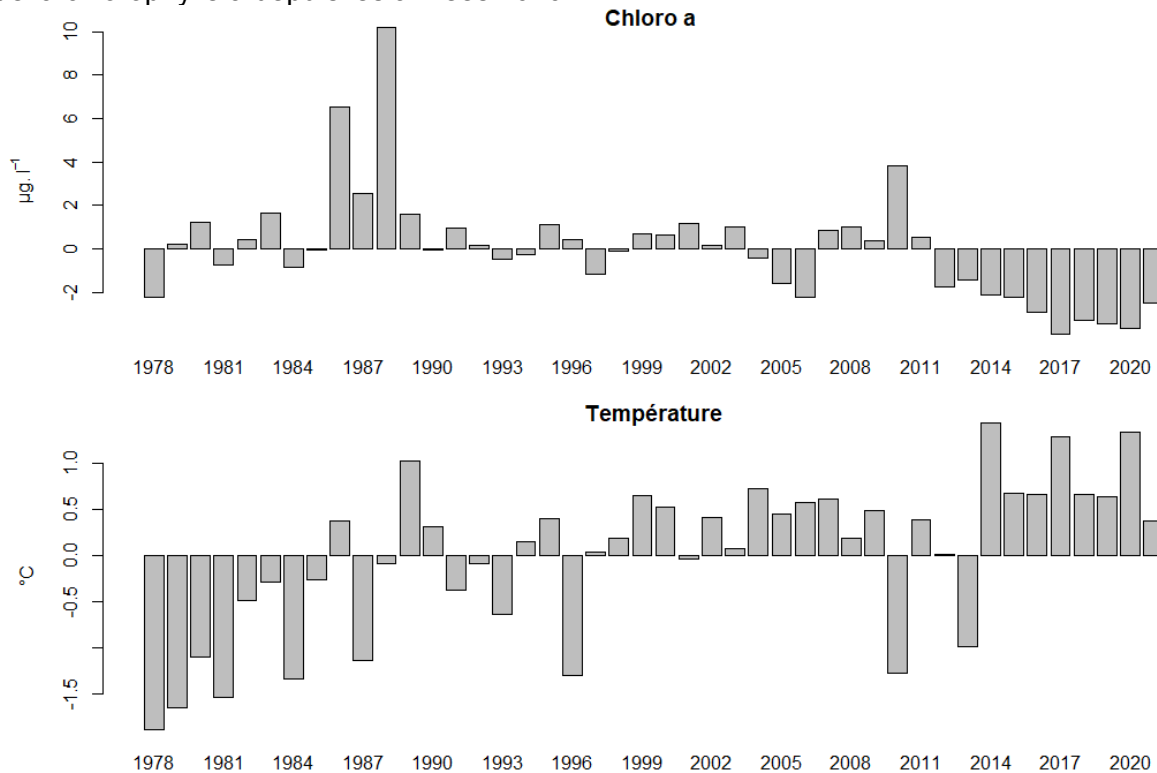


Figure IX: Anomalies annuelles des concentrations en chlorophylle a et des valeurs de température de 1978 à 2020 (Potignon 2022).

2. Analyse des niches écologiques

2.1. Analyse des résultats de l'OMI

La répartition des centres de niche des taxons le long des gradients environnementaux sont interprétables sous l'angle de la saisonnalité (fig. X). Les deux premiers axes de l'analyse OMI représentaient 99.4% de la variance. Le premier axe (OMI1) était expliqué par la température. OMI2 était majoritairement expliqué par la chlorophylle a. Un premier groupe, haut sur l'axe OMI1 (proche de l'extrémité de la flèche expliquant l'axe) (fig. X), regroupait des taxons associés à des températures élevées, caractéristiques de l'été. Un deuxième groupe, haut sur l'axe OMI2 (fig. X), regroupait des taxons vivant dans un milieu riche en chlorophylle a, caractéristique du printemps. Un dernier groupe, bas sur les deux axes (éloigné des extrémités des flèches expliquant les axes) (fig. X), regroupait des taxons présents à des températures et des concentrations en chlorophylle plus faible, caractéristiques de l'automne ou de l'hiver.

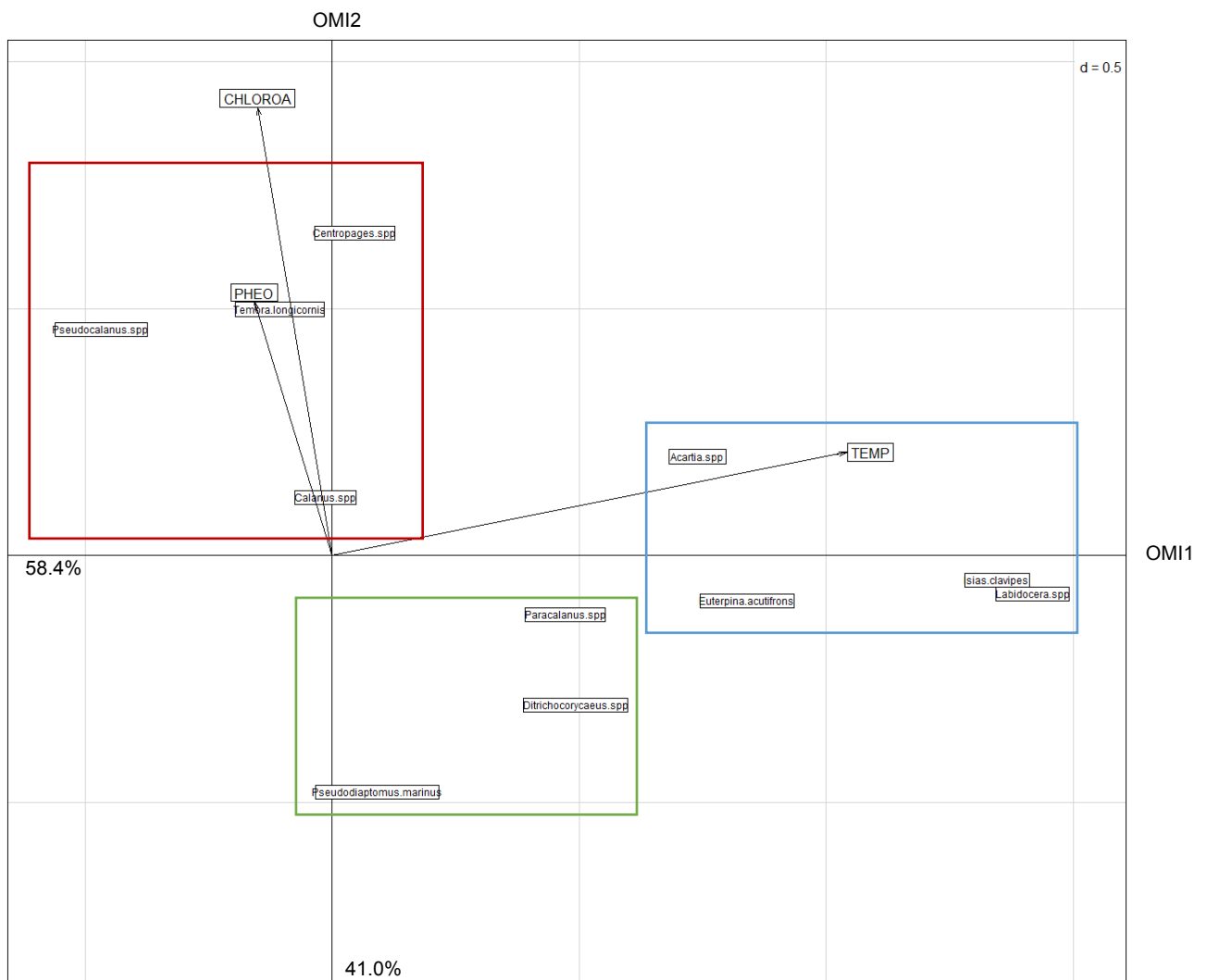


Figure X: Représentation des centres de niches des 11 espèces de copépodes de l'étude, et de leurs groupes, dans un environnement défini par la température de l'eau et la concentration en chlorophylle a et phéopigments (pourcentage de variance expliquée par chaque dimension indiquée sur les axes). Rouge : groupe printemps-été / Bleu : groupe été / Vert : groupe été-automne (Potignon 2022).

La niche des taxons et donc leurs réponses aux variables environnementales (Temp, Pheoa et Chla) ont été significatives pour 9 d'entre elles sur 11. La marginalité et la tolérance des niches de chaque taxon permet de distinguer d'une part les taxons généralistes (*Temora*, *Pseudocalanus*, *Paracalanus* et *Centropages*), avec une tolérance comprise entre 1.057 et 2.679 (tab. IV), et de l'autre les taxons spécialistes (*Euterpina*, *Isias*, *Acartia* et *Labidocera*), avec des marginalités comprises entre 0.588 et 2.030 (tab. IV). D'autre part, *Isias* et *Labidocera* étaient les deux taxons ayant les habitats les plus atypiques (définis par les valeurs extrêmes des données environnementales) et donc possiblement les plus influencées pour les variables environnementales de notre modèle.

Le calcul des niches a permis la définition de groupes zooplanctoniques sur la base d'une méthode de clustering (fig. X), avant de mener une analyse à long terme de l'évolution de leurs abondances. Le premier groupe (printemps-été) était composé de *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Temora* et *Centropages* (fig. X). Les résultats de l'OMI correspondent bien aux analyses des dynamiques saisonnières. De plus, ces taxons correspondaient à des valeurs fortes de chlorophylle a. *Calanus* était plus proche du centre des axes de l'OMI et donc plus proche du profil moyen. Cependant, il est important de rappeler que le positionnement de sa niche n'était pas significatif (p -value > 0.05) (tab. IV). Le second groupe (été) était composé de *Isias*, *Labidocera*, *Euterpina* et *Acartia* (fig. X). De la même manière que précédemment,

Isias, *Labidocera* et *Acartia* avaient déjà été identifiées comme des taxons estivaux dans les analyses saisonnières. *Euterpina* avait une période de pic plus étendue qui commençait en été pour s'étendre jusqu'en automne. Ces taxons correspondaient à des valeurs élevées de températures. Le troisième groupe (été-automne) était composé de *Pseudodiaptomus* (non significatif), *Ditrichocorycaeus* et *Paracalanus* (fig. X). Ces taxons correspondaient aux valeurs de chlorophylle a et de température les plus faibles. *Pseudodiaptomus* et *Paracalanus* avaient deux pics dans l'année dont un en hiver voire début de printemps, entraînant une présence de ces taxons quasiment toute l'année. *Ditrichocorycaeus* était aussi un taxon de fin d'été-automne.

Tableau IV: Inertie (*inertia*), marginalité (OMI), indice de tolérance (Tol) et tolérance résiduelle (Rtol) des niches des 11 espèces de copépodes de l'analyse. Les valeurs en italiques représentent les pourcentages de variabilités correspondants. La dernière colonne (*p-value*) représente la significativité des niches. Les espèces dont les niches sont définies de manière significative sont en gras (Potignon 2022)

| | <i>inertia</i> | OMI | Tol | Rtol | <i>omi</i> | <i>tol</i> | <i>rtol</i> | <i>p-value</i> |
|--------------------------------|----------------|-------|-------|-------|------------|------------|-------------|----------------|
| Temora.longicornis | 4,536 | 0,260 | 2,002 | 2,275 | 5,7 | 44,1 | 50,1 | 0,0019 |
| Euterpina.acutifrons | 1,721 | 0,725 | 0,375 | 0,621 | 42,1 | 21,8 | 36,1 | 0,0019 |
| Isias.clavipes | 2,435 | 1,837 | 0,203 | 0,395 | 75,4 | 8,3 | 16,2 | 0,0119 |
| <i>Pseudodiaptomus.marinus</i> | 1,940 | 0,276 | 0,079 | 1,585 | 14,2 | 4,1 | 81,7 | 0,2947 |
| Acartia.spp | 2,974 | 0,588 | 0,617 | 1,769 | 19,8 | 20,7 | 59,5 | 0,0009 |
| Pseudocalanus.spp | 7,737 | 0,440 | 2,679 | 4,618 | 5,7 | 34,6 | 59,7 | 0,0099 |
| Paracalanus.spp | 2,506 | 0,239 | 1,057 | 1,210 | 9,5 | 42,2 | 48,3 | 0,0039 |
| Centropages.spp | 5,888 | 0,430 | 1,765 | 3,693 | 7,3 | 30,0 | 62,7 | 0,0079 |
| Labidocera.spp | 2,450 | 2,030 | 0,170 | 0,250 | 82,9 | 6,9 | 10,2 | 0,0119 |
| Ditrichocorycaeus.spp | 1,706 | 0,347 | 0,409 | 0,949 | 20,3 | 24,0 | 55,7 | 0,0199 |
| <i>Calanus.spp</i> | 3,344 | 0,025 | 1,573 | 1,746 | 0,7 | 47,0 | 52,2 | 0,8801 |

3. Analyses long terme des variables environnementales en liens avec les abondances moyennes et les indices phénologiques des trois groupes de copépodes

3.1. Variations des concentrations moyennes annuelles de chlorophylle a et des valeurs moyenne annuelles de température

La température a évolué selon trois périodes distinctes (fig. XI). Une première période, de 1978 à 1990 durant laquelle la température a augmenté quasi-linéairement de 11 à 12.5°C. Une seconde période, de 1990 à 2010, durant laquelle elle a continué d'augmenter mais très faiblement. Une dernière période, de 2010 à 2020 durant laquelle elle a augmenté quasi-linéairement de 13 à 14°C. Ces augmentations de températures s'inscrivent dans un contexte de réchauffement climatique global.

La chlorophylle a présenté, tous les 10 ans environ, des pics de concentration. Le 1er a eu lieu lorsque la température se stabilise, en 1988. C'était le pic le plus important. Un 2-ème pic, moins élevé, est apparu pendant la période de faible augmentation de la température, en 2001. Le 3-ème pic était en 2010, au moment où la température avait repris son augmentation. Tout au long de la série temporelle la concentration de chlorophylle a diminué avec une diminution accrue entre 2010 et 2020.

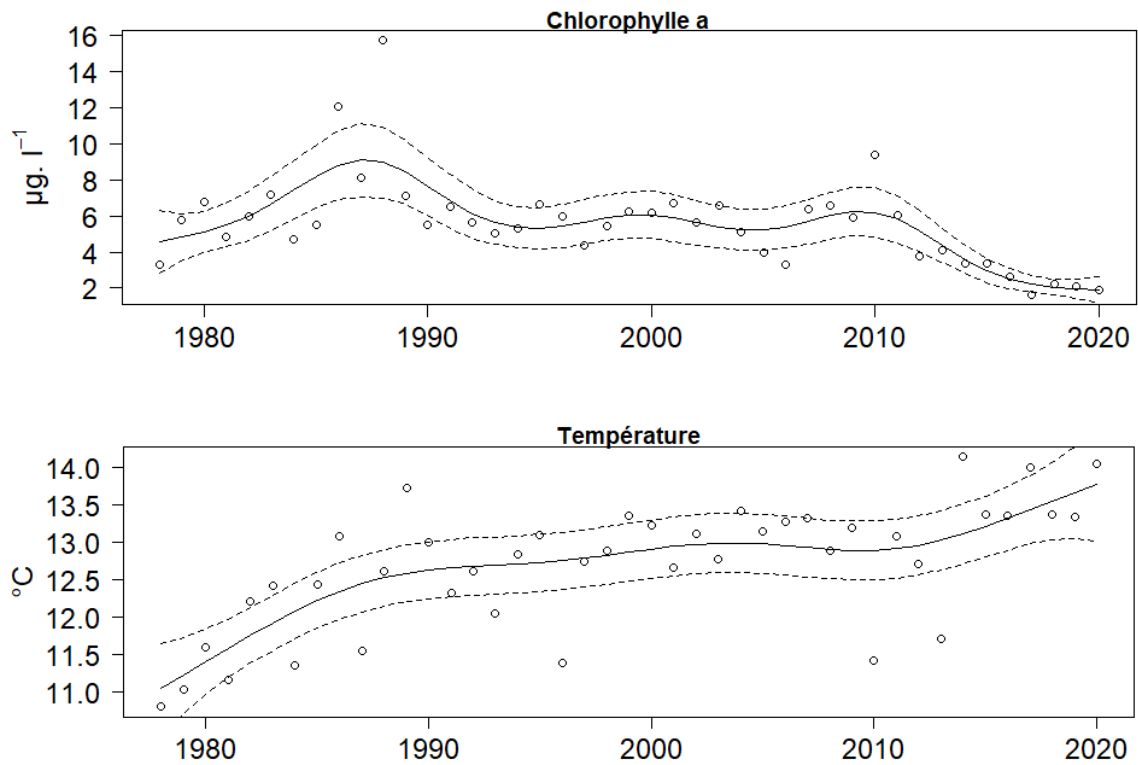


Figure XI: Evolution de la concentration moyenne annuelle de chlorophylle a et des valeurs moyennes annuelles de température au cours du temps (modèles GAM) (Potignon 2022).

L'étude du lien entre la concentration en chlorophylle a et la température a révélé que, pour le centre de gravité et la fin de saison de forte concentration, plus la température augmentait plus les dates de ces indices étaient tardives (à 11 $^{\circ}\text{C}$ le centre de gravité était atteint en mai alors qu'à 14 $^{\circ}\text{C}$ il était atteint en juin ; à 11 $^{\circ}\text{C}$ la fin de saison était atteinte en juillet alors qu'à 14 $^{\circ}\text{C}$ elle l'était en août (fig. XII). On observait le même phénomène pour la date de fin de saison en fonction de l'année (fig. XII). En revanche, la date de début de saison n'était pas significativement explicable ni par la température ni par l'année. De la même manière, la concentration annuelle moyenne de chlorophylle a n'est pas significativement explicable pour les températures annuelles moyennes (p value = 0.275). Nous avons donc observé des pics de chlorophylle a de plus en plus étendus au cours du temps (la date de départ n'évolue pas alors que la date de fin est plus tardive) avec une diminution des valeurs de concentration.

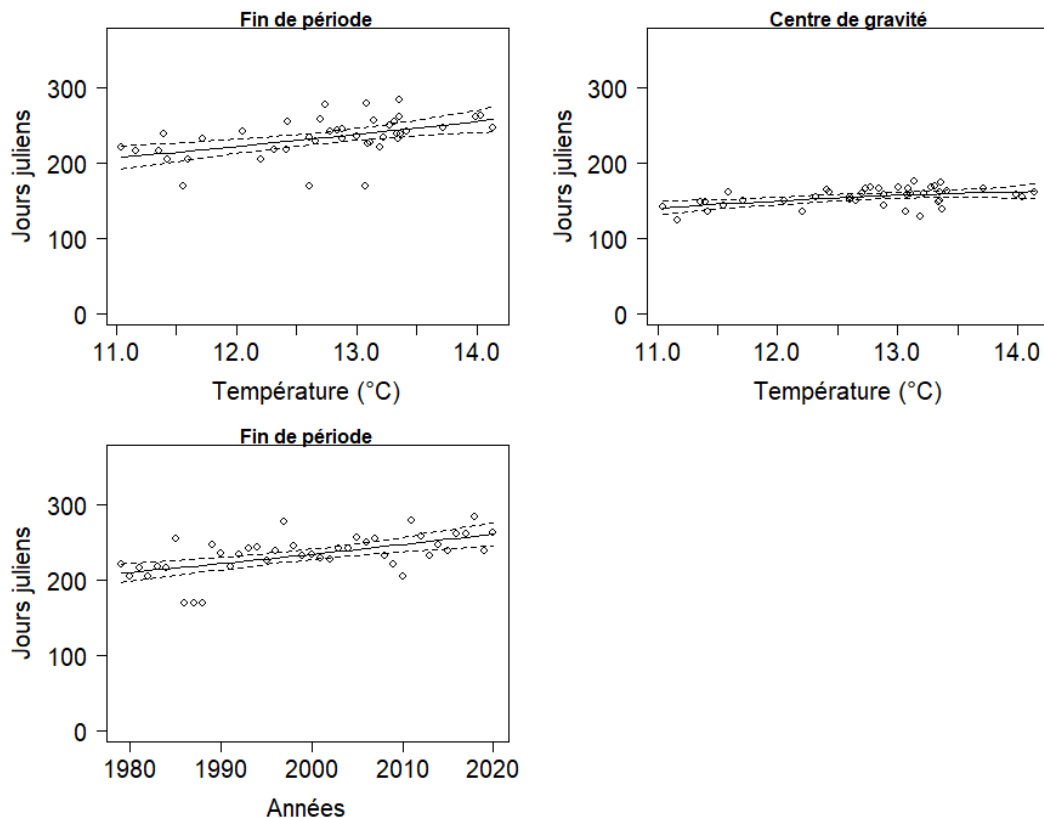


Figure XII: Evolution des indices phénologiques (date de fin de période et centre de gravité) de la concentration de chlorophylle a en fonction de la température et au cours du temps (modèle GAM pour le centre de gravité, modèle GLM pour la date de fin en fonction de la température et modèle GLMM pour la date de fin en fonction de l'année) (Potignon 2022).

3.2. Les variations des abondances annuelles et des indices phénologiques du groupe printemps-été (*Temora*, *Pseudocalanus* et *Centropages*) en lien avec la chlorophylle, la température et leur évolution dans le temps

3.2.1. Evolution des abondances annuelles du groupe printemps-été

Les abondances des trois taxons du groupe printemps-été diminuaient avec l'augmentation de la température (entre 11 et 14°C) (fig. XIII). Les abondances de *Temora* et *Pseudocalanus* diminuaient également au cours du temps (tab. V). Enfin, pour *Temora*, l'analyse de l'évolution de l'abondance par rapport à la chlorophylle a était significative (tab. V) mais des intervalles de confiance plus grand au-delà de 8 µg.l⁻¹ rendent l'interprétation plus complexe (fig. XIII). Ce phénomène est observable pour toutes les analyses en lien avec la chlorophylle a. Entre 2 et 8 µg.l⁻¹, l'abondance augmentait de 500 à 1250 individus environ.

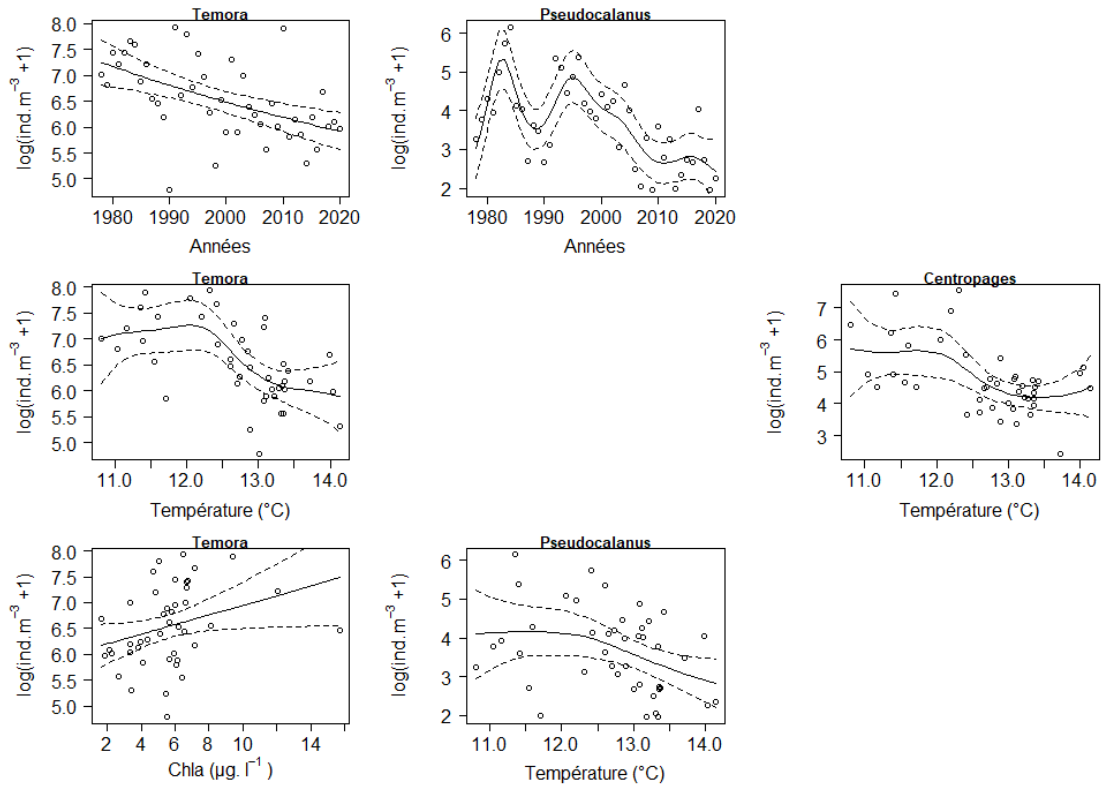
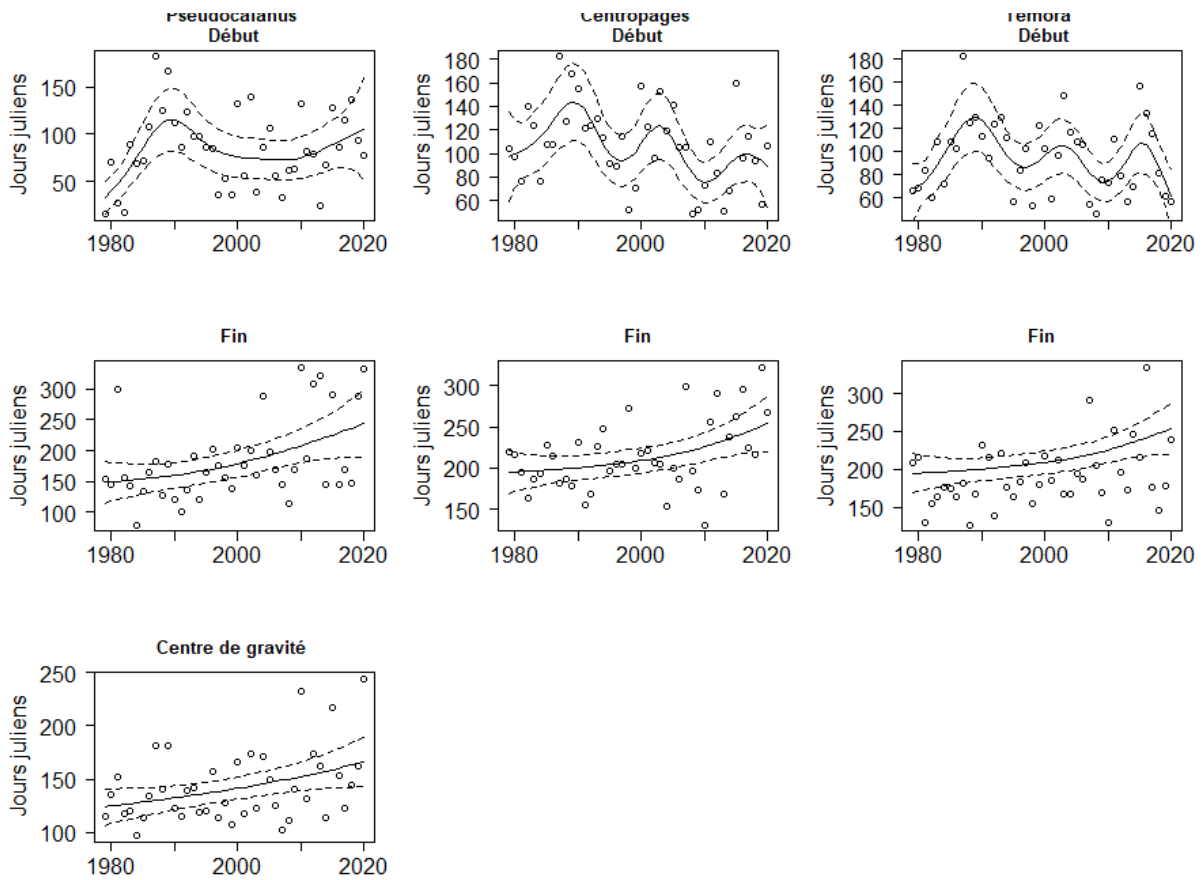


Figure XIII: Evolution des abondances moyennes annuelles (abondances $\log(x+1)$) des espèces du groupe printemps-été en fonction de la température, du temps et de la concentration en chlorophylle a (modèles GAM pour les relations avec la température et la relation entre l'abondance de *Pseudocalanus* et le temps. GLM pour la relation entre l'abondance de *Temora* et les années et entre l'abondance de *Temora* et la chlorophylle a) (Potignon 2022).

3.2.2. Evolution des indices phénologiques du groupe printemps-été

Les schémas de variation de dates d'indices phénologiques, des trois taxons en fonction du temps, étaient similaires (tab. V). Au cours du temps, les débuts de saison ont eu tendance à être de plus en plus précoces pour *Temora* et *Centropages* (fig. XIV). Pour *Pseudocalanus* en revanche, la date de début de saison était de plus en plus tardive à partir de 2010. Ces dates avaient tendance à varier de manière cyclique avec des pics en moyenne tous les 10-15 ans durant lesquels le début de saison est plus tardif (fig. XIV). Les dates de fin de saison étaient de plus en plus tardives au cours du temps (tab. V). Le même phénomène était observable pour la date du centre de gravité de *Pseudocalanus* (fig. XIV).

Figure XIV: Evolution des indices phénologiques des espèces du groupe printemps-été en fonction du temps (modèles GAM toutes les relations de phénologie de *Pseudocalanus* et *Centropages*, GAM pour le début de saison de *Temora*, GLMM pour la fin de saison de *Temora*) (Potignon 2022).



Une augmentation de la concentration en chlorophylle a avait pour effet de rendre plus précoce la fin de saison de *Centropages* et *Temora* (tab. V). La température avait une influence sur les variations de la date de début de saison de *Pseudocalanus* (tab. V) entraînant deux augmentations en début et fin de période d'analyse. Pour *Temora*, une augmentation de la température avait pour effet de retarder la date du centre de gravité et de la fin de la saison (tab. V) ce qui participait également à rendre la fin de saison plus tardive au cours du temps. La plupart des indices semblaient être expliqués par l'année et moins souvent par la chlorophylle a ou la température (tab. V). Nous avons donc ici des saisons qui, au cours du temps, commencent de plus en plus tôt et qui se terminent de plus en plus tard. Nos trois espèces ont donc des saisons plus longues et plus précoces avec une diminution de l'abondance totale.

Tableau V: Résumé de l'analyse de l'abondance annuelle moyenne et des indices phénologiques du groupe printemps-été en fonction du temps, de la température et de la concentration en chlorophylle a. Schéma des rendus graphiques (NS : non significatif) (Potignon 2022).

| | | Années | Température | Chlorophylle a |
|---------------|------------|--------|-------------|----------------|
| Temora | Abondances | | | |
| | Début | | NS | NS |
| | Fin | | | |
| | CoG | NS | | NS |
| Pseudocalanus | Abondances | | | NS |
| | Début | | | NS |
| | Fin | | NS | NS |
| | CoG | | NS | NS |
| Centropages | Abondances | NS | | NS |
| | Début | | NS | NS |
| | Fin | | NS | |
| | CoG | NS | NS | NS |

3.3. Les variations des abondances annuelles et des indices phénologique du groupe été-automne (*Euterpina* et *Acartia*) en lien avec la chlorophylle, la température et leur évolution dans le temps

3.3.1. Evolution des abondances annuelles du groupe été-automne

Entre 0 et 8 $\mu\text{g.l}^{-1}$ ces deux espèces avaient tendance à une diminution de leurs abondances lorsque la chlorophylle a augmentait (fig. XV). Les abondances annuelles moyennes de ces deux espèces ne sont explicables ni par la température ni par les années (tab. VI).

