

**FACTEURS NUTRITIFS LIMITANT LA PRODUCTION  
PRIMAIRE EN BAIE DE SEINE**

*Synthèse des résultats des campagnes*

**BIOSEINE et NUTRISEINE**

**1993 - 1994**

**Christiane VIDEAU**

Université de Bretagne Occidentale

*Chef de projet :* **Alain MENESGUEN**

IFREMER, Brest

*Responsable scientifique :* **Pierre LE CORRE**

Université de Bretagne Occidentale

Contrat universitaire CR9 94 2 43 24 05 DEL/ CMCN

Octobre 1995

**IFREMER Bibliothèque de BREST**



0EL05715

**FACTEURS NUTRITIFS LIMITANT LA PRODUCTION  
PRIMAIRE EN BAIE DE SEINE**

*Synthèse des résultats des campagnes*

**BIOSEINE et NUTRISEINE**

**1993 - 1994**

**Christiane VIDEAU**

Université de Bretagne Occidentale

*Chef de projet* : **Alain MENESGUEN**

IFREMER, Brest

*Responsable scientifique* : **Pierre LE CORRE**

Université de Bretagne Occidentale

Contrat universitaire CR9 94 2 43 24 05 DEL/ CMCN

Octobre 1995

## **Remerciements**

Je tiens à remercier, pour sa collaboration, toute l'équipe du Laboratoire " Chimie Marine et Cycles Naturels " du Département " Environnement littoral " d'IFREMER. Mes remerciements vont plus particulièrement à Philippe Cann qui a effectué quelques 1800 dosages de sels nutritifs dans le cadre des bioessais et à Mireille Ryckaert pour la détermination des espèces phytoplanctoniques in situ.

## Résumé

S'inscrivant dans le cadre général des phénomènes d'eutrophisation des écosystèmes marins côtiers, cette étude a été réalisée, en 1993 et 1994, dans la partie orientale de la Baie de Seine, entre Le Havre et Antifer, zone soumise périodiquement à d'importants développements phytoplanctoniques. Pourquoi ce développement s'effectue-t-il dans la partie la plus éloignée de l'estuaire de la Seine alors que les concentrations de sels nutritifs y sont moins abondants qu'au débouché de l'estuaire? Si l'eutrophisation est évidente, les modalités de la croissance phytoplanctonique ne sont pas connues. Quel est le rôle de la structure hydrologique (stratification) sur l'activité phytoplanctonique? Parmi les apports de la Seine, quel est le facteur nutritif qui favorise le développement du phytoplancton?

Au cours de deux années consécutives, 1993 et 1994, six campagnes ont été effectuées au cours des périodes printanières (BIOSEINE 1 et NUTRISEINE 1), estivales (BIOSEINE 2 et NUTRISEINE 2) et automnales (BIOSEINE 3 et NUTRISEINE 3). Les campagnes préliminaires de 1993 (BIOSEINE) ont porté essentiellement sur l'étude des facteurs limitant la production primaire (méthode des bioessais). Les résultats obtenus in situ de ces campagnes sont rappelés et permettent de situer les résultats des bioessais dans le cadre général de la structure hydrologique du panache de la Seine qui a été définie au cours des campagnes NUTRISEINE. Celles-ci ont également permis de compléter l'étude des facteurs limitants dans les zones qui n'avaient pas été étudiées en 1993.

La structure hydrologique des masses d'eau a été étudiée à trois points du panache définis par leur salinité de surface: un point proximal (# 26 PSS), un point médian (# 30 PSS) et un point distal (# 32 PSS) ainsi qu'à un point situé hors panache (point marin de salinité  $\geq 34$  PSS). Cette étude a ainsi permis de définir précisément, à partir des salinités de surface, la structure verticale des masses d'eau et, par conséquent, l'influence directe de la Seine. Tant que la salinité de surface est  $< 32,5$  PSS, la masse d'eau sous-jacente présente une stratification haline et thermique. La salinité de  $32,5$  PSS définit, donc, la limite au-delà de laquelle la structure devient homogène même si la salinité n'est pas encore caractéristique des eaux marines de la Manche ( $34,5$  PSS). Le panache de la Seine présente non seulement un gradient vertical de densité qui provoque une discontinuité dans les couches d'eau, mais également un gradient horizontal de salinité dû à la dilution des eaux douces dans le milieu marin. A ce double gradient, est liée la distribution des

sels nutritifs dont les concentrations, diminuent, en surface, du point proximal au point distal du panache. En avril, ces concentrations diminuent, respectivement, de 100, 27, 2,5 à 19,2, 6,3 et 1  $\mu\text{moles L}^{-1}$  d'azote nitrique, de silicium et de phosphore, et, chutent, dans les eaux marines à 6,4, à 0,7 et 0,3  $\mu\text{moles L}^{-1}$ . En été, le point distal et les eaux marines sont particulièrement appauvris en sels nutritifs (8,5 et 1,3  $\mu\text{moles L}^{-1}$  d'azote nitrique, 0,8 et 0,6  $\mu\text{moles L}^{-1}$  de silicium et 0,26 et 0,21  $\mu\text{moles L}^{-1}$  de phosphore, respectivement).

Cette structure hydrologique détermine la distribution de la biomasse chlorophyllienne dont la répartition est homogène dans les eaux de salinité  $> 32,5$  PSS (8, 6 et 1,3  $\mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle, en avril, juin et septembre 1994, respectivement). Dans les eaux stratifiées du panache, la biomasse chlorophyllienne de surface varie de 10 à 13  $\mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle du point proximal au point distal, en avril, de 18,4 à 8,6  $\mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle, en juin mais varie peu, sur l'ensemble du panache, en septembre (# 2  $\mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle). Les eaux stratifiées du panache sont caractérisées par la présence de maximums de chlorophylle, dont la position varie d'une saison à l'autre, et d'un point à un autre du panache. Cette étude a montré que les maximums de chlorophylle situés en surface étaient composés de populations phytoplanctoniques où les petites cellules de diatomées étaient majoritaires alors que les maximums situés sur la pycnocline, voire en dessous, étaient dominés par des diatomées de grande taille. Dans ces eaux stabilisées, bien que l'on ne puisse négliger la différence de tolérance à la salinité des espèces, il est vraisemblable que cette répartition bien caractérisée est due au pouvoir de flottabilité des cellules.

Les populations microphytoplanctoniques ont toujours été largement dominées par les diatomées, au cours de cette étude. En avril, elles étaient représentées essentiellement par le genre *Rhizosolenia* (*R. delicatula*, *R. schrubsolei*, *R. fragilissima*) sur l'ensemble de la zone accompagnées, dans le panache, de *Thalassiosira* et de *Skeletonema costatum*. La période estivale de 1994 est caractérisée par la présence de deux diatomées, *Skeletonema costatum* et *Rhizosolenia stolterfothii* dont la répartition est inversée, *S. costatum* occupant les eaux les plus dessalées du panache et *R. stolterfothii*, les eaux de salinité  $> 30$  PSS. En septembre, également, la dominance des espèces diffère selon le point considéré: *Biddulphia aurita*, au point proximal et *R. delicatula*, au point distal du panache et *Stauroneis membranacea*, dans les eaux marines. A toute saison et sur toute la zone, les nanophytoflagellés sont abondants ( $> 10^6$  cellules  $\text{L}^{-1}$ ).

Au cours des campagnes de 1994, la plus forte production journalière (3, 2,8 et 0,5  $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ , en avril, juin et septembre) a toujours été obtenue au point distal du panache liée à l'augmentation de la pénétration de la lumière et, de ce fait, de la quantité de biomasse chlorophyllienne photosynthétiquement active. Mais, la plus forte productivité (production carbonée/ biomasse chlorophyllienne), sur l'ensemble de la colonne d'eau, se

situé au point médian du panache (24, 45 et 40 mg C  $\text{mg Chla}^{-1} \text{j}^{-1}$ , en avril, juin et septembre). C'est, également à ce point, que les taux de croissance sont les plus forts ( $\mu \text{j}^{-1} = 0,23$  et  $1,3$  en avril et juin mais  $\neq 0$ , en septembre, sur toute la zone) ce qui laisse supposer que les cellules phytoplanctoniques y rencontrent les conditions optimales de leur développement. La stabilité des masses d'eau est encore suffisante pour maintenir les cellules en surface, à un bon niveau d'éclairement, déterminant, ainsi, une bonne photoadaptation des cellules. Le milieu étant encore riche en éléments nutritifs, l'activité photosynthétique et la croissance sont élevées et demeurent jusqu'à ce qu'un élément nutritif devienne limitant. Les cellules tendent alors à sédimenter formant des maximums de chlorophylle en subsurface.

Au cours du transit des eaux dessalées, la nature de l'élément nutritif qui limite la production primaire évolue. Quelle que soit la saison, la hiérarchie de la limitation par les différents nutriments est moins structurée dans les eaux du panache que dans les eaux typiquement marines. Au point proximal du panache de la Seine (S < 28 PSS), le silicium apparaît être, quelle que soit la période de l'année étudiée, le premier facteur potentiellement limitant de la production primaire, même si en juin, la limitation par le phosphore en est voisine. Au point distal (S# 32 PSS), c'est le phosphore qui est le principal facteur potentiellement limitant de la croissance phytoplanctonique bien que la limitation par l'azote soit peu différente. Dans les eaux intermédiaires (# 33 PSS), le silicium est encore l'élément le plus limitant au printemps, mais au cours des saisons suivantes et au fur et à mesure que la dilution avec les eaux marines augmente, c'est l'azote qui devient très nettement le premier facteur limitant de la production phytoplanctonique.

L'impact de la déficience nutritive sur la composition phytoplanctonique intervient essentiellement au niveau de la densité cellulaire des principales espèces représentées dans les cultures. Généralement, quand l'azote ou le phosphore sont les facteurs limitant la croissance d'une population, leur absence peut favoriser le développement de certaines espèces comme *Asterionella glacialis* ou *Skeletonema costatum* aux dépens des autres. Par contre, même si le silicium n'est pas limitant dans le milieu naturel, son absence dans le milieu de culture réduit la densité cellulaire de toutes les espèces dominantes.

La technique des bioessais a permis d'identifier l'élément nutritif qui aurait limité le développement phytoplanctonique dans une masse d'eau donnée si celle-ci n'avait pas été soumise à une dilution progressive avec les eaux marines. C'est une réponse statique à un phénomène dynamique, du moins dans le panache de la Seine. Cette technique a, cependant, permis d'acquiescer deux certitudes: quelle que soit la saison, les nitrates ne sont jamais limitants dans le panache et toujours limitants en milieu marin.

Parmi l'ensemble des études effectuées sur la Baie de Seine, cette étude a permis de définir clairement la structure horizontale et verticale du panache liée à la dilution des eaux douces dans les eaux marines. La structure physique détermine la structure chimique à

laquelle sont associées directement la distribution et l'abondance du phytoplancton. Ainsi, dans les eaux à faible salinité ( $< 30\text{PSS}$ ), les maximums de biomasse phytoplanctonique se situent rarement en surface mais sur ou en dessous de la pycnocline. Cette distribution originale est liée à une forte sédimentation des cellules qui tendent en conséquence à enrichir fortement le sédiment en matière organique. Ce phénomène peut également s'observer, en été, au point distal du panache. L'eutrophisation du système ne conduit, donc, pas à une exportation horizontale de la matière organique dans les eaux de la Manche mais à une exportation verticale qui enrichit le sédiment sous-jacent au panache.

## TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE I: Etude in situ.....	4
I, 1- Echantillonnage et méthodes d'analyse.....	4
I, 1, 1 - Stratégie d'échantillonnage.....	4
I, 1, 2- Protocole d'analyse.....	5
I, 1, 2, 1 - Mesure de la salinité.....	5
I, 1, 2, 2- Dosage des sels nutritifs.....	5
I, 1, 2, 3- Dosage des pigments chlorophylliens (chlorophylle a et phéopigments).....	5
I, 1, 2, 4 - Composition floristique.....	5
I, 1, 2, 5- Production primaire.....	6
I, 1, 2, 6- Mesure du taux de croissance phytoplanctonique .....	6
I, 2- Résultats.....	7
I, 2, 1- Apports de la Seine .....	7
I, 2, 2- Période printanière (Nutriseine 1).....	9
I, 2, 2, 1- Caractéristiques physico-chimiques.....	9
I, 2, 2, 2- Biomasse chlorophyllienne et phytoplancton .....	10
I, 2, 2, 3- Production primaire et taux de croissance.....	11
I, 2, 3- Période estivale (Nutriseine 2) .....	12
I, 2, 3, 1- Caractéristiques physico-chimiques.....	12
I, 2, 3, 2- Biomasse chlorophyllienne et phytoplancton .....	13
I, 2, 3, 3- Production primaire et taux de croissance.....	14
I, 2, 4- Période automnale (Nutriseine 3) .....	16
I, 2, 4, 1- Caractéristiques physico-chimiques.....	16
I, 2, 4, 2- Biomasse chlorophyllienne et phytoplancton .....	16
I, 2, 4, 3- Production et taux de croissance .....	17
I, 2, 5- Rappel des résultats obtenus au cours de la phase d'étude préliminaire..	18
I, 2, 6- Relations entre productivité, taux de croissance et rapport C/Chla.....	18
I, 3- Discussion .....	22



CHAPITRE II: Facteurs nutritifs limitant la production primaire .....	31
II, 1- Méthodes.....	32
II, 1, 1- Echantillonnage .....	32
II, 1, 2- Protocole expérimental .....	33
II, 1, 3 - Prélèvements et analyses .....	33
II, 1, 3, 1- Mesure de la salinité .....	33
II, 1, 3, 2- Dosage des sels nutritifs.....	34
II, 1, 3, 3- Dosage des pigments chlorophylliens (chlorophylle a et phéopigments).....	35
II, 1, 3, 4- Composition floristique .....	35
II, 1, 3, 5- Production primaire.....	35
II, 1, 4- Caractéristiques physiologiques.....	36
II, 1, 4, 1- Détermination du taux de croissance.....	36
II, 1, 4, 2- Détermination des taux d'assimilation des sels nutritifs.....	37
II, 1, 5 -Coefficient d'extinction de la lumière.....	38
II, 2- Résultats.....	38
II, 2, 1 - Caractéristiques physico-chimiques des eaux étudiées .....	38
II, 2, 2- Courbes de croissance et limitations.....	38
II, 2, 3 - Evolution de la composition spécifique du phytoplancton .....	41
II, 2, 4 - Taux spécifique de croissance et productivité.....	42
II, 2, 5- Taux d'assimilation des sels nutritifs.....	46
II, 2, 6- Coefficient d'extinction de la lumière. Relation avec la chlorophylle....	51
CONCLUSIONS GENERALES .....	51
REFERENCES.....	56

Exutoire des rejets anthropiques tout au long de son cours, la Seine est un des fleuves les plus pollués d'Europe. Les eaux de la Seine sont, entre autres éléments, enrichies d'une part, en azote et phosphore provenant des déchets de l'activité domestique, industrielle et agricole, et, d'autre part, en silicium dû au lessivage naturel des sols. Rejetés en Manche Orientale, ces éléments sont autant de facteurs favorisant la croissance du phytoplancton marin et l'eutrophisation du milieu proche de l'estuaire.

Ces apports sont considérables. Guillaud (1993) estime que, actuellement, la Seine déverse dans la mer 80500 t /an d'azote minéral dissous et 8400 t /an de phosphore minéral dissous auxquels il faut ajouter les formes organiques et particulières soit, au total, 90700 t /an d'azote et 11000 t /an de phosphore. Les apports de silicium sont également importants puisqu'ils atteignent 46300 t /an. Depuis 1984, on constate une diminution significative des apports de phosphates (300 t /an); par contre, les rejets d'azote total ne cessent d'augmenter à raison de 2% par an (Guillaud, 1993).

Une fois rejetés en Baie de Seine, ces éléments voient leur concentration diminuer par dilution des eaux douces dans le milieu marin. Ainsi, la concentration des trois éléments nutritifs considérés (N, P, Si) présente une forte corrélation linéaire négative avec la salinité, dans une gamme de 25 à 35‰, en dehors de la période de forte activité phytoplanctonique (Aminot et al., 1986; Kérouel et al., 1994). D'après les données de ces mêmes auteurs, on peut estimer que pour une salinité de 30‰, les concentrations en nitrates, phosphates et silicates varient de 20 à 40  $\mu\text{moles L}^{-1}$  N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, de 3 à 4  $\mu\text{moles L}^{-1}$  de P-PO<sub>4</sub><sup>--</sup> et avoisinent 15  $\mu\text{moles L}^{-1}$  de Si-Si(OH)<sub>4</sub><sup>-</sup>, hors des périodes de consommation phytoplanctonique.

Le sens de l'écoulement des eaux fluviales en Baie de Seine est mis en évidence par le degré de turbidité des eaux superficielles dans la partie orientale de la baie. L'extension du panache de turbidité, maximum en période de crue et à basse mer de vives eaux, se fait, à la fois, par l'Ouest et le Nord-Ouest (Avoine et Crével, 1986). Cette intrusion vers le Nord-Ouest est due à la présence d'un tourbillon anticyclonique, lié au courant de marée, situé devant le Pays de Caux. Ce tourbillon, et la force de Coriolis, favorisent la sortie des eaux de la Seine vers le Nord-Ouest en l'écartant de la côte (Le Hir et al., 1986). Le champ de vitesses de la circulation résiduelle de marée moyenne est modifié par l'importance du débit de la Seine et le coefficient de la marée ainsi que par des

vents supérieurs à  $5 \text{ m s}^{-1}$  (Le Hir et al., 1986) ce qui peut diminuer considérablement le temps de séjour des eaux douces. Par ailleurs, l'écoulement des eaux de la Seine se fait en surface et non sur toute la colonne d'eau comme pourraient le laisser supposer les forts courants de marée de la région. Il en résulte un gradient vertical de salinité permanent dans la partie orientale de la Baie de Seine (Crével, 1983). L'impact de cette stratification haline sur l'activité phytoplanctonique n'a pas été étudié, à notre connaissance.

Bénéficiant de l'enrichissement des eaux, au proche débouché de l'estuaire, les floraisons phytoplanctoniques sont précoces (avril), importantes ( $20$  à  $30 \mu\text{g Chla l}^{-1}$ ) et persistent jusqu'en septembre (Guillaud et al., 1978). Ces valeurs ne sont pas accidentelles et sont observées au cours des différentes études (COB, 1979; COB-CNEXO, 1981; Videau, 1985). Ces fortes biomasses correspondent au développement des diatomées (70 à 90% de la densité numérique du microplancton), représentées essentiellement par les genres *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Thalassiosira*. Dans le panache de la Seine, entre Le Havre et Antifer, on observe périodiquement de véritables phénomènes d'eaux colorées où la biomasse chlorophyllienne peut atteindre  $100 \mu\text{g Chla l}^{-1}$  (Videau, 1985, Paulmier et Joly, 1986). Les organismes responsables de la coloration de l'eau sont des diatomées (genres précédemment cités) accompagnées ou non de dinoflagellés (*Dinophysis*, entre autres), de phytoflagellés (*Phaeocystis*), de ciliés (*Mesodinium rubrum*), de silicoflagellés (*Dichtyota*). Les densités numériques peuvent atteindre des centaines de millions d'individus par litre (Paulmier et Joly, 1986). Il est remarquable que ces développements phytoplanctoniques ne s'effectuent pas dans la zone la plus enrichie en nutrilites, près de l'estuaire, mais dans une zone plus distale du panache de la Seine. Ceci peut s'expliquer selon Ménesguen (1993), d'une part, par la turbidité élevée au débouché de l'estuaire et, d'autre part, par la nécessité d'un temps de résidence minimum des cellules phytoplanctoniques dans les eaux enrichies avant que leur croissance puisse être perceptible.

En fait, l'étude du phytoplancton a été limitée jusqu'alors à la quantification de biomasses chlorophylliennes et à la détermination des espèces phytoplanctoniques (Ryckaert, 1994). Si les causes et les manifestations de l'eutrophisation paraissent évidentes, les processus de la croissance phytoplanctonique n'ont pas été précisés.

Le phytoplancton qui se développe dans le panache de la Seine bénéficie au proche débouché de l'estuaire d'apports nutritifs d'autant plus importants que la stratification haline empêche leur dispersion dans la colonne d'eau. La diminution des stocks nutritifs va s'opérer par la consommation phytoplanctonique et par la dilution superficielle de l'eau douce dans l'eau marine. A quel moment au cours de son transit dans de l'eau de plus en plus salée, le phytoplancton sera-t-il limité dans sa croissance? Quel est le premier facteur nutritif qui deviendra limitant? Le temps de résidence des cellules a-t-il une influence sur l'activité physiologique du phytoplancton? Quel est le point le plus productif du panache?

Pour tenter de répondre à ces différentes questions, deux séries de campagnes d'étude ont été effectuées, l'une en 1993 (Campagnes BIOSEINE), l'autre en 1994 (Campagnes NUTRISEINE). Les campagnes préliminaires de 1993 ont été essentiellement axées sur l'étude des facteurs limitants (Videau, 1994). L'étude, présentée ici, comporte deux parties: d'une part, la présentation des résultats obtenus in situ au cours des campagnes NUTRISEINE et un bref rappel des résultats des campagnes BIOSEINE pour replacer ceux-ci dans un contexte général; d'autre part, une synthèse des résultats concernant la détermination des facteurs nutritifs limitant la production primaire en Baie de Seine (Campagnes BIOSEINE et NUTRISEINE).

## I, 1 - Echantillonnage et méthodes d'analyse

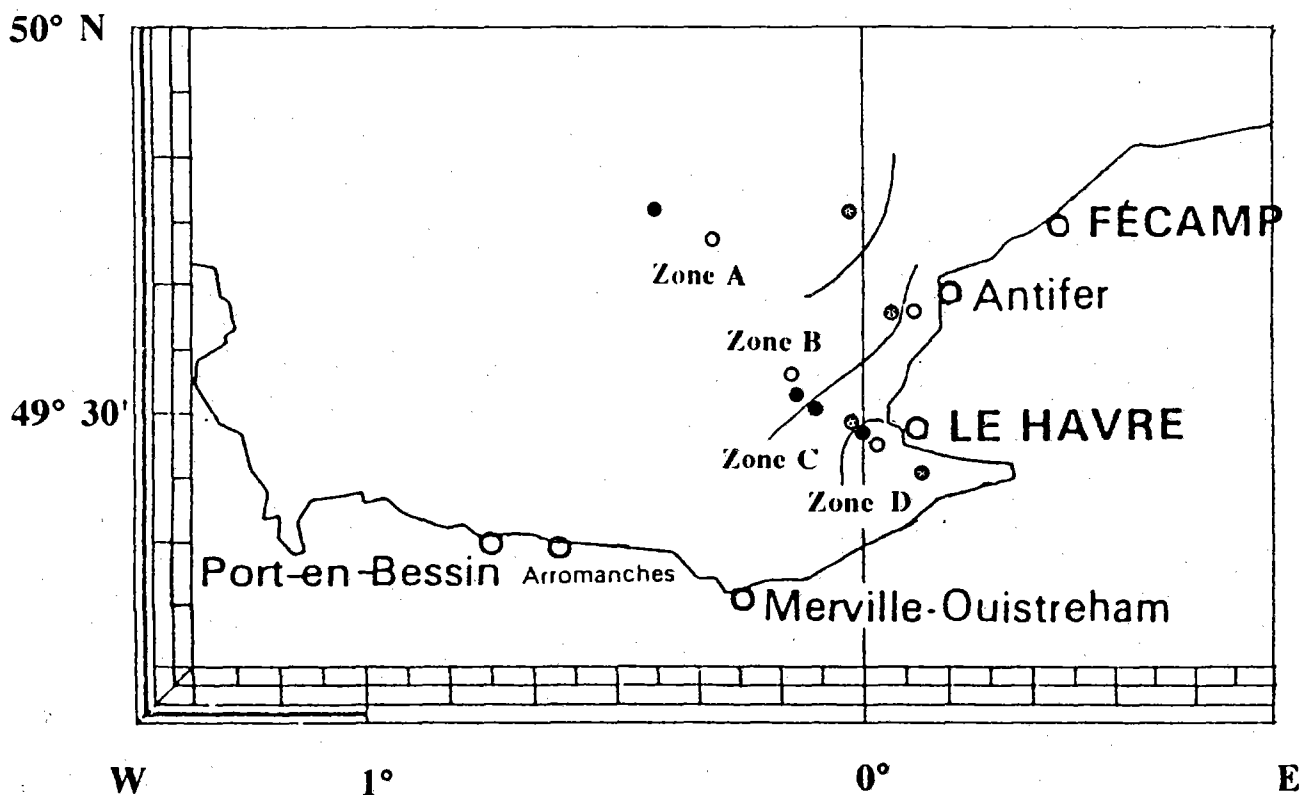
### I, 1, 1 Stratégie d'échantillonnage

La dynamique de croissance des communautés phytoplanctoniques a été étudiée le long d'une radiale fictive selon un gradient de salinité positif.

Les trois campagnes NUTRISEINE ont été effectuées à bord du N.O. "Thalia", au cours de l'année 1994 à des périodes correspondant à des régimes hydrauliques et des phases de développement phytoplanctonique différents: NUTRISEINE 1 (25-29 Avril), à la fin de période de crue de la Seine et en période de floraison printanière; NUTRISEINE 2 (22-26 Juin) en période d'étiage et de floraison estivale; NUTRISEINE 3 (22-26 Septembre), en période d'étiage et de floraison automnale.

En raison de contraintes logistiques (durée d'aller/retour du bateau entre la station et le laboratoire à terre), les prélèvements ont été effectués à la pleine mer, en période de vive eau. Quatre types de masses d'eau ont été étudiés, définis par une salinité superficielle de 26 (Point D), 30 (Point C), 32 (Point B), >34 PSS (Point A), correspondant respectivement aux points proximal, médian et distal du panache, d'une part, et à un point marin d'autre part. Les stations de prélèvement étaient déterminées d'après l'observation en continu de la conductivité. Les positions des stations de prélèvement pour les trois campagnes sont représentées Fig. I, 1.

A chaque station, des profils de température, salinité, fluorescence et de photométrie sont réalisés en temps réel grâce à une sonde CTD Seabird modèle SBE 19 Seacat profiler, couplée à un fluorimètre Sea Tech 500 et un photomètre LICOR II-193 SA PAR. Les prélèvements d'eau de mer ont été effectués à l'aide de bouteille Niskin de 8 litres à plusieurs niveaux photométriques (3 à 5, selon la profondeur de la couche euphotique) pour la mesure de la salinité, pour le dosage des sels nutritifs (nitrates+nitrites, azote ammoniacal, phosphates et silicates), des pigments chlorophylliens et l'analyse de la composition floristique. En outre, des mesures de production primaire ont été réalisées sur ces mêmes échantillons d'eau de mer. Le taux de croissance des populations phytoplanctoniques a été déterminé à chaque station en surface et à une profondeur photométrique de 10% de l'éclairement de surface.



**Figure I, 1 - Secteur étudié au cours des campagnes Nutriseine et position des stations: Zone A = stations marines ( $S \geq 34$  PSS); Zone B = stations distales du panache (S# 32 PSS); Zone C = stations médianes du panache (S# 30 PSS); Zone D = stations proximales du panache ((S# 26 PSS). Les cercles clairs, les cercles étoilés et les cercles pleins correspondent, respectivement, aux stations effectuées au cours des campagnes Nutriseine 1, Nutriseine 2 et Nutriseine 3, .**

## I, 1, 2 - Protocole d'analyse

### I, 1, 2, 1 - Mesure de la salinité

Les mesures de salinité ont été effectuées à l'aide d'un salinomètre à électrodes Guidline Autosal modèle 8400 (DEL/CMCN, IFREMER).

### I, 1, 2, 2 - Dosage des sels nutritifs

Au moment du prélèvement, l'eau de mer est filtrée sur une soie Nytrel de 10  $\mu\text{m}$  pour éliminer le zooplancton, le microphytoplancton et les particules détritiques. Les échantillons sont conservés à  $-20^{\circ}\text{C}$  jusqu'au moment du dosage. Les nitrates, nitrites, phosphates et silicates et l'azote ammoniacal sont dosés en analyse automatique sur un Autoanalyzer II Technicon (LOC, UBO et DEL/CMCN, IFREMER), selon la procédure de Tréguer et Le Corre (1975).

### I, 1, 2, 3 - Dosage des pigments chlorophylliens (chlorophylle a et phéopigments)

Sur le même échantillon d'eau de mer, deux types d'analyse ont été effectués. La totalité de la biomasse chlorophyllienne a été dosée sur un échantillon de 500 ml filtré sur filtre Whatman GF/F (47 mm  $\varnothing$ ). Un autre échantillon de 500 ml a été filtré successivement (filtration en cascade) sur une membrane Nucléopore (45 mm  $\varnothing$ ) d'une porosité de 10  $\mu\text{m}$  (par gravité), 3  $\mu\text{m}$  et 0,2  $\mu\text{m}$  (sous un vide de 5 et 15 cm Hg, respectivement) afin d'établir la répartition de la chlorophylle dans trois classes de taille du phytoplancton: le microphytoplancton ( $> 10 \mu\text{m}$ ), le nanophytoplancton (10-3  $\mu\text{m}$ ) et le bactériophytoplancton ( $< 3 \mu\text{m}$ ). Les filtres sont conservés à  $-20^{\circ}\text{C}$  jusqu'au moment du dosage. Les pigments sont extraits dans 5 ml d'acétone à 90% et dosés selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963) sur un fluorimètre Turner modèle III avant et après acidification (HCl, 1N). Les concentrations en chlorophylle a et phéophytine a sont calculées selon les équations de Lorenzen (1966).

### I, 1, 2, 4 - Composition floristique

Les cellules phytoplanctoniques contenues dans environ 100 ml d'eau de mer sont fixées par une solution de lugol acétique et conservées à l'abri de la lumière. Les cellules sont concentrées par sédimentation dans des cuves de 10 à 35 ml, selon les

concentrations chlorophylliennes, et dénombrées par microscopie inversée (Utermöhl, 1931). Les comptages ont été effectués par M. Ryckaert (DEL, IFREMER).

### I, 1, 2, 5 - Production primaire

La production carbonée qui traduit l'accroissement de la biomasse et l'activité physiologique du phytoplancton a été estimée d'après la fixation de  $^{14}\text{C}$  (méthode de Steemann Nielsen, 1952). La fixation du carbone a été déterminée sur la totalité du phytoplancton et, comme précédemment pour la biomasse chlorophyllienne, dans les trois classes de taille de phytoplancton précitées. Le carbone est fourni sous forme de  $\text{Na H CO}_3$  (Amersham) à raison de 0,18 MBq pour environ 120 ml d'eau de mer. Les échantillons sont placés dans un incubateur, sur le pont, sous des tamis de nickel reconstituant le niveau photométrique de prélèvement. Un circuit d'eau de mer de surface assure une température constante dans l'incubateur. Après 3 à 4 heures d'incubation, les échantillons sont filtrés soit sur une membrane Millipore AA (porosité  $0,8 \mu\text{m}$ ) pour la détermination de la production carbonée totale, soit, comme précédemment, filtrés en cascade sur des filtres Nucléopore de 10, 3 et  $0,2 \mu\text{m}$  de porosité ( $25 \text{ mm } \varnothing$ ), congelés à  $-20^\circ\text{C}$  jusqu'au comptage en scintillation liquide de la radioactivité incorporée. Pour effectuer celui-ci, les filtres sont décongelés, séchés à l'étuve à  $40^\circ\text{C}$  et placés dans des fioles à scintillation contenant 10 ml de liquide scintillant BCS (Packard). Les fioles sont ensuite placées sur un compteur à scintillation TRICARB 1600 TR (Packard). La fixation de carbone est calculée selon le rapport suivant:

$$\mu\text{g C fixé t}^{-1} \text{ h}^{-1} = \text{dpm échantillon} \times \text{dpm ajoutés}^{-1} \times 24,54 \times 1000 \times \text{t}^{-1}$$

où 24,54 est la quantité de carbone en mg contenu dans 1 litre d'eau de mer et t en heures, le temps d'incubation.

### I, 1, 2, 6 - Mesure du taux de croissance phytoplanctonique

Le taux de croissance phytoplanctonique a été déterminé par la méthode d'incorporation du  $^{14}\text{C}$  dans les molécules de chlorophylle (Redalje et Laws, 1981). 2 à 4 l d'eau de mer (selon la biomasse chlorophyllienne) ont été mis à incuber, du midi solaire au coucher du soleil, en présence de 9,25 MBq de  $\text{Na H }^{14}\text{CO}_3$  dans des flacons Nalgène. Dès l'inoculation et après agitation, 3ml d'eau de mer\* sont prélevés et congelés pour la détermination ultérieure de l'activité spécifique du carbone minéral dissous. L'incubation a été faite in situ simulé à l'intensité lumineuse de prélèvement (50 et 10% Is), reconstituée par des tamis de nickel, dans un incubateur thermostaté par une circulation d'eau de surface. En fin d'incubation, l'eau de mer est filtrée sur filtres GF/F



(Whatman), conservés à  $-20^{\circ}\text{C}$  jusqu'à l'extraction de la chlorophylle dans une solution acétonique à 90%.

