UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE, PARIS VI

DEA d'Océanologie Biologique et Environnement Marin Option Paramétrisation et Modélisation

Couplage entre les variations des biovolumes particulaires et les fluctuations hydroclimatiques dans la rade de Villefranche-sur-Mer (1995-2000).

Application de l'analyse factorielle du minimummaximum d'autocorrélation.

Caroline Warembourg

Sous la direction de Frédéric Ibanez et Gabriel Gorsky Février-Juin 2001



Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (LOV) Station Zoologique



Résumé

Pour décrire et modéliser la dynamique des écosystèmes côtiers, il est nécessaire de considérer l'effet d'une synergie de facteurs.

Un échantillonnage intensif réalisé depuis 1995, à l'entrée de la rade de Villefranche-surmer, a permis de collecter un grand nombre de données tant physiques que biologiques. Une étude spatio-temporelle a été réalisée pour décrire les changements de composition de la matière particulaire ayant une taille comprise entre 2,9 et 18,5 μ m, pour la période 1995-2000. La méthode MAFA (Minimum/Maximum Autocorrelation Factor Analysis) a ainsi été appliquée sur les données mensuelles de proportions des différentes classes de taille des particules pour six profondeurs. Des variations cycliques de période différente se sont révélées significatives aux différentes profondeurs pour certaines de ces classes de taille.

Les fluctuations de nombreux paramètres météorologiques et hydrologiques ont été étudiées parallèlement pour expliquer les modifications dans la composition du stock particulaire et comprendre la dynamique des communautés zooplanctoniques qui en dépendent. Certaines espèces de filtreurs présentent des faibles abondances certaines années, alors que les vents d'Est et d'Ouest sont plus fréquents pour ces années. L'influence de ces vents perturbe les caractéristiques hydrologiques de la colonne d'eau, empêchant ainsi le développement des populations de filtreurs.

Mots clés : Séries temporelles, MAFA, Matière particulaire, Météorologie, Hydrologie, Méditerranée.

Abstract

In order to describe and model the dynamics of coastal ecosystems, the combined effect of several variables must be taken into account.

Since 1995 intensive sampling has been performed in the bay of Villefranche sur Mer allowing the accumulation of a large number of physical and biological data. A spatio-temporal investigation has been carried out to describe the dynamics of particulate matter of size 2.9 to 18.5µm during the period from 1995 to 2000. The MAFA (Minimum/Maximum Autocorrelation Factor Analysis) technique has been applied to monthly data on the proportions of different particle size classes at six depths. Cyclic variations of different time length have been found to be significant to different depths for certain size classes.

Fluctuations of numerous meteorological and hydrological parameters have been studied side by side to explain the changes in particulate stock and to understand the zooplankton communities' dependant on it. During some years, certain species of filter feeders present weak abundances as prevailing winds from the east and the west are more frequent. The influence of these winds disturbs the hydrological characteristics of the water column slowing the development of filter-feeding populations.

Keys words: Time series, MAFA, Particulate matter, Meteorology, Hydrology, Mediterranean sea

Sommaire

1. Introduction	1
2. Site d'étude et matériels d'échantillonnage	3
2. 1. Présentation du site	3
2. 2. Variables climatiques	4
2. 3. Variables hydrologiques	5
2. 4. Echantillonnage des particules	5
3. Méthodes d'analyse numérique	6
3. 1. Le pré-traitement des données	6
3. 2. La méthode MAFA	11
4. Résultats	15
4. 1. Variation temporelle des biovolumes particulaires analysée par la méthode MAFA .	.15
4. 2. Variations climatiques de 1995 à 2000	21
4. 3. Caractéristiques hydrologiques au point	27
Constitution des séries temporelles des paramètres hydrologiques	27
Variation spatio-temporelle des paramètres hydrologiques	
5. Discussion	32
5. 1. Identification des particules	32
5. 2. Relation entre les variations de composition des particules et les événements hydroclimatiques.	
5. 3. Variations cycliques des particules sur la verticale	36
6. Conclusion	40

Références bibliographiques	41
-----------------------------	----

Avant propos

Ce travail a été réalisé au sein du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-mer (LOV) que je remercie pour son environnement intellectuel et son appui humain, matériel et financier. Il a également bénéficié du support financier du projet EURAPP dans le cadre du programme « Marine Science and Technology » (MAST III) de la commission européenne sous le contrat MAS 3-CT98-0161.

Je tiens tout d'abord à remercier Mr Louis Legendre, Directeur du LOV, pour m'avoir permis de réaliser ce travail au sein du Laboratoire de Villefranche.

Je remercie également le Professeur Paul Nival pour m'avoir acceptée dans son DEA.

Je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à Frédéric Ibanez, mon maître de stage, pour m'avoir acceptée en stage de DEA et pour m'avoir fait confiance pour le travail qu'il m'a confié. Je le remercie aussi pour son encadrement, pour sa patience, sa grande disponibilité et pour m'avoir si bien initiée à l'analyse de données.

Un grand merci également à Gabriel Gorsky, mon second encadrant, pour TOUTES ces données qu'il a bien voulu me laisser traiter et pour m'avoir si bien intégrée dans son équipe de recherche. Je tiens également à le remercier pour avoir toujours été à l'écoute malgré tous ses impératifs, pour les discussions très enrichissantes que nous avons eues et pour ses explications au moment de l'interprétation biologique. Un merci particulier à Beat Gasser pour toutes les discussions passionnantes, ses conseils très utiles et sa gentillesse. Merci également à Isabelle Palazzoli pour les heures passées à rechercher toutes les données et pour m'avoir fait profiter de quelques invitations ...

Je remercie Serge Dallot pour ses explications de la biologie du point B et son aide au moment de la validation des paramètres hydrologiques.

Enfin, je remercie tous ceux qui ont su rendre ce séjour à Villefranche si agréable. Un GRAND merci à Lionel pour ses dépannages informatiques et « Matlabistiques », ses fiches halieutiques si passionnantes, sa bonne humeur et sa générosité. Merci à Victor pour cette agréable cohabitation, son aide et ses réponses très pertinentes à certaines de mes questions ... Merci à Sophie, Fred, Radhouane, Will, Laëtitia et Delphine pour tous ces merveilleux moments que j'ai passés en leur compagnie.

1. Introduction

Les écosystèmes ont une variabilité spatio-temporelle qui leur est propre et qui définit leur fonctionnement et leur évolution. Les sources de variation se situent à différentes échelles, tendance pluriannuelle, cycles pluriannuels, cycles saisonniers, auxquelles se superposent des événements ponctuels dont le déterminisme est parfois difficile à interpréter. Afin d'étudier les changements temporels de l'écosystème marin, une stratégie planétaire s'est constituée depuis 1986. Ces actions internationales qui dépendent du programme IGPB (International Geosphere Biosphere Program) sont : JGOFS (Joint Ocean Flux Study), LOICZ (Land-Ocean Interactions In Coastal Zones) et GOOS (Global Ocean Observing System), GLOBEC (Global Ocean Ecosystems Dynamics).

Les premières études des séries chronologiques biologiques à long terme ont concerné les poissons (Southward, 1974). Pour les données planctoniques, on dispose d'informations sur les méduses notamment qui datent de plusieurs siècles (Goy, 1995). Le « Continuous Plankton Recorder » (CPR) est un programme de surveillance en Atlantique du Nord et en mer du Nord qui a permis d'échantillonner 400 taxons à partir de 1948 (Warner, 1994). De nombreuses publications ont traité de séries spatio-temporelles afférant notamment aux copépodes (Fromentin et Planque, 1996; Planque et Fromentin, 1996) et à leur biodiversité (Beaugrand *et al*, 2000). L'étude des séries temporelles planctoniques, hydrologiques et climatiques permettent d'établir un lien entre les fluctuations interannuelles des espèces et le climat dans ce programme mais également dans d'autres zones côtières, notamment en mer du Nord (Le Fèvre-Lehoërff *et al*, 1995) et dans le courant californien (McGowan, 1990) dans le programme CalCOFI (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations).

Les particules en suspension dans la colonne d'eau jouent également un rôle prépondérant dans le contrôle des interactions avec l'environnement physique et la description de leur distribution de taille a donc une part essentielle dans la compréhension des modifications du milieu (Sheldon *et al,* 1972). Nous étudions ici les changements de composition en taille de particules en milieu côtier avec l'exemple de la Mer Ligure.

La rade de Villefranche-sur-mer, par l'influence du courant Liguro-Provencal, la proximité du front thermo-halin et l'absence de plateau contiental, est un lieu privilégié pour l'étude des communautés pélagiques. Dans le cadre du projet EURAPP soutenu financièrement par la communauté européenne et coordonné par G. Gorsky, un échantillonnage intensif est

réalisé depuis 1995 au point B, à l'entrée de la rade. Il a notamment pour objectif de comprendre le rôle écologique de certaines espèces d'appendiculaires en relation avec le flux colloïdal, les particules organiques, et leurs relations avec la structure et la dynamique de l'ensemble de la communauté planctonique.

Nous nous sommes ainsi intéressés aux modifications du stock particulaire sous l'effet des fluctuations climatiques et hydrologiques pour comprendre la dynamique de ces communautés zooplanctoniques. A partir des différentes séries de 1995-2000 on peut se poser les questions suivantes :

Le spectre de biovolumes des particules peut-il se réduire à un petit nombre de classes représentatives ?

Les proportions de particules selon la taille sont-elles invariantes sur la verticale ?

Les sources de variation, saisonnière, interannuelle, cyclique se manifestent-elles de façon identique à chaque profondeur ?

Quel est l'impact d'événements climatiques ou hydrologiques (périodiques ou ponctuels) sur la dynamique particulaire ?

2. Site d'étude et matériels d'échantillonnage

2. 1. Présentation du site

La rade de Villefranche-sur-Mer est située au nord de la Mer Ligure (nord-ouest de la Méditerranée occidentale). Elle est orientée nord-sud et a la particularité d'être relativement fermée, abritée par les rochers du cap de Nice à l'Ouest et par la presqu'île du Cap Ferrat à l'Est (130 m d'altitude). L'absence de plateau continental et la présence du canyon de Nice à l'entrée de la rade constituent une particularité bathymétrique qui a des conséquences tant hydrologiques qu'écologiques.