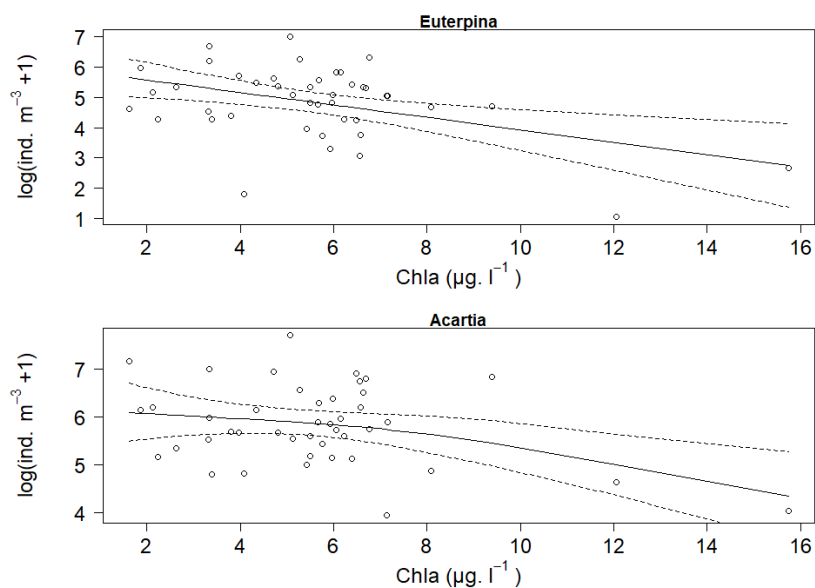


Figure XV: Evolution des abondances moyennes annuelles (abondances log (x+1)) des espèces du groupe été-automne en fonction de la concentration en chlorophylle a (modèle GAM pour l'abondance Acartia et GLM pour l'abondance de Euterpina) (Potignon 2022).

3.3.2. Evolution des indices phénologiques du groupe été-automne

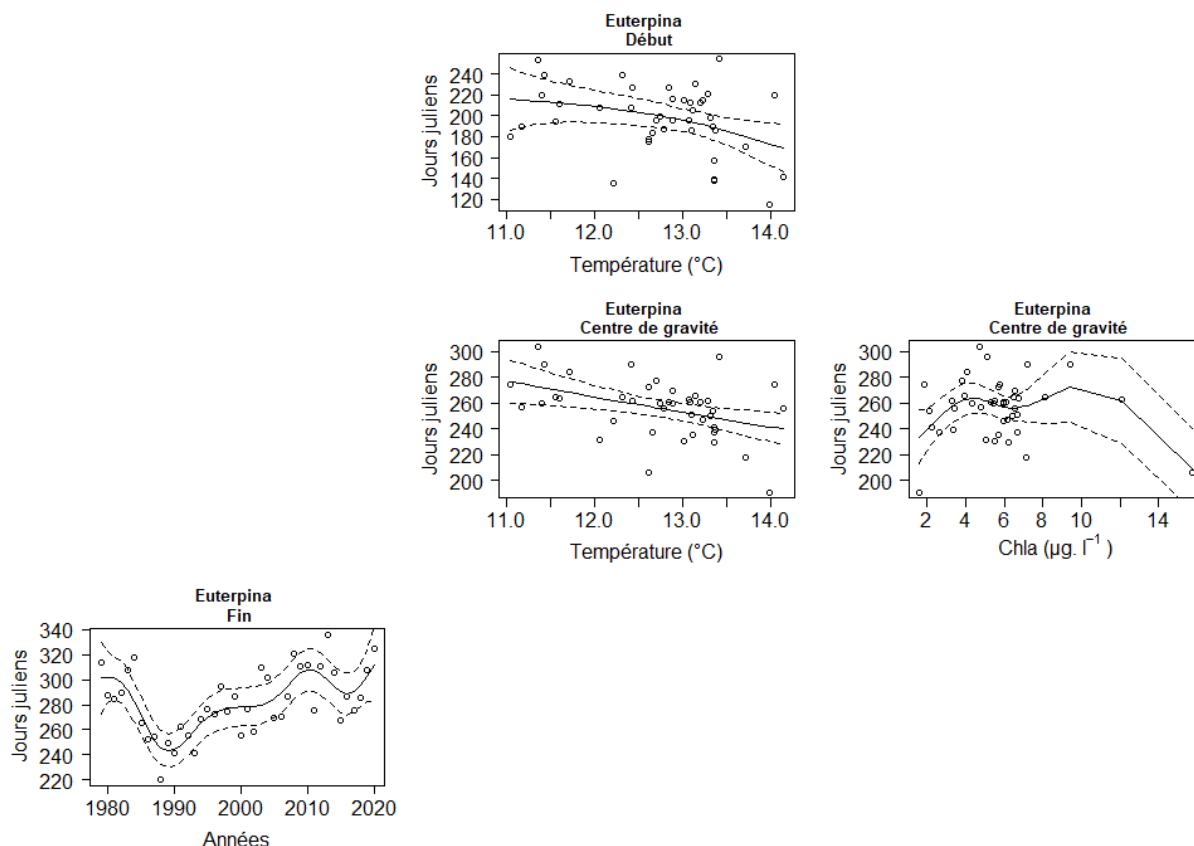


Figure XVI: Evolution des indices phénologiques de *Euterpina* (groupe été-automne) en fonction de la température, de la concentration en chlorophylle a et du temps (modèles GAM pour le centre de gravité en fonction de chla, GLM pour le centre de gravité en fonction de la température, GAM pour la date de début en fonction de la température, GAM pour la date de fin en fonction du temps)(Potignon 2022).

Pour *Euterpina*, le début et le centre de gravité avaient lieu plus tôt lorsque la température augmentait (tab. VI). La fin de période de croissance semble de plus en plus tardive depuis 1990 (fig. XVI). De plus, une augmentation de la concentration en chlorophylle a entre 2 et 6 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ retardait aussi le centre de gravité (fig. XVI). Pour *Acartia*, les modèles n'expliquaient que le centre de gravité (en fonction de l'année) qui apparaissait comme de plus en plus tardif (tab. VI). Tous les autres indices ne pouvaient être expliqués par les variables utilisées dans notre analyse.

Tableau VI: Résumé de l'analyse de l'abondance annuelle moyenne et des indices phénologique du groupe été-automne en fonction du temps, de la température et de la concentration en chlorophylle a. Schéma des rendus graphiques (NS : non significatif) (Potignon 2022).

| | | Années | Température | Chlorophylle a |
|-----------|------------|--------|-------------|----------------|
| Acartia | Abondances | NS | NS | NS |
| | Début | NS | NS | |
| | Fin | NS | NS | NS |
| | CoG | NS | NS | NS |
| Euterpina | Abondances | NS | NS | NS |
| | Début | NS | NS | |
| | Fin | NS | NS | NS |
| | CoG | NS | NS | NS |

3.4. Les variations des abondances annuelles et des indices phénologique du groupe automne-hiver (*Paracalanus*) en lien avec la chlorophylle, la température et leur évolution dans le temps

3.4.1. Evolution des abondances annuelles du groupe automne-hiver

L'abondance annuelle moyenne de *Paracalanus* augmentait légèrement au cours du temps. De plus, lorsque la concentration en chlorophylle augmentait entre 2 et 4 $\mu\text{g.l}^{-1}$ l'abondance diminuait avant de se stabiliser (fig. XVII).

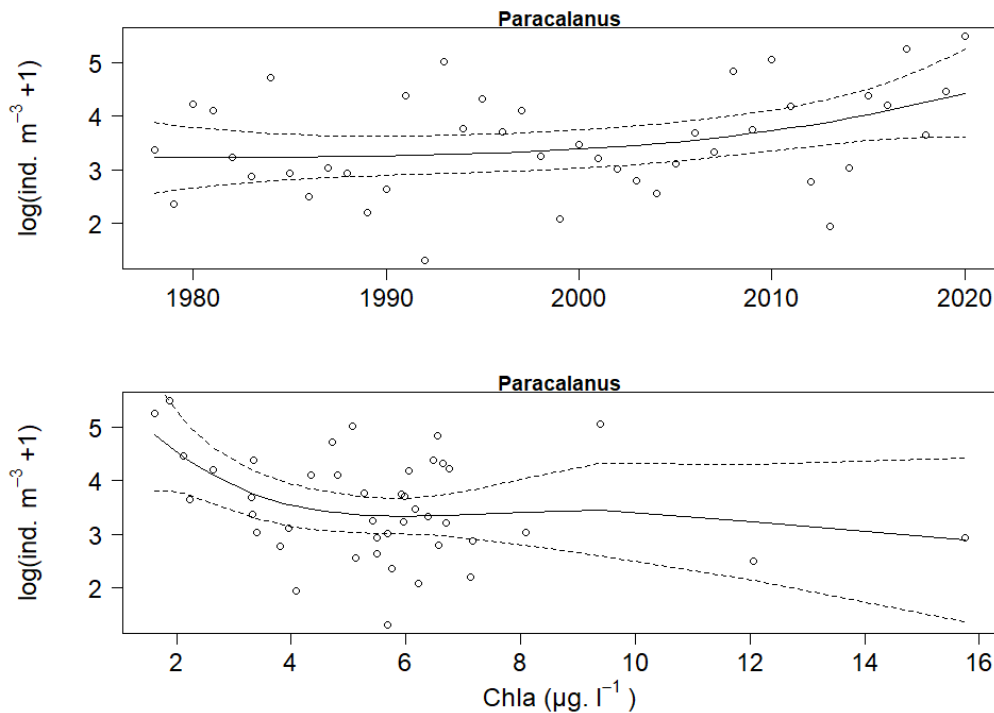


Figure XVII: Evolution de l'abondance annuelle moyenne (abondances log (x+1)) de *Paracalanus* (groupe automne-hiver) en fonction du temps (modèle GLM) et de la concentration en chlorophylle a (modèles GAM) (Potignon 2022).

3.4.2. Evolution des indices phénologiques du groupe été-automne

Le premier pic était expliqué par la température pour les trois indices phénologiques

qui suivent les mêmes variations (fig. XVIII). Bien que la température ait un effet sur ces dates, elle ne semblait pas impacter la durée de la saison d'abondance. Les résultats du deuxième pic montraient que la date du centre de gravité et de la fin de saison évoluaient de la même manière au cours du temps (fig. XVIII). Une importante diminution des jours d'atteinte des trois indices entre 1980 et 1990 montrait des saisons d'abondances très précoces. Après 1990, le début de saison est resté précoce mais stable alors que la fin de saison a été très retardée jusqu'en 2000 où il était, à son tour, devenu stable (fig. XVIII).

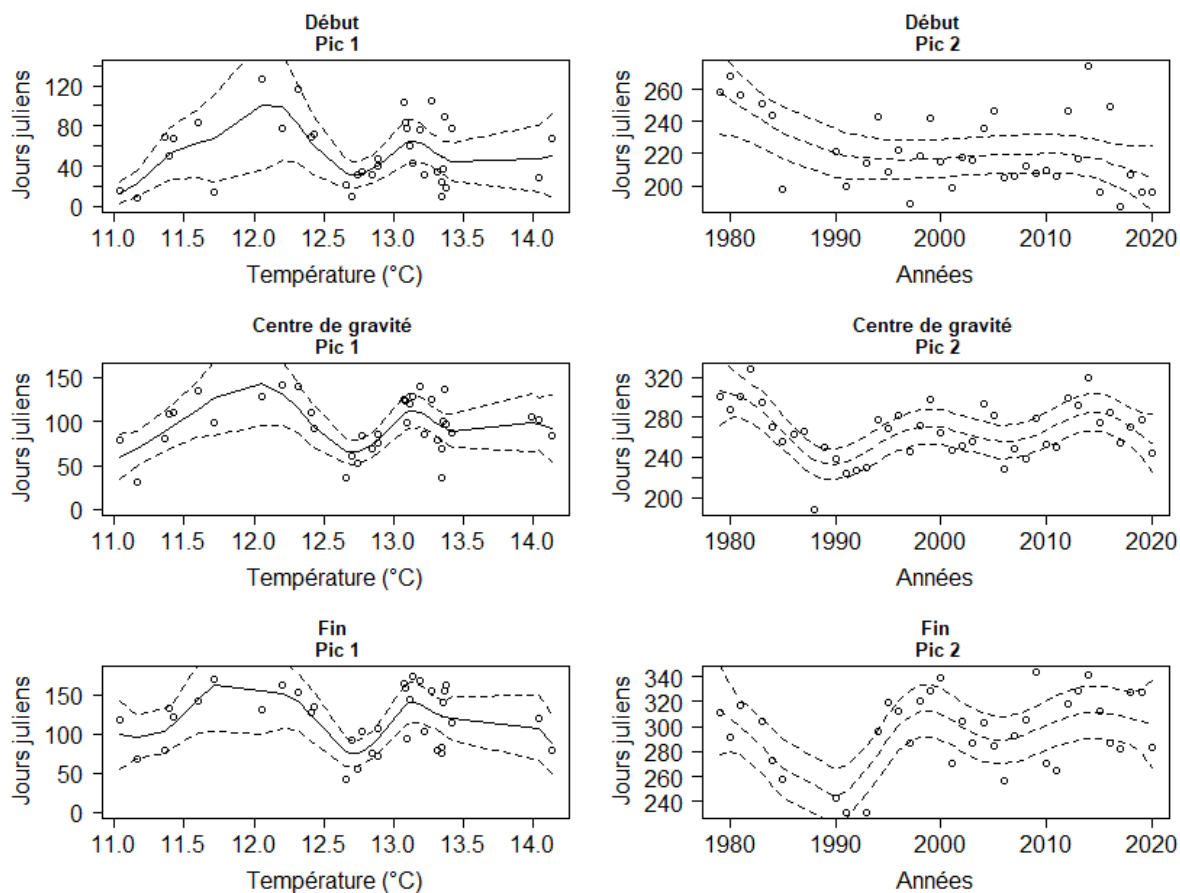


Figure XVIII: Evolution des indices phénologiques de *Paracalanus* (groupe automne-hiver) en fonction de la température pour le premier pic et du temps pour le deuxième pic (modèles GAM) (Potignon 2022).

Discussion

1. Principaux résultats à discuter

Les résultats de cette étude ont montré que la concentration en chlorophylle a de la zone avait progressivement diminuée au cours du temps. Aucun lien n'avait pu être établi entre la date de début de période d'efflorescence et la température ou les années. En revanche, la fin de période de forte concentration en chlorophylle a a été de plus en plus tardive et lorsque la température a augmenté. On avait donc des périodes plus longues mais avec de plus faible concentration en chla. La température, elle, a augmenté au cours du temps. Les variations des groupes de copépodes vont donc être discuté, en lien avec les variations de ces données environnementales.

L'analyse OMI a ensuite permis la définition de 9 niches de copépodes sur 11 (niche non significative pour *Pseudodipatomus* et *Calanus*) à partir des données de concentration en chlorophylle a, en phéopigments et des données de température. Elle a aussi permis la formation de trois groupes de copépodes. Le groupe printemps-été est composé de *Temora*, *Pseudocalanus* et *Centropages*. Le groupe été-automne est composé de *Acartia* et *Euterpina*. Le dernier groupe, automne-hiver, est représenté par *Paracalanus*.

Au cours du temps, les abondances du groupe printemps-été diminuent (sauf pour *Centropages* qui ne présente pas de lien avec le temps). Pour les groupes été-automne et automne-hiver, en revanche, aucun lien n'apparaît avec les années. Les abondances moyennes annuelles du groupe printemps-été diminuent lorsque la température augmente. En revanche, les groupes été-automne et automne-hiver n'ont aucun lien avec la température. Pour une espèce (*Temora*) du groupe printemps-été, une augmentation de la chlorophylle a entraîne une augmentation de l'abondance. Pour les groupes été-automne et automne-hiver une augmentation de la chlorophylle a entraîne une diminution de l'abondance moyenne annuelle. Les variations d'abondance en lien avec les conditions environnementales seront discutées afin de déterminer s'il serait possible d'observer des mismatches entre les périodes de productions primaires et les périodes de développement du zooplancton ainsi que des niveaux trophiques supérieurs associés.

Le groupe printemps-été présente des variations cycliques environ tous les 10 ans de la date de début de pic qui est de plus en plus précoce et des fins de saison plus tardive au cours du temps. Deux dates sont plus tardives lorsque la température augmente : la fin de saison de *Temora* et le début de saison de *Pseudocalanus*. Pour le groupe été-automne, la fin de saison de *Euterpina* semble légèrement plus tardive au cours du temps. Le début du deuxième pic saisonnier de *Euterpina* a lieu plus tôt lors des années à fortes températures. Le premier pic printanier du groupe automne-hiver (le moins abondant) est lié à la température mais aucun patron n'est observable. Le deuxième pic automnal du groupe automne-hiver (le plus abondant) présente, lui, un début de saison de plus en plus précoce au cours du temps et une date de fin plus tardive. La concentration en chlorophylle a n'impacte quasiment pas la phénologie de ces espèces : seules les des dates de fin de saison de *Centropages* et *Temora*, du groupe printemps-été, sont plus précoces lors d'une augmentation de la concentration en chlorophylle a. Pour *Acartia*, du groupe été-automne, aucune variable utilisée dans l'étude ne semble pouvoir expliquer les variations de début et de fin de saison. Les variations de phénologie en lien avec les conditions environnementales seront discutées afin de déterminer s'il serait possible d'observer des pics saisonniers plus précoces les années plus chaudes pour les espèces printanière et estivales, et des pics saisonniers plus tardifs les années plus chaudes pour les espèces automnales.

1. OMI et variations saisonnières

La méthode OMI a permis la réalisation de trois groupes de copépodes dans un environnement définis par la température, la concentration en chlorophylle a et les

phéopigments. Les phéopigments sont fortement corrélés à la chlorophylle a puisque ce sont des produits de dégradation de la chlorophylle. Seule trois variables environnementales ont pu être utilisées dans cette analyse. Une précédente étude (Barroeta et al. 2022), utilisant aussi la méthode OMI, montre que la première composante de l'analyse est majoritairement expliquée par la température ainsi que par la salinité et l'oxygène dissous (qui sont fortement corrélés à la température). Ces trois variables expliquaient plus de 55% de la variance totale des niches zooplanctoniques. Il est donc important de poursuivre les suivis aux abords de Gravelines, de manière régulière, afin de pouvoir accéder à davantage de données telles que la salinité ou l'oxygène dissout ce qui devrait permettre de mieux définir les niches.

Dans la formation de ces trois groupes, nous avons ainsi retrouvé les tendances saisonnières des espèces. Cependant, toutes ces espèces n'ont pas pu être intégrées à l'analyse long terme puisque cinq d'entre elles (*Calanus*, *Ditrichocorycaeus*, *Pseudodiaptomus*, *Isias* et *Labidocera*) n'étaient recensées dans le jeu de données que plus tardivement. Pour certaines, elles ont sûrement été introduites. C'est le cas de *Pseudodiaptomus*. Avant 2010, les abondances relevées sont nulles bien que cette espèce semble proliférer à partir de 2015. Son année d'apparition dans nos données correspond à la période d'introduction de cette espèce. En effet, l'accélération des activités anthropiques et de la globalisation de ces 10 dernières années augmente les processus d'invasion biologique. Depuis 2007, cette espèce originaire du Japon et de l'Asie de l'Est, a fait son apparition dans les eaux Européennes et sa population croissante rejoint les données que nous possédons (Uttieri et al. 2020). Pour d'autres, les effets du changement climatique, et plus particulièrement du réchauffement des eaux, ont pu rendre la zone plus favorable au développement thermique de ces espèces. Finalement, il est aussi possible que des changements dans les personnes en charge de l'identification des espèces expliquent l'apparition plus tardive de certaines espèces, jusqu'à présent non identifiées comme cela peut-être le cas pour le phytoplancton (Hernández-Fariñas et al. 2014).

2. Variations interannuelles de température et de chlorophylle a

Les moyennes annuelles des valeurs de température révèlent deux périodes de forte augmentation (1978-1990 et 2010-2020) et une période d'augmentation plus faible (1990-2010). Cette augmentation est liée au réchauffement climatique de l'ensemble des océans du globe. Le réchauffement océanique moyen est observable sur la majorité du globe et plus important près de la surface. Pour des profondeurs entre 0 et 700 mètres le réchauffement global entre 1971 et 2012 est de 0.11 °C par décennie dans les 75 mètres supérieurs et de 0.015 °C par décennie à 700 mètres. Il y a donc une augmentation d'environ 0.25°C, sur cette période, de la différence moyenne de température entre la surface de l'océan et 200 mètres. Ce réchauffement est particulièrement important dans l'hémisphère nord (Stocker 2014). En Manche occidentale, on observe une tendance au réchauffement de 0,5 °C au cours de la seconde moitié du siècle dernier (Smyth et al. 2010 ; Holt et al. 2012 dans Atkinson et al. 2015). Le point de mesure L4 (site de Plymouth, ouest de l'Angleterre) révèle, en particulier avant 2000, que plusieurs années de températures élevées ont été entrecoupées de saisons froides. Cependant, depuis 2010, les fluctuations de températures sont plutôt faibles. Au cours de la période d'étude 1988-2012, la température au point de mesure L4 a varié de près de 2 °C. Ces variations sont importantes pour la région car la mer du Nord, qui se réchauffe rapidement, a vu sa température augmenter de 1 °C au cours du dernier demi-siècle (Hinder et al. 2012 dans Atkinson et al. 2015).

La chlorophylle a, diminue depuis 1978. Après 2001, une augmentation de la salinité des côtes françaises et une diminution des sels nutritifs participent à cette diminution (Hernández-Fariñas et al. 2014). De plus, les mesures mises en place depuis 1980 dans le milieu agricole participent à cette diminution (Mortelmans et al. 2021). La fin de période de forte concentration en chlorophylle a est de plus en plus tardive au cours du temps. De la même manière, plus la température augmente plus cette date est tardive. Nous savons également

que la température augmente bien au cours des 43 années. C'est donc cette augmentation de la température qui pourrait, en partie, expliquer le retard de la date de fin de période. Cette variation de la fin de période et de la concentration moyenne annuelle suggère des changements dans la zone qui pourrait impacter les communautés zooplanctoniques. Si la date de début de période ne change pas, on a donc des périodes plus longues mais avec de plus faible concentration qui nécessite des adaptations pour les consommateurs de productions primaire.

3. Variations des abondances annuelles moyennes des groupes de copépodes

Les abondances moyennes annuelles du groupe printemps-été diminuent au cours du temps pour *Temora* et *Pseudocalanus* ce qui est en partie explicable par une diminution de leurs abondances lors d'une augmentation de la température et lors d'une baisse de la chlorophylle a.

Comme expliqué précédemment, les abondances des espèces du groupe été-automne augmentent avec la diminution de la concentration en chlorophylle a. L'eutrophisation, trop forte pour la zone, peut nuire à ce groupe. Cependant, aucun lien n'a été trouvé entre les variations d'abondance et le temps. Or, la chlorophylle a évolue bien au cours du temps. Dans ce cas, il apparaît que l'analyse manque de puissance statistique. Pour le groupe automne-hiver, l'abondance moyenne au cours du temps augmente. Cette augmentation peut être en partie expliquée par la diminution de la chlorophylle a au cours du temps qui, pour *Paracalanus*, lui est bénéfique.

Les évolutions de ces espèces, en lien avec la température, peuvent être dû à leurs préférences thermique. Des espèces comme celles du groupe printemps-été, peuvent être à leur limite sud dans la zone d'étude. Une augmentation de la température entraîne donc un ralentissement des phénomènes liés à leur physiologie. Au contraire, des espèces se trouvant à leur limite nord ont une physiologie plus efficace lorsque la température augmente. Ces phénomènes sont probables si la concentration en nourriture est suffisante et stable.

4. Variations de phénologie des groupes de copépodes

Les date de début de saison de groupe printemps-été diminuent au cours du temps. Cependant, dans notre analyse, deux de ces espèces (*Temora* et *Centropages*) ne présentent aucun lien significatif avec la température. Le début de leurs pics saisonniers n'a donc pas de lien significatif avec une augmentation de la température. Il est donc possible qu'un autre facteur environnemental, non inclus dans cette analyse, soit à l'origine de la précocité des débuts de saison. *Pseudocalanus*, en revanche, présente bien un lien avec la température. Il est donc probable que, comme pour les autres espèces de ce groupe, le début de saison de cette espèce, plus précoce au cours du temps, soit lié à une autre variable environnementale (indices NAO, conditions atmosphériques...). Les dates de fin de saison sont plus tardives au cours du temps pour ce groupe. *Temora longicornis* et *Centropages hamatus* sont des espèces qui préfèrent les eaux riches en chlorophylle a (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995). Pour ces espèces il est donc possible que la date de fin plus tardive s'explique, entre autres, par la diminution de la chlorophylle a au cours des 43 années avec un étalement de la période d'efflorescence.

Pour le groupe été-automne, nos variables n'ont pas été en mesure d'expliquer correctement les variations de phénologie. La date de début de saison de *Euterpina* est expliquée par la température mais pas par les années, ce qui est possiblement dû à un manque de puissance statistique. La date de fin de cette même espèce n'est expliquée que par les années. *Euterpina acutifrons* produit plusieurs générations par an et est davantage sensible aux changements de température à court terme (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995). Dans ce cas, il est possible que l'échelle annuelle soit mal adaptée ou qu'il existe d'autres variables,

non prises en compte dans cette analyse, à l'origine de ces variations. *Acartia clausi* est généralement lié à des valeurs faibles de salinité (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995), il est donc possible que l'absence de donnée de salinité empêche l'étude de sa phénologie. De la même manière, le premier pic du groupe automne-hiver est expliqué par la température mais pas par l'année ce qui indique un manque de puissance. Le deuxième pic n'est expliqué que par les années ce qui indique l'implication d'autres variables environnementales.

5. Pics saisonniers précoces les années plus chaudes : une hypothèse remise en question dans notre zone d'étude

Les variations de phénologie de nos trois groupes de copépodes présentent peu de lien avec la température, contrairement à ce qui était attendu (Atkinson et al. 2015). Les copépodes font partie des groupes pour lequel la corrélation entre leur phénologie et les températures printanières est la plus forte. Les taxons ayant des pics d'abondance printaniers et estivaux sont ceux présentant une corrélation négative avec la température la plus forte : les pics sont de plus en plus précoces lorsque la température augmente (Edwards et Richardson, 2004 dans Mackas et al. 2012). On observe cependant des variations de phénologie au cours du temps. Pour le groupe printemps-été, ses variations sont même cycliques avec des dates de début de saison plus tardives environ tous les 10 ans.

Pour le groupe printemps-été, des analyses ont montré que ce sont les anomalies estivales de température de l'eau qui sont les plus corrélées à des changements de phénologie de *Calanus* (espèce du groupe printemps-été non étudié dans l'analyse long terme) (Mackas et al. 2012 dans Atkinson et al. 2015). La période de mars à août coïncide avec les pics de production d'œufs (Maud et al. 2015 dans Atkinson et al. 2015), avec les augmentations saisonnières de l'espèce et avec l'augmentation de chlorophylle *a*. On pourrait donc s'attendre à observer cette précocité dans notre analyse. Cependant, bien que les dates de début de saison de groupe printemps-été sont plus précoces au cours du temps il n'a pas été possible de lier cette précocité avec la température. L'étude révèle bien des pics saisonniers plus précoces mais sans lien évident avec les années plus chaudes. Le groupe été-automne est, pour les espèces les plus estivales, supposé aussi être impacté par la température. C'est le cas de *Euterpina* mais pas pour *Acartia*. Pour ce groupe, il semble que l'analyse manque de puissance statistique. Le premier pic du groupe automne-hiver est bien lié à la température. Cependant, on n'observe pas de précocité de ce pic lors d'une augmentation de la température. Cette absence de précocité peut être expliquée par la faible importance du pic. Le deuxième pic automnal n'a pas de lien avec la température mais semble plus précoce au cours du temps. Les périodes de pic de cette espèce sont majoritairement dans la période automne-hiver, on se serait donc attendu à des périodes d'abondance plus tardives.

Bien que certains des résultats montrent un changement dans la date de début de pic d'abondance, il n'a pas été possible d'établir de lien systématique avec la température. Beaucoup d'exception apparaît concernant cette hypothèse (Atkinson et al. 2015). Un premier facteur pouvant expliquer ces résultats mitigés concerne l'identification du zooplancton qui est souvent difficile d'établir jusqu'à l'espèce (Lindeque et al. 2013 dans Atkinson et al. 2015). Il est donc possible de trouver des erreurs dans l'identification et que certains taxons soit remplacé par des taxons ayant des saisonnalités différentes. Un deuxième facteur concerne le rôle de la température sur la physiologie du zooplancton : parler d'un contrôle direct par le biais de l'accélération thermodynamique des fonctions vitales n'est pas une explication suffisante. La température peut en effet être l'approximateur d'autres variables environnementales impactant la phénologie du zooplancton. Cela pourrait être le cas concernant la mortalité par prédation ou les réserves d'énergie interne si ces facteurs présentent une forte covariance avec la température. Il manque donc des séries chronologiques long-terme pour vérifier l'impact de ces facteurs. Les effets des facteurs autres que la température peuvent donc être importants, mais ne sont pas détectés car les comparaisons que nous faisons avec la phénologie observée manquent de puissance statistique. Il est aussi possible que la corrélation avec la température dépende du lieu d'étude et que ce phénomène soit moins important vers la côte (Mackas et al. 2012). D'autre part, la

précocité des périodes d'abondance lors des années plus chaudes est une hypothèse faite dans un milieu sans variation de la quantité de nourriture. Or, dans notre zone d'étude, la chlorophylle a diminuée au cours du temps, ce qui impacte également la phénologie des espèces.

Hormis la température, il existe d'autres variables qui pourraient expliquer les changements de communautés zooplanctoniques. L'oscillation Nord Atlantique (NAO) est une mesure de la pression atmosphérique de cette zone (Hurrell 1995 dans McManus, Licandro, Coombs 2016) ce qui influence la direction du vent, les précipitations et la température de l'air. Les vents et la température influencent les mouvements de colonnes d'eau indispensables au déplacement du plancton. Cette influence entraîne un transport des eaux océaniques vers les côtes ce qui change la composition des communautés zooplanctoniques (Drinkwater et al. 2003; Alheit et al. 2005; Edwards et al. 2006; Holliday et al. 2011; Licandro et al. 2011 dans McManus, Licandro, Coombs 2016). Il est donc possible que les changements au sein de ces communautés, expliqués par la température, soient en réalité causés par les cycles de NAO qui influencent directement la température. Cet indice varie de manière cyclique entre 8 et 11 ans (Kodera 2002). De plus, des études sur les vents ont montré des variations entre des périodes anticycloniques (avec des températures de l'air et donc de l'eau plus élevées) et des conditions cycliques (avec de nombreuses précipitations) (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995). Les vents ont donc aussi un effet sur la température. Ces variations pourraient donc être à l'origine des variations cycliques de la date de début de saison du groupe printemps-été (tab. V). Une précédente étude de ces données (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995), qui concernait les données de 1975 à 1992, montrait déjà des cycles de 7 ans des enregistrements temporels du plancton, notamment pour *Temora longicornis*. De plus, plusieurs recherches en Manche occidentale (laboratoire de Plymouth) montrent plusieurs cycles de 10 à 11 ans dans l'écosystème principalement liés aux fluctuations climatiques (lien avec la variation des taches solaires). Le site de Plymouth montrait également une périodicité de 11 ans concernant *Pseudocalanus* (Le Fevre-Lehoerff et al. 1995).

6. Variations d'abondances et de durée des pics saisonniers : risque de match-mismatch

Le match-mismatch est l'hypothèse selon laquelle un décalage dans le temps de la période de pic d'abondance des communautés zooplanctoniques impacterait les niveaux trophiques supérieurs puisque certaines phases larvaires des poissons sont des prédateurs de ces communautés (Atkinson et al. 2015). D'autre part, les copépodes que nous avons étudiés sont aussi dépendants de la production primaire pour se développer.