La détermination de l'activité spécifique du carbone contenu dans la Chla\* a été effectuée par la méthode de Welschmeyer et Lorenzen (1984). Les pigments sont concentrés dans une phase éther et séparés bidimensionnellement sur des plaques de cellulose pour chromatographie sur couche mince à haute performance (HPTLC, Merck) selon la méthode de Jeffrey (1981). La tache de Chla\* est identifiée sous UV, grattée et élue dans 3ml d'acétone à 90%. L'extraction de la chlorophylle se fait à  $-20^{\circ}\text{C}$  pendant 1h. L'échantillon est ensuite centrifugé. 1ml d'extrait est utilisé pour le dosage fluorimétrique de la Chla, les 2ml restant sont concentrés par évaporation avant d'ajouter 5ml de liquide scintillant (BCS, Packard). La radioactivité est mesurée sur un compteur à scintillation TRICARB 1600TR (Packard). L'activité spécifique  $R^*$  de la chlorophylle est déterminée selon le rapport:

$$R^* = \text{dpm ml}^{-1} \text{ extrait} \times \mu\text{g (Chla ml}^{-1} \text{ extrait)}^{-1} \times 0,7399$$

où 0,7399 représente la fraction carbonée de la molécule de chlorophylle. Le taux de croissance  $\mu \text{ j}^{-1}$  du phytoplancton est calculé de la manière suivante:

$$\mu \text{ j}^{-1} = -\ln [1 - (1,05 R^* \times I^{*-1})] \times 1/t$$

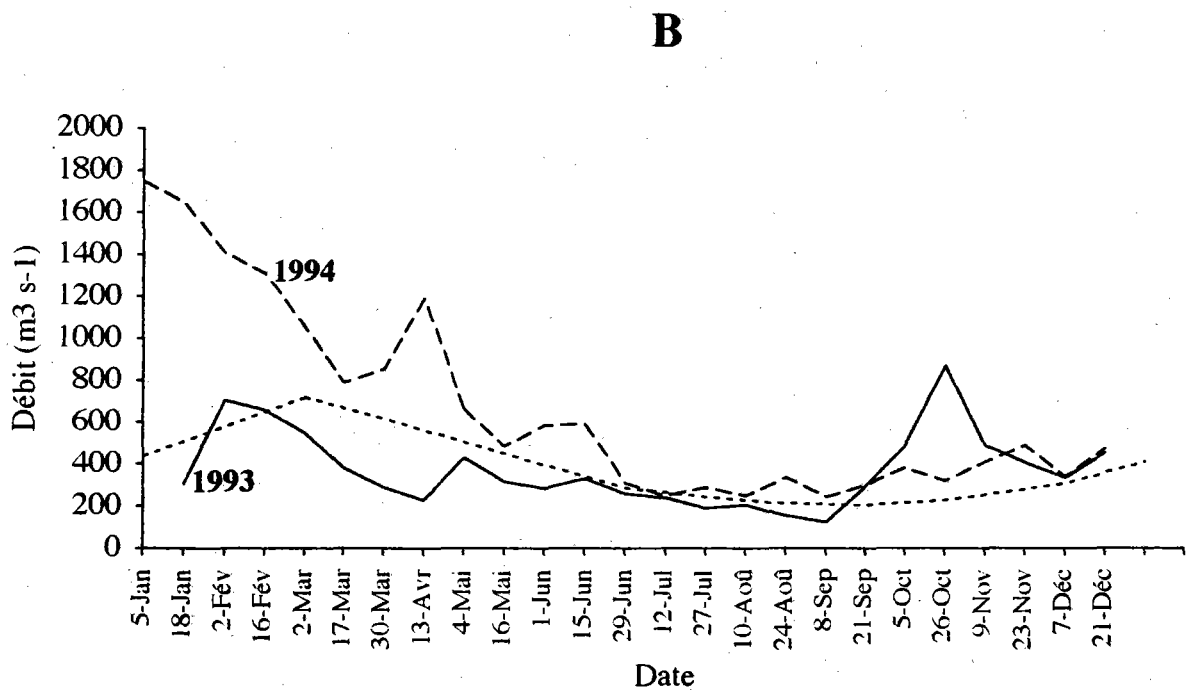
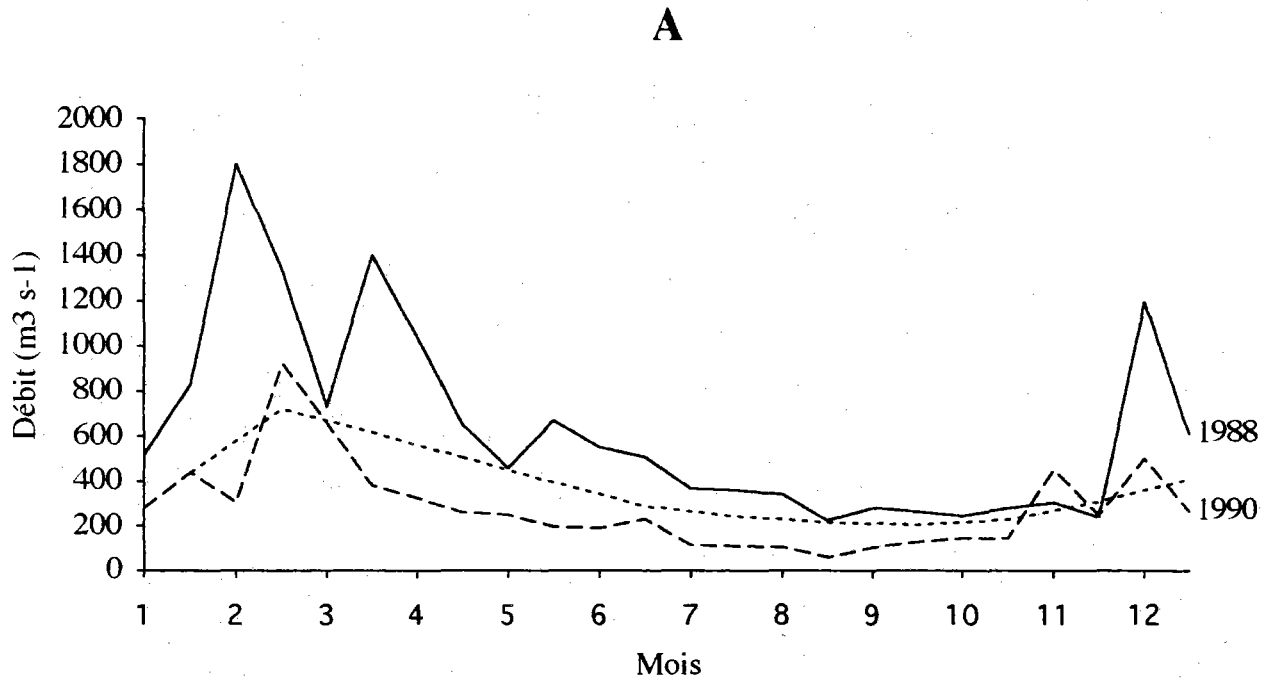
où  $I^*$  est l'activité spécifique du carbone minéral dissous ( $\text{dpm } \mu\text{g}^{-1}$ ) et,  $t$ , la durée d'incubation (jour).  $R^*$  est corrigé par 1,05, facteur de discrimination isotopique.

## I, 2 - Résultats

### I, 2, 1 - Apports de la Seine

Les mesures de débit et des concentrations en sels nutritifs, présentées ici, ont été effectuées par la Cellule Antipollution de la Seine-Maritime, à Caudebec. Cette station, située en aval de Rouen, tient compte des rejets urbains et industriels de cette ville. Par ailleurs, elle est en amont de l'intrusion saline (Guillaud, 1993).

Comparé aux débits des années précédentes (Guillaud, comm. pers.), le débit de la Seine au cours de l'année 1993 présente deux phases distinctes: au cours de l'hiver et du printemps (jusque fin avril), le régime du fleuve est caractéristique d'une année sèche, avec de faibles crues ( $700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ); par contre, à partir de mai, les valeurs de débit sont légèrement supérieures à celles d'une année moyenne (Fig. I,2). En 1994, le régime du fleuve est typique d'une année humide; le débit varie de  $1800 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  au début de l'hiver à  $600 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  à la fin du printemps et n'est jamais inférieur à  $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  en été.



**Figure I, 2 - Débits de la Seine à Caudebec: A - débits observés au cours d'une année humide (1988) et sèche (1990) et valeurs moyenne sur 10 ans (- - -), d'après Ménesguen et al., 1993; B - débits observés au cours des années d'étude.**

Conformément aux conclusions de Guillaud (1993), les flux journaliers d'azote minéral dissous (nitrate) et de silicium sont corrélés au débit de la Seine. Les valeurs maximales du flux journalier d'azote nitrique ( $350 \text{ t j}^{-1}$ , en 1993 et  $850 \text{ t j}^{-1}$  en 1994) et de silicium ( $175 \text{ t j}^{-1}$  en 1993 et  $900 \text{ t j}^{-1}$  en 1994) correspondent aux crues hivernales (Fig. I,3). Les flux journaliers minimaux sont observés en été, diminuant progressivement de la mi-juillet au début septembre, de  $100$  à  $67 \text{ t j}^{-1}$  pour l'azote nitrique et de  $15$  à  $0,5 \text{ t j}^{-1}$  pour le silicium, en 1993. Le débit de la Seine restant élevé pendant toute l'année 1994, les flux journaliers d'azote nitrique et de silicium restent supérieurs à  $100 \text{ t j}^{-1}$  et  $10 \text{ t j}^{-1}$ , respectivement. Le flux de phosphore minéral dissous apparaît indépendant du débit du fleuve variant de  $8$  à  $28 \text{ t j}^{-1}$  au cours de la première année d'étude et de  $10$  à  $32 \text{ t j}^{-1}$ , au cours du second. Les flux d'azote ammoniacal (non montrés) sont plus importants ( $34$  à  $78 \text{ t j}^{-1}$ ) en 1993 qu' en 1994 ( $10$  à  $56 \text{ t j}^{-1}$ ) au cours de la période printanière puis, diminuent brutalement, dans les deux cas, en juin-juillet avec des valeurs oscillant autour de  $0,5 \text{ t j}^{-1}$  jusqu'à l'automne.

**Tableau I, I - Débit ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) et flux journaliers de sels nutritifs ( $\text{t j}^{-1}$ ) de la Seine, à Caudebec, 8 à 15 jours avant les mesures in situ.**

Date	Débit	N-NO <sub>3</sub>	P-PO <sub>4</sub>	Si-SiO <sub>2</sub>
22 avril 1993	430	187	26	26
13 avril 1994	1190	570	27	300
7 juillet 1993	240	125	21	7
15 juin 1994	590	290	22	167
7 septembre 1993	125	67	11	0,5
8 septembre 1994	245	110	10	45

Dans ce contexte, les mesures effectuées en Baie de Seine se situent dans des conditions d'apports de sels nutritifs bien différentes (Tab.I,I). Les valeurs de flux journaliers des sels nutritifs, 8 à 15 jours avant les six campagnes (dernières mesures disponibles) soulignent, d'une part, la diminution progressive des apports au cours de l'année et, d'autre part, l'importance des apports en nitrates et en silicates en 1994. Les apports de phosphates sont identiques d'une année à l'autre, compte-tenu de l'effet saisonnier.

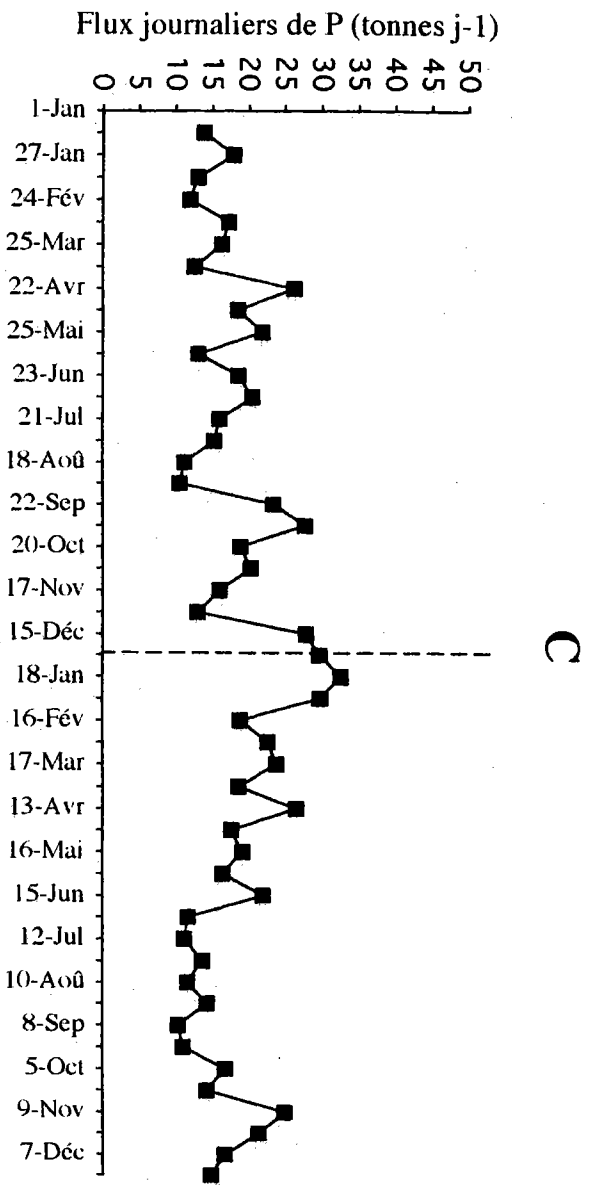
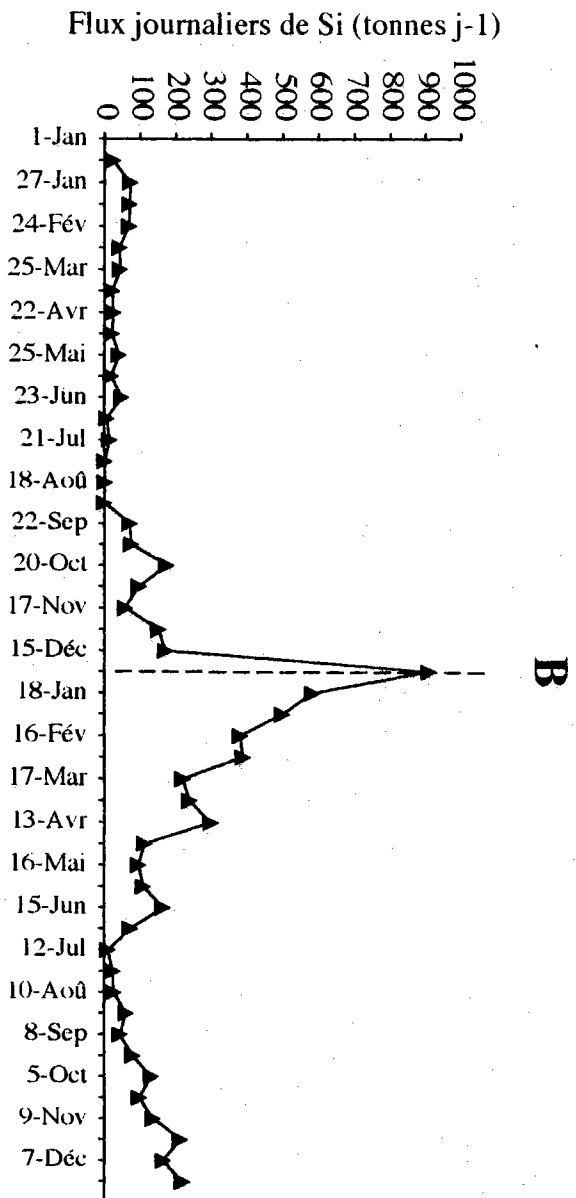
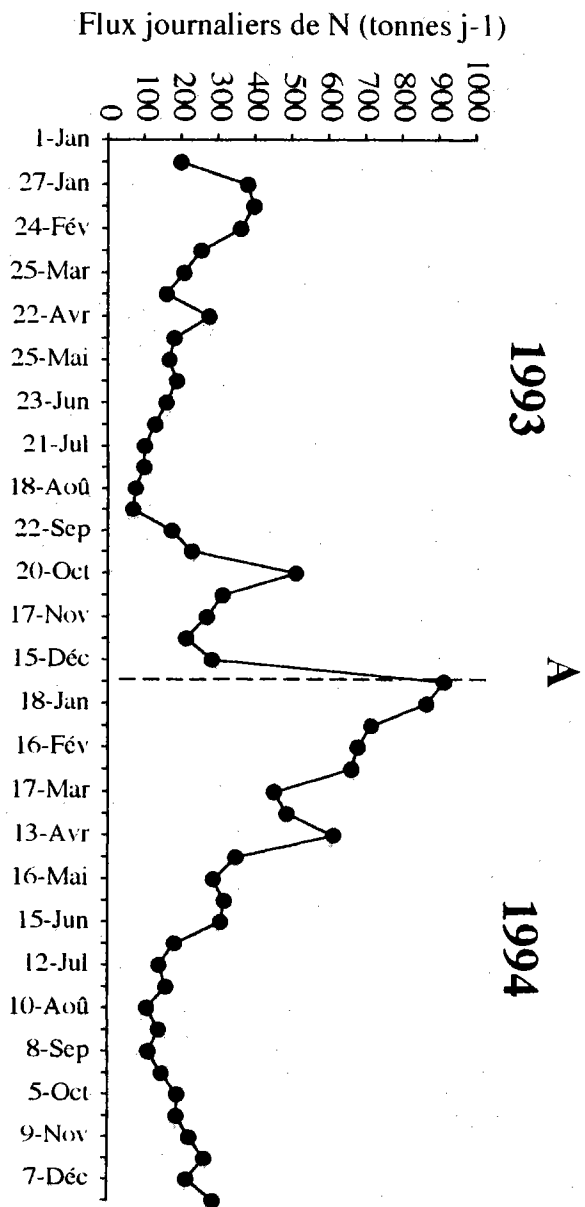


Figure 1, 3 - Flux journaliers de sels nutritifs apportés par la Seine à Caudebec au cours des deux années d'étude.

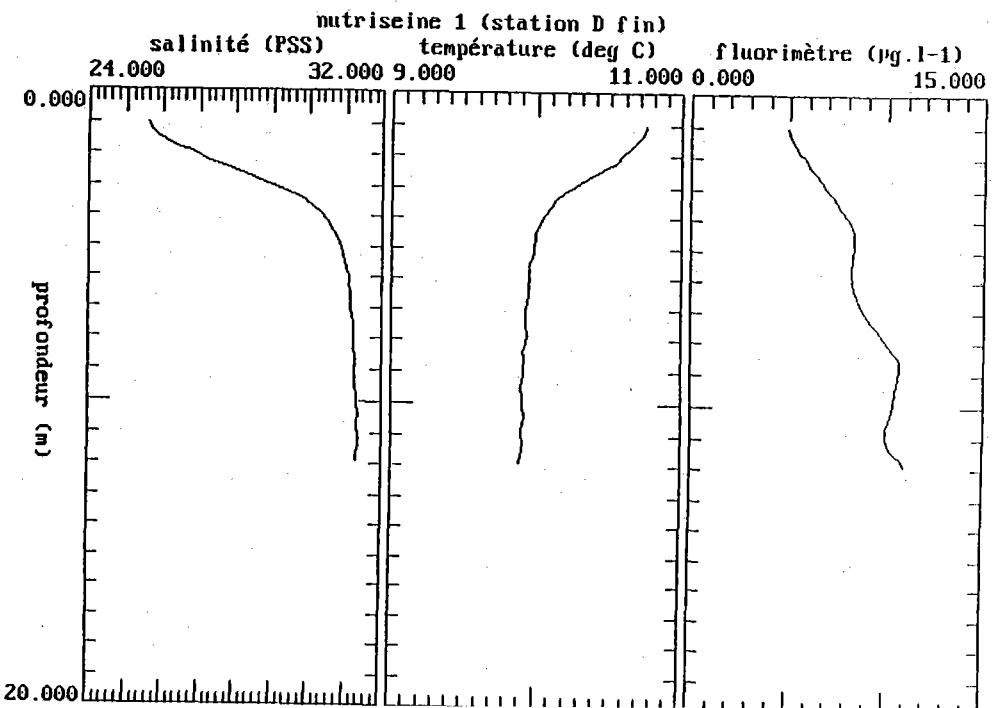
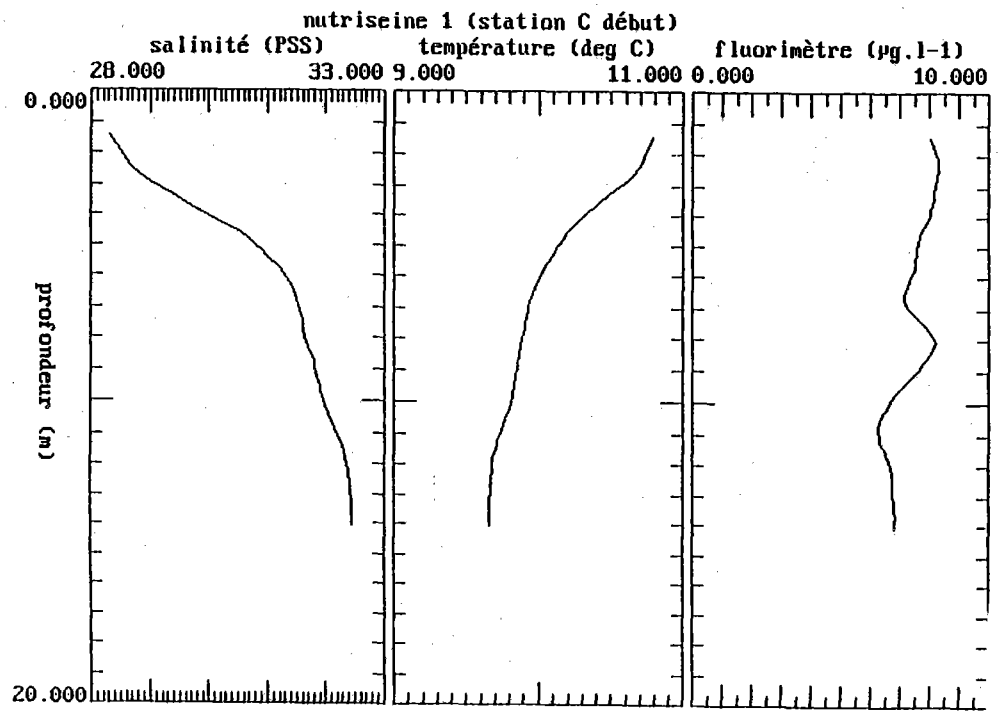
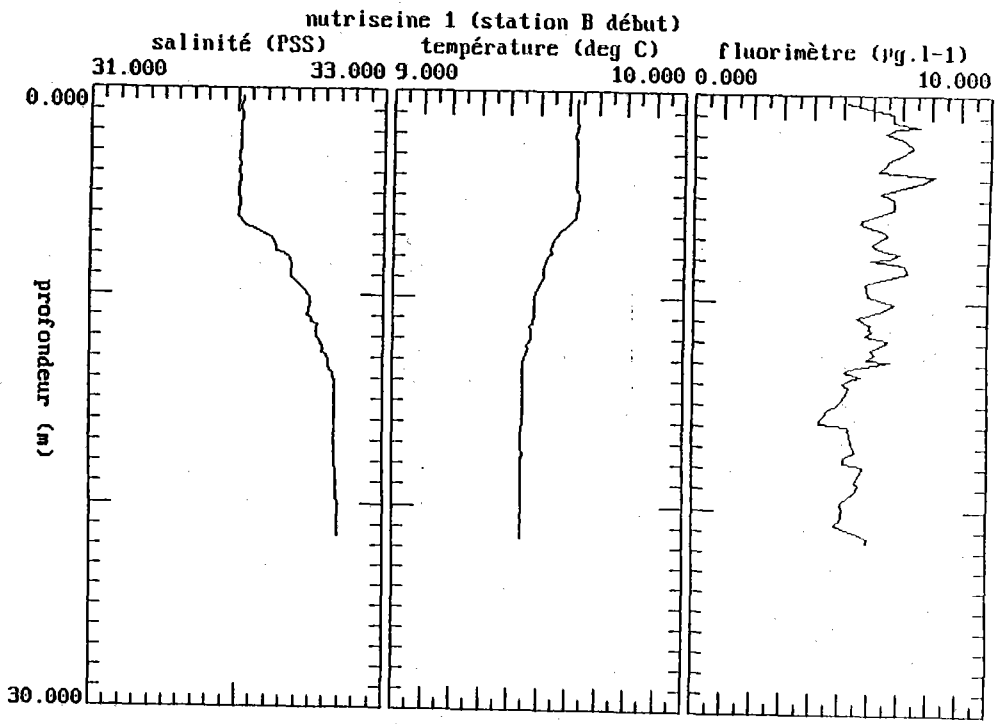
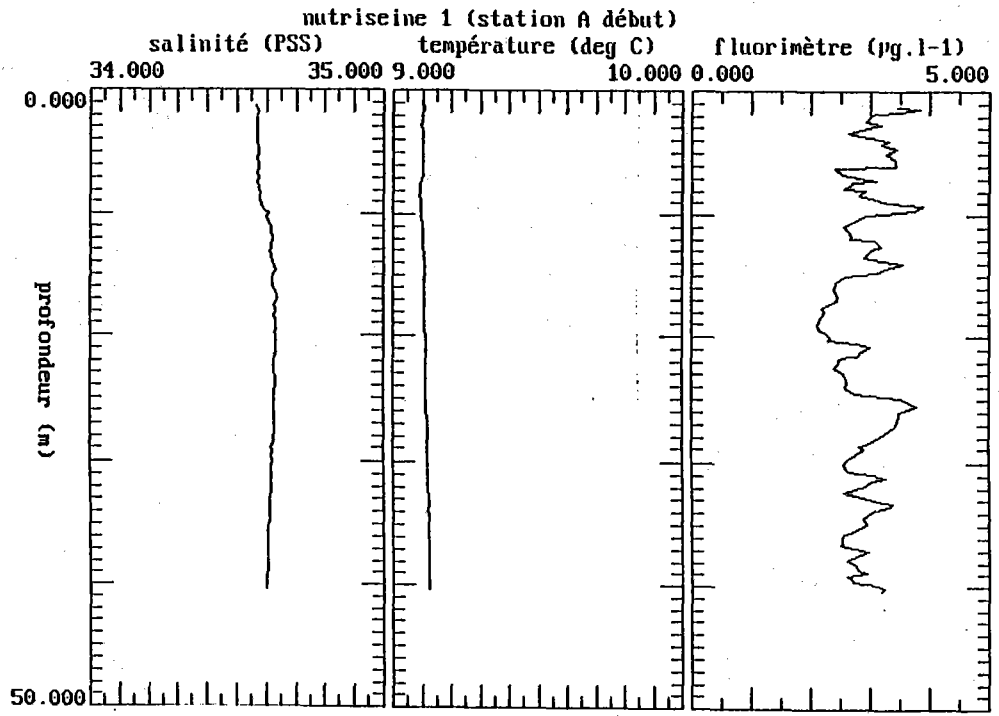
## I, 2, 2 -Période printanière (Nutriseine 1)

### I, 2, 2, 1 - Caractéristiques physico-chimiques

Les profils verticaux effectués au moment des prélèvements (Fig.I, 4) mettent en évidence l'homogénéité de la masse d'eau marine (34,5 PSS). Au fur et à mesure que l'on remonte vers l'estuaire, on observe un gradient halin de plus en plus marqué accompagné d'un gradient thermique. Ce double gradient délimite les eaux superficielles du panache. D'après les profils de fluorescence, la biomasse chlorophyllienne qui est abondante est distribuée de façon homogène sur la colonne d'eau même stratifiée (points B et C) sauf au point proximal du panache où on observe un maximum de fluorescence en dessous de la thermo-halocline.

Pour simplifier la présentation, les résultats sont portés sur une coupe transversale fictive qui ne tient pas compte des distances respectives entre stations. La structure hydrologique, représentée ici par les valeurs de salinité, montre le fort gradient de salinité vertical et horizontal qui souligne l'extension du panache (Fig.I, 5). La structure des masses d'eau devient homogène pour des salinités supérieures à 33 PSS. Les distributions de l'azote nitrique, du silicium et du phosphore suivent les courbes isohalines et présentent donc également un fort gradient horizontal et vertical. Au point proximal du panache, en raison de l'enrichissement du milieu par les apports de la Seine, les concentrations de nitrates sont, à cette époque de l'année, respectivement, de 100, 27 et 2,5  $\mu\text{moles L}^{-1}$ , en surface, d'azote nitrique, de silicium et de phosphore. Dans les eaux marines, ces concentrations chutent à 6,4, à 0,7 et 0,3  $\mu\text{moles L}^{-1}$ , respectivement. Malgré la faible amplitude de salinité (10 PSS), les droites de dilution des éléments nutritifs montrent la très bonne conservativité du silicium et du phosphore (Fig.I,6). La droite de dilution de l'azote nitrique montre une légère consommation d'azote pour les valeurs de salinité voisines de 32 PSS, c'est-à-dire, au point distal du panache. Les droites de régression permettent de calculer les concentrations de nitrates à la source. Dans les eaux douces de la Seine, les concentrations en azote, silicium et phosphore seraient, respectivement, de 420, 95 et 8,3  $\mu\text{moles L}^{-1}$ . Les données de la Cellule Antipollution montrent qu'une semaine avant la campagne Nutriseine 1, les concentrations d'azote nitrique, de silicium et de phosphore étaient, à Caudebec, respectivement de 402, 104,2 et 8,3  $\mu\text{moles de N, Si et P}$ , valeurs voisines de celles obtenues d'après les droites de dilution.

Figure 1, 4 - Profils enregistrés à la sonde CTD avant les prélèvements aux différents points étudiés au cours de la campagne Nutriseine 1.



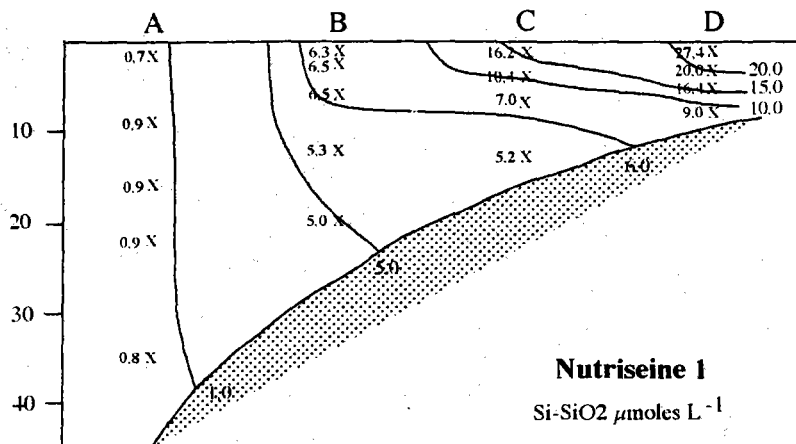
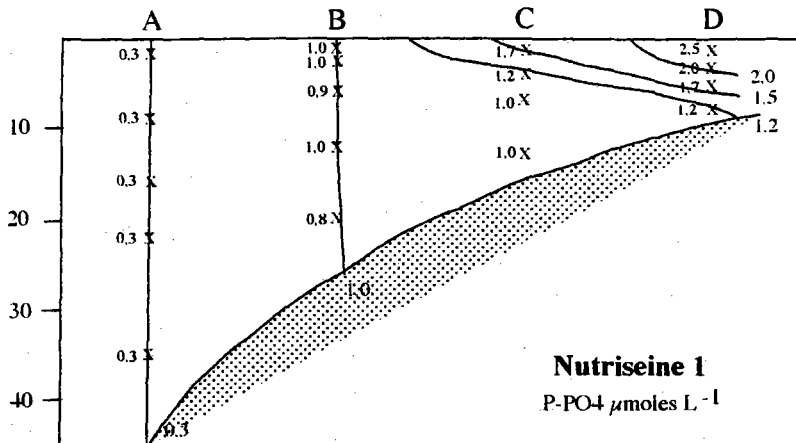
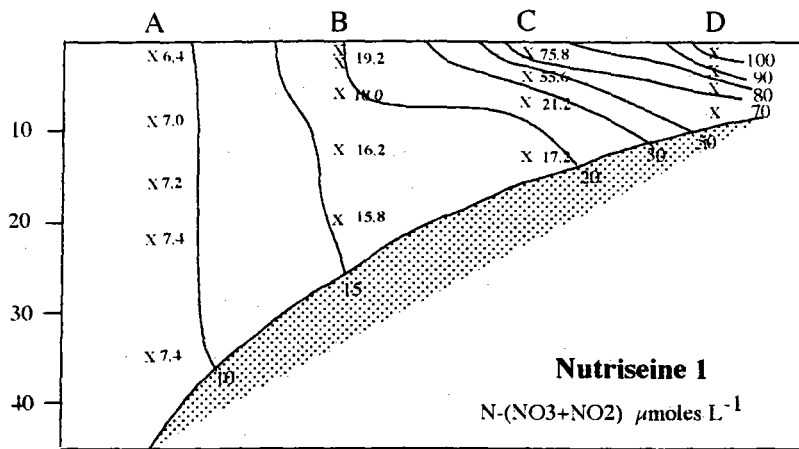
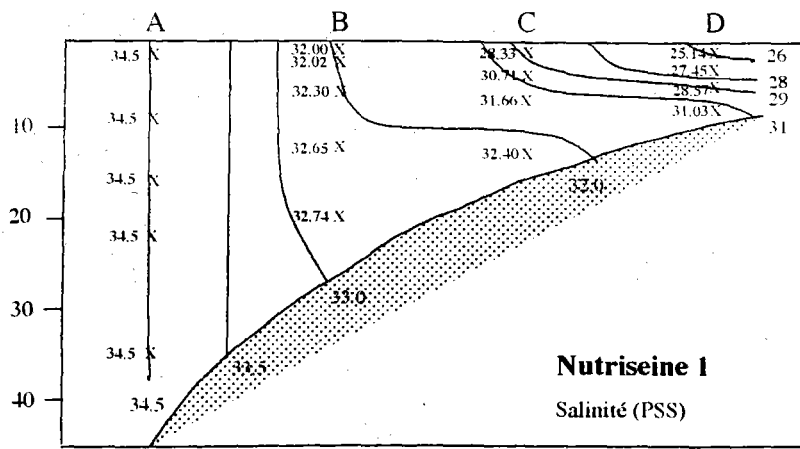


Figure I, 5 - Coupes transversales de salinité et sels nutritifs dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 1.

