

Ifremer - Centre de Nantes
Département ODE - Unité littorale
Laboratoire Environnement Ressources d'Arcachon

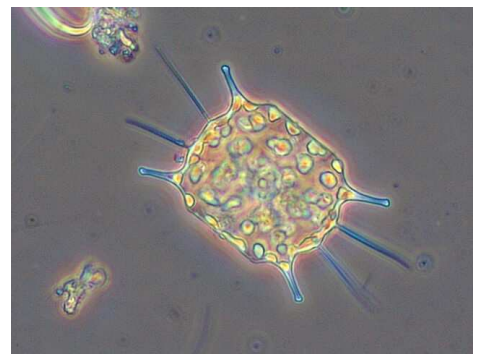
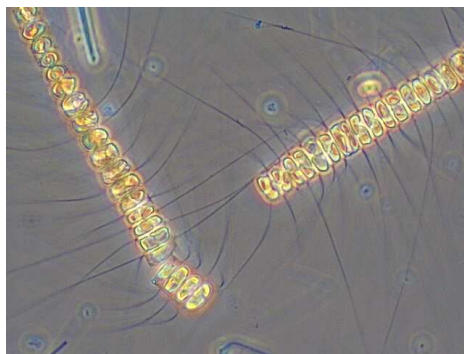
Danièle Maurer
Florence d'Amico
Claire Méteigner
Myriam Perrière Rumèbe
Loïc Rigouin
Marie Pierre Tournaire
Gilles Trut
Florian Ganthy
Laure Gouriou
Isabelle Auby
Hélène Oger Jeanneret

Université de Bordeaux - EPOC
Nicolas Savoye
Camilla Liénart
Florence Jude
Yolanda del Amo

Université de la Rochelle – LIENSs
Laureen Beaugard

Juin 2017 – RST/ ODE/LITTORAL/LER/AR/17.007

Contribution à l'étude de l'origine de la chlorophylle dans le bassin d'Arcachon



Contribution à l'étude de l'origine de la chlorophylle dans le bassin d'Arcachon

Cette étude a bénéficié d'un financement de la part du Syndicat Intercommunal du Bassin d'Arcachon.

Nous adressons nos remerciements à Sabine Jeandenand, Adeline Thévand et Tugdual Dréan pour leur aide et leur soutien.

sommaire

Préambule.....	7
Introduction	9
1. Matériel et méthode	11
1.1. Stations et fréquence d'échantillonnage	11
1.2. Paramètres mesurés	11
2. Résultats	12
2.1. Résultats du réseau ARCHYD en 2012-2013	12
2.1.1. La chlorophylle <i>a</i> et les phéopigments	12
2.1.2. Les matières en suspension (MES) et la turbidité.....	16
2.2. Microphytoplancton	18
2.3. Pico- et nanoplancton.....	21
2.3.1. Les effectifs.....	21
2.3.2. Les biovolumes et les contenus en carbone	24
2.3.3. La fluorescence (FL3)	27
2.4. Composition de la matière organique particulaire (MOP).....	28
2.4.1. Carbone Organique Particulaire (COP).....	28
2.4.2. Rapport C/N.....	28
2.4.3. Rapport COP/Chl	29
2.4.4. Les rapports isotopiques de la matière organique particulaire.....	30
2.4.5. Composition de la matière organique particulaire.....	32
2.5. Discussion	33
2.5.1. Corrélations carbone et chlorophylle <i>a</i> à la station Comprian.....	33
2.5.2. Corrélations carbone et chlorophylle <i>a</i> aux trois stations.....	35
2.5.3. Comparaison avec les résultats de la série historique en cytométrie.....	36
2.5.4. Questions en suspens	38
Conclusions	39
Bibliographie	40

Préambule

Le phytoplancton est la partie végétale du plancton (ensemble des organismes pélagiques susceptibles d'être entraînés par les déplacements des eaux). Les organismes sont unicellulaires, parfois groupés en chaîne ou colonies.

Selon un critère de taille de cellules, on distingue :

- **le picoplancton** qui regroupe les organismes dont la taille est comprise entre 0,2 et 2 μm ,
- **le nanoplancton** dont la taille est comprise entre 2 μm et inférieure à 20 μm ,
- **le microplancton** constitué des organismes supérieurs à 20 μm et qui peuvent atteindre jusqu'à 1 mm¹.

On différencie également les **procaryotes** (cellules dépourvues de noyau) des **eucaryotes** (cellules plus évoluées pourvues d'un noyau distinct). Le picoplancton est constitué de procaryotes (picoprocaryotes) et d'eucaryotes (picoeucaryotes).

L'identification et le dénombrement du plancton de taille supérieure à 10 μm (selon les cas jusqu'à l'espèce, au genre ou à la famille) sont réalisés en utilisant un **microscope optique inversé**.

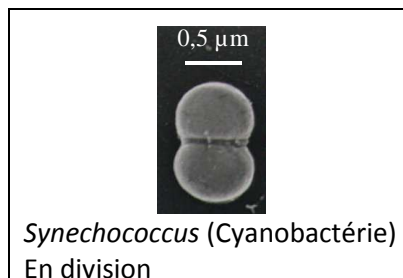
La **cytométrie en flux** permet de dénombrer précisément les plus petites formes rencontrées dans le milieu qu'elles soient hétérotrophes (bactéries), autotrophes procaryotes (cyanobactéries) ou eucaryotes (pico- et nanoplancton). Enfin, la reconnaissance des espèces pico- et nanoplanctoniques nécessite l'utilisation d'un **microscope électronique**.

Quelques exemples d'espèces observées dans le Bassin d'Arcachon appartenant à ces différents groupes

En noir et blanc, microscopie électronique à balayage (photos M.J. Dinet) ;

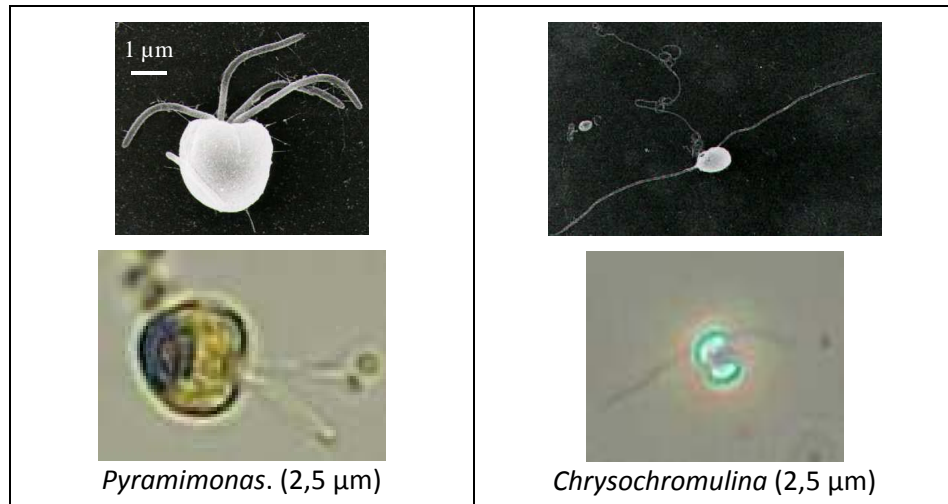
En couleurs, microscopie optique (photos N. Neaud-Masson).

Picoprocaryotes

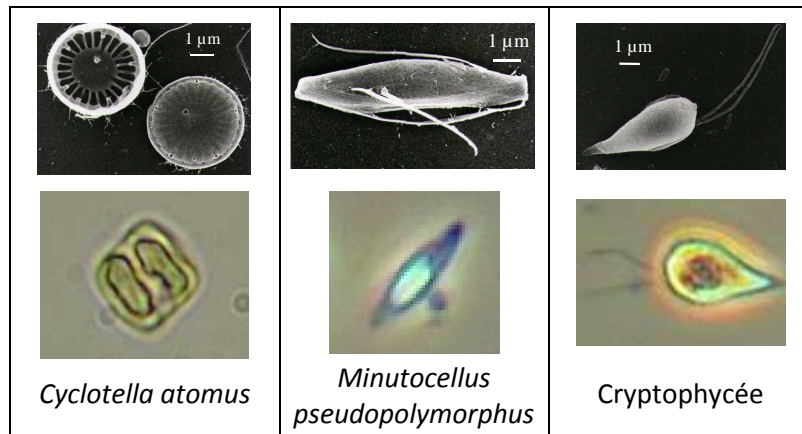


¹ En fait, les cellules de taille supérieure à 200 μm sont classées dans le mésoplancton. Toutefois, dans ce document, le terme « microplancton » regroupe également les quelques espèces de taille supérieure à cette limite.

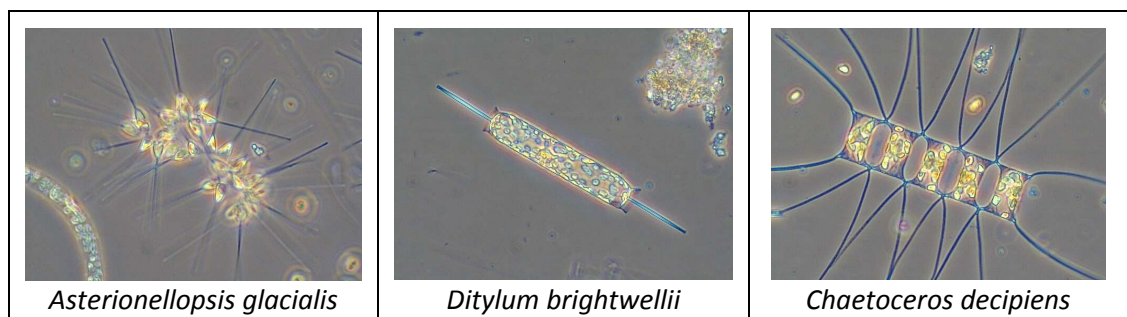
Picoeucaryotes



Nanoplancton



Microplancton



Introduction

Le Bassin d’Arcachon est une zone à forte production biologique, à la base de laquelle le phytoplancton occupe une position clé en tant que source d’alimentation principale pour les organismes suspensivores, zooplanctoniques et benthiques, en particulier les mollusques exploités (huîtres, moules et palourdes).

Le paramètre communément utilisé pour rendre compte de la biomasse phytoplanctonique du milieu est la concentration en chlorophylle *a*.

Dans le cadre du réseau de suivi hydrologique sur le Bassin d’Arcachon ARCHYD mis en œuvre par l’Ifremer, il est apparu que de fortes concentrations en chlorophylle *a* étaient observées à la station Comprian à certaines basses mers, le plus souvent printanières et estivales, depuis les années 2006-2007 (Figure 1).

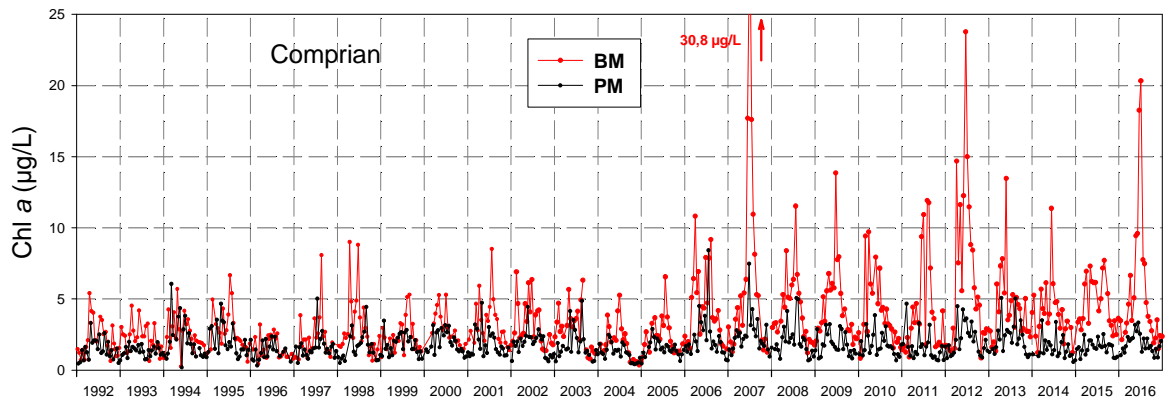


Figure 1 : Evolution de la concentration en chlorophylle *a* de la station Comprian à basse mer (en rouge) et à pleine mer (en noir) de 1992 à 2016.

Des observations au microscope inversé de la flore phytoplanctonique de ces échantillons ont montré de très faibles effectifs de cellules algales, paraissant trop peu élevés pour expliquer les très fortes concentrations de chlorophylle.

Une étude préliminaire a été menée en 2011, combinant l’acquisition des paramètres traditionnels (chlorophylle *a*, matières en suspension (MES) et effectifs phytoplanctoniques) avec de nouveaux paramètres (carbone et azote organique particulaire COP et NOP, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) descripteurs de l’origine et de la qualité de la matière organique particulaire² (MOP).

² macrophytes marins (zostères, macroalgues,...), microphytes (phytoplancton, microphytobenthos) originaires du bassin, débris de végétaux terrestres arrivant au Bassin,...

Les premiers résultats ont montré que :

- le phénomène s'est reproduit de nouveau en 2011 au cours de l'été,
- les effectifs microphytoplanctoniques dénombrés ne semblaient pas pouvoir expliquer les fortes valeurs en chlorophylle *a*,
- mais qu'à l'inverse, selon les critères habituellement retenus, les paramètres descripteurs de l'origine de la matière organique indiquaient l'origine majoritairement phytoplanctonique de la matière organique particulaire.

Devant ces résultats apparemment contradictoires, le présent projet a été élaboré afin de mieux appréhender l'origine de la chlorophylle *a* dans le Bassin d'Arcachon, et ses variations spatiales et temporelles. En particulier, se pose la question de la part des cellules phytoplanctoniques de petite taille (nanoplancton) dans la biomasse chlorophyllienne, ces cellules n'étant pas dénombrées en microscopie optique.

Ce document rend compte des résultats de l'étude menée en 2012 et 2013.

1. Matériel et méthode

1.1. Stations et fréquence d'échantillonnage

Trois stations (Bouée 13, Jacquets et Comprian) (Figure 2) ont été échantillonnées à une fréquence hebdomadaire alternativement à basse mer et à pleine mer (stratégie du réseau ARCHYD) du 7 mai 2012 au 13 mai 2013.



Figure 2 : Localisation des points de prélèvement

1.2. Paramètres mesurés

Comme les quatre autres stations du réseau Ifremer ARCHYD, ces points font l'objet de mesures de température, salinité, turbidité et oxygène dissous (Sonde multi paramètres YSI 6600 V2 in situ), et de prélèvements destinés à mesurer les teneurs en MES minérales et organiques, en nutriments (Méthode fluorimétrique (ammonium) ou spectrophotométrique (autres nutriments) en flux continu - Aminot et Kérouel, 2007) et en chlorophylle *a* (Méthode fluorimétrique - Aminot et Kérouel, 2004). Pour la station « Comprian », une analyse de la chlorophylle *a* sur les fractions < 300 μm et < 11 μm (filtration par gravité) a été réalisée en complément des analyses de la chlorophylle *a* totale.

Pendant la période de l'étude, les prélèvements ont été réalisés de façon à pouvoir aussi analyser les paramètres suivants :

- COP et NOP et rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (analyses Université de Bordeaux EPOC, protocoles disponibles sur le site du SOMLIT <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/spip.php?rubrique13>)
- Pico- et nanophytoplancton (fraction phytoplanctonique de taille inférieure à 20 μm , non habituellement détectée en microscopie optique) (Cytométrie en flux, protocole *in Lavergne et al. (2014)*, analyses réalisées à l'Université de la Rochelle).
- Microphytoplancton : Dénombrements phytoplanctoniques à la station Comprian d'avril à octobre 2012 puis de mars à mai 2013, à pleine mer et à basse mer, soient 38 échantillons. Pour les deux autres stations, 10 échantillons de basse mer ont été analysés et 1 de pleine mer de Bouée 13 soit 21 échantillons (Méthode UTERMÖHL (1958), analyses Ifremer Arcachon).

