

Évolution printanière des éléments nutritifs et du phytoplancton sur le plateau continental armoricain (Europe du Nord-Ouest)

Éléments nutritifs
Plateau continental
Europe du Nord-Ouest
Fronts de marée
Phytoplancton

Nutrients
Continental shelf
North-West Europe
Tidal fronts
Phytoplankton

Pascal MORIN *, Pierre LE CORRE, Yanic MARTY, Stéphane L'HELGUEN

Laboratoire d'Océanographie Chimique, Université de Bretagne Occidentale, 6, Avenue Victor Le Gorgeu, 29287 Brest Cedex.

* *Adresse actuelle* : Centre d'Études Océanographiques et de Biologie Marine, BP 74, 29682 Roscoff Cedex.

Reçu le 16/07/90, révisé le 27/11/90, accepté le 03/12/90.

RÉSUMÉ

L'évolution de la distribution des éléments nutritifs a été suivie au printemps sur le plateau continental armoricain (plateau continental de l'Europe du Nord-Ouest), en relation avec les caractéristiques hydrologiques et le développement du phytoplancton. Les données ont été collectées suivant un réseau de vingt stations disposées sur le plateau continental lors de quatre campagnes (Satir 8 à 11), menées de mars à juin 1982. En fin d'hiver et au début du printemps, la présence de fronts halins (front halin d'Ouessant, front halin côtier) a été mise en évidence ; leurs tracés suivent étroitement ceux des fronts thermiques établis en été. L'écoulement privilégié des eaux de la Loire sur le plateau continental Sud-Bretagne vers la Manche est à l'origine de ces fronts. A cette époque de l'année, il existe un mélange conservatif entre les eaux du large, relativement pauvres en éléments nutritifs, et les eaux côtières enrichies par les apports des rivières. Un développement particulièrement précoce du phytoplancton a été mis en évidence en mars dans les zones de fronts halins. Au printemps, l'assimilation des éléments nutritifs et le développement du phytoplancton s'effectuent de manière séquentielle sur le plateau continental armoricain : un décalage de près de trois mois existe entre la floraison dans les eaux dessalées du secteur Sud-Bretagne et celle de la partie centrale du plateau continental. Le déclenchement de la floraison du phytoplancton au printemps est principalement lié à la mise en place d'une stratification, soit haline, soit thermique. Un modèle simple de profondeur critique (Sverdrup, 1953 ; Riley, 1957), prenant en compte l'évolution du rayonnement solaire incident et la profondeur de la couche de mélange, permet de prévoir les périodes de déclenchement de la floraison printanière du phytoplancton sur le plateau continental armoricain, et d'expliquer l'évolution de la distribution des éléments nutritifs.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 3, 263-279.

ABSTRACT

Spring evolution of nutrients and phytoplankton on the Armorican shelf (North-West European shelf)

The evolution of nutrient distributions has been followed in spring on the Armorican shelf in association with hydrological features and phytoplankton development. Data were collected on a sampling grid of 20 stations on the continental shelf during four cruises (SATIR 8 to 11) between March and June 1982. Haline fronts (Ushant haline front, coastal haline front) were found in late winter and early spring ; their outlines follow closely the outlines of the summer thermal fronts. The origin of these haline fronts comes mainly from the outflow towards the English Channel of the waters of the Loire river on the South Brittany shelf. At this time of the year, a conservative mixing is observed between offshore waters with relatively low nutrient concentrations and coastal waters nutrient-enriched by the river inputs. A particularly early phytoplankton development has been observed in March in the haline frontal zones. Nutrient assimilation and phytoplankton development take place sequentially in spring on the Armorican shelf: a time lag of nearly three months exists between the initiation of the bloom in the South Brittany low-salinity waters and in the central part of the continental shelf. The initiation of phytoplankton development results mainly from the establishment of a haline or thermal stratification. A simple model of critical depth (Sverdrup, 1953 ; Riley, 1957) taking into account the evolution of the global solar irradiance and the depth of the mixed layer permits the prediction of periods of initiation of phytoplankton development on the Armorican shelf and explains the evolution of the nutrient distributions.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 3, 263-279.

INTRODUCTION

Le plateau continental du golfe de Gascogne, au large des côtes atlantiques françaises, est large et peu profond. Il constitue, par son extension géographique et en raison de la diversité de ses structures hydrologiques, un secteur important du plateau continental de l'Europe du Nord-Ouest. Après les travaux de Vincent et Kurc (1969 *a* et *b*), Vincent (1973), Hénaff (1973), Le Maguèresse (1974) et Le Cann (1982), les principaux traits de l'hydrologie sont maintenant connus. Les phénomènes de marée y sont très accentués. Les vitesses des courants de marée, qui sont faibles dans différents domaines (de l'ordre de 0,5 noeuds), atteignent des valeurs extrêmes (supérieures à 3,0 noeuds) au voisinage des îles et des caps. Elles couvrent pratiquement la même plage de variations que celle rencontrée sur le plateau de l'Europe du Nord-Ouest considéré dans son ensemble. Les phénomènes de marée jouent un rôle prépondérant dans les variations tant géographiques que saisonnières de la structure de la colonne d'eau. Dans les secteurs où l'énergie dissipée par la marée est maximale (zones voisines des îles d'Ouessant et de Sein, fig. 1), le brassage vertical est très important et la colonne d'eau reste homogène tout au long de l'année. A l'inverse, dans les secteurs où l'énergie dissipée est trop faible (Sud Bretagne et secteur central du plateau Ouest-Bretagne), une stratification saisonnière peut s'établir en période estivale. A la frontière entre les secteurs stratifié et homogène se mettent en place des fronts thermiques très marqués, dont le plus connu est le front d'Ouessant (Le Fèvre et Grall, 1970 ; Pingree *et al.*, 1975 ; 1977 ; 1979 ; Holligan, 1981 ; Holligan *et al.*, 1983 ; 1984 *a* et *b*). Si de nombreux travaux

ont été consacrés, tant du point de vue biologique que chimique, aux secteurs situés plus au Nord dans la Mer Celtique et en Manche occidentale (pour une revue de ces travaux, on pourra consulter Le Fèvre, 1986), un nombre restreint d'études a porté sur le plateau continental atlantique. Celles-ci ont été focalisées sur la période estivale, et consacrées essentiellement aux fronts thermiques de l'Iroise (Le Fèvre *et al.*, 1983 *a* et *b* ; Mariette, 1983 ; Morin, 1984 ; Poulet *et al.*, 1984 ; Mariette et Le Cann, 1985 ; Morin *et al.*, 1985 ; Videau, 1987 ; Viollier *et al.*, 1987 ; GREPMA, 1988 *a* et *b* ; Le Fèvre et Frontier, 1988 ; Riso *et al.*, 1988 ; Sournia *et al.*, 1990). Jusqu'à présent, les variations saisonnières des éléments nutritifs et du plancton ne sont pas connues sur le plateau continental atlantique. Lors de ce travail, nous aurons comme objectif d'examiner les variations des éléments nutritifs (les nitrates seront pris à titre d'exemple) en fin d'hiver et au printemps, en relation avec les caractéristiques hydrologiques du plateau continental et le développement printanier du phytoplankton. Les études ont été limitées à la partie armoricaine du plateau continental atlantique, depuis l'Estuaire de la Loire au sud jusqu'à Ouessant qui marque la limite sud de la Mer Celtique (fig. 1).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Données collectées

Les données ont été collectées suivant un réseau de vingt stations disposées sur le plateau continental en Mer d'Iroise (fig. 1). Quatre campagnes ont été menées de

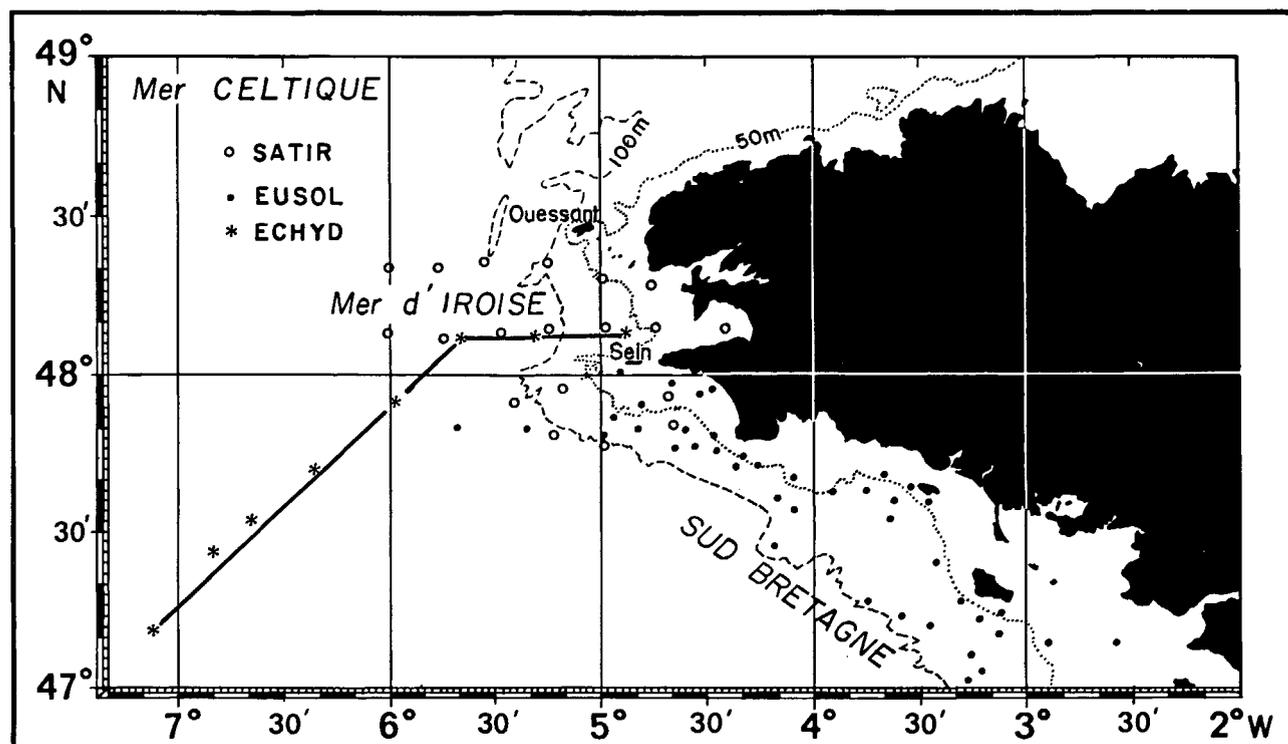


Figure 1

Positions des stations sur le plateau continental armoricain : o : campagnes SATIR en Mer d'Iroise ; ● : campagnes EUSOL dans le Sud-Bretagne ; * : Radiales ECHYD.

Location of the stations on the Armorican shelf: o : SATIR cruises in the Iroise Sea; ● : EUSOL cruises in the South Brittany area; * : ECHYD transects.

mars à juin 1982 (campagnes Satir 8 à 11 sur les N/O *Le Noroît* et *Thalia*, tab. 1). Au mois de mai, une radiale perpendiculaire au talus continental (fig. 1) a été échantillonnée à deux reprises à une semaine d'intervalle (campagnes Echyd sur le N/O *L'Espérance*, tab. 1). En avril et mai, des mesures complémentaires ont été effectuées dans le secteur Sud-Bretagne, selon un réseau de 28 stations (campagnes Eusol 4 et 5 sur le N/O *Thalassa*, fig. 1 et tab. 1).