Nutriseine 1

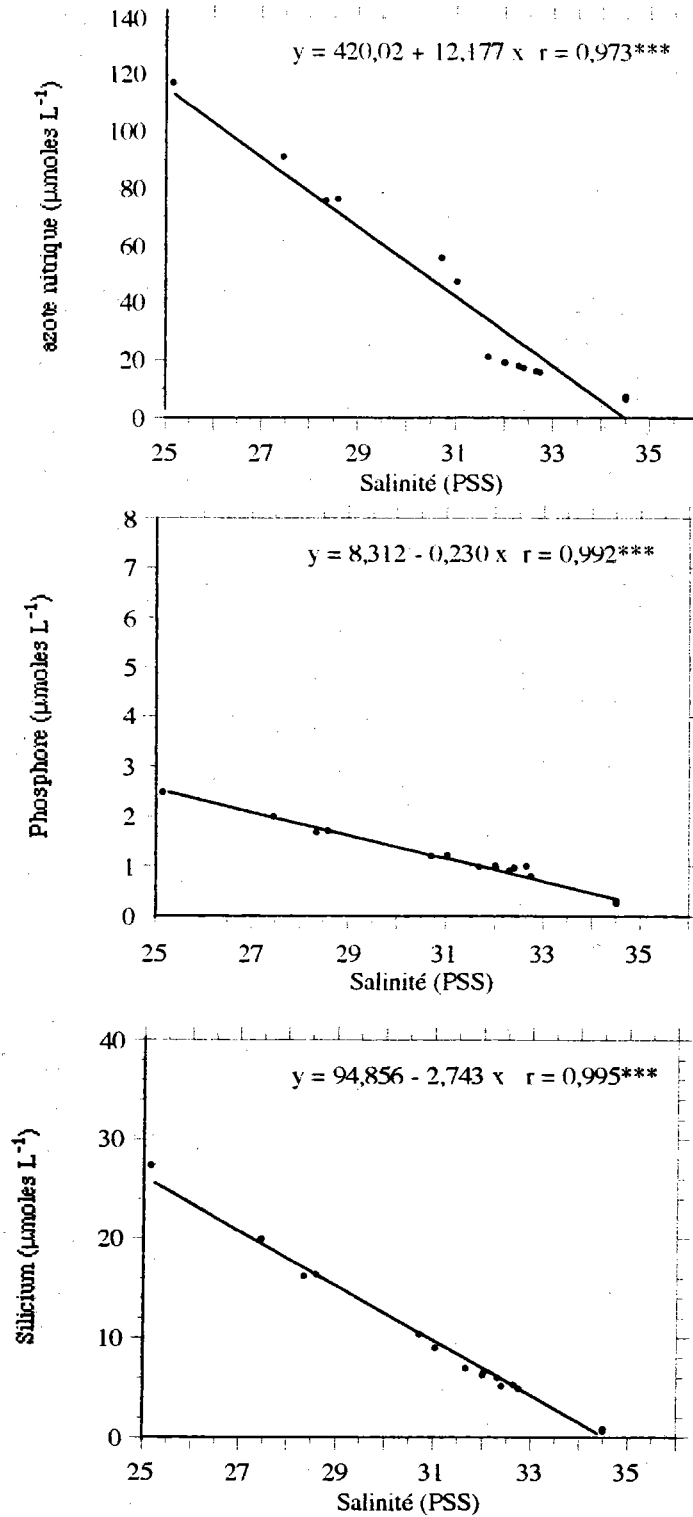


Figure I, 6 - Droites de dilution des sels nutritifs dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 1.



A cette période de floraison phytoplanctonique, l'ensemble de la zone étudiée est caractérisée par une forte biomasse chlorophyllienne (Fig.I,7) jusque dans les eaux marines ( $7 \mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle). Toutefois, il est manifeste que ce sont les masses d'eau les plus stratifiées du panache qui supportent la plus forte biomasse ( $> 13 \mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle). Le maximum de chlorophylle se situe non pas en surface où lumière et nutrilites sont les plus abondants mais le long de la courbe isohaline de 31 PSS. De ce fait, au point proximal du panache, le maximum de chlorophylle ( $15 \mu\text{g L}^{-1}$ ) se situe en dessous de la zone euphotique alors qu'au point médian, il se situe au niveau photométrique de 10% de l'éclairement de surface ( $I_s$ ).

La séparation en diverses classes de taille du phytoplancton montre que la distribution de la biomasse chlorophyllienne est liée aux cellules  $> 10 \mu\text{m}$ , notamment dans les maximums de chlorophylle. On observe un décalage dans la répartition des maximums de chlorophylle des diverses fractions: les plus fortes concentrations de chlorophylle correspondant au microplancton ( $> 10 \mu\text{m}$ ) se situent le long de la courbe isohaline de 31 PSS, celles correspondant au nanoplancton ( $10-3 \mu\text{m}$ ), en surface, au point médian et les plus fortes concentrations de bactérioplancton ( $< 3 \mu\text{m}$ ), en surface, au point distal du panache. Cependant, à cette époque de l'année, le microplancton représente plus de 80% de la biomasse chlorophyllienne totale, le nanoplancton atteint 15% de cette biomasse dans les eaux de surface les plus dessalées mais la fraction correspondant au bactérioplancton n'excède pas 5% de la biomasse totale.

Les populations microphytoplanctoniques sont composées essentiellement de diatomées (Fig.I,8) où le genre *Rhizosolenia* avec, en particulier, *R. delicatula* est largement dominant. La densité numérique de cette espèce ( $1 \text{ à } 3 \cdot 10^5$  cellules  $\text{L}^{-1}$ ), dans le panache, correspond à environ 60% du nombre total de diatomées. Cette proportion tend à augmenter avec la profondeur pour atteindre 70 à 75% du nombre des diatomées en dessous de la limite euphotique; *R. delicatula* est distribuée de la même façon que la biomasse chlorophyllienne et est à l'origine des maximums de chlorophylle du panache; par contre, dans les eaux marines homogènes, *R. delicatula* est également dominante (70% des diatomées) mais elle est accompagnée d'un plus grand nombre de cellules de deux autres espèces de *Rhizosolenia*, (*R. schrubsolei* et *R. fragilissima*), que dans le panache. Les eaux du panache sont caractérisées par la présence de diverses espèces de *Thalassiosira* ( $3 \text{ à } 7 \cdot 10^4$  cellules  $\text{L}^{-1}$ ) et de *Skeletonema costatum*, notamment au point proximal ( $2 \text{ à } 6 \cdot 10^4$  cellules  $\text{L}^{-1}$ ). En outre, à ce point, on observe un nombre relativement important de dinoflagellés (40 à 50 milliers de cellules  $\text{L}^{-1}$ , dans les trois premiers mètres) représentés essentiellement par *Protoperdinium trochoïdeum* et *Heterocapsa triquetra*. Enfin, on doit noter l'extrême abondance de nanophytoflagellés

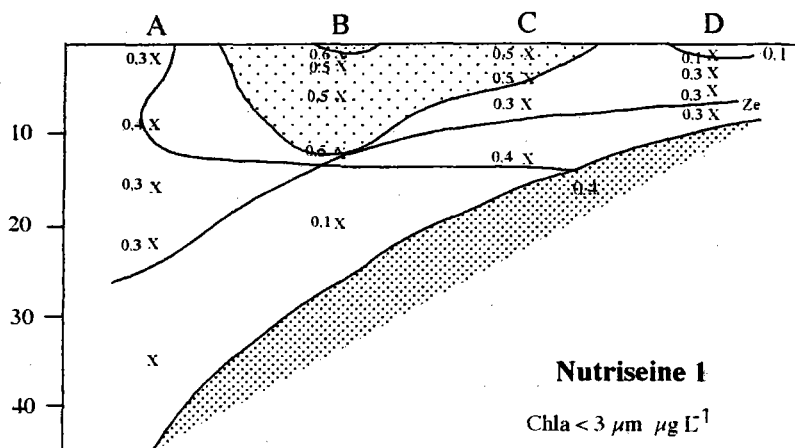
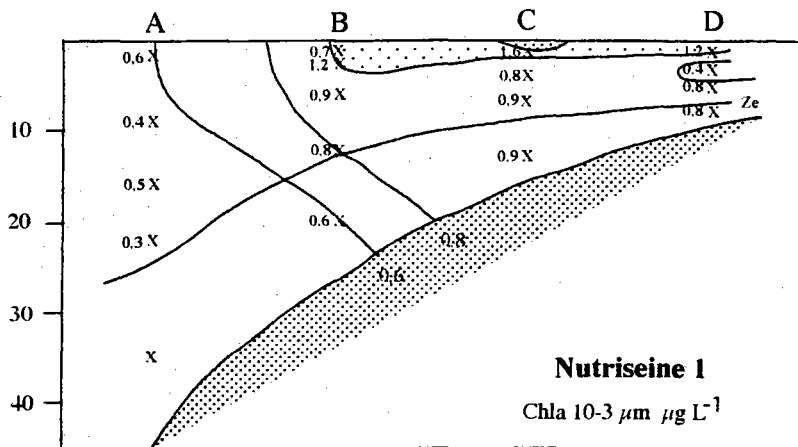
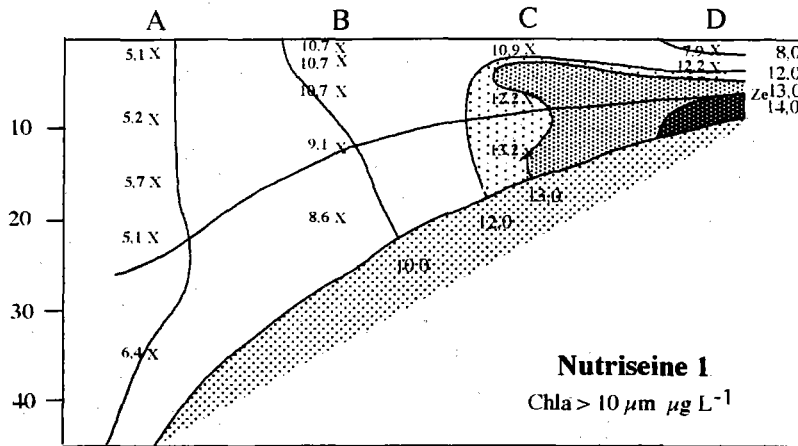
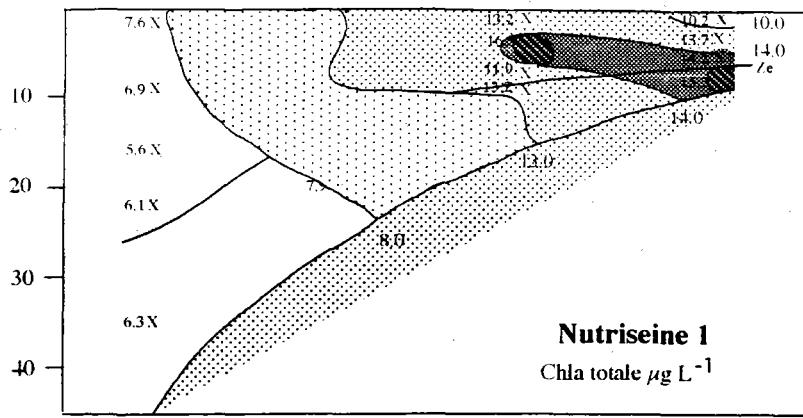


Figure I, 7 - Coupes transversales de biomasse chlorophyllienne dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 1.

NUTRISEINE 1

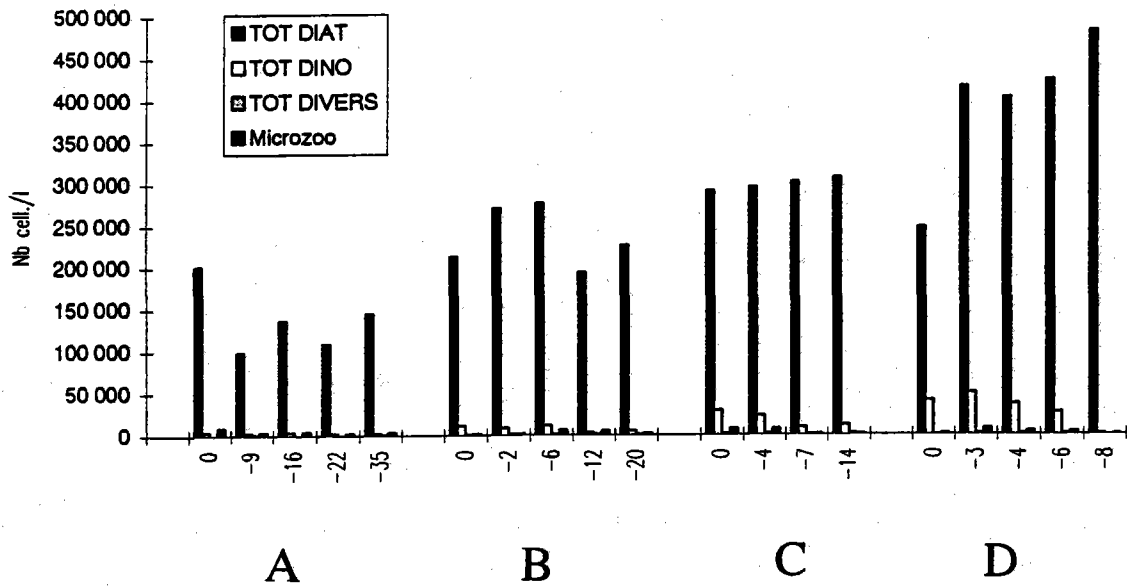


Figure I, 8 - Distribution verticale du microplancton aux différents points d'étude au cours de la campagne Nutriseine 1.

sur l'ensemble de la zone variant de  $2 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$ , dans les eaux marines, à  $5 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$  dans le maximum de biomasse du point proximal.

### I, 2, 2, 3 - Production primaire et taux de croissance

C'est au point distal du panache que la production carbonée est la plus élevée (Fig.I,9). Ce maximum de production ( $50 \mu g C h^{-1} L^{-1}$ ) correspond à l'activité physiologique des diatomées (fraction  $> 10 \mu m$ ) mais aussi à celle du bactérioplancton ( $< 3 \mu m$ ). Par contre, la production maximale du nanoplancton se situe au point proximal du panache.

La participation des différentes classes de taille de phytoplancton à la production primaire varie selon le point et la profondeur considérés. Sur l'ensemble du secteur étudié, la production du microphytoplancton représente environ 80% de la production totale dans les eaux de surface. Dans le panache, sur l'halocline (1 à 3%  $I_s$ ), cette production est réduite à moins de 50% de la production totale au bénéfice du bactérioplancton ainsi que du nanoplancton au point proximal. Dans les eaux marines, aux faibles niveaux d'éclairement, la production est assurée à 40% par le nanoplancton.

**Tableau I, II: Production journalière, biomasse chlorophyllienne intégrée dans la couche euphotique et productivité de la colonne d'eau aux différents points étudiés au cours de la campagne Nutriseine 1.**

	Point A (34,5 PSS)	Point B (32,0 PSS)	Point C (28,33 PSS)	Point D (25,14 PSS)
Production ( $g C m^{-2} j^{-1}$ )	1,48	3,02	1,70	1,39
Biomasse ( $mg Chla m^{-2}$ )	136,6	148,7	71,2	70,76
Productivité ( $mg C mg Chla^{-1} j^{-1}$ )	10,84	20,31	23,83	19,62

La production primaire est limitée à une faible couche de la masse d'eau ( $< 4m$ ) aux points proximal et médian du panache par la forte biomasse phytoplanctonique (autoombrage) et, sans doute par la forte turbidité. Par conséquent, la production journalière est maximale non pas dans la masse d'eau la plus enrichie en sels nutritifs mais au point distal du panache. Atteignant  $3 g C m^{-2} j^{-1}$ , elle est deux fois plus élevée que sur le reste de la zone (Tab. I, II). Si la production est élevée du fait de la biomasse, la productivité de la colonne d'eau est, toutefois, relativement faible: 20 à 24  $mg C mg$

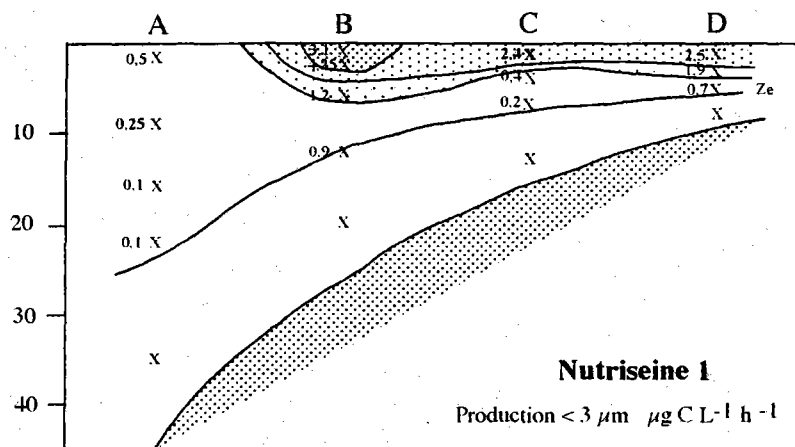
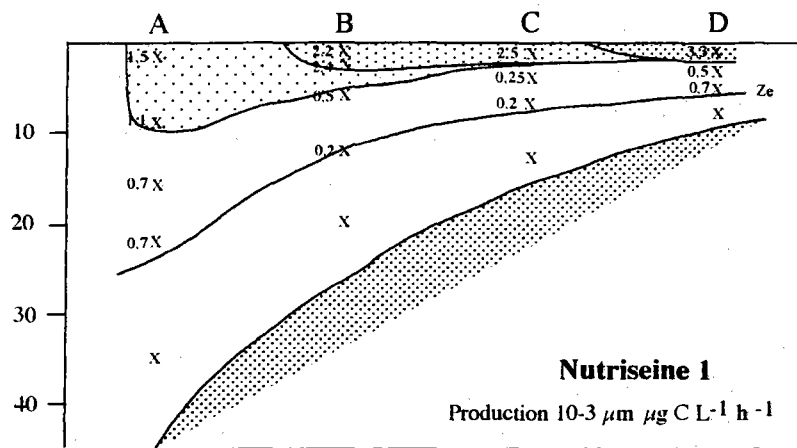
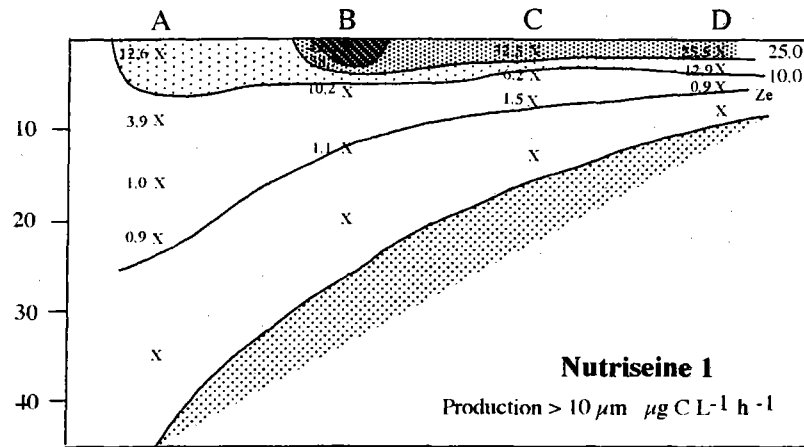
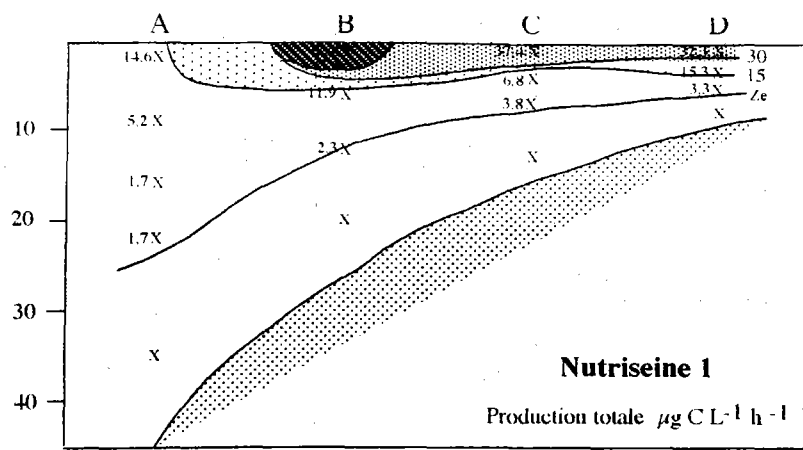


Figure I, 9 - Coupes transversales de production carbonée dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 1.

$\text{Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$  dans le panache, tout en étant, cependant, deux fois plus élevée que dans les eaux marines ( $11 \text{ mg C mg Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ).

Les taux de croissance des populations phytoplanctoniques mesurés au cours de cette période en surface et au niveau photométrique de 10%  $I_S$  sont faibles sur toute la zone (Tab. I, III) ou quasiment nuls en surface au point proximal et à 10%  $I_S$  aux autres points. Les fortes biomasses chlorophylliennes observées correspondent donc à des populations phytoplanctoniques en fin de croissance et plus particulièrement à la fin d'un bloom à *Rhizosolenia delicatula*.

**Tableau I, III: Taux de croissance spécifique ( $\mu \text{ j}^{-1}$ ) du phytoplancton au cours de la campagne Nutriseine 1.**

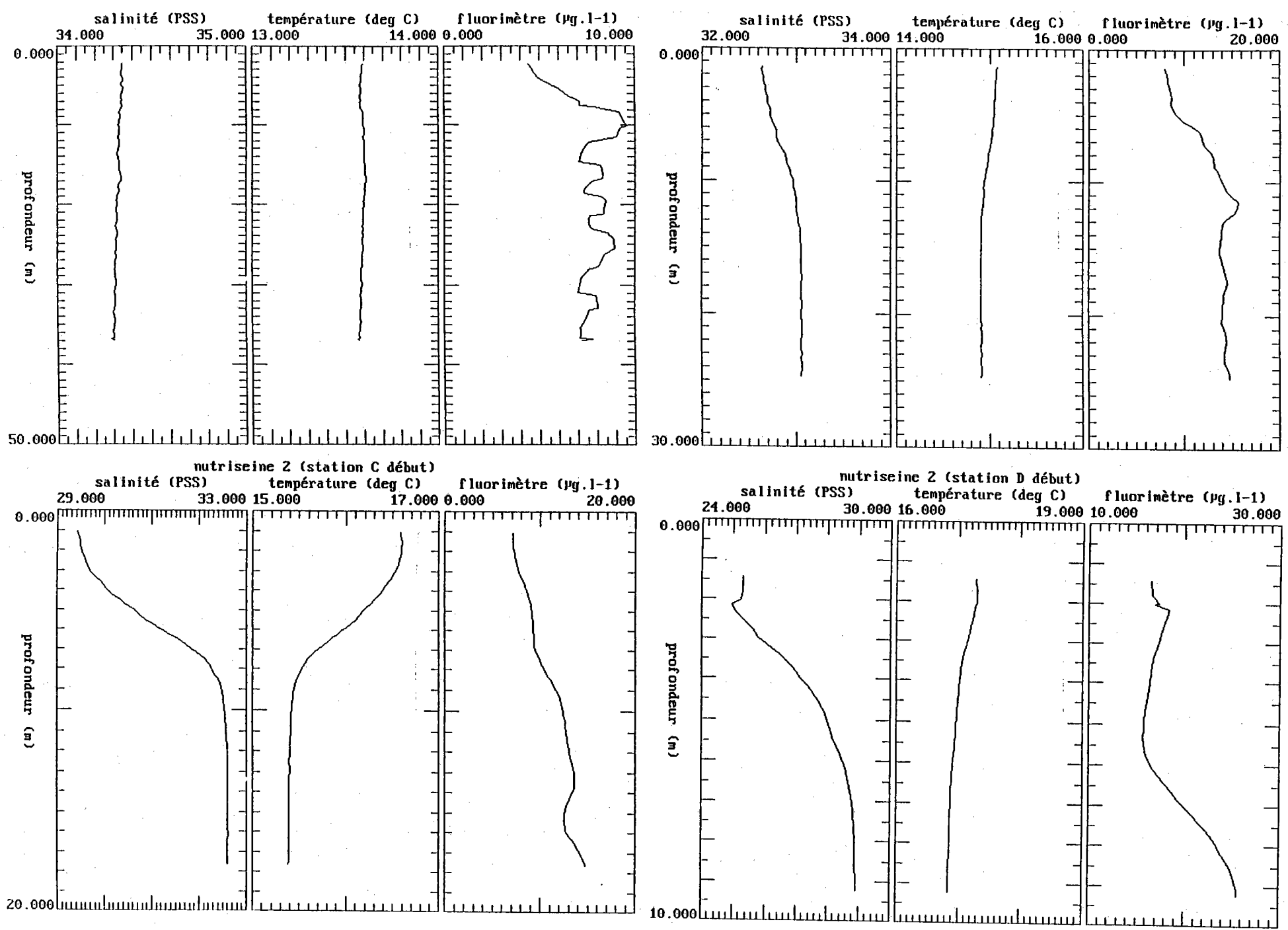
	Point A (34,5 PSS)	Point B (32,0 PSS)	Point C (28,33 PSS)	Point D (25,14 PSS)
Surface	0,14	0,18	0,23	0,04
10% $I_S$	0,06	0,06	0,03	0,16

### I, 2, 3 Période estivale (Nutriseine 2)

#### I, 2, 3, 1 - Caractéristiques physico-chimiques

En juillet, quel que soit le degré de stratification, les profils de fluorescence montrent que la biomasse chlorophyllienne est plus faible en surface que sur le reste de la colonne d'eau (Fig.I, 10). Elle ne présente pas, toutefois l'image classique observée dans les eaux stratifiées avec un maximum au niveau de la surface de discontinuité puisque les fortes concentrations de chlorophylle sont observées, ici, depuis la pycnocline jusqu'au fond. Il est à noter que le très faible gradient de température enregistré au Point A (eaux marines) suffit à provoquer une augmentation de la fluorescence au niveau de la discontinuité. Les concentrations de sels nutritifs, pour des valeurs de salinité comparables, sont moins élevées au cœur du panache et dans les eaux marines qu'au printemps (Fig.I, 11). Seules les eaux superficielles, au point proximal, sont fortement enrichies avec 106, 3,7 et 21  $\mu\text{moles L}^{-1}$  d'azote nitrique, de phosphore et de silicium. Dans les eaux marines, ces concentrations chutent, respectivement, à 1,3, 0,3 et 0,6  $\mu\text{moles L}^{-1}$ . Les droites de dilution (Fig.I, 12) mettent en évidence un déficit de nitrates et de silicates au point médian (30 PSS) correspondant à une plus forte consommation phytoplanctonique. Par ailleurs, les concentrations d'azote nitrique (400  $\mu\text{moles L}^{-1}$ ) et

Figure 1, 10 - Profils enregistrés à la sonde CTD avant les prélèvements aux différents points étudiés au cours de la campagne Nutriseine 2.



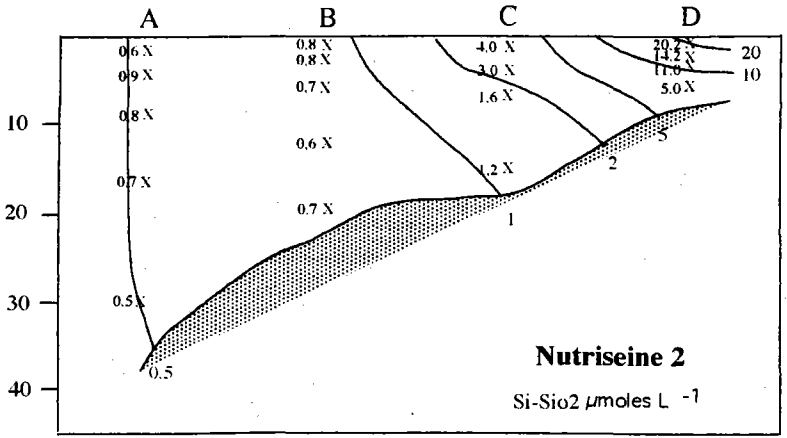
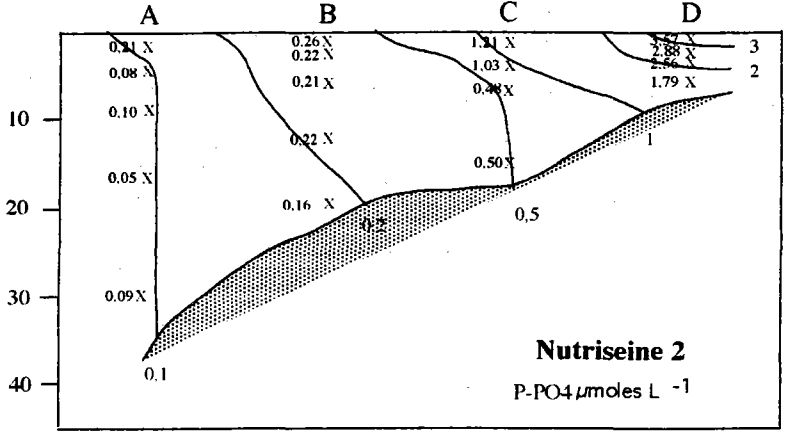
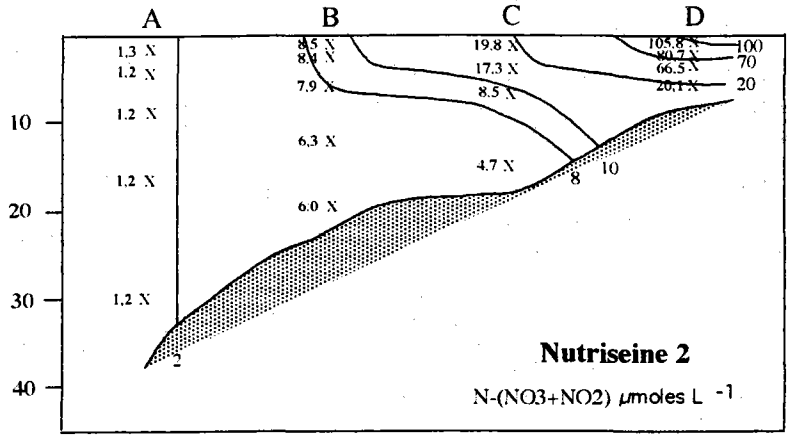
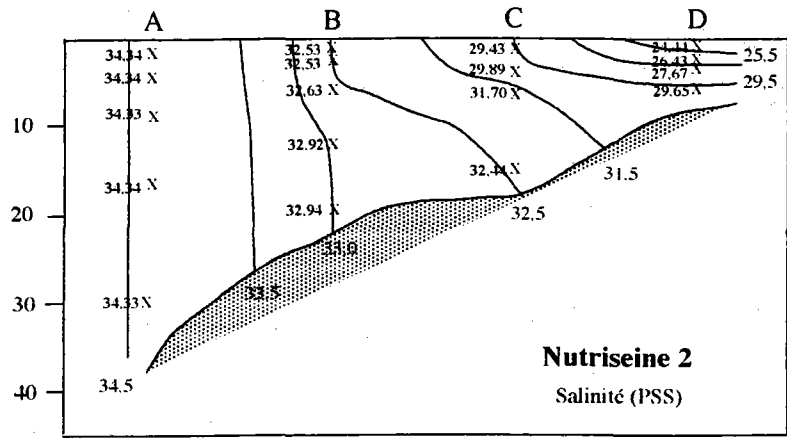


Figure I, 11 - Coupes transversales de salinité et sels nutritifs dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 2.