2. Résultats

2.1. Résultats du réseau ARCHYD en 2012-2013

2.1.1. La chlorophylle *a* et les phéopigments

Les résultats du réseau ARCHYD sur le point « Comprian » montrent que le phénomène étudié (fortes valeurs de chlorophylle *a* à basse mer) s'est produit d'avril à mi-octobre 2012, puis de nouveau au printemps 2013 mais moins intensément et moins régulièrement qu'en 2012. Il ne s'est pas maintenu au cours de l'été, les concentrations en chlorophylle diminuant beaucoup en juin 2013, consécutivement à une très forte dessalure (Figure 3). Ce phénomène intéresse aussi la station « Jacquets » mais avec une intensité moindre. Il semblerait concerner parfois la station « Bouée 13 » mais plus faiblement que les deux autres stations.

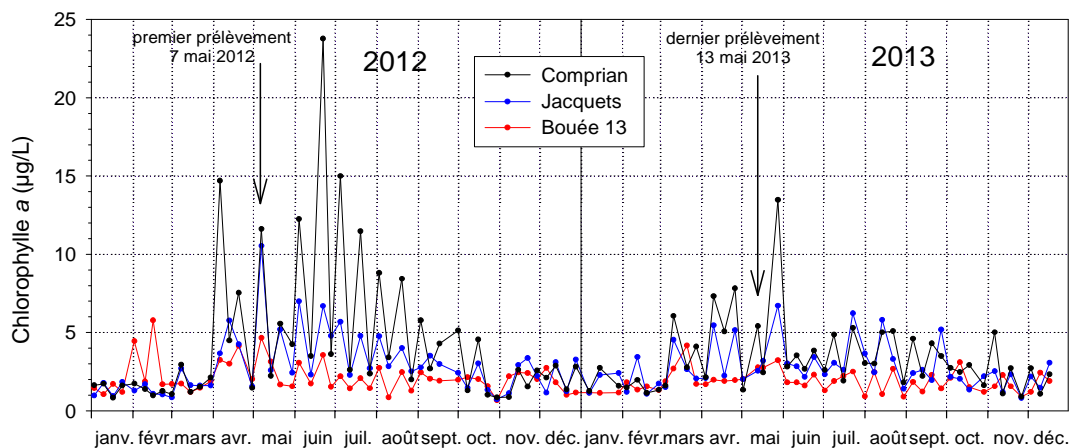


Figure 3 : Evolution de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g/L}$) aux 3 stations en 2012 et 2013.

Les pics de chlorophylle a à Comprian dépassent souvent 10 $\mu\text{g/L}$, atteignant même 23,4 $\mu\text{g/L}$ à basse mer le 22 juin 2012.

La figure 4 met en évidence les relations entre les stations. Les concentrations en chlorophylle a varient conjointement à basse mer pour les 3 stations, et à pleine mer pour les stations « Comprian » et « Jacquets ». Ceci rend compte d'un fonctionnement parallèle des deux stations internes ainsi que de leur influence sur la station aval à basse mer. En revanche, à pleine mer, les stations amont et la station aval semblent évoluer indépendamment les unes des autres.

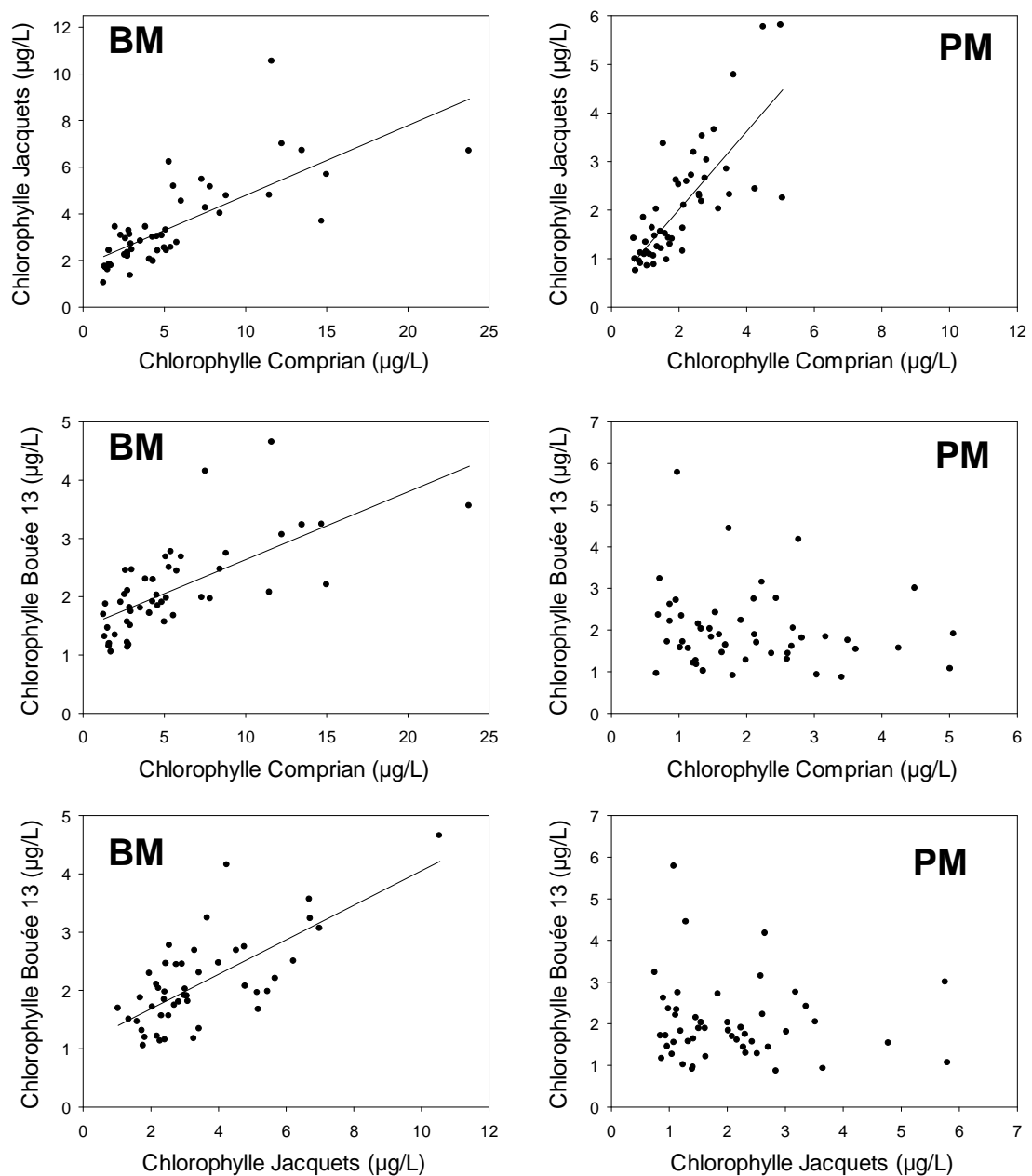


Figure 4 : Nuages de points formés par la concentration en chlorophylle a des 3 stations en 2012 et 2013.

Les concentrations en phéopigments, produits de dégradation de la chlorophylle, suivent globalement celles de la chlorophylle avec des amplitudes et des différences entre les stations moindres que pour la chlorophylle (Figure 5).

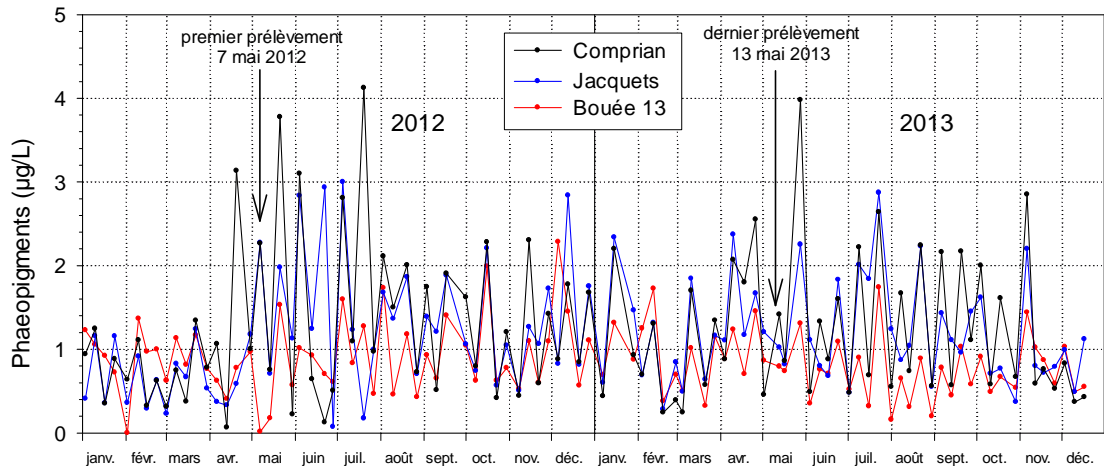


Figure 5 - Evolution de la concentration en phéopigments aux trois stations en 2012 et 2013.

L'analyse de l'évolution du pourcentage de chlorophylle active ($100 \times [\text{chlorophylle } a] / ([\text{chlorophylle } a] + [\text{phéopigments}])$) montre un cycle saisonnier avec des valeurs plus fortes au printemps. Les différences entre les stations sont faibles sauf très ponctuellement (principalement d'avril à juillet 2012) (Figure 6). Les pics de chlorophylle, en particulier à basse mer à Comprian, sont accompagnés de valeurs élevées de ce pourcentage, supérieures à 80 %. Ils ne correspondent donc pas à du matériel végétal en état de dégradation.

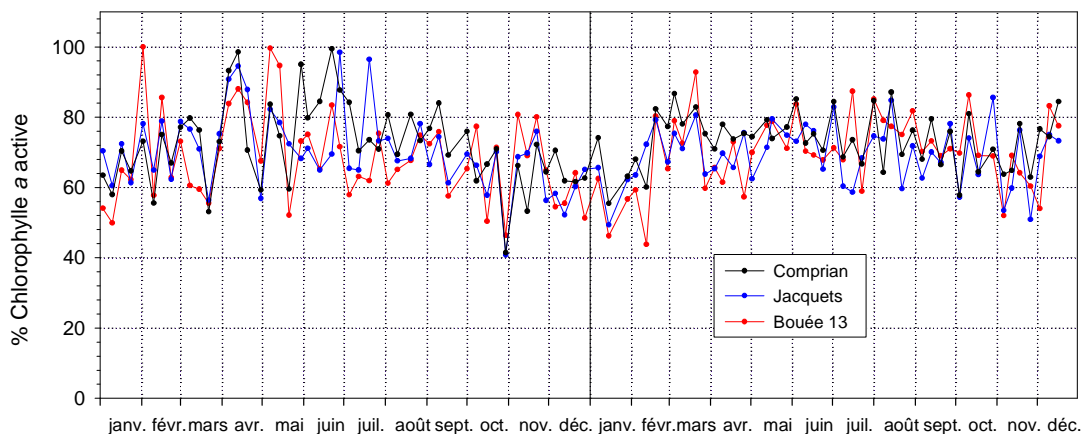


Figure 6 : Evolution du pourcentage de chlorophylle *a* active aux trois stations en 2012 et 2013.

La comparaison des concentrations en chlorophylle *a* des différentes fractions à la station Comprian, montre que les concentrations de chlorophylle totale et de chlorophylle $<300 \mu\text{m}$ sont pratiquement identiques (Figure 7). Par ailleurs, les concentrations en chlorophylle *a* $<11 \mu\text{m}$ suivent exactement la même évolution que

les précédentes ($r = 0,92$) bien qu'*a priori*, il n'y ait pas de raison que ce soit le cas. Rappelons que les filtrations ont été effectuées par gravité et qu'on peut donc exclure qu'un éclatement des cellules végétales soit à l'origine de cette relation.

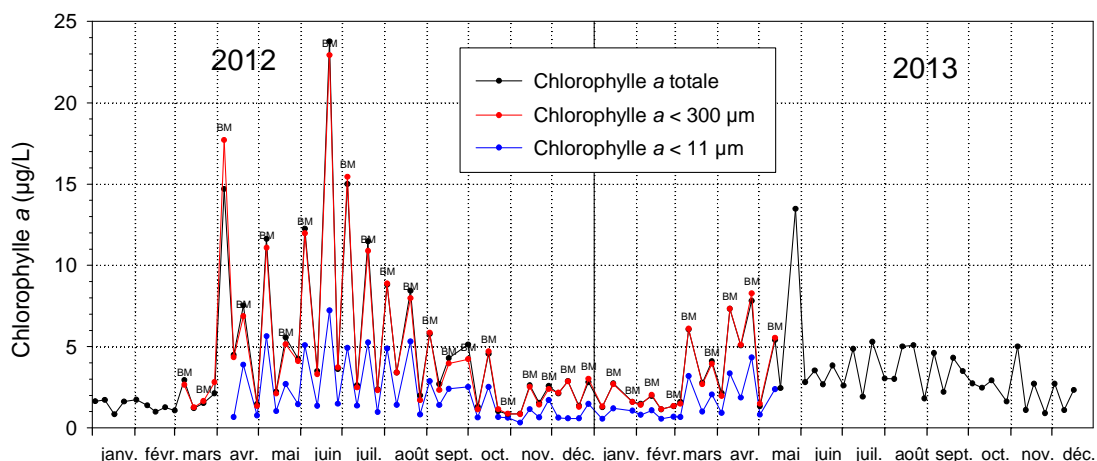


Figure 7 - Evolution de la concentration en chlorophylle *a* de différentes fractions à Compridan d'avril 2012 à mai 2013.

Le pourcentage représenté par la chlorophylle $<11 \mu\text{m}$ varie autour de 50 %. Il est le plus souvent compris entre 40 et 60 % (Figure 8). Il ne montre pas une tendance saisonnière ou tidale marquée même si les valeurs les plus fortes de chlorophylle sont associées à des pourcentages (de chlorophylle $< 11 \mu\text{m}$) un peu plus faibles que la moyenne, de l'ordre de 30 à 40 %. Ces pourcentages de chlorophylle sont du même ordre que ceux rapportés par Guillocheau (1985) et un peu supérieurs à ceux de Glé (2007) (33%).

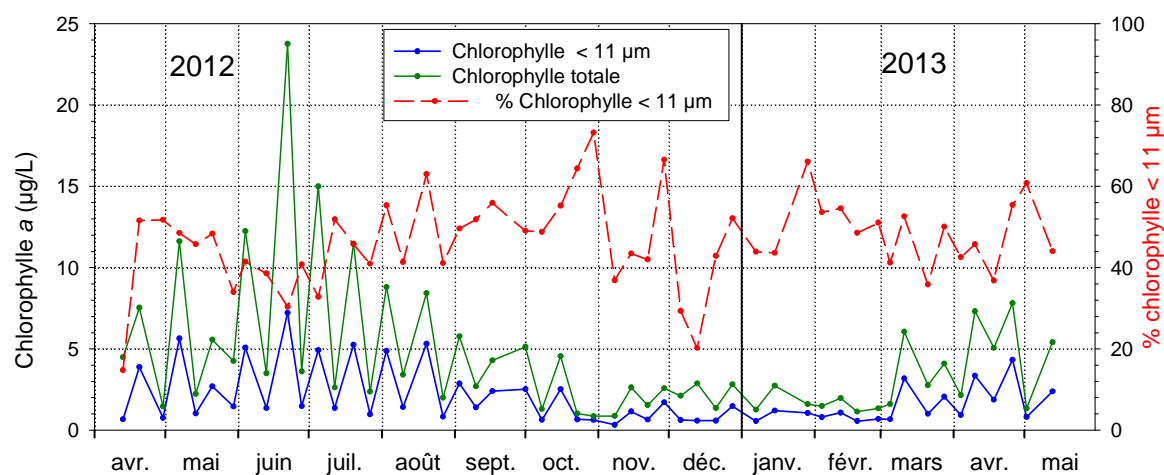


Figure 8 : Evolution de la concentration en chlorophylle de différentes fractions à Compridan d'avril 2012 à mai 2013.