Hormis pour *Centropages*, les abondances de toutes nos espèces sont liées à la chlorophylle a. Les variations de production primaire de la zone d'étude entraîneraient donc une diminution des espèces printanières, qui semble avoir besoin d'une importante concentration pour se développer et pour survivre. De plus, on sait que les pics d'abondance de ces espèces peuvent être limités par des espèces comme *Phaeocystis* apparaissant en avril et étant une source de nourriture peu appréciée, ou par l'augmentation de la prédation des poissons sur les copépodes (Mortelmans et al. 2021). Tandis que les espèces estivales et automnales, sûrement plus sensibles à l'eutrophisation, ont des abondances croissantes. A long terme, ces variations d'abondances pourraient entraîner des changements dans la richesse spécifique de la zone et donc impacter les niveaux trophiques supérieurs dépendant majoritairement des espèces dont l'abondance diminue.

Pour le groupe printemps-été, les saisons sont de plus en plus longues avec des abondances plus faibles. Il est donc possible que les périodes d'abondances plus longues soient une adaptation aux variations de température, de chlorophylle a, ou même d'autres variables non utilisées dans cette analyse. Cette augmentation de la durée de la période d'abondance limite le risque de mismatch avec les niveaux trophiques supérieurs mais la diminution de l'abondance des copépodes peut l'imiter l'accès aux ressources de ces niveaux

trophiques supérieurs. Pour le groupe été-automne, l'analyse n'a pas permis l'obtention d'information fiables sur les durées des pics et les variations d'abondances. Pour le groupe automne-hiver, le deuxième pic automnal est plus long avec une abondance croissante ce qui limite grandement le risque de mismatch. Les résultats révèlent donc que deux groupes semblent pouvoir être concernés par l'hypothèse de match-mismatch : le groupe printemps-été et automne-hiver. Le mismatch entre différentes espèces est plus néfaste lorsque l'abondance en proies diminue et si le pic d'abondance des proies est plus court (Durant et al. 2007; Sydeman and Bograd 2009; Kristiansen et al. 2011 dans Mackas et al. 2012). Dans le cas du groupe printemps-été, on observe bien cette diminution d'abondance des copépodes mais avec des durées de pic qui deviennent plus longues. Les changements de phénologie de ces deux groupes peuvent être à l'origine de déséquilibre dans les niveaux trophiques supérieurs. En Mer du Nord par exemple, il a déjà été prouvé que le décalage temporel entre les périodes de fortes abondances de copépode et celle des larves de cabillaud a contribué à une forte baisse du recrutement du cabillaud après 1985 (Beaugrand et al. 2003 dans Mackas et al. 2012). Il serait intéressant d'étudier ces variations de phénologie en parallèle avec les variations de phénologie de leurs prédateurs afin de confirmer cette hypothèse.

7. Limites de l'étude et perspectives

7.1. Données phytoplanctoniques

Dans la Manche occidentale, les changements de phénologie ont été étudiés en lien avec les variations du phytoplancton. Cette analyse (Atkinson et al. 2015) montre que les changements de quantité de phytoplancton n'influencent pas sur la phénologie des espèces zooplanctoniques. Les corrélations entre la phénologie du zooplancton et la quantité de phytoplancton au printemps sont plus faibles qu'avec la température à la même période. Cette absence de lien peut, entre autres, être expliqué par la forte abondance de diatomée au printemps. Ce groupe ne montrait pas de variation d'abondance avec les variations de température puisqu'ils utilisent des œufs de résistance pour survivre à des conditions environnementales mauvaises. La mise en place de ces stades est contrôlée par la photopériode et non la température (Mackas et al. 2012). Dans notre analyse en revanche, on observe bien un lien entre la chlorophylle a (approximateur du phytoplancton) et deux sur trois des espèces du groupes printemps-été. En revanche, pour les autres groupes, on retrouve bien l'absence d'influence de la quantité de chlorophylle a sur la phénologie. Il serait cependant intéressant de vérifier cette observation directement avec des données d'abondance phytoplanctoniques.

La surveillance écologique et halieutique réalisée autour du CNPE de Gravelines mesure aussi les différentes communautés de phytoplancton et leurs abondances. Rassemblées dans le même fichier, ces données concernent 264 taxons dont l'abondance est mesurée depuis 1978 soit plus de 1700 dates. Ce fichier pouvait donc être utilisé pour définir les niches trophiques des copépodes étudiés. Pour cela, il fallait inclure ces données dans les variables environnementales utilisées dans l'OMI. La méthode était donc de convertir les abondances de phytoplancton en biovolume et de sommer les biovolumes des taxons par date afin de créer une nouvelle variable. Cependant, durant l'étude préliminaire de ces données, il est apparu que l'abondance totale de phytoplancton entre 1983 et 1997 était très basse comparativement aux abondances totales des autres années d'un facteur compris entre 5 et 6. Cette différence de valeurs a été identifiée comme un problème de sélection du filtre de données lors de l'extraction de celles-ci. Ce problème n'a pas pu être résolu durant la période d'étude des données. Cependant, il serait intéressant de mettre en place cette méthode, mais seulement pour les données à partir de 1997. Il faudrait alors évaluer si le compromis de perdre des données (car moins de dates) permet une meilleure définition des niches des espèces de copépode.

7.2. Méthode WitOMI

Les niches écologiques des espèces ont deux composantes (Hutchinson 1957 dans Karasiewicz, Dolédec, Lefebvre 2017): la niche fondamentale et la niche réalisée. La niche fondamentale est un hypervolume à n dimensions dans lequel la population peut se reproduire et se développer sans être impactée par des interactions biologiques. La niche réalisée est la niche dans laquelle l'espèce vit réellement en prenant en compte les effets abiotiques et les interactions biologiques (Karasiewicz, Dolédec, Lefebvre 2017). La méthode OMI a permis une évaluation proche de la niche fondamentale des espèces. Cependant ces niches peuvent varier à différentes échelles spatiales et temporelles. La méthode WitOMI permet d'estimer ces dynamiques d'occupation en divisant les conditions environnementales en sous-habitats correspondant à ceux réellement utilisés par l'espèce (Karasiewicz, Dolédec, Lefebvre 2017). Avec cette méthode, il serait donc possible de définir les niches des espèces de copépodes en fonction d'un facteur. Par exemple, une définition des niches par groupe d'années (par exemple à fortes et faibles températures annuelles) permettrait d'analyser la dynamique d'occupation de la niche et de déterminer si effectivement température et/ou concentration en Chla expliquent à eux seuls les variations d'abondance observées.

7.3. Analyses temporelles mensuelles

Les analyses d'abondances réalisées dans cette étude sont faites à partir de données annuelles moyennes. Or, pour la chlorophylle a par exemple, il est moins représentatif de faire ces analyses à l'échelle annuelle plutôt qu'à l'échelle mensuelles : les valeurs varient davantage d'une saison à l'autre que d'une année à l'autre. Afin d'être encore plus précis dans cette étude, il serait donc intéressant de voir les liens entre les anomalies d'abondances mensuelles et la température ou la chlorophylle a. De la même manière, cette étude mensuelle apporterait sans doute de meilleurs résultats puisqu'il a été prouvé en 2012 par Mackas et al. (dans Atkinson et al. 2015) que les anomalies de température estivales sont les plus corrélées aux changements de phénologie. Il serait donc judicieux de réaliser une étude afin d'affiner les moyennes mensuelles des prédicteurs température et Chla.

Conclusion

L'objectif de cette étude était l'apport d'informations sur le compartiment zooplanctonique et plus particulièrement l'étude des variations de ce compartiment face aux changements de leurs milieux. L'étude s'est donc portée sur l'analyse des évolutions des variables environnementales (température et chlorophylle a) et sur l'évolution long terme de 11 espèces de copépodes et plus particulièrement sur les variations d'abondances et de phénologies de 6 espèces de copépodes : *Temora*, *Pseudocalanus*, *Centropages*, *Euterpina*, *Acartia* et *Paracalanus*.

Sur la période, la température a augmenté selon trois phases distinctes. La concentration en chlorophylle a (approximateur de la disponibilité en nourriture) a progressivement diminuée durant les 43 années de l'étude. Bien que la phénologie des pics de chlorophylle a soit impactée par la température ce n'est pas le cas de la concentration moyenne annuelle.

Le groupe printemps-été a été le plus impacté au cours du temps, avec des abondances qui ont diminué en liens avec l'augmentation de température et/ou la baisse de la disponibilité en nourriture. Comme attendue, l'apparition de ces espèces est plus précoce mais leurs occurrences s'étaient plus dans le temps. L'existence d'une interaction entre la température et la disponibilité en nourriture (mise en évidence avec la phénologie des pics de chlorophylle a) est suspectée pour expliquer ces patrons. Le groupe automne-hiver a montré des tendances comparables à ce premier groupe (étalement des occurrences) mais avec une augmentation de son abondance au cours du temps. Le groupe été-automne a été relativement insensible à la variabilité environnementale. Les changements de phénologie et les d'abondances pourraient, à long terme, mener à des mismatches avec les autres compartiments de la chaîne trophique, ce qui reste à étudier.

Cette étude pourrait être approfondie par un apport supplémentaire de données environnementales appliquées à un nombre de groupes plus élevé de zooplancton (notamment pour le groupe automne-hiver qui n'est représenté que par une seule espèce). De plus, des méthodes de définition plus précises, citées dans la partie discussion, sont utilisables mais n'ont pas pu être appliquées dans le temps imparti pour cette étude. Enfin, il serait possible de réaliser la même étude à une échelle mensuelle.

Bibliographie

- ATKINSON, Angus, HARMER, Rachel A., WIDDICOMBE, Claire E., MCEVOY, Andrea J., SMYTH, Tim J., CUMMINGS, Denise G., SOMERFIELD, Paul J., MAUD, Jacqueline L. et MCCONVILLE, Kristian, 2015. Questioning the role of phenology shifts and trophic mismatching in a planktonic food web. *Progress in Oceanography*. 1 septembre 2015. Vol. 137, pp. 498-512. DOI 10.1016/j.pocean.2015.04.023.
- BARROETA, Ziortza, GARCIA, Théo, URIARTE, Ibon, IRIARTE, Arantza et VILLATE, Fernando, 2022. Response of native and non-indigenous zooplankton to inherent system features and management in two Basque estuaries: A niche decomposition approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 5 août 2022. Vol. 272, pp. 107878. DOI 10.1016/j.ecss.2022.107878.
- BENEDETTI, Fabio, GASPARINI, Stéphane et AYATA, Sakina-Dorothee, 2015. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research*. 3 novembre 2015. Vol. 38. DOI 10.1093/plankt/fbv096.
- BENEDETTI, Fabio, VOGT, Meike, RIGHETTI, Damiano, GUILHAUMON, François et AYATA, Sakina-Dorothee, 2018. Do functional groups of planktonic copepods differ in their ecological niches? *Journal of Biogeography*. 2018. Vol. 45, n° 3, pp. 604-616. DOI 10.1111/jbi.13166.
- DOLÉDEC, Sylvain, CHESSEL, Daniel et GIMARET-CARPENTIER, Clémentine, 2000. NICHE SEPARATION IN COMMUNITY ANALYSIS: A NEW METHOD. *Ecology*. octobre 2000. Vol. 81, n° 10, pp. 2914-2927. DOI 10.1890/0012-9658(2000)081[2914:NSICAA]2.0.CO;2.
- EDWARDS, Martin et RICHARDSON, Anthony J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*. août 2004. Vol. 430, n° 7002, pp. 881-884. DOI 10.1038/nature02808.
- FORESEA 2050, [sans date]. *UMR Marbec* [en ligne]. [Consulté le 18 août 2022]. Disponible à l'adresse : <https://umr-marbec.fr/les-projets/foresea-2050/>
- GOBERVILLE, Eric, BEAUGRAND, Gregory et EDWARDS, Martin, 2014. Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. *Journal of Marine Systems*. 1 janvier 2014. Vol. 129, pp. 189-202. DOI 10.1016/j.jmarsys.2013.05.008.
- HÉBERT, Marie-Pier, BEISNER, Beatrix E. et MARANGER, Roxane, 2017. Linking zooplankton communities to ecosystem functioning: toward an effect-trait framework. *Journal of Plankton Research*. 1 janvier 2017. Vol. 39, n° 1, pp. 3-12. DOI 10.1093/plankt/fbw068.
- HELAOUËT, Pierre et BEAUGRAND, Grégory, 2007. Macroecology of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Marine Ecology Progress Series*. 13 septembre 2007. Vol. 345, pp. 147-165. DOI 10.3354/meps06775.
- HERNÁNDEZ-FARIÑAS, Tania, SOUDANT, Dominique, BARILLÉ, Laurent, BELIN, Catherine, LEFEBVRE, Alain et BACHER, Cédric, 2014. Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*. 1 juin 2014. Vol. 71, n° 4, pp. 821-833. DOI 10.1093/icesjms/fst192.
- IVORY, Jami A, STEINBERG, Deborah K et LATOUR, Robert J, 2019. Diel, seasonal, and interannual patterns in mesozooplankton abundance in the Sargasso Sea. *ICES Journal of*

Marine Science. 1 janvier 2019. Vol. 76, n° 1, pp. 217-231. DOI 10.1093/icesjms/fsy117.

KARASIEWICZ, Stéphane, DOLÉDEC, Sylvain et LEFEBVRE, Sébastien, 2017. Within outlying mean indexes: refining the OMI analysis for the realized niche decomposition. *PeerJ*. 23 mai 2017. Vol. 5, pp. e3364. DOI 10.7717/peerj.3364.

KARASIEWICZ, Stéphane et LEFEBVRE, Alain, 2022. Environmental Impact on Harmful Species *Pseudo-nitzschia* spp. and *Phaeocystis globosa* Phenology and Niche. *Journal of Marine Science and Engineering*. février 2022. Vol. 10, n° 2, pp. 174. DOI 10.3390/jmse10020174.

KATECHAKIS, Alexis, STIBOR, Herwig, SOMMER, Ulrich et HANSEN, Thomas, 2004. Feeding selectivities and food niche separation of *Acartia clausi*, *Penilia avirostris* (Crustacea) and *Doliolum denticulatum* (Thaliacea) in Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research*. 1 juin 2004. Vol. 26, n° 6, pp. 589-603. DOI 10.1093/plankt/fbh062.

KELLY, Paige, CLEMENTSON, Lesley, DAVIES, Claire, CORNEY, Stuart et SWADLING, Kerrie, 2016. Zooplankton responses to increasing sea surface temperatures in the southeastern Australia global marine hotspot. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 5 octobre 2016. Vol. 180, pp. 242-257. DOI 10.1016/j.ecss.2016.07.019.

KODERA, Kunihiko, 2002. Solar cycle modulation of the North Atlantic Oscillation: Implication in the spatial structure of the NAO: SPATIAL STRUCTURE OF THE NAO. *Geophysical Research Letters*. avril 2002. Vol. 29, n° 8, pp. 59-1-59-4. DOI 10.1029/2001GL014557.

LE FEVRE-LEHOERFF, Geneviève, IBANEZ, Frédéric, PONIZ, Paola et FROMENTIN, Jean-Marc, 1995. Hydroclimatic relationships with planktonic time series from 1975 to 1992 in the North Sea off Gravelines, France. *Marine Ecology Progress Series*. 1 décembre 1995. Vol. 129, n° 1-3, pp. 269-281. DOI 10.3354/meps129269.

LITCHMAN, Elena, OHMAN, Mark D. et KIØRBOE, Thomas, 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*. 1 mai 2013. Vol. 35, n° 3, pp. 473-484. DOI 10.1093/plankt/fbt019.

LUSSEAU, Alex Douglas, Deon Roos, Francesca Mancini, Ana Couto & David, [sans date]. 1.13 Citing R | An Introduction to R [en ligne]. [Consulté le 24 août 2022]. Disponible à l'adresse : <https://intro2r.com/citing-r.html>

MACKAS, D. L., GREVE, W., EDWARDS, M., CHIBA, S., TADOKORO, K., ELOIRE, D., MAZZOCCHI, M. G., BATTEN, S., RICHARDSON, A. J., JOHNSON, C., HEAD, E., CONVERSI, A. et PELUSO, T., 2012. Changing zooplankton seasonality in a changing ocean: Comparing time series of zooplankton phenology. *Progress in Oceanography*. 1 mai 2012. Vol. 97-100, pp. 31-62. DOI 10.1016/j.pocean.2011.11.005.

MACKAS, David L. et BEAUGRAND, Gregory, 2010. Comparisons of zooplankton time series. *Journal of Marine Systems*. 10 février 2010. Vol. 79, n° 3, pp. 286-304. DOI 10.1016/j.jmarsys.2008.11.030.

MCMANUS, M. Conor, LICANDRO, Priscilla et COOMBS, Steve H., 2016. Is the Russell Cycle a true cycle? Multidecadal zooplankton and climate trends in the western English Channel. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*. février 2016. Vol. 73, n° 2, pp. 227-238. DOI 10.1093/icesjms/fsv126.

MITRA, Aditee, CASTELLANI, Claudia, GENTLEMAN, Wendy C., JÓNASDÓTTIR, Sigrún H.,

FLYNN, Kevin J., BODE, Antonio, HALSBAND, Claudia, KUHN, Penelope, LICANDRO, Priscilla, AGERSTED, Mette D., CALBET, Albert, LINDEQUE, Penelope K., KOPPELMANN, Rolf, MØLLER, Eva F., GISLASON, Astthor, NIELSEN, Torkel Gissel et ST. JOHN, Michael, 2014. Bridging the gap between marine biogeochemical and fisheries sciences; configuring the zooplankton link. *Progress in Oceanography*. 1 décembre 2014. Vol. 129, pp. 176-199. DOI 10.1016/j.pocean.2014.04.025.

MORTELMANS, Jonas, AUBERT, Anaïs, REUBENS, Jan, OTERO, Viviana, DENEUDT, Klaas et MEES, Jan, 2021. Copepods (Crustacea: Copepoda) in the Belgian part of the North Sea: Trends, dynamics and anomalies. *Journal of Marine Systems*. 1 août 2021. Vol. 220, pp. 103558. DOI 10.1016/j.jmarsys.2021.103558.

RICHARDSON, Anthony J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*. 1 avril 2008. Vol. 65, n° 3, pp. 279-295. DOI 10.1093/icesjms/fsn028.

STOCKER, Thomas (éd.), 2014. *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. New York : Cambridge University Press. ISBN 978-1-107-05799-9. QC981.8.C5 C511345 2014

UTTIERI, M., AGUZZI, L., AIESE CIGLIANO, R., AMATO, A., BOJANIĆ, N., BRUNETTA, M., CAMATTI, E., CAROTENUTO, Y., DAMJANOVIĆ, T., DELPY, F., DE OLAZABAL, A., DI CAPUA, I., FALCÃO, J., FERNANDEZ DE PUELLES, M. L., FOTI, G., GARBAZEY, O., GORUPPI, A., GUBANOVA, A., HUBAREVA, E., IRIARTE, A., KHANAYCHENKO, A., LUČIĆ, D., MARQUES, S. C., MAZZOCCHI, M. G., MIKUŠ, J., MINUTOLI, R., PAGANO, M., PANSERA, M., PERCOPO, I., PRIMO, A. L., SVETLICHNY, L., ROŽIĆ, S., TIRELLI, V., URIARTE, I., VIDJAK, O., VILLATE, F., WOOTTON, M., ZAGAMI, G. et ZERVOUDAKI, S., 2020. WGEUROBUS – Working Group “Towards a EUROpean OBServatory of the non-indigenous calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus*”. *Biological Invasions*. 1 mars 2020. Vol. 22, n° 3, pp. 885-906. DOI 10.1007/s10530-019-02174-8.

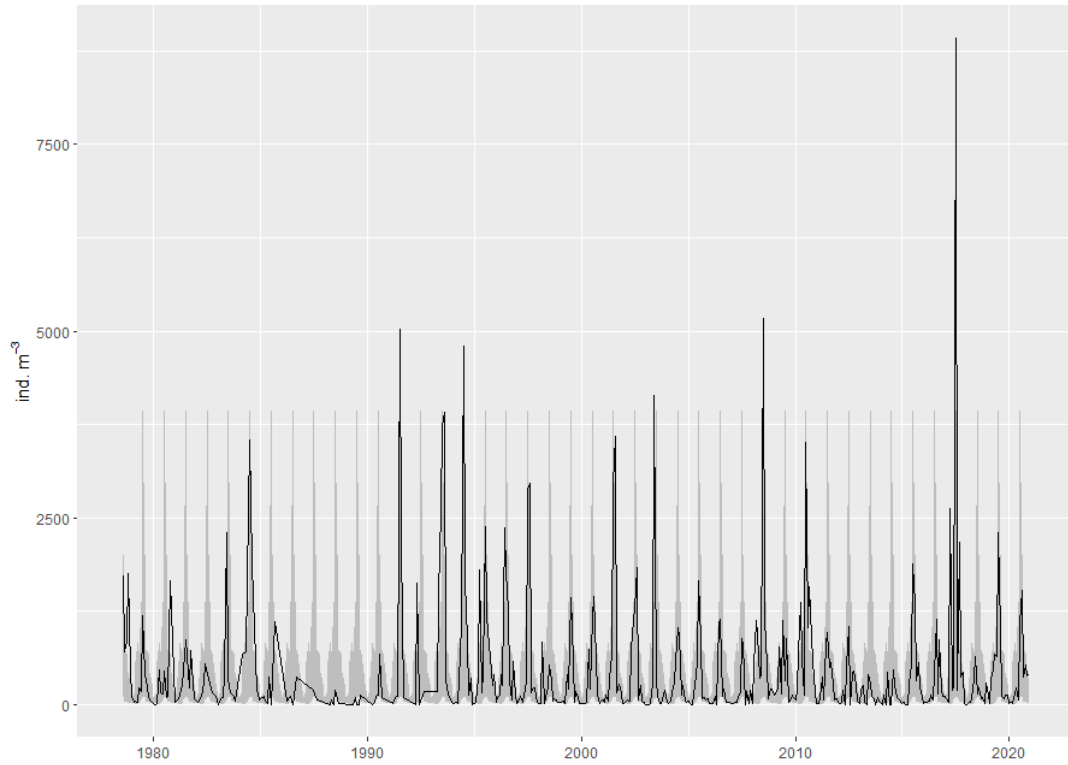
WACQUET, Guillaume, ROPERT, Michel, ANTAJAN, Elvire, DEVREKER, David, HERVIO HEATH, Dominique, LOOTS, Christophe, ROCROY, Mélanie et ROLET, Céline, 2021. Surveillance écologique et halieutique du site électronucléaire de Gravelines. Année 2020. [en ligne]. 1 avril 2021. [Consulté le 18 août 2022]. Disponible à l'adresse : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00699/81085/>

ZUUR, A.F., LATUHIHIN, M.J, IENO, E.N., BARETTA-BEKKER, J.G., SMITH, G.M. et WALKER, N.J., 2009. Additive Mixed Modelling Applied on Phytoplankton Time Series Data. In : ZUUR, Alain F., IENO, Elena N., WALKER, Neil, SAVELIEV, Anatoly A. et SMITH, Graham M. (éd.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R* [en ligne]. New York, NY : Springer. pp. 423-446. Statistics for Biology and Health. [Consulté le 18 août 2022]. ISBN 978-0-387-87458-6. Disponible à l'adresse : https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_18

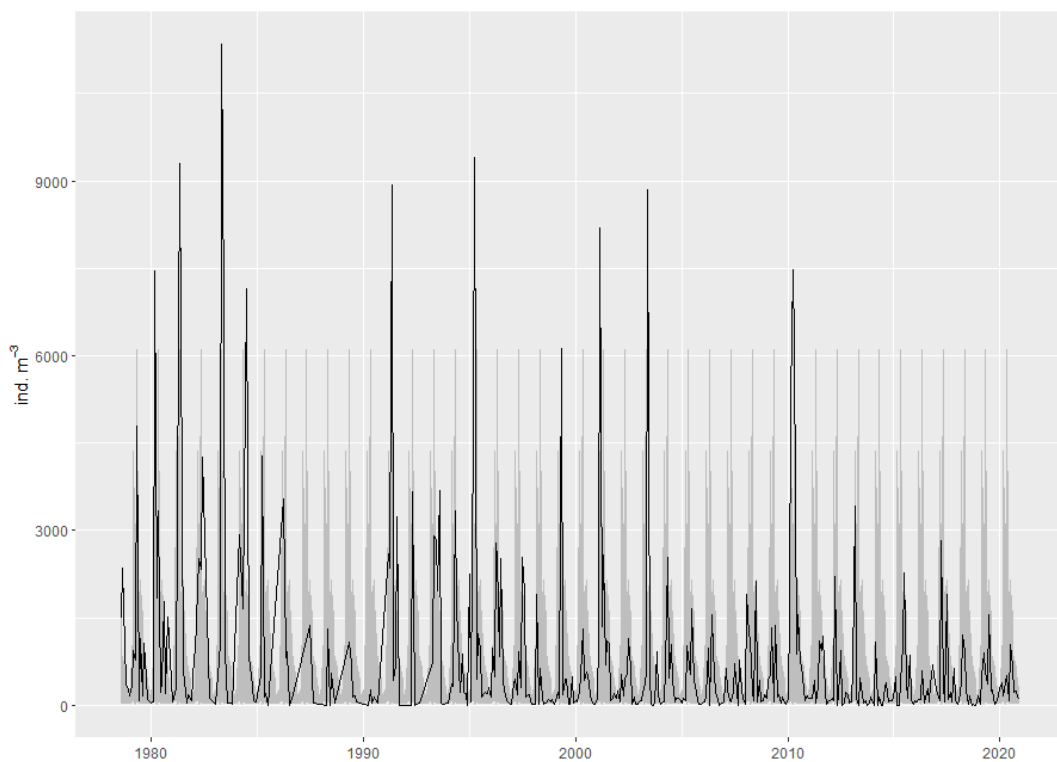
Annexes

Annexe I: Abondance (ligne noire) des 11 espèces de copépodes au point « Prise » du CNPE de Gravelines entre 1978 et 2021. Abondances moyennes annuelles en gris (Potignon 2022).