Tableau 1

Liste des campagnes saisonnières à la mer sur le plateau continental armoricain en 1982.

List of seasonal cruises on the Armorican shelf in 1982.

campagnes	navires	périodes
SATIR 8	LE NOROÏT	22-25/03/1982
SATIR 9	THALIA	13-16/04/1982
EUSOL 4	THALASSA	15-22/04/1982
EUSOL 5	THALASSA	05-10/05/1982
SATIR 10	THALIA	11-14/05/1982
ECHYD 1	L'ESPERANCE	13/05/1982
ECHYD 2	L'ESPERANCE	18-21/05/1982
SATIR 11	THALIA	15-17/06/1982

Techniques d'échantillonnage et méthodes d'analyse

Les échantillons d'eau de mer ont été collectés lors de palanquées hydrologiques classiques avec des bouteilles Niskin de 5 l ou par un système bathysonde Guildline équipé d'une rosette. Dans le cas des palanquées hydrologiques, la température a été mesurée avec des thermomètres à renversement de type Richter et Wiese, avec une précision de $\pm 0,01^\circ\text{C}$; les mesures de salinité ont été effectuées avec un salinomètre Guildline Autosal 8400 (précision : $\pm 0,001$). La bathysonde fournit, après étalonnage préalable, la température et la salinité avec des précisions respectives de $\pm 0,01^\circ\text{C}$ et de $\pm 0,015$. Les échantillons pour l'analyse des éléments nutritifs (nitrates, silicates et phosphates) ont été congelés immédiatement après prélèvement pour une analyse ultérieure au laboratoire. Les mesures ont été réalisées sur un Auto Analyseur II Technicon, suivant les procédures décrites par Tréguer et Le Corre (1975). Les précisions des mesures pour les nitrates, silicates et phosphates sont respectivement de $\pm 0,1 \mu\text{atg.l}^{-1}$, $\pm 0,1 \mu\text{atg.l}^{-1}$ et $\pm 0,02 \mu\text{atg.l}^{-1}$. Les échantillons d'eau de mer pour les mesures de chlorophylle *a* ont été filtrés sur des filtres Whatman GF/C, et les filtres ont été congelés à -20°C jusqu'à l'analyse. Les mesures des concentrations en chlorophylle *a* ont été réalisées selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963), avec un fluorimètre Turner 111 préalablement étalonné. Les équations données par Lorenzen (1966) ont été utilisées pour calculer les concentrations de chlorophylle *a*. Les

données de rayonnement solaire global incident ont été relevées à Quimper (Institut National de la Recherche Agronomique) qui, par sa localisation géographique, fournit une situation moyenne pour le domaine d'étude.

RÉSULTATS

Situation hivernale

La campagne Satir 8 a été effectuée en mars, en fin de période hivernale, afin d'établir une situation de référence juste avant le début du développement printanier du phytoplancton. A cette période de l'année, l'activité phytoplanctonique est minimale, et la matière organique produite lors du cycle biologique précédent a été reminéralisée. La quantité d'éléments nutritifs mesurée représente le stock dont pourra disposer le phytoplancton pour son développement printanier.

Conditions hydrologiques

A la fin de l'hiver, l'hydrologie du plateau continental est caractérisée par la présence de fronts halins bien marqués. Deux fronts sont mis en évidence à cette époque de l'année en Mer d'Iroise (fig. 2 a) :

- une première discontinuité haline ($\delta S = 0,4$) est observée au voisinage de l'isobathe 100 m. Le tracé de ce front, qui suit approximativement le tracé de l'isohaline 34,6, est remarquable : il suit étroitement celui du front thermique estival d'Ouessant (Pingree *et al.*, 1975 ; Dechambenoy *et al.*, 1977). Il a tendance, comme le front estival, à se raccorder à la côte au voisinage de la Pointe du Raz (fig. 2 a). Cette tendance est renforcée en profondeur, où les gradients halins horizontaux sont plus accentués (fig. 2 c). Ce front halin hivernal n'avait pas été observé jusqu'à présent; par analogie avec le front thermique estival, nous l'avons appelé front halin d'Ouessant.

- une seconde discontinuité haline ($\delta S = 1,0$) est mise en évidence au voisinage de l'isobathe 40 m (fig. 2 a). Elle marque la limite d'extension vers le large des eaux dessalées de la baie de Douarnenez et de la rade de Brest (figs 2 a, 3 a). Le tracé de ce front est proche de la position estivale du front interne de l'Iroise (Le Fèvre et Grall, 1970).

La similitude de tracé entre les fronts halins hivernaux et les fronts thermiques estivaux ne doit pas être fortuite ; elle suggère que les mécanismes de formation des fronts halins reposent sur des processus physiques similaires à ceux qui gouvernent la mise en place de fronts thermiques estivaux. Dans les secteurs de la Mer d'Iroise, où l'énergie dissipée par la marée est suffisamment importante pour empêcher la mise en place de la stratification thermique en été, elle est aussi suffisante en hiver pour empêcher l'établissement d'une stratification haline.

Entre ces deux fronts s'étend un domaine où existe une forte homogénéité verticale des masses d'eau (fig. 3 a). A

l'ouest du front halin d'Ouessant, l'influence des eaux à caractère océanique devient prédominante sur le plateau continental. Les valeurs de salinité ($S > 35,3$) sont proches de celles des eaux océaniques superficielles du golfe de Gascogne ($S > 35,5$). La distribution des températures (fig. 2 b, 3 b) montre qu'en fin d'hiver, les gradients thermiques sont peu marqués. Les fronts observés à cette époque de l'année sont essentiellement halins. Le front interne de l'Iroise en particulier, décrit en été comme thermohalin (Le Fèvre et Grall, 1970), est halin en hiver.

Distribution des éléments nutritifs et de la chlorophylle a

A la fin de l'hiver, la distribution des éléments nutritifs sur le plateau continental est étroitement liée à la distribution des salinités. Les isoplèthes en éléments nutritifs suivent sensiblement le tracé des isohalines (fig. 2 d, 3 d). Il existe un enrichissement en éléments nutritifs des eaux côtières ($\text{NO}_3^- = 10,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$, $\text{Si (OH)}_4 = 6,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$) par rapport aux eaux du large ($\text{NO}_3^- = 5,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$, $\text{Si (OH)}_4 = 3,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$). L'enrichissement doit être relié aux apports des rivières. Des teneurs exceptionnellement élevées en éléments nutritifs sont en effet mesurées dans les rivières en Bretagne : elles peuvent atteindre des valeurs supérieures à $500 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en nitrates (Wafar *et al.*, 1983 ; 1989 ; Delmas et Tréguer, 1983). Lorsqu'on prend en considération ces teneurs, l'enrichissement des eaux du plateau continental paraît cependant relativement modeste. L'influence des rivières doit être restreinte du fait de leurs débits relativement réduits, et aussi en raison de phénomènes actifs de mélange (forts courants de marée, vent), qui diluent rapidement les apports. A cette période de l'année, une forte corrélation inverse est mise en évidence entre les teneurs en éléments nutritifs (nitrates, silicates) et les salinités (fig. 4) sur le plateau continental (afin d'obtenir la situation hivernale, les secteurs des fronts où le développement phytoplanctonique a déjà débuté n'ont pas été pris en compte ; seuls ont été considérés les échantillons dont la saturation en oxygène dissous est de $100 \pm 1 \%$):

$$\begin{aligned} \text{NO}_3^- &= 123,83 - 3,33*S & n = 55 & R = 0,84 \\ \text{Si (OH)}_4 &= 117,78 - 3,25*S & n = 55 & R = 0,92 \end{aligned}$$

Elles traduisent un mélange entre deux masses d'eau : une eau côtière dessalée et riche en éléments nutritifs ($S > 34,3$, $\text{NO}_3^- > 10,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$) et une eau du large à caractère océanique, plus salée et plus pauvre en éléments nutritifs ($S > 35,4$, $\text{NO}_3^- > 6,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$). Ces résultats montrent qu'à la fin de l'hiver, les variations des concentrations en éléments nutritifs dans les masses d'eau du plateau continental de la Mer d'Iroise sont gouvernées essentiellement par des processus conservatifs. Le développement du phytoplancton intervient à cette époque de l'année au voisinage des fronts halins (figs 2 e, 3 e). Il est significatif dans la zone du front d'Ouessant, où les plus fortes teneurs en chlorophylle (chl. a $> 1,0 \mu\text{g.l}^{-1}$) sont localisées dans les eaux superficielles situées au-dessus de la halocline (fig. 3 e). Il est très marqué dans le secteur du front interne de l'Iroise : des teneurs importantes (chl. a $> 5,0 \mu\text{g.l}^{-1}$) sont observées dans le compartiment stratifié du front

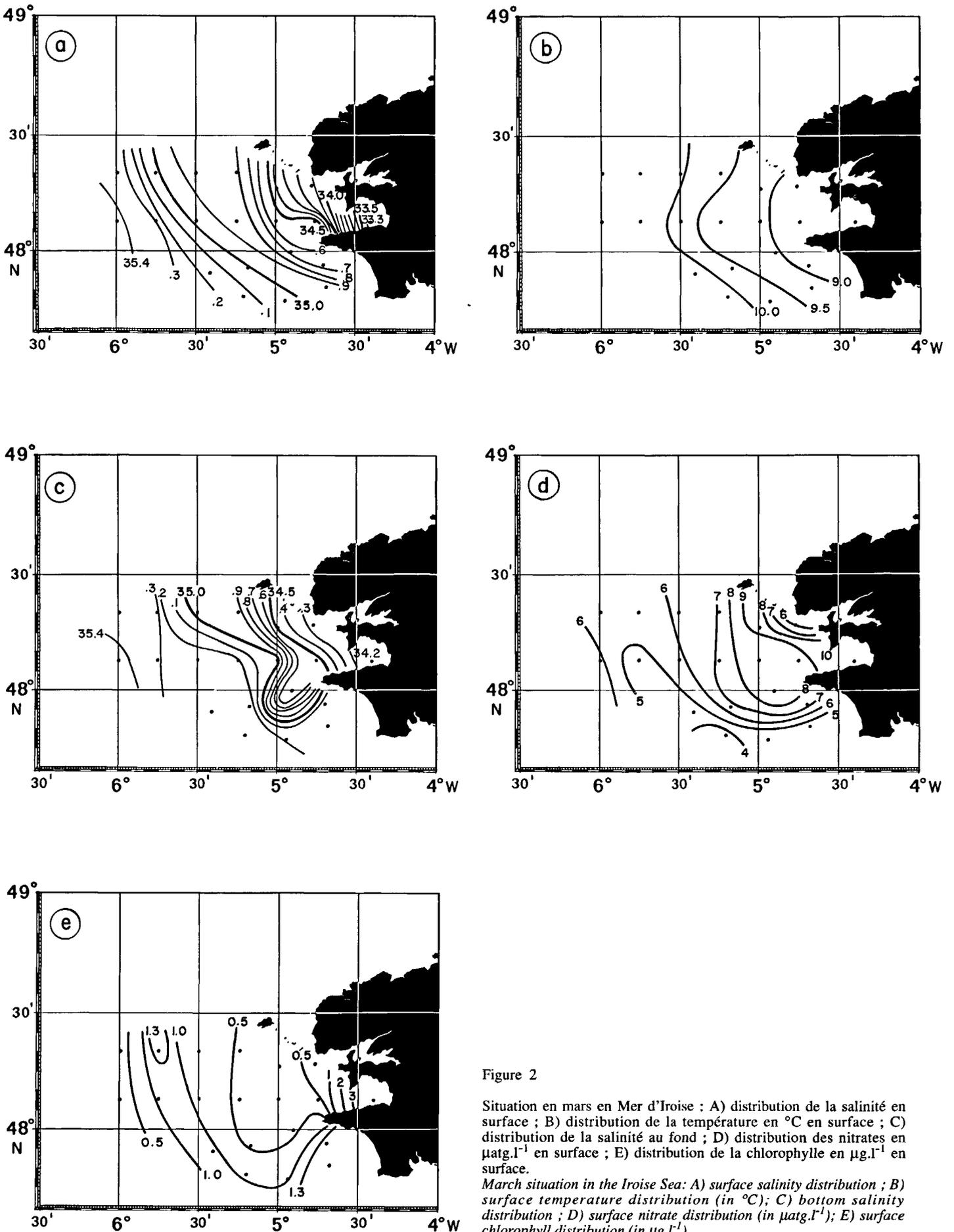


Figure 2

Situation en mars en Mer d'Iroise : A) distribution de la salinité en surface ; B) distribution de la température en °C en surface ; C) distribution de la salinité au fond ; D) distribution des nitrates en $\mu\text{atg.l}^{-1}$ en surface ; E) distribution de la chlorophylle en $\mu\text{g.l}^{-1}$ en surface.