Des analyses des différents types de chlorophylles (a, b, c) ont été réalisées par spectro-fluorimétrie sur des prélèvements de basse mer à Compridan en avril et mai 2016, afin de vérifier si ces fortes concentrations pouvaient être dues à une population

dominée par des Chlorophycées (algues vertes). En effet, alors que les Diatomées (algues brunes) renferment des chlorophylles a et c, les Chlorophycées contiennent des chlorophylles a et b dans des proportions d'environ 4/1.

Les résultats obtenus (Tableau 1) montrent que le rapport entre les chlorophylles a et b varie entre 10 et 19, indiquant que les chlorophycées ne sont pas dominantes lors des pics de chlorophylle de basse mer.

Tableau 1 : Concentrations en chlorophylles mesurées par spectro-fluorimétrie dans trois échantillons prélevés à la station Comprian.

Série	Station	Date de prélèvement	Chl a (µg/L)	Chl b (µg/L)	Rapport Chla/chlb	Chl c1+c2 (µg/L)
1	Comprian	07/04/2016	10.05	0.53	19.0	1.03
2	Comprian	20/04/2016	5.58	0.54	10.3	0.55
			5.33	0.50	10.7	0.53
3	Comprian	09/05/2016	7.36	0.39	18.9	0.87
			6.85	0.37	18.5	0.80

Ces résultats confirment que le phénomène étudié est d'origine particulière, engendré à part égale par des particules de taille inférieure et supérieure à 11 µm. Il ne survient qu'une partie de l'année, à partir du printemps pour se prolonger plus ou moins selon les années jusqu'à l'automne. Il concerne plus intensément la station « Comprian » que les autres stations. Il est accompagné de pourcentages en chlorophylle active un peu plus élevés que le reste de l'année qui représentent donc un matériel peu dégradé.

2.1.2. Les matières en suspension (MES) et la turbidité

La figure 9 montre qu'à Comprian les pics de chlorophylle *a* sont toujours associés aux pics de matières en suspension qui sont observés à basse mer. En revanche, les valeurs très élevées de MES ne sont pas toujours accompagnées de fortes valeurs de chlorophylle, en particulier de septembre 2012 à février 2013.

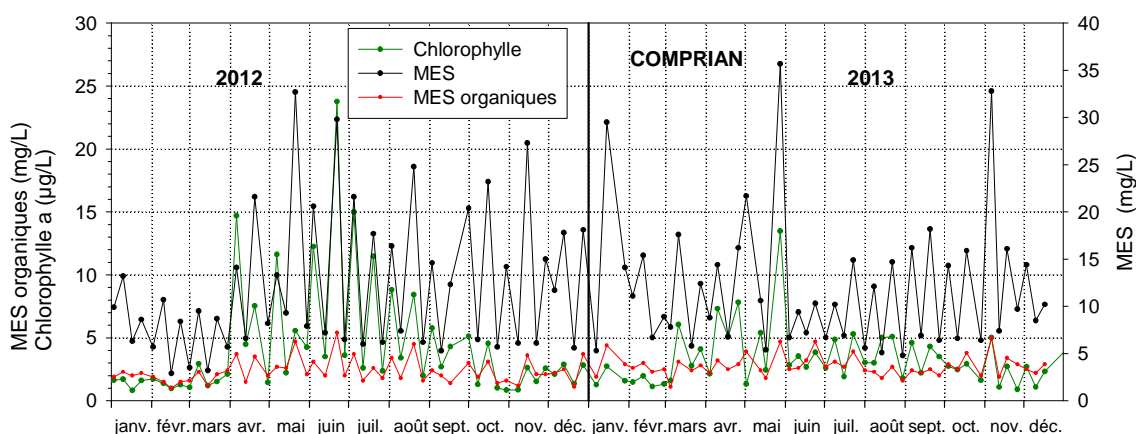


Figure 9 : Evolution de la teneur en chlorophylle *a*, MES et MOP à Comprian en 2012 et 2013.

Les MES organiques montrent aussi des pics aux basses mers mais pas de valeurs plus fortes lors des pics de chlorophylle. Il n'y a donc pas de lien direct entre chlorophylle et MES organiques. On n'observe pas non plus de relation entre la chlorophylle et le pourcentage de MES organiques. En effet, celui-ci représente en moyenne 25 % des MES et cette proportion ne varie que peu dans le temps. De plus, si on sépare basse mer et pleine mer, ce pourcentage est respectivement de 20 et 30 % donc plus faible à basse mer.

Ainsi, l'hypothèse selon laquelle la chlorophylle aurait pour origine des débris végétaux mal dégradés, présents toute l'année dans le sédiment et remis en suspension, n'est pas validée. L'évolution des MES est en effet sous la dépendance des vents et des coefficients de marée élevés favorisant la remise en suspension du sédiment tandis que les valeurs élevées à la fois de chlorophylle et de MES s'observent seulement aux périodes où l'éclairement est suffisant pour permettre la production primaire³, du moins en 2012.

Si l'on compare maintenant les stations entre elles (Figure 10), on observe qu'elles présentent une évolution parallèle en dents de scies correspondant alternativement aux basses mers (maximums) et aux pleines mers (minimums). A Comprian, les valeurs sont plus élevées qu'aux deux autres stations, particulièrement à basse mer. En revanche, il y a peu de différence entre les stations Jacquets et Bouée 13.

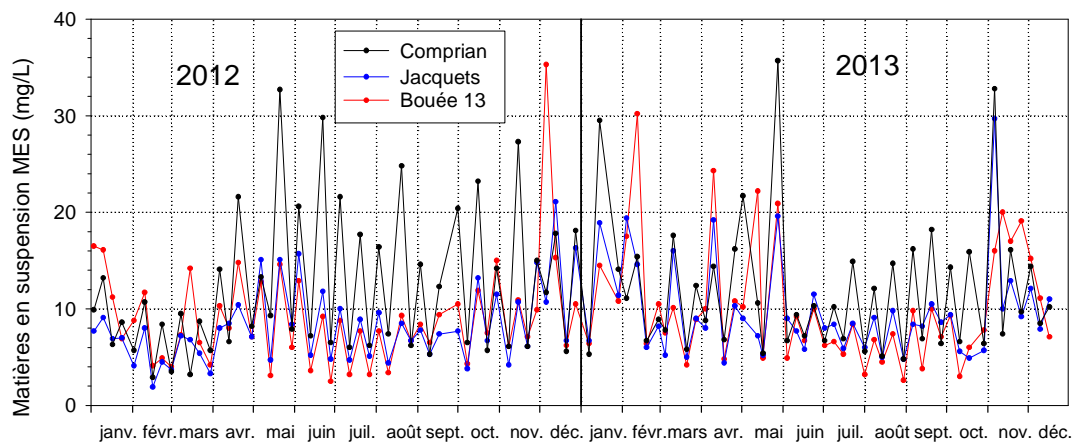


Figure 10 : Evolution de la teneur en MES dans les 3 stations en 2012 et 2013.

Le pourcentage de matière organique dans les matières en suspension est quant à lui très similaire dans les trois stations (Figure 11).

³ La production primaire concerne aussi les macroalgues vertes (Monostromes, ulves,...) et les zostères dont des débris pourraient se trouver dans les MES. Cependant, les faibles concentrations en chlorophylle *b* mesurées dans quelques échantillons n'accréditent pas cette hypothèse (cf. NB 2.1.1.).

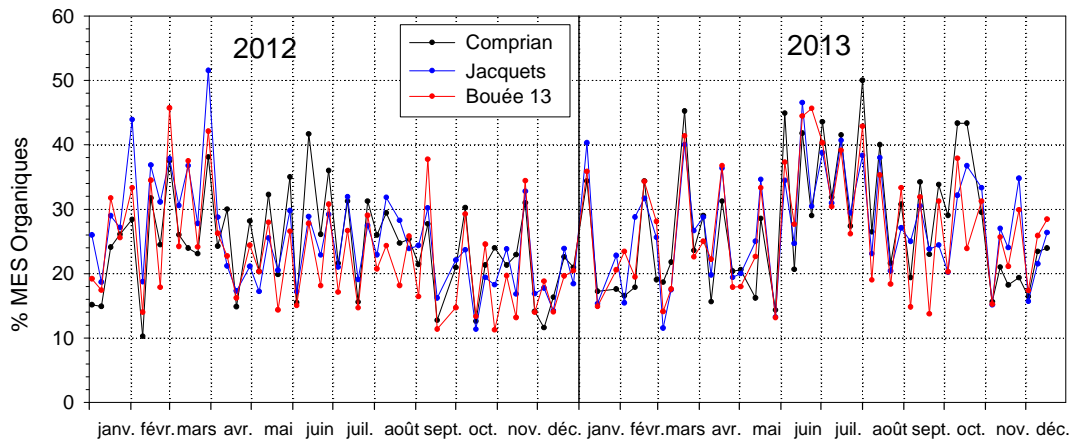


Figure 11 : Evolution du pourcentage de MES organiques dans les MES aux 3 stations en 2012 et 2013.

Comme les MES mais de façon encore plus marquée, la turbidité est plus élevée à Comprian que dans les autres stations (Figure 12) sans doute du fait d'une plus grande concentration en matière organique dissoute colorée en provenance de l'Eyre à cette station (Paolin, 2012).

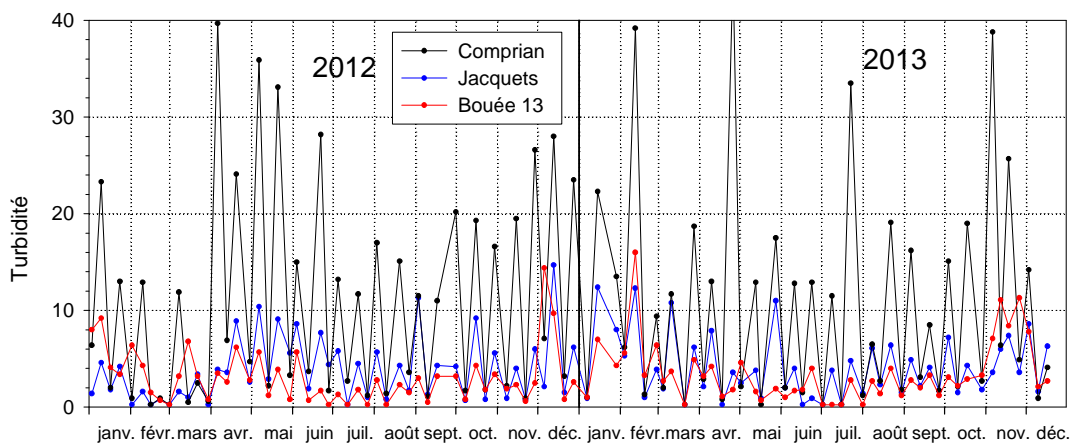


Figure 12 : Evolution de la turbidité (NTU) dans les 3 stations en 2012 et 2013.

En conclusion, la station « Comprian » présente plus de MES, de turbidité et de chlorophylle a que la station Bouée 13 tandis que la station des Jacquets montre des valeurs de turbidité et de concentrations en chlorophylle intermédiaires, et des valeurs de MES équivalentes à celles de Bouée 13.

2.2. Microphytoplancton

Les dénombrements phytoplanctoniques ont été effectués d'avril à octobre 2012 puis de mars à mi-mai 2013, pendant la survenue du phénomène étudié, sur les échantillons récoltés à basse et à pleine mer à la station « Comprian » et uniquement à basse mer sur les deux autres stations.

A Comprian, les plus forts effectifs sont souvent dénombrés à pleine mer (Figure 13) et ne se traduisent pas par les valeurs les plus fortes de chlorophylle (13 avril 2012 : 350 cell./mL, 14 mai 2012 : 164 cell./mL, 10 août 2012 : 92 cell./mL, 21 mars 2013 : 94 cell./mL). Il faut noter que ces abondances ne sont pas très élevées.

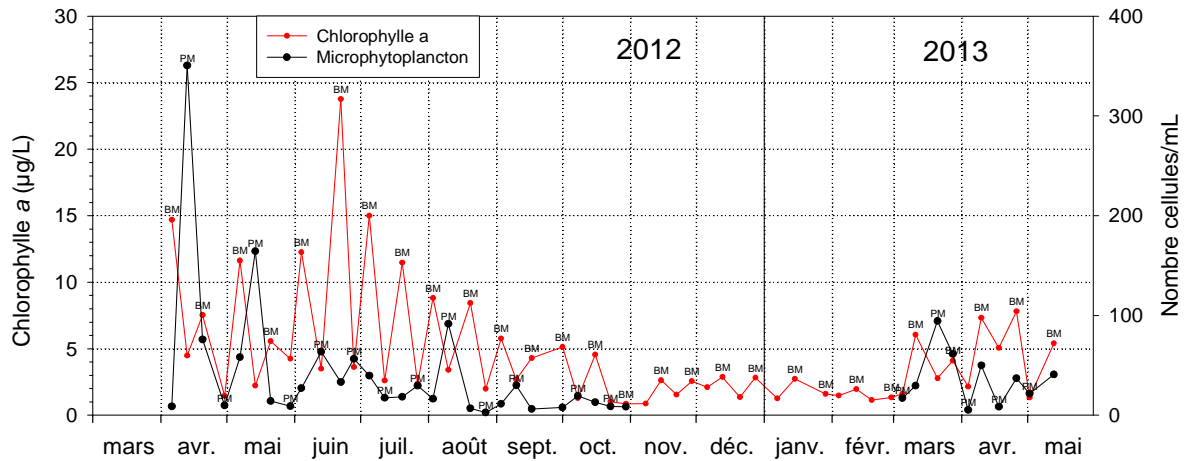


Figure 13 : Evolution des effectifs microphytoplanctoniques et de la chlorophylle *a* à la station Comprian en 2012 et 2013.

Les effectifs microphytoplanctoniques ne semblent donc pas pouvoir expliquer les fortes concentrations en chlorophylle *a* observées à basse mer (Figure 13). En particulier en juin 2012, les quelques dizaines de milliers de cellules/L ne paraissent pas en rapport avec des valeurs de plus de 10 et 20 µg/L de chlorophylle.

Cependant, les espèces microphytoplanctoniques pouvant présenter des tailles très différentes (quelques dizaines à quelques centaines de µm), il est intéressant de les convertir en biovolumes puis en contenu en carbone pour mieux étudier leur lien avec les concentrations en chlorophylle. En assimilant leurs formes à des cylindres ou à des sphères, le biovolume de chaque espèce peut être calculé en moyenne. Les biovolumes utilisés ici, compris entre 180 µm³ (*Skeletonema costatum*) et 100 000 µm³ (*Stephanopyxis*) sont soit repris de Guillocheau (1985) pour le Bassin d'Arcachon, soit ont été calculés à partir de mesures moyennes estimées au microscope lors des comptages.

Les biomasses carbonées du microphytoplancton ont ensuite été calculées, à partir des biovolumes (µm³), selon les équations de Menden-Deuer et Lessard (2000) :

- pour les diatomées⁴ $\text{pgC/cellule} = 0,288 * \text{volume}^{0,811}$
- pour les autres groupes $\text{pgC/cellule} = 0,216 * \text{volume}^{0,939}$

Signalons cependant que les biovolumes utilisés dans ces équations sont ceux correspondant à du matériel vivant et qu'un biais peut-être introduit ici dans la mesure où nos biovolumes ont été calculés sur du matériel fixé au Lugol.

⁴ Seules les diatomées sont significativement moins denses en carbone que les autres groupes phylogénétiques (Mende-Deuer et Lessard, 2000).