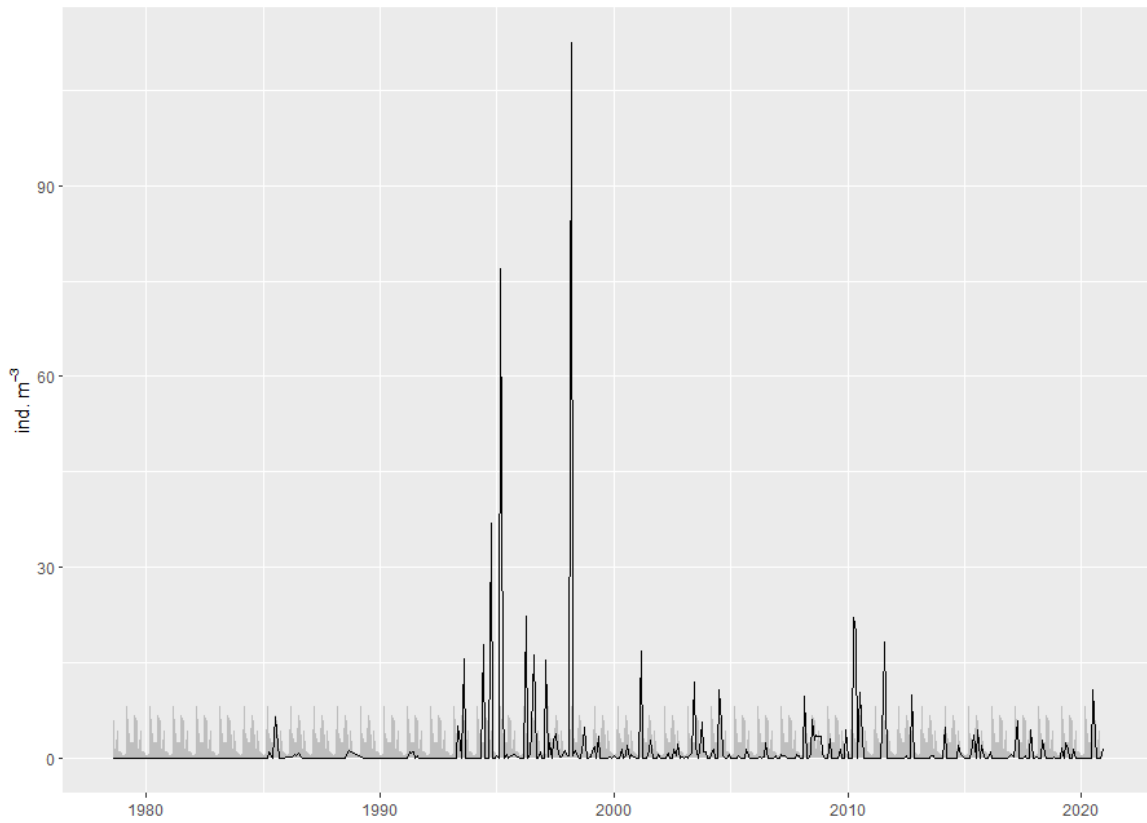
Annexe I.I : Acartia



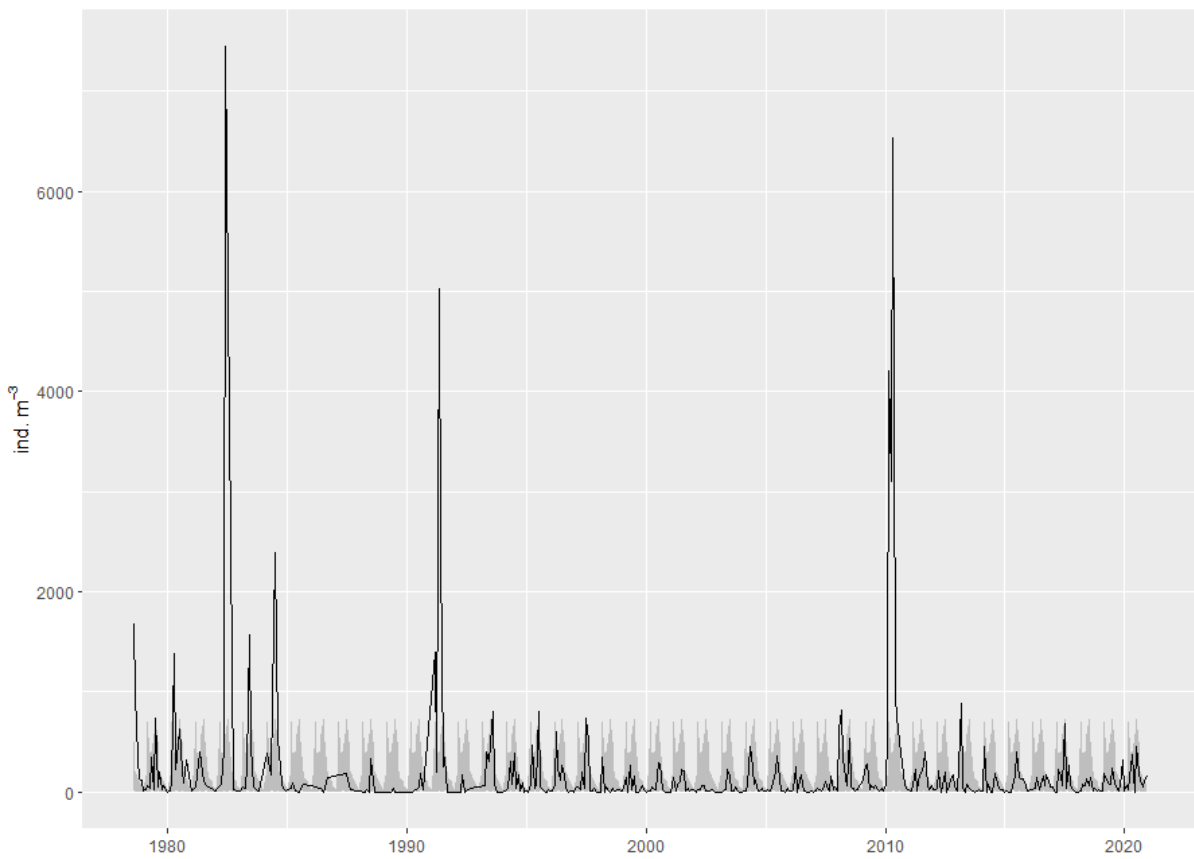
Annexe I.II : Temora



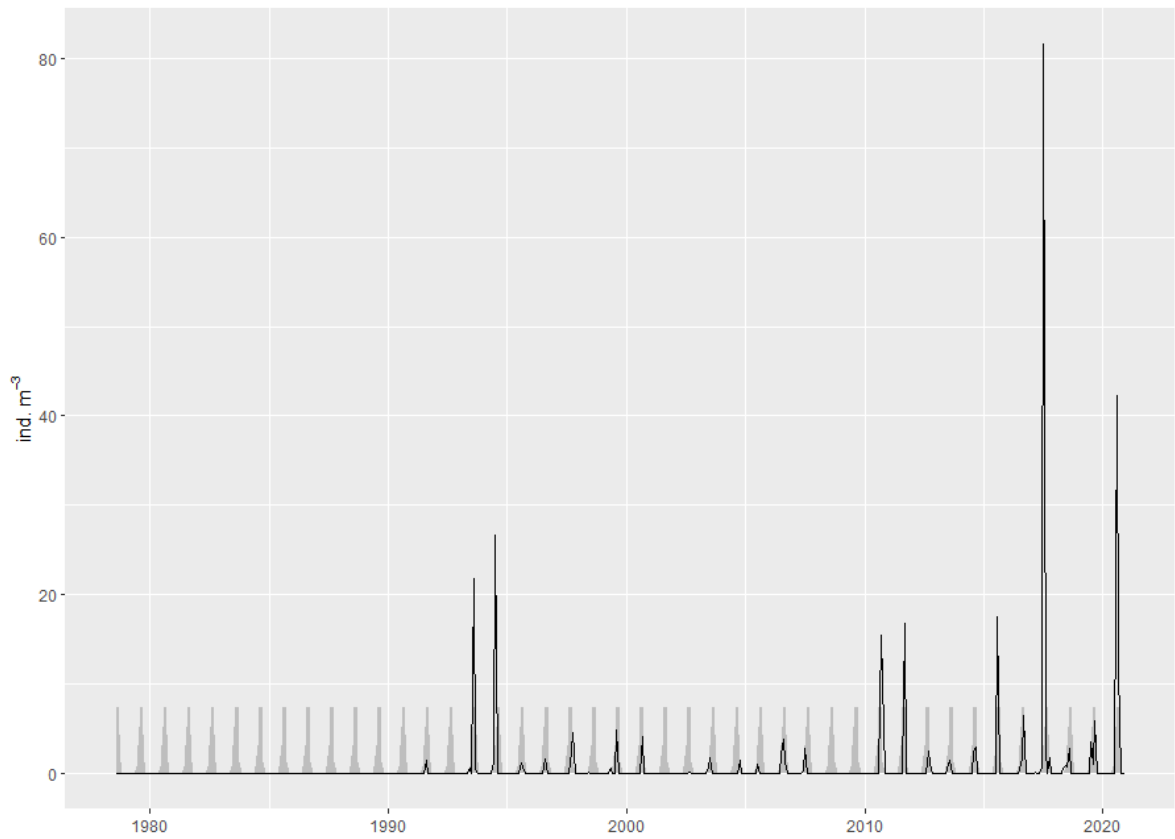
Annexe I.III : Calanus



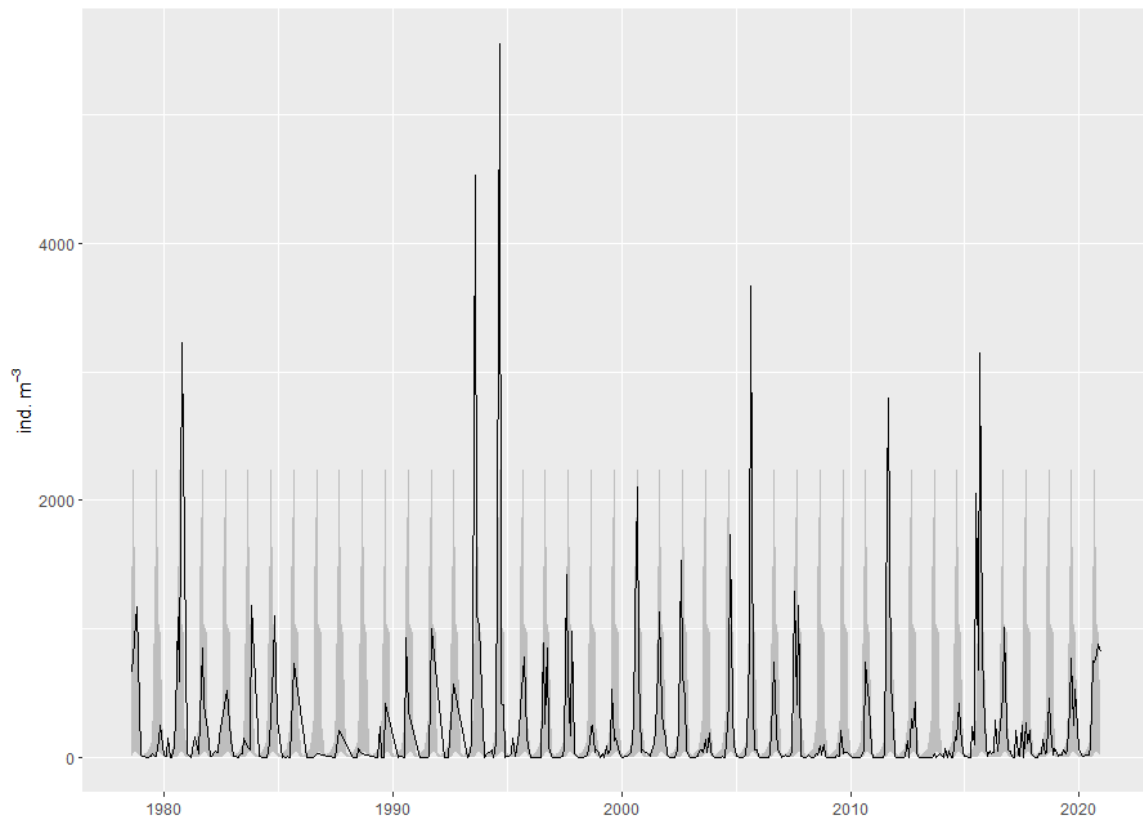
Annexe I.IV : Centropages



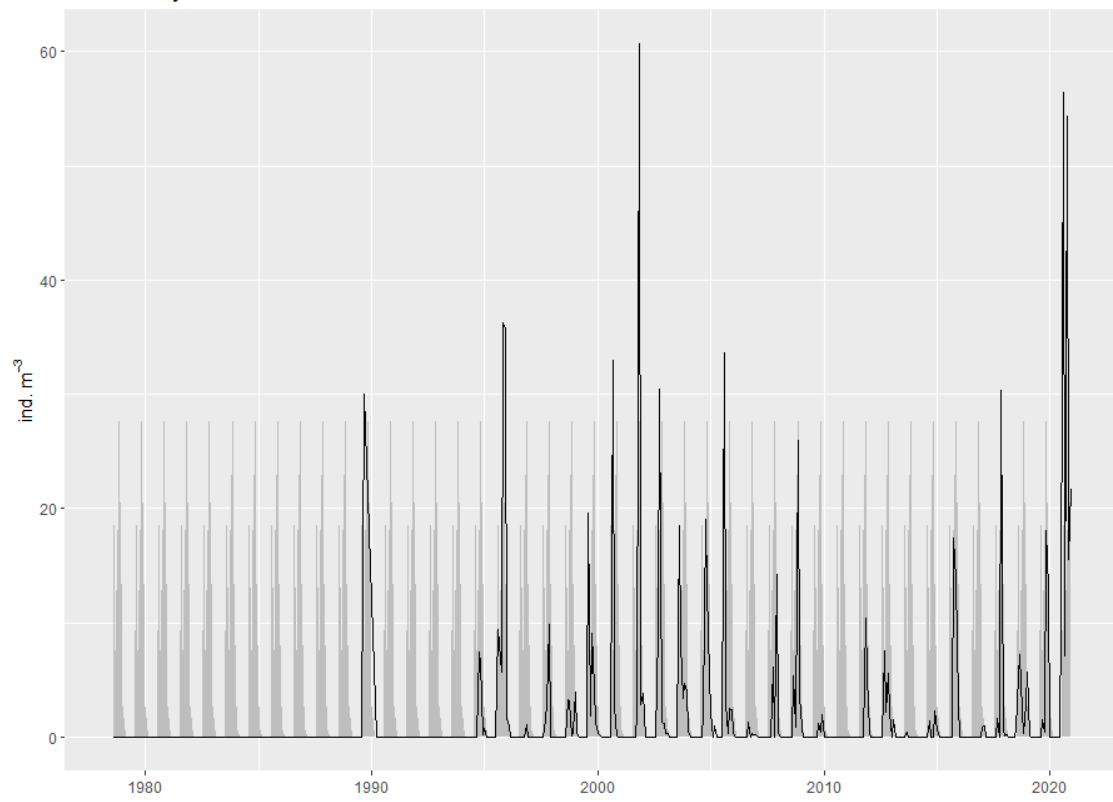
Annexe I.V : Labidocera



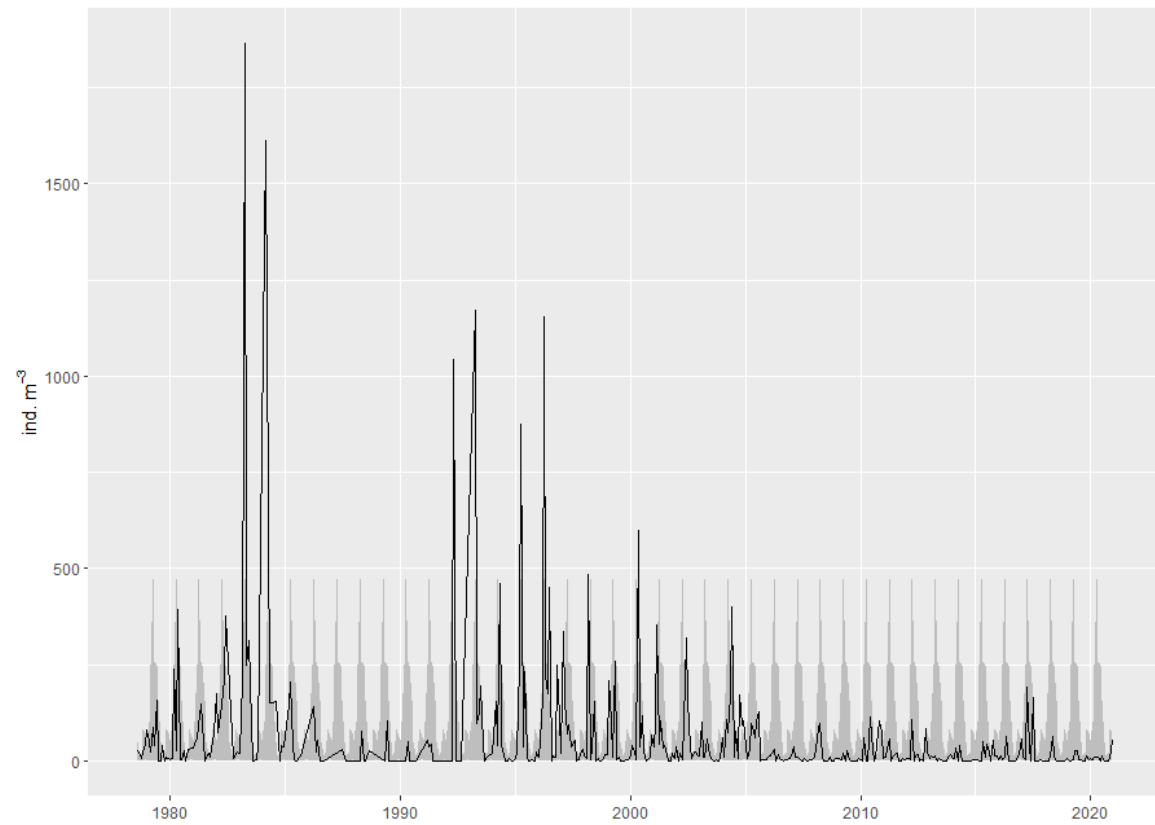
Annexe I.VI : Euterpina



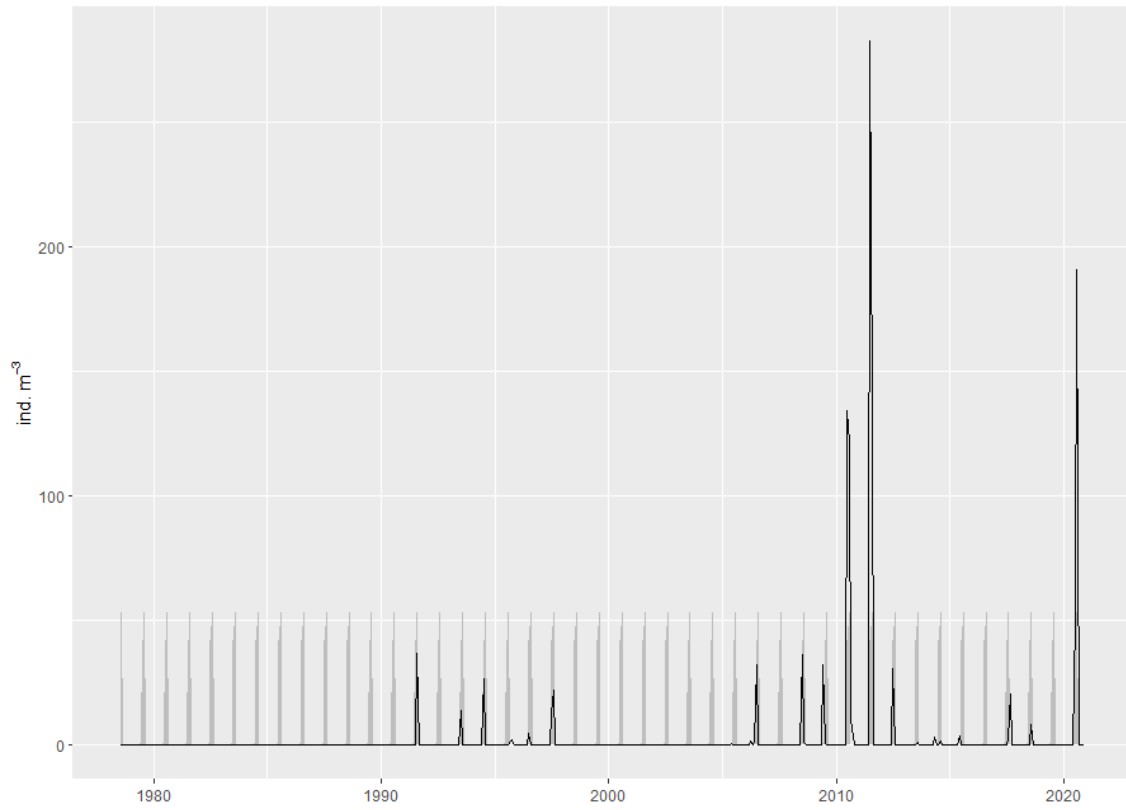
Annexe I.VII : Ditrichocorycaeus



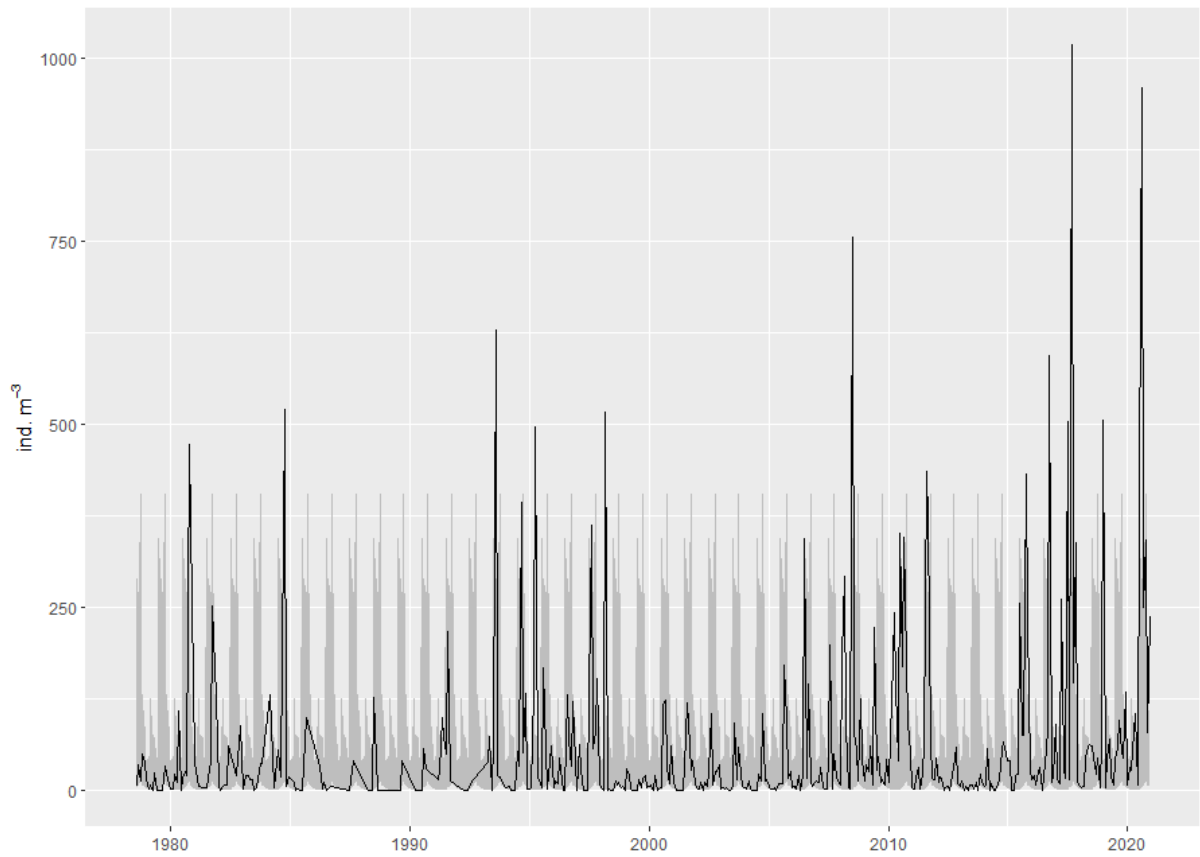
Annexe I.VIII : Pseudocalanus



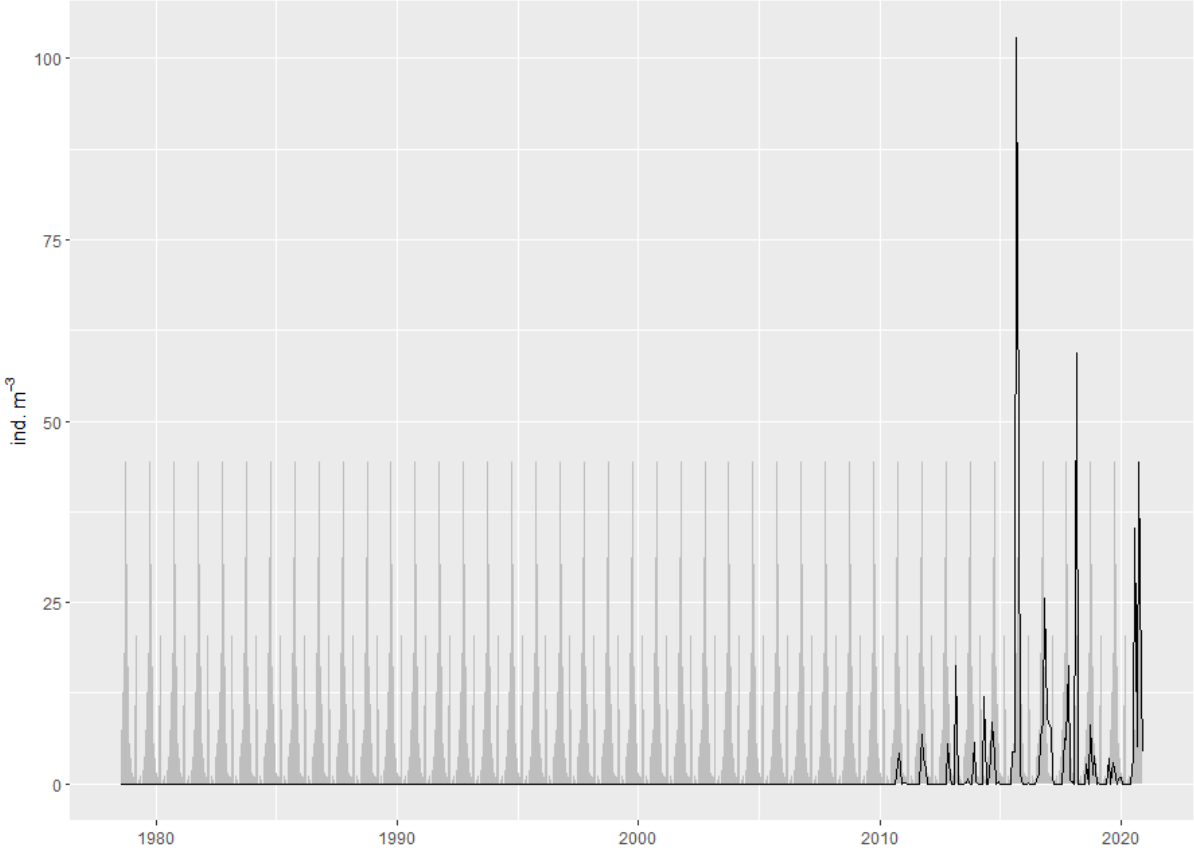
Annexe I.IX : Isias



Annexe I.X : Paracalanus

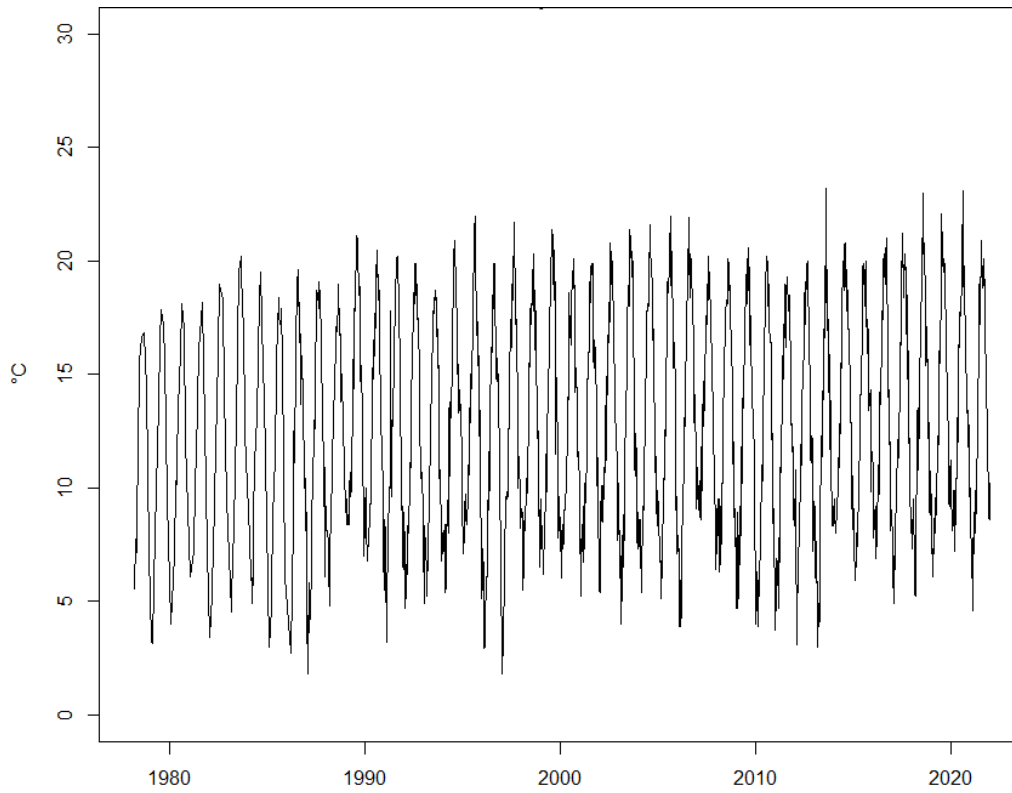


Annexe I.XI : Pseudodiaptomus

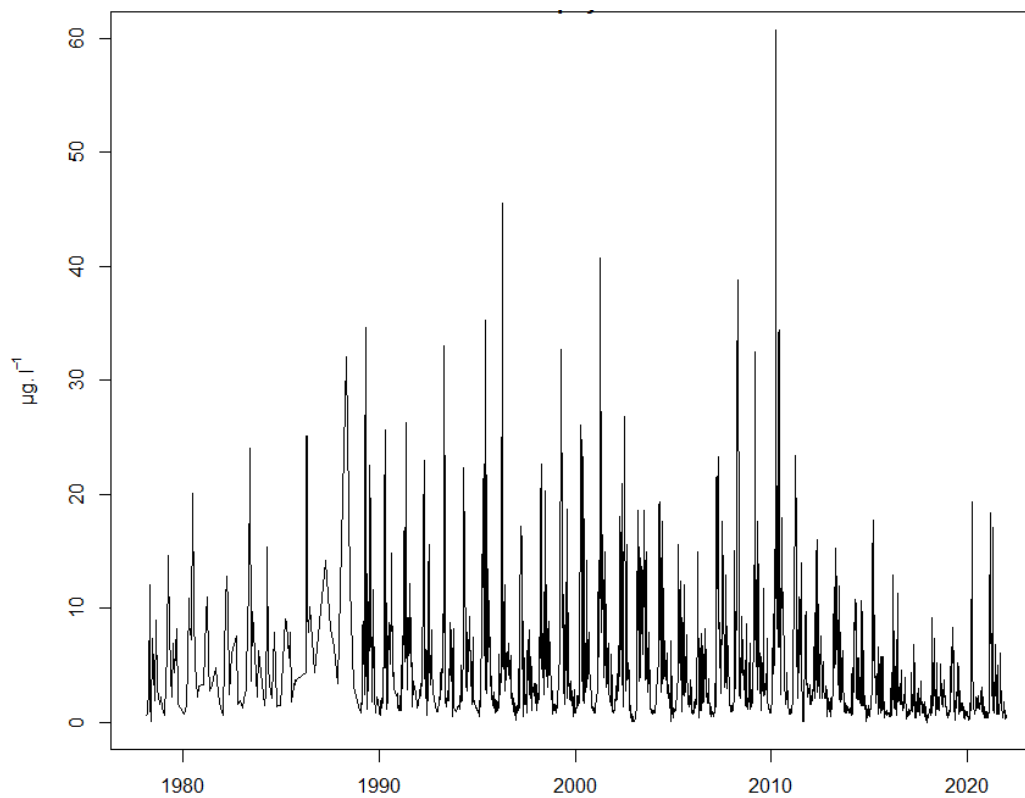


Annexe II : Evolution des variables environnementales au point « Prise » du CNPE de Gravelines entre 1978 et 2021 (Potignon 2022).