March situation in the Iroise Sea: A) surface salinity distribution ; B) surface temperature distribution (in °C); C) bottom salinity distribution ; D) surface nitrate distribution (in $\mu\text{atg.l}^{-1}$); E) surface chlorophyll distribution (in $\mu\text{g.l}^{-1}$).

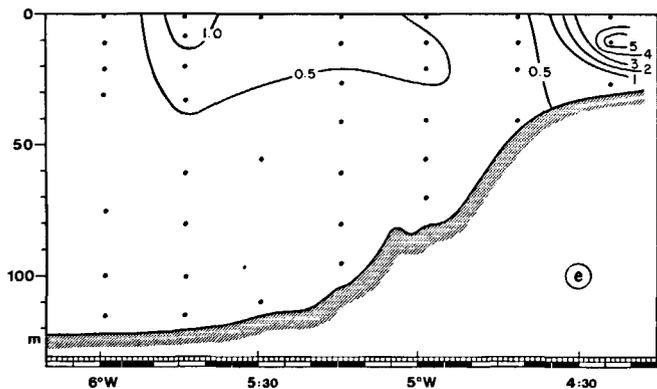
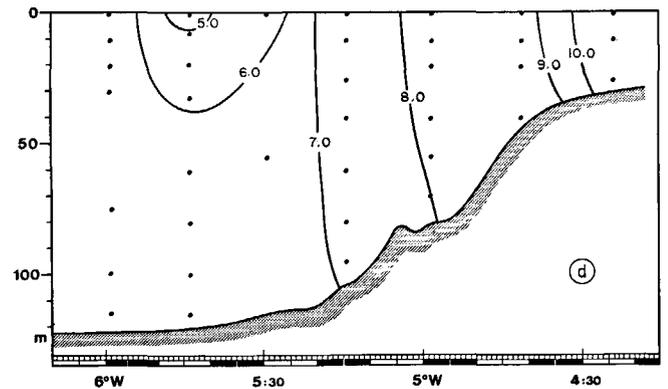
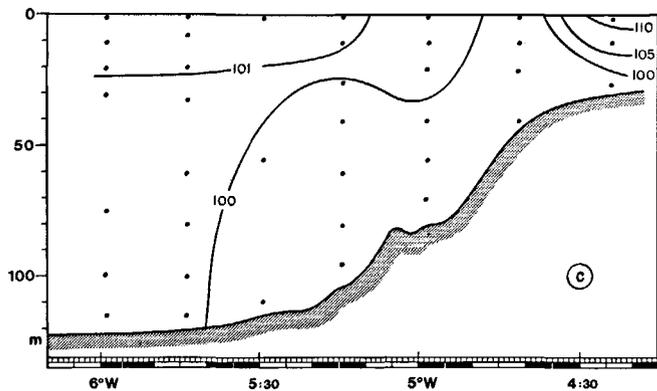
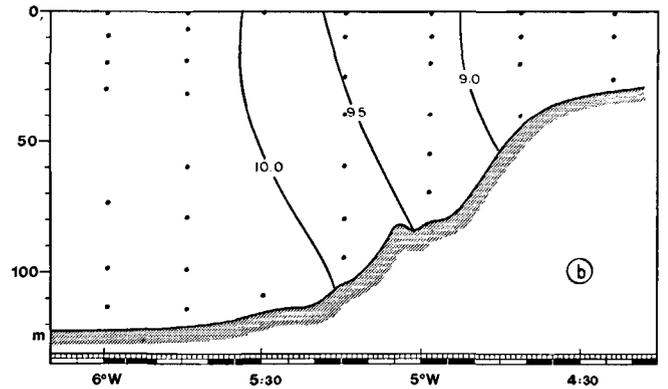
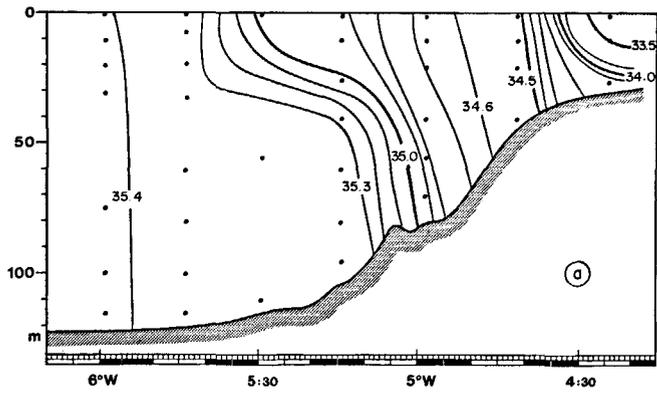


Figure 3

Situation en mars en Mer d'Iroise. Distribution sur la radiale située à 48°08 N (campagnes SATIR) : A) distribution verticale de la salinité ; B) distribution verticale de la température ; C) distribution verticale du pourcentage de saturation en oxygène dissous ; D) distribution verticale des nitrates ; E) distribution verticale de la chlorophylle.

March situation in the Iroise Sea. Distribution on the 48°08 N transect (SATIR cruises): A) vertical salinity distribution; B) vertical temperature distribution; C) vertical dissolved oxygen saturation distribution; D) vertical nitrate distribution; E) vertical chlorophyll distribution.

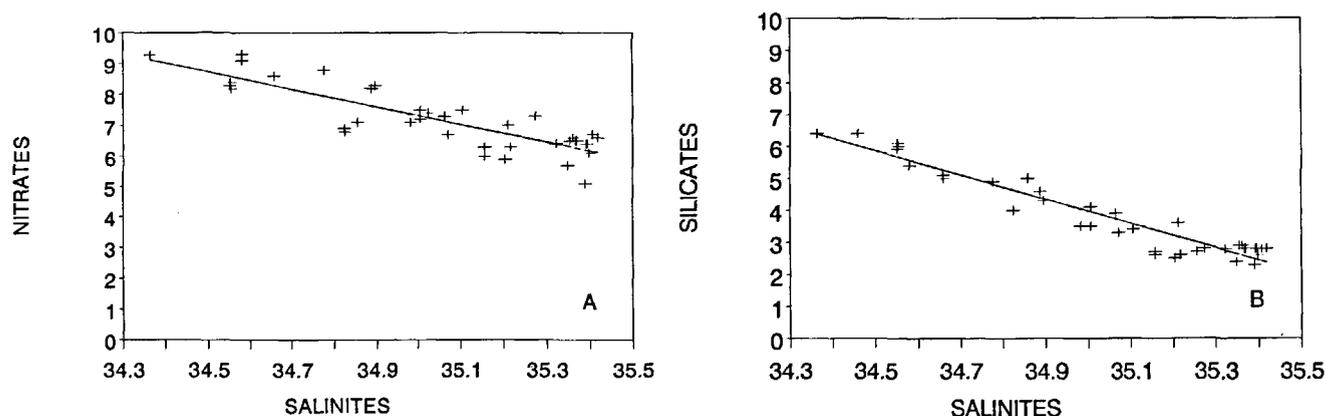


Figure 4

Situation en mars en Mer d'Iroise. Variations des nitrates (A) et des silicates (B) en fonction de la salinité. Seuls les échantillons d'eau dont la saturation en oxygène dissous est proche de 100 % ont été utilisés pour le calcul de la régression.

March situation in the Iroise Sea: nitrate (A) and silicate (B) variations with salinity. The regression has been fitted with water samples where dissolved oxygen is around 100 % saturation.

masses phytoplanctoniques sont associés une sursaturation en oxygène dissous (fig. 3 c) et un déficit marqué en éléments nutritifs (fig. 3 d). Le déficit en nitrates est de $2,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ dans les eaux superficielles du front interne de l'Iroise : il correspond à la différence entre les teneurs observées ($10,7 \mu\text{atg.l}^{-1}$), et celles prévues par la droite de mélange hivernale ($13,1 \mu\text{atg.l}^{-1}$ pour une salinité de 33,2). Le déficit est d'environ $1,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$, selon un calcul similaire dans le cas du front d'Ouessant. Dans ces secteurs, le développement phytoplanctonique est particulièrement précoce par rapport à ce qui est habituellement observé en zone tempérée. Il intervient en effet dès la fin de l'hiver, alors que le développement du phytoplancton est généralement observé en avril-mai en zone tempérée (Colebrook et Robinson, 1961 ; 1965). En dehors des secteurs frontaux, les teneurs en chlorophylle *a* sont faibles ($\text{chl. } a < 0,5 \mu\text{g.l}^{-1}$), et correspondent aux teneurs habituellement observées à cette époque de l'année à cette latitude (Colebrook, 1979 ; 1982).