Un suivi hebdomadaire des conditions hydrologiques en deux points de la rade est proposé en 1957 par P. Bougis (directeur de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer) notamment au point B (43° 41' 10'' N et 7° 19' 00'' E) situé à l'entrée de la rade à une quinzaine de minutes du laboratoire (figure 1), permettant une fréquence d'observation élevée. L'objectif initial de ce projet était multiple : assurer une observation des conditions hydrologiques parallèlement aux observations systématiques sur le plancton, décrire le cycle annuel des caractéristiques hydrologiques dans l'eau superficielle et enfin décrire l'évolution à long terme des caractéristiques hydro-climatiques de la zone côtière et la production planctonique.

La profondeur maximale du point B est de 82 mètres, ce qui autorise un échantillonnage à six profondeurs (0, 10, 20, 30, 50 et 75 mètres). Ce site d'étude fait l'objet d'un suivi annuel et d'un échantillonnage intensif depuis la mise en place du programme : un échantillonnage complet y est effectué chaque semaine et des prélèvements de plancton y sont réalisés avec une fréquence quotidienne. Ainsi, le site a été reconnu par le PNOC (Programme National d'Océanographie Côtière) dans le thème « Séries à long terme », comme essentiel de par l'originalité de son environnement et la longueur des enregistrements déjà obtenus.



Figure 1. La rade de Villefranche-sur-Mer avec la station d'échantillonnage (le point B), les principales isobathes et le courant de la rade (1 : entrant dans rade, 2 : sortant de la rade).

2. 2. Variables climatiques

Les paramètres climatiques sont relevés quotidiennement (données Météo France) et proviennent du sémaphore de St Jean Cap Ferrat (à 800 mètres du point B et à une altitude de 138 mètres) et de l'aéroport de Nice (10 km du point B) pour compléter les données manquantes de certains bulletins provenant du sémaphore (le rayonnement et la pression atmosphérique).

Les variables climatiques retenues sont : la température moyenne de l'air (en °C) et le rayonnement total (en $J.cm^{-2}$) en 24 heures, la pression atmosphérique (en millibars), la nébulosité (en octas) à 12 heures UTC, les précipitations totales tombées en 24 heures (en millimètres), la vitesse moyenne du vent (en m.s⁻¹) en 24 heures, mesurée par un anémomètre placé à 10 mètres au-dessus du sol, la vitesse maximale (en m.s⁻¹) et la direction (en degré) du vent instantané.

2. 3. Variables hydrologiques

Certains paramètres hydrologiques sont mesurés *in situ*, sur toute la colonne d'eau de 0 à 80 m, au cours des échantillonnages hebdomadaires. Ces paramètres conservatifs sont la température de l'eau (en °C), la salinité (en PSU), le pourcentage de saturation de l'oxygène de l'eau et la fluorescence (en volts). Ces données sont acquises par une sonde CTD (Conductivity Temperature Depth) de type SEALOGGER SBE 19 jusqu'en juin 1996 puis remplacée par une sonde de type SBE 25.

D'autres paramètres sont mesurées au laboratoire à partir d'échantillons d'eau de mer prélevés à l'aide de bouteilles Niskin (5 L) à six profondeurs standards (0 m, 10 m, 20 m, 30 m, 50 m et 75 m). L'échantillonnage à 0 mètre est en fait réalisé à une profondeur d'environ 1 mètre de façon à ce que la bouteille puisse être immergée entièrement.

Ces différents paramètres non conservatifs, sont la quantité de chlorophylle *a* (mg.m⁻³), les nitrates (NO₃⁻⁻), les nitrites (NO₂⁻⁻), les phosphates (PO₄⁻⁻) et l'acide silicique (Si(OH)₄⁻⁻), tous sont exprimés en μ mol.l⁻¹.

Pour mettre en conformité l'ensemble des données hydrologiques et biologiques, seules les estimations aux six profondeurs standards ont été conservées.

2. 4. Echantillonnage des particules

Les échantillons sont prélevés une fois par semaine au point B, en même temps que les mesures hydrologiques, à l'aide de bouteilles Niskin (5 litres) aux six profondeurs standards. La fermeture des bouteilles est déclenchée depuis la surface à la profondeur voulue. Dès la remontée des bouteilles, un échantillon de 125 ml est récupéré immédiatement pour éviter la sédimentation des particules et stocké dans un flacon en verre teinté, afin de limiter au maximum les phénomènes photosynthétiques. Le comptage des particules doit être effectué au laboratoire dans un délai maximum de deux heures pour éviter toute dénaturation des particules.

Le comptage est effectué par Isabelle Palazzoli à l'aide d'un compteur Coulter Multisizer II. Après homogénéisation du flacon, différents sous échantillons d'eau sont introduits dans l'appareil. Les comptages sont la plupart du temps réalisés en triplicats et à volume contrôlé (il faut un minimum de 10 000 particules comptées, ce qui représente de 2 à 8 ml selon le prélèvement). Le diamètre sphérique équivalent (DSE) est estimé en faisant l'hypothèse que les cellules sont sphériques, chaque particule est alors classée selon sa taille dans l'une des 256 classes granulométriques définies par l'appareil selon une loi géométrique de raison 0,986, comprises entre 2,9 et 91,3 µm DSE. Un recalibrage du Coulter est réalisé régulièrement à l'aide de billes de 19 µm DSE.

Les comptages sont ensuite convertis en biovolume (μ m³.ml⁻¹) et en nombre (nb.ml⁻¹) pour chaque classe de taille, et les données de biovolumes particulaires ainsi obtenues seront exprimées en 10⁻⁶ μ m³.ml⁻¹).

3. Méthodes d'analyse numérique

3. 1. Le pré-traitement des données

Il est nécessaire de procéder à un traitement préliminaire avant les analyses numériques proprement dites sur les données de biovolumes particulaires. Suivant une méthode développée pour les données de 1998 (Chaillan, 2000), nous avons tout d'abord repéré les données aberrantes à supprimer puis nous avons supprimé des données les particules dont la taille était supérieure à la limite fiable des mesures du Coulter Multisizer II.

Les données brutes de biovolumes particulaires réparties en 256 canaux ont été ramenées en volume (μ m³.ml⁻¹), des moyennes des trois réplicats sont calculées pour les biovolumes et les comptages des particules puis elles sont ordonnées en matrices analysées numériquement par différents programmes (langage Matlab) (figure 2).

Etapes du Pré-traitement des donnnées



Figure 2. Organigramme des différentes étapes du pré-traitement des données de biovolumes particulaires.

Les différentes étapes du pré-traitement numérique sont les suivantes :

<u>Etape 1</u> : le calcul d'un coefficient linéarité entre les comptages moyens $(nb.ml^{-1})$ et les biovolumes moyens $(\mu m^3.ml^{-1})$ permet de révéler plusieurs dates où les données sont considérées aberrantes, c'est à dire lorsque la valeur de ce coefficient est très différente des autres, ces dates sont alors supprimées pour les analyses suivantes.

<u>Etape 2</u> : application d'une méthode robuste pour repérer rapidement le canal à partir duquel l'estimation des biovolumes particulaires devient peu fiable. Cette méthode est la méthode des sommes cumulées (Ibanez *et al*, 1993) : elle permet de segmenter les séries par la reconnaissance des tendances locales et des changements au sein des séries (Encadré I). La représentation graphique de cette fonction permet de détecter les changements qui surviennent dans la série : on récupère ainsi le numéro du canal à partir duquel les estimations de taille des particules deviennent biaisées, indiqué à l'endroit de la rupture de pente du graphique. Sur ce graphique, une pente décroissante révèle la présence de valeurs successives inférieures à la moyenne alors qu'une pente croissante indique la présence de valeurs successives supérieures à la moyenne. Pour l'année 1998, toutes les représentations graphiques du coefficient de variation en fonction du canal indiquent une zone commune pour cette rupture quelque soit la date ou la profondeur : au niveau du canal 132 correspondant à une taille des particules de 18,50 µm.

A partir de là, 133 canaux sont conservés sur les 256 canaux du départ.

<u>Etape 3</u> : un regroupement des canaux par classes d'amplitudes inégales, mais comprenant une fréquence égale d'échantillons, permet de réduire encore ce nombre : 27 classes ont été déterminées contenant chacune 5 canaux.

<u>Etape 4</u> : une dernière étude typologique des distributions de biovolumes selon la saison ou la profondeur a été effectuée pour l'année 1998. Tout d'abord une Analyse en Composantes Principales (ACP ; Legendre et Legendre, 1998) a été réalisée afin d'ordonner et de représenter les différentes stations (observations) dans l'espace des saisons (descripteurs). Les stations ont ensuite été classées par un dendrogramme, un arbre représentatif qui permet de distinguer les groupes de stations au même titre que l'ACP. Pour cette analyse, la distance euclidienne et les groupements flexibles (β =-0,3) ont été appliqués, ainsi que la non connexité (représentation des proximités entre observations en tenant uniquement compte des distances entre les descripteurs). Enfin, le cadrage multidimensionnel (Encadré II), couplé au dendrogramme, a permis de mettre en évidence six groupes représentant les saisons biologiques, pour l'année 1998.

Encadré I

La méthode des sommes cumulées

Cette méthode permet de segmenter des séries temporelles par la reconnaissance des tendances locales. Sur une série chronologique, on choisit une valeur de référence k (généralement la moyenne de la série), on centre les valeurs sur k et on les cumule progressivement. D'où pour la p^{ième} date de la valeur estimée :

$$S_p = \sum_{i=1}^p x_i - pk$$

On distingue ainsi des périodes où la série est au dessus ou au dessous de la moyenne : si des valeurs successives de la série sont égales à la moyenne, la courbe des sommes cumulées sera horizontale si elles sont supérieures, la pente sera positive (et inversement). Les valeurs erratiques seront représentées par une forte anomalie tandis que les alternances de faible amplitude seront atténuées sur la courbe. Le graphique de cette fonction permet de repérer les dates, l'intensité et les durées des tendances locales.