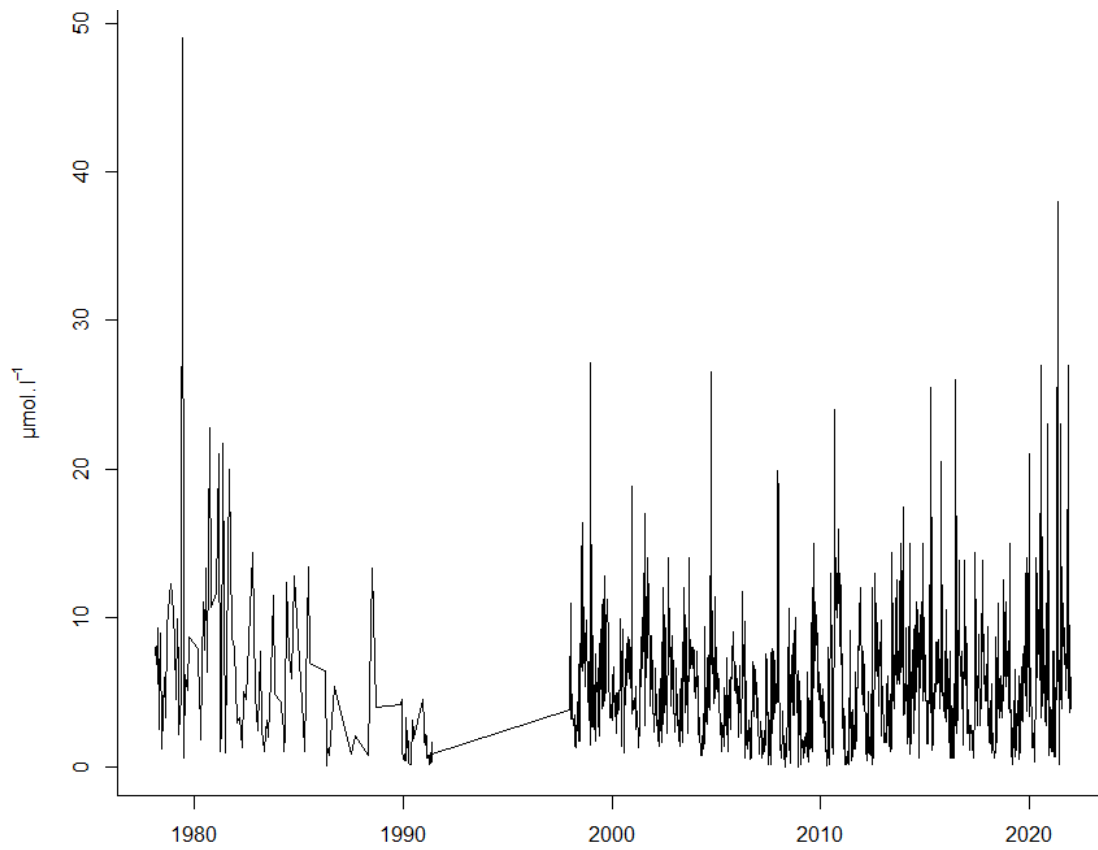
Annexe II.I : Température



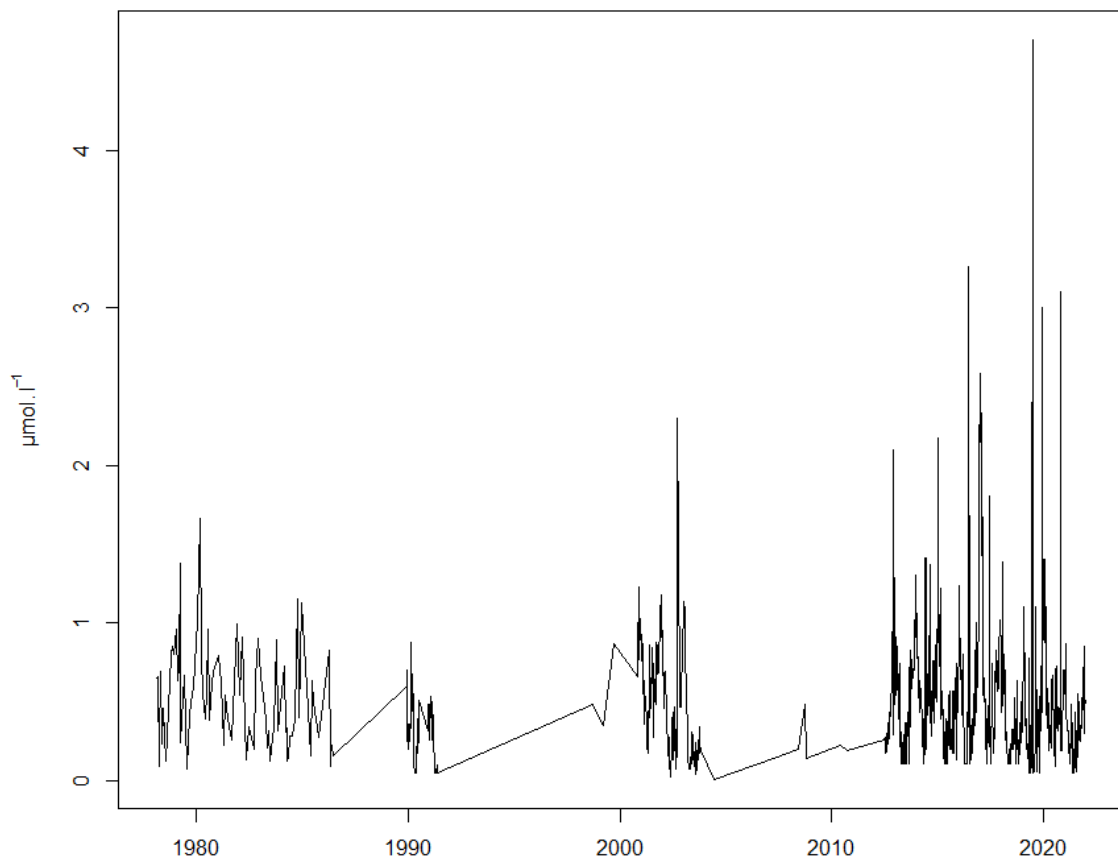
Annexe II.II : Chlorophylle a



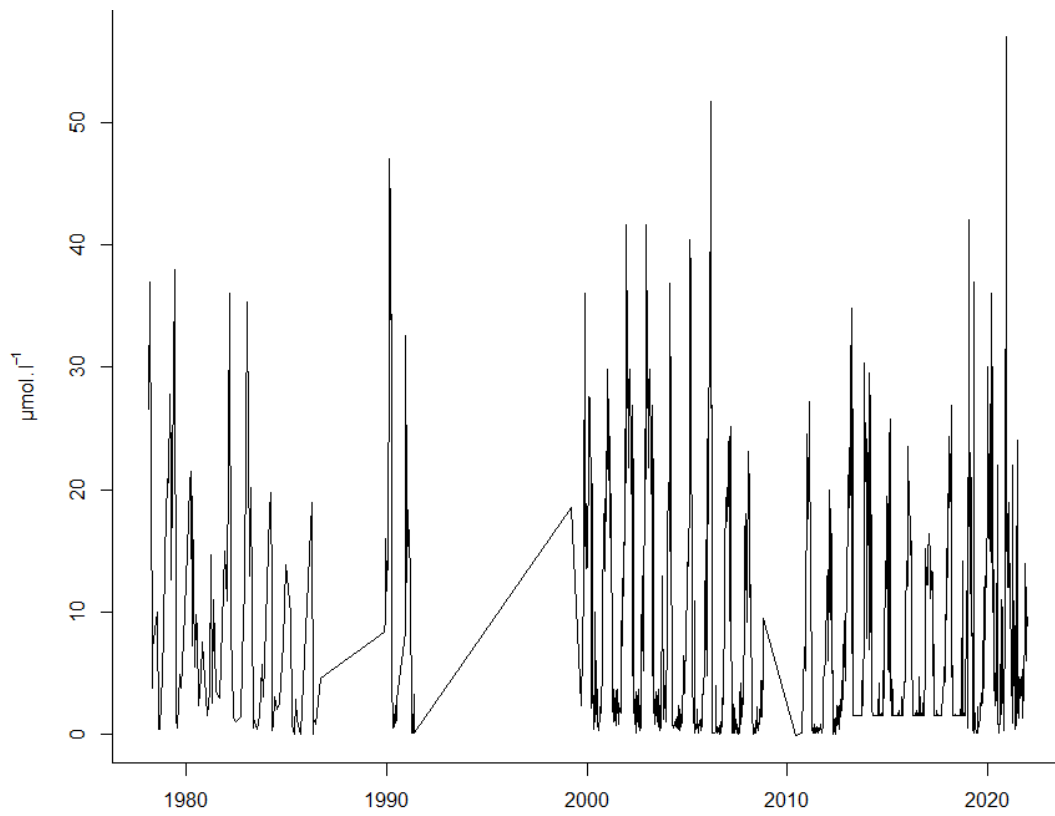
Annexe II.III : NH₄



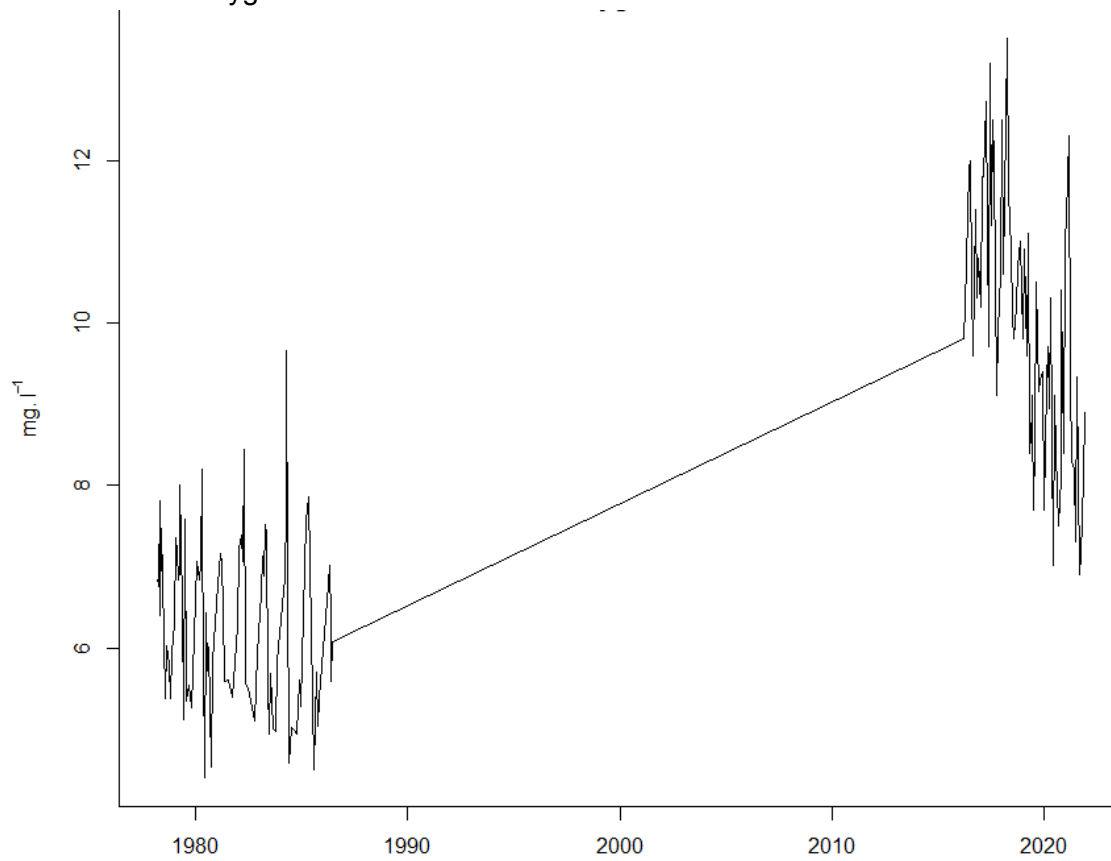
Annexe II.IV : NO₂



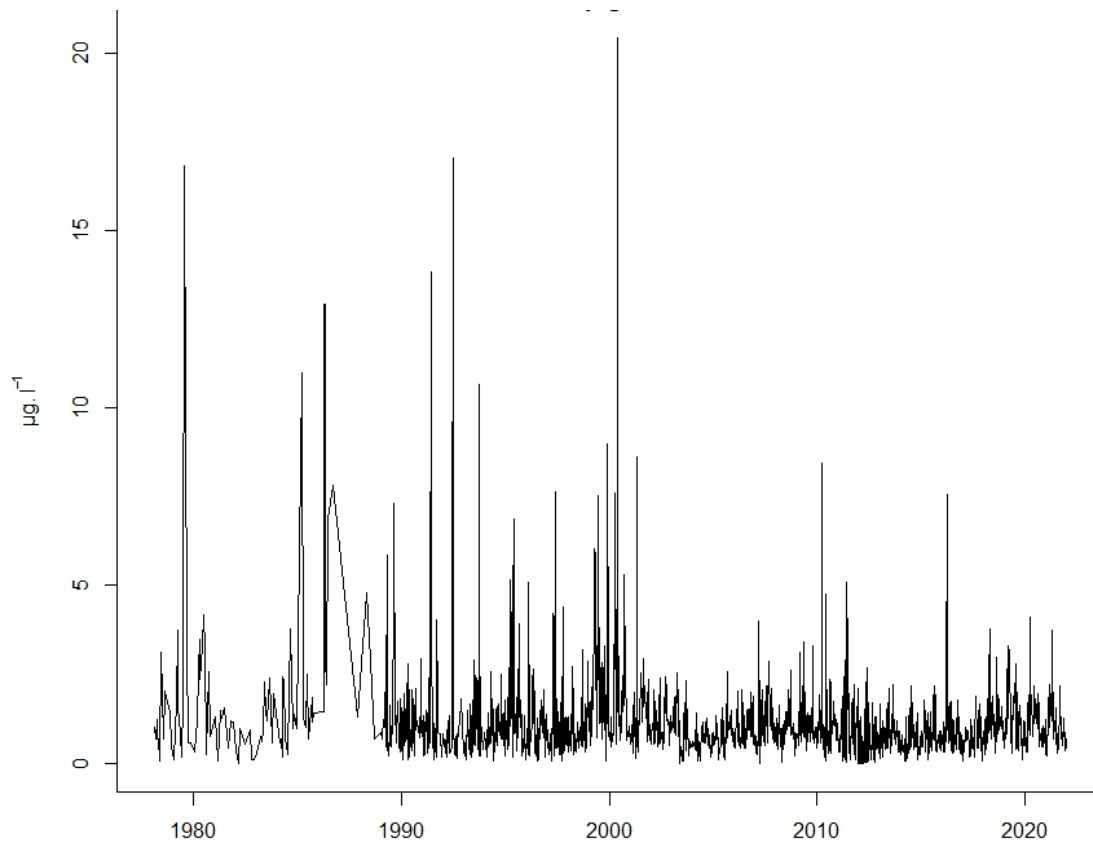
Annexe II.V : NO₃



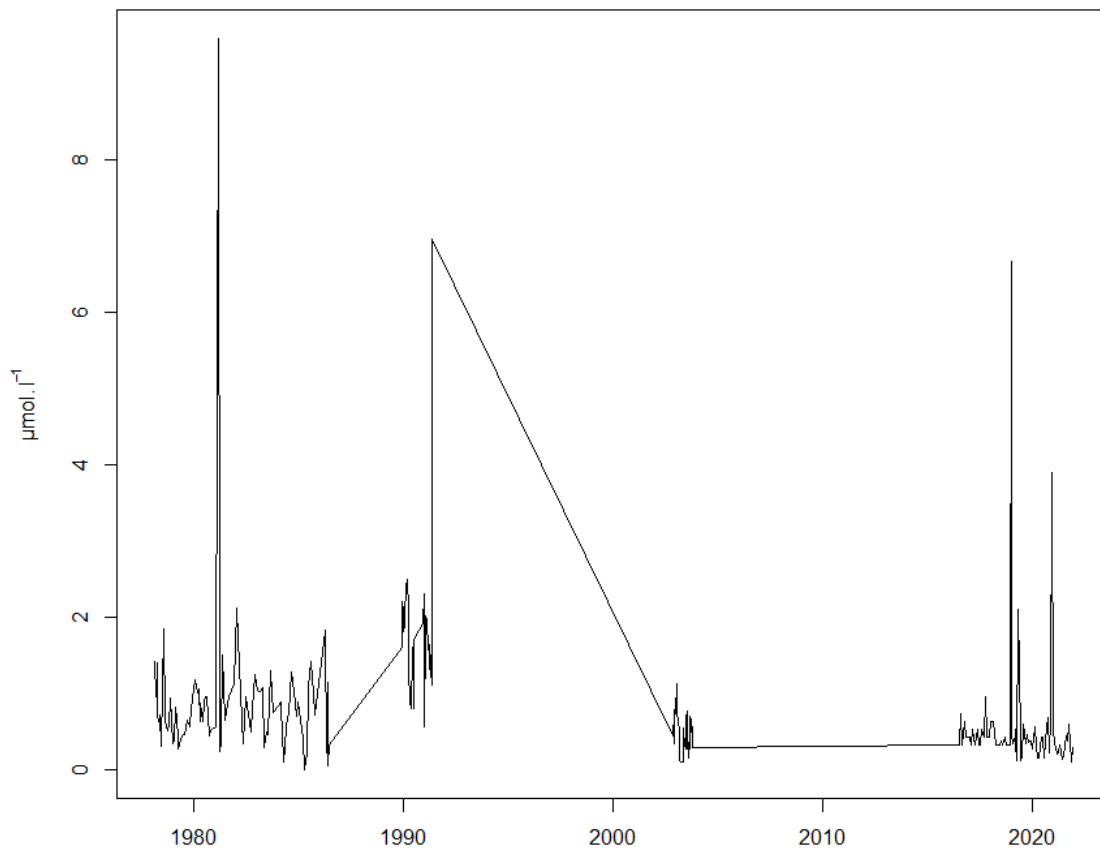
Annexe II.VI : Oxygène



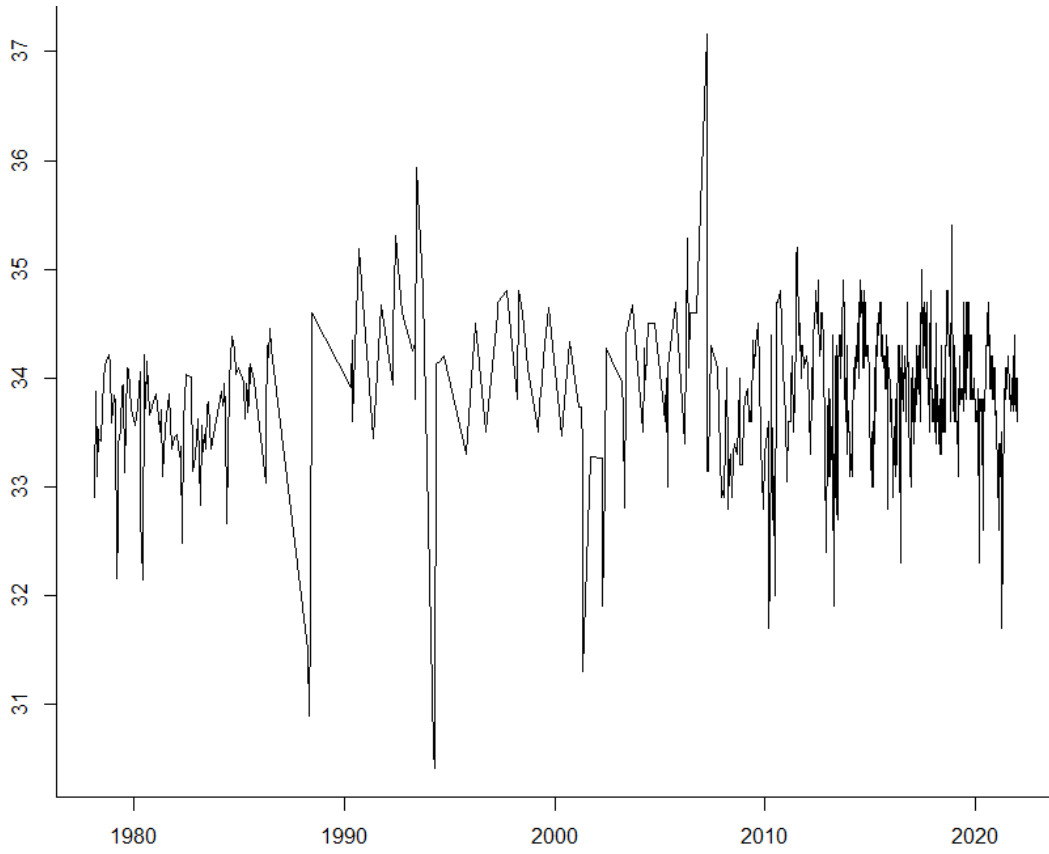
Annexe II.VII : Phéopigments



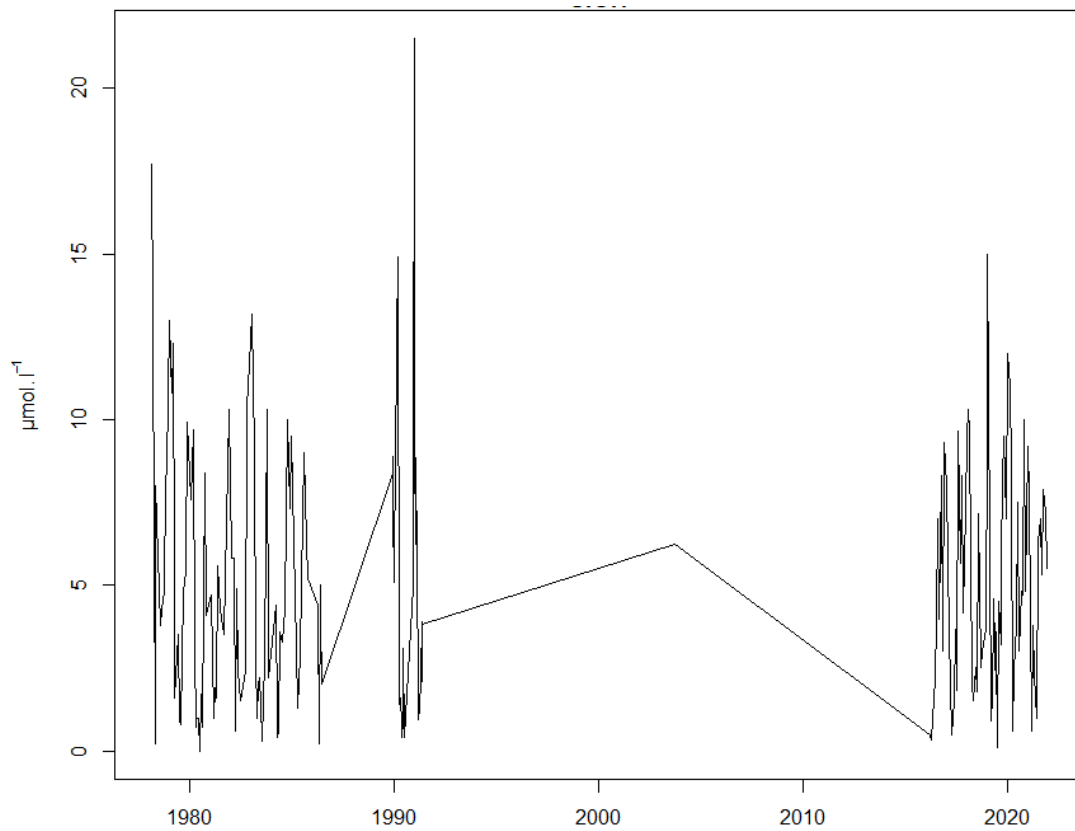
Annexe II.VII : PO4



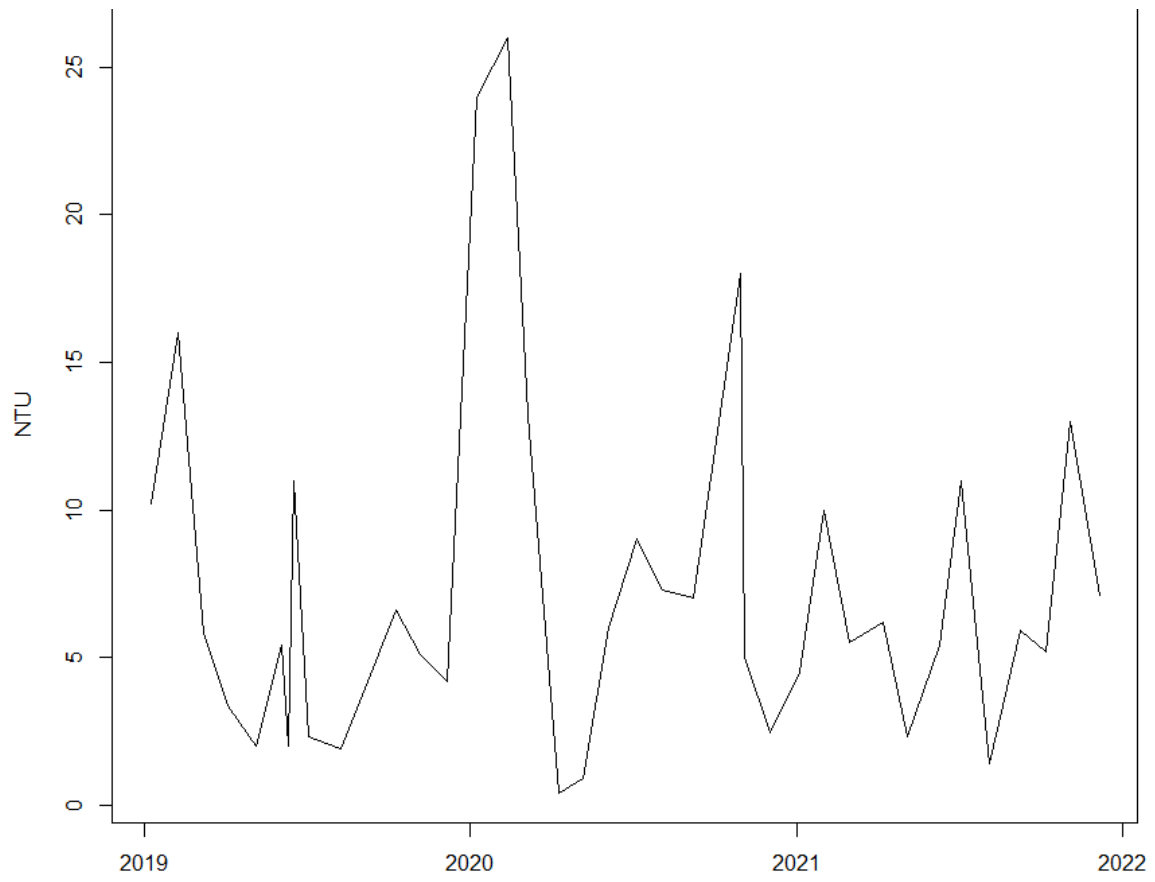
Annexe II.VIII : Salinité



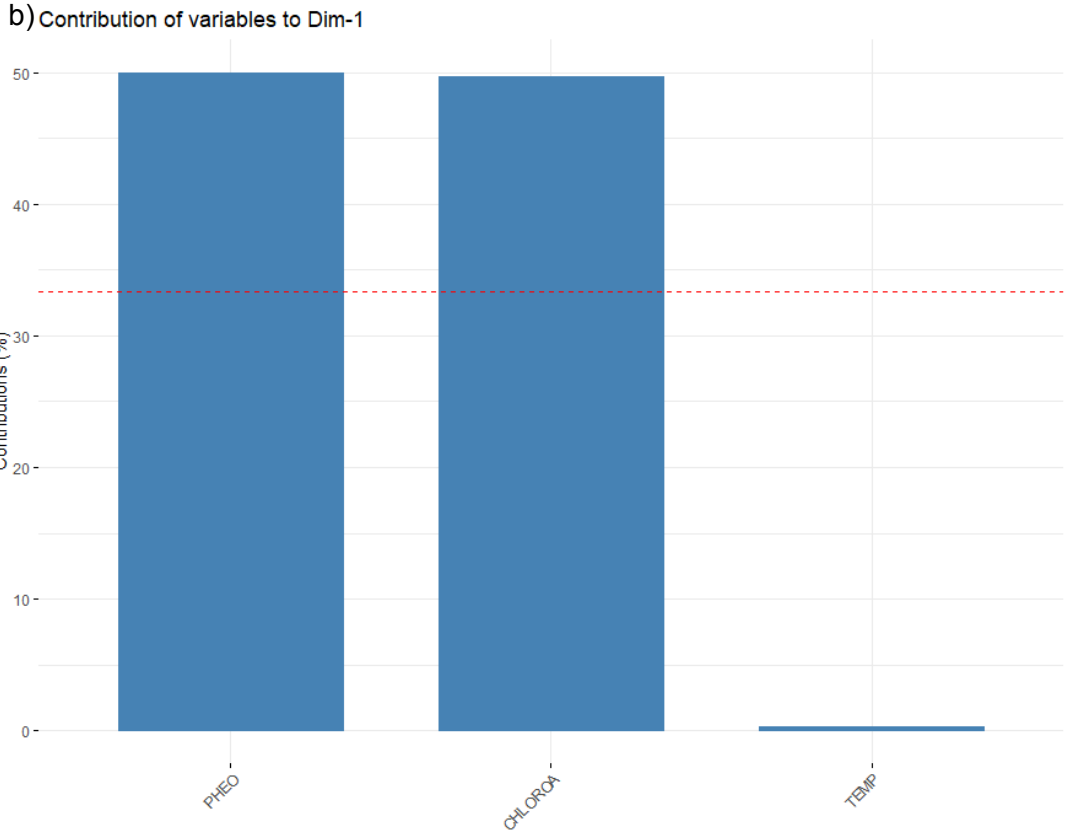
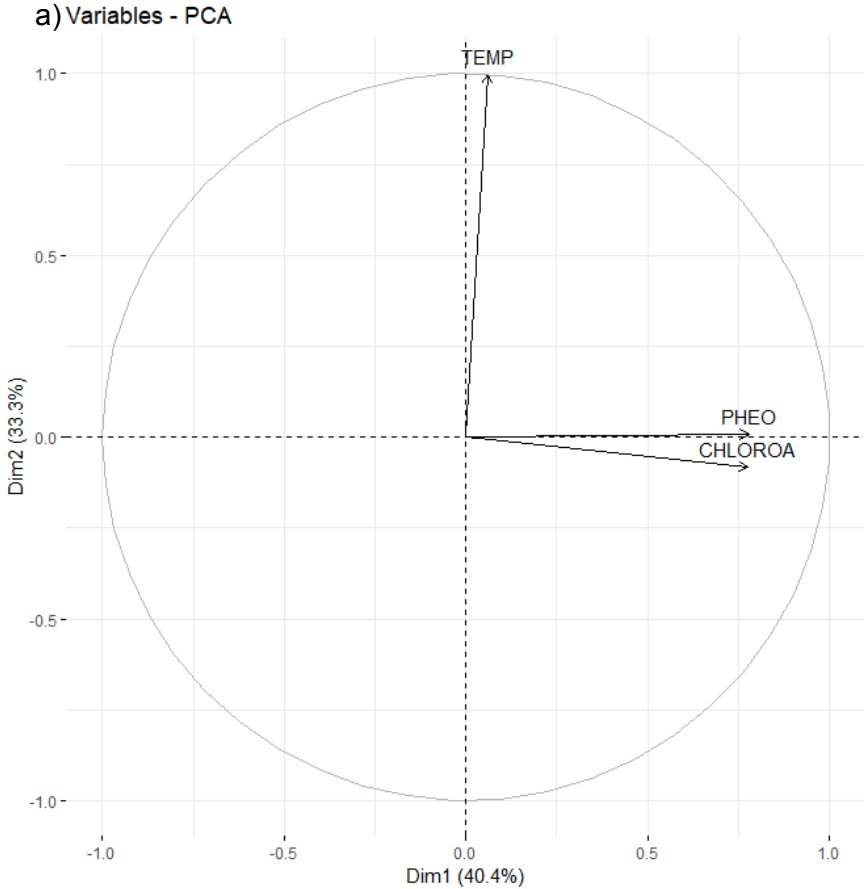
Annexe II.IX : SiOH



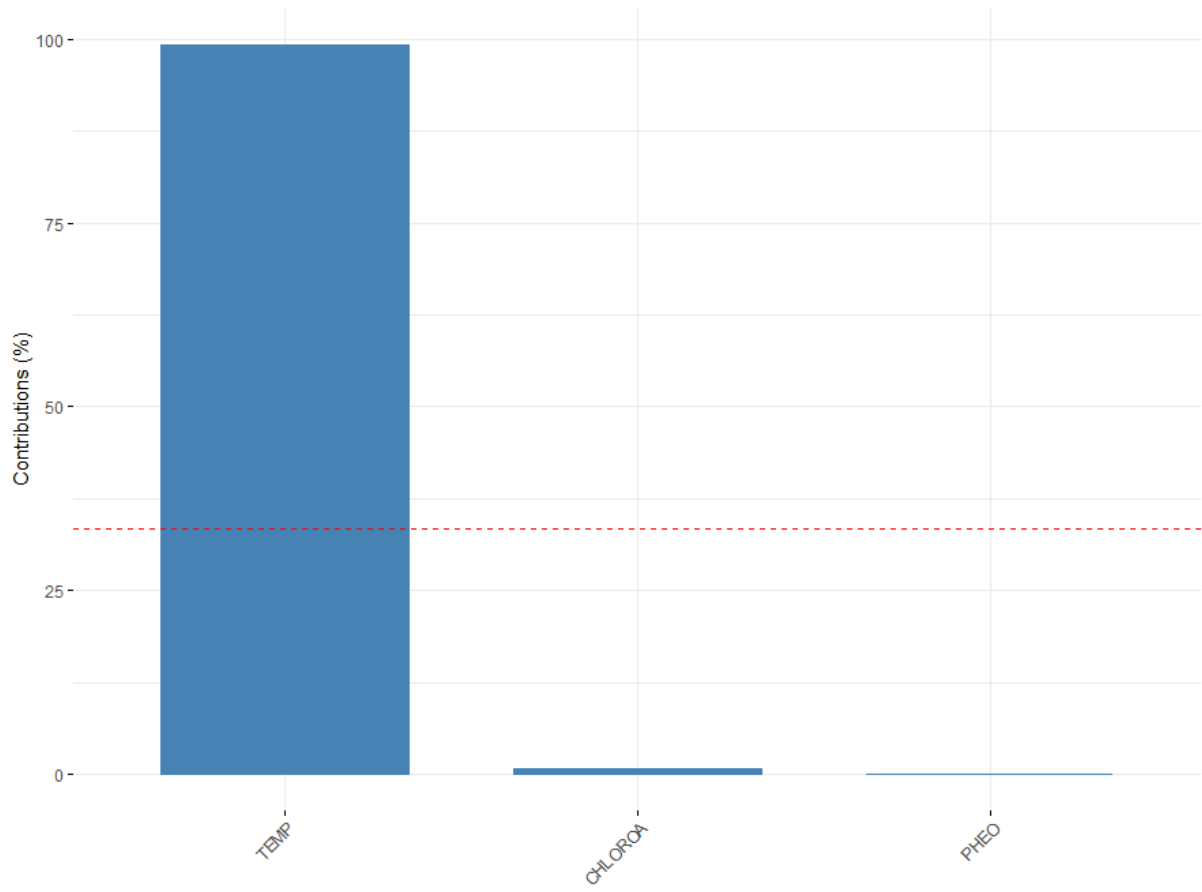
Annexe II.X : Turbidité



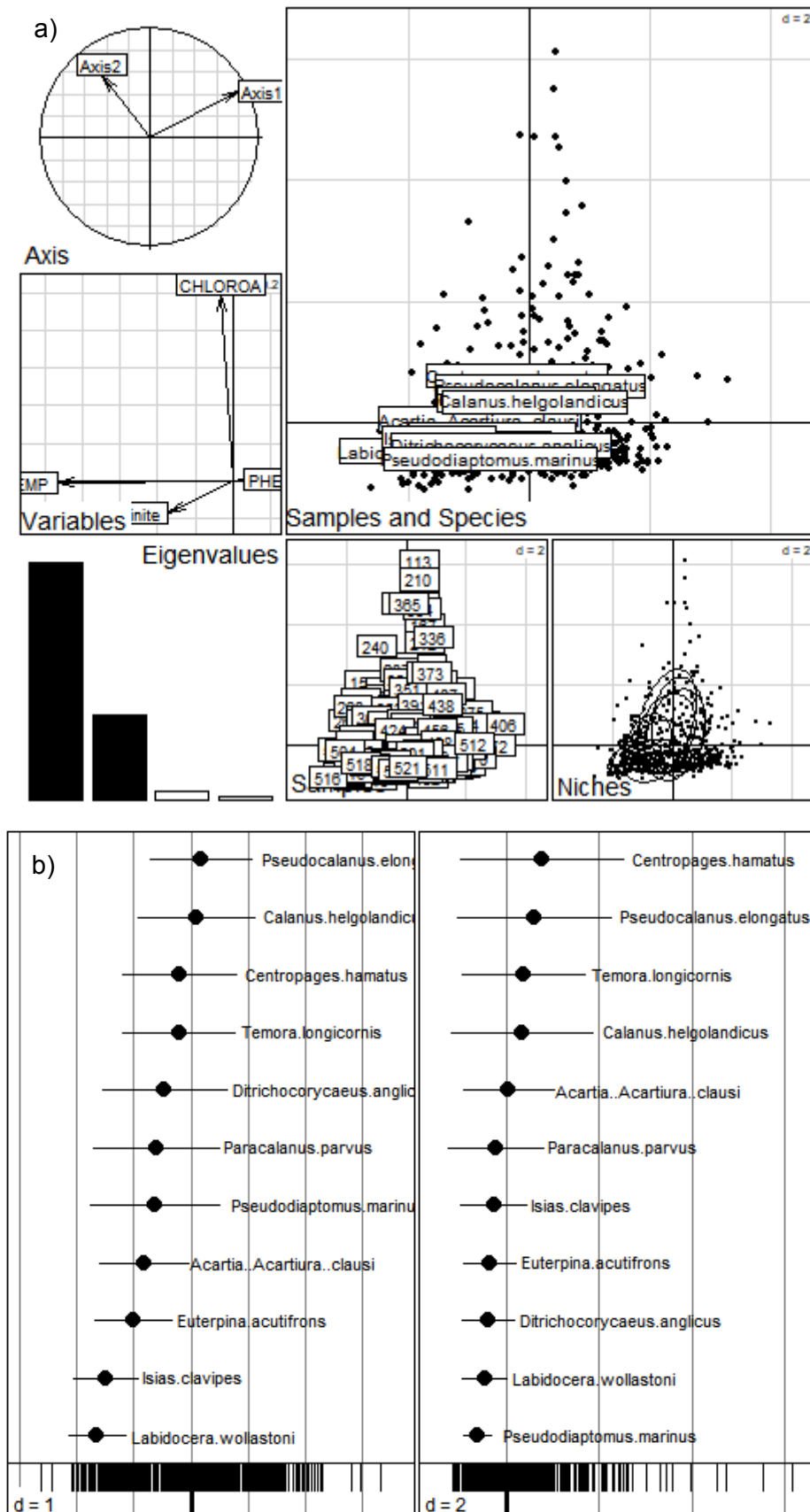
Annexe III: Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP). a: Projection des corrélations entre les variables et les composantes principales. b: Contribution des variables à la dimension 1. c: Contribution des variables à la dimension 2.



c) Contribution of variables to Dim-2



Annexe IV: Résultat de l'OMI des 11 espèces de copépodes avec les 3 variables environnementales (température, chlorophylle a et phéopigments). a : Représentation des variables environnementales, des valeurs propres et des niches de copépodes. b : Représentation des niches et de leur étendues dans les deux dimensions.