Les biovolumes et les contenus en carbone du microphytoplancton semblent pouvoir expliquer le lien avec la chlorophylle pour les blooms de basse mer de mai à juillet (Figures 14 et 15). Ceci est dû à la présence, en plus grande quantité à basse mer qu'à pleine mer, d'espèces de volume important comme *Odontella mobiliensis* et *O. regia* et/ou *Lithodesmium undulatum*. Cependant, le bloom de pleine mer de *L. undulatum* du 10 août 2012 non accompagné d'un pic de chlorophylle ou de phaeopigments, indiquerait que la présence d'espèces de grande taille n'expliquerait qu'en partie les fortes valeurs de chlorophylle à basse mer.

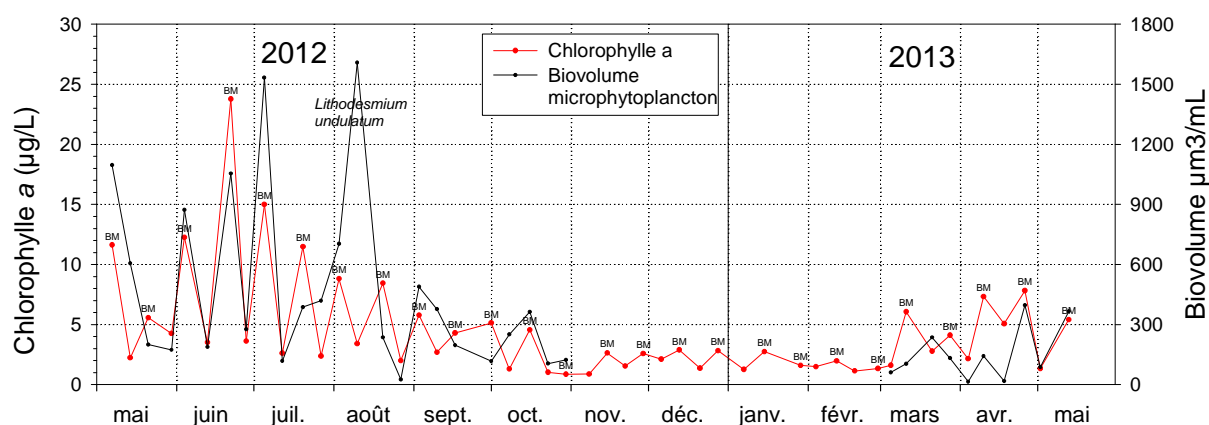


Figure 14 : Evolution des biovolumes microphytoplanctoniques et de la chlorophylle *a* à la station Comprian en 2012 et 2013 (biovolumes).

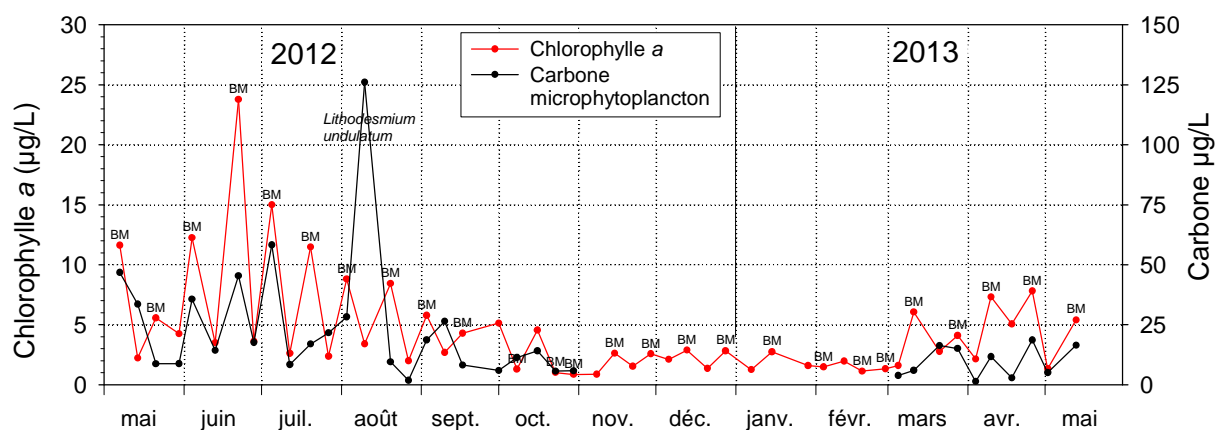


Figure 15 : Evolution du contenu microphytoplanctonique en carbone et de la chlorophylle *a* à la station Comprian en 2012 et 2013.

Des comptages réalisés le 6 avril 2012 avaient mis en évidence de forts effectifs de Ciliés associés à une valeur de 14,70 µg/L de chlorophylle *a*, les effectifs microphytoplanctoniques étant par ailleurs très faibles (8 900 cell./L). La piste de la présence de mixotrophes, comme ceux du genre *Mesodinium*, pouvant expliquer les fortes valeurs de chlorophylle *a* donc été envisagée. Au regard de la série mai 2012 à mai 2013 (Figure 16), il apparaît nettement que cette hypothèse ne peut être retenue,

sauf éventuellement ponctuellement. En effet, les forts effectifs de Ciliés sont le plus souvent observés à pleine mer en particulier en mai et juin 2012.

Ce n'est pas toujours le cas, comme en mars 2013, où les maximums se situent aux basses mers.

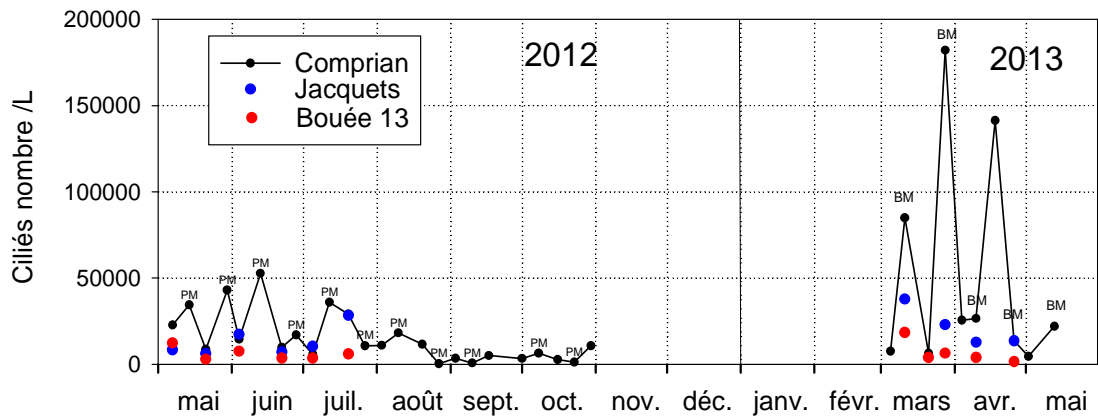


Figure 16 : Evolution des effectifs de Ciliés dénombrés aux 3 stations.

En conclusion, les pics de chlorophylle observés à basse mer ne sont pas expliqués par de forts effectifs microphytoplanctoniques, toutes espèces confondues. En revanche, les échantillons de basse mer contenant plus d'espèces de grande taille, des biovolumes et des concentrations en carbone phytoplanctonique élevés accompagnent le plus souvent les pics de chlorophylle de basse mer.

2.3. Pico- et nanoplancton

2.3.1. Les effectifs

Les picoprocaryotes (*Synechococcus*) sont plus abondants à pleine mer (Figure 17). Ce résultat est conforme à ce qui pouvait être attendu, sachant que l'origine de ce groupe est océanique. Ils sont ainsi plus abondants à la station Bouée 13 (en moyenne 10 000 cell./mL), et globalement équivalents aux deux autres stations (en moyenne 3 à 4 000 cell./mL) avec ponctuellement des effectifs plus élevés aux Jacquets (en juin, juillet et août).

Les picoprocaryotes sont aussi plus abondants en période estivale. A l'entrée du bassin, où leur évolution saisonnière est très nette, ils augmentent début juin, se stabilisent ensuite jusqu'au mois d'août (entre 10 et 20 000 cell./mL) avant de nouveau augmenter brutalement à la fin de ce mois (50 000 cell./mL) puis décroître graduellement jusqu'à mi-novembre.

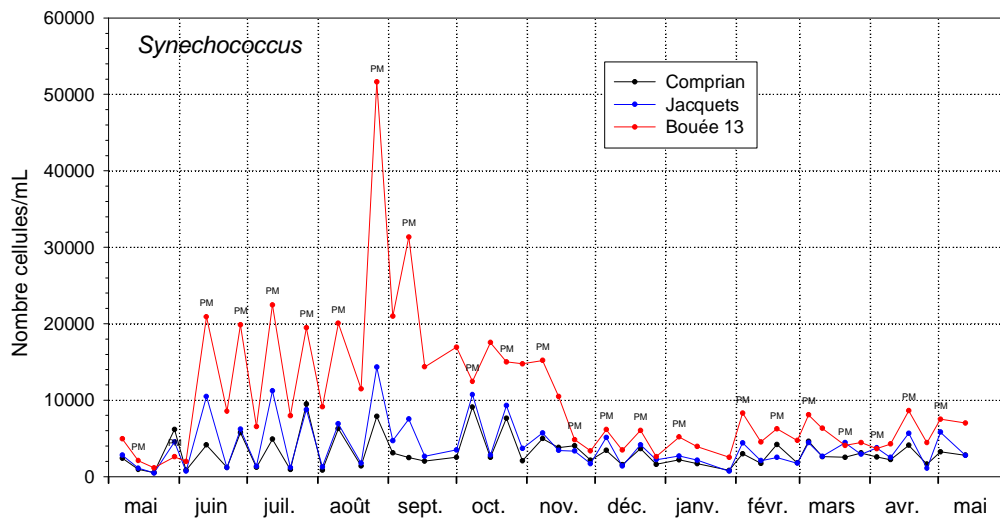


Figure 17 : Evolution des effectifs de *Synechococcus* aux trois stations de mai 2012 mai 2013.

Les Cryptophycées ont une distribution plus erratique même si, comme *Synechococcus*, elles présentent globalement des effectifs plus élevés à pleine mer. Cependant, à l'inverse de ceux-ci, elles sont plus abondantes dans les stations internes (Figure 18).

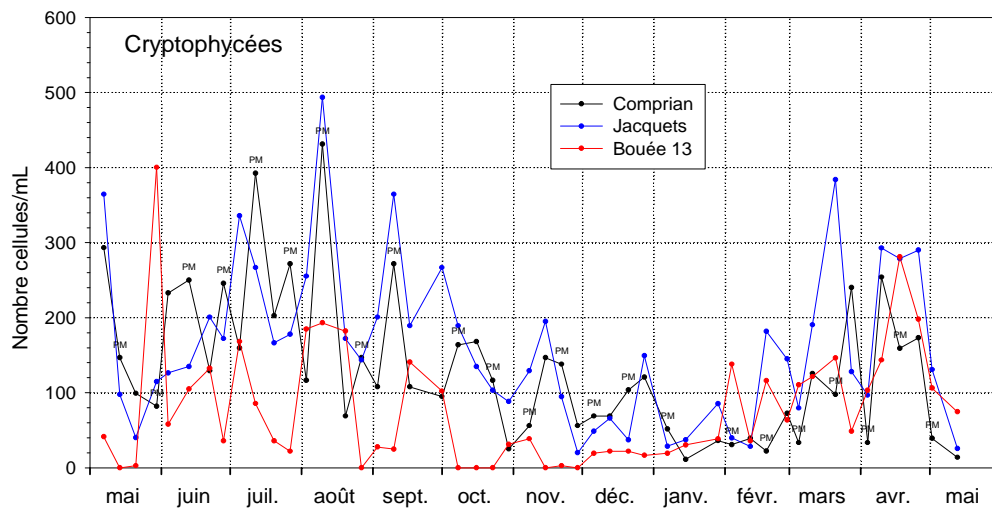


Figure 18 : Evolution des effectifs de Cryptophycées aux trois stations de mai 2012 mai 2013.

A l'inverse, les picoeucaryotes et les nanoeucaryotes présentent les concentrations les plus fortes à basse mer (Figures 19 et 20).

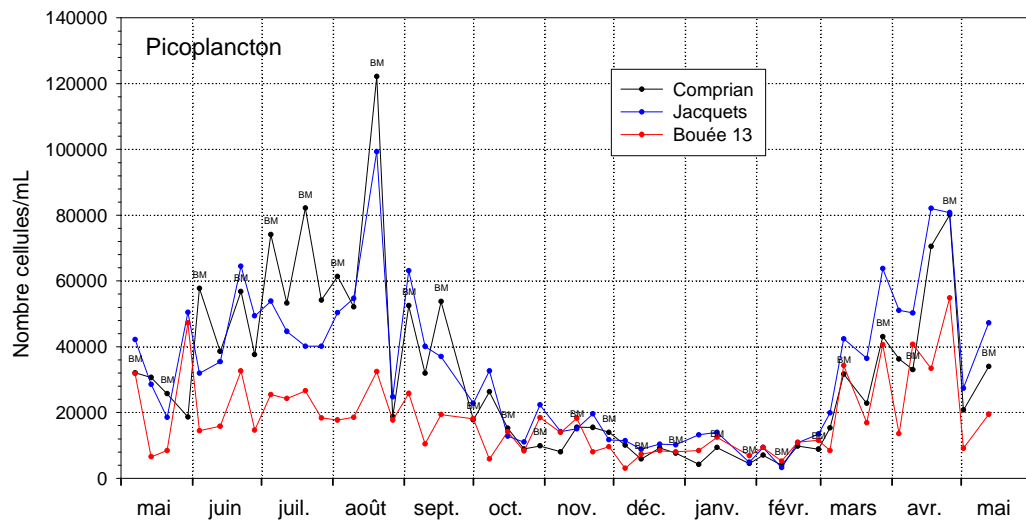


Figure 19 : Evolution des effectifs de picoeucaryotes aux trois stations de mai 2012 mai 2013.

Les picoeucaryotes sont plus abondants dans les stations internes que dans la station sous influence océanique, de mai à mi-octobre 2012 puis de mars à mai 2013. Ils varient conjointement dans ces deux stations, avec parfois des effectifs plus élevés à Comprian (juillet 2012) ou aux Jacquets (mars-avril 2013).

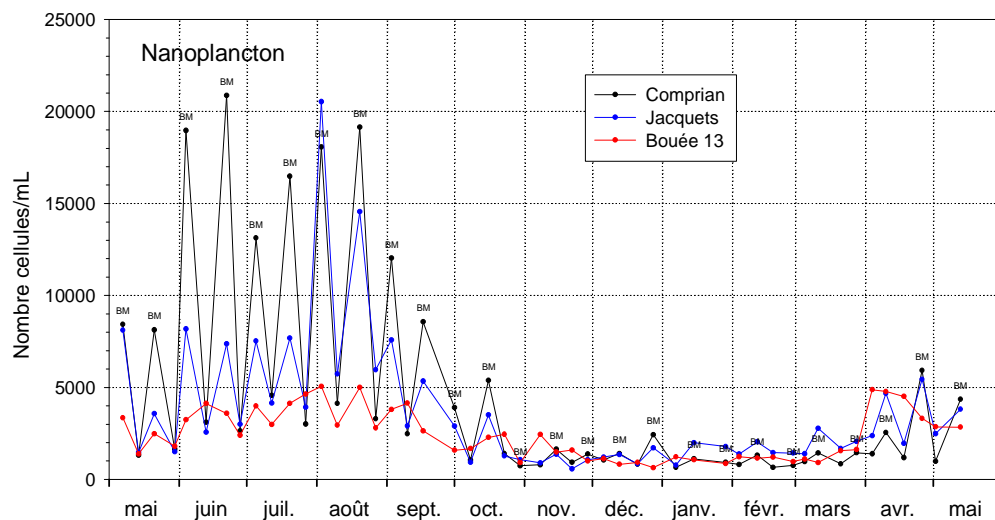


Figure 20 : Evolution des effectifs de nanoeucaryotes aux trois stations de mai 2012 mai 2013.