Une des propriétés intéressantes du graphique des sommes cumulées est que, pour un intervalle de temps donné n, la moyenne locale se déduit de la pente de la courbe. En effet, entre deux points i et j distants de n, elle est égale à la pente du graphique p plus la valeur de référence choisie, soit :

$$X_{ij} = p + k$$

Références :

- Ibanez F., Fromentin J-M. & Castel J., 1993. Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse des séries chronologiques en océanographie. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, **316**, 745-748.
- Ibanez F. & Etienne M., 1998. Programme d'Analyse des Séries Spatio-Temporelles en Ecologie Côtière (P.A.S.S.T.E.C.) (4^{ème} édition), manuel d'utilisation. *Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer*, 96 p.

Encadré II

Le cadrage multidimensionnel

La méthode du cadrage multidimensionnel (nonmetric Multi-Dimensional-Scaling (MDS)) a été proposée par Kruskal (1964).

L'objectif est de minimiser, dans un espace dont le nombre de dimensions est fixé au départ par l'utilisateur, la différence entre les distances écologiques entre observations et les distances sur un graphique.

Soit une matrice des distances écologiques d_{ij} entre observations, le principe consiste à rechercher une configuration de ces n points dans un espace euclidien de dimension fixée (représentation graphique), telle que les distances δ_{ij} entre ces points respectent au mieux l'ordre défini par d. Ainsi, si $d_{ij} < d_{ki}$, on cherche à avoir $\delta_{ij} < \delta_{ik}$ pour le maximum de points.

Dans l'algorithme, on minimisera une quantité appelée stress, comprise entre 0 et 1 et définie par :

Stress =
$$\sqrt{\sum_{i,j} (d_{ij} - \delta_{ij})^2 / \sum_{i,j} d_{ij}^2}$$

Les différentes étapes de la méthode sont les suivantes :

- 1) On part d'une configuration euclidienne constituée des distances δ entre les points du premier plan propre d'une ACP.
- 2) On estime une régression entre ces distances graphiques δ et les distances écologiques ordonnées d et on en déduit la valeur du stress correspondant.
- 3) Cette première configuration est affinée par des itérations en déplaçant légèrement les points selon une méthode de gradient pour diminuer le stress.
- 4) La regression est recalculée jusqu'à converger vers un seuil acceptable pour les différences entre les valeurs du stress de deux itérations successives (10⁻³ ou 10⁻⁵ par exemple).
- 5) Le diagramme de Sheppard réalisé enfin permet de visualiser la distribution des distances écologiques en fonction des distances graphiques. Cette représentation permet de juger l'ajustement opéré en comparant distances écologiques originales ordonnées d et distances graphiques δ obtenues à partir des coordonnées des axes de la MDS : plus les points s'alignent sur la bissectrice du graphique et plus l'ajustement est correct.

L'intérêt majeur de cette méthode est d'obtenir une visualisation très précise des groupes que l'on aurait pu déceler par une classification, ce qui représente un grand avantage par rapport à une ACP où il aurait fallu conserver un très grand nombre de composantes pour aboutir au même résultat. De plus, comme on optimise l'ordre des distances graphiques par rapport à l'ordre des distances écologiques, le modèle est non linéaire, ce qui n'est pas vrai avec les distances euclidiennes obtenues par une ACP.

Références :

Ibanez F. & Etienne M., 1998. Programme d'Analyse des Séries Spatio-Temporelles en Ecologie Côtière (P.A.S.S.T.E.C.) (4^{ème} édition), manuel d'utilisation. *Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer*, 96 p.

Kruskal J.B., 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. Psychometrika, **29**, 1-27.

Legendre P. & Legendre L., 1998. Numerical Ecology (second english edition), 853 p.

3. 2. La méthode MAFA

L'analyse numérique MAFA (Minimum/Maximum Autocorrelation Factor Analysis) est une méthode qui permet d'extraire la tendance d'une série temporelle multiple (Encadré III).

Le plus souvent, pour identifier un signal commun ou une tendance au sein d'une série, on applique une ACP qui consiste à extraire des axes orthogonaux qui maximisent les variances des projections des points observations. Ces projections sont les composantes principales ayant des variances diminuant à partir d'un maximum, proportionnelles aux valeurs propres de la matrice de corrélation calculée entre descripteurs.

Cependant, un inconvénient majeur de l'ACP, utilisée avec des séries temporelles, est qu'elle ne prend pas en compte l'ordre des données. Si on permute au hasard les positions temporelles des observations, on obtiendra les mêmes corrélations entre les descripteurs, les mêmes valeurs propres et les mêmes vecteurs propres (Solow, 1994).

La méthode d'analyse numérique MAFA permet également de construire un ensemble de (m-1) combinaisons linéaires orthogonales : les Mafs (Minimum/Maximum autocorrelation factors) équivalentes des composantes principales, à partir d'une série de m descripteurs. Mais, ces combinaisons sont définies non pas par le critère de maximisation de la variance comme le fait l'ACP classique mais la maximisation de l'autocorrélation : on cherchera à maximiser l'autocorrélation de premier ordre, critère d'appréciation pour une tendance générale, pour les composantes principales.

Les Mafs les plus autocorrélées sont des séries très lissées. Des corrélations (homologues des saturations en ACP classique) permettent d'identifier les descripteurs ayant des évolutions symétriques ou asymétriques par rapport aux Mafs représentant les tendances.

L'idée générale est par conséquent d'obtenir l'indice des séries (comme la composante principale classiquement) qui montre plus clairement la tendance de la série temporelle multivariée en éliminant l'aspect bruité, aléatoire des séries originales (Shapiro et Switzer, 1989). Solow (1994) estime également que les Mafs d'autocorrélation maximales obtenues peuvent être considérées comme des indices de série représentant un comportement commun, la tendance de la série originale multivariée. L'importance de chacune de ces Mafs indique alors la nature de ce comportement général.

Cette méthode peu employée jusqu'à présent en Océanographie (sauf Solow, 1994) est capable de concentrer les composantes de la tendance lissée d'une série temporelle multivariée et d'isoler les composantes erratiques correspondant au bruit.

Encadré III

Minimum/Maximum Autocorrelation Factor Analysis

La méthode non paramétrique MAFA (Minimum/Maximum Autocorrelation Factor Analysis) a été développée en 1989 par Shapiro et Switzer pour extraire une tendance dans une série temporelle multiple.

Solow (1994) a proposé une amélioration de cette méthode en appliquant la transformation d'Aitchison (1983), dans le cas où les séries temporelles multiples sont des compositions, autrement dit des pourcentages de valeurs pour chaque ligne observation du tableau de départ.

Soit $X(t) = (X_i(t), i = 1, ..., p)'$, pour tout t = 1, ..., n, une série temporelle multiple de proportions.

Chaque matrice X_i (t) subit la transformation log d'Aitchison, la matrice Z obtenue est donnée par l'équation :

$$Z_{i}(t) = \log(X_{i}(t) / (X_{1}(t) \dots X_{p}(t))^{1/p})$$

Cette matrice Z est ensuite centrée pour chaque descripteur.

Le but de la méthode est ensuite de construire un ensemble de combinaisons linéaires orthogonales de la série originale : les Mafs (Minimum/Maximum Autocorrelation Factors) basée sur l'autocorrélation de premier ordre, classées par ordre décroissant à partir de la valeur maximale.

Soient Z (n x m) la matrice transformée (transformation d'Aitchison puis centrage) et B (n-1 x m) une autre matrice dont les colonnes sont les premières différences des colonnes de Z (n représente le nombre de lignes observations et m le nombre de colonnes descripteurs).

Les matrices de covariance des deux matrices Z et D sont respectivement :

$$C = \frac{Z'Z}{n}$$
 et $V = \frac{D'D}{n-1}$

La première Maf s'écrit : $Y_1(t) = a' Z(t)$ avec $\frac{a' V a}{a' C a} = 2(1 - r_1)$,

où r₁ est l'autocorrélation de premier ordre de $Y_1(t)$ qur l'on cherche à maximiser.

Ceci revient à dire que la matrice Y est obtenue par une ACP sur les premières différences des composantes principales de C, composantes elles-mêmes obtenues après une ACP sur la matrice Z (voir la figure 3 pour les différentes étapes du calcul).

Références :

Aitchison J., 1983. Principal component analysis of compositional data. *Biometrika*, **70**, 57-65. Shapiro D. E. & Switzer P., 1989. Extracting time trends from multiple monitoring sites. Dept. of

Statistics SIMS, Technical Report No. 132, Stanford University.

Solow A. R., 1994. Detecting change in the composition of a multispecies community. *Biometrics*, **50**, 556-565.

Nous avons choisi de l'appliquer à notre série temporelle multivariée constituée des biovolumes particulaires au sein des m descripteurs (les 27 canaux), pour les 6 profondeurs échantillonnées. Cependant, nous utilisons cette méthode non pas sur les biovolumes eux-mêmes mais sur leurs proportions pour chacun des échantillons : pour chaque observation i, chaque valeur de biovolume d'une classe de taille est divisée par la somme des biovolumes des 27 canaux. La somme des lignes observations devient égale à 1.

Les différentes étapes qui suivent la transformation d'Aitchison, notamment les deux ACP successives, le calcul des mafs et la sélection des Mafs significatives représentant les tendances de la série initiale sont reprises, pas à pas, dans l'organigramme de la figure 3.

Le premier traitement à appliquer à nos séries temporelles multivariées pour chaque profondeur est d'éliminer les zéros s'ils existent : cette opération est nécessaire pour appliquer la transformation d'Aitchison (transformation logarithmique) qui est la première étape de l'analyse numérique de la méthode MAFA. On élimine les zéros par ajout d'une très faible valeur à chacune des valeurs nulles, puis on retranche la somme de ces valeurs ajoutées à la valeur maximale de la série.



Figure 3 : Organigramme représentant les étapes de l'analyse numérique de la méthode MAFA (n : nombre de lignes observations, m : nombre de colonnes descripteurs).

4. Résultats

La première partie de ce chapitre présente les résultats de la variation temporelle et spatiale de la matière particulaire comprise entre 2,9 et 18,5 μ m, pour la période 1995-2000. Les variations climatiques et hydrologiques sont ensuite détaillées dans la deuxième et la troisième partie.