Variations des conditions hydrologiques au printemps. Incidence sur le développement du phytoplancton et la distribution des éléments nutritifs

SITUATION EN AVRIL

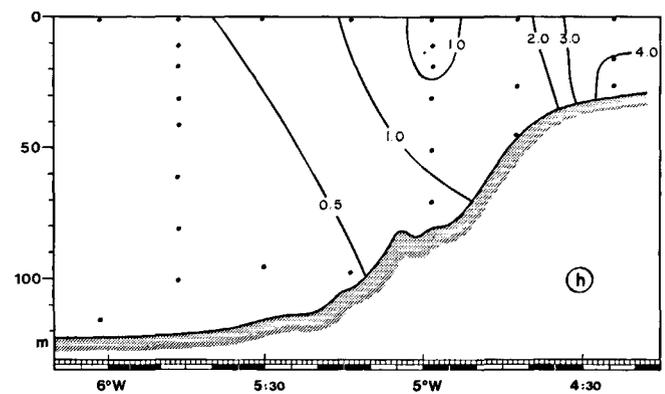
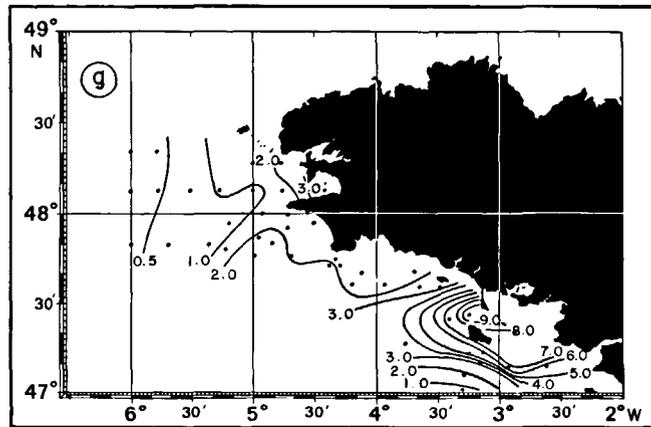
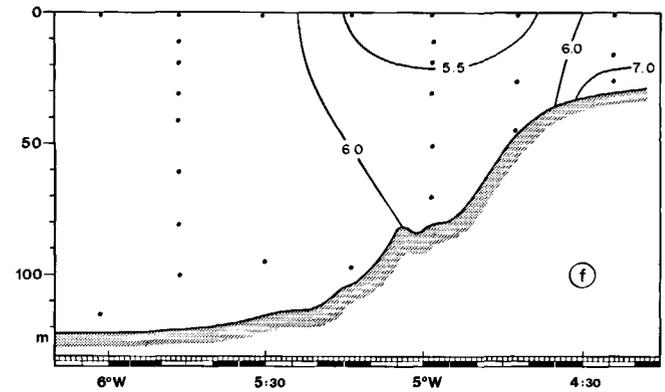
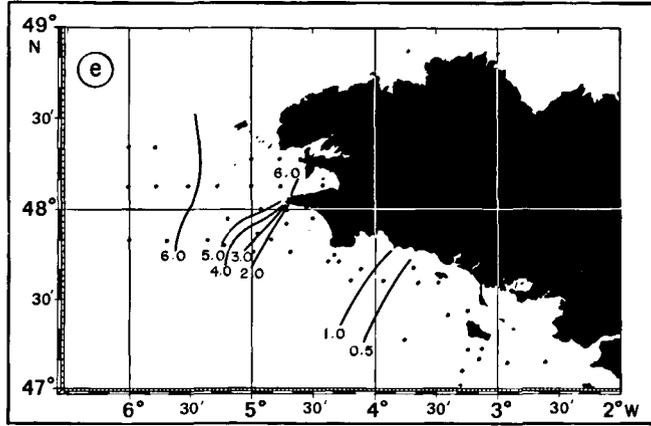
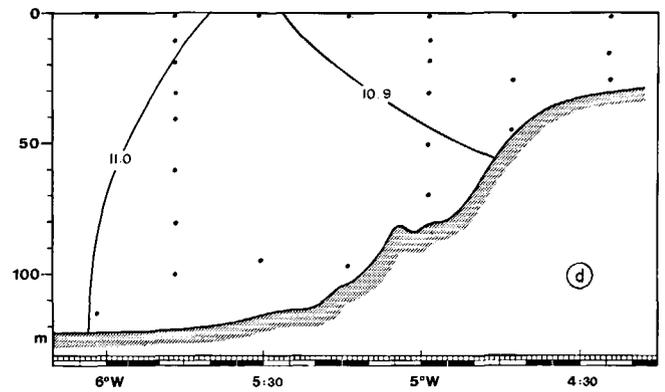
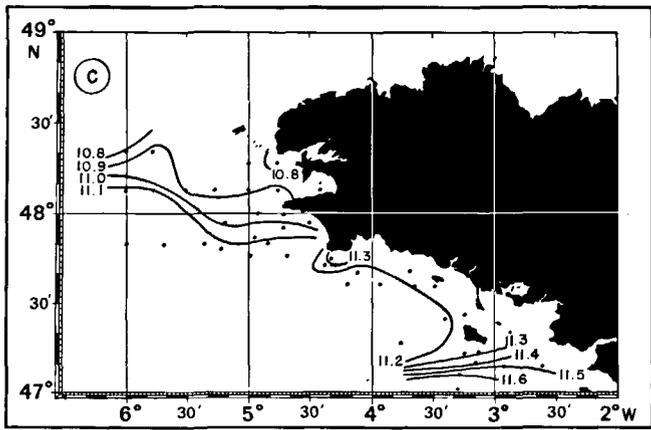
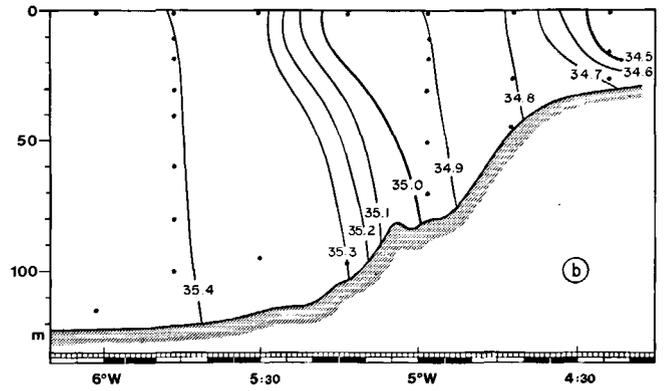
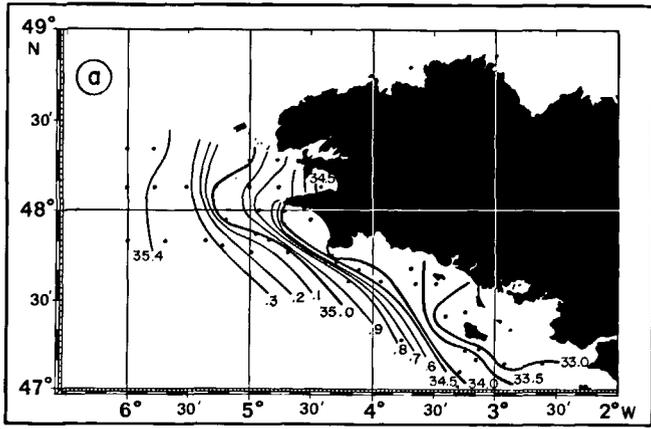
• Conditions hydrologiques

Les structures hydrologiques montrent peu de variations par rapport au mois de mars. Elles restent marquées par la présence de fronts halins, qui suivent sensiblement les mêmes tracés que le mois précédent (fig. 5 a, b). Le front interne de l'Iroise est toutefois nettement moins marqué ($\delta S < 0,4$ au lieu de 1,0). Les études menées en 1983 et 1984 (campagnes Satir 83A et B, Dofin) confirment la présence chaque année de ces structures halines sur le plateau continental. Elles se révèlent comme le trait dominant de

l'hydrologie à cette époque de l'année. D'importantes dessalures ($S < 34,0$) sont observées dans le domaine Sud-Bretagne (fig. 5 a). Les eaux dessalées sont localisées en surface sur une couche d'épaisseur voisine de 20 m. Elles sont séparées des eaux de fond plus salées (leur salinité est voisine de 35,0) par une très forte halocline. Les dessalures les plus importantes sont observées au voisinage de l'Estuaire de la Loire (fig. 5 a), qui constitue pour ce secteur du plateau continental la principale source d'eaux douces. Il existe une continuité entre les eaux dessalées du domaine Sud-Bretagne et celles de la Mer d'Iroise (fig. 5 a). Cette continuité suggère un écoulement privilégié sur le plateau, le long des côtes Sud de Bretagne, des eaux de la Loire qui seraient à l'origine des fronts halins de la Mer d'Iroise. Il est alors vraisemblable que les dessalures observées en Manche occidentale certaines années (Poole et Atkins, 1929 ; Harvey, 1930 ; Grall *et al.*, 1971 ; Armstrong *et al.*, 1972) trouvent leur origine dans l'écoulement des eaux de la Loire vers le Nord au large des côtes de Bretagne à la suite de crues importantes. Comme en mars, les gradients thermiques de surface sont peu marqués sur l'ensemble du domaine en avril (fig. 5 c). Il existe une grande homogénéité des masses d'eau ($\delta T < 0,1^\circ\text{C}$) en Mer d'Iroise (fig. 5 d) ; une faible stratification thermique ($\delta T < 0,3^\circ\text{C}$) se met en place dans les eaux dessalées du domaine Sud-Bretagne.

• Distribution de la chlorophylle *a* et des éléments nutritifs

Le développement du phytoplancton, qui était limité en mars aux zones frontales, intervient en avril dans les eaux côtières s'étendant jusqu'au voisinage de l'isobathe 70 m (fig. 5 g, h). Le domaine où s'effectue la floraison du phytoplancton s'est étendu vers le large : il inclut en avril le secteur situé entre le front interne et l'isobathe 70 m. Dans ce secteur, les teneurs en chlorophylle *a* sont relativement peu élevées ($\text{Chl. } a < 2,0 \mu\text{g.l}^{-1}$), et réparties sur l'ensemble de la colonne d'eau (fig. 5 h). La diminution



les teneurs en chlorophylle *a* les plus élevées (Chl. *a* > 4,0 $\mu\text{g.l}^{-1}$, fig. 5 g) sont observées dans le secteur côtier délimité par le front interne de l'Iroise. Dans ce secteur, les teneurs en éléments nutritifs montrent une forte diminution par rapport au mois précédent : elle est de l'ordre de 4,0 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ en nitrates (fig. 5 e, f). Au-delà de l'isobathe 70 m, les teneurs en chlorophylle *a* sont faibles (chl. *a* < 0,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$) : le développement phytoplanctonique y est très peu marqué, et les teneurs en éléments nutritifs sont similaires à celles du mois de mars ($\text{NO}_3^- = 6,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$). En raison de l'assimilation des éléments nutritifs dans les eaux les plus côtières, les gradients de concentrations observés le mois précédent entre la côte et le large ont complètement disparu (fig. 5 e, f) : le tracé des isoplèthes en éléments nutritifs ne suit plus celui des isohalines.

Un développement important de phytoplancton est mis en évidence dans le secteur Sud-Bretagne (fig. 5 g). Des teneurs en chlorophylle *a* très fortes (chl. *a* > 9,0 $\mu\text{g.l}^{-1}$) sont observées dans le domaine d'extension des eaux de la Loire (fig. 5 g). Le tracé des isoplèthes en chlorophylle *a* suit approximativement celui des isohalines. Les teneurs en chlorophylle *a* les plus fortes sont associées aux salinités les plus faibles. Dans ce secteur, l'épuisement des eaux superficielles en éléments nutritifs est quasi total ($\text{NO}_3^- < 0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$, fig. 5 e). Ce résultat suggère que la floraison du phytoplancton est précoce : elle a débuté dans ce secteur bien avant le mois d'avril. Les eaux situées sous la halocline sont riches en éléments nutritifs ($\text{NO}_3^- > 7,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$) et pauvres en phytoplancton (chl. *a* < 0,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$) : le développement phytoplanctonique concerne uniquement les eaux superficielles situées au-dessus de la halocline.