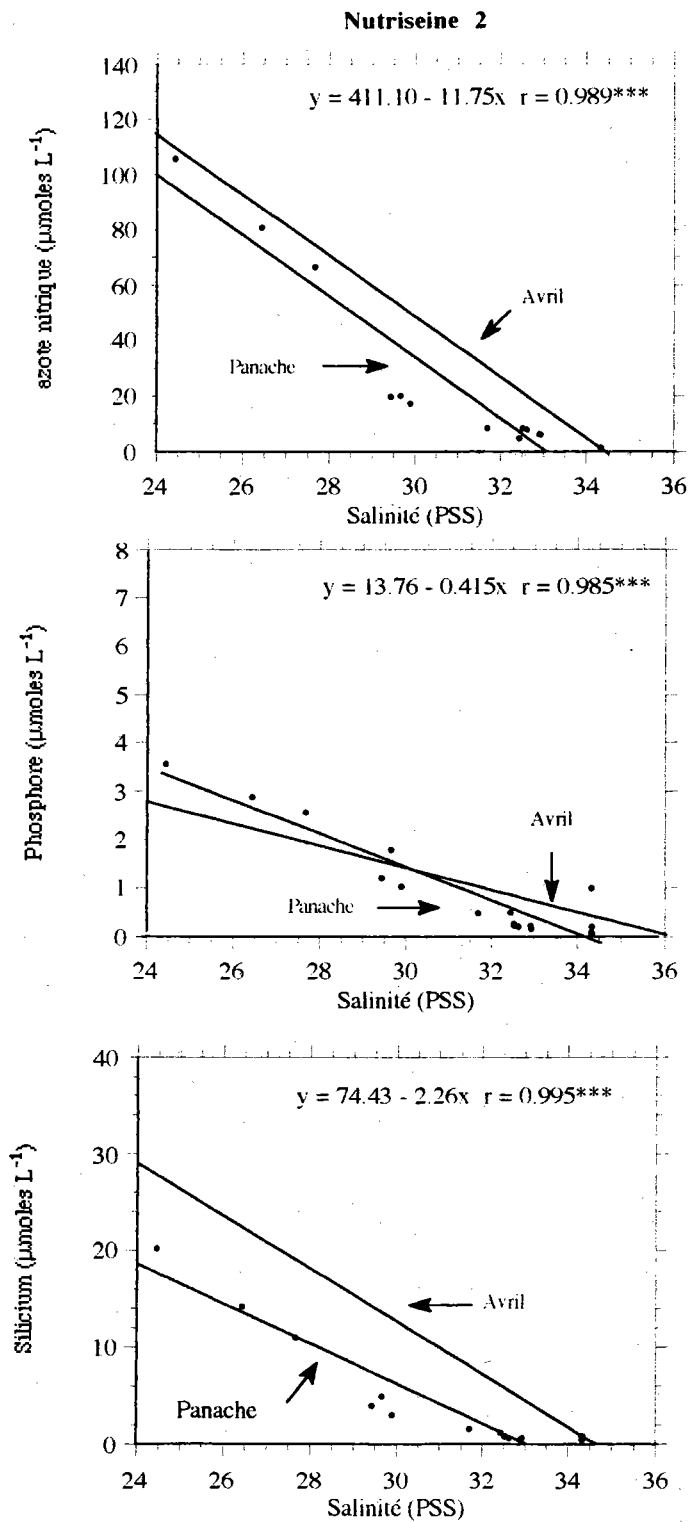
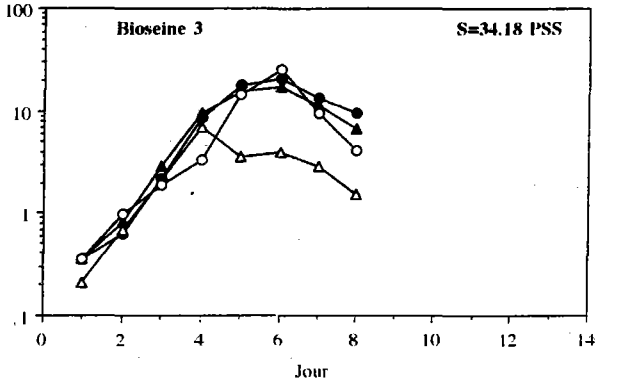
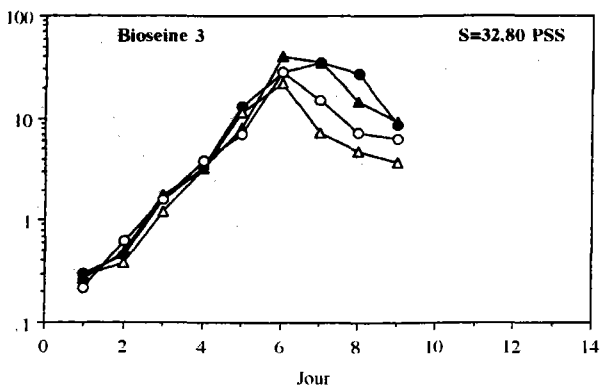
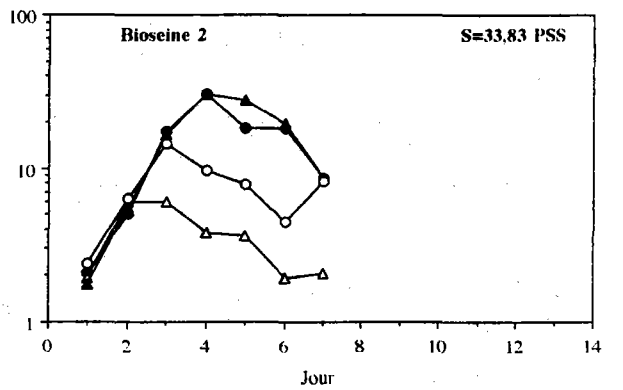
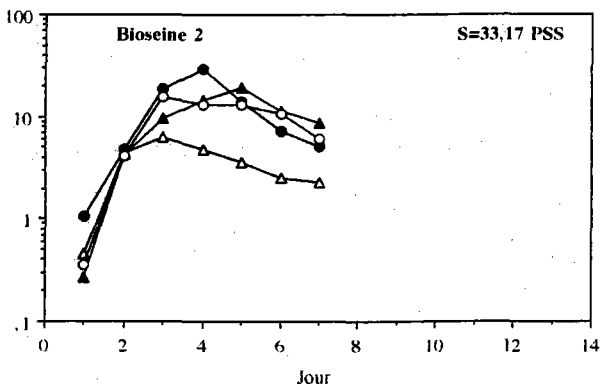
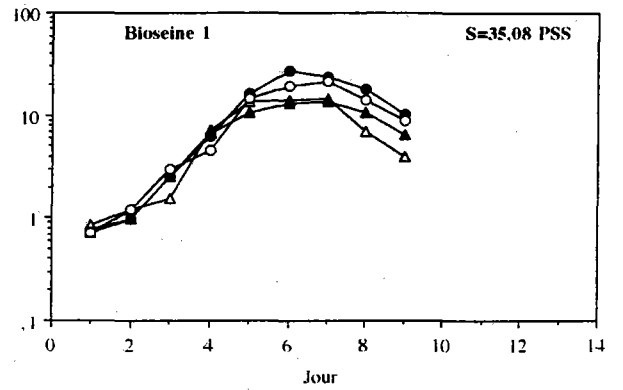
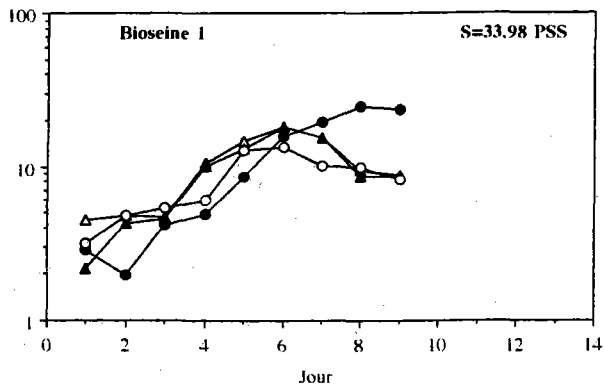


Figure 1, 12 - Droites de dilution des sels nutritifs dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 2. Les régressions ont été établies hors anomalies négatives.



**Figure II, 2 (suite)**

de silicium ( $75 \mu\text{moles L}^{-1}$ ) à la source, calculées à partir des droites de dilution (en excluant de la régression les valeurs obtenues au point médian et dans les eaux marines), sont plus faibles qu'en avril.; par contre, les concentrations de phosphore ( $14 \mu\text{moles L}^{-1}$ ) seraient plus élevées qu'au printemps. Les données de la Cellule Antipollution montrent que les concentrations des trois nutrilites sont rigoureusement identiques à celles d'avril; seul le débit du fleuve est plus faible ( $590 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  au lieu de  $790 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ).

### 1, 2, 3, 2 - Biomasse chlorophyllienne et phytoplancton

Comme les profils de fluorescence, les coupes transversales établies à partir des valeurs obtenues sur des échantillons discrets (Fig.I,13) mettent en évidence, malgré la forte stratification observée dans le panache, une biomasse chlorophyllienne abondante sur toute l'épaisseur de la masse d'eau. Au point distal, où celle-ci est quasiment homogène, on observe un gradient inverse de chlorophylle, le maximum de biomasse se situant à la limite de la couche euphotique et en dessous de cette couche. Sur l'ensemble de la zone, c'est à ce point et au point proximal que les valeurs de chlorophylle sont les plus élevées. Si le microphytoplancton constitue la majeure partie de la biomasse chlorophyllienne sur l'ensemble du secteur étudié, notamment dans les eaux marines (95% de la biomasse totale), la fraction correspondant au nanoplancton ( $10\text{-}3 \mu\text{m}$ ) représente 30% de la biomasse totale dans les deux premiers mètres du point proximal. A ce point, en dessous de la limite photique, la fraction  $> 10 \mu\text{m}$  représente la totalité de la biomasse chlorophyllienne. Le bactérioplancton ( $< 3 \mu\text{m}$ ) est bien représenté (10 à 20% de la biomasse totale) aux points médian et distal du panache.

Contrairement à la période printanière, la composition phytoplanctonique diffère selon les points considérés. De façon générale, dans les eaux du panache, on trouve, en surface, des petites cellules en chaîne (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros*). Ces petites cellules sont accompagnées de diatomées de grande taille dont l'espèce varie d'un point à un autre et dont le nombre tend à augmenter avec la profondeur.

Le point proximal du panache est caractérisé par la présence de *Biddulphia aurita* dont la plus forte densité numérique se situe sur la pycnocline ( $4 \cdot 10^4$  cellules  $\text{L}^{-1}$ ) et la grande abondance de *Skeletonema costatum* ( $5 \cdot 10^5$  cellules  $\text{L}^{-1}$ ), en surface. Bien que le nombre total de diatomées soit plus élevé en surface qu'au fond (Fig. I, 14), la différence de taille, donc de la biomasse chlorophyllienne, des espèces représentées induit une répartition homogène de la chlorophylle.

Il en est de même au point médian où, cette fois, les grosses cellules sont représentées par *Rhizosolenia stolterfothii* ( $1,5 \cdot 10^5$  cellules  $\text{L}^{-1}$  au fond). Comme précédemment, la différence de distribution des petites et grandes diatomées tend à rendre homogène la biomasse chlorophyllienne sur l'ensemble de la colonne d'eau.

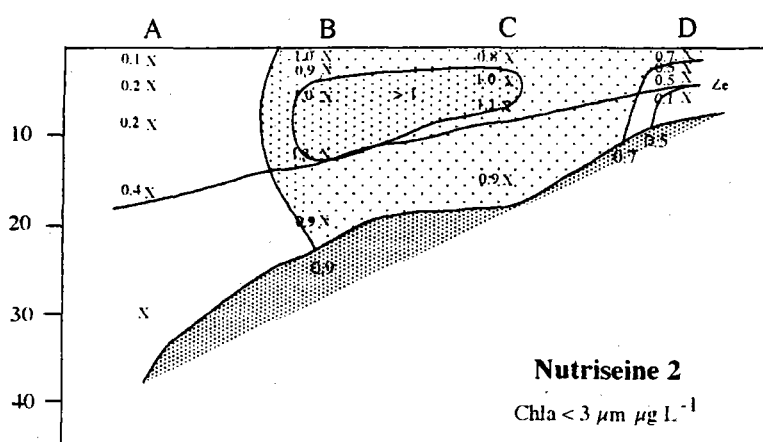
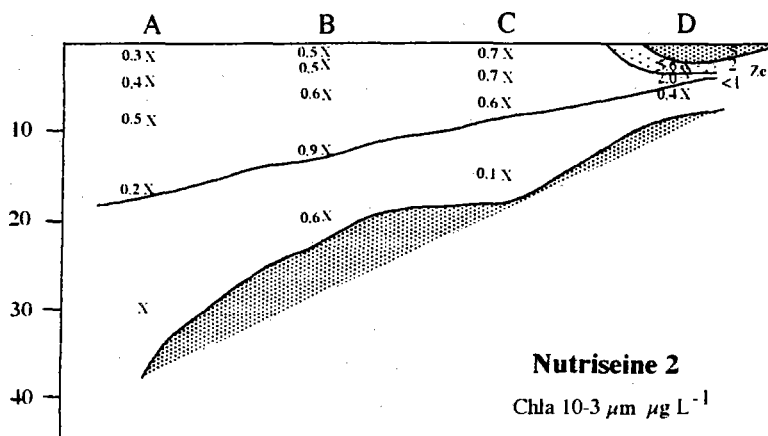
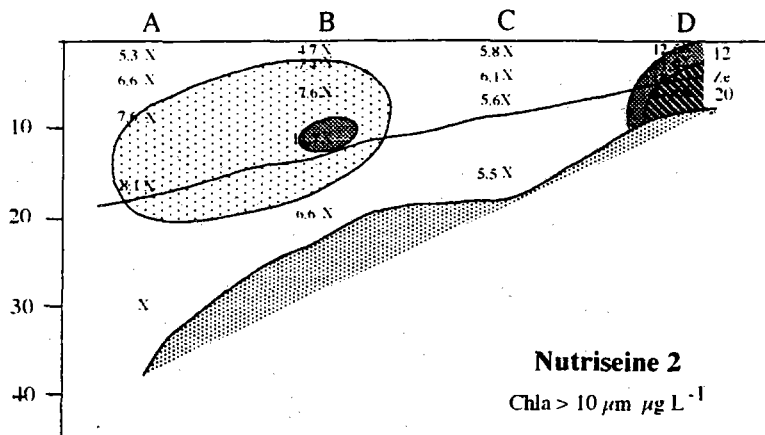
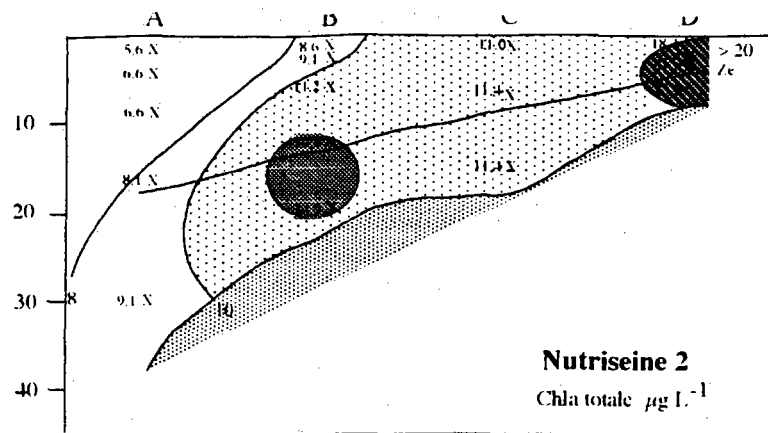


Figure I. 13 - Coupes transversales de biomasse chlorophyllienne dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 2.

### NUTRISEINE 2

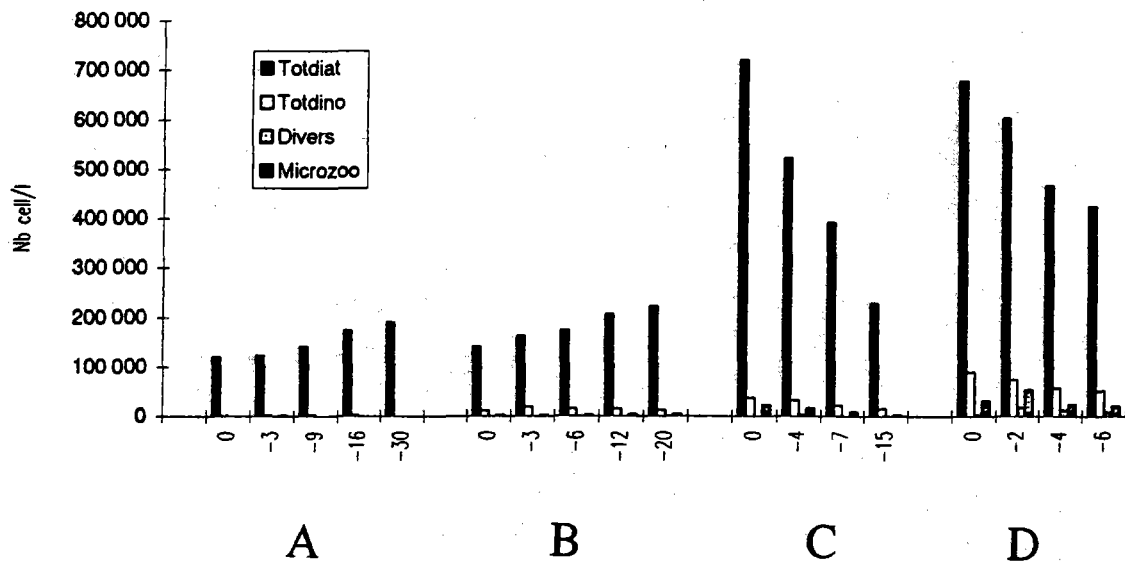


Figure I, 14 - Distribution verticale du microplancton aux différents points d'étude au cours de la campagne Nutriseine 2.

## NUTRISEINE 2

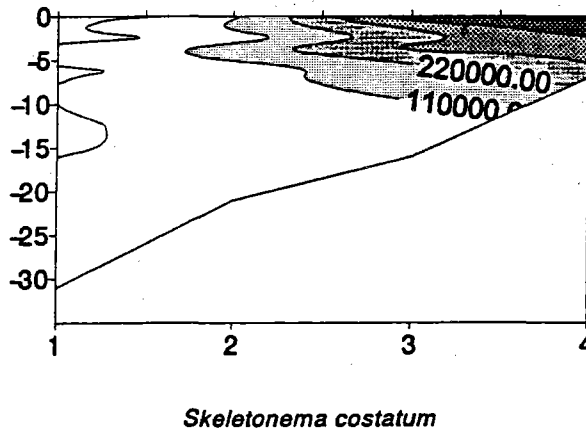
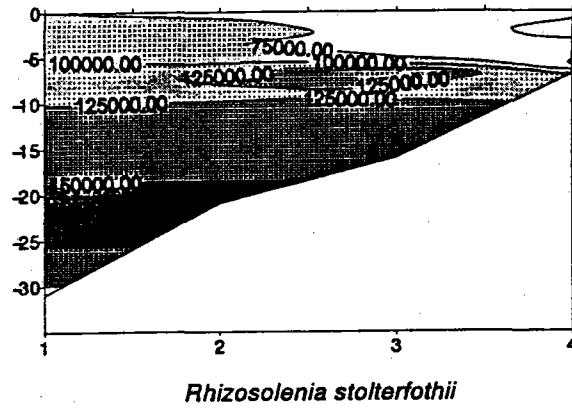


Figure I, 15 - Distribution verticale de deux espèces de diatomées aux différents points d'étude au cours de la campagne Nutriseine 2 (M. RYCKAERT, non publié).

Au point distal, les petites cellules de *Skeletonema costatum* sont peu représentées mais on observe une grande abondance de *Chaetoceros socialis* ( $\geq 10^6$  cellules  $L^{-1}$ ) sur l'ensemble de la colonne d'eau (non dénombrées aux autres points du panache). Le maximum de chlorophylle est formé par *R. stolterfothii* dont la densité numérique est identique à celle du point médian.

*C. socialis* disparaît dans les eaux marines où *R. stolterfothii*, dont la densité reste constante, devient alors dominante.

La distribution de *Skeletonema costatum* et de *Rhizosolenia stolterfothii* (Fig. I, 15) illustre le gradient horizontal et vertical des densités numériques des petites et grandes diatomées.

Les dinoflagellés sont présents sur l'ensemble du panache avec un maximum de densité dans les eaux les plus stratifiées et les plus dessalées ( $8 \cdot 10^4$  cellules  $L^{-1}$  au point proximal). Ils sont représentés essentiellement par *Prorocentrum micans* et *Scrippsiella faeroense*.

### I, 2, 3, 3 - Production primaire et taux de croissance

Contrairement à la période printanière, la plus forte production horaire se situe aux points proximal et médian du panache où elle atteint  $60 \mu g C L^{-1} h^{-1}$  (Fig. I, 16); elle diminue de l'estuaire vers le large où elle n'excède pas  $28 \mu g C L^{-1} h^{-1}$ . Un test ponctuel de productivité a été réalisé sur la population phytoplanctonique prélevée à 15 m, en dessous de la couche euphotique, au point médian du panache. L'incubation a été effectuée à 14,5%  $I_s$ . La productivité de cette population est identique ( $2 \mu g C \mu g Chla^{-1} h^{-1}$ ) à celle de la population prélevée à 3,5 m (14,5%  $I_s$ ). Ceci met en évidence le bon état physiologique du phytoplancton situé sur le fond et témoigne de son récent enfoncement. Par ailleurs, à ce point, la productivité à chaque niveau de prélèvement est très supérieure à celles des autres points pour un éclairage donné. Il apparaît, ainsi, que l'ensemble des populations phytoplanctoniques bénéficie d'un bon état nutritionnel et physiologique.

Au point proximal du panache, le nanophytoplancton intervient pour 30% dans la production au détriment du microphytoplancton (60%) dont la production, sur le reste du secteur, correspond, par ailleurs, à plus de 80% de la production totale (dans les 6 premiers mètres de la colonne d'eau). La participation du bactérioplancton augmente significativement à la limite euphotique de l'estuaire vers le large. Ainsi, dans les eaux hors panache, la production de la fraction  $< 3 \mu m$  est supérieure à celle du nanophytoplancton. Ceci semble lié à l'abondance des phytoflagellés en surface ( $2 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$ )

Malgré la différence de biomasse chlorophyllienne dans les différentes masses d'eau, la production journalière varie peu (2,4 à 2,8  $g C m^{-2} j^{-1}$ ) sur l'ensemble de la zone sauf au point proximal du panache où elle est de 1,6  $g C m^{-2} j^{-1}$  (Tab. I, IV). De ce

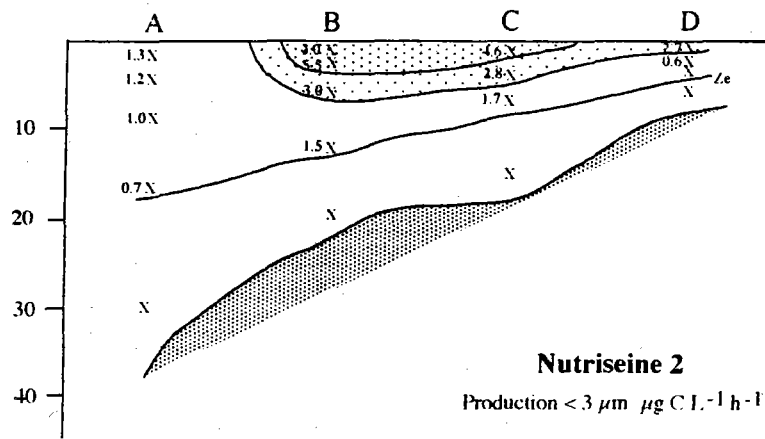
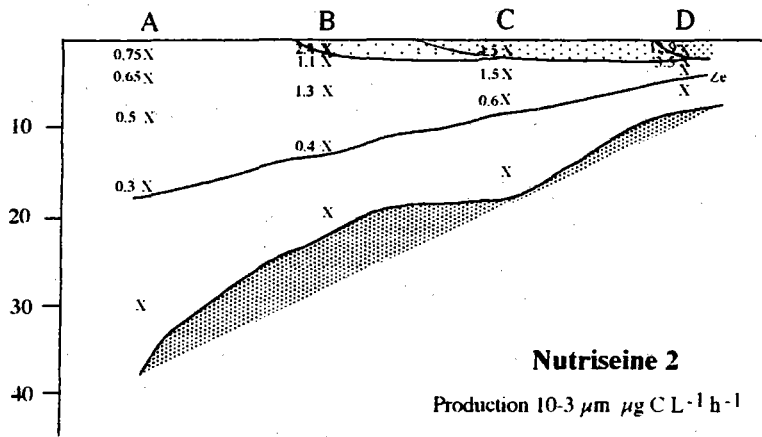
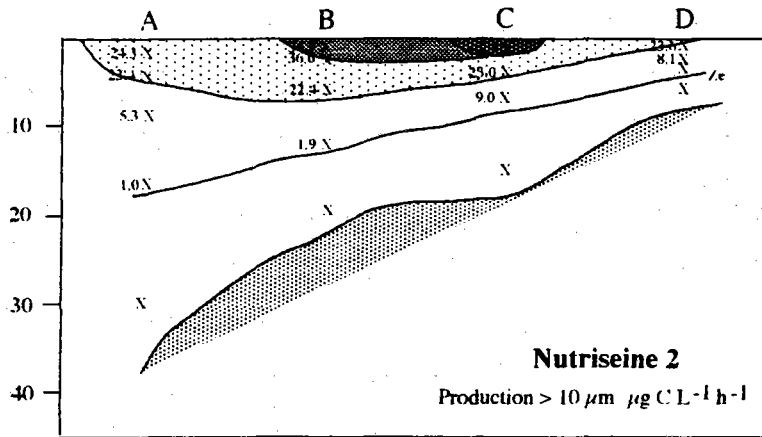
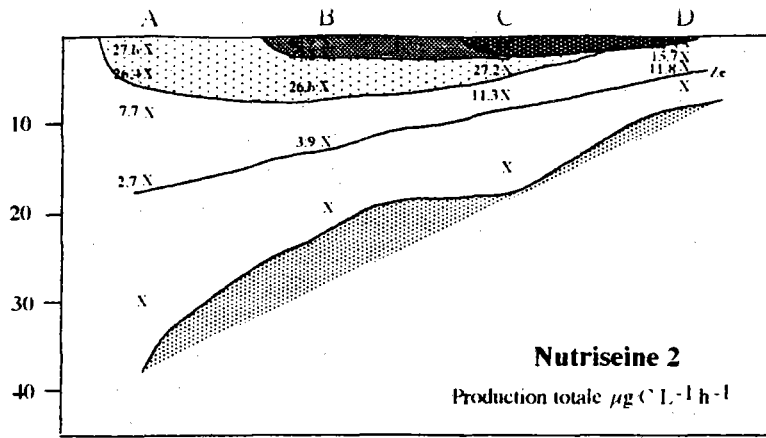


Figure I, 16 - Coupes transversales de production carbonée dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 2.



fait, la plus forte productivité phytoplanctonique est observée au point médian où elle est deux fois plus élevée qu'aux autres points.

Au moment de l'étude, les taux de croissance des populations phytoplanctoniques ( $\mu \text{ j}^{-1} = 0,2 \text{ à } 0,5$ ) sont, dans l'ensemble nettement plus élevés qu'en avril (Tab. I, V). On remarquera, cependant, deux cas particuliers: d'une part, la croissance du phytoplancton dans les eaux très dessalées du panache (eaux de surface du point proximal) est, comme en avril, fortement limitée ( $\mu \text{ j}^{-1} \leq 0,07$ ) et d'autre part, le taux de croissance est particulièrement fort au point médian du panache ( $\mu \text{ j}^{-1} = 1,21$ ), point où, par ailleurs, la productivité de la masse d'eau est très élevée.