4. 1. Variation temporelle des biovolumes particulaires analysée par la méthode MAFA

La méthode MAFA appliquée par Solow (1994), notamment sur des séries chronologiques d'abondances relatives d'espèces zooplanctoniques dans le Golfe du Maine, a été utilisée pour suivre l'évolution de la composition du stock de particules échantillonnées à chacune des six profondeurs standards.

Afin de régulariser les données hebdomadaires hétérogènes d'une année à l'autre, nous les avons transformé en moyennes mensuelles pour les six années et par profondeur. Ces tableaux sont ensuite transformés en proportions. La méthode MAFA a ensuite été appliquée à l'ensemble de n observations, 68 valeurs mensuelles de 1995 à 2000 : quatre mois de données sont manquantes (janvier, août et septembre 1995 et août 1997). Le fait d'utiliser des moyennes plutôt que les données hebdomadaires présente aussi l'avantage de lisser les séries (figure 4).



Maf la plus autocorrélée à la profondeur de 20 mètres. Elle représente la tendance de la série des proportions de biovolumes particulaires compris entre 17 et 18.5 μ m. Valeurs hebdomadaires (courbe noire) et moyennes mensuelles (courbe en gras) pour la période 1995-2000.

Une première analyse MAFA sur les six séries temporelles (n d'observations de proportions en particules pour les 27 classes de tailles) a conduit à estimer 26 Mafs (Minimum/Maximum autocorrelation factors) pour chacune d'elles (26 et non 27 car une dimension est éliminée avant la deuxième ACP de l'analyse (figure 3)). Les Mafs, qui indiquent les changements de composition de la série, sont non corrélées entre elles et sont classées par ordre croissant : la Maf ayant la plus grande valeur d'autocorrélation d'ordre 1 correspond par construction à la dernière Maf (la 26^{ème} pour nos séries). Pour ensuite sélectionner les Mafs qui ont des valeurs d'autocorrélation d'ordre 1 significatives, nous avons appliqué, profondeur par profondeur, la méthode du corrélogramme (Legendre et Legendre, 1998). Le corrélogramme fournit la valeur de l'autocorrélation d'une série pour un décalage compris entre 0 et k, choisi généralement inférieur à n/4. Pour un décalage k, la variance du corrélogramme est estimée par :

$$s^{2}(r_{yy}(k)) = \frac{1}{n} \left[1 + 2\sum_{h=1}^{k} r_{yy}^{2}(h) \right]$$

Pour un seuil de 5 %, et sous réserve de normalité de la série (ce qui est généralement le cas après la transformation d'Aitchison, les coefficients d'autocorrélation r_{yy} sont significatifs s'ils sont compris dans l'intervalle de confiance [-1,96 s(r_{yy}); 1,96 s(r_{yy})].

Avec un décalage k égal à 16, 13 Mafs significatives ont été décelées pour les six profondeurs : les deux Mafs les plus autocorrélées pour toutes les profondeurs, excepté à 10 mètres où trois Mafs significatives ont été retenues. Une classification ascendante hiérarchique (méthode de groupement agglomératif à liens flexibles avec β =-0,3 sur la matrice des distances euclidiennes, (Legendre & Legendre, 1998)) a ensuite permis de regrouper en cinq groupes les différentes classes de canaux similaires pour l'ensemble des n observations (annexe 1). La figure 5 présente ces cinq ensembles de classes de canaux et montre que les limites en taille de ces groupes différent peu d'une série à l'autre. Ce regroupement offre l'avantage de réduire le nombre de classes de taille et de faciliter ainsi l'interprétation biologique, tout en conservant une grande précision (0,1 µm) pour les limites de ces classes.



Limites de classes en µm

Figure 5. Regroupement des classes de taille en 5 groupes aux six profondeurs standards. Les nombres en gras représentent les numéros des 27 classes de taille et chaque groupe est repéré par une couleur différente. L'échelle graduée placée en haut de la figure indique les limites en taille des 27 classes (en μ m).

Nous avons alors répété l'analyse MAFA pour décrire les variations temporelles, toujours en proportions, pour ces cinq nouveaux ensembles de biovolumes particulaires. Pour cette seconde analyse, seule la Maf la plus autocorrélée a été retenue : les corrélations r de Pearson entre les premières Mafs (les plus autocorrélées) obtenues lors de la première analyse et celles-ci se sont toutes révélées significatives à 5%, et ce pour les six profondeurs. La réduction du nombre de classes ne modifie donc pas la tendance des Mafs.

Les figures 6 et 7 représentent les variations de ces six Mafs obtenues en considérant les cinq canaux. Compte tenu de la forme de ces tendances, une analyse harmonique s'est révélée nécessaire pour chacune d'entre elles afin de savoir s'il existait des cycles remarquables.

L'analyse harmonique de la série à 0 mètre a révélé un cycle de trois ans significatif (figure 6a). Le groupe de canaux les plus représentatifs de cette série est le groupe 4 (variant entre 7,2 et 8,9 μ m), corrélé positivement avec la Maf (annexe 2a) : les proportions de ce groupe varient peu durant la première période 1995-1997 alors que ce groupe devient plus important pendant la première moitié de l'année 1998 et sa proportion chute au printemps 2000, parmi la totalité de canaux.

Une harmonique significative d'une période d'une année est mise en évidence pour quatre des six profondeurs : 10, 30, 50 et 75 mètres, les distributions de ces quatre Mafs montrent en effet une tendance saisonnière très marquée. A 10 mètres (figure 6b), le groupe 2 (4,1-7,7 μ m) est le plus corrélé à la Maf mais avec une corrélation négative (annexe 2b). La proportion de ce

groupe est faible pour chaque année durant la période estivale, après une forte représentation en hiver. Le groupe 4 (12,6-13,5 μ m) est très correlé positivement avec cette Maf à 10 mètres : la proportion de ce groupe est très importante les périodes printanière et estivale pour les 6 ans et l'année 2000 est celle où ce groupe est le plus dominant.

Pour la profondeur de 30 mètres (figure 7a), le groupe 4 est le plus corrélé (corrélation positive) à la distribution de la Maf (annexe 2d) et correspond à une gamme de taille comprise entre 7,2 et 12,6 µm. Cette proportion pour le groupe 4 présente des valeurs importantes durant les quatre premières années alors qu'en 1999 et 2000, cette proportion atteint des valeurs moins élevées. Cependant, pour les 6 années, un pic printanier est toujours observé où les proportions de ce groupe sont élevées suivi d'une diminution sensible de ces proportions en été (annexe 2).

A 50 mètres (figure 7b), le groupe 2 (3,4-3,9 μ m) est le plus corrélé, mais négativement, à la distribution de la Maf (annexe 2e) : il montre une proportion faible parmi la matière particulaire au printemps puis cette proportion augmente au cours de l'été pour chaque année. Le groupe 4 (7,2-13,5 μ m) est correlé positivement avec la Maf à cette profondeur (annexe 2e) et les proportions de ce groupe montrent une distribution inversée par rapport à celles du groupe 2 : des proportions importantes durant le printemps et l'automne et des valeurs beaucoup plus faibles en été et en hiver.

Enfin, à 75 mètres (figure 7c), c'est le groupe 4 (10,2-12,6 μ m) qui montre la plus forte corrélation avec la Maf (corrélation positive) (annexe 2f) et ce groupe montre une proportion plus importante de juin à octobre pour les six années avec une valeur plus élevée remarquable en 2000.

Pour la profondeur de 20 mètres (figure 6c) une harmonique de deux ans se révèle être très significative. Le groupe le plus corrélé à cette distribution est le groupe 4 (corrélation positive, annexe 2c) correspondant aux particules les plus grosses (17,8-18,5 μ m) avec des proportions élevées en 1996, 1998 et 2000 alors que cette proportion est moindre pour les autres années (1995, 1997 et 1999).



Figure 6. Représentation de la Maf la plus autocorrélée à 0 mètre (a), 10 mètres (b) et 20 mètres (c).



Figure 7. Représentation de la Maf la plus autocorrélée à 30 mètres (a), 50 mètres (b) et 75 mètres (c).

4. 2. Variations climatiques de 1995 à 2000

Nous avons retenu les paramètres climatiques dont les variations ont une incidence sur la structure de la colonne d'eau, parmi toutes les données disponibles dans les bulletins climatologiques de Météo France.

Afin d'harmoniser les séries climatiques avec les données de particules, les données quotidiennes des paramètres ont été transformées en valeurs mensuelles pour les paramètres sélectionnés : température, pression atmosphérique, rayonnement total, total mensuel des précipitations, nombre de jours de vent fort de secteur Est et de secteur Ouest par mois.

Deux paramètres n'ont pas été conservés : la nébulosité très corrélée au rayonnement total (r de Pearson = 0,452, significatif à 5 %) et la vitesse moyenne du vent. En effet, pour étudier les effets des coups de vents au point B, nous avons considéré la vitesse du vent instantanée associée à sa direction, plutôt que le vent moyen dont seule la vitesse était disponible.

Pour ces six paramètres climatiques, une étude des sommes cumulées a été effectuée parallèlement de l'étude des variations interannuelles.

La température

Les températures de l'air pour les six années atteignent leur minimum de décembre à février et leur maximum aux mois de juillet-août selon l'année (figure 8a). Les hivers 1999 et 2000 sont les plus froids, leurs minimum respectifs en février et en janvier, montrent des valeurs plus faibles que pour les autres années. La distribution des températures (courbe en pointillés) montre également que le mois de mars 1997 est un mois plus chaud que durant les autres années.

La courbe des sommes cumulées (trait plein) met en évidence, outre un cycle annuel évident, que l'année 1996 est la plus froide avec des moyennes mensuelles plus faibles à celles des autres années.

Le rayonnement total

Le cycle annuel est également bien net (figure 8b) et comme pour la température de l'air, le minimum annuel d'ensoleillement est atteint en décembre alors que le maximum s'observe un peu plus tôt dans l'année (en juin-juillet). La distribution des sommes cumulées du rayonnement total est parallèle à celle de la température : l'année 1996 se distingue des autres avec un minimum et un maximum plus faibles.