De même, les nanoeucaryotes sont plus abondants dans les deux stations internes de mai à mi-octobre et de façon moindre fin avril-début mai 2012. Leurs effectifs sont en moyenne 10 fois inférieurs à ceux des picoeucaryotes mais leur fluorescence 10 fois supérieure (Tableau 2). Ces deux paramètres se compenseraient en quelque sorte. En revanche, la propriété de diffusion aux grands angles (SSC), rendant compte de la forme et de la densité des particules, est 25 fois supérieure en moyenne pour les nanoeucaryotes. Il en résulterait que seul ce dernier groupe cytométrique peut contribuer de façon significative à la chlorophylle a .

Tableau 2 : Caractéristiques moyennes des groupes « cytométriques » des 3 stations de mai 2012 à mai 2013.

	Station	Nombre/mL	SSC	FL3
<i>Synechococcus</i>	Comprian	3 200	0,07	-
	Jacquets	4 000	0,08	-
	Bouée 13	10 200	0,08	-
Picoeucaryotes	Comprian	32 000	0,29	0,38
	Jacquets	33 000	0,31	0,31
	Bouée 13	18 000	0,29	0,29
Nanoeucaryotes	Comprian	4 500	7,11	4,27
	Jacquets	3 700	7,37	3,45
	Bouée 13	2 400	7,68	4,39
Cryptophycées	Comprian	130	14,26	-
	Jacquets	160	9,01	-
	Bouée 13	80	9,55	-

SSC : Side Scatter (granularité relative) FL3 : Intensité relative de fluorescence rouge

2.3.2. Les biovolumes et les contenus en carbone

Les groupes cytométriques présentant des effectifs et des tailles très différents, il est nécessaire de les convertir en biovolumes puis en contenu en carbone pour pouvoir apprécier leur contribution à la biomasse phytoplanctonique totale.

Le calcul du biovolume est une étape délicate car peu documentée et sujette à une grande variabilité selon la méthode adoptée.

Deux modes de calcul ont été appliqués dans cette étude.

- Le premier se base sur des biovolumes estimés en assimilant les cellules algales à des sphères de diamètre moyen respectif 1, 2 et 7,3 μm correspondant à des volumes de 0,5 μm^3 (*Synechococcus*), 4 μm^3 (picoeucaryotes) et 200 μm^3 (nanoeucaryotes et Cryptophycées).
- Le second est fait en utilisant les résultats SSC fournis par le cytomètre en flux en les assimilant à un diamètre. Le biovolume calculé pour chaque groupe cytométrique est alors variable pour chaque prélèvement.

Dans les deux cas, le contenu en carbone est ensuite calculé selon l'équation de Menden-Deuer et Lessard (2000) :

$$\text{pgC/cellule} = 0,216 * \text{volume}^{0,939}.$$

Les résultats obtenus peuvent être assez différents selon l'estimation du biovolume (Tableau 3).

Tableau 3 : Facteurs de conversion en carbone pgC/cellule.- * Valeurs de la médiane

	Pan et al. (2007) ¹ <i>in Salvo</i> (2010) ²	Cette étude Volume fixe (1)	Cette étude Volume variable (2)
<i>Synechococcus</i>	0,11 ¹	0,11	< 0,001*
Picoeucaryote	1,50 ¹	0,79	0,004*
Nanoeucaryote	24,87 ¹	31,27	30,44*
Cryptophycée	15,30 ²	31,27	46,39*

Les résultats issus du premier calcul (1) montrent que les *Synechococcus* (< 1%) et les Cryptophycées (environ 4%) sont négligeables et que les nanoeucaryotes (76%) et les picoeucaryotes (19%) contribuent en moyenne à l'essentiel du carbone de la population cytométrique (95%). De surcroît, ces deux derniers groupes sont plus abondants à basse mer donc *a priori* les plus impliqués dans les fortes valeurs de chlorophylle.

La proportion des picoeucaryotes (les *Synechococcus* étant négligeables) peut être comparée aux résultats de Glé (2007) concernant la part de chlorophylle représentée par la fraction de taille < 2 µm. Les deux valeurs s'avèrent équivalentes (respectivement 19 et 21 % en moyenne).

Dans le second calcul (2), la prédominance des nanoeucaryotes (près de 85%) est encore plus marquée, les picoeucaryotes ne représentant plus que 0,15% du total tandis que les Cryptophycées prennent une place plus importante (15%).

Seuls les résultats issus du premier calcul seront pris en compte dans la suite de ce travail, les seconds paraissant trop minimiser la part du picoplancton.

L'évolution des contenus en carbone des différentes catégories cytométriques dans les 3 stations est présentée figure 21.

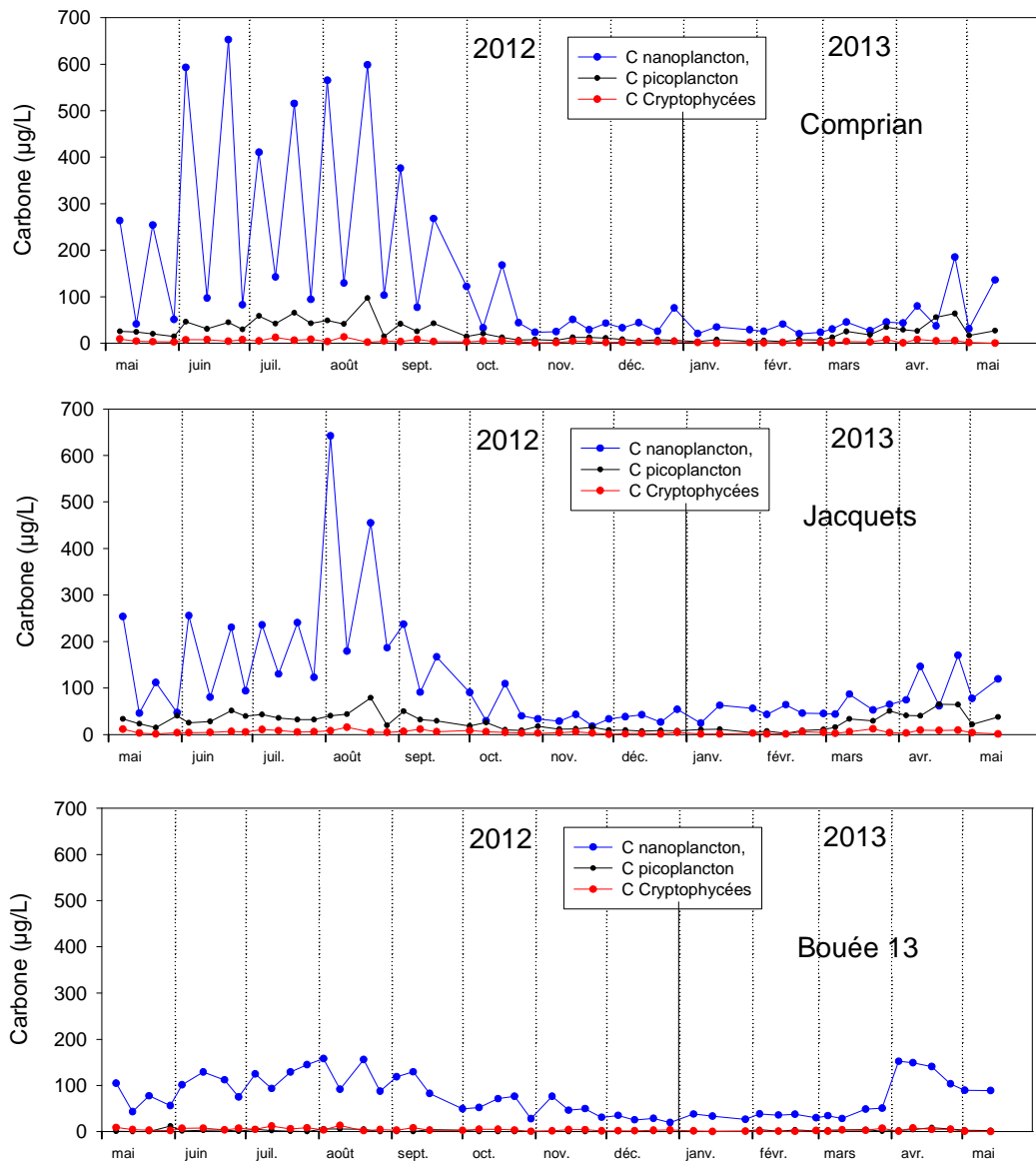


Figure 21 : Evolution du contenu en carbone du picoplancton, du nanoplancton et des Cryptophycées dans les 3 stations.

Ces résultats confirment la prépondérance du nanoplancton dans les 3 stations, notamment dans les zones internes.

2.3.3. La fluorescence (FL3)

Il a semblé intéressant d'analyser les résultats de fluorescence rouge (FL3) des nano- et picoeucaryotes obtenus en cytométrie, afin de déterminer notamment si la turbidité pouvait avoir une influence positive⁵ sur les contenus en chlorophylle de ces deux groupes de populations.

La fluorescence des pico et nano eucaryotes est variable dans le temps, globalement plus élevée en automne et en hiver pour les premiers (Figure 22), et plus forte de mai à juillet 2012 pour les seconds (Figure 23).

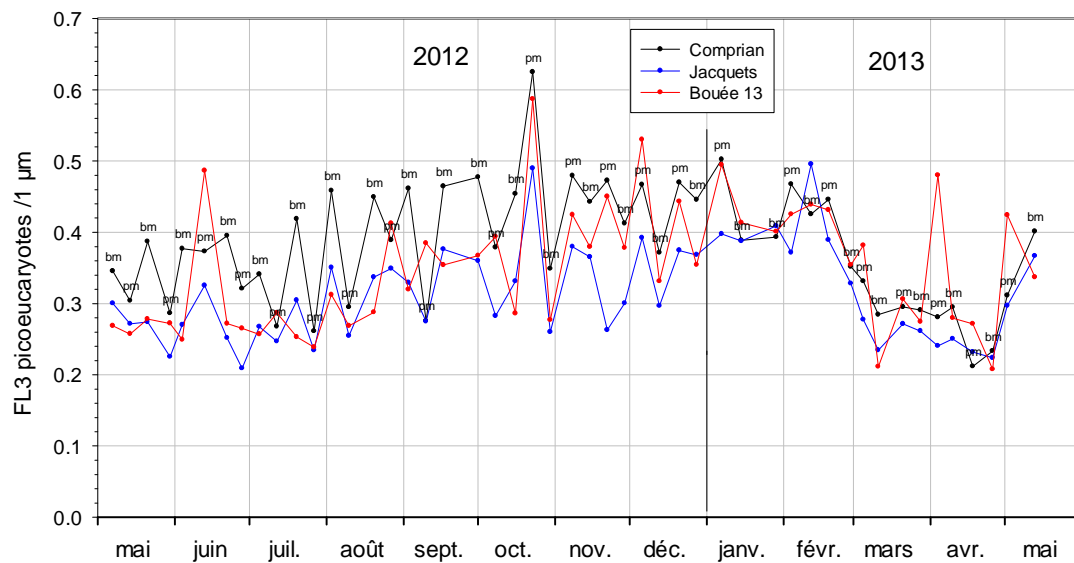


Figure 22 : Evolution de la FL3 des picoeucaryotes dans les 3 stations.

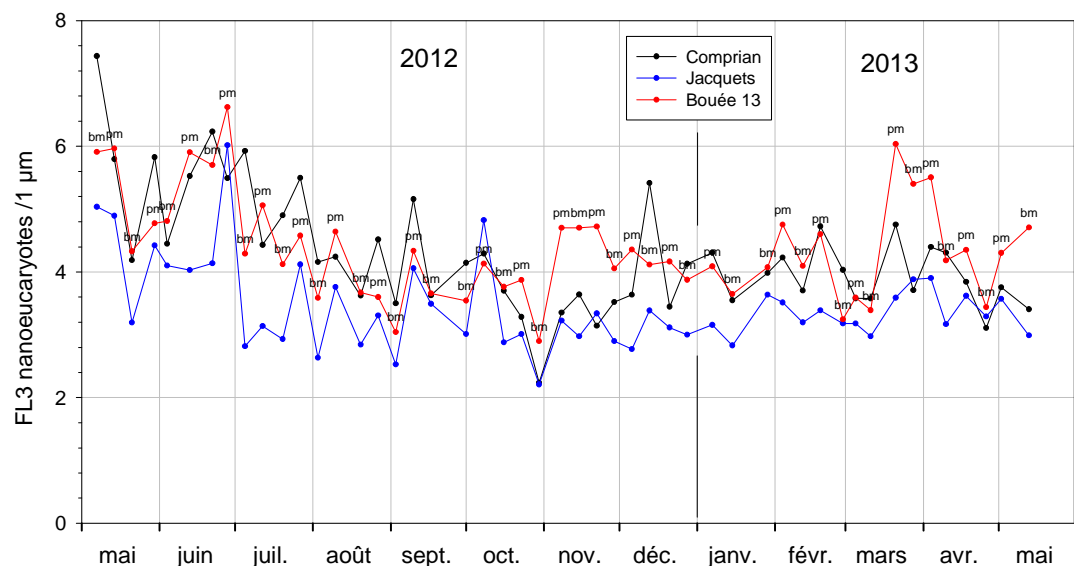


Figure 23 : Evolution de la FL3 des nanoeucaryotes dans les 3 stations.

⁵ Influence positive qui pourrait s'expliquer de deux façons : 1. Remise en suspension du sédiment s'accompagnant d'un apport en nutriments favorable au développement algal, 2. MES élevées se traduisant par une plus faible pénétration lumineuse compensée par de plus fortes concentrations en chlorophylle par cellule.

Par ailleurs, la fluorescence des nanoeucaryotes s'avère généralement plus faible à la station Jacquets qu'aux stations Comprian et Bouée13, tandis que les teneurs en MES, notamment à basse mer, sont plus élevées uniquement à la station Comprian.

Enfin, la comparaison des valeurs moyennes obtenues à pleine mer et à basse mer (teneurs en MES plus élevées) pour ces deux groupes ne permet pas de mettre en évidence une différence significative des FL3 dans ces deux situations de marée.

Il semble donc que les variations de fluorescence des cellules des groupes de pico et nanoeucaryotes ne sont pas expliquées par celles de la turbidité ou des teneurs en MES.

2.4. Composition de la matière organique particulaire (MOP)

2.4.1. Carbone Organique Particulaire (COP)

Le carbone organique particulaire (COP), qui caractérise la matière organique dans les matières en suspension, présente, comme les MES organiques (Figure 9), des valeurs plus élevées à basse mer qu'à haute mer (Figure 24). Ce paramètre ne présente pas un cycle saisonnier très marqué ni de différences importantes dans les trois stations hormis en début de période d'étude pendant les basses mers, avec de plus fortes valeurs à la station Comprian.

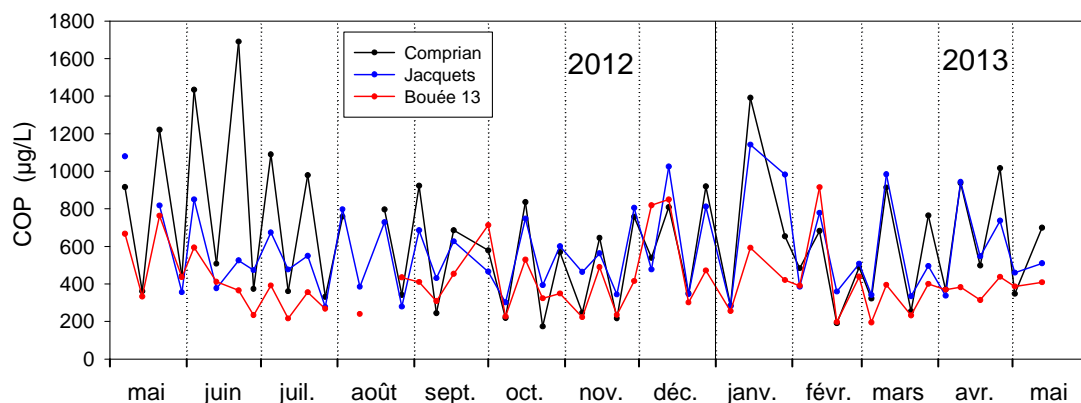


Figure 24 : Evolution de la teneur en COP aux trois stations de mai 2012 mai 2013.