**Tableau I, IV: Production journalière, biomasse chlorophyllienne intégrée dans la couche euphotique et productivité de la colonne d'eau aux différents points étudiés au cours de la campagne Nutriseine 2.**

	Point A (34,3 PSS)	Point B (32,5 PSS)	Point C (29,4 PSS)	Point D (24,4 PSS)
Production ( $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ )	2,36	2,83	2,75	1,61
Biomasse ( $\text{mg Chla m}^{-2}$ )	110	128	61	78
Productivité ( $\text{mg C mg Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ )	21,5	22	45	20,5

**Tableau I, V: Taux de croissance spécifique ( $\mu \text{ j}^{-1}$ ) du phytoplancton au cours de la campagne Nutriseine 2.**

	Point A (34,3 PSS)	Point B (32,5 PSS)	Point C (29,4 PSS)	Point D (24,4 PSS)
Surface	0,33	0,34	1,31	0,07
10% $I_s$	0,19	0,20	0,64	0,46

## I, 2, 4 - Période automnale (Nutriseine 3)

### I, 2, 4, 1 - Caractéristiques physico-chimiques

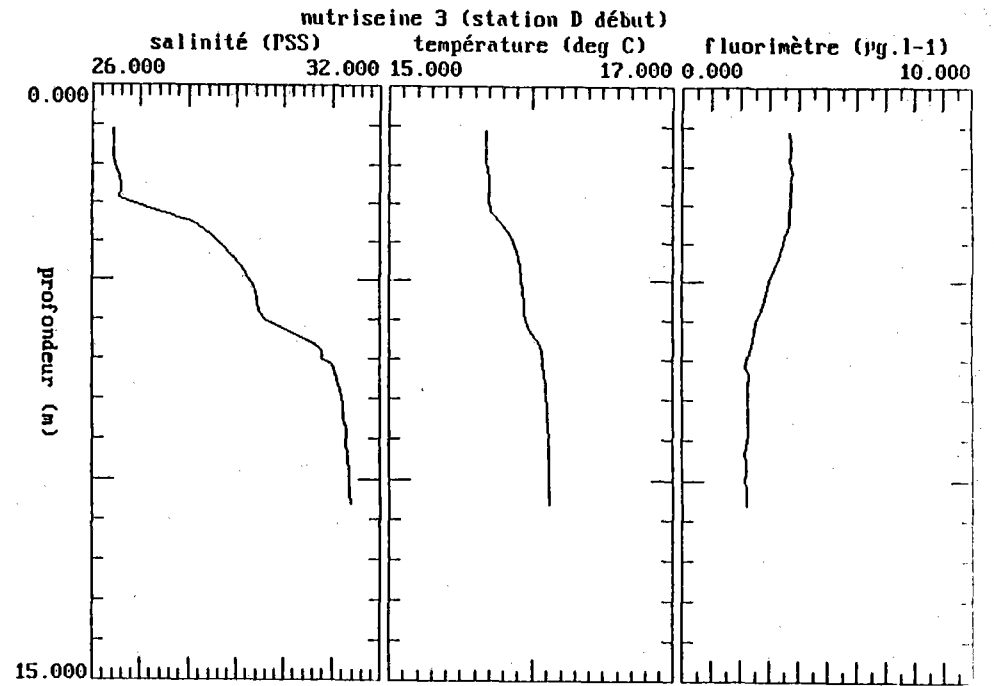
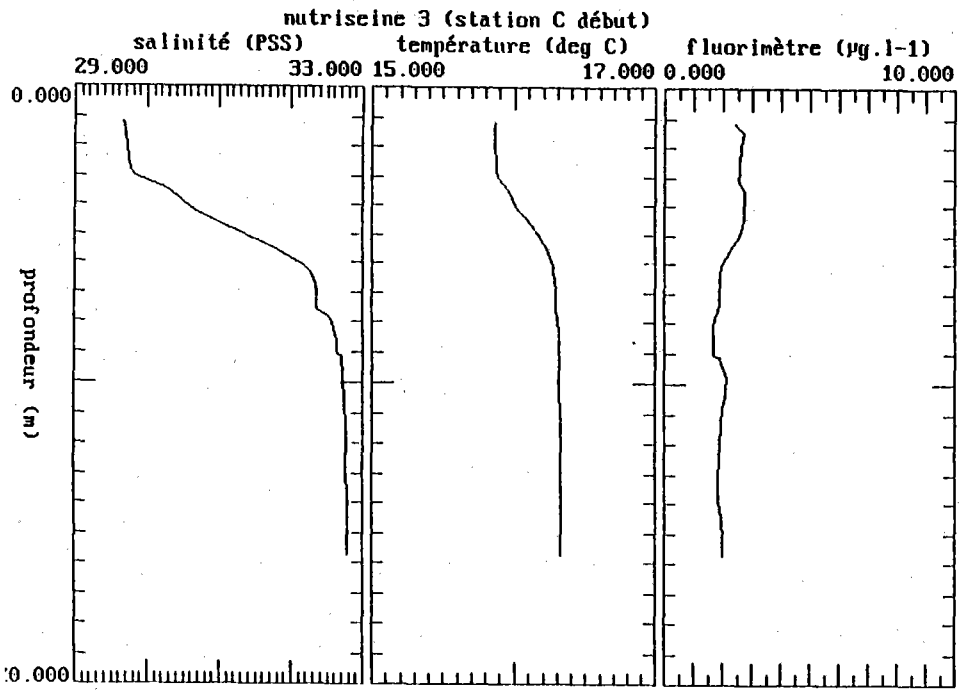
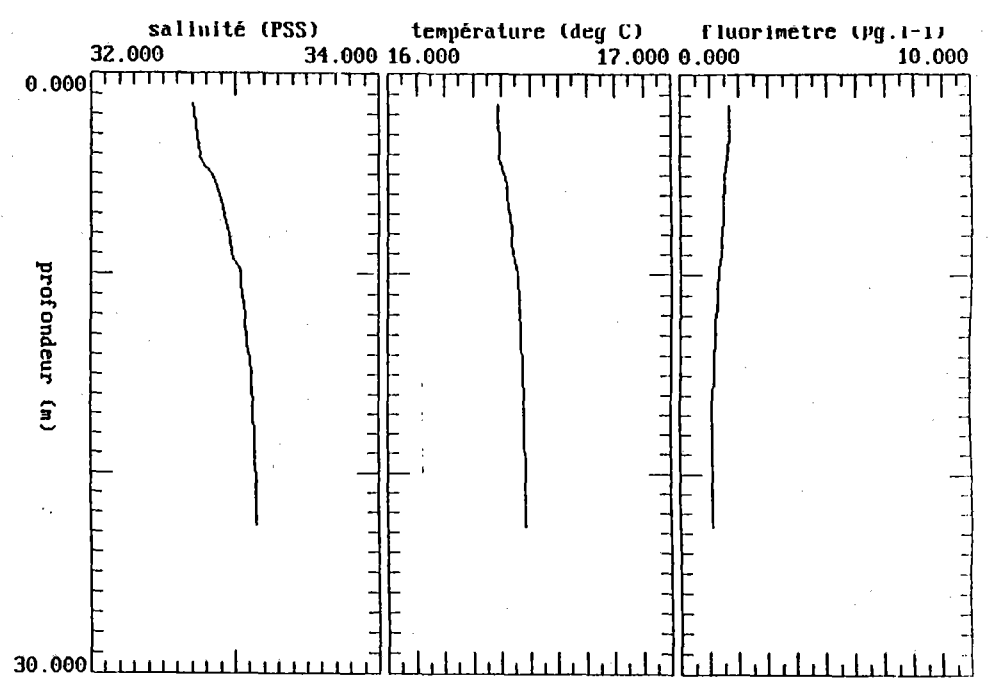
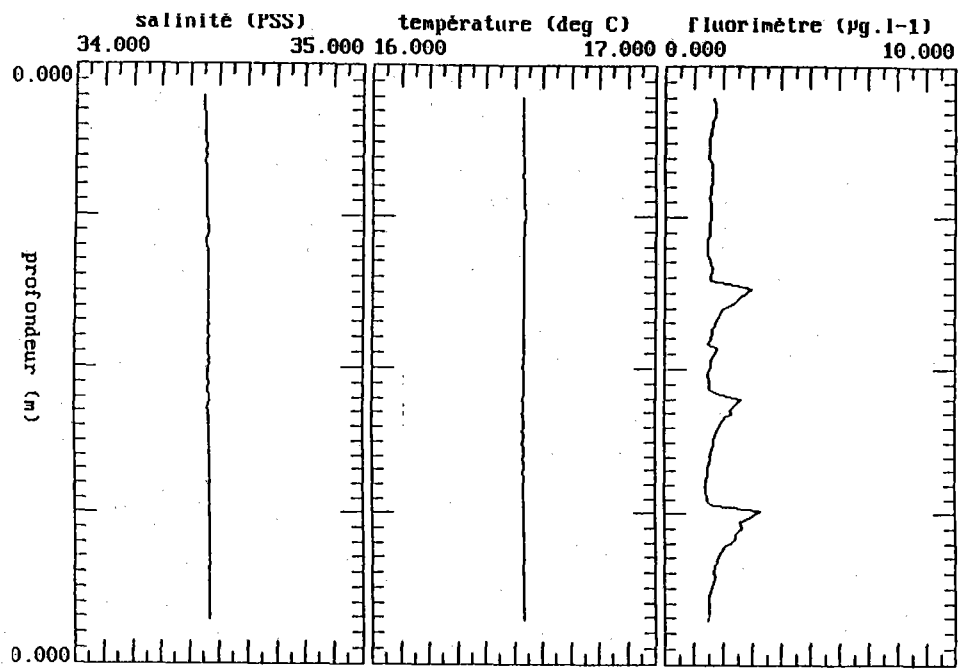
En septembre, les profils de fluorescence mettent en évidence l'appauvrissement général de la zone en phytoplancton. La biomasse chlorophyllienne présente un faible maximum dans la couche de surface des colonnes d'eau stratifiée. (Fig.I,17). Les prélèvements au point proximal du panache ont été effectués dans des eaux moins dessalées (26,5 PSS) qu'au cours des deux campagnes précédentes. La concentration en nitrates en surface est à ce point de  $77 \mu\text{moles L}^{-1}$  (Fig.I,18) et dans les eaux marines de  $5,7 \mu\text{moles L}^{-1}$ . Au cours de cette période automnale, les droites de dilution (Fig.I, 19) ne présentent pas d'anomalie, attestant d'une consommation phytoplanctonique homogène sur l'ensemble de la zone. Les concentrations des éléments à la source seraient de  $375 \mu\text{moles L}^{-1}$  d'azote nitrique,  $23,4 \mu\text{moles L}^{-1}$  de phosphore et de  $120 \mu\text{moles L}^{-1}$  de silicium. Ces valeurs sont plus faibles pour l'azote nitrique et le silicium que celles mesurées à Caudebec (406 et  $180 \mu\text{moles L}^{-1}$ , respectivement) et plus élevées pour le phosphore ( $16,3 \mu\text{moles L}^{-1}$ ).

### I, 2, 4, 2 - Biomasse chlorophyllienne et phytoplancton

En comparaison des situations précédentes, le secteur d'étude apparaît considérablement appauvri en chlorophylle puisque les plus fortes valeurs mesurées en septembre sont voisines de  $4 \mu\text{g L}^{-1}$ , localisées dans les eaux de surface du point proximal du panache (Fig.I, 20). Hormis ces valeurs superficielles, un second maximum de chlorophylle ( $2,5 \mu\text{g L}^{-1}$ ) s'étend dans tout le panache entre les isohalines de 31,5 et 32,5 PSS affleurant en surface au point distal du panache. Dans les eaux de salinité supérieures à 32,5 PSS, la biomasse chlorophyllienne est voisine de  $1 \mu\text{g L}^{-1}$ . Cette biomasse est composée à moins de 80% par le microphytoplancton aux points proximal et médian du panache. Cette proportion diminue encore au point distal et est réduite dans les eaux marines à 60% au bénéfice de la plus petite fraction. Comme précédemment, les maximums de chaque fraction sont localisés dans des zones différentes du panache: le microphytoplancton en surface et le nanoplancton au fond, au point proximal, et, au point distal, en surface, le bactérioplancton.

Malgré leur faible densité numérique, les diatomées sont, encore, à cette époque de l'année, dominantes dans le microphytoplancton (Fig.I, 21). Leur distribution horizontale et verticale correspond bien à la répartition de la biomasse chlorophyllienne décrite précédemment. Cependant, comme aux autres périodes de l'année, la composition des populations varie selon la structure hydrologique. Le maximum de biomasse observé au dessus de la zone euphotique, au point proximal du panache correspond à la présence

Figure 1, 17 - Profils enregistrés à la sonde CTD avant les prélèvements aux différents points étudiés au cours de la campagne Nutriseine 3.



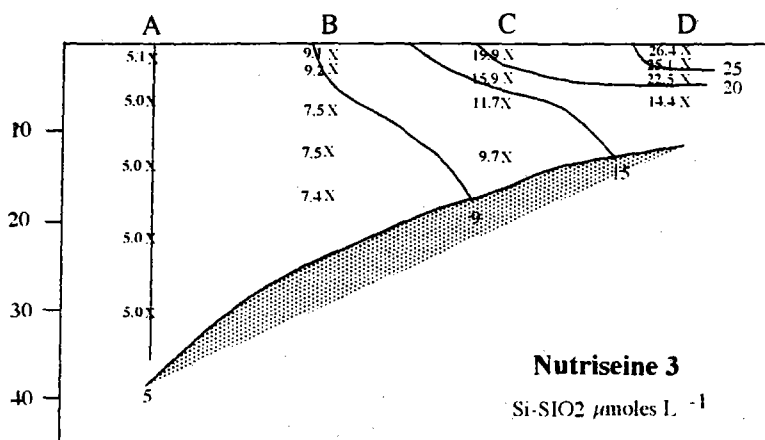
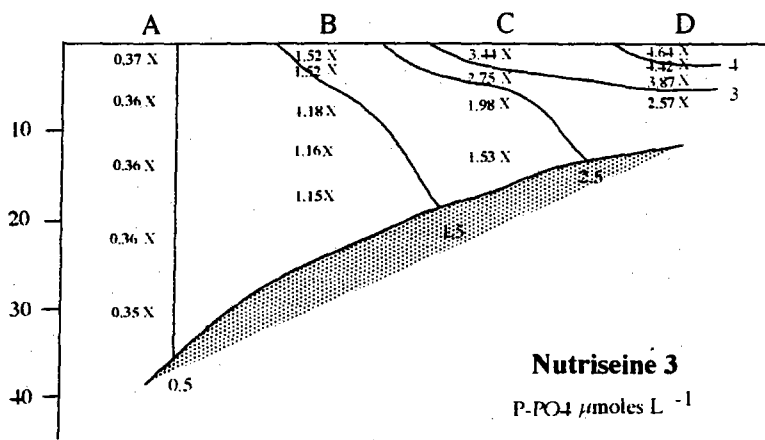
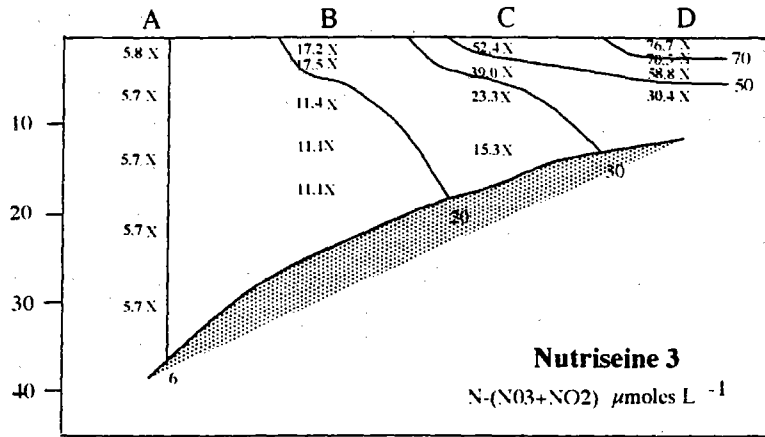
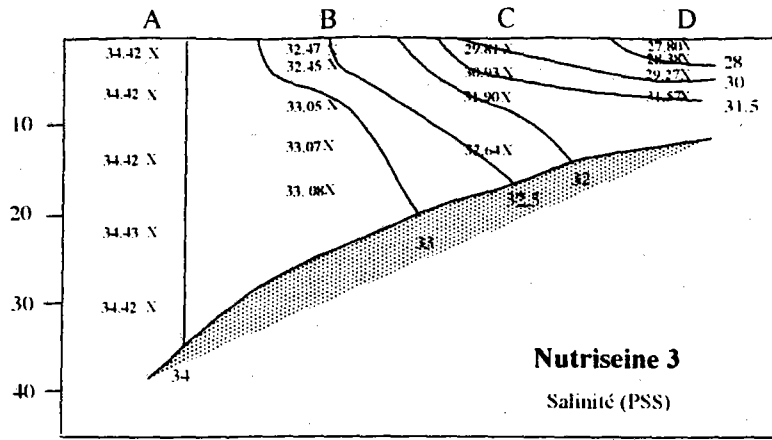
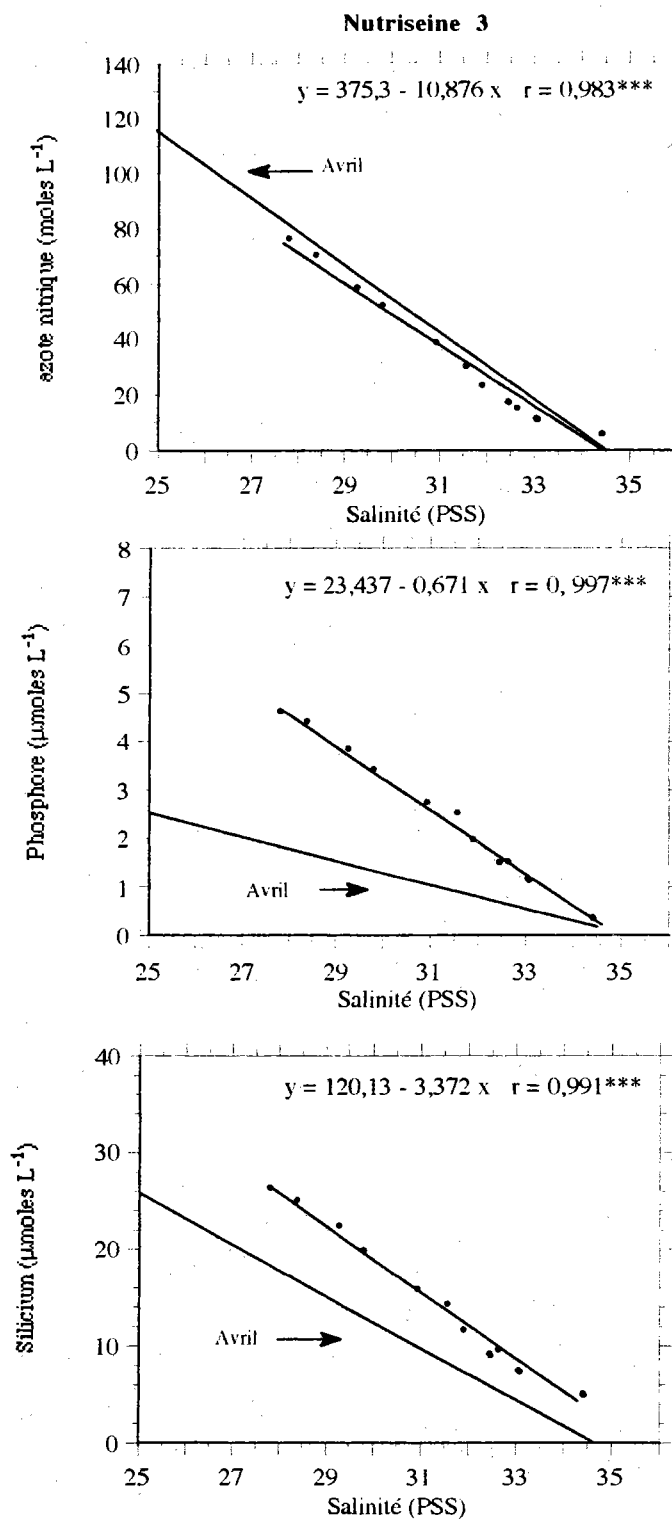


Figure I, 18- Coupes transversales de salinité et sels nutritifs dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 3



**Figure I, 19 - Droites de dilution des sels nutritifs dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 3.**

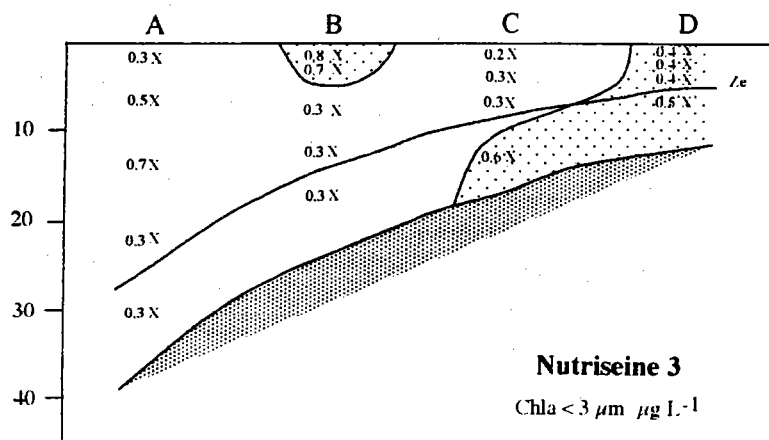
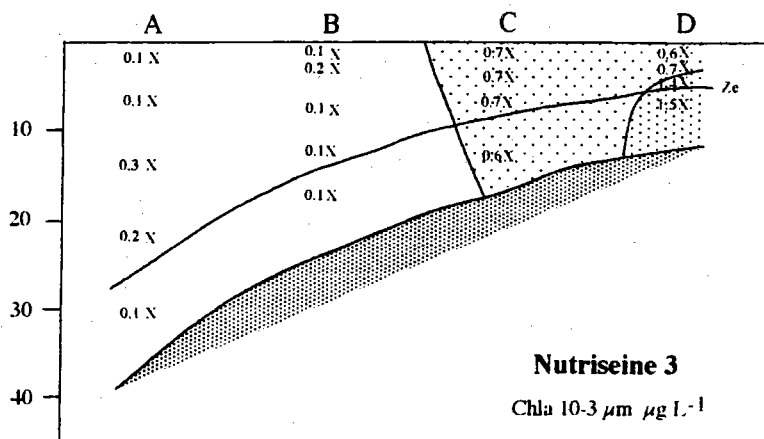
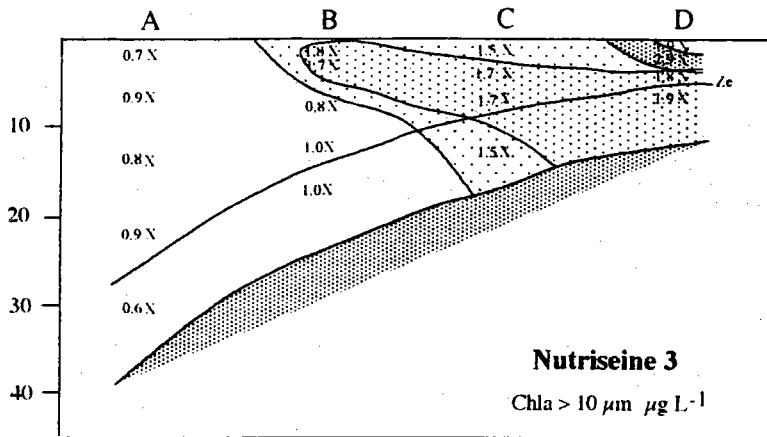
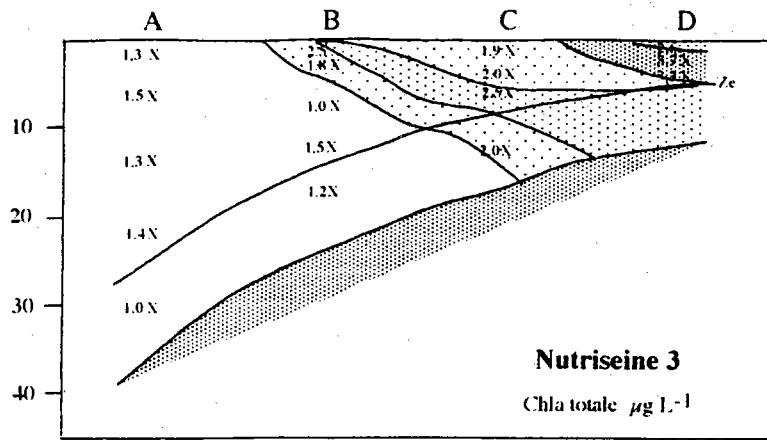


Figure I, 20 - Coupes transversales de biomasse chlorophyllienne dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 3.

### NUTRISEINE 3

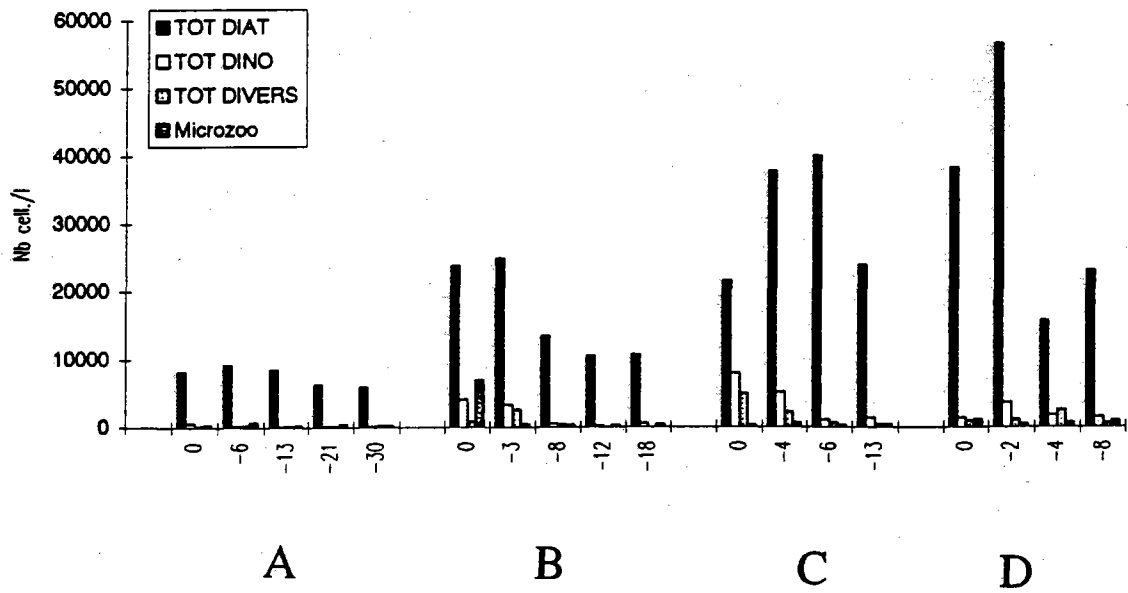


Figure I, 21 - Distribution verticale du microplancton aux différents points d'étude au cours de la campagne Nutriseine 3

d'une grosse diatomée *Biddulphia aurita* ( $2 \cdot 10^4$  cellules  $L^{-1}$ ). Elle est accompagnée de *S. costatum* et de *Paralia sulcata*. Aux autres points du panache, *B. aurita* n'est plus présente et les densités numériques de *S. costatum* et de *P. sulcata* diminuent au fur et à mesure que la salinité augmente. Par contre, à l'inverse, *R. delicatula*, peu abondante au point proximal ( $2 \cdot 10^3$  cellules  $L^{-1}$ ), devient dominante au point distal du panache (1 à  $2 \cdot 10^4$  cellules  $L^{-1}$ ), où elle est responsable du maximum de biomasse observée. Dans les eaux marines, les diatomées sont peu nombreuses ( $<10^3$  cellules  $L^{-1}$ ) et représentées essentiellement par une grosse diatomée pennée *Stauroneis membranacea* (1 à  $2 \cdot 10^3$  cellules  $L^{-1}$ ). Les dinoflagellés (*Prorocentrum triquetrum* et *Ceratium lineatum*) interviennent également, dans une moindre mesure, dans la composition du microphytoplancton dont ils représentent, en surface, de 15 à 30% des densités numériques (point distal et point médian, respectivement). Les phytoflagellés sont toujours très abondants ( $1,5 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$ ), en particulier, en surface, dans le panache avec  $2,5 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$ .

#### I, 2, 4, 3 - Production et taux de croissance

La production horaire est faible sur l'ensemble de la zone puisqu'elle ne dépasse pas  $9 \mu g C L^{-1} h^{-1}$  (Fig. I, 22). Ce maximum de production horaire ne se situe pas en surface mais à un niveau photométrique de 10% aux points médian et proximal, niveau correspondant au maximum de biomasse.

**Tableau I, VI: Production journalière, biomasse chlorophyllienne intégrée dans la couche euphotique et productivité de la colonne d'eau aux différents points étudiés au cours de la campagne Nutriseine 3.**

	Point A (34,5 PSS)	Point B (32,5 PSS)	Point C (29,7 PSS)	Point D (26,5 PSS)
Production ( $g C m^{-2} j^{-1}$ )	0,40	0,55	0,34	0,30
Biomasse ( $mg Chla m^{-2}$ )	26,15	18,0	8,5	13,2
Productivité ( $mg C mg Chla^{-1} j^{-1}$ )	15,3	30,4	40,0	23,15

Du fait des faibles biomasses, la production journalière est faible sur l'ensemble de la zone (Tab. I, VI) malgré des taux de production relativement élevés dans le panache. A cet égard, on notera que la productivité du phytoplancton au point proximal reste constante au cours des trois périodes étudiées ( $\approx 20 mg C mg Chla^{-1} j^{-1}$ ) et que la plus



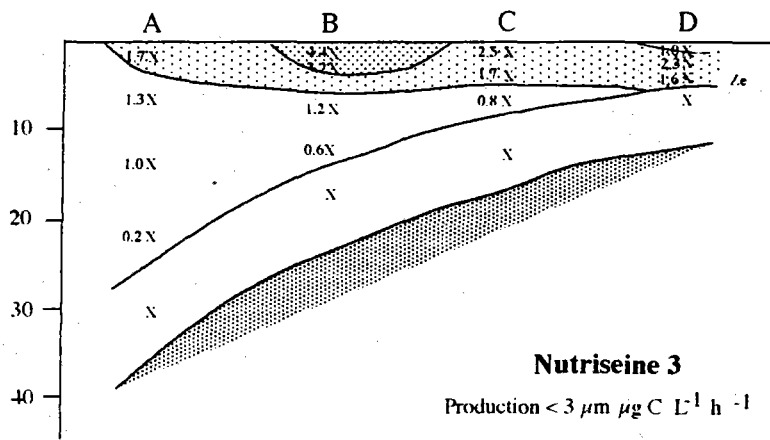
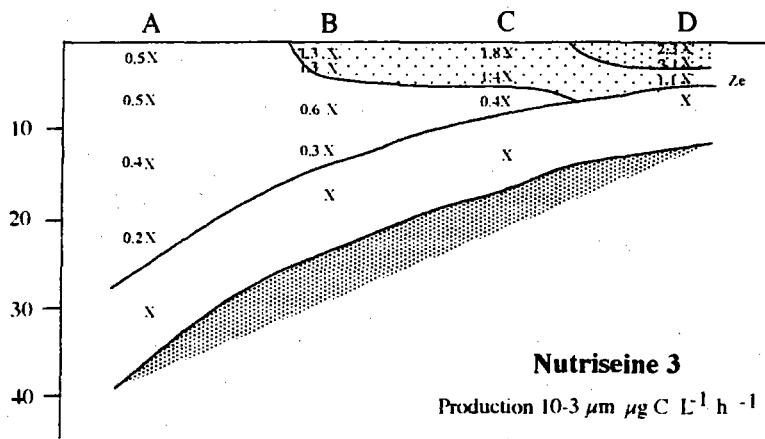
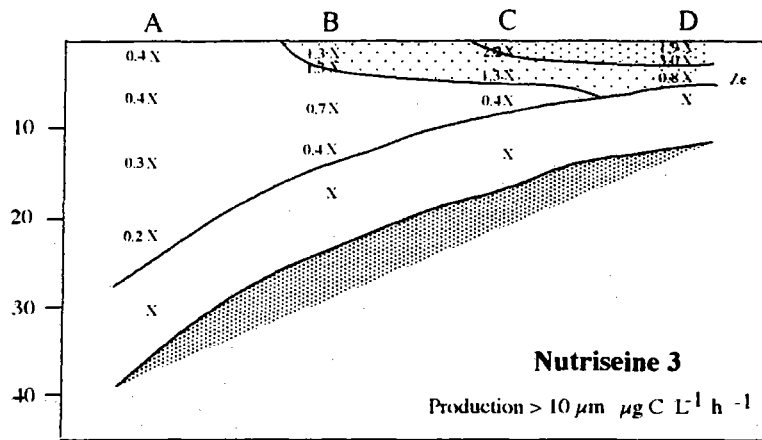
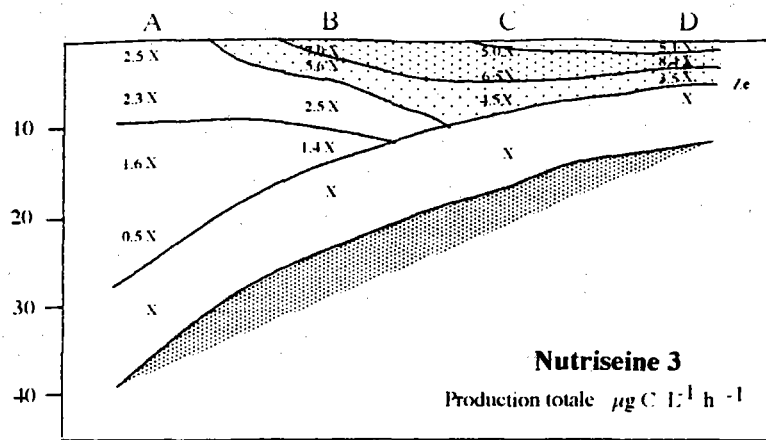


Figure I, 22 - Coupes transversales de production carbonée dans le panache de la Seine au cours de la campagne Nutriseine 3

forte productivité est mesurée au point médian du panache. La faible incorporation de carbone dans les cellules phytoplanctoniques n'a pas permis de quantifier la radioactivité incorporée dans les molécules de chlorophylle. On peut considérer que le taux de croissance du phytoplancton était nul ou très faible, au moment de l'expérimentation. A cet égard, on peut noter le décalage dans le temps existant entre l'acte photosynthétique et la division cellulaire

#### I, 2, 5 - Rappel des résultats obtenus au cours de la phase d'étude préliminaire

En 1993, le nombre de points étudiés a été volontairement limité à trois, représentatifs, selon les résultats des campagnes PHYTOSEINE (Kerouel et al., 1994), de structures hydrologiques différentes; l'échantillonnage a été effectué à deux niveaux seulement (100 et 10% de l'éclairement de surface). En dépit des précautions prises (distance entre les points d'étude, heure de prélèvement), les mesures faites aux différents points géographiques n'ont pas toujours été effectuées dans les masses d'eau présumées être dans le panache ou hors panache. Au regard des résultats obtenus en 1994, les points de prélèvement dits point proximal, distal ou marin ont été redéfinis par rapport à la salinité de surface et des profils de salinité et température obtenus à la sonde CTD. Par conséquent, la définition présente ne correspond pas nécessairement à la définition donnée précédemment (Videau, 1994) et les conclusions peuvent s'en trouver modifiées.