Annexe V : Tableaux récapitulatifs des analyses long terme des trois groupes de copépodes (gris foncé : groupe printemps-été / gris clair : groupe été-automne / blanc : groupe automne-hiver) : méthode utilisée et significativité (* : 0.05>p-value>0.01, ** : 0.01>p-value>0.001, *** : 0.001>p-value). a : Analyse des abondances moyennes. b : Analyses phénologiques.

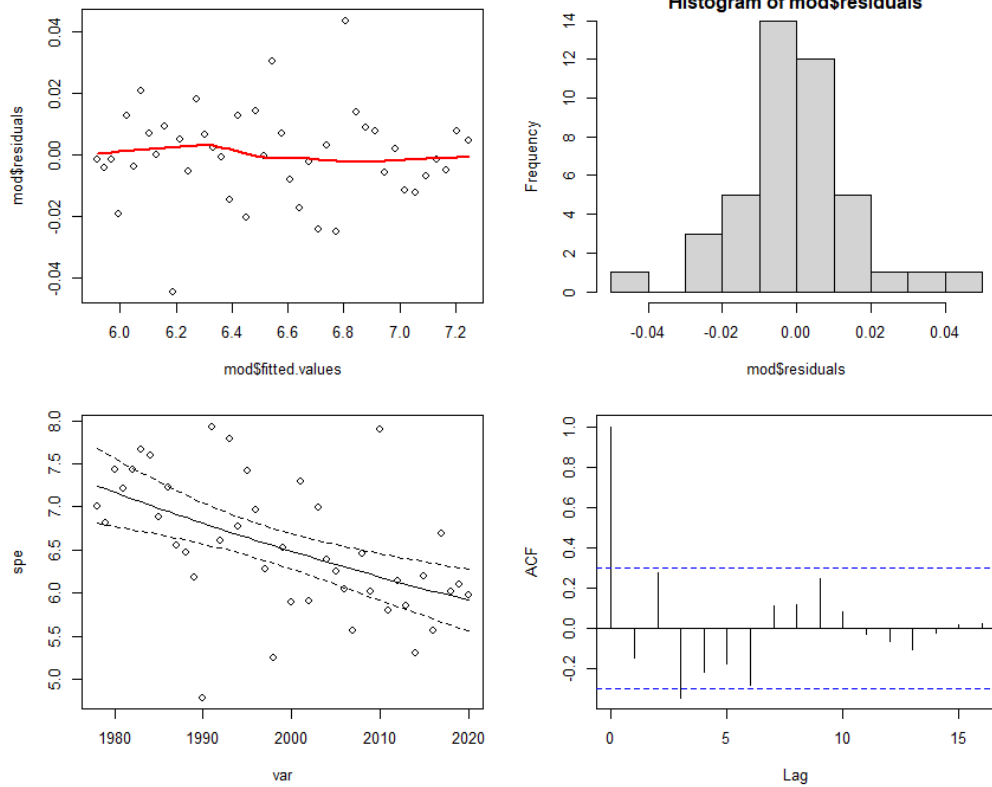
| | Années | Chloro a | Temp |
|---------------|-------------------|------------------|-------------------|
| a) Temora | *** GLM | * GLM | *** GAM |
| Pseudocalanus | *** GAM | . GLM | * GAM |
| Centropages | GLM | GLM | ** GAM |
| Euterpina | GLM | ** GLM | GLM |
| Acartia | GLM | * GAM | GLM |
| Paracalanus | * GAM | * GAM | GLM |

b)

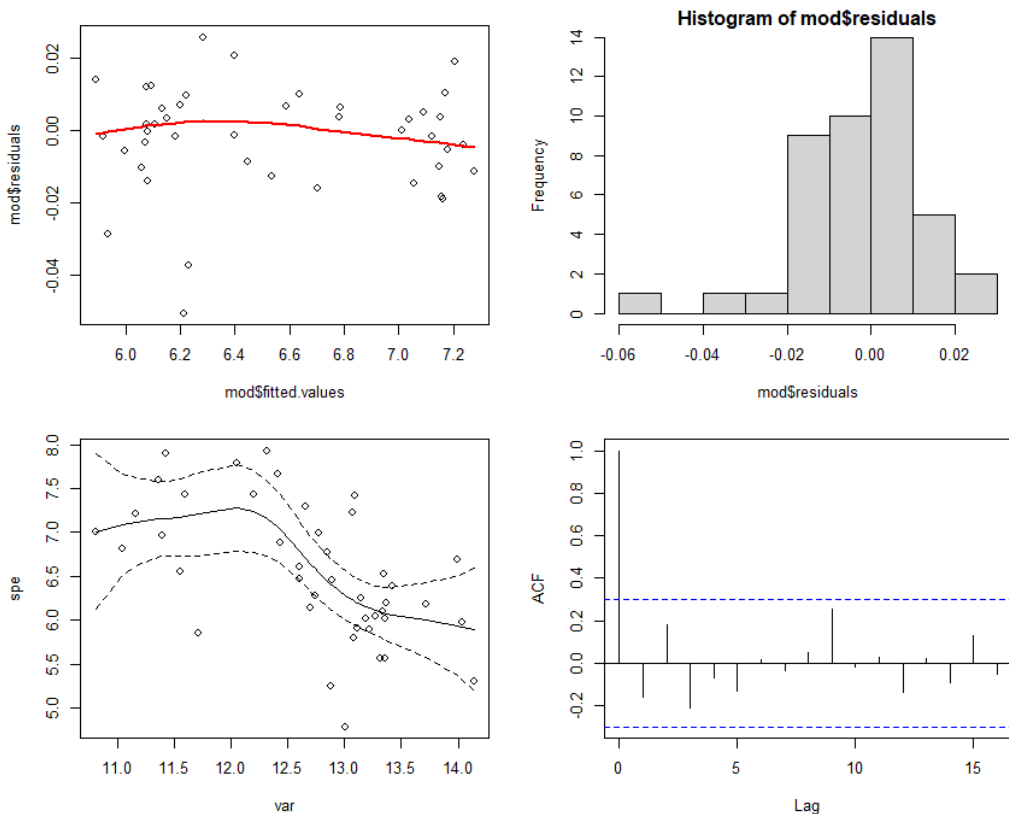
| | | Années | Chloro a | Temp |
|-------------------|-------|--------------------|-------------------|--------------------|
| | CoG | GLM | GLM | *** GLMM |
| Temora | Start | * GAM | GLMM | GLM |
| | End | *** GLMM | * GLM | * GLM |
| | CoG | * GAM | . | GAM |
| Pseudocalanus | Start | * GAM | GAM | * GAM |
| | End | * GAM | . | GAM |
| | CoG | GLMM | GLM | GLM |
| Centropages | Start | * GAM | GLM | GLM |
| | End | * GAM | * GAM | GLM |
| | CoG | GLMM | * GAM | ** GLM |
| Euterpina | Start | GAM | GAM | * GAM |
| | End | *** GAM | . | GLMM |
| | CoG | ** GLMM | GAM | GLMM |
| Acartia | Start | GAM | GLM | GLM |
| | End | GAM | GLM | GAM |
| | CoG | GLM | GLM | ** GAM |
| Paracalanus Pic 1 | Start | GAM | GLM | * GAM |
| | End | GAM | GAM | * GAM |
| | CoG | ** GAM | ** GAMM | GLMM |
| Paracalanus Pic 2 | Start | ** GAM | GAM | GAM |
| | End | ** GAM | . | GAM |

Annexe VI: Résultats des analyses long terme des abondances annuelles moyennes du groupe de copépodes printemps-été (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a.

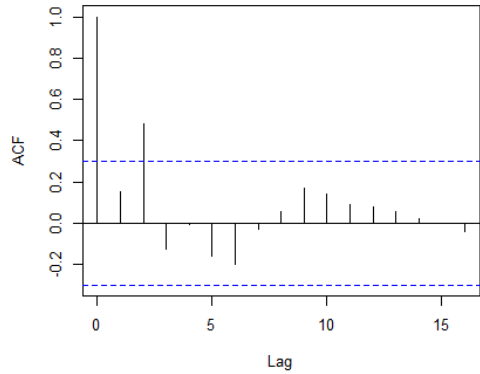
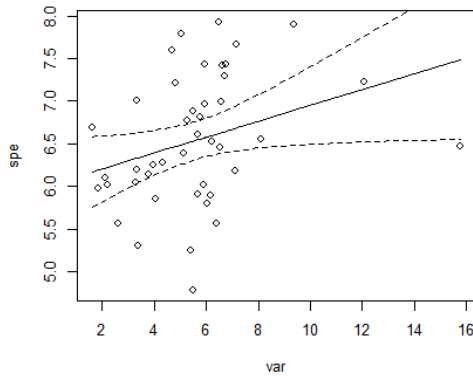
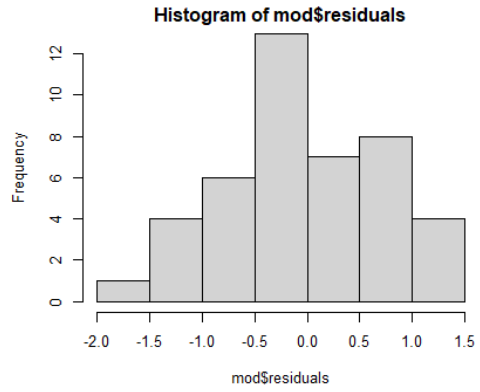
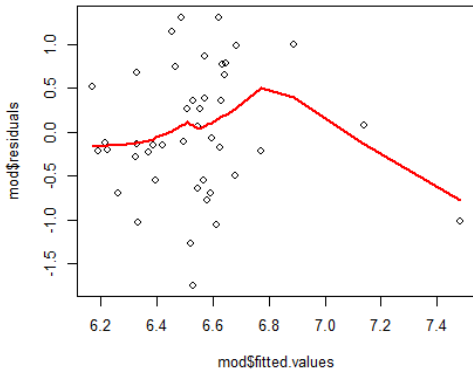
Annexe VI.I : Temora – Year :



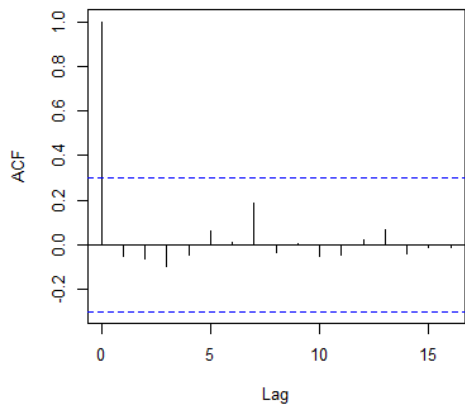
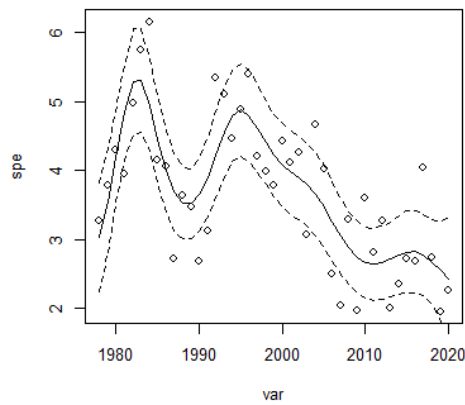
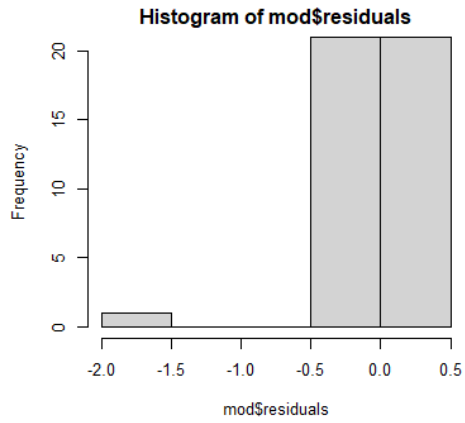
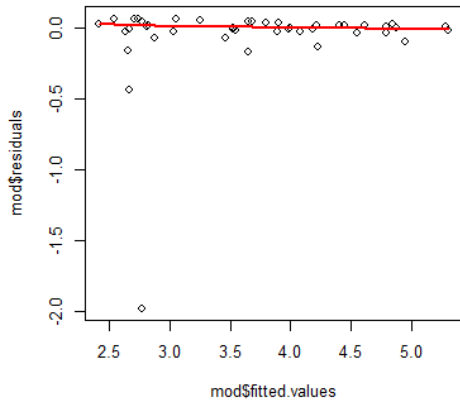
Annexe VI.II : Temora - Temp



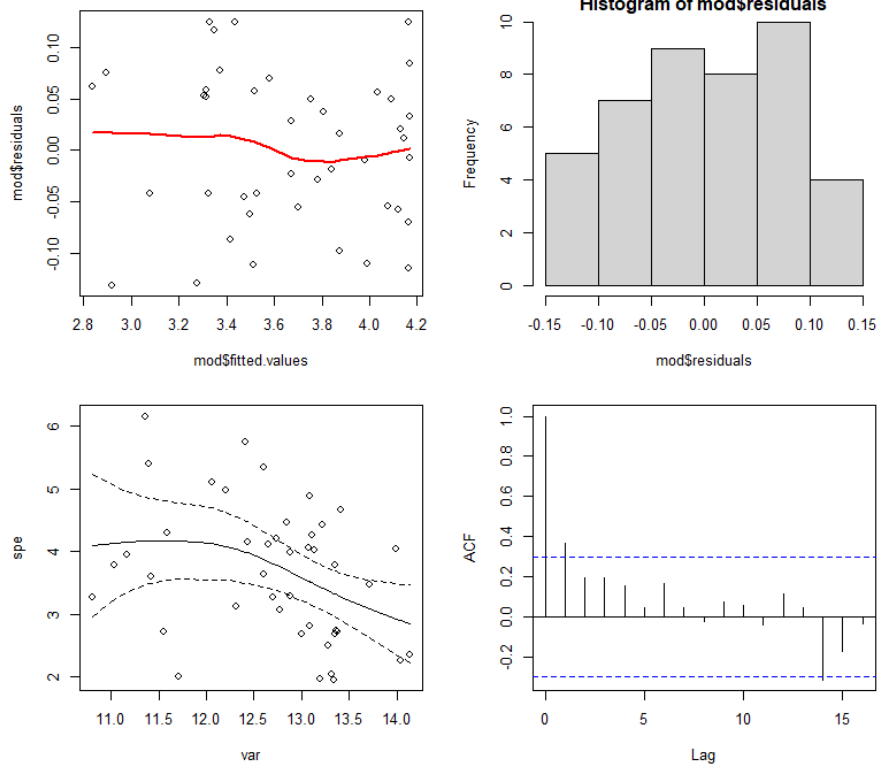
Annexe VI.III : Temora - Chlora



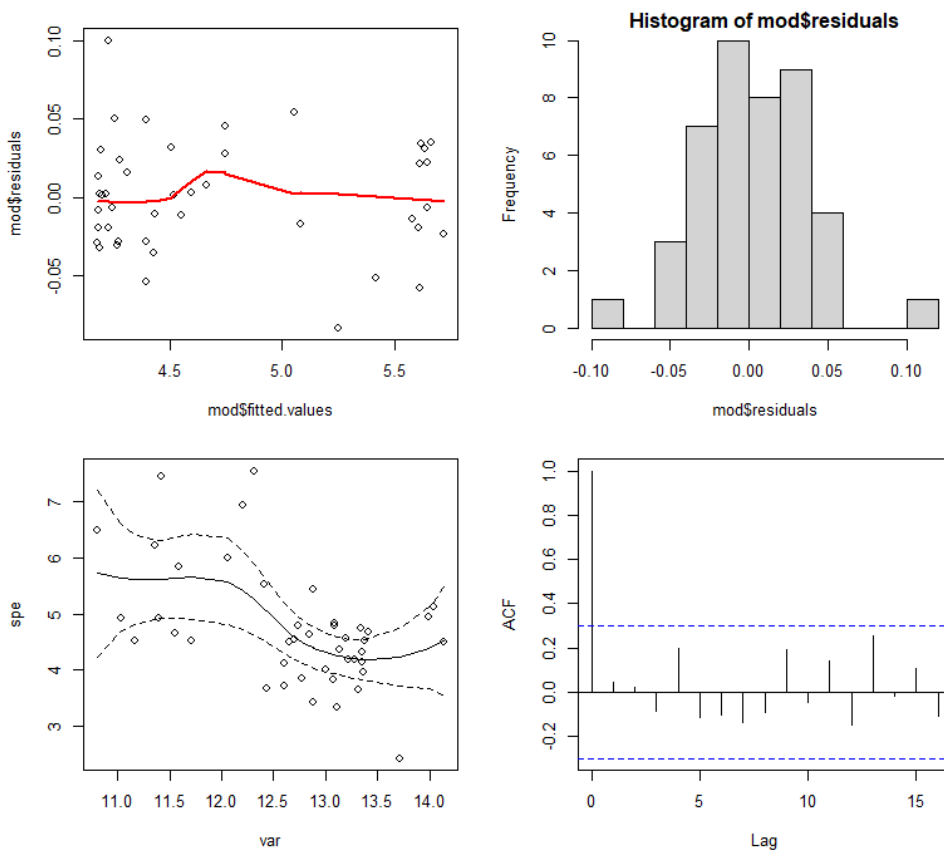
Annexe VI.IV : Pseudocalanous - Year



Annexe VI.V : Pseudocalanus – Temp

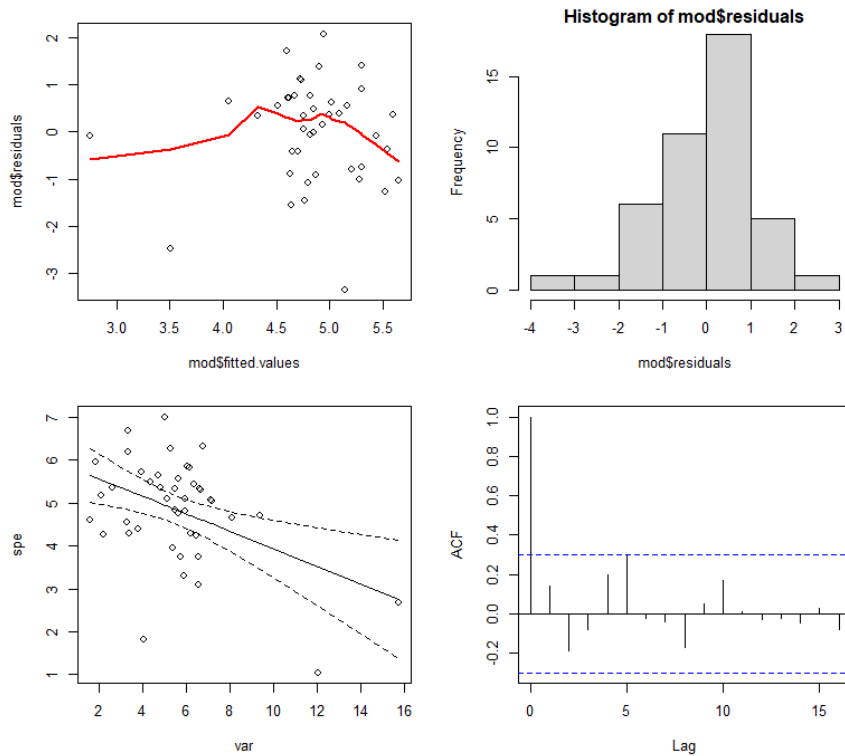


Annexe VI.VI : Centropages – Temp

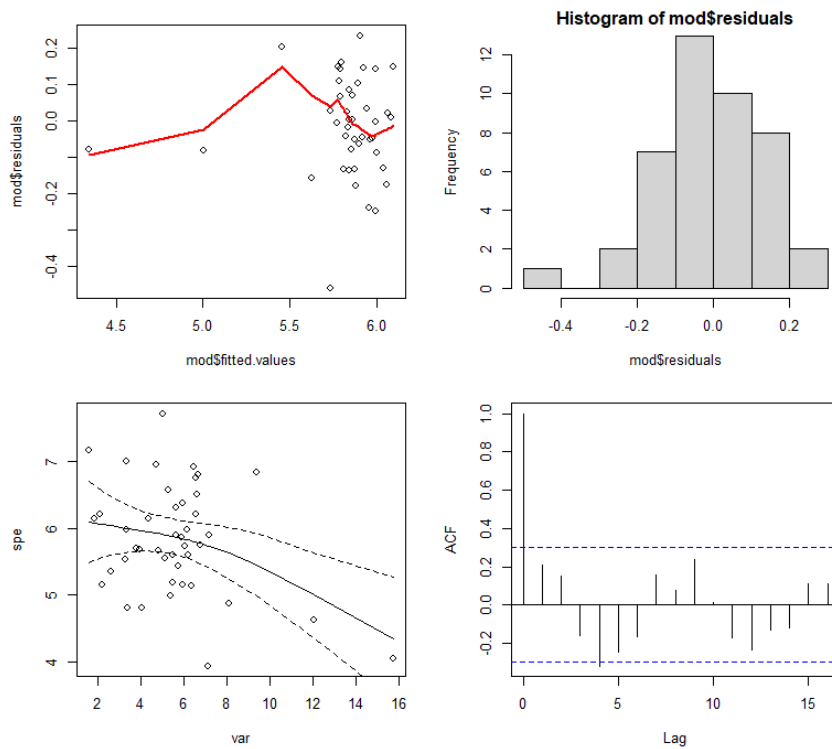


Annexe VII: Résultats des analyses long terme des abondances annuelles moyennes du groupe de copépodes été-automne (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a.

Annexe VII.I : Euterpina – Chlora

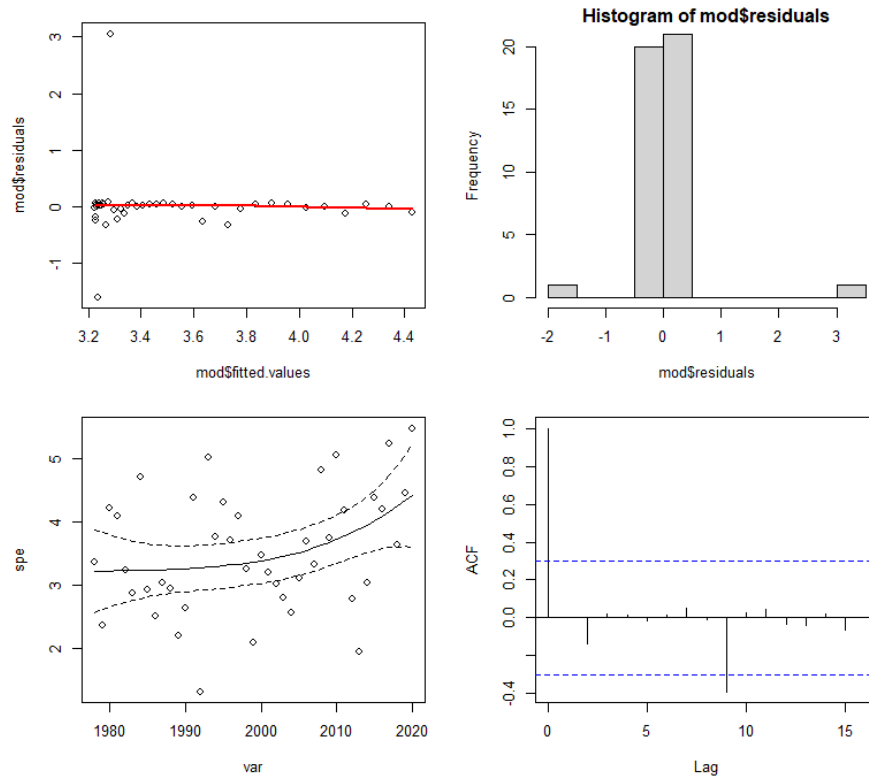


Annexe VII.II : Acartia – Chlora

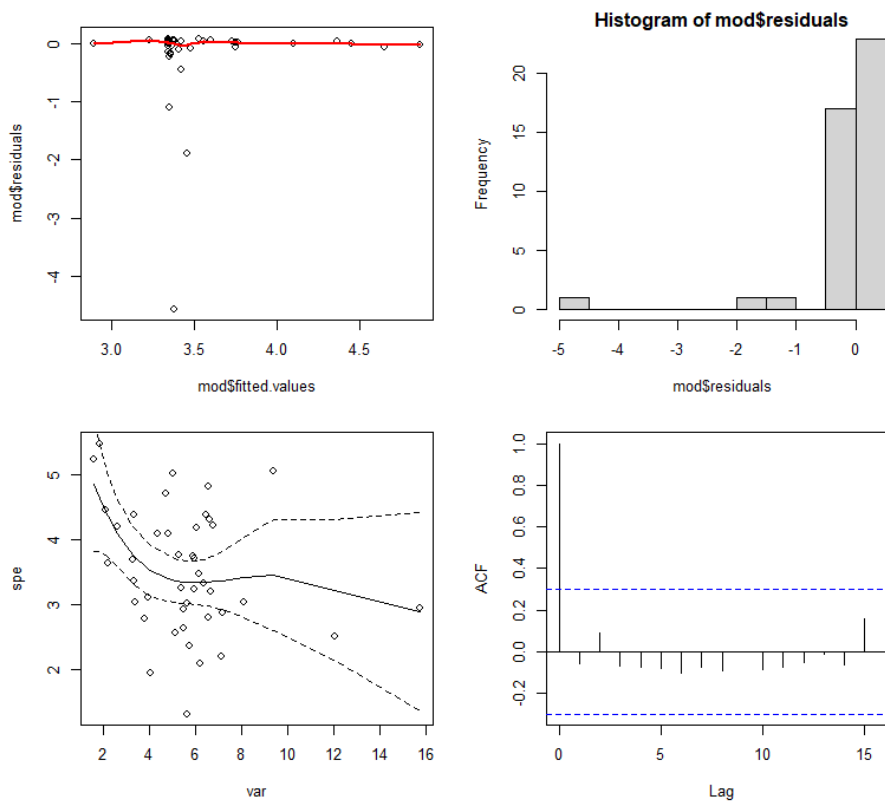


Annexe VIII : Résultats des analyses long terme des abondances annuelles moyennes du groupe de copépodes automne-hiver (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a.