Les précipitations

La figure 8c montre des maxima durant l'automne pour les six années. La courbe en pointillés révèle également trois années où les précipitations ont été plus importantes en hiver : les années 1995, 1996 et 2000 montrent des pics de précipitation mensuelle supérieure à 100 mm pour les trois derniers mois de l'année, alors que pour les trois autres années (1997, 1998 et 1999), un seul pic automnal est observé. Sauf pour l'année 1997 qui montre une pluviosité élevée en juin, pour les cinq années de l'étude la période juin-août est caractéristique de précipitations très faibles.

La courbe des sommes cumulées (trait plein) montre cependant une tendance à une diminution de la pluviosité à partir de janvier 1997, où se situe une valeur élevée (courbe en pointillés), et ceci jusqu'en septembre 2000 où on observe un minimum de la série.

La pression atmosphérique

La pression atmosphérique exprime des maxima en septembre-octobre avec une tendance plutôt anticyclonique (périodes de fortes pressions). Les valeurs minimales de pression, qui définissent une situation dépressionnaire, sont enregistrées en juin-juillet (figure 9a). De plus, les années 1997 et 2000 se caractérisent par de faibles pressions tout au long de l'année. La représentation des sommes cumulées semble mettre en évidence deux cycles de 3 ans : 1995-1997 et 1998-2000. Le premier cycle est caractérisé par une phase de deux ans pendant laquelle la pression atmosphérique augmente et par une courte phase de dépression (11 mois) à partir de janvier 1997 alors que pour le second cycle, ces deux intervalles ont la même taille (18 mois). Le second cycle se caractérise également par un maximum de pression moins important qu'au cours du premier cycle. Cette phase de trois ans rappelle le cycle de 38 mois mis en évidence par Fromentin et Ibanez (1994) pour la pression atmosphérique lors l'analyse de la variabilité interannuelle des facteurs météorologiques du Cap Ferrat, à partir d'une série de 44 années.

Le vent

Une étude année par année, montre que les vents les plus fréquents suivent deux directions privilégiées : l'Est et l'Ouest (annexe 3). Si durant les deux premières années la majorité des vents ont une direction Est ou Nord-Ouest, par contre les roses des vents des quatre autres années indiquent que les vents instantanés les plus fréquents sont ceux de secteur Est puis ceux de secteur Ouest. Nous nous sommes donc intéressés à ces deux directions et nous avons défini comme vent d'Est les vents ayant une direction comprise entre 45 et 135 degrés et les vents d'Ouest ceux dont la direction était comprise entre 225 et 315 degrés. Pour ce paramètre, l'étude

a également été réalisée à l'échelle mensuelle : nous avons calculé, pour chacune des deux directions, le nombre de jours par mois où la vitesse du vent instantanée était supérieure ou égale à 10 m.s^{-1} (environ 20 nœuds). Une telle vitesse mesurée au Cap Ferrat définit un vent fort ayant des effets au niveau des couches superficielles de la colonne d'eau (Nival et Corre, 1976; Ménard *et al*, 1994).

Tableau 1 : Proportions de coups de vent d'Est et d'Ouest supérieurs ou égaux à 10 m.s⁻¹ parmi le nombre total annuel de jours de vent fort et total annuel des précipitations (mm).

	1995	1996	1997	1998	1999	2000
% de vent fort d'est (vitesse $\ge 10 \text{ m.s}^{-1}$)	38,9	57,4	60,3	51,7	42,1	44,3
% de vent fort d'ouest (vitesse $\ge 10 \text{ m.s}^{-1}$)	15,9	14,1	30,4	35,1	32,1	30,7
Total des précipitations (mm)	778,9	918,5	696,8	576,6	627,4	900,4

Dans le tableau 1 sont reportés les pourcentages de vent fort d'Est ou d'Ouest par rapport au nombre total de jours de vent fort dans l'année ainsi que le total de précipitations de chaque année. Comme le montrent les roses des vents des fréquences annuelles des directions du vent entre 1995 et 2000 (annexe 3), les valeurs du tableau 1 révèlent que la proportion de coups de vent d'Ouest double de 1996 à 1997 et se maintient à une valeur d'environ 30 %, alors qu'en parallèle la proportion de vent d'Est augmente de 1995 à 1997 puis diminue jusqu'en 2000. Les proportions de vent fort d'Est ajoutées à celles de vents forts d'Ouest sont relativement faibles en 1995 (54,8 %) puis augmentent sensiblement de 1996 à 2000 (supérieures à 70 %).

L'étude des courbes de sommes cumulées du nombre de jours de vent d'Est et d'Ouest par mois (figures 9b et 9c) avec celle de la pression atmosphérique montre que les nombres de jours de vents forts par mois sont faibles en période anticyclonique (de janvier 1995 à décembre 1996) et une augmentation du nombre de jours de vent fort de secteur Est ou Ouest en période dépressionnaire : on observe une nette augmentation du nombre de jours de vent d'Est lors de la chute de la pression atmosphérique de janvier à décembre 1997 alors que ce sont les jours de vents d'Ouest qui deviennent plus importants durant la seconde période dépressionnaire (juillet 1999-décembre 2000).

La représentation des sommes cumulées de la figure 9b montre trois phases distinctes de deux ans : les années 1995 et 1996 sont caractérisées par une faible proportion de jours de vent d'Est, cette proportion augmente sensiblement durant la seconde période (1997-1998) et la troisième période montre une diminution du nombre de jours avec un coup de vent d'Est (1999-

2000). La courbe des sommes cumulées du vent d'Ouest (figure 9c) décrit une tendance différente : le nombre de jours de vent fort de secteur Ouest diminue pendant les deux premières années de la série puis on observe une faible augmentation de ce nombre en 1997, et qui devient plus importante les trois dernières années. On remarquera une augmentation des précipitations (figure 8c et tableau 1) pendant la période où les jours de vents d'Est augmentent (janvier 1995-décembre 1996 et 2000) et une diminution très sensible de ces précipitations est remarquable de 1997 à 1999, période durant laquelle le nombre de jours de vent d'Ouest augmente mensuellement.



Figure 8 : Séries chronologiques des paramètres climatiques : (a) température de l'air, (b) rayonnement total, (c) précipitations. Données mensuelles (pointillés), sommes cumulées des écarts à la moyenne des données (trait plein).



Figure 9 : Séries chronologiques des paramètres climatiques : (a) pression atmosphérique, (b) nombre de jours par mois de vent fort d'est, (c) nombre de jours par mois de vent fort d'ouest. Données mensuelles (pointillés), sommes cumulées des écarts à la moyenne des données (trait plein).

4. 3. Caractéristiques hydrologiques au point B

Constitution des séries temporelles des paramètres hydrologiques

Pour éviter de prendre en compte des données erronées, les profils des paramètres hydrologiques des tableaux bruts ont été examinés pour les six années. L'excès de masse volumique γ (en kg.m⁻³), fortement liée aux paramètres de température et de salinité, a servi de critère pour conserver une valeur : toute observation où l'excès de masse volumique diminue alors que la profondeur croît a été considérée comme anormale.

L'année 1995 comporte ainsi des erreurs, notamment aux mois de juillet et août : toutes les observations de l'année ont été reconsidérées avec le fichier de configuration de la sonde CTD SBE 19 utilisée cette année-là. Les différents paramètres physiques et biologiques (température, salinité, oxygène et fluorescence) ont ainsi été réévalués en appliquant les mêmes coefficients d'étalonnage que ceux utilisés pour les années ultérieures.

Comme les données de saturation en oxygène de l'eau étaient disponibles pour seulement deux années de 1995 à 2000, nous avons éliminé ce paramètre de l'étude.

Nous avons également éliminé la fluorescence pour deux raisons. D'une part, le capteur utilisé était différent en 1995 et en 1998 par rapport aux autres années et d'autre part, ce facteur est bien corrélé avec un autre indicateur du phytoplancton aux différentes profondeurs, la chlorophylle *a* (coefficient de corrélation r Pearson = 0,286, significatif à 5% pour l'ensemble des données). De plus, la fluorescence pouvant être biaisée selon la nature du pigment envisagé, elle ne semble pas pouvoir être considérée comme un bon indicateur du phytoplancton contrairement à la chlorophylle *a*.

Pour homogénéiser nos séries au regard de la biologie et des données météorologiques, nous avons calculé des moyennes mensuelles plutôt que de considérer les données enregistrées chaque semaine au point B.

Afin d'avoir une correspondance exacte avec les données de particules, nous avons dû également estimer des valeurs moyennes manquantes dans les séries des paramètres hydrologiques, pour 4 mois : mai et juillet 1995 et octobre et décembre 2000. Par exemple, nous avons calculé la moyenne des paramètres des cinq mois de mai disponibles dans la série, avec en parallèle la moyenne du mois précédent, c'est à dire la moyenne des six mois d'avril. La différence entre les moyennes d'avril et de mai est ensuite calculée pour chaque paramètre et les valeurs obtenues permettent d'estimer les paramètres de mai 1995 en ajoutant cette différence aux paramètres d'avril 1995. La même méthode est ensuite appliquée aux trois autres mois pour

estimer les moyennes manquantes. Cette procédure a l'avantage de prendre en compte l'évolution moyenne des paramètres, ainsi que leur variabilité locale.

Variation spatio-temporelle des paramètres hydrologiques

La température et la salinité

Au cours des six années de l'étude, l'évolution de ces deux paramètres au point B montre un cycle hydrologique annuel relativement constant. Les quatre épisodes hydrologiques décrits par Bougis et Carré (1960), par Bougis et Fenaux (1961) puis par Nival et Corre (1976) sont bien visibles (figures 10a et 10b). La première période, de février à mars, se caractérise par une température homogène et froide sur toute la colonne d'eau (proche de 14 °C) et une salinité uniforme de 0 à 75 mètres, sauf pour l'année 1997 qui exprime un faible gradient de salinité. La seconde période (d'avril à juillet) montre pour les six années une stratification lente de la colonne d'eau : le réchauffement s'amorce en surface et l'eau reste froide en profondeur pendant que la salinité diminue en surface, excepté pour la dernière année (2000). Puis, au cours de la troisième période (août-octobre), les conditions hydrologiques sont fortement perturbées : une thermocline bien nette s'établit et descend peu à peu dans la colonne d'eau jusqu'en octobre où les températures de surface commencent à décroître, le maximum (environ 24 °C) est atteint à chaque fois en septembre. Durant ces trois mois, on observe une inversion du gradient de salinité entre la surface et 75 mètres. Enfin, pendant la dernière période de l'année, de novembre à février, la chute des températures s'accélère en surface jusqu'à atteindre le minimum annuel tandis que la salinité reste élevée et homogène sur toute la profondeur, à l'exception de 1996 et 1997.