SITUATION EN MAI

• Conditions hydrologiques

Les structures hydrologiques du plateau continental présentent des changements importants d'avril à mai. En Mer d'Iroise, les gradients horizontaux de salinité sont peu marqués, et les fronts halins ont pratiquement disparu (fig. 6 b). Les masses d'eau sont homogènes en salinité sur la majeure partie du domaine (fig. 7 e). Seule une faible stratification haline subsiste dans le secteur côtier délimité vers le large par le front interne de l'Iroise, qui est lui-même relativement moins marqué ($\delta S < 0,3$). Sur le plateau continental Sud-Bretagne, les dessalures superficielles sont nettement moins accentuées qu'en avril : les valeurs minimales qui se situaient aux environs de 33,0 en avril

sont maintenant de l'ordre de 34,5. L'extension des eaux dessalées vers le Nord-Ouest est moins marquée : leur influence s'estompe au-delà de 4°W (fig. 6 b). La continuité des dessalures qui existait au mois d'avril entre le secteur Sud-Bretagne et la Mer d'Iroise n'existe plus. Ceci doit être relié à une diminution des apports d'eaux douces de la Loire (les débits moyens mensuels ont diminué de moitié entre avril et mai). Des variations importantes sont mises en évidence en mai dans la distribution verticale des températures : la stratification thermique saisonnière se met en place progressivement (fig. 7 a). Elle s'établit tout d'abord dans deux secteurs : dans le secteur côtier de la Mer d'Iroise jusqu'à l'isobathe 100 m, et au large dans le golfe de Gascogne, au-delà du talus continental. Dans la partie centrale du plateau située entre ces deux secteurs, la colonne d'eau reste homogène. La structure thermique évolue rapidement pendant la seconde quinzaine de mai : les deux secteurs stratifiés se rejoignent en quelques jours sous l'effet de l'ensoleillement (fig. 7 b) ; la thermocline est alors présente sur l'ensemble du plateau continental isolant sur le fond des eaux froides qui constituent une structure connue sous la dénomination de «bourrelet froid» (Vincent et Kurc, 1969 a). La stratification thermique est également établie dans le domaine Sud-Bretagne, où l'écart de température entre les eaux de surface et de fond est supérieur à 1,0°C ; les variations des températures entre les eaux superficielles de la Mer d'Iroise et celles du domaine Sud-Bretagne sont peu marquées (fig. 6 a).

• Distribution de la chlorophylle *a* et des éléments nutritifs

Alors que le développement phytoplanctonique était limité en avril aux eaux côtières de profondeurs inférieures à 70 m, il concerne en mai les eaux s'étendant jusqu'aux environs de l'isobathe 100 m (fig. 6 d, 7 f). Un gradient de concentrations en chlorophylle *a* est observé entre les eaux côtières et les eaux du large : les teneurs en chlorophylle *a*, qui sont voisines de 1,0 $\mu\text{g.l}^{-1}$ aux environs de 6°W, atteignent des valeurs supérieures à 3,0 $\mu\text{g.l}^{-1}$ dans le secteur côtier (fig. 6 d). La distribution verticale de la chlorophylle *a* montre que les valeurs les plus fortes (chl. *a* > 9,0 $\mu\text{g.l}^{-1}$) sont observées dans le secteur stratifié du front interne, dans les eaux situées près du fond (fig. 7 f). La diminution des teneurs en éléments nutritifs en surface par rapport au mois précédent est importante (fig. 6 c) : en mai, les eaux superficielles sont quasi épuisées en éléments nutritifs ($\text{NO}_3^- < 0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$) jusqu'à l'isobathe 100 m. Un déficit en éléments nutritifs est également mis en évidence dans les eaux superficielles stratifiées au-delà du talus continental (fig. 7 c), indiquant un développement

► Figure 5

Situation en avril sur le plateau continental armoricain. Distribution verticale sur la radiale 48°08 N (campagnes SATIR) : A et B) distributions horizontale et verticale de la salinité ; C et D) distributions horizontale et verticale de la température ; E et F) distributions horizontale et verticale des nitrates ; G et H) distributions horizontale et verticale de la chlorophylle.

April situation on the Armorican shelf. Vertical distribution on the 48°08 N transect (SATIR cruises): A and B) horizontal and vertical salinity distributions; C and D) horizontal and vertical temperature distributions; E and F) horizontal and vertical nitrate distributions; G and H) horizontal and vertical chlorophyll distributions.

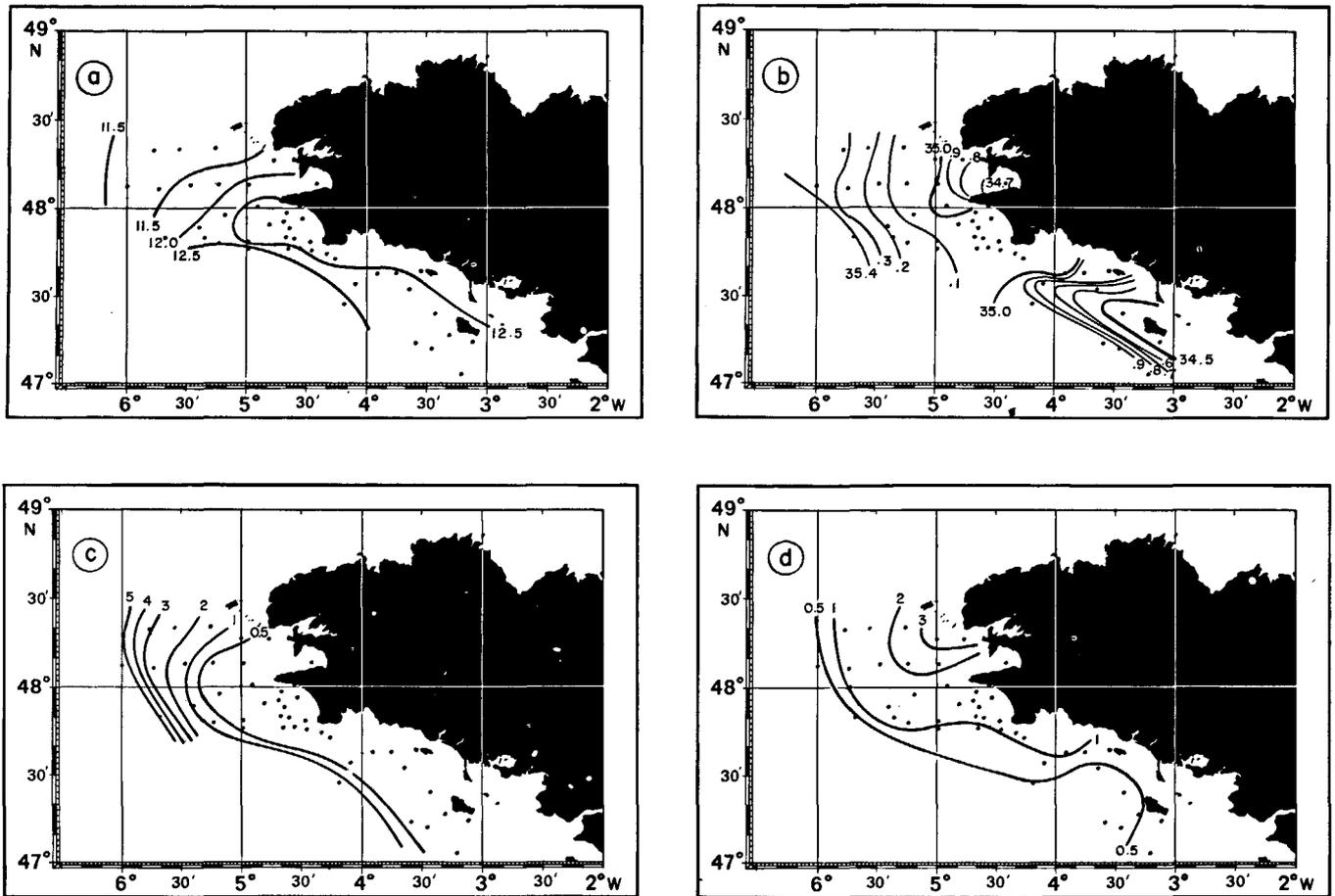


Figure 6

Situation en mai sur le plateau continental armoricain : A) distribution de la température en surface ; B) distribution de de la salinité en surface ; C) distribution des nitrates en surface ; D) distribution de la chlorophylle en surface.
 May situation on the Armorican shelf: A) surface temperature distribution; B) surface salinity distribution; C) surface nitrate distribution; D) surface chlorophyll distribution.

restent proches des valeurs hivernales ($\text{NO}_3^- > 5,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$) dans le secteur central du plateau situé entre les deux zones stratifiées. Dans ce secteur, les concentrations en chlorophylle *a* sont faibles (chl. *a* $< 1,0 \mu\text{g.l}^{-1}$, fig. 7 *f*). Lorsque la stratification thermique se met en place dans ce secteur, durant la seconde quinzaine de mai, le développement phytoplanctonique est très rapide et la diminution des teneurs en nitrates est très accentuée : elle atteint environ $4,0 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en cinq jours dans les eaux de surface (fig. 7 *d*). Le développement du phytoplancton est très tardif dans ce domaine : il s'est écoulé plus de deux mois depuis le début de la floraison du phytoplancton en mars dans les zones des fronts halins. Les eaux situées sous la thermocline conservent des teneurs en nitrates proches des teneurs hivernales (fig. 7 *d*) : ceci explique la richesse en éléments nutritifs des eaux du bourrelet froid estival (GREPMA, 1988 *a*). Dans le domaine Sud-Bretagne, les masses d'eau superficielles sont quasi épuisées en éléments nutritifs ($\text{PO}_4^{3-} < 0,01 \mu\text{atg.l}^{-1}$, $\text{NO}_3^- < 0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$) ; les teneurs en chlorophylle *a* sont faibles : elles sont inférieures à $0,5 \mu\text{g.l}^{-1}$ (fig. 6 *d*). Le mois de mai marque la fin de la floraison printanière du phytoplancton sur le plateau continental armoricain.

SITUATION EN JUIN

• Conditions hydrologiques

Une augmentation marquée des températures ($\delta T > 3^\circ\text{C}$) est observée en juin dans les eaux superficielles de la Mer d'Iroise (fig. 8 *c, d*). Le réchauffement est inégal selon les secteurs, et des gradients thermiques apparaissent : leur présence correspond à la mise en place des fronts thermiques (front d'Ouessant et front interne de l'Iroise) dont l'existence est bien connue en été (GREPMA, 1988 *a*). La distribution verticale des températures (fig. 8 *d*) est proche de celle observée en été. Le domaine habituellement homogène situé entre les deux fronts est légèrement stratifié : ceci est caractéristique d'une situation de morte-eau (Morin, 1984). Ces observations confirment les résultats du modèle de Mariette et Le Cann (1985), qui prévoit la mise en place de ces fronts pendant la seconde quinzaine de juin. Il subsiste un gradient côte-large de salinité peu marqué ; les fronts halins ont disparu (fig. 8 *a, b*).