Au cours de la période printanière, le maximum de biomasse chlorophyllienne est faible ( $\leq 5 \mu\text{g Chla l}^{-1}$ ) malgré les concentrations de sels nutritifs ( $75 \mu\text{moles N-(NO}_3\text{+NO}_2) \text{ L}^{-1}$ ,  $3 \mu\text{moles P-PO}_4 \text{ L}^{-1}$  et  $9 \mu\text{moles Si-SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ ) et se situe en surface au-dessus de l'halocline, au point proximal, et en subsurface, dans les eaux intermédiaires où les concentrations de nutrilites sont beaucoup plus faibles ( $17 \mu\text{moles N-(NO}_3\text{+NO}_2) \text{ L}^{-1}$ ,  $0,6 \mu\text{moles P-PO}_4 \text{ L}^{-1}$  et  $1 \mu\text{moles Si-SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ ). C'est, cependant, à ce point, que production carbonée, productivité et taux de croissance ( $\mu = 0,4 \text{ j}^{-1}$ ) sont les plus élevés. Les expériences de fractionnement ont montré que, sur l'ensemble des eaux dessalées, les populations phytoplanctoniques étaient composées à plus de 90% par des cellules ou des chaînes de cellules  $> 10 \mu\text{m}$ . C'est également cette fraction qui est la plus productive. Elle est constituée par des diatomées dominées, essentiellement, par le genre *Chaetoceros*. Dans les eaux marines, les concentrations de sels nutritifs, bien qu'inférieures à celles mesurées dans le panache, sont encore importantes à cette époque de l'année ( $12 \text{ à } 14 \mu\text{moles N-(NO}_3\text{+NO}_2) \text{ L}^{-1}$ ,  $0,6 \mu\text{moles P-PO}_4 \text{ L}^{-1}$  et  $2,6 \mu\text{moles Si-SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ ). Productivité et taux de croissance phytoplanctoniques ( $\mu = 0,4 \text{ à } 0,6 \text{ j}^{-1}$ ) sont au moins égaux à ceux mesurés dans les eaux intermédiaires. Cependant, la biomasse chlorophyllienne y est 5 à 6 fois plus faible. La séparation par classe de taille de phytoplancton met en évidence une forte participation à la biomasse chlorophyllienne et à

la production carbonée des cellules  $< 10 \mu\text{m}$ . Cette image est très différente de celle obtenue dans le panache. Les populations phytoplanctoniques sont dominées, ici, par *Skeletonema costatum*.

En juillet, l'étude a été faite sur deux points de structure haline très voisine dans la partie médiane du panache où les masses d'eaux sont très stratifiées avec des concentrations en nitrates, en surface, voisines de  $18 \mu\text{moles N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2) \text{ L}^{-1}$ ,  $2,5 \mu\text{moles P-PO}_4 \text{ L}^{-1}$  et  $3 \mu\text{moles Si-SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ . Les concentrations de chlorophylle sont maximales en surface ( $12$  à  $14 \mu\text{g Chla l}^{-1}$ ). A la différence de la période printanière, le microphytoplancton ( $>10 \mu\text{m}$ ) ne participe qu'à 50% et 60% de la biomasse chlorophyllienne et de la production carbonée. La forte stratification induit le développement de populations de diatomées dont la densité numérique est différente à la surface et à 3m ou 4m, mais elles sont toutes dominées par de petites cellules (*Asterionella*, *Chaetoceros*, *Skeletonema*). Le taux de croissance de ces populations est faible ( $0,15$  à  $0,25 \text{ j}^{-1}$ ). A cette époque de l'année, les eaux intermédiaires sont particulièrement appauvries en sels nutritifs ( $0,4 \mu\text{moles N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2) \text{ L}^{-1}$ ,  $0,4 \mu\text{moles P-PO}_4 \text{ L}^{-1}$  et  $2 \mu\text{moles Si-SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ ). La faible biomasse chlorophyllienne ( $\leq 1 \mu\text{g Chla l}^{-1}$ ) est constituée à plus de 80% de cellules  $> 10 \mu\text{m}$  dont la production carbonée représente, cependant, moins de 60% de la production totale. La production primaire de ces populations phytoplanctoniques, composées essentiellement de petites *Chaetoceros* et le taux de croissance ( $\leq 0,1 \text{ j}^{-1}$ ) sont faibles.

En septembre, les trois points d'étude se situaient, après une forte tempête, en secteur homogène soit dans les eaux intermédiaires soit dans les eaux marines. Dispersée dans l'ensemble de la masse d'eau, la biomasse chlorophyllienne n'excède pas  $0,7 \mu\text{g Chla l}^{-1}$  quel que soit le point étudié. Le retour vers la stabilisation entraîne la reprise immédiate de la production carbonée au point le plus proche du panache ( $32,87 \text{ PSS}$ ). Cette production est particulièrement élevée en subsurface. A ce point, les cellules  $< 10 \mu\text{m}$  ne représentent que 45% de la biomasse phytoplanctonique mais de 75 à 90% de la production primaire. La participation des cellules  $> 10 \mu\text{m}$  à la biomasse chlorophyllienne et à la production carbonée augmente progressivement avec la salinité. Cette évolution est liée à la structure des populations de diatomées composées essentiellement de petites cellules (*Leptocylindrus minimus*) dans les eaux intermédiaires et de grosses cellules (*Rhizosolenia*, *Eucampia*), dans les eaux marines. Parallèlement à la forte productivité des petites cellules, on observe une légère reprise de la croissance ( $\mu = 0,1 \text{ j}^{-1}$ ).

Le microphytoplancton (cellules  $> 10 \mu\text{m}$ ) participe très majoritairement ( $>90\%$ ) à la biomasse chlorophyllienne et à la production carbonée dans le panache au cours de la période printanière. Pendant l'été (juillet, septembre), c'est, au contraire, dans les eaux du large qu'il est le mieux représenté. Au cours des trois campagnes de 1993, il est constitué essentiellement de diatomées. Le nombre de dinoflagellés est, en général, de l'ordre de 10% du nombre de cellules microphytoplanctoniques et, exceptionnellement de

30 à 40% . Le nombre de nanophytoflagellés, pour autant qu'ils puissent être observés dans ces milieux extrêmement détritiques, est de l'ordre de  $10^5$  cellules  $L^{-1}$ . Aucune colonie ou cellule de *Phaeocystis pouchetii* (cellules  $< 5 \mu m$ ) n'a été observée au cours de la campagne printanière. Aussi, un doute peut-il se créer sur l'efficacité du fractionnement en classe de taille du phytoplancton. La fraction  $< 10 \mu m$  correspond, sans doute, en grande partie aux petites cellules, même disposées en chaîne, de *Chaetoceros*, *Leptocylindrus minimus*, *Skeletonema costatum*.. L'image du fractionnement donnée en surface et en subsurface est, cependant, la plupart du temps identique à chaque point que ce soit pour la biomasse chlorophyllienne ou la production carbonée.

### I, 2, 6 - Relations entre productivité, taux de croissance et rapport C/Chla

Les productivités  $P_B$  ( $\mu g$  C fixé  $\mu g$  Chla $^{-1}j^{-1}$ ) et les taux de croissance spécifiques ( $\mu j^{-1}$ ) ont été déterminés par des méthodes expérimentales différentes et sont donc des variables indépendantes. Les relations existant entre ces deux paramètres physiologiques ont été établies, pour les périodes de floraisons de diatomées (printemps-été), à partir des résultats des campagnes Bioseine et Nutriseine aux niveaux photométriques de 100% et 10% de l'intensité lumineuse de surface. Les résultats ont conduit à distinguer le secteur homogène d'une part, et le secteur stratifié, d'autre part. Dans la limite des résultats expérimentaux, en effet, seul le secteur homogène permet d'établir une relation linéaire entre productivité et taux de croissance ( $P_B = 4,91 + 147,6 (\mu)$ ;  $r = 0,84^{***}$ ) quels que soient le niveau et la période de prélèvement (Fig. 23A). Dans le panache, la relation n'est plus linéaire car les valeurs de productivité tendent vers un plateau pour les fortes valeurs de  $\mu$  (Fig. 23B).

Le rapport C/Chla a été calculé sachant que:

- d'une part,  $P_B = \Delta C / Chla$  et, donc, que  $\Delta C = P_B * Chla$  (Eq. 1)

- d'autre part,  $\mu = \ln [(\Delta C + C) / C]$  (Eq.2)

En remplaçant, dans Eq.2,  $\Delta C$  par sa valeur  $P_B * Chla$ , on a:

$$\mu = \ln [(P_B * Chla) + C) / C]$$

soit,

$$[(P_B * Chla) + C) / C] = e^\mu$$

$$(P_B * Chla) + C = e^\mu * C$$

$$P_B * Chla = C(e^\mu - 1)$$

et  $C/Chla = P_B / (e^\mu - 1)$  (Eq.3)

Les rapports C/Chla varient dans une très large gamme de 24 (Nutriseine 2 aux points médian (100%Is) et proximal (10%Is)) à des valeurs supérieures à 500 dans les eaux de surface du point proximal . Dans ce dernier cas, ces rapports très élevés sont liés aux très fortes productivités mesurées à ce point.

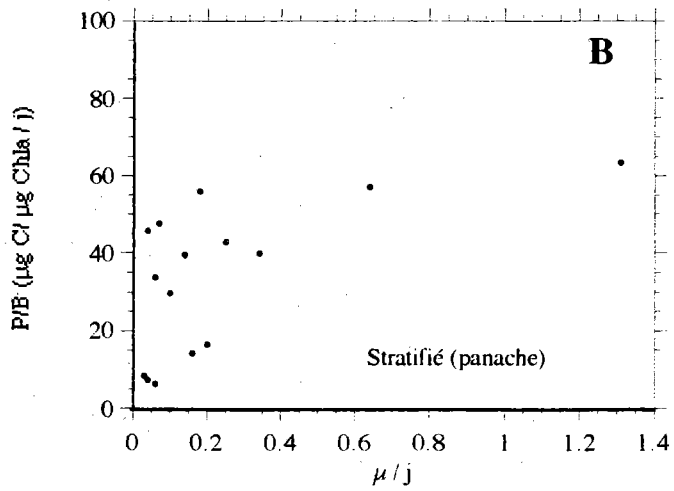
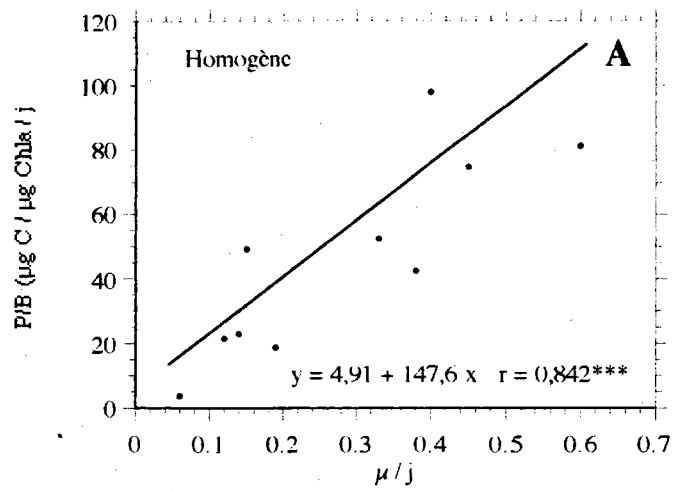


Figure I, 23 - Relation entre les taux de productivité  $P_B$  et les taux de croissance  $\mu$   
 A: dans les eaux homogènes ( $S \geq 33$  PSS), B: dans les eaux stratifiées du panache..

Si l'on considère toutes les mesures, à l'exception de celles effectuées au point proximal (Fig.I, 24A), il existe une bonne relation linéaire entre le rapport C/Chla et le taux de croissance  $\mu$  ( $C/Chla = 198,72 - 155,03 (\mu)$ ;  $r = 0,54^{***}$ ). Cette relation devient logarithmique si l'on inclut tous les points (Fig.I, 24B). Contrairement à la formulation mathématique (d'après l'équation 3,  $P_B = (C/Chla) (e^{\mu-1})$ ), C/Chla n'est pas une constante mais varie selon  $\mu$  qui lui-même varie avec  $P_B$  (cf.fig.I, 23). Pour comprendre ces relations complexes, on peut invoquer une explication biologique: plus les concentrations de chlorophylle sont élevées dans les cellules (ce qui induit une chute du rapport C/Chla), plus la photosynthèse est importante, plus le taux de croissance est élevé.

Le rapport C/Chla intègre, en outre, un ensemble de variables biologiques qui concerne aussi bien la taille des cellules phytoplanctoniques, les espèces représentées, leur état nutritif, leur adaptation à la lumière. De façon générale, le rapport augmente avec la taille des cellules, la déficience en sels nutritifs et l'adaptation aux forts éclaircements. Pour les différents points représentatifs du secteur (Tab.I, VII), les valeurs du rapport C/Chla ont été estimées à partir de la relation qui existe entre C/Chla et la salinité S (représentant la structure hydrologique) ( $C/Chla = 1800 - 49,86 S$ ;  $r = 0,632^{***}$ ).

**Tableau I, VII - Rapports C/Chla estimés aux différents points du panache de la Seine et dans les eaux homogènes avoisinantes. Les valeurs entre parenthèses correspondent à la gamme des valeurs mesurées à chaque site.**

	C/Chla	
	Tous niveaux	Surface
Eaux homogènes (34 PSS)	100 (60-300)	115 (130-300)
Point distal (32 PSS)	200(75-280)	250 (90-300)
Panache		
Point médian (30 PSS)	300 (24-280)	370 (24-260)
Point proximal (26 PSS)	500 (24-1100)	630 (550-1100)

Les valeurs obtenues en secteur homogène correspondent bien aux valeurs déterminées en milieu typiquement marin. Ainsi, en Manche Occidentale, le rapport C/Chla est voisin de 80 (valeurs moyennées sur les 30 premiers mètres de la colonne d'eau) (Holligan et al., 1984) et varie, respectivement, de 90 à 100, dans les eaux de surface et de 40 à 65, à 10% Is, dans les milieux brassés et stratifiés de la zone frontale d'Ouessant (Videau, 1987). Par contre, les valeurs obtenues dans le panache de la Seine paraissent très élevées, notamment dans les eaux les plus dessalées. Il faut noter que la valeur estimée (300) au point médian est supérieure à celles calculées (24-280) Ceci montre les limites d'une telle régression, vraisemblablement biaisée par les fortes valeurs

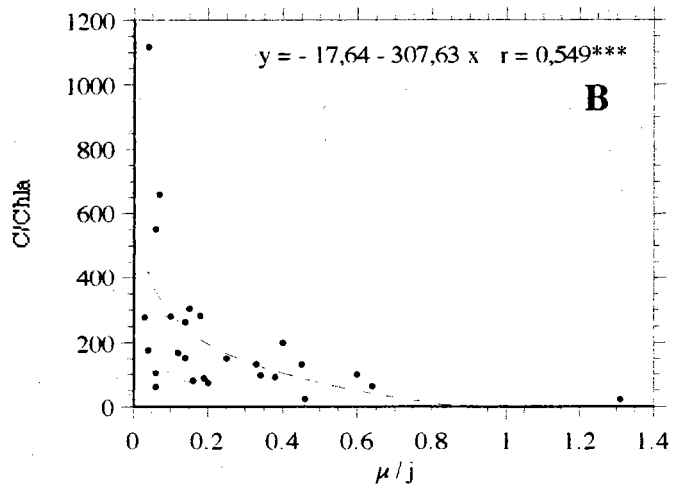
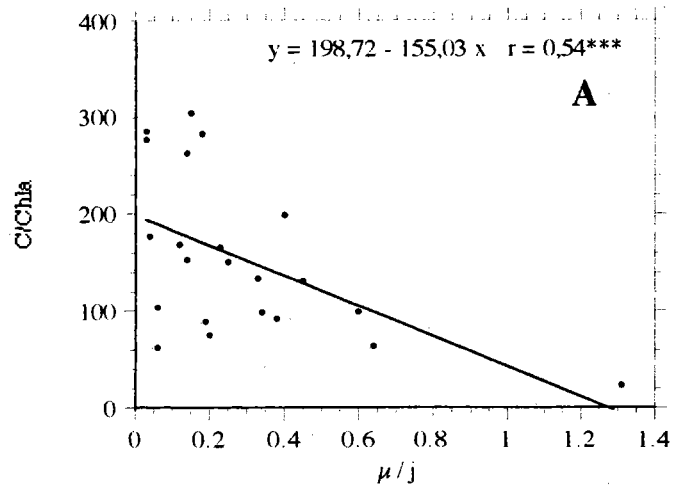


Figure I, 24 - Relation entre les rapports  $C/Chla$  ( $\mu g / \mu g$ ) et les taux de croissance  $\mu$ . A: sur l'ensemble de la zone étudiée; B: sur l'ensemble de la zone étudiée à l'exception du point proximal du panache.

obtenues au point proximal. Celles-ci exceptées, il n'y a pas de relation entre la salinité et le rapport C/Chla quels que soient la saison, l'endroit et le niveau de prélèvement. Le regroupement des résultats selon la dominance spécifique et la taille des cellules n'apporte pas de résultats plus nets. Ainsi, C/Chla varie de 24 à 300 et de 64 à 280, à 100% et 10% Is, respectivement, lorsque les populations sont largement dominées par des petites cellules (*Skeletonema*, *Chaetoceros*, *Asterionella*). Quand les grosses cellules de *Rhizosolenia* (*delicatula*, *stoltherfothii*, *schrubsolei*) ou de *Biddulphia* sont les plus abondantes, C/Chla varie de 100 à 280 en surface et de 24 à 280 à 10%Is.

### 1, 3 - Discussion

#### *Structure physico-chimique*

L'ensemble des résultats de cette étude montre que la structure verticale des différentes masses d'eau du panache est bien définie par les salinités de surface. Tant que celles-ci sont < 33 PSS, la masse d'eau sous-jacente présente non seulement une stratification haline mais également thermique. Le degré de stratification est, évidemment, d'autant plus élevé que la salinité de surface et la profondeur de la colonne d'eau sont faibles. La salinité de 33 PSS définit, ainsi, la limite au-delà de laquelle la structure devient homogène, même si la salinité n'est pas encore caractéristique des eaux marines (34,5 PSS). Le panache de la Seine est caractérisé non seulement par ce gradient vertical de densité qui provoque une discontinuité dans les couches d'eau mais également, par un gradient horizontal lié à la dilution des eaux douces dans le milieu marin. Cette dilution se traduit par une diminution progressive des concentrations des éléments nutritifs.

Le régime hydraulique de la Seine, au cours de ces deux années d'étude, a été très différent, typique d'une année sèche, en 1993, et d'une année humide, en 1994. De ce fait, les apports en nitrates et silicates étaient, respectivement, 2, et 10 à 100 fois plus élevés, à la source (Caudebec) en 1994 qu'en 1993. Par contre, les apports en phosphates sont restés constants au cours des deux années consécutives et quelle que soit la saison, indépendants du débit de la Seine, conformément aux conclusions de Guillaud (1993). Cependant, dans le panache, quand la comparaison est possible d'une année à l'autre, on constate que les concentrations d'azote nitrique, de phosphore et de silicium sont du même ordre de grandeur pour une salinité et une saison données (Tabs. VIII, IX, X) à l'exception, toutefois, du point proximal, où les concentrations en silicium étaient 3 fois plus élevées en 1994. Les concentrations en azote diminuent ainsi de 100  $\mu\text{moles L}^{-1}$  du point proximal (# 25 PSS) à environ 19  $\mu\text{moles L}^{-1}$  au point distal du panache (# 32 PSS) au printemps et à l'automne, et à 8  $\mu\text{moles L}^{-1}$  en été; les concentrations de phosphore diminuent de 3-4 à 1-1,5  $\mu\text{moles L}^{-1}$  au printemps et en automne (0,3  $\mu\text{moles L}^{-1}$  en été). Au printemps et à l'automne 1994, les concentrations de silicium qui



**Tableau I, VIII: Récapitulatif des paramètres physico-chimiques et biologiques mesurés en surface, en 1993 et 1994 au cours de la période printanière.**

Point	Année	Salinité PSS	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub> μmoles L <sup>-1</sup>	P-PO <sub>4</sub>	Si-SiO <sub>2</sub>	Chla μg L <sup>-1</sup>	Production μg C L <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Productivité μg C μg Chla <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Chla >10 μm %	Production > 10 μm %	μ j <sup>-1</sup>	Espèces dominantes
proximal	1993	27,16	75,3	6,0	3,02	9,0	5,0	12,1	2,41	91	81	0,07	<i>Chaetoceros</i> <10 μm
	1994	25,14	100		2,5	27	10,2	38,6	3,8	85	82	0,04	<i>R. delicatula</i>
médian	1994	28,33	75,8		1,7	16,2	13,2	43,8	3,32	84	87	0,23	<i>R. delicatula</i>
distal	1994	32,0	19,2		1,0	6,3	12,9	60,3	4,7	89	90	0,18	<i>R. delicatula</i>
intermédiaire	1993	33,78	17,2	0,30	0,61	1,05	4,83	28,7	5,9	87	88	0,44	<i>Chaetoceros</i>
marin	1993	34,34	14,15	0,45	0,66	2,65	1,19	8,3	7,0	55	59	0,4	<i>Skeletonema</i>
	1994	34,5	6,4		0,3	0,7	7,6	14,6	1,92	86	86		<i>R. delicatula</i>

Tableau I, IX: Récapitulatif des paramètres physico-chimiques et biologiques mesurés en surface, en 1993 et 1994 au cours de la période estivale

Point	Année	Salinité PSS	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub> μmoles L <sup>-1</sup>	P-PO <sub>4</sub>	Si-SiO <sub>2</sub>	Chla μg L <sup>-1</sup>	Production μg C L <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Productivité μg C μg Chla <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Chla >10μm %	Production > 10 μm %	μ j <sup>-1</sup>	Espèces dominantes
proximal	1994	24,44	105,8		3,57	20,2	18,42	54,74	3,0	67	60	0,07	<i>Skeletonema costatum</i>
médián	1993	30,51	18,35	2,0	2,71	2,65	14,2	35,16	2,5	35	50	0,15	<i>Asterionella glacialis</i>
		30,45	17,95	0,8	2,52	3,75	12,1	13,72	1,1	48	62	0,25	<i>Asterionella glacialis</i>
	1994	29,43	19,8		1,21	4,0	11,0	44,0	4,0	80	88	1,31	
distal	1994	32,53	8,5		0,26	0,8	8,64	21,5	2,5	75	84	0,34	<i>Chaetoceros socialis</i>
intermédiaire	1993	33,8	0,4	2,25	0,36	2,0	0,61	1,9	3,1	86	59	0,1	<i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Skeletonema costatum</i>
marin	1994	34,34	1,3		0,3	0,6	5,6	27,6	4,9	67	60	0,33	<i>R. stotherfothii</i>

Tableau I, X: Récapitulatif des paramètres physico-chimiques et biologiques mesurés en surface, en 1993 et 1994 au cours de la période automnale.

Point	Année	Salinité PSS	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub> μmoles L <sup>-1</sup>	P-PO <sub>4</sub>	Si-SiO <sub>2</sub>	Chla μg L <sup>-1</sup>	Production μg C L <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Productivité μg C μg Chla <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Chla >10μm %	Production > 10 μm %	μ j <sup>-1</sup>	Espèces dominantes
proximal	1994	27,80	76,7	7,0	4,64	26,4	2,6	5,1	2,0	80	36	0	<i>B.aurita</i> , <i>S.costatum</i> , <i>P.sulcata</i>
médian	1994	29,81	52,4	5,75	3,44	19,9	1,9	5,0	2,6	77	34	0	<i>R.delicatula</i> , <i>P.triquetrum</i>
distal	1994	32,47	17,2	3,8	1,52	9,1	2,5	7,0	2,8	66	18	0	<i>R.delicatula</i>
intermédiaire	1993	32,87	15,15	4,45	2,11	10,5	0,78	3,5	4,5	55	26	0,1	<i>L.minimus</i> , <i>R.delicatula</i> ,
		33,92	11,2	2,8	1,15	7,9	0,33	1,08	3,3	63	16	0	<i>L.minimus</i> , <i>R.stolterfothii</i>
marin	1993	34,21	2,3	1,6	0,63	4,8	0,56	2,76	15,33	79	45	0	<i>R.delicatula</i> , <i>E.zodiacus</i>
	1994	34,42	5,85	0,65	0,37	5,1	1,3	2,5	1,9	60	14	0	<i>R.delicatula</i> , <i>S.membranacea</i>

étaient de  $27 \mu\text{moles L}^{-1}$  au point proximal chutant , respectivement, à 6 et  $9 \mu\text{moles L}^{-1}$  au point distal alors qu'en été, elles diminuent de 20 à  $1 \mu\text{moles L}^{-1}$ .

#### *Variations spatio-temporelles de la biomasse phytoplanctonique*

La structure hydrodynamique des masses d'eau conditionne la distribution de la biomasse chlorophyllienne selon l'image classique d'une répartition homogène dans les eaux brassées ( $\geq 33$  PSS) et la formation de maximums de chlorophylle dans les eaux stratifiées du panache. Toutefois, d'une campagne à l'autre, d'un point à un autre, la localisation de ces maximums n'est pas identique. En 1993, d'après les profils de fluorescence, les plus fortes biomasses chlorophylliennes se situent au-dessus de la surface de discontinuité alors qu'en 1994, les maximums se rencontrent sur la pycnocline et même parfois, en dessous de la limite euphotique (point proximal). Au cours de la phase préliminaire de 1993, la colonne d'eau n'a pas été étudiée, seules les données de surface sont disponibles. En 1994, en période de floraison printanière, le maximum de chlorophylle ( $15 \mu\text{g L}^{-1}$ ) se situe le long de l'isohaline de 31 PSS et, de ce fait, se situe en dessous de la zone éclairée au point proximal du panache. Il est à noter que la biomasse chlorophyllienne demeure élevée tant que la salinité reste inférieure à 32 PSS. Au point proximal, en été, toute la colonne d'eau est caractérisée par de fortes valeurs de chlorophylle ( $20$  à  $25 \mu\text{g L}^{-1}$ ). Un autre maximum de biomasse ( $16 \mu\text{g L}^{-1}$ ) se situe de part et d'autre de la pycnocline, au point distal. Enfin, en septembre, un maximum de biomasse est observé au dessus de la discontinuité, au point proximal du panache, et un autre s'étend entre les isohalines de 31,5 et 32,5 PSS. Il est donc clair qu'une même structure n'engendre pas d'une année et d'une saison à l'autre, la même distribution du phytoplancton.

Au cours des six campagnes effectuées dans la zone du panache de la Seine, les diatomées sont toujours dominantes dans le microphytoplancton. A l'exception, parfois, du point proximal, la composition spécifique des populations, à un point donné, est identique de la surface au fond; seules les densités numériques peuvent varier. Les maximums de chlorophylle observés en surface au point proximal, en mai, et au point médian, en juillet 1993, sont formés par des petites cellules de *Chaetoceros socialis* et de *Asterionella glacialis*. En 1994, *Rhizosolenia delicatula* est abondante dans tout le secteur étudié, y compris les eaux marines. Dans le panache, sa densité numérique tend à augmenter avec la profondeur de prélèvement, jusqu'à doubler au point proximal, formant ainsi le maximum de chlorophylle situé en dessous de la limite euphotique. Le petit pic observé sur l'isohaline de 31 PSS est lié à un plus grand nombre de cellules de diatomées comme *Thalassiosira*, *Thalassionema nitzschoides*, entre autres. La période estivale de 1994 est caractérisée par la juxtaposition de petites diatomées en chaîne, comme *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros*, et de grosses diatomées comme

*Biddulphia aurita* au point proximal et *Rhizosolenia stolterfothii* sur le reste de la zone y compris le secteur marin, ces deux espèces étant plus abondantes sur la pycnocline et/ou à la limite euphotique. La diminution progressive des petites diatomées avec l'augmentation de la salinité en surface et en profondeur et la constance du nombre de *R. stolterfothii* sur la pycnocline induisent un maximum de chlorophylle au point distal du panache. *Chaetoceros socialis* disparaît dans les eaux marines où *Rhizosolenia stolterfothii* qui existait, aux mêmes densités ( $1 \cdot 10^5$  cellules  $L^{-1}$ ) dans le panache, devient alors largement dominante

Comme au printemps, on retrouve, en septembre 1994, un maximum de chlorophylle bien localisé dans l'ensemble du panache sur l'halocline de 31,5 PSS. Il est formé, à cette époque encore, bien qu'en très faible nombre, par des diatomées largement dominées par *Rhizosolenia delicatula*. Le maximum plus important, observé en surface au point proximal, est dû à l'abondance de *Biddulphia aurita*, grosse diatomée qui se développe, ici, dans les eaux de salinité  $< 29$  PSS.

Malgré la forte stratification qui favorise généralement le développement des dinoflagellés, ceux-ci, bien que présents, sont peu représentés dans les masses d'eau étudiées. Même le nombre de *Dinophysis*, connu pour ses fortes concentrations dans la région d'Antifer, n'a pas excédé 1000 cellules  $L^{-1}$  dans les différents échantillons. Cela tient vraisemblablement à la période de l'étude estivale trop précoce pour l'observation de blooms à dinoflagellés.

La fraction de biomasse chlorophyllienne correspondant à des cellules de taille inférieure à  $10 \mu m$  n'est pas négligeable. Si, au printemps, elle ne représente pas plus de 20% de la biomasse totale, en été et en automne, cette fraction peut atteindre 30%, dans les eaux du panache, et même 40%, dans les eaux marines en septembre, de la biomasse totale. Elle est formée par les cellules de phytoflagellés (en automne) accompagnées, en été, par les cellules de *Chaetoceros socialis* dont certaines chaînes ont pu franchir les pores du filtre dans le sens de la longueur. Au printemps, malgré leur faible participation à la biomasse totale, en raison de la taille et de l'abondance des diatomées, les phytoflagellés ont de fortes densités numériques, voisines de  $2 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$  dans les eaux marines et de  $3 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$  dans le panache. Ils sont répartis de façon assez homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau, ne participant au maximum de biomasse qu'au point proximal du panache en atteignant  $5 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$ . Cette indépendance vis-à-vis du maximum de biomasse est confirmée au cours des deux autres campagnes où les plus fortes densités de phytoflagellés se situent en surface avec  $2 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$  dans le panache, en été, et hors panache, en septembre. Sur le reste de la colonne d'eau, leur nombre est voisin de  $1 \cdot 10^6$  cellules  $L^{-1}$ .

### Formation des maximums de chlorophylle

La formation des maximums de chlorophylle dans la plupart des régimes océaniques stratifiés est liée à l'épuisement des sels nutritifs dans les couches de surface après le développement printanier des diatomées. Les cellules phytoplanctoniques se développent alors sur la nutricline qui correspond généralement à la pycnocline et à la limite euphotique. Ce schéma ne peut s'appliquer à aucune des situations décrites précédemment. En effet, la forte stratification qui caractérise les eaux du panache et les fortes concentrations en sels nutritifs qui l'accompagnent, au moins au printemps, devraient favoriser le développement du phytoplancton en surface où l'énergie lumineuse est la plus élevée, induisant ainsi un maximum de biomasse en surface et non dans les couches sous-jacentes. Pourquoi n'en est-il pas toujours ainsi dans le panache? La cause la plus probable de la formation, dans le panache de maximums de chlorophylle sur la pycnocline, et parfois en dessous, réside, vraisemblablement, dans la différence de vitesse de sédimentation des cellules. Les cellules phytoplanctoniques, en effet, ne sont pas de simples particules qui obéissent aux lois de la pesanteur mais elles possèdent leur dynamisme propre lié à leur mobilité quand elles possèdent des flagelles (dinoflagellés, phytoflagellés) ou si elles ne sont pas mobiles (diatomées) à leur forme, leur taille, leur ornementation et leur état physiologique. Bien que la relation entre ces différents paramètres et la vitesse de sédimentation  $v$  soit complexe (Sournia, 1982), on admet, en général, que  $v$  augmente avec la taille de la cellule, encore que les grandes cellules sédimentent moins vite proportionnellement à leur taille (Smayda, 1970).

De l'ensemble des résultats, deux situations peuvent être dégagées. Les populations phytoplanctoniques, dans le panache, sont dominées soit par des petites cellules (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros*, *Asterionella glacialis*) soit par de plus grosses cellules comme celles de *Rhizosolenia (delicatula, stolterfothii)*.

Quand les petites espèces de diatomées sont dominantes, elles forment des maximums de biomasse en surface en raison de leur fort pouvoir de flottabilité. C'est le cas, en 1993, avec *Chaetoceros* ou *Asterionella glacialis*.

En 1994, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis* sont accompagnés de *Rhizosolenia stolterfothii* et de *Biddulphia aurita* (au point proximal) et sont responsables des fortes biomasses chlorophylliennes observées dans le panache. Les espèces de grande taille tendent à sédimenter plus rapidement que les petites cellules et forment des maximums de chlorophylle à la surface de discontinuité. S'ajoutent, vraisemblablement, à ce phénomène, des tolérances à la salinité différentes selon les espèces impliquées mais, également, une réponse aux conditions nutritives. Ainsi, en 1994, au point médian du panache, les cellules bénéficient d'un environnement favorable (maintien des cellules dans la couche éclairée, abondance de sels nutritifs) et les petites espèces se développent activement (forte productivité, taux de croissance élevé) ce qui

retarde le processus de leur sédimentation.. Celui-ci est visible au point distal où le taux de croissance diminue. Les cellules tendent, alors à sédimer plus rapidement en formant un maximum de biomasse au niveau et en dessous de la pycnocline. Etant donné la différence de taille entre les deux espèces dominantes, la vitesse de sédimentation est beaucoup plus élevée pour *R. stoltherfothii* que celle de *C. socialis*. Leur nombre augmente ainsi, respectivement, de 130 et 60% entre la surface et le maximum de biomasse.