2.4.2. Rapport C/N

Le rapport C/N est généralement compris entre 6 et 10 mol.mol⁻¹ pour le phytoplancton (valeur théorique de 6,6) et est >12 chez les végétaux supérieurs (Savoie *et al.*, 2003). Des valeurs élevées peuvent aussi correspondre à de la matière organique en état de dégradation car l'azote organique particulaire (NOP) est plus rapidement reminéralisé que le COP.

Le rapport C/N dans les trois stations correspond le plus souvent à celui du phytoplancton (Figure 25). Des exceptions notables s'observent cependant d'octobre à décembre 2012 à la station Jacquets où les valeurs sont supérieures à 10, et pour

quelques prélèvements ponctuels de la station Bouée 13 (en mai et juin 2012) et de la station Comprian (janvier 2013).

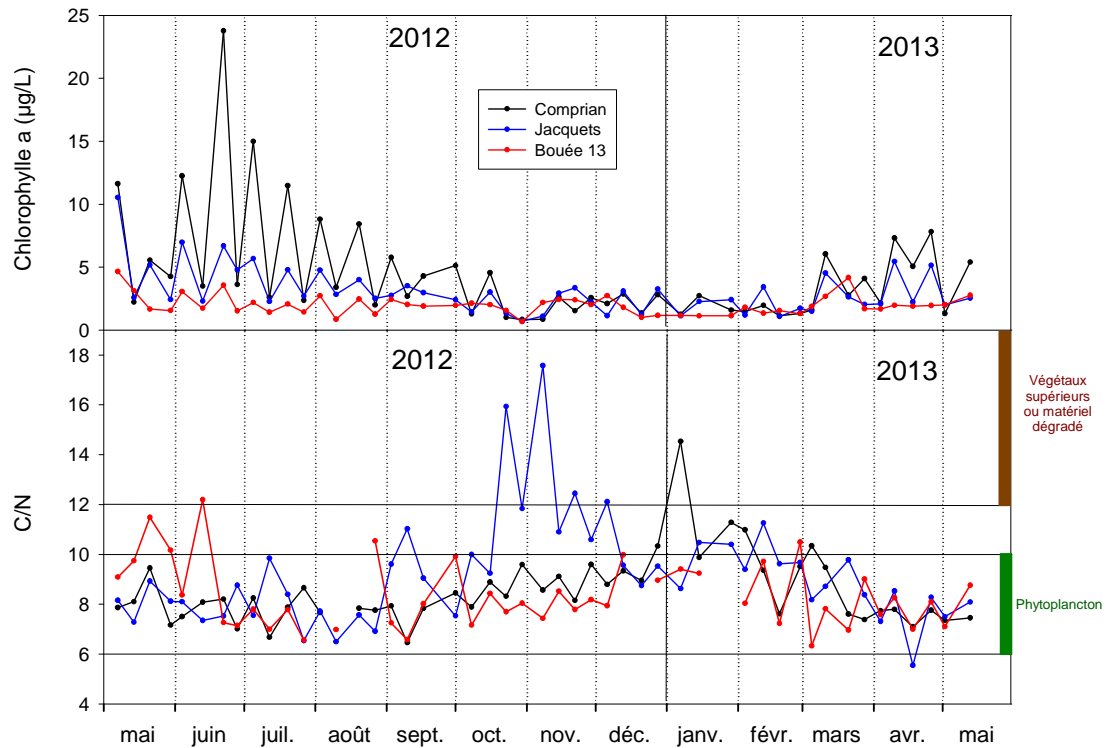


Figure 25 : Evolution de la chlorophylle *a* et du rapport C/N aux trois stations de mai 2012 à mai 2013.

2.4.3. Rapport COP/Chl

Le COP décrit l'ensemble de la MOP tandis que la chlorophylle *a* décrit les autotrophes (et les mixotrophes) non ou peu dégradés. Le rapport COP/Chl est ainsi un descripteur à la fois de l'importance relative des photo-autotrophes dans un mélange de matière et de leur état de fraîcheur ou de dégradation (la chlorophylle *a* se dégradant plus rapidement que le COP total).

Les valeurs classiquement utilisées (Savoye *et al.*, 2003) sont :

- COP/Chl \leq 100 phytoplancton vivant,
- 100 < COP/Chl < 200 MOP dominée par le phytoplancton,
- COP/Chl \geq 200 présence d'hétérotrophes, de mixotrophes et/ou de matériel fortement dégradé.

L'évolution de ce rapport est présentée figure 26. Plusieurs périodes peuvent être définies. Une période printanière et estivale (de mai à septembre 2012 puis de mars à mai 2013) où les valeurs sont comprises entre 100 et 200, indiquant une MOP dominée par le phytoplancton. Une période hivernale, de décembre 2012 à février

2013 où, à l'inverse, des valeurs nettement supérieures à 200 sont obtenues, indiquant la présence de matériel dégradé.

A la station Comprian, les pics de chlorophylle de basse mer de juin à août sont tous accompagnés de valeurs voisines ou inférieures à 100, indiquant une origine nettement phytoplanctonique de la chlorophylle. Il en est de même pour le prélèvement de pleine mer du 21 mars 2013, comportant une petite floraison de la diatomée *Guinardia delicatula*.

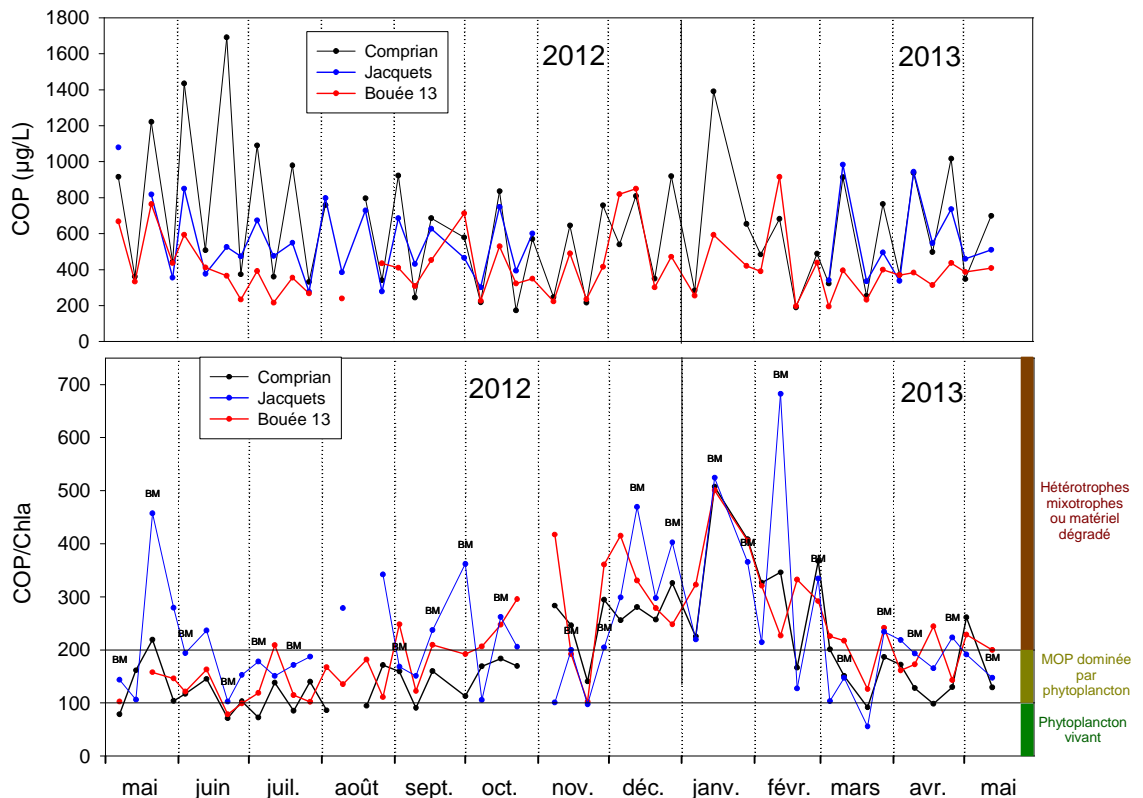


Figure 26 : Evolution de la teneur en COP et du rapport COP/chlorophylle *a* aux trois stations de mai 2012 à mai 2013.

2.4.4. Les rapports isotopiques de la matière organique particulaire

Le rapport des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est classiquement utilisé pour discriminer le matériel continental ($\leq -25\text{‰}$) du matériel marin ($\geq -24\text{‰}$). Le phytoplancton marin a généralement un $\delta^{13}\text{C}$ compris entre -24‰ et -18‰ et est souvent supérieur à -18‰ pour les macrophytes marins. En complément avec le $\delta^{15}\text{N}$ et/ou le rapport C/N, il permet de discriminer les différentes sources composant la MOP, voire même de quantifier la contribution relative de chaque source à l'ensemble de la MOP (par ex. Dubois *et al.*, 2012). Dans le bassin d'Arcachon, le phytoplancton possède un $\delta^{13}\text{C}$ compris entre $-23,5\text{‰}$ et $-19,1\text{‰}$, et un $\delta^{15}\text{N}$ généralement compris entre 3‰ et 6‰ (Liénart *et al.*, 2017).

Les rapports des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) obtenus dans cette étude ont des valeurs très proches pour les trois stations à basse mer (Figure 27), comme il a été déjà observé pour les rapports C/N. Ces valeurs correspondent à celles classiquement mesurées pour le phytoplancton du Bassin d'Arcachon. A pleine mer, les $\delta^{13}\text{C}$ sont plus négatifs principalement aux Jacquets et plus ponctuellement aux deux autres stations, en lien avec des valeurs du rapport C/N plus élevées. Ceci indique la présence de matériel continental.

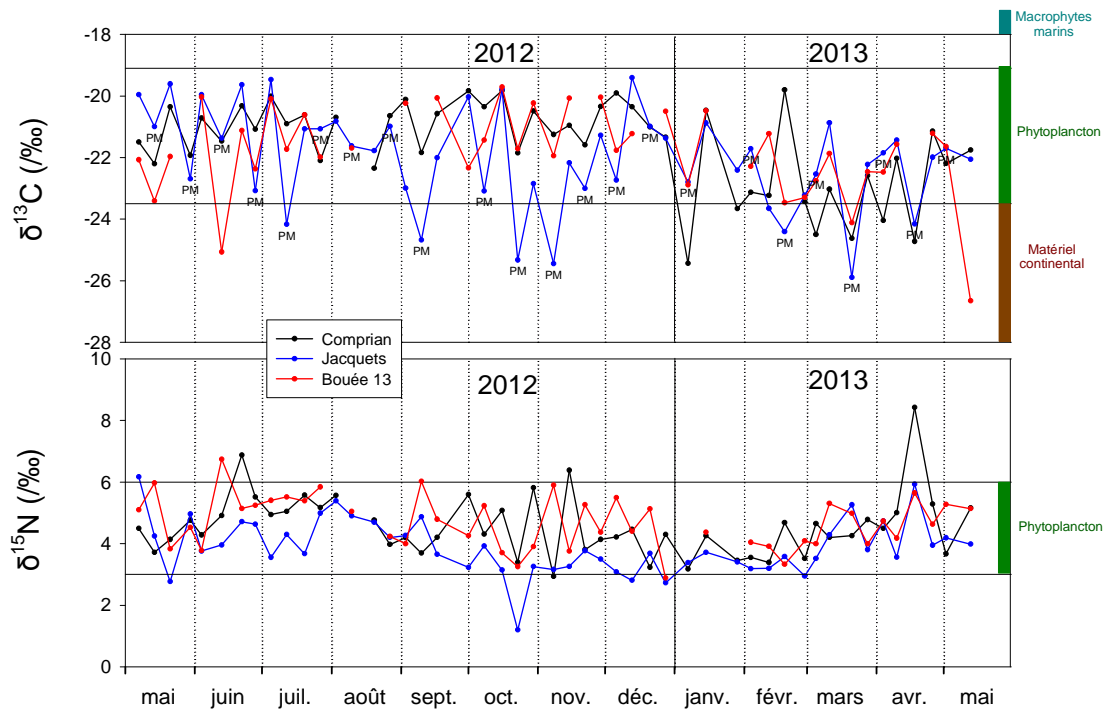


Figure 27 : Evolution des rapports des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) aux trois stations de mai 2012 à mai 2013.

2.4.5. Composition de la matière organique particulaire

Dans le Bassin d'Arcachon, les $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapport C/N permettent de discriminer les différentes sources de matière organiques présentes dans le milieu (phytoplancton, microphytobenthos, macroalgues, phanérogames, MOP continentale, MOP anthropique ; Figure 28). Les valeurs isotopiques et élémentaires de la MOP aux trois stations et aux deux conditions de marée varient principalement entre celles du phytoplancton, du microphytobenthos et du matériel continental, indiquant que ces trois sources constituent principalement la MOP (Figure 28).

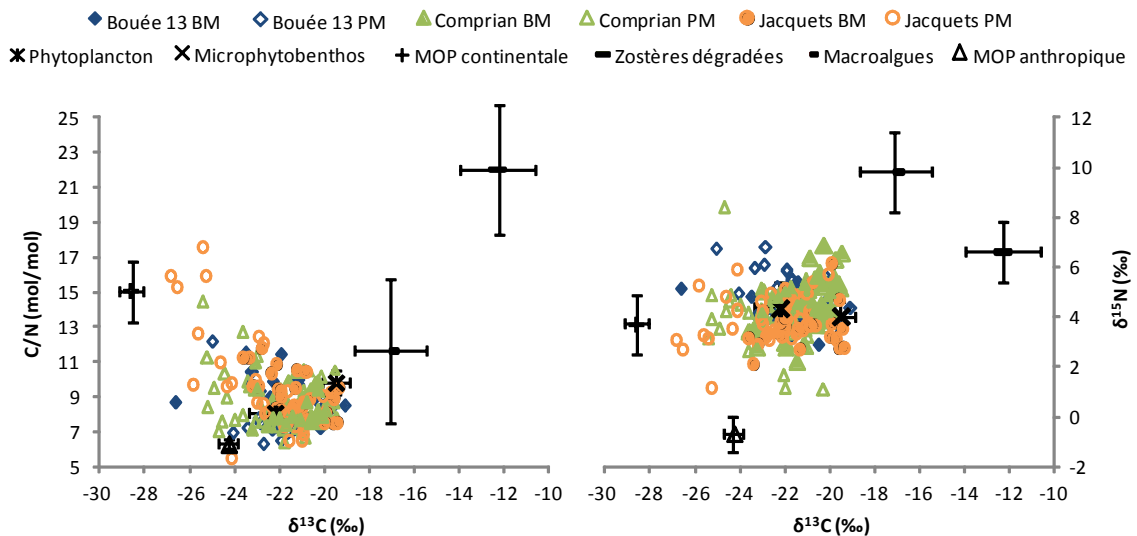


Figure 28 : Rapports isotopiques et élémentaires de la matière organique particulaire (symboles de couleur) et signatures isotopiques et élémentaires des sources potentielles de matière organique (symboles noirs ; les symboles correspondent à la moyenne et les barres aux écarts types ; d'après Dubois *et al.* (2012, 2014) et Liénart *et al.* (2017)).