Annexe VIII.I : Paracalanus – Year

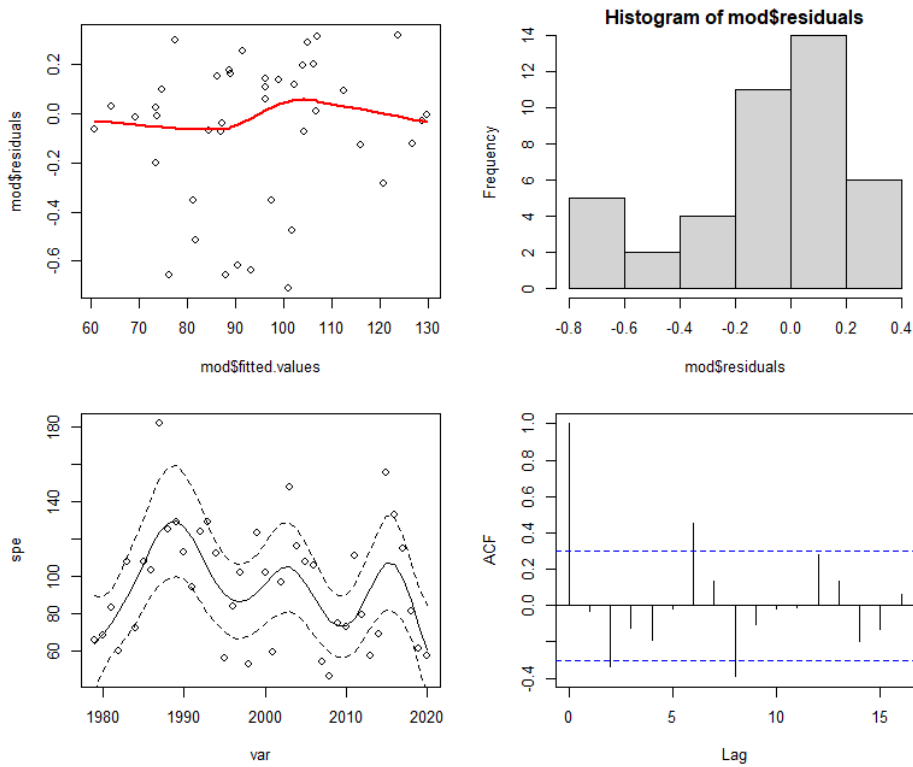


Annexe VIII.II : Paracalanus - Chlora

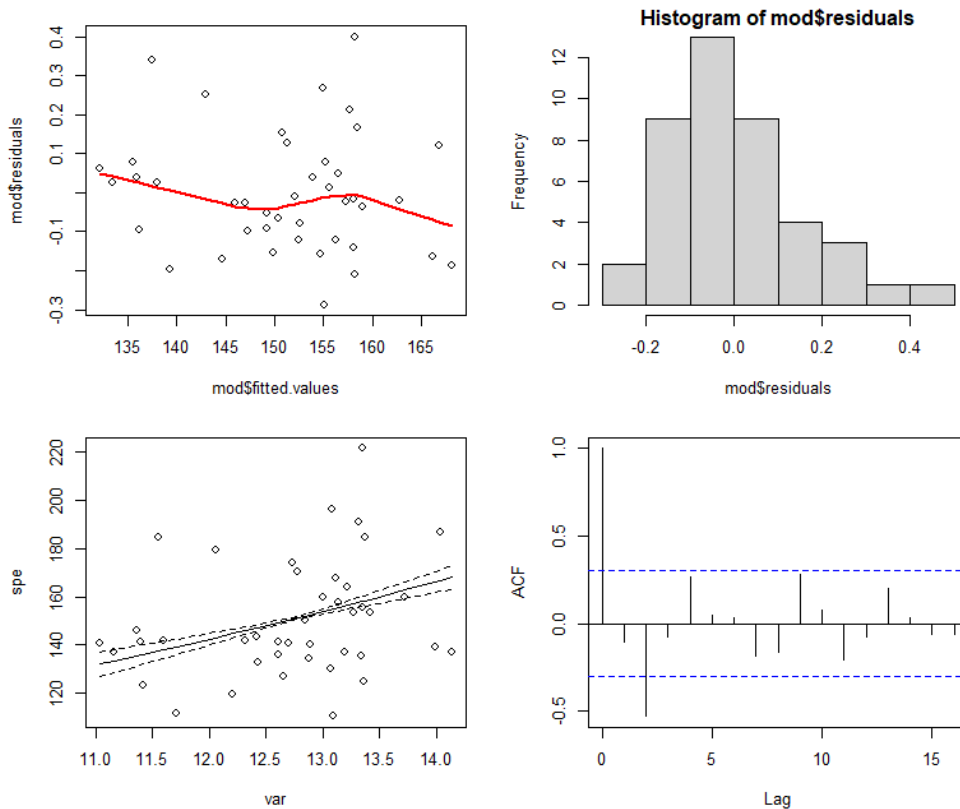


Annexe IX : Résultats des analyses long terme de la phénologie du groupe de copépodes printemps-été (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a. Start : début de saison / CoG : centre de gravité / End : fin de la saison.

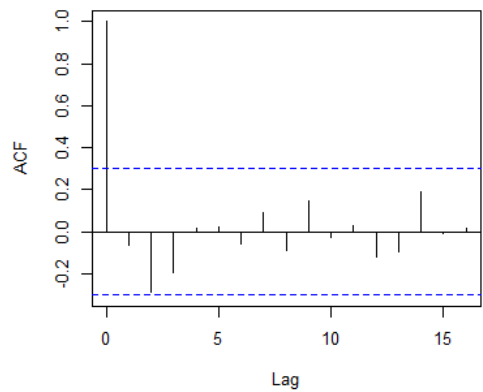
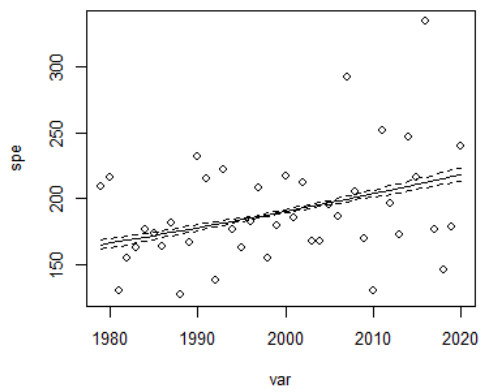
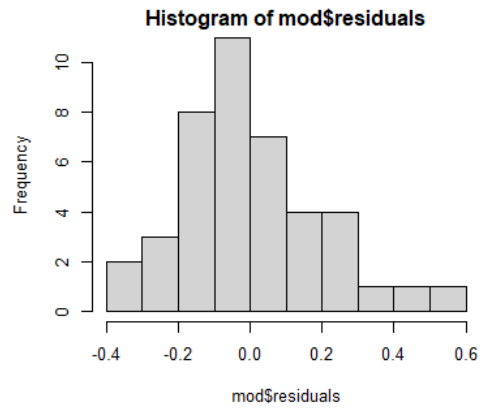
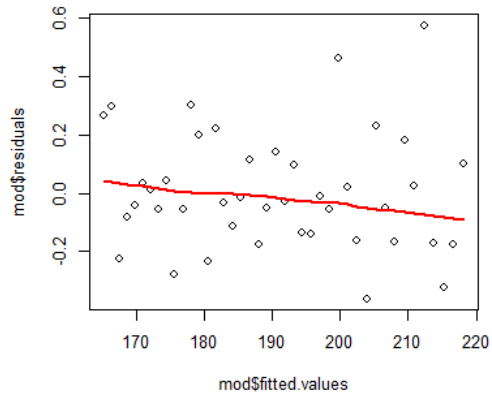
Annexe IX.I : Temora – Start – Year



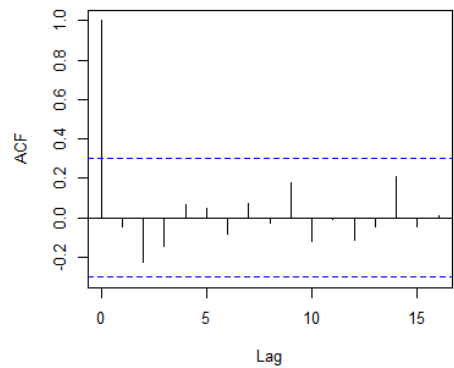
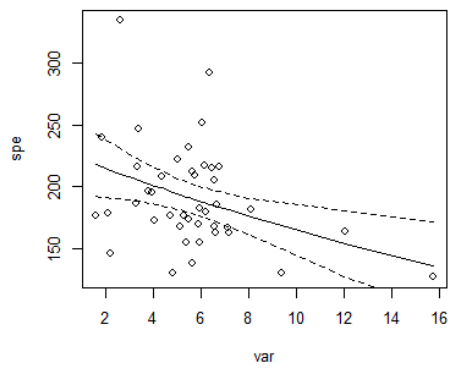
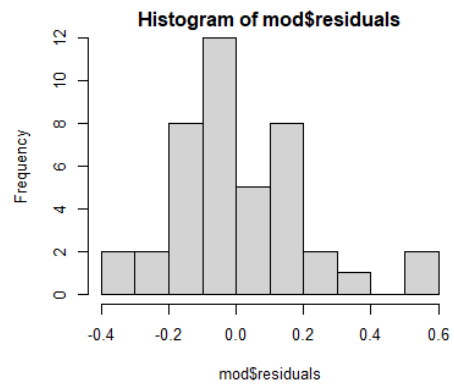
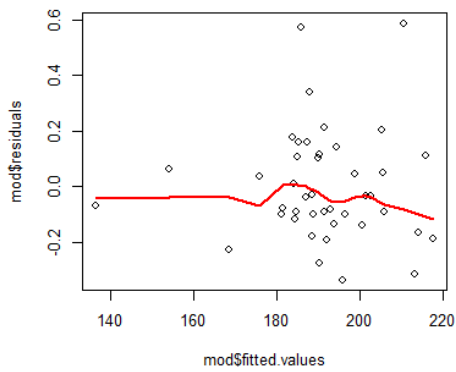
Annexe IX.II : Temora – CoG – Temp



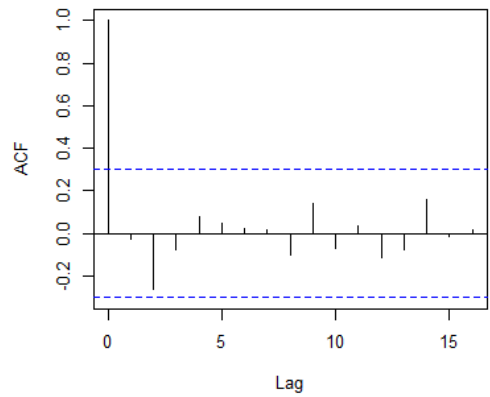
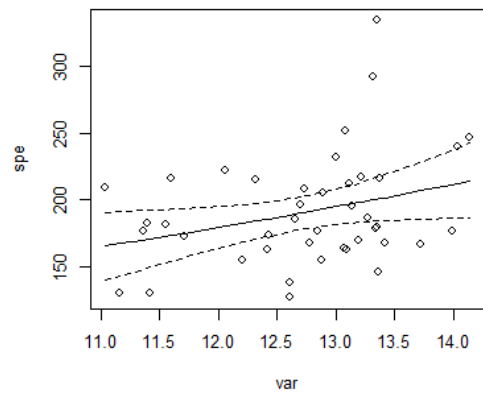
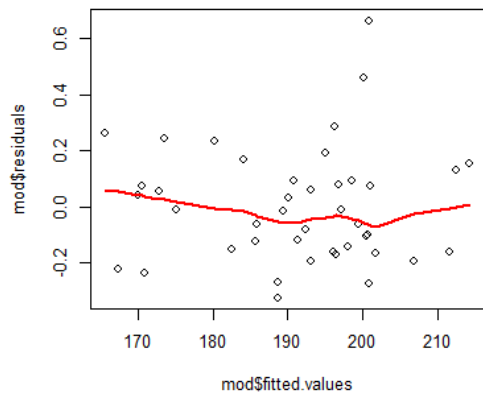
Annexe IX.III : Temora – End – Year



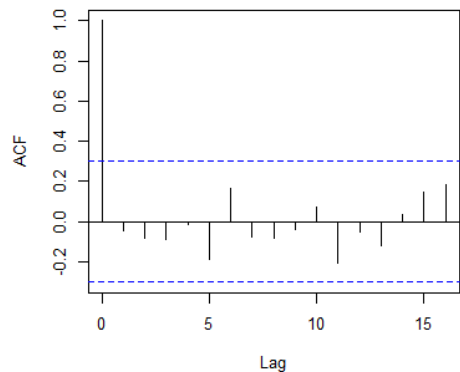
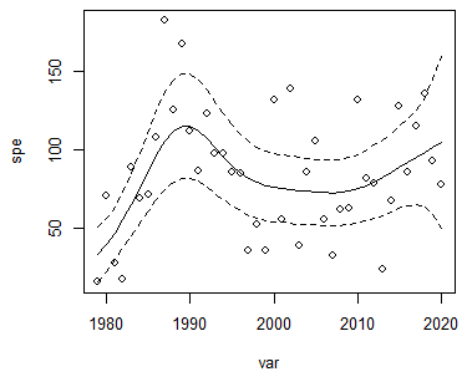
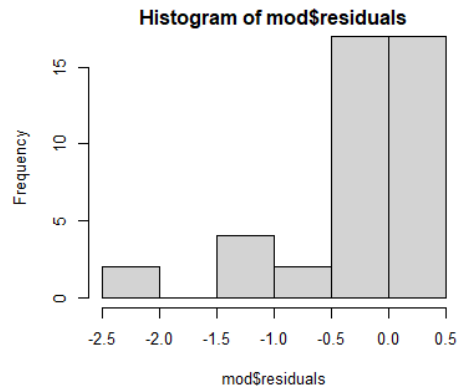
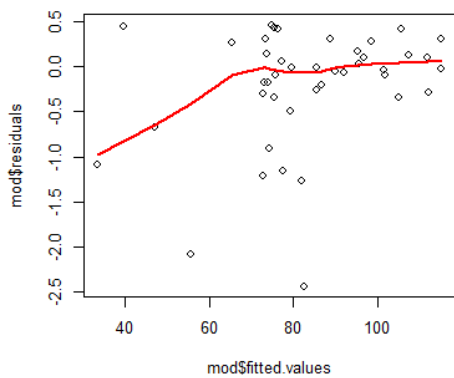
Annexe IX.IV : Temora – End – Chlora



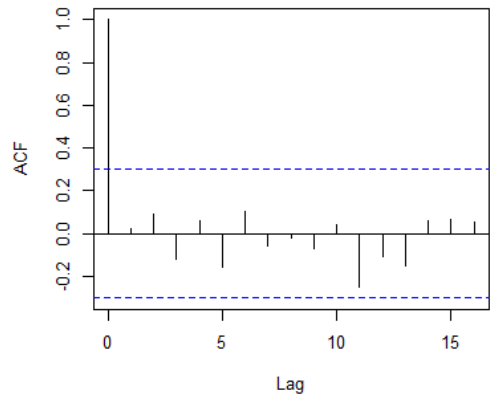
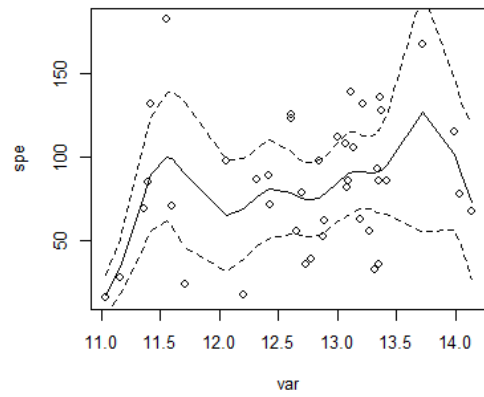
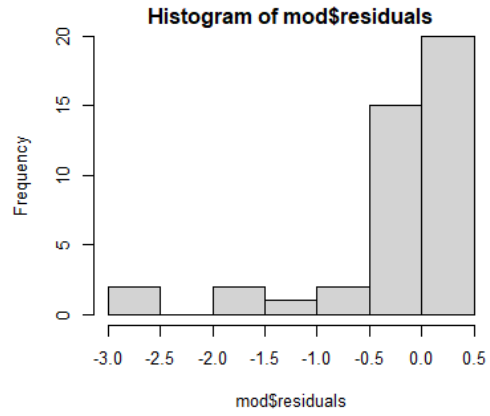
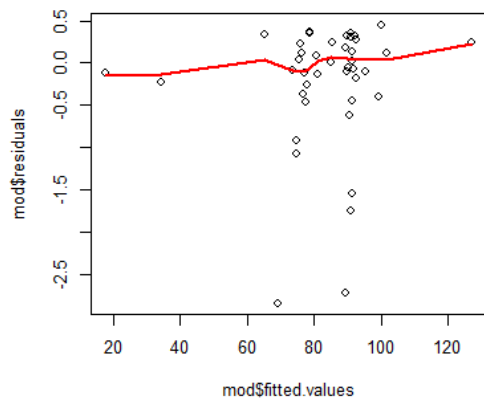
Annexe IX.V : Temora – End - Temp



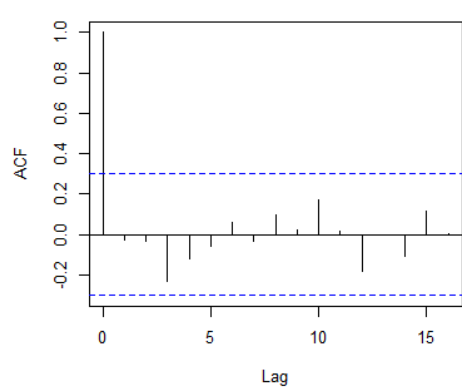
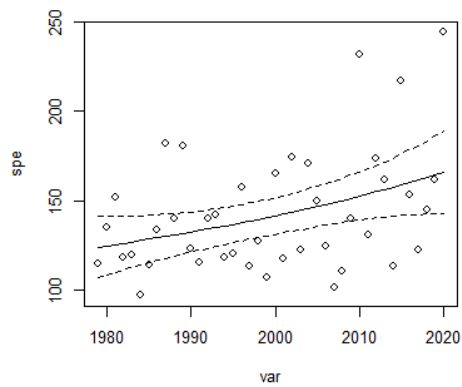
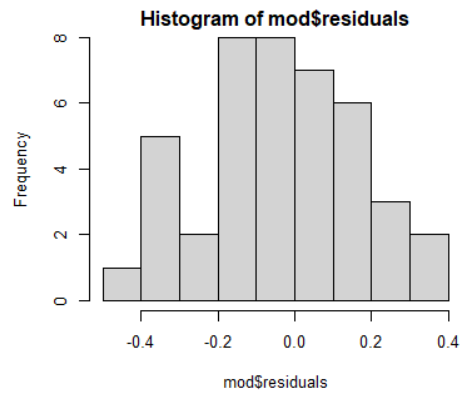
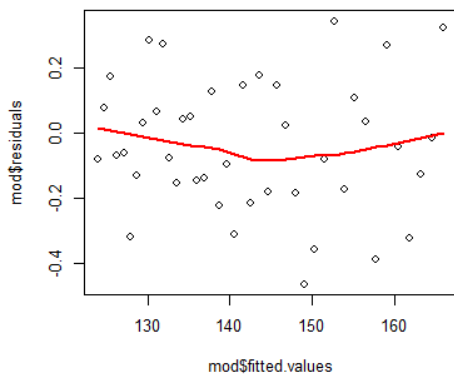
Annexe IX.VI : Pseudocalanus – Start – Year



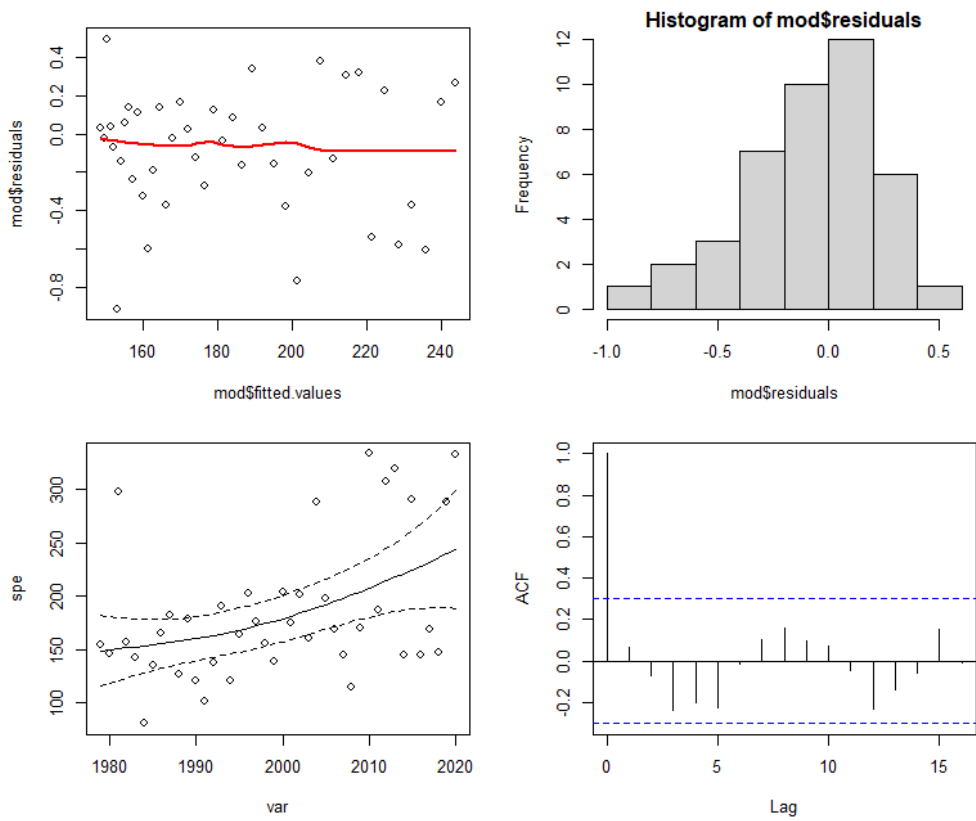
Annexe IX.VII : Pseudocalanus – Start – Temp



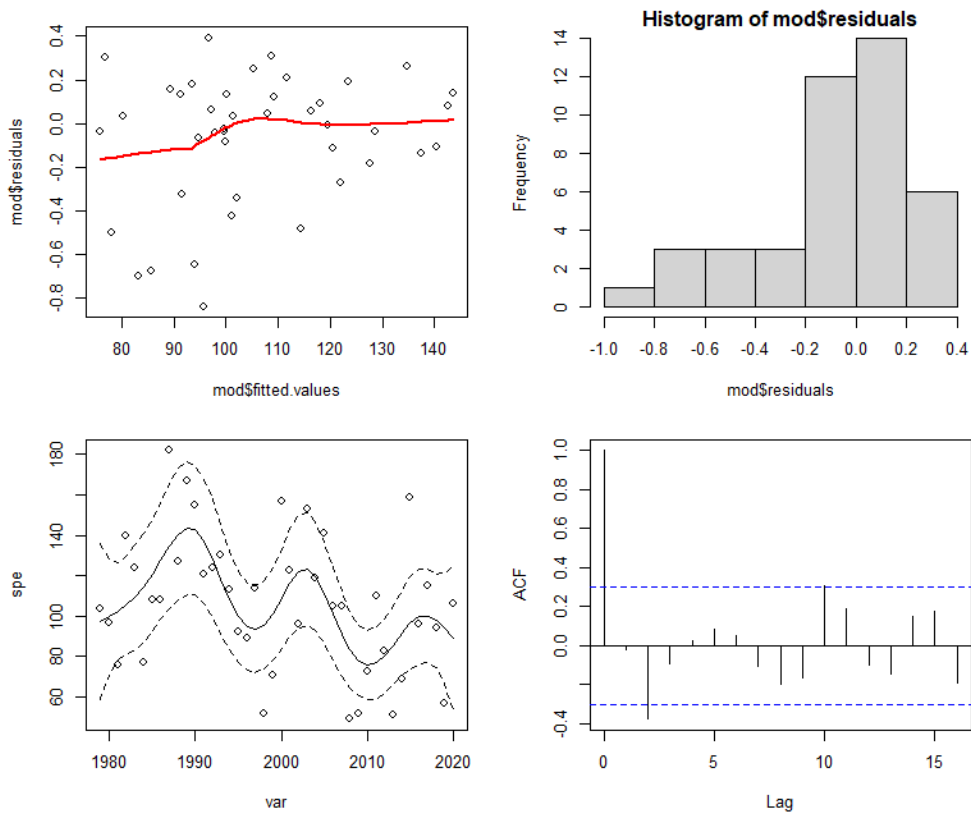
Annexe IX.VIII : Pseudocalanus – CoG – Year



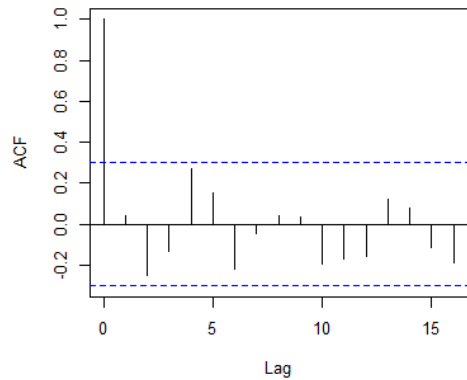
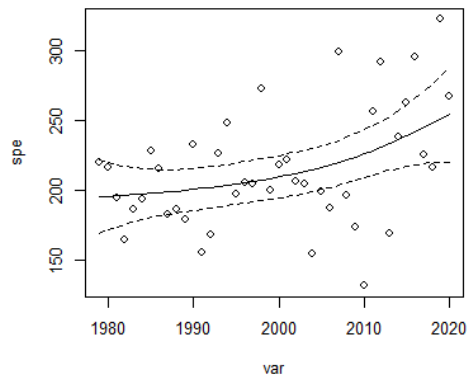
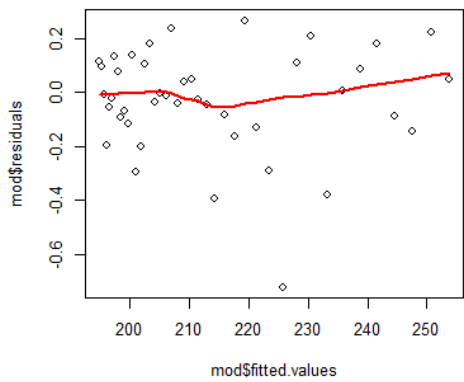
Annexe IX.IX : Pseudocalanus – End – Year



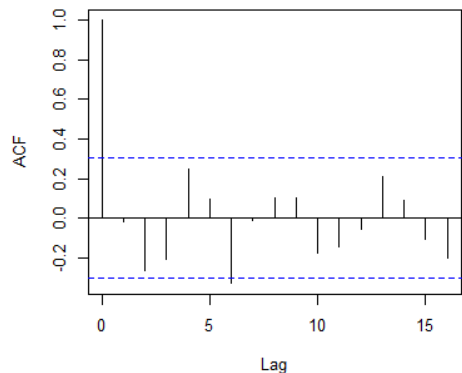
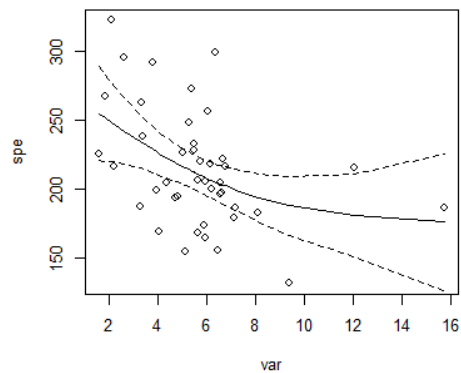
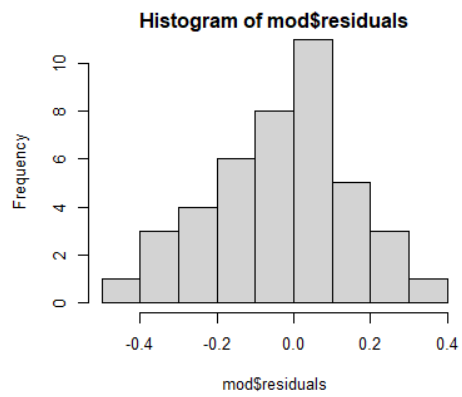
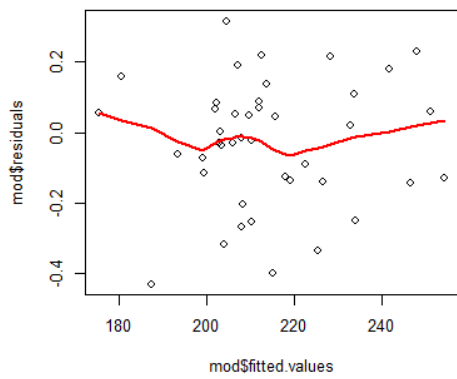
Annexe IX.X : Centropages – Start – Year



Annexe IX.XI : Centropages – End – Year

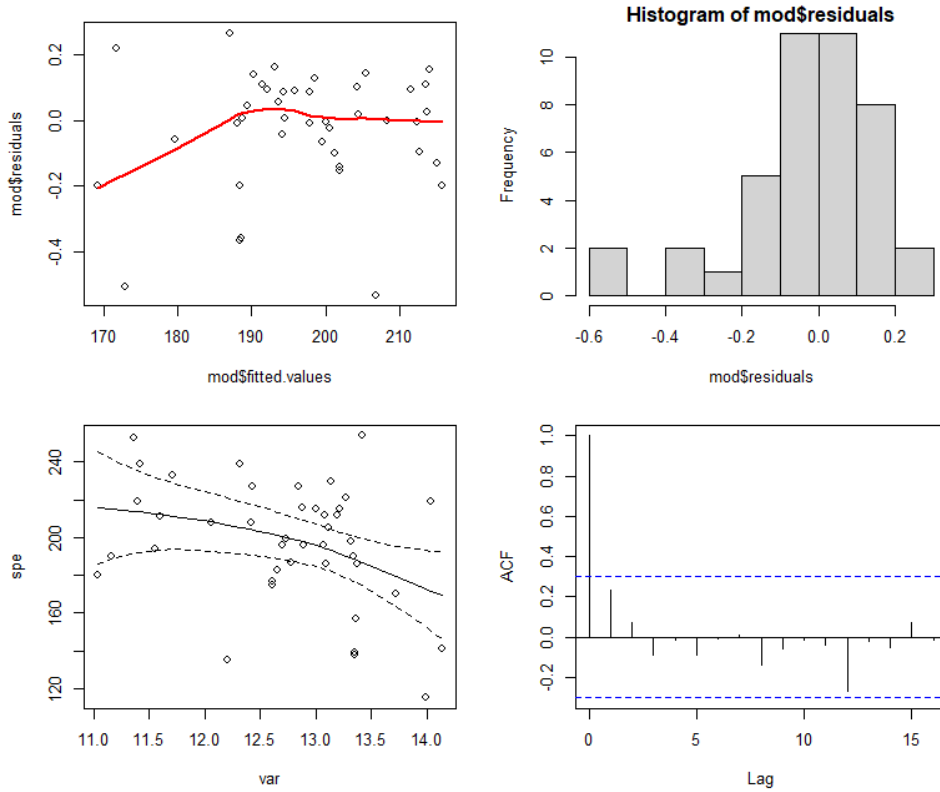


Annexe IX.XII : Centropages – End – Chlora

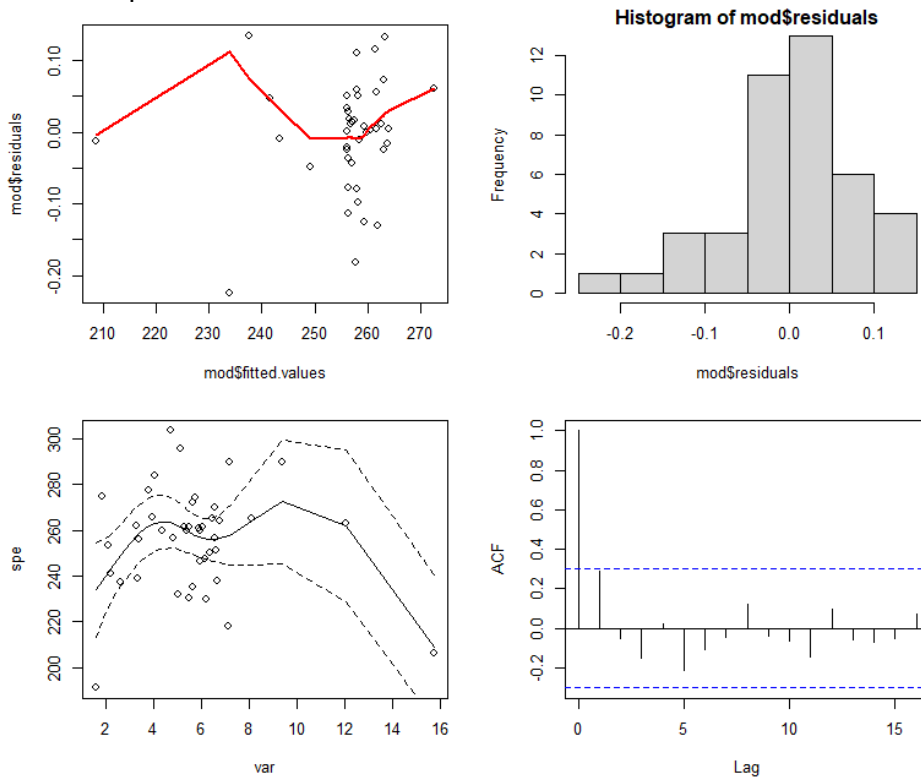


Annexe X: Résultats des analyses long terme de la phénologie du groupe de copépodes été-automne (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a. Start : début de saison / CoG : centre de gravité / End : fin de la saison.