On constate également quelques événements remarquables sur ces deux figures : une dessalure importante de 0 à 75 mètres durant l'hiver 1997 ; l'année 1999 se caractérise par une thermocline qui descend plus profondément que les autres années et enfin, en 2000, une perturbation lors de l'établissement de la thermocline et une dessalure printanière très peu marquée.

La chlorophylle a

Ce paramètre indicateur du phytoplancton révèle souvent de fortes concentrations sur l'ensemble de la colonne d'eau (figure 10c). Les blooms printaniers varient en durée ou en intensité suivant les années : les années 1995 et 2000 se caractérisent par des concentrations élevées en chlorophylle a, de 0 à 50 mètres; ce bloom est peu marqué en 1996, 1997 et 1998

tandis qu'en mars 1999, on observe des concentrations en chlorophylle *a* très élevées de 0 à 75 mètres (concentrations supérieures à $0,9 \text{ mg.m}^{-3}$). On remarque également une moyenne mensuelle très élevée en juillet 1998 due à une très forte concentration à la fin du mois (3,4 mg.m⁻³).

Les nitrates

Les nitrates révèlent des concentrations non nulles uniquement au cours de deux périodes (figure 10d) : durant la période hivernale et à la fin du printemps. Des pics de concentrations importants apparaissent en profondeur en mars 1995 et en mars 2000 dus à des remontées de sels nutritifs. On remarque également une concentration particulièrement importante (supérieure à 1,5 μ mol.l⁻¹) en février-mars 1999 sur toute la colonne d'eau.

Les nitrites

Les fortes concentrations mensuelles en nitrites (figure 11a) se situent avec un léger décalage temporel par rapport aux pics de nitrates précédents. Ces pics de nitrites vers le mois de mars pour les six années sont associés aux détritus et sont plus importants en profondeur : la nitrification affecte en effet les couches les plus profondes de la colonne d'eau (Bianchi, 1995).

Les phosphates

La concentration mensuelle au cours des six années de l'étude est le plus souvent très faible et à peu près constante (figure 11b). On remarque deux périodes où cette concentration augmente faiblement en profondeur : en février 1997 et en avril 1999. L'année 2000, par contre, se caractérise par de très fortes concentrations : en mars-avril, les concentrations dépassent 0,25 μ mol.l⁻¹ de 10 à 75 mètres et en octobre, de fortes concentrations sont visibles à 20 mètres et plus en profondeur (de 50 à 75 mètres).

Les silicates

Les concentrations annuelles de ce sel nutritif présent dans la colonne d'eau présente également des valeurs faibles et homogènes de 0 à 75 mètres pour une grande partie de la série temporelle (figure 11c). On remarque cependant une forte concentration en octobre 2000, supérieure à 3 μ mol.l⁻¹ à 30 mètres et des concentrations comprises entre 1,5 et 2 μ mol.l⁻¹ en février-mars 1997, sur toute la colonne d'eau avec la valeur la plus forte en surface.



Figure 10. Distribution verticale des paramètres hydrologiques de 1995 à 2000. (a) température (b) salinité (c) concentration en chlorophylle a (d)



Figure 11. Distribution verticale des paramètres hydrologiques de 1995 à 2000. (a) concentration en nitrites, (b) concentration en phosphates, (c) concentration en silicates.

5. Discussion

Il est d'abord nécessaire de connaître ce que représentent les classes de taille des particules avant d'interpréter l'influence des événements hydroclimatiques sur la distribution de la matière particulaire de 2,9 à 18,5 µm et d'étudier les différentes périodes de fluctuation des proportions mises en évidence aux six profondeurs.

5. 1. Identification des particules

A partir de 1970, aux dénombrements des particules en suspension, va s'ajouter la possibilité d'estimer leur spectre de taille grâce aux appareils de comptage volumétrique automatique (Brun-Cottan, 1971). En Méditerranée, l'application du compteur Coulter a débuté quelques années plus tard, en parallèle avec l'identification de ces particules au microscope ou des études concernant les floraisons de différents groupes phytoplanctoniques (Rassoulzadegan, 1979).

Cependant, ce type de compteur présente un inconvénient majeur : il ne permet pas de différencier les particules vivantes des particules inertes (détritus, fécès ...), alors que cette dernière peut atteindre jusqu'à 50 % de la matière particulaire en suspension (Napp *et al*, 1992 ; Sheldon *et al*, 1973).

Le tableau 2 présente les différents groupes taxonomiques correspondant à ce nanoplancton.

Tableau 2. Classification du plancton de petite taille dans le spectre de taille $0-20\mu m$ (Rassoulzac	egan,
1979 ; Rassoulzadegan & Sheldon, 1986 ; Sheldon et al, 1986).	

Taille du diamètre (µm)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Rassoulzadegan (1979)	nanoflagellés divers, Cryptophyceae, petites Diatomées Dinoflagellés, Diatomées																				
Rassoulzadegan & Sheldon (1986	flag	flagellés autotrophes Flagellés, petits ciliés									Diatomées, Dinoflagellés, ciliés										
Sheldon et al (1986)			_	Fla	gellé	es, cil	iés,	petit	es E	Diato	omée	s -				Diat	omé	es			

Pour ces trois études, les particules vivantes ayant une taille inférieure à 10 μ m correspondent à des flagellés qui se répartissent en deux populations favorisées soit par les conditions estivales, soit par les conditions hivernales Rassoulzadegan (1979).

Les particules de plus grande taille représentent les ciliés et les Diatomées.

La figure 12 présente une chaîne trophique simplifiée où apparaissent les particules de petite taille intervenant dans la boucle microbienne et les prédateurs potentiels de ces particules de 2 à 20 µm. Parmi ces prédateurs figurent les salpes et les appendiculaires qui sont deux groupes de filtreurs étudiés dans la rade de Villefranche-sur-Mer.



Figure 12. Chaîne trophique simplifiée avec la boucle microbienne (encadrée) et le rôle des Appendiculaires et des Salpes. D'après Gorsky et Fenaux (1998).

5. 2. Relation entre les variations de composition des particules et les événements hydroclimatiques

Les conditions hydrologiques sur la verticale sont étroitement liées aux événements météorologiques, et toute perturbation climatique a des effets plus ou moins immédiats sur les caractéristiques hydrologiques. Ainsi au point B, les conséquences d'un coup de vent ou de fortes précipitations sont visibles tout d'abord au niveau des couches de surface puis, les jours suivants, dans les couches plus profondes.

La température

Ainsi les températures de l'air atteignent leur minimum en janvier-février (figure 8a) alors que le minimum thermique de l'eau de surface est en général plus tardif. Certaines années, des températures hivernales de l'air très faibles provoquent rapidement une homogénéisation complète de la colonne d'eau. C'est le cas notamment pour les années 1999 et 2000 où les hivers sont plus froids que pour les autres années et ces basses températures entraînent une instabilité au niveau de toute la colonne d'eau. Une première baisse importante des températures en janvier 1999 et en décembre 1999 provoque tout d'abord une homogénéisation de la colonne d'eau puis un deuxième événement de basses températures, un mois plus tard, induit un mélange très important de 0 à 75 mètres. Ceci est notamment mis en évidence par des concentrations élevées en nitrates et en phosphates durant ces deux hivers (figures 10d et 11b), provoquant une nitrification plus intense et pendant une plus longue période (figure 11a). Une telle augmentation de ces sels nutritifs entraîne l'initialisation de la chaîne trophique, mise en évidence par de fortes concentrations en chlorophylle *a* à partir du mois de mars pour ces deux années (figure 10c).

Une augmentation du rayonnement au même moment (figure 8b) permet une croissance rapide de ces populations phytoplanctoniques qui se répartissent au niveau de toute la colonne d'eau (figure 10c). Cette floraison algale plus importante en 1999 et 2000 est également mise en évidence par les proportions élevées de certains groupes de particules entre 0 et 75 mètres (annexe 2) et par la distribution des Mafs (figures 6 et 7), selon le signe de la corrélation avec ces différents groupes.

Les variations de la température de l'eau jouent ainsi un rôle majeur sur l'évolution du stock de particules. Le printemps et l'automne sont des périodes eutrophes pendant lesquelles le nombre de particules augmente sensiblement. Le printemps, où débute la stratification thermique, est la saison durant laquelle la production biologique est la plus importante, les nanoflagellés et les ciliés deviennent très abondants. A l'automne, au moment où s'amorce le refroidissement de l'eau de surface jusqu'à l'homogénéité thermique, ce sont les populations de Diatomées et de bactéries qui deviennent les plus abondantes (Bustillos-Guzmán *et al*, 1995). Cette augmentation du nombre de particules au cours de ces deux saisons au niveau de toute la colonne d'eau est également mise en évidence avec les distributions des différents groupes de particules (annexe 2) et des six mafs (figures 6 et 7), de 1995 à 2000.

Le vent

La vitesse et la direction du vent au point B ont également une grande influence sur la répartition verticale des particules. Un coup de vent d'Ouest en mer Ligure, mais aussi plus localement à l'entrée de la rade, peut provoquer l'inversion du courant de la rade et favoriser la remontée vers la surface d'eau sub-superficielle ou plus profonde, provoquant ainsi un upwelling local (Ménard *et al*, 1994). A l'inverse, un coup de vent de secteur Est entraîne un mélange moins important crée par un apport de la couche de surface du large provoquant ainsi une homogénéisation de la couche d'eau (Nival & Corre, 1976).

En mai 1995, la campagne DYNAPROC a permis d'étudier la dynamique de l'écosystème pélagique et les effets des coups de vents au niveau d'une radiale allant jusqu'à 38 miles nautiques du Cap Ferrat (Andersen et Prieur, 2000). Cette étude a montré une diminution rapide des concentrations en particules dans les 200 premiers mètres suite à un coup de vent, ce qui a eu pour effet d'accélérer l'appauvrissement de la colonne d'eau en matière particulaire (en réduisant l'activité biologique de production de matière) et en favorisant le transport vertical de cette matière.