• Distribution des éléments nutritifs et de la chlorophylle *a*

En juin, la diminution des teneurs en éléments nutritifs par

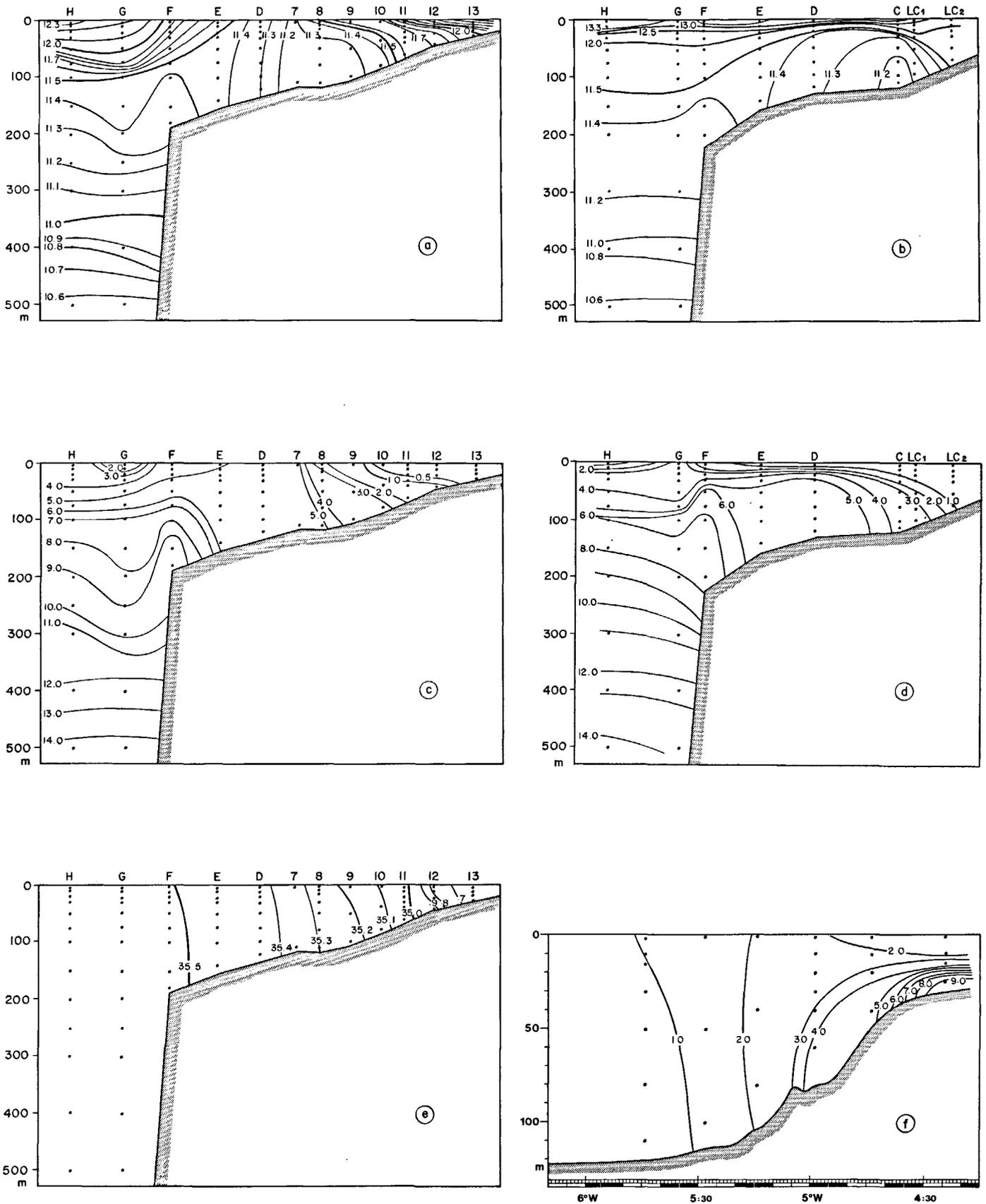
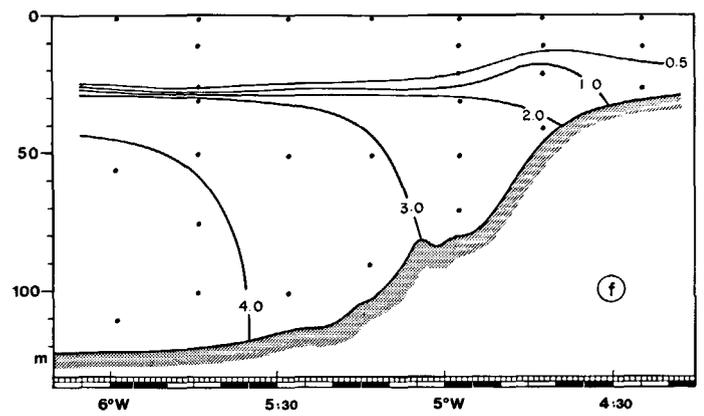
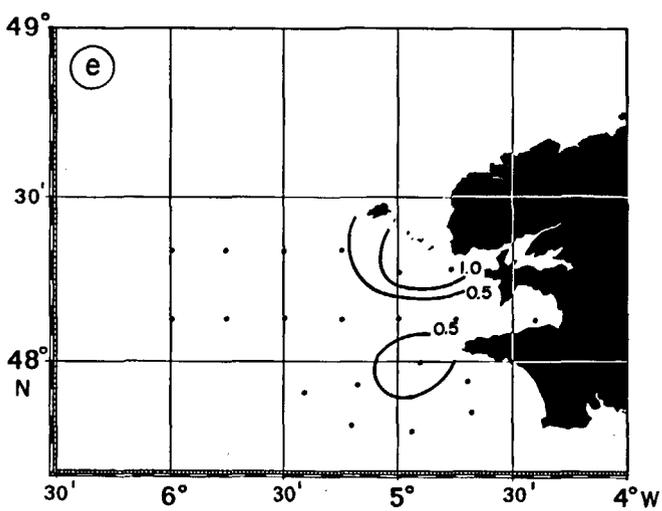
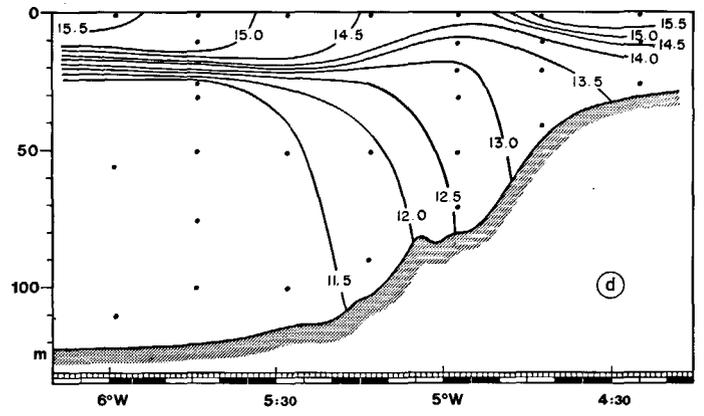
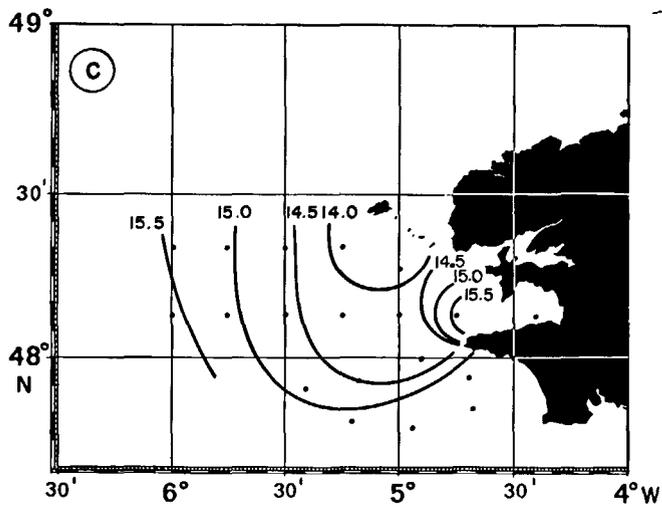
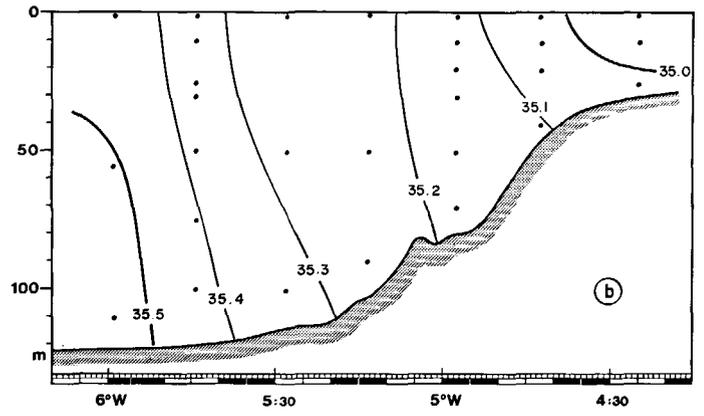
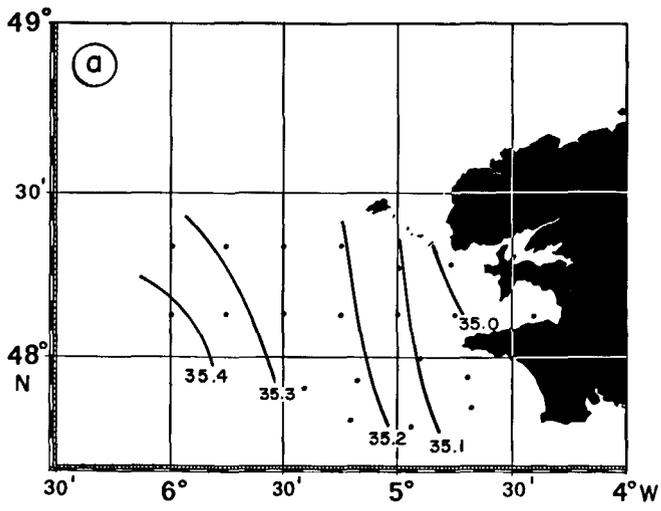


Figure 7

Situation en mai sur le plateau continental armoricain. Distribution verticale sur la radiale ÉCHYD : A) de la température le 13 mai ; B) de la température le 18-21 mai ; C) des nitrates le 13 mai ; D) des nitrates le 18-21 mai ; E) de la salinité le 13 mai ; F) de la chlorophylle le 13 mai.
 May situation on the Armorican shelf. Vertical distribution on the ECHYD transect : A) temperature (May 13) ; B) temperature (May 18-21) ; C) nitrate (May 13) ; D) nitrate (May 18-21) ; E) salinity (May 13) ; F) chlorophyll (May 13).



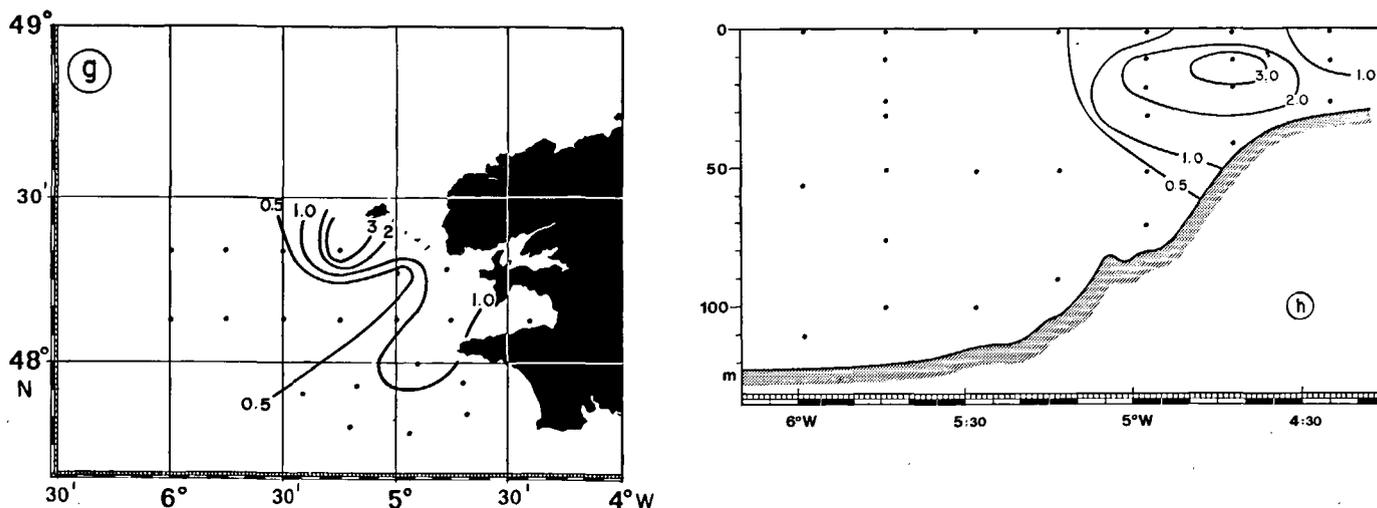


Figure 8

Situation en juin en Mer d'Iroise. Distribution verticale sur la radiale 48°08 N (campagnes SATIR) : A et B) distributions horizontale et verticale de la salinité ; C et D) distributions horizontale et verticale de la température ; E et F) distributions horizontale et verticale des nitrates ; G et H) distributions horizontale et verticale de la chlorophylle.