Les rapports isotopiques et élémentaires ont permis d'estimer la contribution relative de chaque source à la matière organique particulaire (Figure 29). Il apparaît que le phytoplancton est la principale source de MOP aux trois stations et aux deux moments de marée étudiés. Le microphytobenthos et le matériel continental sont ensuite les sources les plus importantes, les macroalgues et les phanérogames ne contribuant que peu et de façon très ponctuelle à la MOP. Plus précisément, les données des échantillons de la station Comprian prélevés à basse mer lors des épisodes de forte concentration en chlorophylle sont, à une exception près, très largement dominées par les microalgues (plus de 75%), principalement le phytoplancton.

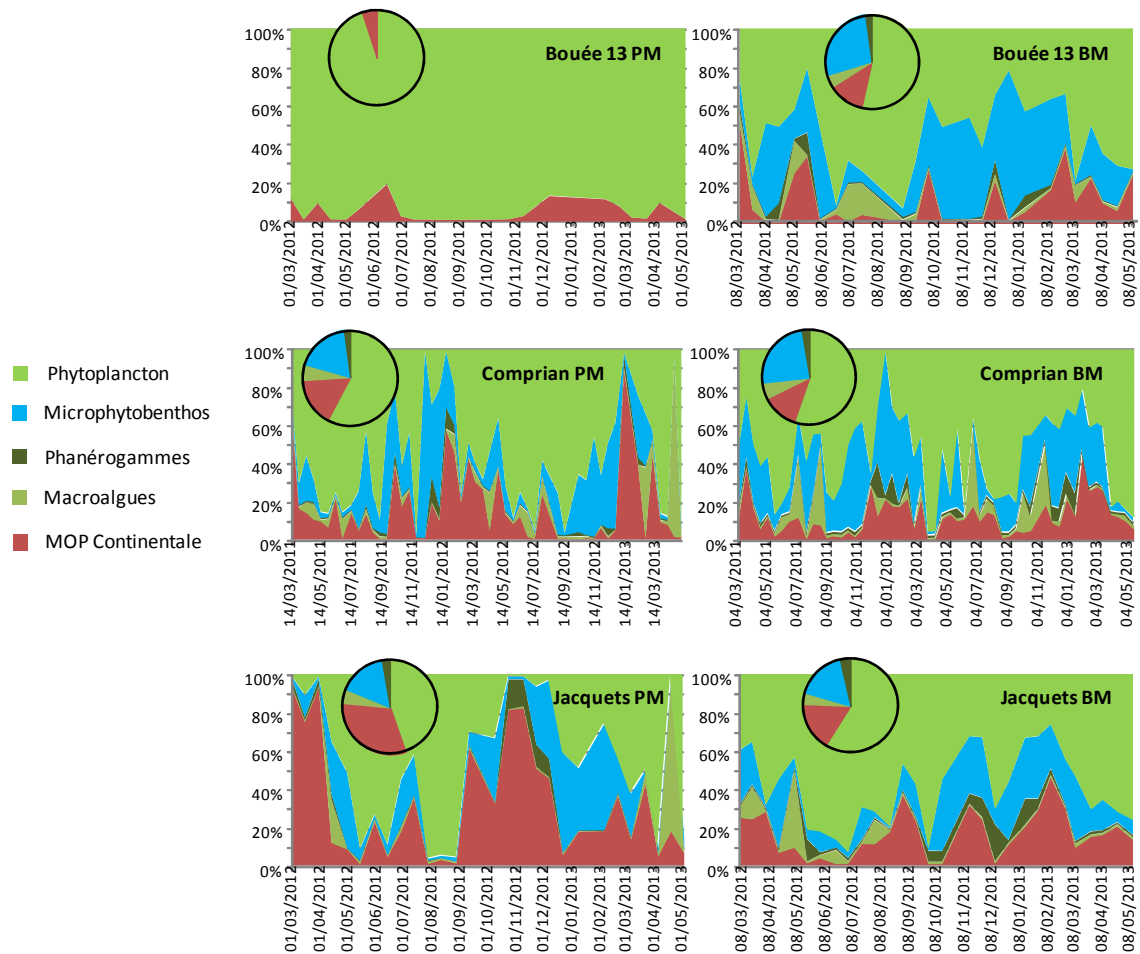


Figure 29 : Evolution temporelle et moyenne sur la période d'étude (camemberts) de la contribution relative de chaque source à la matière organique particulaire aux trois stations prospectées à basse mer et à pleine mer.

2.5. Discussion

Les résultats qui viennent d'être présentés convergent tous dans le sens d'une origine phytoplanctonique (microphytoplancton et microphytobenthos) des fortes teneurs en chlorophylle de basse mer observées en particulier à la station Comprian. Nous allons maintenant nous intéresser plus finement aux différentes formes de phytoplancton susceptibles de contribuer à la chlorophylle a . Rappelons que les taxons microphytobenthiques qui se trouvent dans la colonne d'eau sont tout à fait identifiables en microscopie optique. Ce sont principalement des diatomées des genres *Nitzschia*, *Navicula*, *Gyrosigma*, *Pleurosigma*.

2.5.1. Corrélations carbone et chlorophylle a à la station Comprian

Sur la figure 30 sont représentés les contenus en carbone du microphytoplancton et de l'ensemble des populations dénombrées en cytométrie en flux (« carbone cytométrique »), ainsi que leur somme à Comprian.

La contribution du microphytoplancton au carbone total est faible, s'élevant en moyenne à 10 %. C'est à pleine mer qu'elle atteint ses maximums (25, 32 et 39 %).

Le carbone des populations dénombrées en cytométrie en flux constitue quant à lui 90 % du carbone phytoplanctonique total.

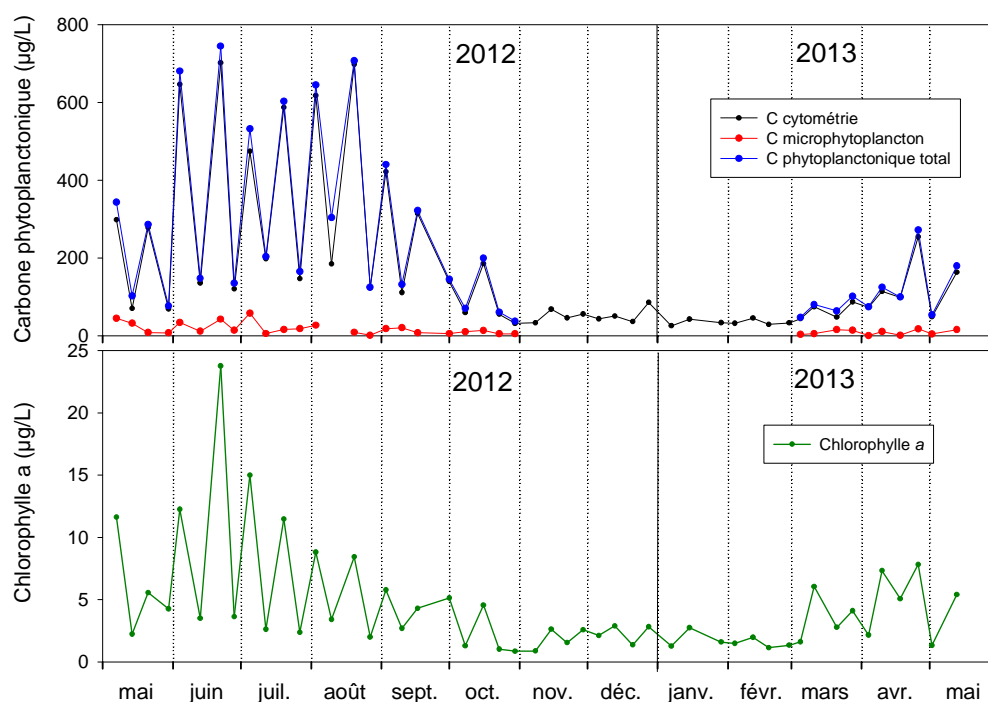


Figure 30 : Evolution des contenus en carbone du microphytoplancton, des populations dénombrées en cytométrie en flux, de leur somme et des teneurs en chlorophylle *a* de mai 2012 à mai 2013 à Comprian.

Carbone phytoplanctonique total et « carbone cytométrique » évoluent conjointement aux teneurs en chlorophylle *a* (Figure 30) avec de très bonnes corrélations liées aux fortes valeurs de basse mer (Figure 31).

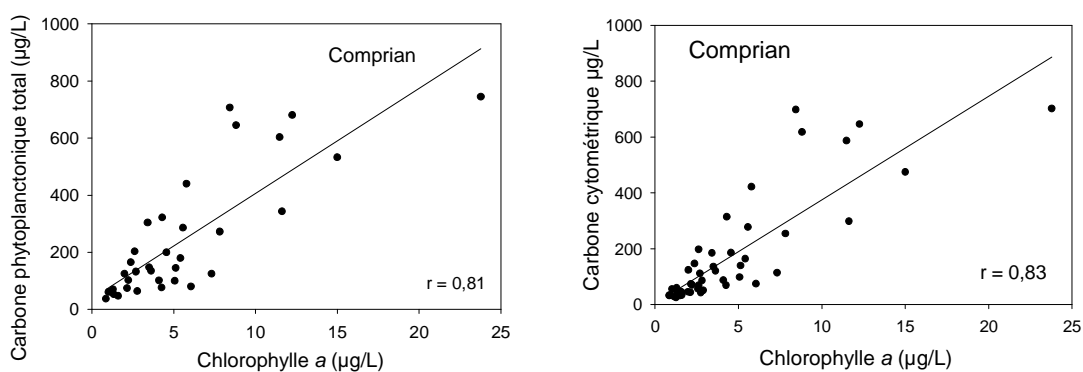


Figure 31 : Nuages de points chlorophylle *a* et contenus en carbone de toute la population microalgale et des populations dénombrées en cytométrie en flux de mai 2012 à mai 2013 à Comprian.

2.5.2. Corrélations carbone et chlorophylle a aux trois stations

Compte-tenu de ces résultats indiquant à la fois la prédominance des populations dénombrées en cytométrie en flux en terme de carbone et la bonne relation entre ce paramètre et la chlorophylle a à Comprian, l'analyse peut être étendue aux deux autres stations pour lesquelles seuls ces paramètres sont disponibles (Figure 32).

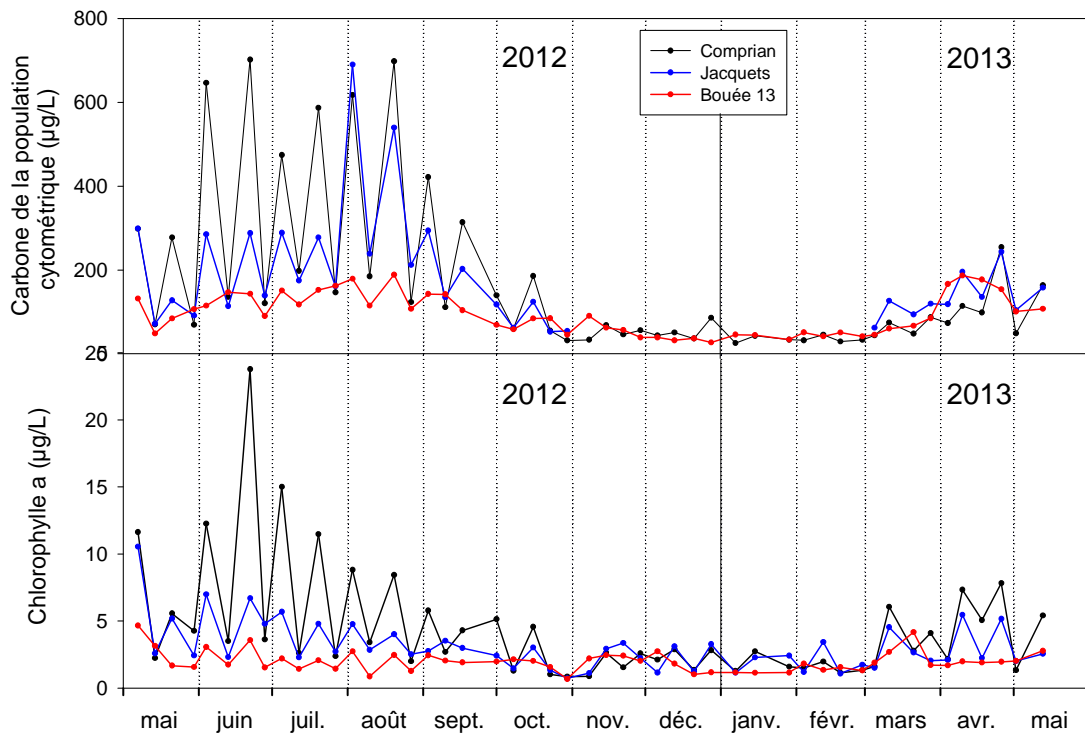


Figure 32 : Evolution de la chlorophylle a et des contenus en carbone des populations dénombrées en cytométrie en flux de mai 2012 à mai 2013 dans les 3 stations.

Il apparaît que la corrélation entre les deux paramètres existe également aux Jacquets même si elle est plus faible tandis qu'elle ne se retrouve pas du tout à Bouée 13 (Figure 33). Tout se passe comme si la relation était forte pour les gammes élevées de chlorophylle ($> 10 \mu\text{g/L}$ Comprian), un peu moins pour la gamme intermédiaire (de 5 à $10 \mu\text{g/L}$ Jacquets) et inexistante pour la gamme inférieure ($< 5 \mu\text{g/L}$ Bouée 13). Glé (2007) fait la même observation.

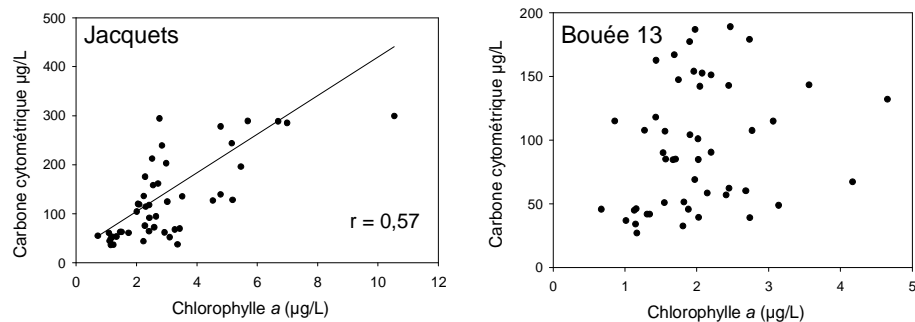


Figure 33 : Nuages de points chlorophylle *a* et contenus en carbone des populations dénombrées en cytométrie en flux aux stations Jacquets et Bouée 13 de mai 2012 à mai 2013.

Au regard de ces résultats, il semblerait que les fortes valeurs de chlorophylle *a* de basse mer, surtout à Comprian, aient principalement pour origine des communautés nanoplanctoniques. Les valeurs très élevées de « carbone cytométrique » au mois d'août 2012, non accompagnées de pics de chlorophylle de même ampleur, pourraient s'expliquer par la faiblesse de la fluorescence et de la taille apparente du nanoplancton à cette période.

Marañon (2015) rapporte qu'en moyenne dans les eaux côtières, lorsque la biomasse phytoplanctonique est élevée (> 5 µg/L), la biomasse du nanophytoplancton contribue majoritairement à la biomasse totale (de 60 à 80%), la fraction de taille comprise entre 5 et 20 µm représentant à elle seule plus de la moitié.

2.5.3. Comparaison avec les résultats de la série historique en cytométrie

Les résultats obtenus semblent indiquer que la population nanoplanctonique explique à elle seule les fortes valeurs de chlorophylle observées à basse mer.