La floraison printanière de *Rhizosolenia delicatula* dans le panache permet de confirmer le processus de formation des maximums de chlorophylle en subsurface, avec un cas où seules de grosses diatomées sont impliquées. Comme l'indiquent les taux de croissance et les fortes densités numériques de *R. delicatula*, les populations sont en fin de croissance. L'augmentation de leur nombre et la plus forte proportion de *R. delicatula* dans le microphytoplancton de la zone non éclairée montrent bien que ces cellules tendent à sédimer au-delà même de la discontinuité et à s'accumuler en profondeur dans les eaux du panache. Cette accumulation diminue depuis le point proximal où on dénombre deux fois plus de cellules dans le maximum de chlorophylle qu'en surface (90% d'augmentation) jusqu'au point distal (30% d'augmentation). L'accumulation en maximum de biomasse ne concerne pas uniquement *R. delicatula* mais aussi les autres espèces de *Rhizosolenia* (*R. fragilissima*, *R. schrubsolei*) ainsi que les *Thalassiosira*, *Biddulphia*, *Cerataulina* entre autres. Par contre, d'autres espèces restent distribuées de façon homogène sur la colonne d'eau comme *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus* ou *Thalassionema nitschoides*. Cette différence de distribution exclut un processus physique mais pourrait refléter une tolérance différente à l'égard des faibles salinités de surface, les dernières espèces citées présentant une plus forte tolérance au changement de salinité. La formation de maximum sur l'isohaline de 31 PSS pourrait correspondre à la salinité la plus faible où des espèces marines comme *R. delicatula* peuvent se développer. Il est à noter, cependant, que cette isohaline correspond, également, au plus fort gradient de densité.

#### *Productivité et croissance du phytoplancton*

Le point proximal paraît avoir un fonctionnement différent des autres points du panache. Les fortes dessalures des eaux de surface (<1m) inhibent la croissance du phytoplancton ( $\mu \leq 0,07 \text{ j}^{-1}$ ). Celle-ci s'opère dans la couche immédiatement sous-jacente (2m) où, malgré l'extinction de la lumière (10% de l'éclairement de surface), les cellules phytoplanctoniques sont maintenues, grâce à la forte stratification, dans des conditions permanentes de lumière et de nutrition. La forte biomasse qui se forme à ce niveau ne semble pas exportée totalement dans le panache comme le suggère la forte accumulation de cellules sur le fond. Malgré les fortes biomasses chlorophylliennes, la

faible épaisseur de la couche euphotique, la faible profondeur de la masse d'eau et la perte élevée de biomasse hors de la zone éclairée font de ce point, le point le moins productif du panache.

Au cours des trois campagnes de 1994, la plus forte production journalière a toujours été obtenue au point distal du panache. Cette forte production ( $3 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  au printemps) est liée à l'augmentation de la pénétration de la lumière ce qui accroît la quantité de biomasse chlorophyllienne photosynthétiquement active. Cependant, la productivité de la colonne d'eau ( $\text{mg C mg Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ) est toujours plus élevée au point médian du panache; c'est, également, à ce point que les taux de croissance sont les plus élevés ce qui laisse supposer que les cellules phytoplanctoniques y trouvent les conditions optimales de leur développement. Associée à une salinité plus élevée qu'au point proximal, la stabilité verticale des masses d'eau est plus faible mais suffisante pour permettre le maintien des cellules, dans la couche homogène de surface, au même niveau d'éclairement, déterminant ainsi une bonne photoadaptation des cellules et, en conséquence, l'augmentation de la photosynthèse. Comme les sources nutritives sont encore abondantes, la croissance phytoplanctonique est élevée (Juin 1994) et le demeure tant qu'un élément nutritif ne devient pas limitant. Les cellules tendent alors à sédimenter formant des maximums de chlorophylle en subsurface (Avril 1994).



## CHAPITRE II: Facteurs nutritifs limitant la production primaire

L'étude in situ du panache de la Seine a montré que les apports du fleuve en azote nitrique sont tels que les eaux du panache ne sont jamais, quelle que soit la saison, déficientes en cet élément nutritif. La plus faible valeur observée, en été, au point distal ( $9 \mu\text{moles L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$ , S= 32 PSS) est à peine inférieure au stock hivernal des eaux marines de la Manche ( $14 \mu\text{moles L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$ ) (Kerouel et al., 1994). Hormis cette période estivale, les concentrations d'azote dans les eaux de surface du panache ne sont jamais inférieures à  $17 \mu\text{moles L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$ .

Dans les eaux homogènes du secteur proche du panache ("eaux intermédiaires", S# 33 PSS), l'influence de la Seine est encore bien marquée puisque les concentrations d'azote varient entre 11 et  $17 \mu\text{moles L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$  au printemps et à l'automne mais chutent, cependant, en été, de façon importante jusqu'à des valeurs  $< 1 \mu\text{mole L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$ , valeurs observées, également, dans les eaux marines (S= 34,5 PSS). Dans ces dernières, la concentration d'azote varie de 2 à  $14 \mu\text{moles L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$  aux deux autres saisons. Les autres éléments nutritifs, phosphore et silicium, apportés également en grande quantité par la Seine, suivent une évolution comparable (pour plus de détails, voir l'étude in situ).

Dans ces conditions, avec des apports permanents, la croissance phytoplanctonique devrait être constante et aboutir à la formation d'une importante biomasse chlorophyllienne. Or, les plus fortes valeurs observées, en 1993 et 1994, ne dépassent pas  $25 \mu\text{g L}^{-1}$  de chlorophylle pour des concentrations d'azote voisines de  $100 \mu\text{moles L}^{-1} \text{N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)$ . Par ailleurs, les fortes sédimentations observées au cours de l'étude in situ laissent supposer que les cellules phytoplanctoniques se trouvent dans un état physiologique déficient provoqué soit par une limitation nutritive soit par des conditions physiques (faible pénétration de la lumière, temps de séjour trop court dans les eaux enrichies)

Dans cette étude, seule la recherche de la limitation par les éléments nutritifs a été abordée. Malgré les apports importants des trois éléments nutritifs majeurs par la Seine, au moins l'un des trois pourrait être limitant. Lequel?. L'élément limitant est-il toujours le même au cours des saisons? aux différents points du panache? en milieu marin? Seuls, les concentrations des sels nutritifs dans le milieu et les rapports entre elles (N/P, N/Si)

ne suffisent pas pour répondre à ces questions. La croissance du phytoplancton ne dépend pas de la concentration du milieu en tel ou tel élément mais de la concentration interne des cellules (Caperon, 1968, Droop, 1968), c'est-à-dire, en quelque sorte, de leur stockage préalable. Pour déterminer l'élément nutritif qui limite la production primaire dans le panache de la Seine, des populations phytoplanctoniques naturelles ont été soumises à des conditions nutritives différentes selon la technique des bioessais. La mise en culture de phytoplancton a permis, également de déterminer, d'une part, la vitesse maximale d'assimilation des différents sels nutritifs et, d'autre part, l'évolution du coefficient d'extinction de la lumière en fonction de la biomasse chlorophyllenne. Ces deux paramètres, obtenus sur des populations naturelles de la Manche, seront utilisés dans la modélisation des bioessais. Les résultats seront appliqués à la modélisation du phénomène d'eutrophisation du panache de la Seine (A. Ménesguen).

## II, 1 - Méthodes

### II, 1, 1 - Echantillonnage

Les bioessais ont été réalisés sur des eaux de différentes salinités selon une stratégie d'échantillonnage différente lors des deux années successives. Au cours des campagnes préliminaires de 1993 (Campagnes BIOSEINE), deux points géographiques avaient été retenus: un point proximal du panache, situé au débouché de l'estuaire de la Seine (Point 16; 49° 27' 00" N; 0°) et un point situé hors panache, en milieu marin (Point 12: 49° 32' 30" N; 0° 15' W) (Fig.II,1). Le numéro de ces points correspond au réseau de stations étudiées au cours des campagnes PHYTOSEINE de 1992 (Kerouel et al., 1994). L'instabilité de l'extension du panache, liée aux courants de marée et aux vents dominants, a conduit à une modification de la stratégie de prélèvements. En 1994 (Campagnes NUTRISEINE), les prélèvements ont été effectués dans des zones caractérisées par leur salinité soit au point proximal du panache (S # 27‰; zone D) soit au point distal (S # 32‰; zone B) (Fig.II, 1).

Trois séries de prélèvements ont été effectués au cours de ces deux années à des périodes correspondant à des régimes hydrauliques et des phases de développement phytoplanctonique différents: BIOSEINE 1 (6-7 mai 1993) et NUTRISEINE 1 (25-29 avril 1994) à la fin de période de crue de la Seine et en période de floraison printanière; BIOSEINE 2 (15-16 juillet 1993) et NUTRISEINE 2 (22-26 juin 1994) en période d'étiage et de floraison estivale; BIOSEINE 3 (15-16 septembre 1993) et NUTRISEINE 3 (22-26 septembre 1994), en période d'étiage et de floraison automnale.

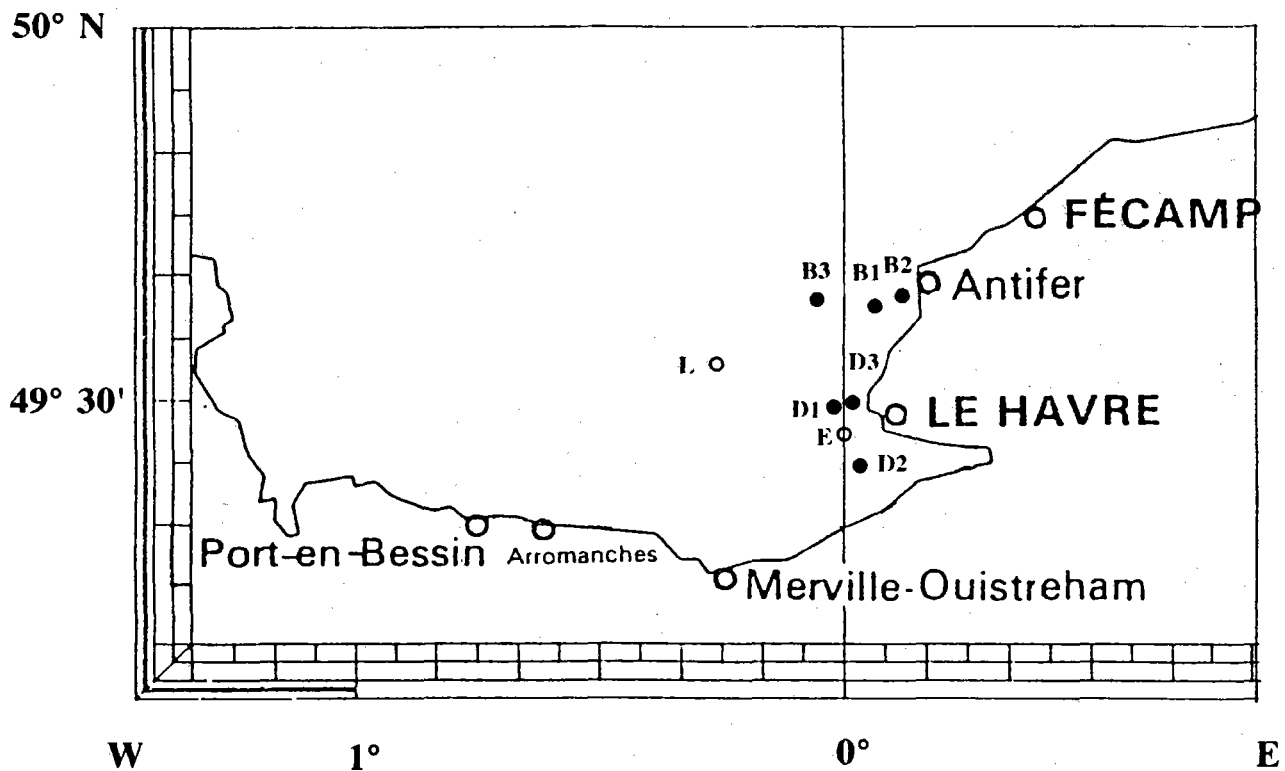


Figure II, 1 - Position des stations de prélèvements pour la réalisation des bioessais effectués au point distal (Points B; S # 32 PSS) et au point proximal du panache (Points D; S # 28 PSS), au cours des campagnes Nutriseine. La numérotation des stations correspond aux campagnes Nutriseine 1, Nutriseine 2 et Nutriseine 3. Les eaux marines (Point L;  $S \geq 34$  PSS) et les eaux intermédiaires (Point E;  $33 \text{ PSS} < S < 34 \text{ PSS}$ ) ont été étudiées au cours des campagnes Bioseine.

## II, 1, 2 - Protocole expérimental

Le protocole est identique à celui utilisé dans l'étude des facteurs limitant la croissance du phytoplancton en baie de Quiberon (Videau, 1993).

80 litres d'eau de mer ont été prélevés en surface, à l'aide d'une bouteille Niskin de 30 L., filtrés sur une soie de 200  $\mu\text{m}$ , transvasés et conservés dans des bidons opaques de 40 L. jusqu'au retour au laboratoire (entre 10 et 12h après les prélèvements, temps nécessaire au retour au port, au déchargement du matériel et au transit Le Havre-Brest), puis répartis, à raison de 10 L. dans des bonbonnes en polycarbonate transparent de 12,5 L. Ces bonbonnes sont fermées par des bouchons en polypropylène munis de deux orifices permettant, l'un, une arrivée d'air comprimé nécessaire au bullage (maintien en suspension des cellules phytoplanctoniques) et l'autre, au prélèvement des échantillons.

Chaque série de 8 sous-échantillons est mise en culture dans différentes conditions nutritives, le jour même du prélèvement ( $J_0$ ). Le milieu complet (Tab. II,I) est constitué de macroéléments (N, P, Si) et d'oligoéléments (traces métalliques et vitamines) nécessaires à la croissance des algues phytoplanctoniques, l'EDTA (acide éthylène diamine tétracétique) étant un agent complexant permettant l'assimilation par les cellules des sels ferriques. Les éléments nutritifs sont utilisés en faible concentration (Maestrini *et al.*, 1984), pour éviter que les populations phytoplanctoniques naturelles subissent un choc physiologique. Compte-tenu des concentrations naturelles des sels nutritifs, très différentes entre les deux points étudiés, deux types d'enrichissement ont été utilisés concernant, selon Maestrini *et al.* (1984), soit des eaux mésotrophes (eaux du large) soit des eaux eutrophes (débouché de l'estuaire). Les numéros des milieux utilisés dans cette étude réfèrent au Tableau II, II.

### II, 1, 3- Prélèvements et analyses

Les prélèvements ont été effectués quotidiennement pendant 7 à 14 jours pour le dosage des sels nutritifs (nitrates, azote ammoniacal, phosphates, silicates) et des pigments chlorophylliens, tous les deux jours pour la production primaire. Compte-tenu du nombre d'échantillons, la détermination de la composition phytoplanctonique a été effectuée aux jours 1, 4 (ou 5) et 7, ces deux derniers jours correspondant, en général, selon les milieux, à la fin de la phase exponentielle de croissance.

#### II, 1, 3, 1 - Mesure de la salinité

Les mesures de salinité ont été effectuées à l'aide d'un salinomètre à électrodes Guidline Autosal modèle 8400 (DEL/CMCN, IFREMER).

## II, 1, 3, 2 - Dosage des sels nutritifs

Les nitrates, nitrites, phosphates et silicates et l'azote ammoniacal sont dosés en analyse automatique sur un Autoanalyzer II Technicon (DEL/CMCN, IFREMER), selon la procédure de Tréguer et Le Corre (1975). En 1994, les dosages ont été limités aux milieux complets (milieu 2) ou déficients en éléments nutritifs majeurs (milieux 1, 3, 4 et 5).

**Tableau II, I - Concentrations au temps  $t_0$  des éléments ajoutés aux différents milieux utilisés dans les bioessais.**

<u>Macroéléments</u>	<u>Milieu mésotrophe</u> (eaux marines et point distal)	<u>Milieu eutrophe</u> (point proximal)
Na NO <sub>3</sub>	25 $\mu$ M - N	50 $\mu$ M - N
Na H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> , 2 H <sub>2</sub> O	1,7 $\mu$ M - P	3,4 $\mu$ M - P
Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> , 9 H <sub>2</sub> O	30 $\mu$ M - Si	60 $\mu$ M - Si
<u>Métaux traces</u>		
Cu SO <sub>4</sub> , 5 H <sub>2</sub> O	0,005 $\mu$ M - Cu	0,01 $\mu$ M - Cu
Zn SO <sub>4</sub> , 7 H <sub>2</sub> O	0,10 $\mu$ M - Zn	0,20 $\mu$ M - Zn
Co Cl <sub>2</sub> , 6 H <sub>2</sub> O	0,0025 $\mu$ M - Co	0,005 $\mu$ M - Co
Mn Cl <sub>2</sub> , 4 H <sub>2</sub> O	0,05 $\mu$ M - Mn	0,1 $\mu$ M - Mn
Na <sub>2</sub> Mo O <sub>4</sub> , 2 H <sub>2</sub> O	0,05 $\mu$ M - Mo	0,1 $\mu$ M - Mo
Fe Cl <sub>3</sub> , 6 H <sub>2</sub> O	0,10 $\mu$ M - Fe	0,20 $\mu$ M - Fe
<u>Chélateur</u>		
Na <sub>2</sub> EDTA	0,6 $\mu$ M - EDTA	1,2 $\mu$ M - EDTA
<u>Vitamines</u>		
Biotine	2. 10 <sup>-4</sup> $\mu$ M - biotine	4 10 <sup>-4</sup> $\mu$ M - biotine
Cyanacobolamine (Vit B <sub>12</sub> )	6,7 10 <sup>-5</sup> $\mu$ M - cyanacobolamine	13,4 10 <sup>-5</sup> $\mu$ M - cyanacobolamine
Thiamine (Vit B <sub>1</sub> )	0,074 $\mu$ M - thiamine	0,148 $\mu$ M - thiamine

## II, 1, 3, 3 - Dosage des pigments chlorophylliens (chlorophylle a et phéopigments)

La biomasse chlorophyllienne a été dosée sur des échantillons de 250 à 100 mL filtré sur filtre Whatman GF/F (47 mm Ø). Les filtres sont conservés à -20°C jusqu'au moment du dosage. Les pigments sont extraits dans 5 ml d'acétone à 90% et dosés selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963) sur un fluorimètre Turner modèle III avant et après acidification (HCl, 1N). Les concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine *a* sont calculées selon les équations de Lorenzen (1966).

**Tableau II, II Milieux utilisés pour les bioessais. Le milieu complet comporte tous les éléments du Tab. I**

Milieu	Type d'enrichissement
1	sans enrichissement
2	milieu complet
3	milieu complet sans nitrate
4	milieu complet sans phosphate
5	milieu complet sans silice
6	milieu complet sans traces métalliques
7	milieu complet sans EDTA
8	milieu complet sans vitamines

## II, 1, 3, 4 - Composition floristique

Les cellules phytoplanctoniques contenues dans environ 100 mL d'eau de mer sont fixées par une solution de lugol acétique et conservées à l'abri de la lumière. Les cellules sont concentrées par sédimentation dans des cuves de 10 mL et dénombrées par microscopie inversée (Utermöhl, 1931).

## II, 1, 3, 5 - Production primaire

La production carbonée qui traduit l'accroissement de la biomasse et l'activité physiologique du phytoplancton a été estimée d'après la fixation de  $^{14}\text{C}$  (méthode de Steemann Nielsen, 1952). Le carbone est fourni sous forme de  $\text{Na H CO}_3$  (Amersham) à raison de 0,18 MBq pour environ 120 mL d'eau de mer. Les échantillons sont mis à incuber directement dans la pièce de culture, dans les mêmes conditions de température et

d'éclairement que les cultures elles-mêmes. Toutes les incubations ont été effectuées entre 11 et 15h . Après l'incubation, les échantillons sont filtrés sur une membrane Millipore AA (porosité 0,8  $\mu\text{m}$ ) et placés dans des fioles à scintillation contenant 10 mL de liquide scintillant BCS (Packard). Les fioles sont ensuite placées sur un compteur à scintillation TRICARB 1600 TR (Packard). La fixation de carbone est calculée selon le rapport suivant:

$$\mu\text{g C fixé L}^{-1} \text{ h}^{-1} = \text{dpm échantillon} \times \text{dpm ajoutés}^{-1} \times 24,54 \times 1000 \times t^{-1}$$

où 24,54 est la quantité de carbone en mg contenu dans 1 litre d'eau de mer et t en heures, le temps d'incubation.

**Tableau II, III - Conditions de température et de photopériode au cours des différents bioessais.**

Date	Température	Photopériode (heures) lumière / Obscurité
7 - 16 mai 1993	10 $\pm$ 1°C	14 / 10
29 avril - 13 mai 1994	10 $\pm$ 1°C	14 / 10
16 - 23 juillet 1993	17 $\pm$ 1°C	16 / 8
26 juin - 4 juillet 1994	16 $\pm$ 1°C	16 / 8
16 - 24 septembre 1993	17 $\pm$ 1°C	12 / 12
26 septembre - 7 octobre 1994	17 $\pm$ 1°C	12 / 12

## II, 1, 4 - Caractéristiques physiologiques

### II, 1, 4, 1 -Détermination du taux de croissance

Les courbes de croissance ont été établies à partir des concentrations de chlorophylle *a* mesurées quotidiennement. Le taux spécifique de croissance  $\mu$  a été calculé au cours de la phase exponentielle de croissance selon l'équation:

$$\mu = \ln (\text{Chla}_t / \text{Chla}_{t_0}) (t - t_0)^{-1}$$

où  $\text{Chla}_t$  et  $\text{Chla}_{t_0}$  désignent respectivement les concentrations de chlorophylle *a* aux temps t et  $t_0$

## II, 1, 4, 2 - Détermination des taux d'assimilation des sels nutritifs

Les taux maximaux d'assimilation de l'azote nitrique ( $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ) ( $V_N$ ), du phosphore ( $V_P$ ) et du silicium ( $V_{Si}$ ) ont été déterminées à partir des courbes de concentrations de ces éléments dans le milieu. Ils ont été établis au cours de la phase exponentielle de la croissance en éliminant les données correspondant d'une part à la phase de latence initiale et, d'autre part, la phase de ralentissement. Par ailleurs, les calculs n'ont pas pris en compte les concentrations de sels nutritifs devenant limitantes. Pour cela, les concentrations inférieures à deux fois le  $K_S$  théorique de l'élément considéré, à savoir, 5, 1 et 5  $\mu\text{moles L}^{-1}$  pour l'azote nitrique, le phosphore et le silicium, respectivement, ont été éliminées. Pour obtenir des données en nombre significatif, les calculs ont été effectués simultanément, pour chaque campagne et chaque site de prélèvement, sur 3 bioessais comprenant le milieu complet et les deux milieux enrichis avec l'élément considéré. De cette façon, on obtient une valeur unique de  $V_{\max}$  pour une population donnée. On peut approximer le phénomène de disparition du sel nutritif S, pendant la phase de non limitation de la croissance par l'équation différentielle suivante:

$$dS/dt = -V_{\max} [\text{Chl}_0 + (\text{Chl} / S) \times (S_0 - S)]$$

où  $\text{Chl}_0$  est la concentration initiale de chlorophylle dans la culture,  $S_0$ , la concentration initiale de l'élément nutritif considéré. Le rapport  $\text{Chl} / S$  est déterminé en établissant la relation qui existe entre la concentration en chlorophylle à un jour donné et la quantité de sel nutritif déjà consommée, soit  $S_0 - S$ , à ce jour. La pente de la droite de régression correspond au rapport  $\text{Chl} / S$ . Ce rapport a été calculé dans les mêmes limites que celles décrites pour le calcul de  $V_{\max}$  et les résultats des différents bioessais regroupés, comme précédemment, de façon à obtenir un rapport unique pour une série de cultures sans limitation.

L'équation précédente est une équation de 1er ordre qui peut se mettre sous la forme intégrée suivante:

$$V_{\max} \times t = [1 / (\text{Chl} / S)] \times \text{Ln} [ 1 + (\text{Chl} / S) \times (S_0 - S) / \text{Chl}_0 ]$$

En portant, en ordonnée, le second membre de l'équation et, en abscisse, le temps, on obtient, par régression linéaire, la valeur de  $V_{\max}$ . Elle sera exprimée, pour un sel nutritif donné, en  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ .



## II, 1, 5 - Coefficient d'extinction de la lumière

Le coefficient d'extinction de la lumière a été déterminé dans les ballons de culture pendant la phase de croissance avant l'intervention d'une quelconque sédimentation. Après arrêt du bullage, la hauteur de la colonne d'eau L (m) est mesurée; la cellule d'un photomètre Licor 193SA est placée, à l'extérieur, à la base et au centre du flacon de culture; l'énergie lumineuse est mesurée à ce point en présence (I) et en absence ( $I_0$ ) du flacon. Corrections faites des hauteurs de cellule et de support du flacon, le coefficient d'extinction de la lumière est calculé selon l'équation:

$$k \text{ (m}^{-1}\text{)} = \ln (I / I_0) \cdot L^{-1}$$

## II, 2 - Résultats

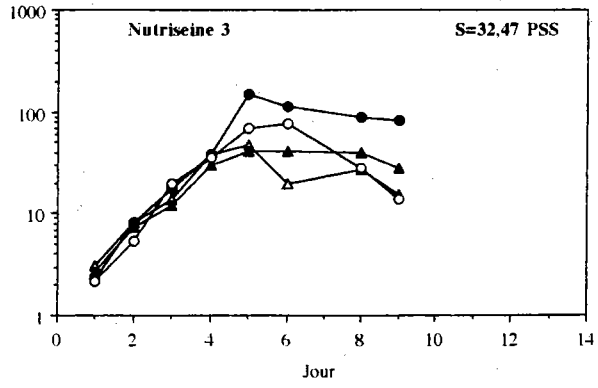
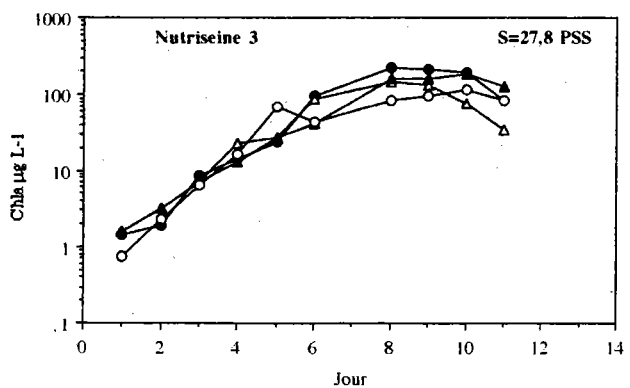
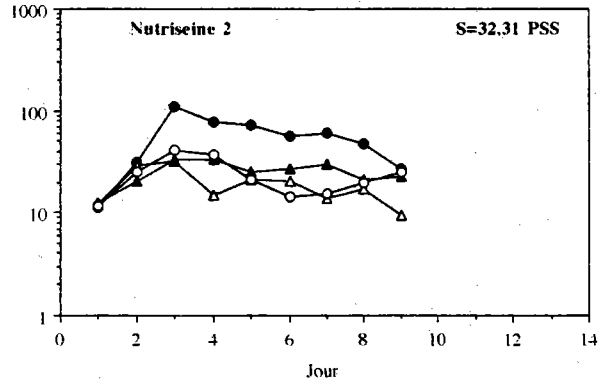
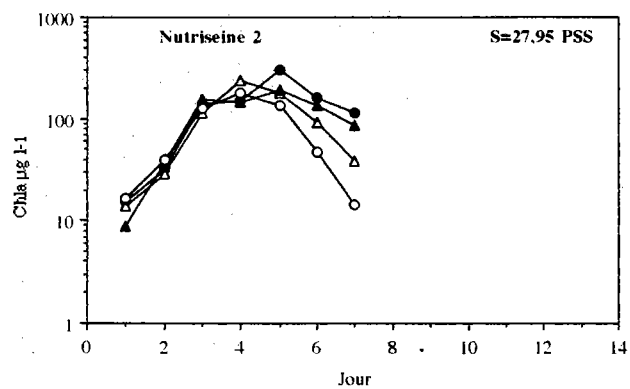
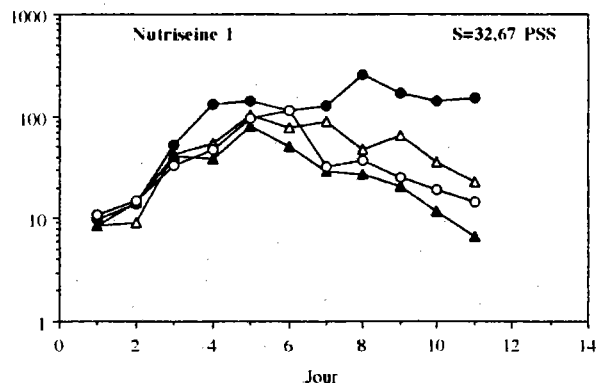
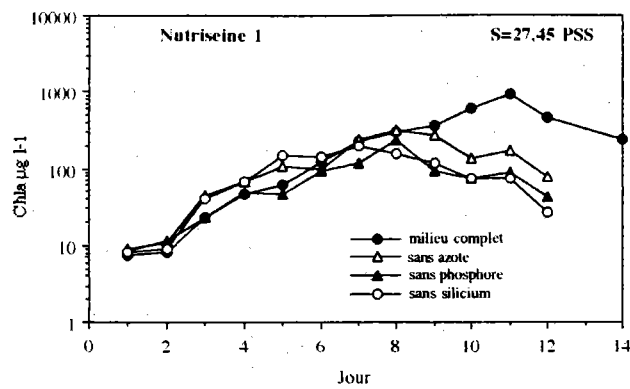
### II, 2, 1 - Caractéristiques physico-chimiques des eaux étudiées

Les salinités et les concentrations de nutrilités des différents types d'eau étudiés au cours des deux années sont reportées Tab. II, IV.

En 1993, du fait de la stratégie d'échantillonnage (points géographiques), les bioessais ont été réalisés essentiellement dans les eaux homogènes proches du panache (S# 33 PSS) malgré la proximité de l'estuaire de la Seine au point 16. Les faibles débits du fleuve, au cours de cette année-là (voir l'étude in situ), ont réduit d'une part l'extension du panache et d'autre part les apports de sels nutritifs. Inversement, la pluviosité de la première partie de l'année 1994 a maintenu un débit et des apports de la Seine importants notamment en azote nitrique. L'ensemble de l'étude a donc comporté trois bioessais réalisés au proche débouché de l'estuaire (point proximal S # 28 PSS), 3 bioessais au point distal du panache (masse d'eau stratifiée, S # 32 PSS), 4 bioessais en eau intermédiaire (masse d'eau homogène,  $32,8 < S < 33,98$  PSS), 2 bioessais en milieu marin ( $S > 34$  PSS). Les résultats sont présentés par saison et selon un gradient croissant de salinité.

### II, 2, 2 - Courbes de croissance et limitations

Seules les courbes de croissance concernant les milieux complets ou dépourvus d'azote, de phosphore ou de silicium sont ici représentées (Fig.II, 2). Toutes les cultures de la période printanière présentent un temps de latence d'un ou deux jours contrairement à celles des autres saisons. La durée de la phase de croissance et les concentrations de chlorophylle *a* maximales atteintes dépendent des concentrations de nutrilités initiales,



**Figure II, 2 - Courbes de croissance du phytoplancton obtenues au cours des différents bioessais, dans des conditions nutritives différentes. Les résultats sont présentés par saison, depuis le point proximal du panache jusqu'aux eaux marines (voir texte).**

Tableau II, IV: Caractéristiques physico-chimiques, au moment du prélèvement, des eaux étudiées au cours des bioessais. Les concentrations des éléments nutritifs sont exprimées en  $\mu\text{moles L}^{-1}$ . Les numéros de bioessais correspondent à la numérotation adoptée ultérieurement (voir texte).