Au point B, on observe en effet des floraisons phytoplanctoniques plus importantes en 1995, 1999 et 2000 (figure 10c), ces années étant caractérisées par un nombre réduit de vent fort de secteurs Est et Ouest, par rapport aux trois autres années (figures 9b et 9c et tableau 1). On peut d'ailleurs ajouter que pour l'année 2000, cette floraison n'est probablement pas une floraison de Diatomées puisque les silicates ne sont pas consommés (figure 11c).

De 1996 à 1998, les coups de vent d'Est et d'Ouest sont plus fréquents, ce qui entraîne une diminution de ces floraisons. Cette diminution peut être accentuée si comme en 1996 la turbulence due au vent intervient au moment de l'établissement de la thermocline. On observe une homogénéisation complète de la colonne d'eau, remarquable par une dessalure importante (figure 10b), qui modifie fortement la distribution verticale des sels nutritifs ne permettant pas aux populations phytoplanctoniques de se développer.

Les précipitations

Enfin, de fortes précipitations peuvent entraîner un débit plus important des rivières situées en amont de la rade et augmentent ainsi les apports d'eaux douces qui enrichissent le milieu et perturbent les conditions hydrologiques. C'est le cas notamment à la fin des années 1995, 1996 et 2000 où on observe des augmentations de concentrations en nitrates en surface (figure 10d), concomitantes simultanément avec de fortes valeurs de précipitations (figure 8c).

5. 3. Variations cycliques des particules sur la verticale

L'analyse temporelle des proportions de particules aux six profondeurs a permis de mettre en évidence des fluctuations cycliques de certaines classes de taille de cette matière particulaire de taille 2,9-18,5 μ m.

Cycle saisonnier

Un cycle annuel a été mis en évidence à 10, 30, 50 et 75 mètres. Cette saisonnalité annuelle est surtout apparente à 10 mètres. Les proportions élevées pour les petites particules indiquent un bloom printanier caractéristique de cette période de forte la production biologique, mais également un pic automnal montrant des augmentations de proportions plus faibles que pour la période avril-mai. Ce pic printanier, indiquant à ces profondeurs une proportion plus importante de petites particules dans le stock de matière particulaire, peut être accentué certaines années par le transport aérien de grains de pollen qui sont transférés dans la colonne d'eau.

Certaines de ces augmentations des petites particules peuvent aussi être dues à l'arrivée de poussières sahariennes, ayant un biovolume moyen de 10 µm. Ces événements surviennent le plus souvent durant le printemps ou l'été mais de telles arrivées de particules sahariennes s'observent aussi l'hiver.

Cycle de deux ans

Une périodicité de 2 ans est mise en évidence à 20 mètres et correspond à la variabilité des plus grosses particules que l'on a étudié (17,8-18,5 µm). Il est important de préciser cependant que ces grosses particules sont plus sujettes à de grandes variations de comptages d'un échantillonnage à l'autre que celles de plus petite taille. L'appareil met en évidence un grand biovolume alors qu'elles ne sont pas majoritaires en nombre parmi le stock de particules échantillonnées. L'utilisation des proportions peut d'ailleurs amplifier la part importante de ces particules, en biovolumes, malgré leur relative rareté numérique dans l'échantillon. Cependant, la possibilité d'une périodicité de deux ans induite par l'appareil peut être écartée. En effet, si cette hypothèse était exacte, on devrait observer une telle périodicité pour la distribution des proportions de grosses particules aux autres profondeurs, or ce n'est pas le cas (annexe 2).

Un cycle de deux ans a déjà été mis en évidence à la profondeur de 20 mètres par une analyse temporelle des températures réalisée grâce à la méthode Census II (Béthoux *et al*, 1980). Cette analyse statistique effectuée sur une série chronologique de vingt et une années des températures de l'eau de la rade de Villefranche-sur-mer a en effet permis de révéler une oscillation « quasi-biennale » et les auteurs ont interprété l'existence de cette onde comme le résultat d'un processus de rétroaction du système interactif atmosphère-océan-terre, plus évidente à 20 mètres qu'aux deux autres profondeurs étudiées (0 ou 50 mètres).

Malgré l'absence de quatre valeurs mensuelles, on remarque bien à 20 mètres que la proportion de particules d'environ 18 µm est importante tous les deux ans, durant cinq mois (de juin à octobre). Ceci n'exclut évidemment pas que ce cycle puisse être présent également aux cinq autres profondeurs. Il pourrait être masqué par les variations de proportions des plus petites particules qui expliquent la plus grande part de la tendance mis en évidence par la méthode MAFA pour chacune des profondeurs.

Une variation cyclique d'une période de deux ans mise en évidence à la profondeur de 20 mètres, où la turbulence est plus faible durant la période estivale et au début de l'automne, ne semble pas due au hasard.

Nous nous sommes intéressés aux prélèvements planctoniques réalisés quotidiennement au point B pour tenter d'expliquer une telle distribution temporelle de ces particules de grande taille.

L'étude des abondances de quelques espèces de tuniciers sur la verticale, met en évidence une distribution inversée par rapport aux fortes proportions des particules de grande taille. C'est le cas notamment pour deux espèces de salpes, *Salpa fusiformis* et *Thalia democratica* : ces organismes filtreurs sont trouvés en forte abondance durant le printemps des années 1995, 1999 et l'été 1997, alors qu'ils ne sont presque pas observés en 1996, 1998 et 2000 (comptages effectués juqu'en juin 2000) (figure 13). Ces abondances élevées sont aussi à mettre en relation avec de fortes concentrations en chlorophylle *a* mesurées principalement en 1995, 1997 et 1999 (figure 10c).

Pour ces trois années, l'essentiel des grosses particules semble avoir été éliminé par les filtreurs : une forte densité de filtreurs, dont l'efficacité de filtration est proche de 100 % pour les particules de grande taille (Madin et Deibel, 1998), a pu certainement diminuer très sensiblement leur proportion.

Salpa fusiformis peut mesurer quelques centimètres et son taux de filtration est estimé à 300 millilitres par heure (ml.h⁻¹), tandis que *Thalia democratica* plus petite (un centimètre) a un taux de filtration de 80 ml.h⁻¹ (Madin et Deibel, 1998).

Nous avons estimé, pour les mois de mars et avril 1995, une filtration d'environ 4 % de m³ par jour pour l'ensemble des individus présents par m³, en considérant les deux espèces de salpes (*Salpa fusiformis* et *Thalia democratica*) et *Oïkopleura albicans*, un appendiculaire de grand taille présent en grand nombre à la même époque (données de Thérond et Gorsky, 2001). Pour le mois de juillet 1997, nous avons estimé la proportion de volume filtré à 0,2 % de m³ pour la seule espèce de salpe *Thalia democratica* et sans les appendiculaires dont la concentration augmentait à partir de mai (*Oïkopleura longicauda*). En avril 1999, les individus des deux espèces de salpes présents par m³ filtrent 14,42 % de m³ par jour, ce qui représente une proportion très importante pour seulement deux espèces de filtreurs.

Il faut également ajouter que l'action de ces espèces qui filtrent une grande quantité d'eau peut influencer la distribution de ces grandes particules dont la quantité est faible dans le milieu, surtout si ces particules sont d'origine phytoplanctonique : cette consommation massive par ces filtreurs empêche le développement de la population algale. La distribution de ces algues étant hétérogène dans l'eau (figure 10c), l'effet des filtreurs sur la consommation est d'autant plus importante que le taux de croissance des prédateurs est rapide et qu'ils se situent à la profondeur où cette croissance phytoplanctonique est la plus élevée.

En 1997, il est probable que l'on n'observe pas *Salpa fusiformis* (figure 13) car la floraison algale a été très faible cette année-là (figure 10c), conduisant à une quantité moindre de particules par rapport aux années 1995 et 1999, et constituant ainsi des conditions défavorables à la croissance de la population de cette espèce de grande taille. On constate également que la proportion de vent d'Ouest double cette année là par rapport à 1996, provoquant plus fréquemment des remontées d'eau superficielle et limitant le développement de *Salpa fusiformis* (Ménard *et al*, 1994). Par contre, ce sont des espèces moins exigeantes comme *Thalia democratica* et l'appendiculaire *Oïkopleura longicauda* qui entraînent la diminution de ces particules de grande taille dans le milieu.

Aucune population pérenne de salpes n'a été décrite dans la rade de Villefranche-sur-Mer, mais des essaims de taille différente, entraînés par les vents ou le courant Ligure, sont observés au printemps et la population se développe avec plus ou moins de succès selon l'évolution du milieu (Gorsky, comm. pers.). Les conditions favorables à cette croissance sont notamment une grande quantité de particules dans le milieu, une période calme caractérisée notamment par une faible turbulence facilitant la nutrition et le développement des filtreurs. Les abondances de salpes sont très faibles en 1996, 1998 et au début de l'année 2000. Ces années se caractérisent notamment par de nombreux coups de vent d'Est et d'Ouest (figures 9b et 9c) qui entraînent une turbulence dans le milieu. Ceci peut-être défavorable pour la population de filtreurs qui n'est pas parvenue à se développer (Ménard *et al*, 1994) et a rapidement disparu (figure 13), alors que les particules se sont développées. Cela expliquerait les fortes proportions parmi le stock particulaire observées pour ces trois années (figure 6c).

La filtration d'une grande quantité d'eau filtrée par jour pour une population d'une ou deux espèces de salpes a ainsi été mise en évidence. Cette estimation est biaisée car d'autres filtreurs comme les appendiculaires ou les dolioles n'ont pas été considérés alors qu'ils ont aussi un rôle à jouer dans l'extraction de ces particules du milieu. De plus, l'échantillonnage vertical effectué de 75 mètres jusqu'en surface, apparaît très mal adapté à la récolte d'espèces qui ont une répartition très hétérogène et celle-ci ne sera connue précisément que grâce à une échantillonnage optique dans le milieu.