Il nous a semblé intéressant de comparer les effectifs nanoplanctoniques obtenus les années antérieures et au cours de cette étude, avec les concentrations en chlorophylle correspondantes. L'analyse de ces courbes (Figure 34) montre de nombreuses périodes où les effectifs nanoplanctoniques sont aussi élevés qu'en 2012-2013, par exemple au cours des années 1999, 2009, 2011 et au début de 2012, tandis que les concentrations en chlorophylle s'avèrent relativement faibles.

Cela pourrait-il être dû à des caractéristiques différentes des populations nanoplanctoniques selon les années ?

Cette question reste ouverte d'autant plus si on regarde l'évolution des effectifs de *Synechococcus* et de picoeucaryotes au cours de ces années (Figure 35). L'examen de ces courbes montre à la fois une diminution très importante des effectifs de *Synechococcus* et une augmentation de ceux des picoeucaryotes à partir de 2005.

Dès lors, on peut se demander si ces changements reflètent une modification notable de l'écosystème, et, si c'est le cas, si ce basculement présente un lien avec la régression des herbiers de zostères observé à la même époque.

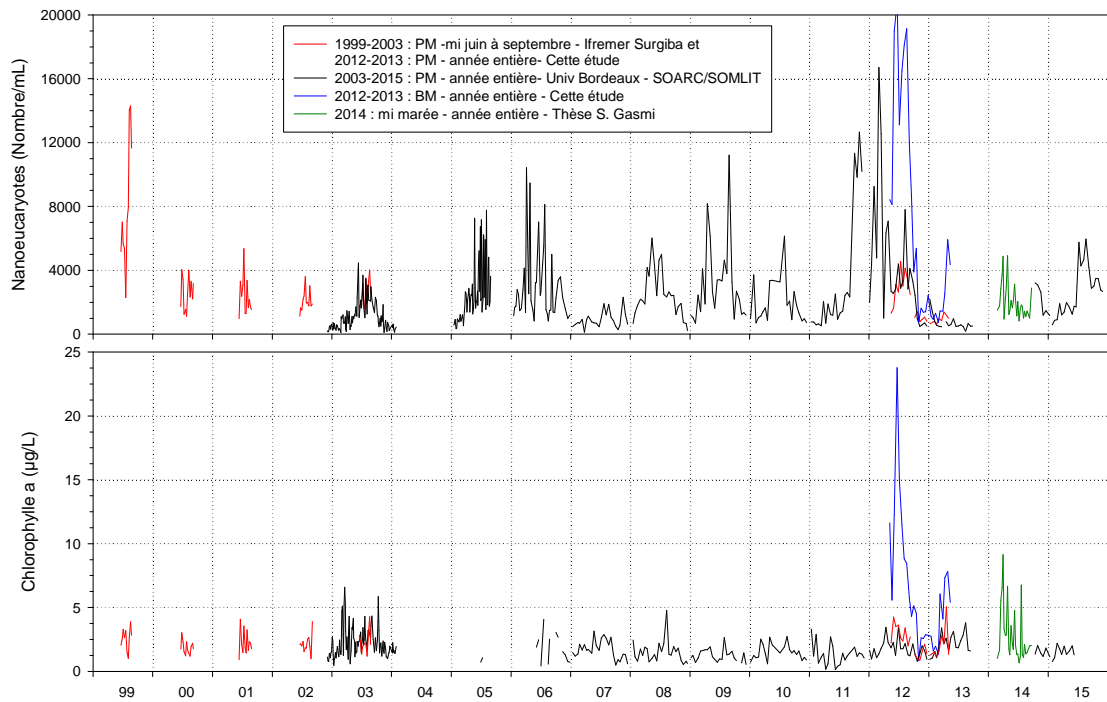


Figure 34 : Evolution des effectifs nanoplanctoniques et des concentrations en chlorophylle *a* de 1999 à 2015, obtenus au cours de différentes études (Surgiba, SOARC/SOMLIT, thèse S. Gasmi (en cours) – Université Bordeaux, cette étude).

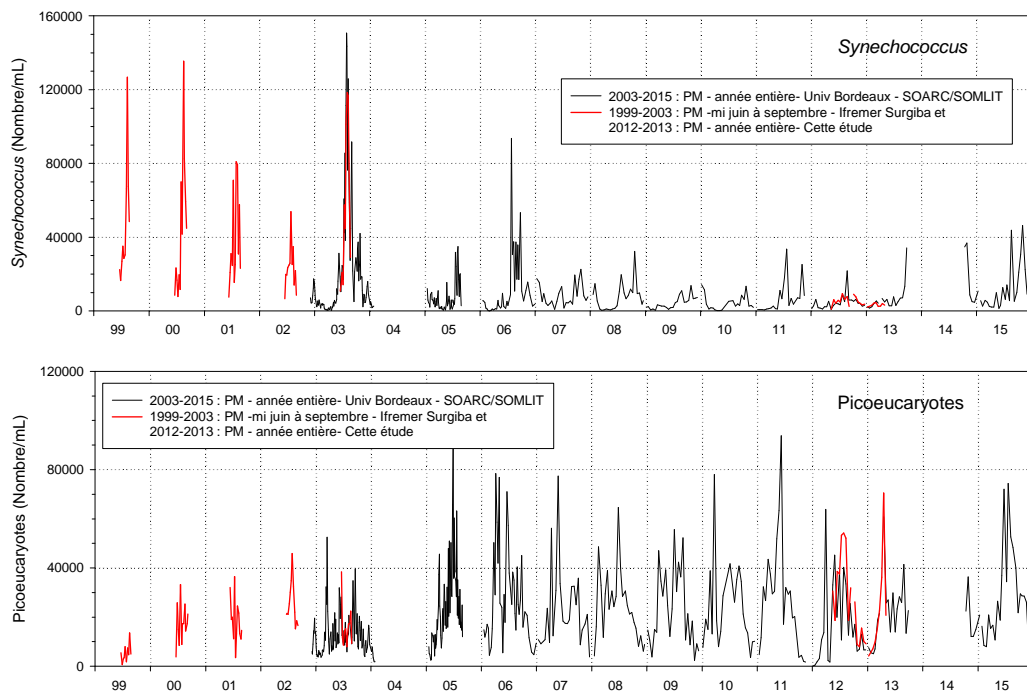


Figure 35 : Evolution des effectifs de *Synechococcus* et de picoeucaryotes de 1999 à 2015, obtenus au cours de différentes études (Surgiba, SOARC/SOMLIT, cette étude, données de pleine mer)

2.5.4. Questions en suspens

Il a été montré que les pics de chlorophylle de basse mer : (1) étaient constitués à part égale par des particules de taille $< 11 \mu\text{m}$ et des particules de taille $> 11 \mu\text{m}$ (cf 2.1.1.), (2) étaient engendrés par du nanoplancton (cf 2.5.1.2.). Ces résultats indiquent qu'une partie non négligeable du nanoplancton devrait présenter une taille de l'ordre d'au moins $10 \mu\text{m}$ et donc être visible au microscope photonique. Or cela n'a pas été le cas. Des observations faites sur du matériel frais concentré n'ont pas non plus permis de repérer beaucoup de nanoplancton, ce qui semblerait écarter la piste d'une dégradation de ces cellules par la fixation des échantillons au Lugol.

Quoiqu'il en soit, un examen au microscope photonique des prélèvements supplémentaires fait pour l'analyse en cytométrie en flux (et fixés au glutaraldéhyde) conforterait, ou non, ces observations.

Il serait aussi très intéressant d'essayer de déterminer la composition du nanoplancton responsable des pics de chlorophylle de basse mer, par analyse en microscopie électronique (qualitativement et quantitativement si possible) des échantillons supplémentaires qui ont été conservés.

Conclusions

L'objectif de cette étude était de déterminer l'origine des fortes valeurs de chlorophylle observées à basse mer en particulier à la station Comprian.

La plupart des résultats obtenus convergent pour indiquer une origine nettement nanoplanctonique de cette chlorophylle, même si certaines questions restent en suspens concernant la composition de cette fraction de la flore et les moyens de l'observer directement. Ces fortes valeurs de chlorophylle de basse mer s'observent encore plus ou moins régulièrement ces dernières années (cf. figure 1). Les raisons de leur apparition et de leur maintien sur le long terme restent à déterminer.

Cette étude a aussi permis de mieux appréhender les caractéristiques phytoplanctoniques des différentes zones du bassin d'Arcachon. Ainsi les zones internes se différencient particulièrement à basse mer en présentant, à certaines périodes de l'année (printanière et parfois estivale), une population spécifique à cet état de la marée (nanoplancton abondant, associé à quelques espèces microphytoplanctoniques de grande taille, très riches en chloroplastes), qui influe sur celle de pleine mer. Aux mêmes périodes, elle influe aussi sur la station aval à basse mer.

Les deux stations internes évoluent parallèlement mais avec des caractéristiques de basse mer beaucoup plus marquées à Comprian (chlorophylle et MES plus élevées, population nanoplanctonique plus abondante) qu'à la station Jacquets. Cette dernière présente de plus des spécificités automnales à pleine mer (rapport C/N >10 et $\delta^{13}\text{C} < -24\text{‰}$) pouvant traduire une influence continentale, et parfois des valeurs ponctuelles fortes qui tranchent sur celles des autres stations (rapports COP/chlorophylle élevés en mai et septembre 2012, et en février 2013).

Enfin, cette étude confirme que les méthodes utilisées actuellement en routine (prélèvements réalisés exclusivement à pleine mer, observations au seul microscope optique) pour la surveillance du phytoplancton du milieu marin sont insuffisantes pour rendre compte de la composition et la biomasse des populations phytoplanctoniques des baies et lagunes soumises à des marées importantes. En particulier, la Directive Cadre sur l'Eau fait appel à un indicateur de composition qui ne peut pas valablement être calculé à partir des seuls résultats obtenus en microscopie optique et qui nécessite de faire appel à d'autres méthodes (analyse de pigments, cytométrie en flux). Et la Directive Cadre Stratégie Milieu Marin, qui prône une démarche écosystémique, ne pourra sans doute pas se satisfaire des seules informations fournies par la stratégie actuelle.

Bibliographie

Aminot A., K erouel R. (2004). Hydrologie des  cosyst mes marins. Param tres et analyses.  d. Ifremer, 336 p.

Aminot A., K erouel R. (2007). Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines : m thodes en flux continu. Editions Ifremer, m thodes d'analyse en milieu marin, 188 p.

Auby I., D'Amico F., Meteigner C., Ganthy F., Maurer D., Gouriou L., Rigouin L., Rumebe M., Tournaire M.P., Trut G., Oger-Jeanneret H., Guesdon S., Derrien A., Chabirand J.M., Charpentier G., Genauzeau S., Schmitt A., Geairon P., Grizon J., Seugnet J.L., Thomas G., Bechemin C., Soudant D., Lamoureux A., Beaugrand P., Nouveau B., Michel V., Dupin M., Bariou J., Landier P., Miguel V. (2015). Suivi « hydrologie » et « phytoplancton » des masses d'eau du bassin hydrographique Adour-Garonne sur la p riode 2009-2014. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00280/39141/>

Dubois S, Jean-Louis B, Bertrand B, Lefebvre S (2007b) Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology*, 351:121-128.

Dubois S., Blanchet H., Gremare A., Garcia A., Charlier K., Savoye N. (2014). Trophic resource use by macrozoobenthic primary consumers within a semi-enclosed coastal ecosystem: Stable isotope and fatty acid assessment. *Journal of Sea Research* 88 : 87-99.

Dubois S., Orvain F., Marin-L al J.C., Ropert M., Lefebvre S. (2007a). Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 336 : 151-160.

Dubois S., Savoye N., Gr mare A., Plus M., Charlier K., Beltoise A., Blanchet H. (2012). Origin and composition of sediment organic matter in a coastal semi-enclosed ecosystem: an elemental and isotopic study at the ecosystem space scale. *Journal of Marine Systems*, 94 : 64-73.

Gl  C, Del Amo Y, Bec B, Sautour B, Froidefond JM, Gohin F, Maurer D, Plus M, Laborde P, Chardy P (2007) Typology of environmental conditions at the onset of winter phytoplankton blooms in a shallow macrotidal coastal ecosystem, Arcachon Bay (France). *Journal of Plankton Research*, 29 : 999-1014.

Gl  C, Del Amo Y, Sautour B, Laborde P, Chardy P (2008) Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 76 : 642-656.

Gl  C. (2007). Structure et dynamique des communaut s microbiennes autotrophes et production primaire planctonique dans une lagune c ti re macrotidale, le Bassin d'Arcachon : facteurs de contr le de type bottom-up. Th se de Doctorat Universit  de Bordeaux : 309 p.

Guillocheau N. (1988). R partition spatio-temporelle du phytoplancton du Bassin d'Arcachon. PhD Thesis, Universit  Aix-Marseille 2. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00300/41105/>

Ifremer (2016). Qualité du Milieu Marin Littoral. Bulletin de la surveillance 2015. Départements : Gironde, Landes, Pyrénées Atlantiques.

<http://archimer.ifremer.fr/doc/00343/45417/>

Lavergne C., Beaugeard L., Dupuy C., Courties C., Agogué H., 2014. An efficient and rapid method for the enumeration of heterotrophic prokaryotes in coastal sediments by flow cytometry. *Journal of Microbiological Methods* 105, 31-38.

Lienart C., N. Savoye, Y. Bozec, E. Breton, P. Conan, V. David, E. Feunteun, K. Grangeré, P. Kerhervé, B. Lebreton, S. Lefebvre, S. L'Helguen, L. Mousseau, P. Raimbault, P. Richard, P. Riera, P.-G. Sauriau, G. Schaal, F. Aubert, S. Aubin, S. Bichon, C. Boinet, L. Bourrasseau, M. Bréret, J. Caparros, T. Cariou, K. Charlier, P. Claquin, V. Cornille, A.-M. Corre, L. Costes, O. Crispi, M. Crouvoisier, M. Czamanski, Y. Del Amo, H. Derriennic, F. Dindinaud, M. Durozier, V. Hanquiez, A. Nowaczyk, J. Devesa, S. Ferreira, M. Fornier, F. Garcia, N. Garcia, S. Geslin, E. Grossteffan, A. Gueux, J. Guillaudeau, G. Guillou, O. Joly, N. Lachaussée, M. Lafont, J. Lamoureux, E. Lecuyer, J.-P. Lehodey, D. Lemeille, C. Leroux, E. Macé, E. Maria, P. Pineau, F. Petit, M. Pujo-Pay, P. Rimelin-Maury, E. Sultan, 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: a spatio-temporal study at multi-systems scale. *Progress in Oceanography*, sous presse.

Marañón E. (2015). Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure. *Annual Review of Marine Sciences*, 7 : 4.2-4.24.

Menden-Deuer, S., & Lessard, E. J. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 45(3), 569-579.

Pan L.A., Zhang J., Zhang L.H. (2007). Picophytoplankton, nanophytoplankton, heterotrophic bacteria and viruses in the Changjiang Estuary and adjacent coastal waters. *Journal of Phytoplankton Research*, 29 (2) : 187-197.

Paolin, M. (2012). Etude des facteurs contrôlant l'atténuation lumineuse dans une lagune semi-fermée. Calibration d'un modèle bio-optique pour le Bassin d'Arcachon. Mémoire ENSAIA, 49 p. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00101/21209/>

Salvo, F. (2010). Approche comparée des populations naturelles et cultivées d'huître japonaise *Crassostrea gigas* dans une lagune macrotidale (Bassin d'Arcachon): cycle biologique, relations trophiques et effets sur le benthos. Thèse Université Bordeaux , 510 p.

Savoye N, Aminot A, Tréguer P, Fontugne M, Naulet N, Kérouel R (2003). Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine , France). *Marine Ecology Progress Series*, 255: 27–41.

Savoye N., David V., Morisseau F., Etcheber H., Abril G., Billy I., Charlier K., Oggian G., Derriennic H., Sautour B. (2012). Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: the Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108 : 16-28.