June situation in the Iroise Sea. Vertical distribution on the 48°08 N transect (SATIR cruises): A and B) horizontal and vertical salinity distributions; C and D) horizontal and vertical temperature distributions; E and F) horizontal and vertical nitrate distributions; G and H) horizontal and vertical chlorophyll distributions.

les teneurs en nitrates deviennent inférieures à $0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ sur la majeure partie du domaine (fig. 8 e, f). Des teneurs supérieures à $0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ subsistent dans les secteurs où la colonne d'eau est homogène (autour des îles d'Ouessant et de Sein, fig. 8 e). Les plus fortes teneurs en chlorophylle *a* sont localisées dans ces secteurs (fig. 8 g) : elles sont comprises entre $1,0$ et $3,0 \mu\text{g.l}^{-1}$. La distribution verticale de la chlorophylle *a* montre que des teneurs élevées ($\text{chl. } a > 3,0 \mu\text{g.l}^{-1}$) sont mises en évidence dans la zone faiblement stratifiée située entre les deux fronts (fig. 8 h). Le maximum est localisé à l'endroit où les thermocline et nitracline sont proches de la surface. En juin, les distributions des éléments nutritifs et de la chlorophylle *a* sont voisines des distributions habituellement observées en période estivale en Mer d'Iroise (GREPMA, 1988 a).

DISCUSSION

Variations des éléments nutritifs et floraison printanière du phytoplancton dans les eaux du plateau continental armoricain

L'évolution des distributions des éléments nutritifs et de la chlorophylle *a* montre qu'il existe au printemps des décalages dans le temps très importants dans la floraison du phytoplancton selon les secteurs du plateau continental. Il est généralement reconnu que le développement du phytoplancton est lié à des facteurs essentiels qui sont le rayonnement solaire incident (Atkins, 1928), la disponibilité des éléments nutritifs dans la couche euphotique (Gran, 1932) et la stabilité verticale des masses d'eau (Bigelow *et al.*,

1940 ; Riley, 1942). A la fin de l'hiver, alors que les éléments nutritifs sont suffisamment abondants, le rayonnement solaire incident et la stabilité verticale des masses d'eau doivent jouer un rôle prépondérant dans le déclenchement de la floraison du phytoplancton. L'importance respective de ces deux facteurs a été prise en compte dans le modèle de profondeur critique de Sverdrup (1953). Ce modèle permet, pour un niveau donné du rayonnement solaire incident, de déterminer une valeur critique de la profondeur de la couche de mélange pour laquelle le phytoplancton peut se développer ; Riley (1957), en suivant une approche voisine, a déterminé, pour une couche de mélange donnée, le niveau critique du rayonnement solaire moyen permettant le déclenchement de la floraison printanière du phytoplancton. Le rayonnement moyen est calculé selon l'expression suivante :

$$\bar{I} = \frac{I_0 - I_0 e^{-kz}}{kz} \quad (1)$$

avec :

\bar{I} = rayonnement moyen disponible pour une cellule phytoplanctonique donnée

I_0 = rayonnement solaire global incident

k = coefficient d'extinction de la lumière (il est considéré comme constant dans la couche de mélange)

z = profondeur de la couche de mélange.

Pour que cette relation puisse être appliquée, il est nécessaire que (Sverdrup, 1953 ; Riley, 1957) :

- le brassage soit suffisant pour que les organismes phytoplanctoniques soient répartis de manière uniforme dans la couche de mélange superficiel; et,
- que la production primaire ne soit pas limitée par un manque en éléments nutritifs.

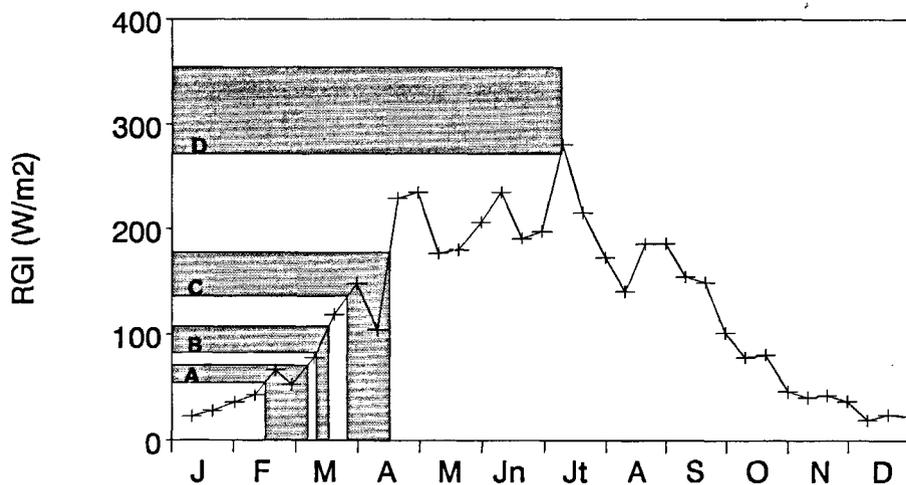


Figure 9

Variations saisonnières du rayonnement global incident en 1982 ($W.m^{-2}$). Les périodes de déclenchement de la floraison printanière du phytoplancton sont prévues à partir du modèle de Riley (1957). Nous avons utilisé pour le calcul les valeurs de $k = 0,13$ et $k = 0,17$ et différentes épaisseurs de la couche de mélange (A = 20 m, B = 30 m, C = 70 m, D = 100 m). On se référera au texte et au tableau 2 pour l'interprétation du graphique.

Seasonal variations in global solar irradiance in 1982. The model of Riley (1957) permits prediction of the periods of initiation of spring phytoplankton development. For the estimates, values of $k = 0.13$ and $k = 0.17$ have been used and different depths of the mixed layer (A = 20 m, B = 30 m, C = 70 m, D = 100 m) have been also considered. See text and to Table 2 for graph interpretation.

Ces conditions sont respectées au printemps sur le plateau continental armoricain. Connaissant I, la valeur critique du rayonnement moyen en zone tempérée (I doit être supérieur à $0,03 \text{ g-cal. cm}^{-2} \text{ mn}^{-1} = 20,9 \text{ W.m}^{-2}$; Riley, 1957), il est alors possible de calculer le niveau du rayonnement solaire incident I_0 (tab. 1), nécessaire au développement du phytoplancton :

$$I_0 = \frac{T * k z}{1 - e^{-kz}} \quad (2)$$

z a été estimée comme la profondeur à laquelle le gradient de densité devient supérieur à $0,01 \text{ g.kg}^{-1} \text{ m}^{-1}$. Dans le cas où la colonne d'eau est homogène, z correspond à la profondeur de cette colonne d'eau ; k varie selon les secteurs du plateau entre $0,13$ et $0,17 \text{ m}^{-1}$ (Viollier, résultats non publiés). Les calculs ont été effectués en utilisant les deux valeurs extrêmes.

Connaissant les variations saisonnières du rayonnement global incident I_0 (fig. 9), il est possible de déterminer à quelle époque du printemps, pour un secteur donné du plateau, le rayonnement incident devient suffisant pour permettre le développement du phytoplancton (tab. 2). L'épaisseur de la couche de mélange est voisine de 30 m dans les zones de fronts halins ; les calculs montrent que le développement du phytoplancton peut avoir lieu lorsque le rayonnement solaire incident se situe entre 81 et 106 W.m^{-2} (selon les valeurs choisies pour k). Ces valeurs sont obtenues au début du mois de mars (fig. 9). Les prévisions du modèle sont conformes aux observations à la mer (voir ci-dessus). A la mi-avril, le rayonnement global incident est de 235 W.m^{-2} (fig. 9). Les calculs montrent, en accord avec nos observations, que la floraison du phytoplancton peut s'effectuer dans une couche de mélange atteignant entre 65 et 85 m. Pour l'année 1982, le rayonnement solaire incident atteint la valeur maximale de 280 W.m^{-2} (cette

valeur a été obtenue en juillet). En prenant en compte cette valeur, il est possible d'évaluer la couche de mélange maximale qui pourrait donner lieu à une floraison phytoplanctonique ; la profondeur de la couche est de l'ordre de 100 m. Dans les secteurs situés au-delà de l'isobathe 100 m et dans l'hypothèse où la colonne d'eau reste homogène toute l'année, le rayonnement moyen nécessaire au développement du phytoplancton n'est pas atteint (fig. 9) : il est nécessaire que la stratification thermique se mette en place en mai pour permettre le développement du phytoplancton. Les observations en mer concordent avec ce résultat.

Dans le secteur Sud-Bretagne, l'épaisseur de la couche de mélange est voisine de 20 m ; le modèle prévoit un déclenchement de la floraison du phytoplancton à la mi-février (tab. 2).

Tableau 2

Valeurs seuils de I_0 et périodes de déclenchement de la floraison du phytoplancton selon le modèle.
Threshold values of I_0 and initiation of phytoplankton development according to the model.

zones	Profondeur de la couche de mélange	Valeur seuil de I_0		Période de déclenchement de la floraison d'après le modèle
		k=0,13	k=0,17	
Sud-Bretagne	20m	54	71	mi-février
Fronts halins	30m	82	107	début mars
Iroise	70m	136	178	mi-avril
Iroise	100m	272	355	



Figure 10

Image CZCS (canal 1) du satellite Nimbus 7 le 14 février 1981. De faibles réflectances (en sombre) sont observées dans le secteur Sud-Bretagne. Elles suggèrent, conformément au modèle, un développement précoce de phytoplancton. Des teneurs en chlorophylle supérieures à $2,0 \mu\text{g.l}^{-1}$ ont été mesurées à la même époque à la limite nord du domaine à faibles réflectances (l'image CZCS nous a été aimablement transmise par l'Université de Dundee).

CZCS image (channel 1) from the Nimbus 7 satellite on 14 February 1981. Low reflectances (in dark) observed in the South Brittany area suggest, in agreement with the model, an early phytoplankton development. Values in chlorophyll higher than $2.0 \mu\text{g.l}^{-1}$ were measured at the same time in the northern area of the low reflectance zone. (CZCS image was kindly provided by the University of Dundee).

Il est alors vraisemblable que les faibles réflectances observées à cette époque de l'année par le capteur CZCS du satellite Nimbus 7 (fig. 10) correspondent à un développement précoce et intense du phytoplancton dans ce secteur Sud-Bretagne. Cette hypothèse est confortée par les mesures effectuées à la mer (campagne Satir 5 du N/O *Thalia* en février 1981) : des teneurs élevées en chlorophylle *a* pour une période hivernale ($\text{chl. } a > 2,0 \mu\text{g.l}^{-1}$) sont observées à la limite nord du domaine à faibles réflectances.