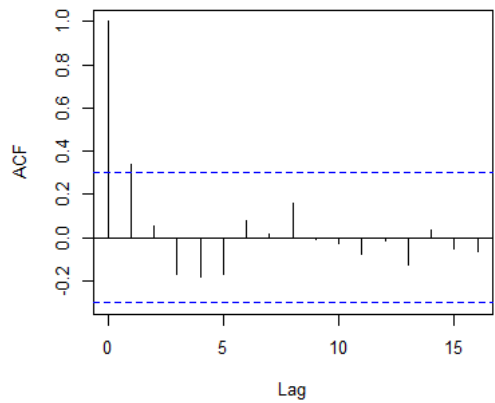
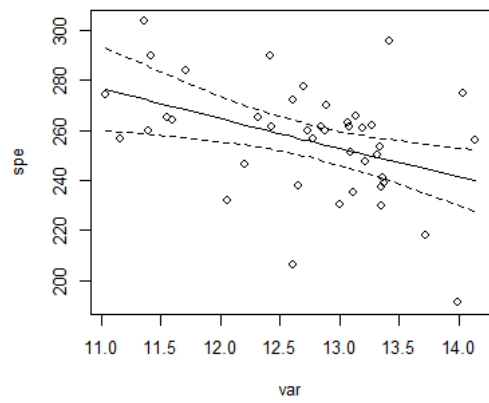
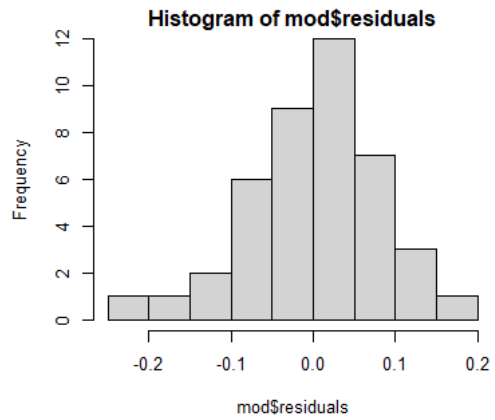
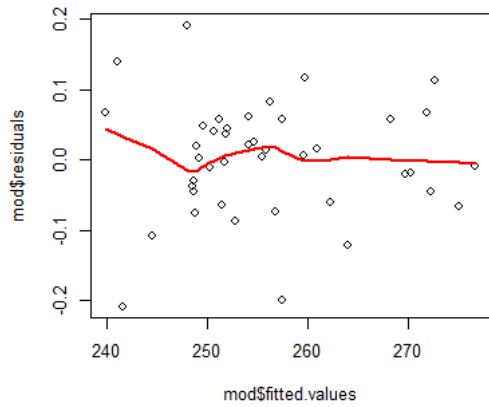
Annexe X.I : Euterpina – Start – Temp



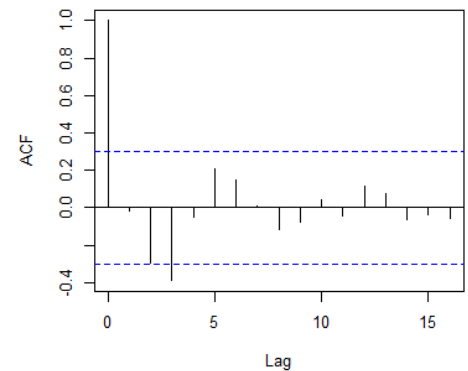
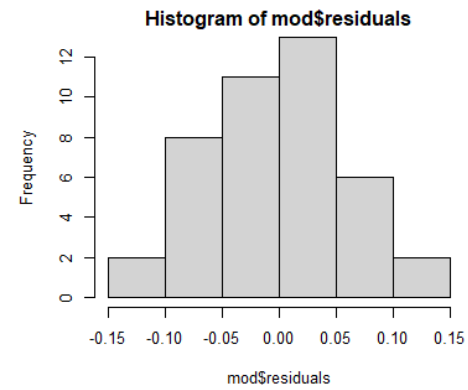
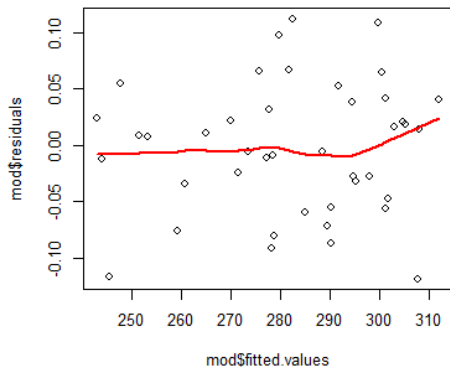
Annexe X.II : Euterpina – CoG – Chlora



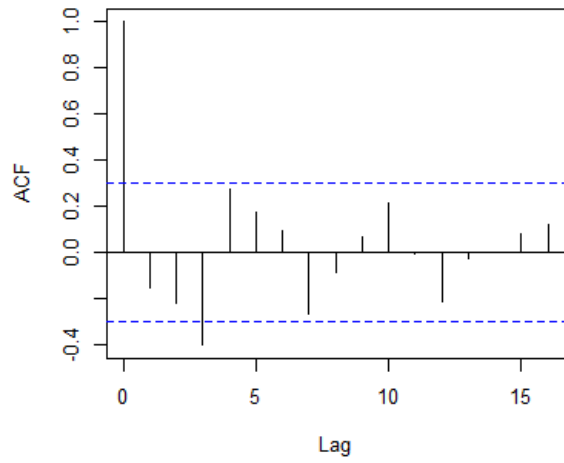
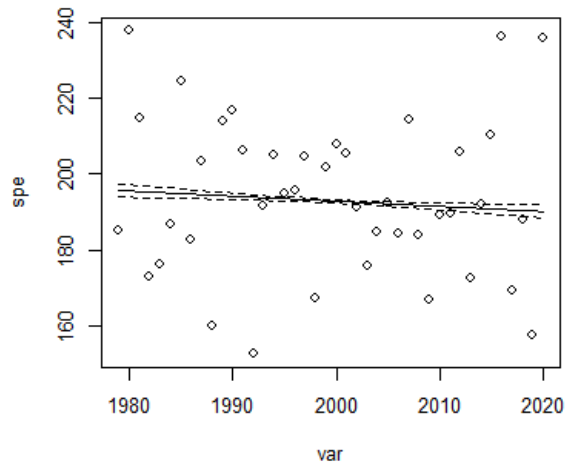
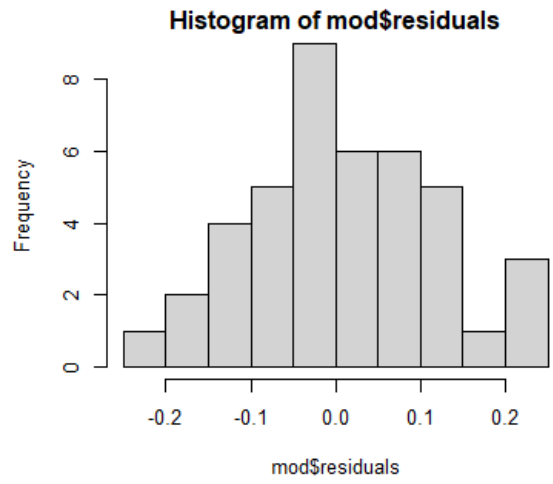
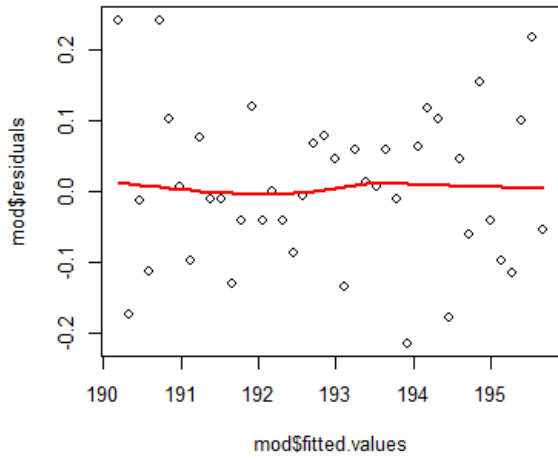
Annexe X.III : Euterpina – CoG – Temp



Annexe X.IV : Euterpina – End – Year

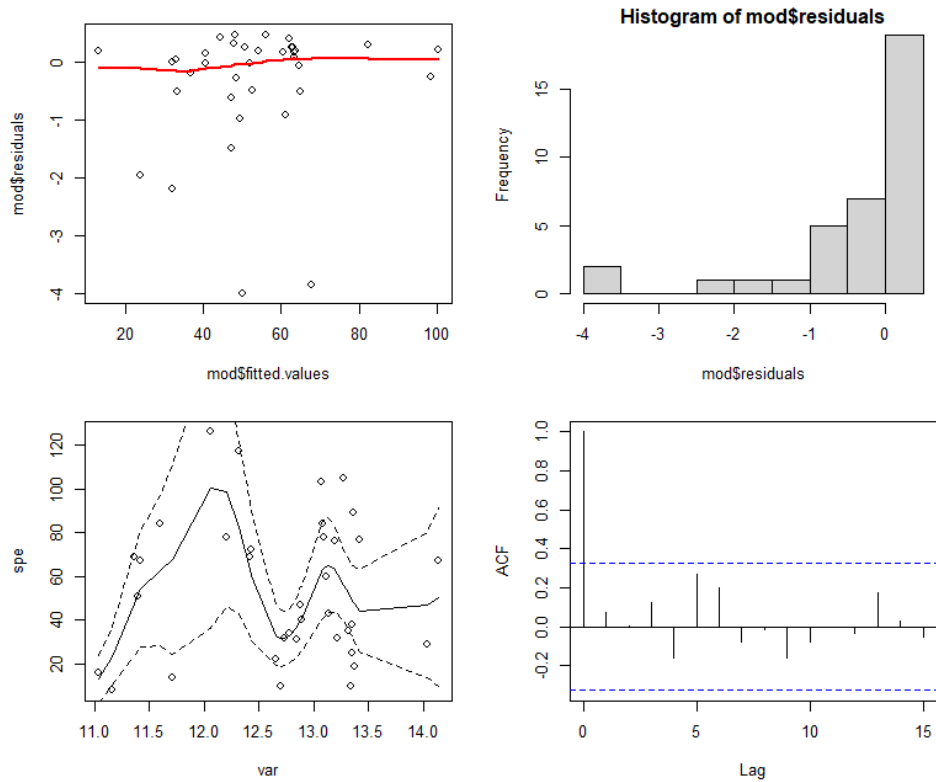


Annexe X.V : Acartia – CoG – Year

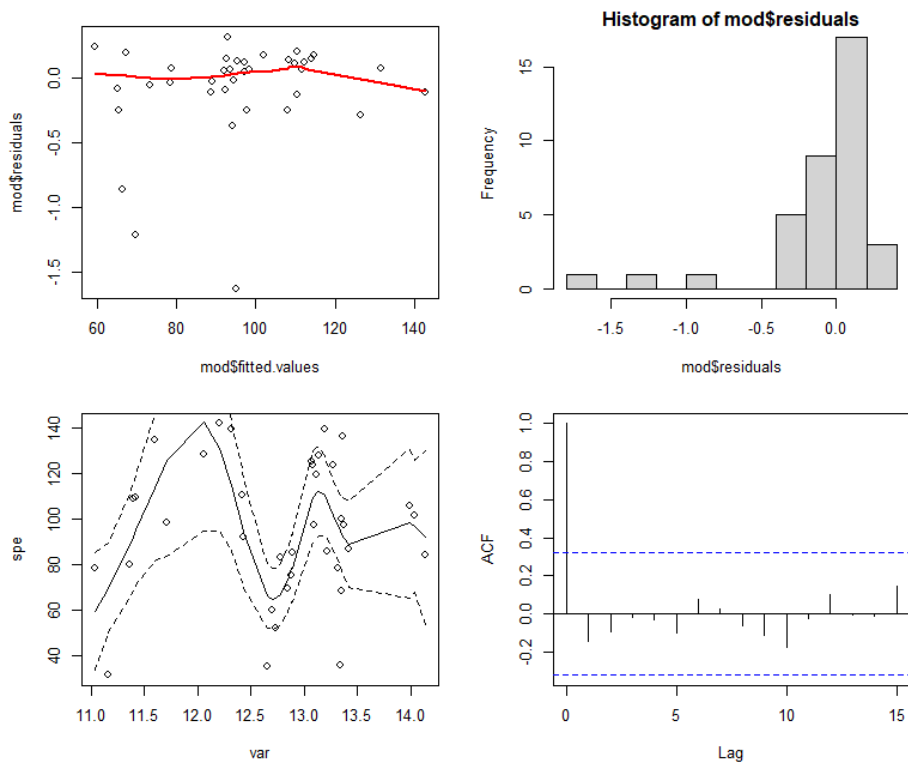


Annexe XI: Résultats des analyses long terme de la phénologie du groupe de copépodes automne-hiver (pour les analyses significatives). Temp : température / Year : années / Chla : chlorophylle a. Start : début de saison / CoG : centre de gravité / End : fin de la saison.

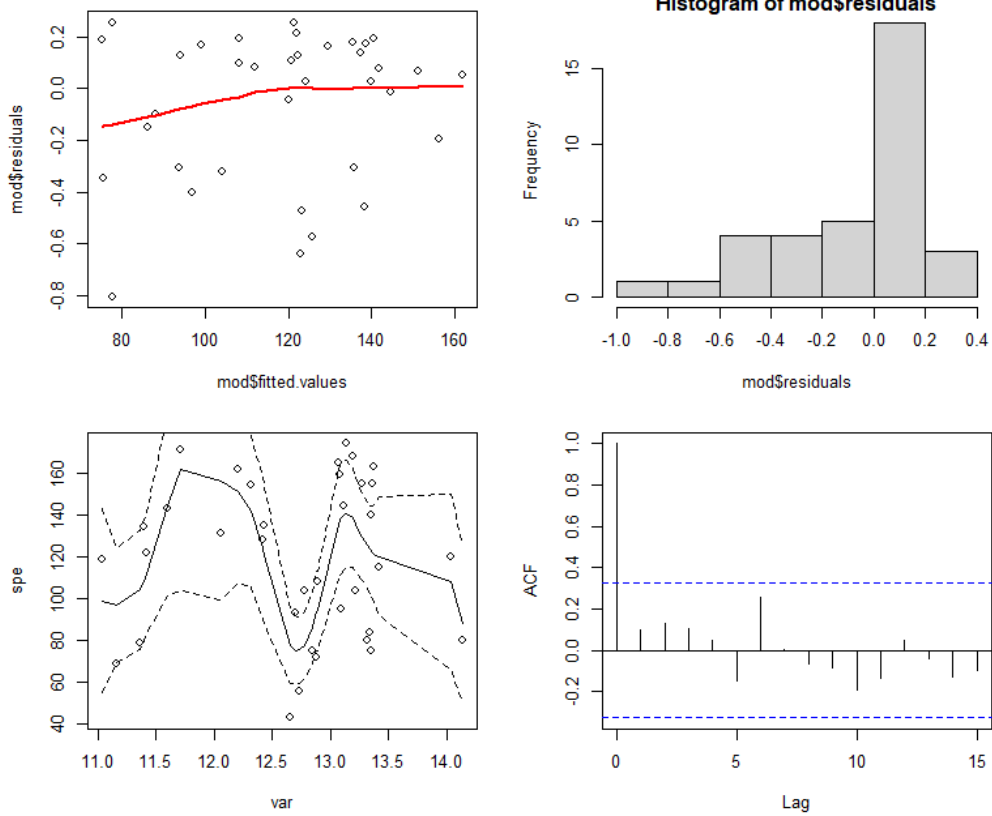
Annexe XI.I : Paracalanus Pic 1 – Start – Temp



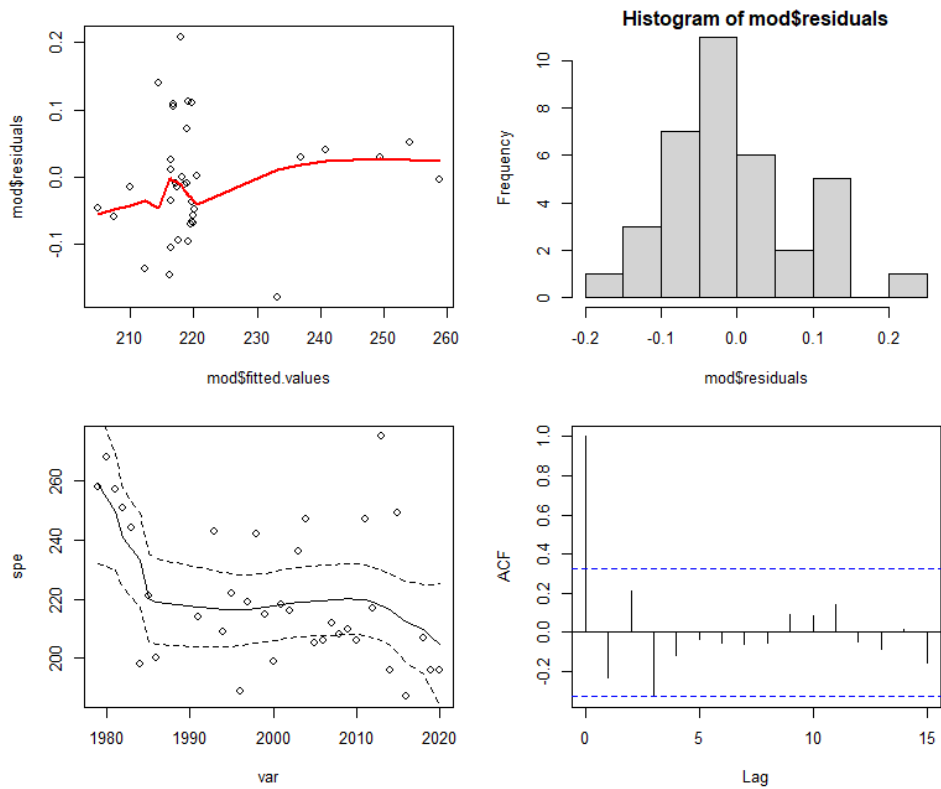
Annexe XI.II : Paracalanus Pic 1 – CoG – Temp



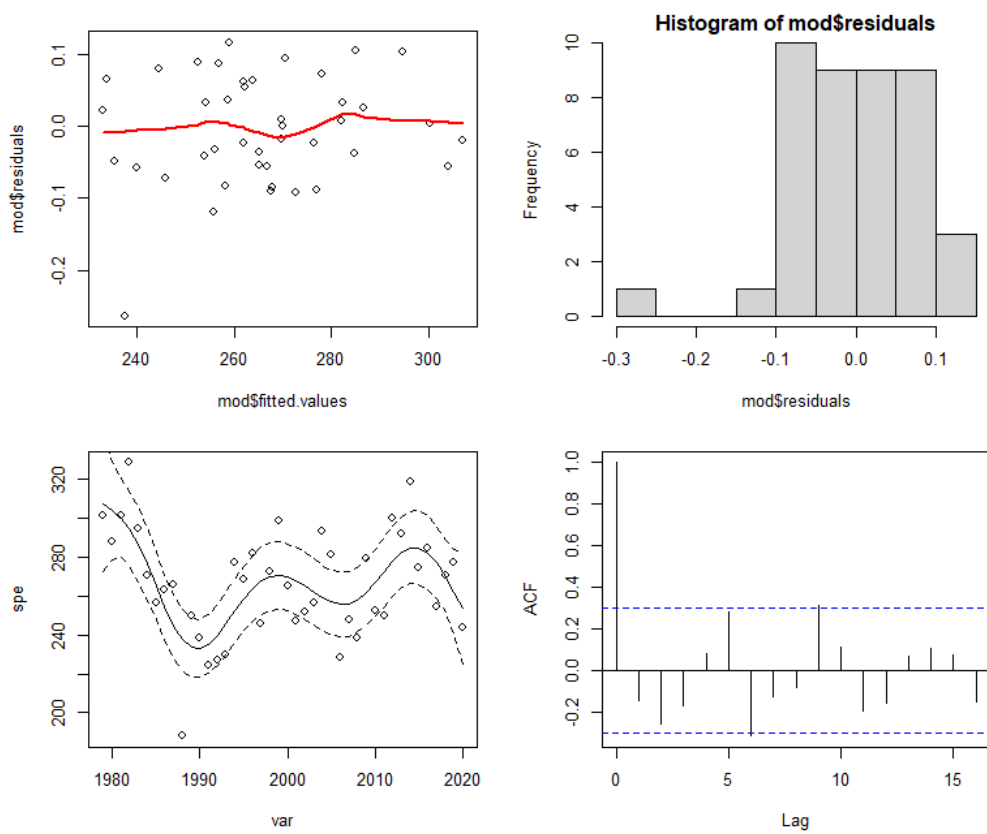
Annexe XI.III : Paracalanus Pic 1 – End – Temp



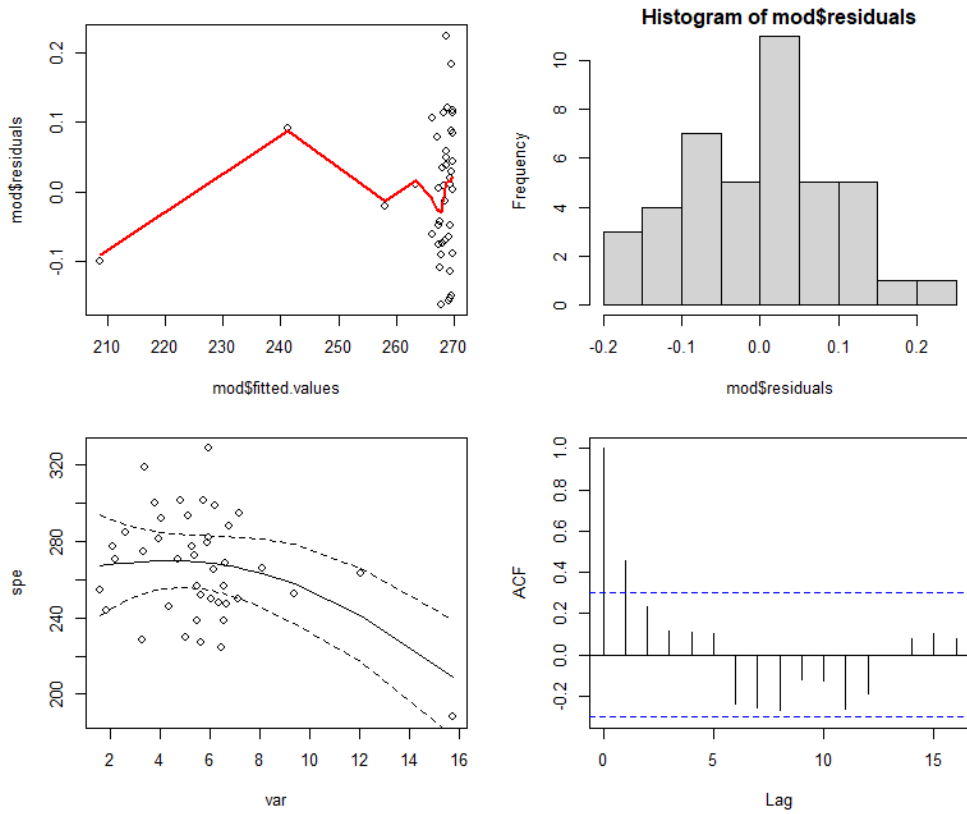
Annexe XI.IV : Parcalanus Pic 2 – Start – Year



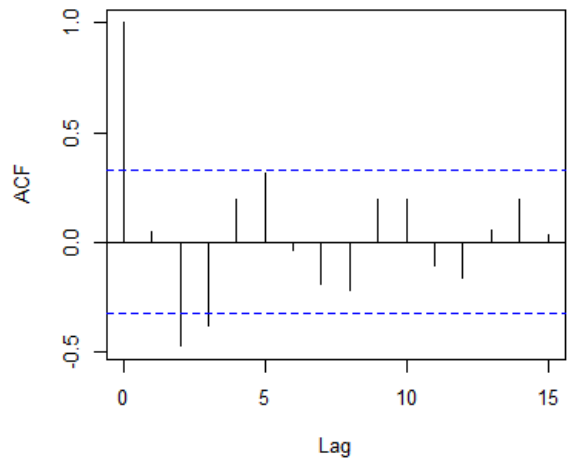
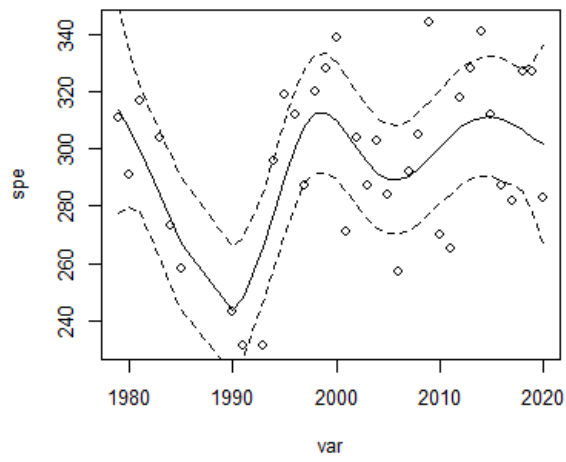
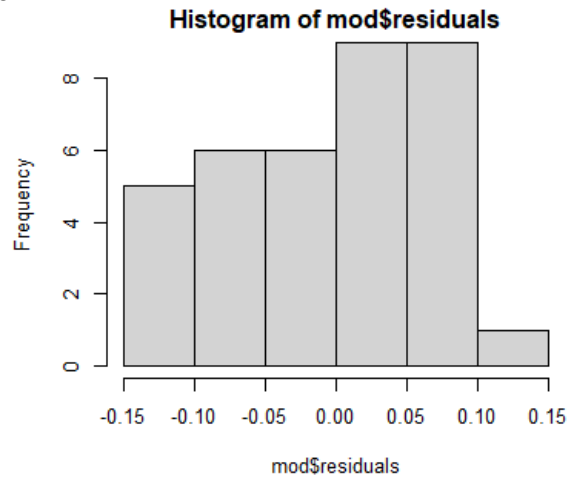
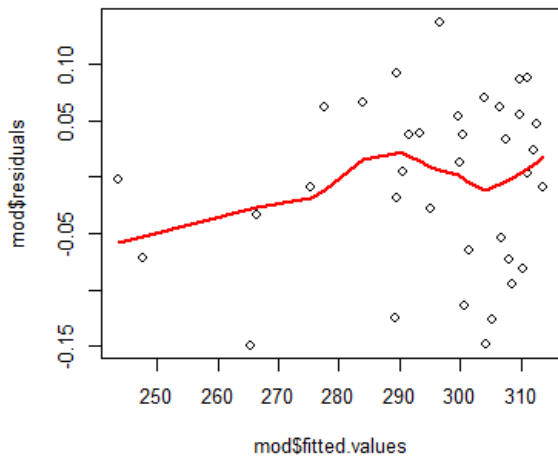
Annexe XI.V : Paracalanus Pic 2 – CoG – Year




Annexe XI.VI : Paracalanus Pic 2 – CoG – Chlora



Annexe XI.VII : Paracalanus Pic 2 – End – Year



| | |
|---|---|
|  | Diplôme : Ingénieure agronome Spécialité : Sciences halieutiques et aquacoles Spécialisation / option : Ressources et écosystèmes aquatiques Enseignant référent : Pablo Brosset |
| Auteur(s) : Amélie Potignon Date de naissance* : 17/03/1999 | Organisme d'accueil : Ifremer Manche Mer du Nord Adresse :150 Quai Gambetta, 62200 Boulogne-sur-Mer |
| Nb pages : Annexe(s) : | Maître de stage : Paul Marchal, Sébastien Lefebvre, Alice Delegrange |
| Année de soutenance : 2022 | |
| Titre français : Analyse temporelle long terme des variations d'abondance et de phénologie zooplanctonique en réponse aux conditions environnementales. Titre anglais : Long-term temporal analysis of variations in zooplankton abundance and phenology in response to environmental conditions. | |
| Résumé (1600 caractères maximum) : Dans le contexte actuel de changement climatique global, il est intéressant d'étudier les changements environnementaux et leurs effets sur les communautés zooplanctoniques qui sont le lien central entre la base du réseau alimentaire et les niveaux trophiques supérieurs. Dans les écosystèmes marins tempérés, des changements d'abondances et/ou de phénologie des espèces sont attendus en lien avec l'augmentation des températures annuelles avec par exemple, des apparitions plus précoces des espèces printanières et plus tardives des espèces automnales. La surveillance écologique et halieutique réalisée autour du Centre Nucléaire de production Electrique de Gravelines (département du Nord, 59) a permis la production de 43 ans de données (depuis 1978) sur les conditions environnementales de la zone et sur les espèces de zooplancton présentes. Sur la période, la température a augmenté et la concentration en chla a diminué. Trois groupes fonctionnels de copépodes ont été identifiés à partir d'une analyse de niche (OMI). Le groupe printemps-été a été le plus impacté au cours du temps, avec des abondances qui ont diminué en liens avec l'augmentation de température et/ou la baisse de la disponibilité en nourriture. Comme attendue, l'apparition de ces espèces est plus précoce mais leurs occurrences s'étalent plus dans le temps. Une interaction entre la température et la disponibilité en nourriture est suspectée pour expliquer ces patrons. Le groupe automne-hiver a montré des tendances comparables à ce premier groupe (étalement des occurrences) mais avec une augmentation de son abondance au cours du temps. Le groupe été-automne a été relativement insensible à la variabilité environnementale. Les changements de phénologie et les d'abondances pourraient, à long terme, mener à des mismatches avec les autres compartiments de la chaîne trophique, ce qui reste à étudier. | |
| Abstract (1600 caractères maximum) : In the current context of global climate change, it is interesting to study environmental changes and their effects on zooplankton communities which are the central link between the base of the food web and higher trophic levels. In temperate marine ecosystems, changes in abundance and/or phenology of species are expected in relation to increased annual temperatures with, for example, earlier appearance of spring species and later appearance of fall species. Ecological and fisheries monitoring around the Gravelines Nuclear Power Plant (Nord department, 59) has produced 43 years of data (since 1978) on the environmental conditions of the area and on the zooplankton species present. Over the period, the temperature has increased and the concentration of chla has decreased. Three functional groups of copepods were identified from a niche analysis (IMO). The spring-summer group was the most impacted over time, with abundances decreasing in relation to increasing temperature and/or decreasing food availability. As expected, the appearance of these species is earlier but their occurrences are more spread out in time. An interaction between temperature and food availability is suspected to explain these patterns. The fall-winter group showed similar patterns to this first group (spread of occurrences) but with an increase in abundance over time. The summer-fall group was relatively insensitive to environmental variability. Changes in phenology and abundance could, in the long term, lead to mismatches with other food chain compartments, which remains to be studied. | |
| Mots-clés : zooplancton, copépodes, niches écologiques, analyses long terme, phénologie, abondance, modèles généralisés Key Words: zooplankton, copepods, ecological niches, long-term analyses, phenology, abundance, generalized models | |