Cycle de trois ans

A 0 mètre, l'analyse harmonique réalisée sur la distribution de la Maf met en évidence un cycle significatif d'une période de trois ans plus important que le cycle saisonnier. Ce cycle de trois ans ne s'explique par aucun phénomène, d'autant plus qu'à cette profondeur, les événements instantanés sont les plus importants. Cependant, l'analyse Census II réalisée sur la série chronologique des températures à cette profondeur (Béthoux *et al*, 1980) a révélé un cycle de 34 mois, proche de celui de trois ans mis en évidence par la méthode MAFA sur les proportions de particules. D'après les auteurs, les oscillations de la température de surface seraient produites par un système de forces plus complexe qu'en profondeur, perturbant ainsi le cycle de deux ans.

De plus, de tels cycles ne semblent pas limités à la rade de Villefranche-sur-mer puisque des cycles de deux ans ont aussi été observés lors de l'analyse de la température de surface, en baie de Monaco, à partir d'une série de 15 ans de mesures journalières (Béthoux et Ibanez, 1978).

Les résultats que nous avons obtenus par l'analyse des proportions de particules par la méthode MAFA à partir d'une série chronologique de six ans à 0 et 20 mètres correspondent donc à ceux obtenus par la méthode Census II sur une série beaucoup plus longue (Béthoux *et al*, 1980), ce qui suggère que la température de surface pourrait avoir une influence sur la variation spatio-temporelle de ces particules de petite taille. Cependant, pour confirmer cette relation, la méthode MAFA devra être répétée ultérieurement sur une série temporelle plus longue, couplée à une analyse Census II sur les données de température actuelles.

6. Conclusion

L'objectif de ce travail était d'étudier la variabilité spatio-temporelle de la matière particulaire échantillonnée de 1995 à 2000 en relation avec les fluctuations climatiques et hydrologiques. L'étude a pris en compte la gamme de taille allant de 2,9 à 18,5 µm pour l'ensemble de la série chronologique, supprimant ainsi les grandes particules pour lesquelles l'estimation des comptages du Coulter Multisizer II n'est pas fiable.

Les résultats ont permis d'avancer une hypothèse selon laquelle certaines espèces de la chaine trophique peuvent avoir une influence sur une partie du stock particulaire en mer. Ceci a en effet été mis en évidence par l'utilisation de la méthode MAFA en considérant comme descripteur les proportions des différentes classes de taille de particules de ce stock. L'application de cette méthode, rarement utilisée dans le domaine de l'Océanographie, sur cette courte série temporelle a également permis de mettre en évidence des fluctuations cycliques des proportions de particules. Ces fluctuations d'une période différente pour les six profondeurs considérées se sont révélées identiques à celles mises en évidence avec la température de l'eau pour une série temporelle plus importante (Béthoux *et al*, 1980).

Ces fluctuations cycliques des proportions de particules doivent cependant être confirmées sur une période de temps plus longue et doivent être comparées aux résultats obtenus avec la méthode MAFA appliquée aux abondances de particules plutôt que leurs proportions.

Pour conserver une homogénéité temporelle entre la biologie et les paramètres environnementaux mais également pour faciliter l'interprétation des résultats, nous avons dû considérer des moyennes mensuelles pour les données climatiques et hydrologiques. Il serait cependant intéressant de conserver la fréquence quotidienne des mesures météorologiques pour mieux estimer l'effet des événements instantanés sur l'environnement physique des particules.

Il restera également à compléter cette analyse par l'ajout des autres séries biologiques disponibles, pour les années 1995-2000 notamment. Les données de phytoplancton et de zooplancton (copépodes, salpes, siphonophores, appendiculaires ...) du point B pourraient en effet permettre de comprendre les effets des modifications du stock de particules sur la dynamique des populations macroplanctoniques.

Références bibliographiques

Aitchison J., 1983. Principal component analysis of compositional data. Biometrika, 70, 57-65.

- Andersen V. & Prieur L., 2000. One-month study in the open NW Mediterranean Sea (DYNAPROC experiment, May 1995) : overview of the hydrobiogeochemical structures and effects of wind events. *Deep-Sea Research I*, **47**, 397-422.
- Beaugrand G., Reid P. C., Ibanez F. & Planque B., 2000. Biodiversity of North Atlantic and North Sea calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **204**, 299-303.
- Béthoux N., Etienne M., Ibanez F. & Rapaire J.L., 1980. Spécificités hydrologiques des zones littorales. Analyse chronologique par la méthode Census II et estimation des échanges océan-atmosphère appliquées à la baie de Villefranche-sur-mer. Ann. Inst. Océanogr., Paris, 56 (2), 81-95.
- Béthoux N. & Ibanez F., 1978. Analyse temporelle de la température de surface de la mer dans la baie de Monaco. *Colloque International* « Evolution des atmosphères planétaires et climatologie de la terre, Nice, 16-20 octobre 1978 : 455-464.
- Bianchi M., 1995. European Microbiology of Particulate Systems (EMPS). Annual report, Marseille.
- Bougis P. & Carre C., 1960. Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1957 et 1958. *Cahiers Océanographiques du C.O.E.C.*, **12 (6)**, 392-408.
- Bougis P. & Fenaux R., 1961. Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1959 et 1960. *Cahiers Océanographiques du C.O.E.C.*, **13** (9), 627-635.
- Brun-Cottan J. C., 1971. Etude de la granulométrie des particules marines, mesures effectuées avec un compteur Coulter. *Cahiers Océanographiques*, 23, 193-205.
- Bustillos-Guzmán J., Claustre H. & Marty J-C., 1995. Specific phytoplankton signatures and their relationship to hydrographic conditions in the coastal northwestern Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **124**, 247-258.
- Chaillan F., 2000. Analyse numérique sur les biovolumes particulaires du point B de la rade de Villefranche-sur-Mer. Rapport de Maîtrise, 28 p.
- Fromentin JM. & Ibanez F., 1994. Year-to-year changes in meteorological features of the French coast area during the last half century. Examples of two biological responses. *Oceanologica acta*, **17** (**3**), 285-296.

- Fromentin JM. & Planque B., 1996. Calanus and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on C. finmarchicus and C. helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser., 134, 111-118.
- Gorsky G. & Fenaux R., 1998. The role of Appendicularia in marine food webs. In Bone, Q. (ed.), The Biology of Pelagic Tunicates. Oxford University Press, 161-169.
- Goy J., 1995. Les méduses de François Péron et de Charles-Alexandre Lesueur. Un autre regard sur l'expédition Baudin. Editions du CTHS, 392 p.
- Ibanez F., Fromentin J-M. & Castel J., 1993. Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse des séries chronologiques en océanographie. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, **316**, 745-748.
- Ibanez F. & Etienne M., 1998. Programme d'Analyse des Séries Spatio-Temporelles en Ecologie Côtière (P.A.S.S.T.E.C.) (4^{ème} édition), manuel d'utilisation. Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer, 96 p.
- Le Fèvre-Lehoërff G., Ibanez F., Poniz P. & Fromentin JM., 1995. Hydroclimatic relationships with planktonic time series from 1975 to 1992 in the North Sea off Gravelines, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **129**, 269-281.
- Legendre P. & Legendre L., 1998. Numerical Ecology (second english edition), 853 p.
- Madin L.P. & Deibel D., 1998. Feeding and energetics of Thaliacea. In Bone, Q. (ed.), The Biology of Pelagic Tunicates. Oxford University Press, 81-103.
- Mc Gowan J. A., 1990. Climate and change in oceanic ecosystems : the values in time-serie data. *TREE*, **5**, 293-299.
- Ménard F., Dallot S., Thomas G. & Braconnot JC, 1994. Temporal fluctuations of two Mediterranean salp populations from 1967 to 1990. Analysis of the influence of environmental variables using a Markov chain model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **104**, 139-152.
- Napp J.M., Ortner P.B., Pieper R.E. & Hollyday D.V., 1992. Biovolume size sperctra of epipelagic zooplancton using a Multifrequency Acoustic Profiling System (MAPS). *Deep-Sea Research I*, 40 (3), 445-459.
- Nival P. & Corre M.C., 1976. Variation annuelle des caractéristiques hydrologiques de surface dans la rade de Villefranche-sur-mer. *Ann. Inst. Océanogr., Paris*, **52** (1), 57-78.
- Planque B. & Fromentin JM., 1996. Calanus and environment in the eastern North Atlantic. I. Spatial and temporal patterns of C. finmarchicus and C. helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser., 134, 111-118.

- Rassoulzadegan F., 1979. Cycles annuels de la distribution de différentes catégories de particules du seston et essai d'identification des principales poussées phytoplanctoniques dans les eaux néritiques de Villefranche-sur-Mer, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **38**, 41-56.
- Rassoulzadegan F. & Sheldon R.W., 1986. Predator-prey interactions of nanozooplankton and bacteria in an oligotrophic marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, **31** (**5**), 1010-1021.
- Shapiro D. E. & Switzer P., 1989. Extracting time trends from multiple monitoring sites. Dept. of Statistics SIMS, Technical Report No. 132, Stanford University.
- Sheldon R. W., Prakash A. & Sutcliffe W. H., 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **17** (**3**), 327-340.
- Sheldon R. W., Sutcliffe W. H. & Prakash A., 1973. The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (5), 719-733.
- Sheldon R. W., Nival P. & Rassoulzadegan F., 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, **31** (1), 184-188.
- Solow A. R., 1994. Detecting change in the composition of a multispecies community. *Biometrics*, **50**, 556-565.
- Southward A. J., 1974. Long term changes in abundance of eggs of the Cornish pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum) off Plymouth. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., **54** (**3**), 641-649.
- Thérond S. & Gorsky G., 2001. Suspended particles removal by the appendicularian *Oikopleura albicans* during the 1995 spring bloom in the NW Mediterranean. *En révision*.
- Warner A. J. & Hays G. C., 1994. Sampling by the Continuous Plankton Recorder survey. *Progr. Oceanogr.*, **34**, 237-256.

Annexe 1. Représentations de la classification hiérarchique des 27 canaux, après sélection des Mafs les plus autocorrélées, aux six profondeurs standards. 0 mètre











30 mètres







75 mètres













groupe 2









groupe 5























groupe 2









jan avr jul oct jan avr jul oct



































Annexe 3. Roses des vents annuelles, de 1995 à 2000, de la fréquence et de la direction du vent instantané (en nombre de jours). Les directions sont indiquées par les lettres : N : Nord, E : Est, S : Sud et W : Ouest.