Ces résultats, considérés dans leur ensemble, montrent que le phytoplancton se développe de manière séquentielle sur le plateau continental armoricain : il existe un décalage de plus de trois mois entre le début de la poussée dans le secteur Sud-Bretagne et son déclenchement dans la partie centrale du plateau. Ils montrent qu'il est possible, en connaissant l'évolution du rayonnement solaire incident et la profondeur de la couche de mélange, de prévoir le déclenchement de la floraison printanière du phytoplancton et le début de l'assimilation des éléments nutritifs sur le plateau continental armoricain.

CONCLUSION

L'hydrologie du plateau continental armoricain est marquée, en fin d'hiver et au début du printemps, par la présence de fronts halins bien marqués ; leurs tracés suivent étroitement ceux des fronts thermiques estivaux. L'enrichissement en éléments nutritifs des eaux du plateau continental armoricain est relativement modéré (les teneurs sont approximativement multipliées par deux dans les eaux côtières). Ceci doit être lié aux faibles débits des rivières et aux phénomènes actifs de mélange qui diluent rapidement les apports. Une forte corrélation inverse avec la salinité est mise en évidence en fin d'hiver. Elle traduit un mélange conservatif entre des eaux côtières dessalées et enrichies en éléments nutritifs par les apports des rivières, et des eaux du large à caractère océanique, plus salées et plus pauvres en éléments nutritifs. Au printemps, l'assimilation des éléments nutritifs et le développement du phytoplancton s'effectuent de manière séquentielle sur le plateau continental : il existe un décalage de près de trois mois entre

le début de la poussée dans le secteur Sud-Bretagne et dans le secteur central du plateau continental. La floraison du phytoplancton et l'assimilation des éléments nutritifs peuvent être prévues par un modèle simple de profondeur critique, prenant en considération l'évolution du rayonnement solaire incident et la profondeur de la couche de mélange. Si l'importance des fronts thermiques a été soulignée en été (Le Fèvre, 1986), ces travaux mettent en avant le rôle prépondérant des fronts halins au printemps.

RÉFÉRENCES

- Armstrong F.A.J., E.I. Butler and G.T. Boalch** (1972). Hydrographic and nutrient chemistry surveys in the western English Channel during 1963 and 1964. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**, 915-930.
- Atkins W.R.G.** (1928). Seasonal variation in the phosphate and silicate content of sea water during 1926 and 1927 in relation to the phytoplankton crop. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **15**, 191-205.
- Bigelow H.B., L.C. Lillick and M. Sears** (1940). Phytoplankton and planktonic protozoa of the offshore waters of the Gulf of Maine. Part I: Numerical distribution. *Trans. Am. phil. Soc.*, **31**, 149-191.
- Colebrook J.M.** (1979). Continuous plankton records: seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the North Atlantic Ocean and the North Sea. *Mar. Biol.*, **51**, 23-32.
- Colebrook J.M.** (1982). Continuous plankton records: seasonal variations in the distribution and abundance of plankton in the North Atlantic and the North Sea. *J. Plankt. Res.*, **4**, 435-462.
- Colebrook J.M. and G.A. Robinson** (1961). The seasonal cycle of plankton in the North Sea and in the North-Eastern Atlantic. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **26**, 156-165.
- Colebrook J.M. and G.A. Robinson** (1965). Continuous plankton records: contributions toward a plankton atlas of the north-eastern Atlantic and the North Sea. 10: Seasonal cycles of phytoplankton and copepods. *Bull. mar. Ecol.*, **6**, 123-129.
- Dechambeny C., L. Pontier, F. Sirou, J. Le Floc'h et J. Raillard**, (1977). Quelques résultats de mesures par navire et avion de la structure thermique superficielle de la mer au large de la Bretagne. *Rev. hydrogr. Int.*, **54**, 135-152.
- Delmas R. et P. Tréguer** (1983). Évolution saisonnière des nutriments dans un écosystème eutrophe d'Europe Occidentale (la rade de Brest). Interactions marines et terrestres. *Oceanologica Acta*, **6**, 4, 345-356.
- Grall J.-R., G. Le Fèvre-Lehoërff et J. Le Fèvre** (1971). Observations sur la distribution du plancton à proximité d'Ouessant en juin 1969 et ses relations avec le milieu physique. *Cah. océanogr.*, **23**, 145-170.
- Gran H.H.** (1932). Phytoplankton. Methods and problems. *J. Cons.*, **7**, 343-358.
- GREPMA** (1988 a). A physical, chemical and biological characterization of the Ushant tidal front in the summer of 1982. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **73**, 511-536.
- GREPMA** (1988 b). Satellite (AVHRR/NOAA9) and ship studies of a coccolithophorid bloom in the western English Channel. *Mar. Nat.*, **1**, 1-14.
- Harvey H.W.** (1930). Hydrography of the mouth of the English Channel, 1925-1928. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16**, 791-820.
- Hénaff G.** (1973). Contribution à l'étude de l'océanographie physique du secteur Nord Gascogne. *Thèse de Doctorat de Spécialité (Océanographie Physique)*, Université de Bretagne occidentale, Brest, 138 pp.
- Holligan P.M.** (1981). Biological implications of fronts on the north-west European continental shelf. *Phil. Trans. R. Soc.*, **A302**, 547-562.
- Holligan P.M., M. Viollier, C. Dupouy and J. Aiken** (1983). Satellite studies on the distributions of chlorophyll and dinoflagellate blooms in the western English Channel. *Continent. Shelf Res.*, **2**, 81-96.
- Holligan P.M., P.J. leB. Williams, B. Purdie and R.P. Harris.** (1984 a). Photosynthesis, respiration and nitrogen supply in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **17**, 201-213.
- Holligan P.M., R.P. Harris, R.C. Newell, D.S. Harbour, R.N. Head, E.A.S. Linley, M.I. Lucas., P.R.G. Tranter and C.M. Weekley** (1984 b). Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **14**, 111-127.
- Le Cann B.** (1982). Évolution annuelle de la structure hydrologique du plateau continental au sud de la Bretagne : modélisation numérique. *Thèse de Doctorat de Spécialité (Océanographie Physique)*, Université de Bretagne occidentale, Brest, 259 pp.
- Le Fèvre J.** (1986). Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. mar. Biol.*, **23**, 163-299.
- Le Fèvre J. et S. Frontier** (1988). Influence of temporal characteristics of physical phenomena on plankton dynamics, as shown by European marine ecosystems. In: *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*, B.J. Rothschild, éditeur, Kluwer, Dordrecht, 245-272.
- Le Fèvre J. and J.R. Grall** (1970). On the relationship of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, **4**, 287-306.
- Le Fèvre J., P. Le Corre, P. Morin and J.-L. Birrien** (1983 a). The pelagic ecosystem in frontal zones and other environments off the west coast of Brittany. *Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, Oceanologica Acta, sp. vol. n° 4*, 125-129.
- Le Fèvre J, M. Viollier, P. Le Corre, C. Dupouy and J.-R. Grall** (1983 b). Remote sensing observations of biological material by Landsat along a tidal thermal front and their relevancy to the available field data. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **16**, 37-50.
- Le Maguèresse A.** (1974). La structure thermique sur le plateau continental dans le secteur Ouest-Bretagne, son évolution annuelle et quelques aspects de sa variabilité dans une zone frontale. *Thèse de Doctorat de Spécialité (Océanographie Physique)*, Université de Bretagne occidentale, Brest, 138 pp.
- Lorenzen C.J.** (1966). A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, **13**, 223-227.
- Mariette V.** (1983). Effets des échanges atmosphériques sur la structure thermique marine : application à des zones du large et à une zone côtière. *Thèse de Doctorat ès Sciences Physiques, Université de Bretagne occidentale, Brest*, 282 pp.

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec le soutien financier de l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER ; contrat 81-6572). Les auteurs tiennent à remercier J.-L. Birrien et A. Masson pour l'aide qu'ils ont apportée lors des campagnes à la mer.

- Mariette V. and B. Le Cann** (1985). Simulation of the formation of the Ushant thermal front. *Continental Shelf Res.*, **4**, 637-660.
- Morin P.** (1984). Évolution des éléments nutritifs dans les systèmes frontaux de l'Iroise : assimilation et régénération. Relation avec les structures hydrologiques et les cycles de développement du phytoplancton. *Thèse de Doctorat de Spécialité (Chimie appliquée-Chimie marine), Université de Bretagne occidentale, Brest*, 220 pp.
- Morin P., P. Le Corre and J. Le Fèvre** (1985). Assimilation and regeneration of nutrients off the west coast of Brittany. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **65**, 677-695.
- Pingree R.D., P.R. Pugh, P.M. Holligan and G.R. Forster** (1975). Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature*, **258**, 672-677.
- Pingree R.D., P.M. Holligan and R.N. Head** (1977). Survival of dinoflagellate blooms in the Western English Channel. *Nature*, **265**, 266-269.
- Pingree R.D., P.M. Holligan and G.T. Mardell.** (1979). Phytoplankton growth and cyclonic eddies. *Nature*, **278**, 245-247.
- Poole H.H. and W.R.G. Atkins** (1929). Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16**, 297-324.
- Poulet S.A., V. Martin-Jézéquel et R.N. Head** (1984). Distribution of dissolved free amino acids in the Ushant front region. *Mar-Ecol. Prog. Ser.*, **18**, 49-55.
- Riley G.A.** (1942). The relationship of vertical turbulence and spring diatom flowerings. *J. mar. Res.*, **4**, 67-87.
- Riley G.A.** (1957). Phytoplankton of the North Central Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **2**, 252-270.
- Riso R., F. Quentel, C. Madec, P. Le Corre et J.-L. Birrien** (1988). Le cuivre et le cadmium dans le front interne côtier de l'Iroise (Atlantique Nord-Est, côte de Bretagne). *Oceanol. Acta*, **11**, 221-226.
- Sournia A., J.-M. Brylinski, S. Dallot, P. Le Corre, M. Leveau, L. Prieur et C. Froget** (1990). Fronts hydrologiques au large des côtes françaises : les sites-ateliers du programme Frontal. *Oceanol. Acta*, **13**, 413-438.
- Sverdrup H.U.** (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **18**, 287-295.
- Tréguer P. et P. Le Corre** (1975). Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'auto-analyser II Technicon), 2^{ème} édition, Université de Bretagne occidentale, Brest, 110 pp.
- Videau C.** (1987). Primary production and physiological state of phytoplankton at the Ushant tidal front (West coast of Brittany, France). *Mar-Ecol. Prog. Ser.*, **35**, 141-151.
- Vincent A.** (1973). Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne en 1969 et 1970. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **37**, 5-18.
- Vincent A. et G. Kurc** (1969 a). Hydrologie. Variations saisonnières de la situation thermique du golfe de Gascogne en 1967. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **33**, 79-96.
- Vincent A. et G. Kurc** (1969 b). Les variations de la structure thermique dans le golfe de Gascogne et leur incidence sur l'écologie et la pêche de la sardine en 1968. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **33**, 203-212.
- Viollier M., A. Sournia, J.-L. Birrien et P. Morin** (1987). Observations satellitaires du phytoplancton dans les zones de discontinuité hydrologique au large de la Bretagne. *Actes du Colloque Océanographie Spatiale, Brest, 19-20 novembre 1985, Oceanologica Acta*, vol. sp. n° 7, 51-56.
- Wafar M.V.M., P. Le Corre et J.-L. Birrien** (1983). Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **17**, 431-446.
- Wafar M.V.M., P. Le Corre et J.-L. Birrien** (1989). Transport of carbon, nitrogen and phosphorus in a Brittany river, France. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **29**, 489-500.
- Yentsch C.S et D.W. Menzel** (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, **10**, 221-231.