BIOSEINE (1993)	Point 16 (point "proximal")			Point 12 (point "marin")		
n° du bioessai	Mai 3	Juillet 8	Septembre 11	Mai 4	Juillet 7	Septembre 12
Salinité (PSS)	33,98	33,83	32,80	35,08	33,17	34,18
N-(NO <sub>3</sub> +NO <sub>2</sub> )	19,00	0,60	10,70	12,70	0,65	2,90
N-NH <sub>4</sub>	1,60	1,90	5,70	0,30	1,75	1,80
P-PO <sub>4</sub>	0,85	0,93	2,30	0,59	0,41	0,75
Si-SiO <sub>2</sub>	3,25	0,85	11,60	3,65	1,35	5,70
N/P	22,30	0,64	8,60	21,50	1,58	3,90
N/Si	5,84	0,70	1,70	3,48	0,48	0,51
NUTRISEINE (1994)	Point proximal du panache			Point distal du panache		
n° du bioessai	Avril 1	Juin 5	Septembre 9	Avril 2	Juin 6	Septembre 10
Salinité (PSS)	27,45	27,95	27,8	32,67	32,31	32,47
N-(NO <sub>3</sub> +NO <sub>2</sub> )	102,00	90,70	68,9	30,80	9,10	17,6
N-NH <sub>4</sub>	3,60	8,40	5,65	-	-	2,95
P-PO <sub>4</sub>	2,28	3,20	3,69	0,62	0,13	1,34
Si-SiO <sub>2</sub>	20,90	15,50	23,9	4,95	0,55	8,9
N/P	44,74	28,34	18,67	45,68	70,00	13,13
N/Si	4,88	5,85	2,88	6,22	18,20	1,98

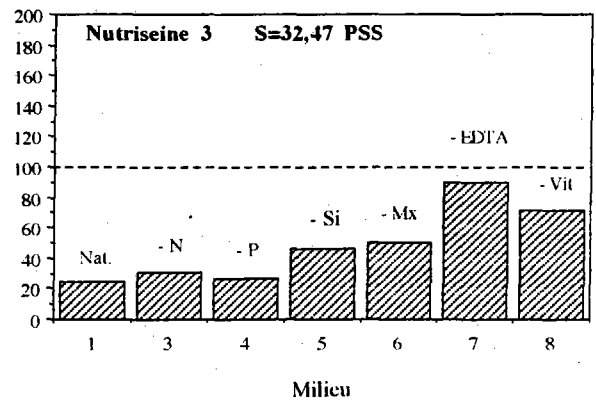
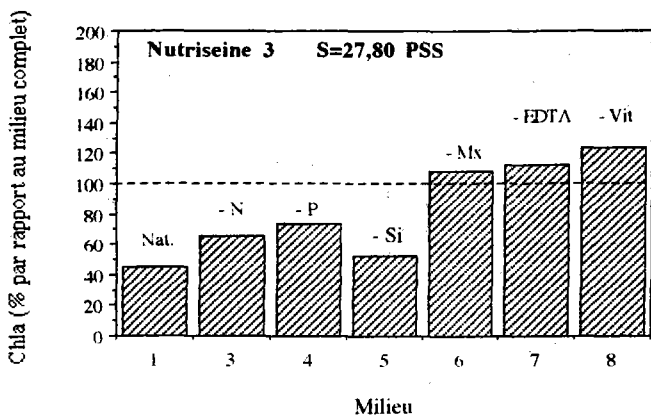
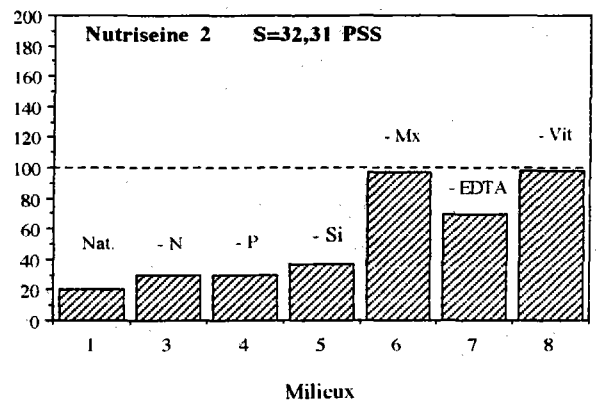
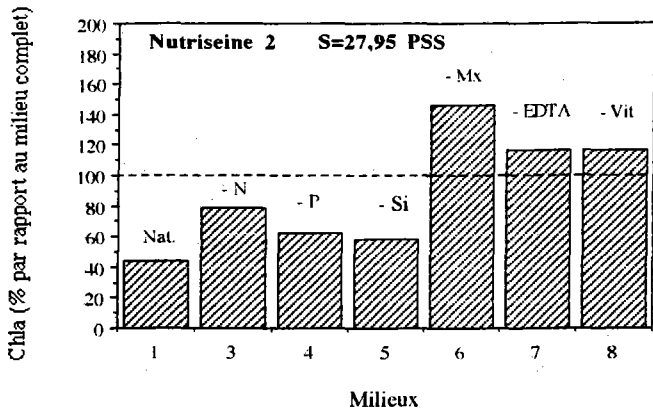
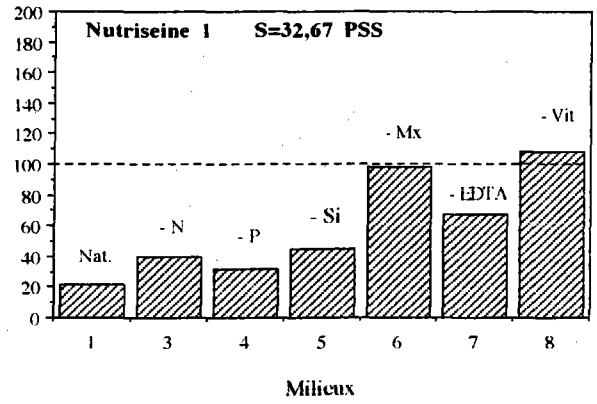
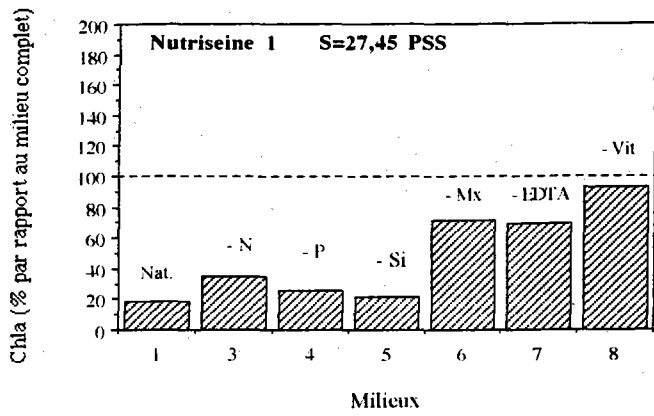
variant, pour les milieux complets, de 3 jours et  $30 \mu\text{g L}^{-1}$  de Chla pour des concentrations initiales de 25, 1,83 et  $27,85 \mu\text{moles}$  de N-NO<sub>3</sub>, P-PO<sub>4</sub> et Si-SiO<sub>2</sub>, respectivement (BIOSEINE 2 et S=33,17 PSS), à 10 jours et  $915 \mu\text{g L}^{-1}$  de Chla pour des concentrations respectives de 373, 17,2 et  $296 \mu\text{moles}$  de N-NO<sub>3</sub>, P-PO<sub>4</sub> et Si-SiO<sub>2</sub> (NUTRISEINE 1 et S=27,45 PSS).

Les différentes courbes de croissance mettent clairement en évidence une diminution de la biomasse chlorophyllienne maximale lorsque le milieu n'est pas enrichi d'un élément nutritif majeur. L'importance des limitations varie selon la saison et

l'origine du milieu testé. Si on établit les rapports entre la biomasse maximale obtenue dans chacun des milieux étudiés et celle obtenue dans le milieu complet, on peut déterminer une hiérarchie entre les différents facteurs nutritifs affectant la croissance du phytoplancton. Pour plus de clarté, les résultats sont ainsi figurés sous forme d'histogrammes où tous les milieux testés sont représentés (Fig.II, 3).

De manière générale et quelle que soit la saison, les différences de limitation entre les éléments nutritifs majeurs sont moins significatives dans les eaux du panache que dans les eaux plus salées. Au point proximal du panache de la Seine (S # 28 PSS), le silicium apparaît être, quelle que soit la période de l'année étudiée, le premier facteur limitant la production primaire, même si en juin, la limitation par le phosphore en est voisine. Au point distal (S # 32 PSS), c'est le phosphore qui est le principal facteur limitant la croissance phytoplanctonique même si, l'azote joue un rôle voisin. Dans les eaux intermédiaires (33 à 34 PSS), le silicium est encore l'élément le plus limitant au printemps, mais au cours des saisons suivantes et au fur et à mesure que la dilution avec les eaux marines augmente, c'est l'azote qui devient très nettement le premier facteur limitant de la production phytoplanctonique. Ces résultats sont corroborés par les histogrammes établis à partir des mesures de production carbonée. Comme pour la biomasse chlorophyllienne, on a calculé le rapport entre la production totale obtenue dans chacun des milieux étudiés et celle obtenue dans le milieu complet (Fig.II, 4). La réponse physiologique des cellules apparaît plus ou moins sensible à une privation de nutriment. Ainsi, par exemple, la production carbonée est particulièrement réduite dans les eaux dessalées en absence de silicium (hormis au printemps) ou bien dans les eaux du point distal en absence de phosphore (sauf à l'automne). Or, ces deux éléments sont respectivement limitants au point considéré. Ce fort ralentissement de l'activité photosynthétique laisse supposer que les cellules ne disposent pas de réserves pour faire face à l'absence de silicium (point proximal) ou de phosphore (point distal). A partir des limitations obtenues sur les deux paramètres (biomasse chlorophyllienne maximale et production carbonée totale), on peut définir l'ordre des facteurs limitant la production primaire en Baie de Seine (Tab. II, V).

L'absence de cocktail métallique ou de chélateur (EDTA) affecte peu la biomasse finale des diverses cultures ce qui laisse supposer que ces éléments sont en quantité largement suffisante dans le milieu naturel. Dans certains cas, même (BIOSEINE 1, S=33,98 PSS; NUTRISEINE 2, S=27,95 PSS), l'absence de ces éléments entraîne une augmentation significative de la biomasse maximale. Ceci pourrait être lié aux fortes concentrations de métaux-traces, de chélateur et de vitamines, utilisées dans le milieu de culture eutrophe qui, ajoutées à celles (non dosées) du milieu naturel auraient un effet toxique sur les cellules algales (Maestrini et al., 1984). Ces augmentations de biomasse chlorophyllienne pourraient être, également, dues aux modifications intervenant sur le



**Figure II, 3 - Pourcentages de biomasse chlorophyllienne (par rapport aux milieux complets) obtenus dans les cultures limitées en facteur nutritif (Nat= sans ajouts).**

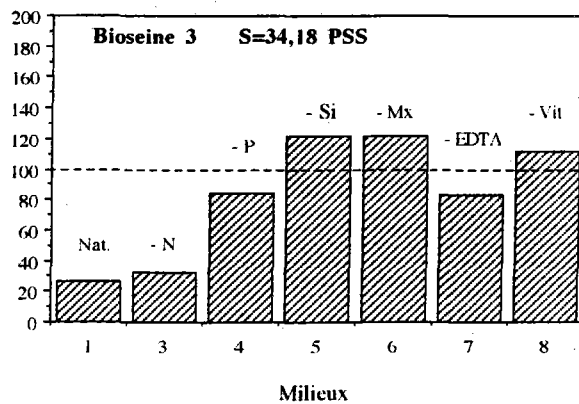
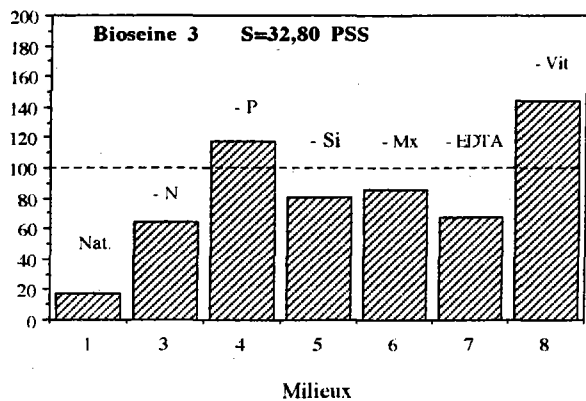
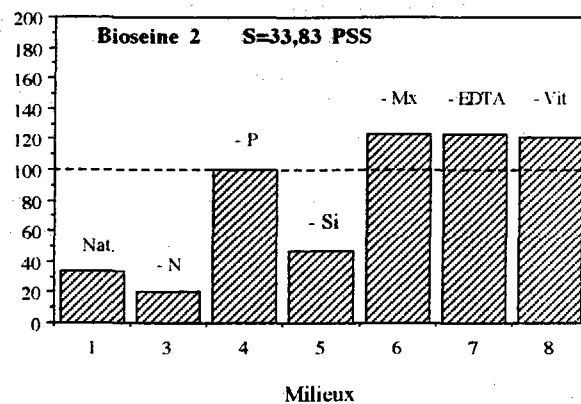
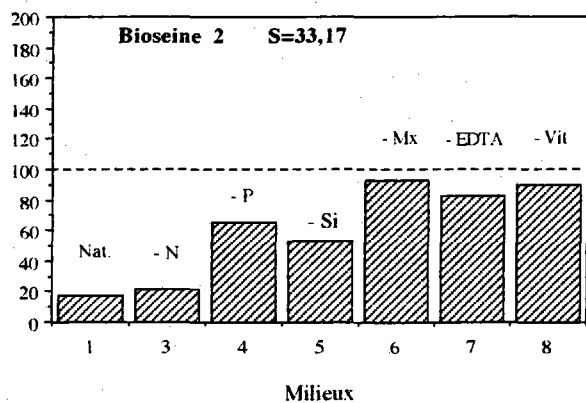
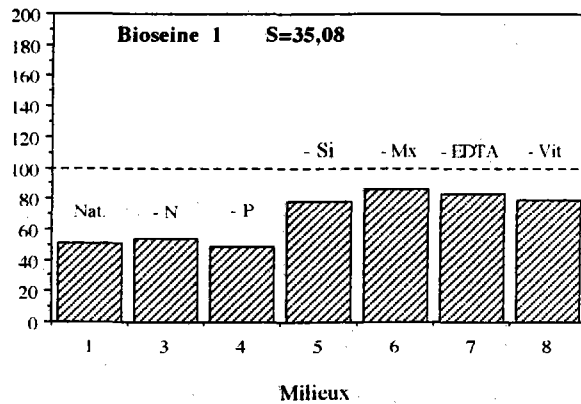
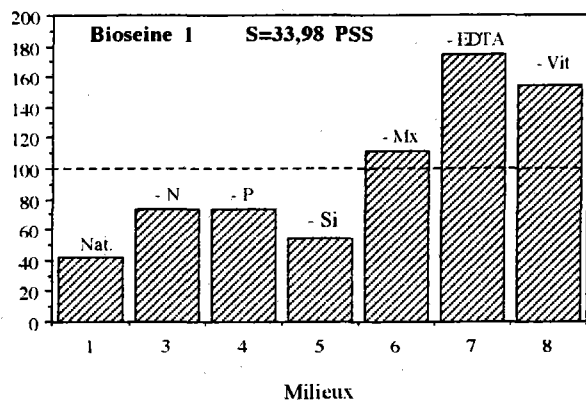


Figure II, 3 (suite)

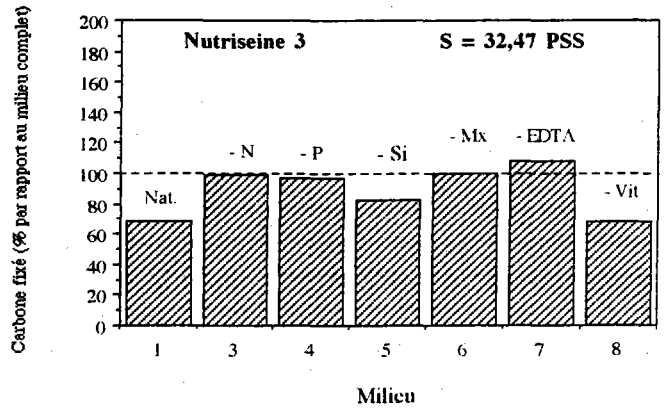
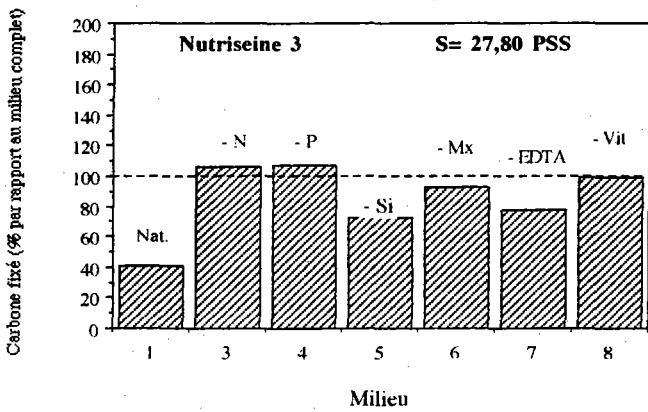
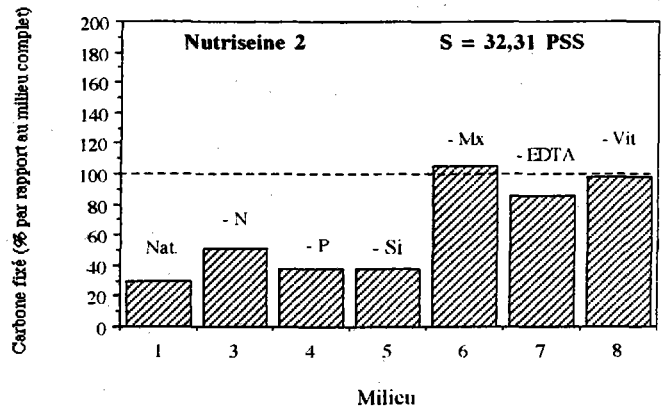
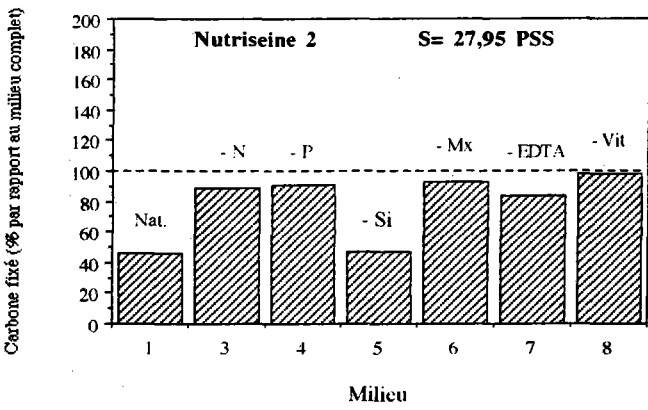
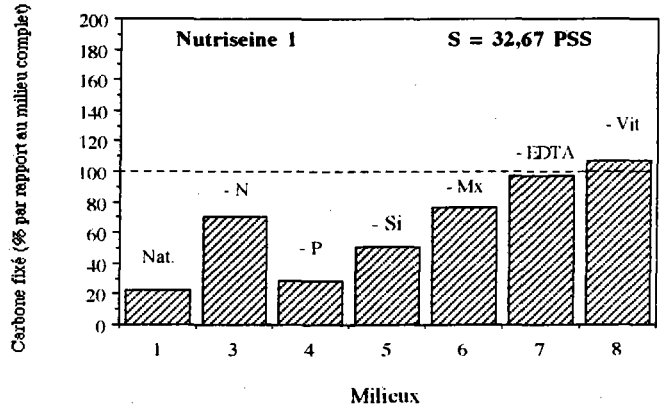
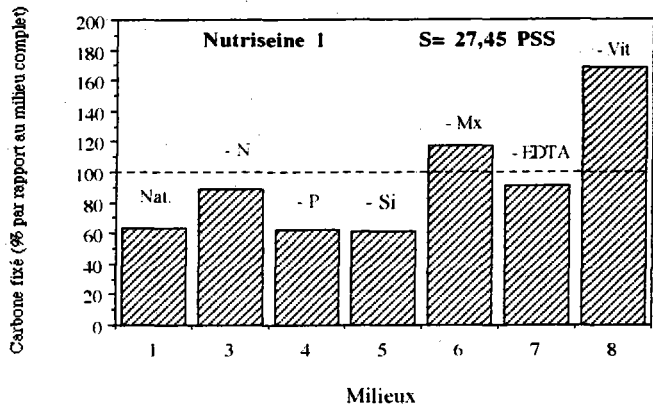


Figure II, 4 - Pourcentages de production carbonée (par rapport aux milieux complets) obtenus dans les cultures limitées en facteur nutritif (Nat= sans ajouts).

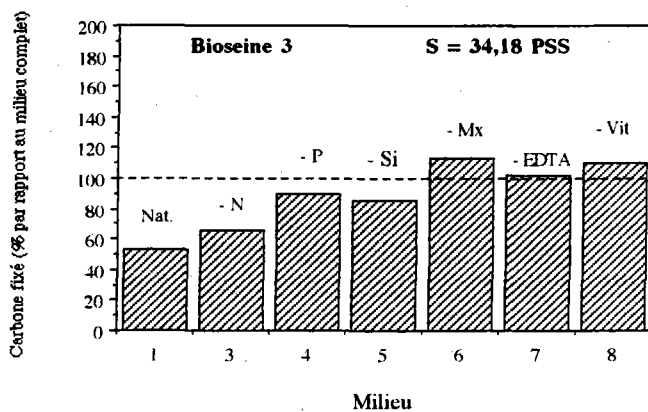
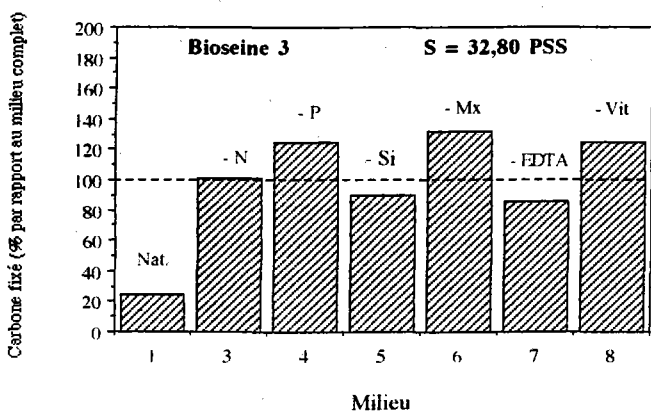
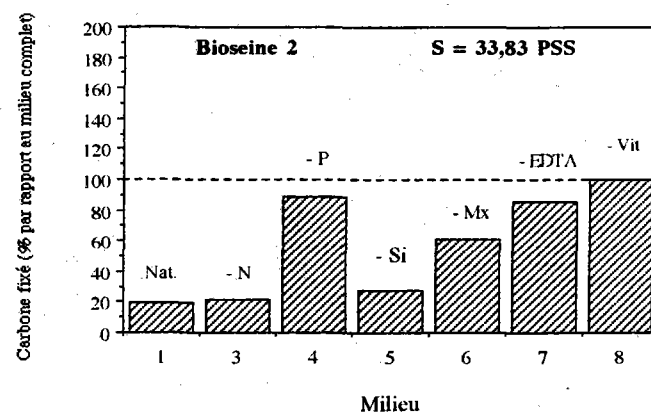
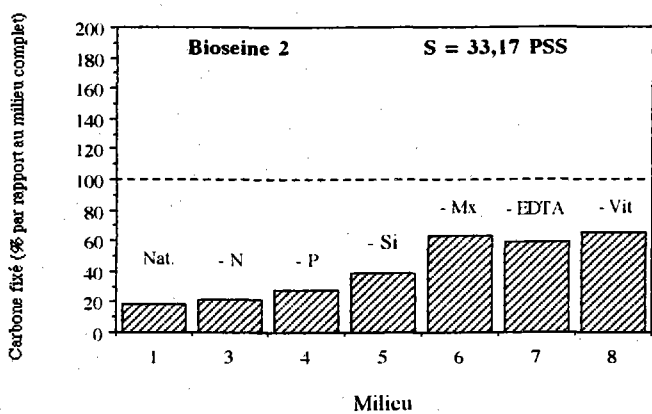
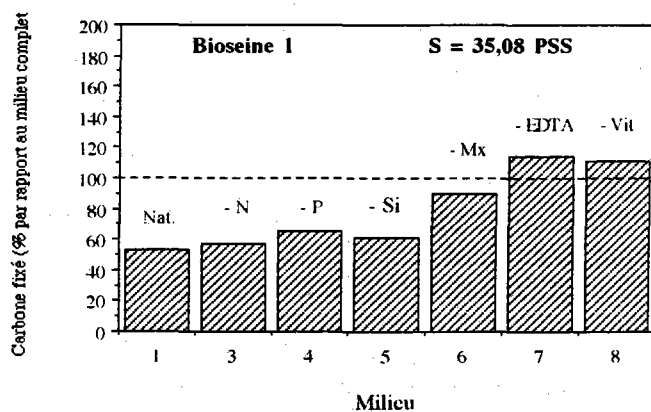
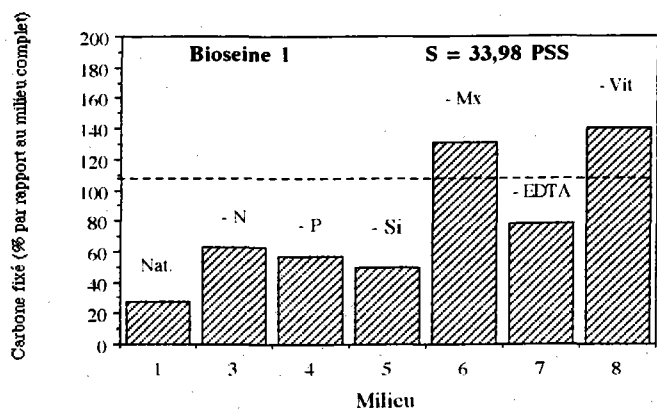


Figure II, 4 (suite)



développement des espèces phytoplanctoniques dans les différents milieux de culture (voir ci-après).

**Tableau II, V: Hiérarchie des éléments nutritifs limitant la production primaire en Baie de Seine selon la salinité et la saison.**

	Point proximal du panache (27 PSS)	Point distal du panache (32PSS)	Eaux intermédiaires (# 33 PSS)	Eaux marines (≥ 34 PSS)
Printemps (Avril-Mai)	<b>Si</b> P, N	<b>P</b> N, Si	<b>Si</b> P ≈ N	<b>N ≈ P</b> Si
Été (Juin-Juillet)	<b>Si</b> P, N	<b>P ≈</b> N ≈ Si	<b>N</b> Si, P	<b>N</b> Si, P
Automne (Septembre)	<b>Si</b> N, P	<b>P ≈ N</b> Si	<b>N</b> P, Si	<b>N</b> Si, P

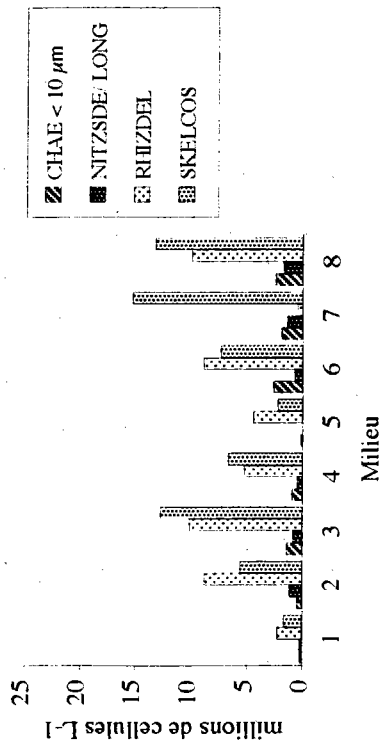
## II, 2, 3 - Evolution de la composition spécifique du phytoplancton

Au cours de la croissance, les espèces dominantes diffèrent selon les saisons, la salinité du milieu et la nature de l'élément déficient (Fig. II, 5).

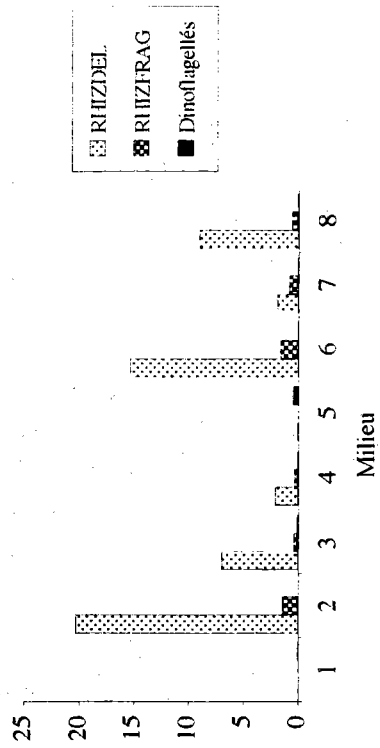
Dans les milieux complets (Tab.II,VI), au printemps, ce sont les grosses diatomées qui se développent dans les eaux dessalées du panache de la Seine (*Rhizosolenia delicatula*, *Rhizosolenia fragilissima* parfois accompagnées d'espèce plus petite comme *Skeletonema costatum*), ou dans les eaux intermédiaires (*Thalassiosira rotula*, *Thalassiosira* sp.) alors que dans les eaux typiquement marines, c'est la petite diatomée *Skeletonema costatum* qui devient de loin la plus abondante. En été, seules les petites diatomées se multiplient: *S. costatum* et le genre *Chaetoceros* deviennent dominants dans toutes les cultures en milieu complet (eaux marines non testées). En automne, dans les eaux du panache, on peut observer, au cours des deux années consécutives, le développement important de très petites cellules (< 5 µm) non identifiées soit en chaîne (1993) soit isolées (1994). Parmi ces dernières, figure un grand nombre de petits gymnodinés. Les diatomées sont représentées par de petites espèces comme *S. costatum*, *Leptocylindrus minimus* mais aussi par *R. delicatula*. Dans les eaux marines, seules se développent les grosses cellules de *R. delicatula* et surtout d' *Eucampia zodiacus*.

Dans les milieux partiellement carencés, les densités cellulaires des espèces dominantes reflètent l'importance des limitations nutritives. De façon générale, quand

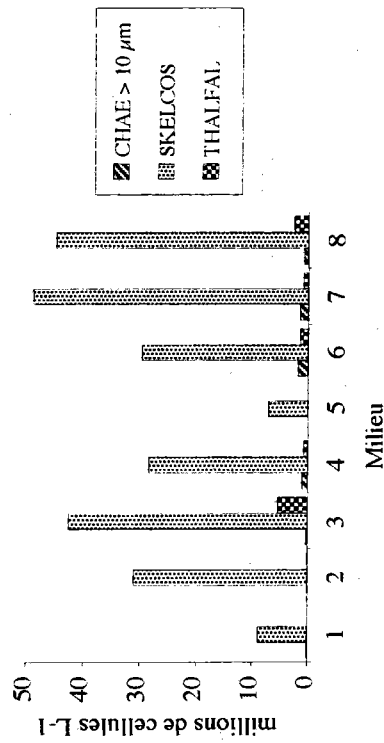
Nutriseine 1 S = 27,45 PSS



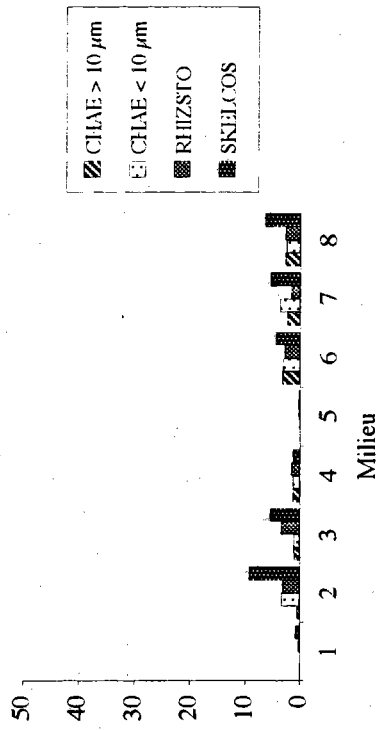
Nutriseine 1 S = 32,67 PSS



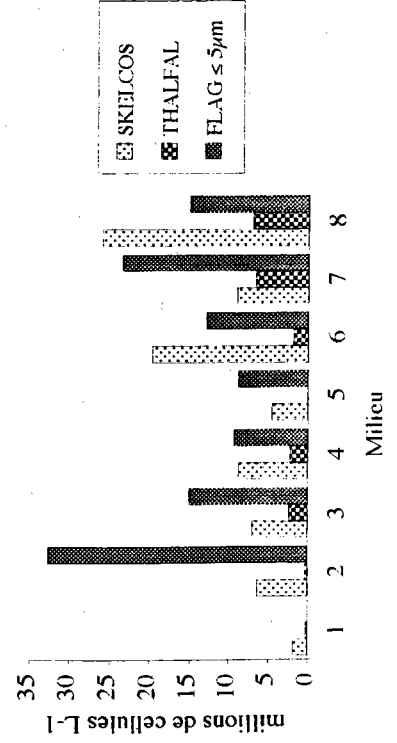
Nutriseine 2 S = 27,95 PSS



Nutriseine 2 S = 32,31 PSS



Nutriseine 3 S = 27,80 PSS



Nutriseine 3 S = 32,47 PSS

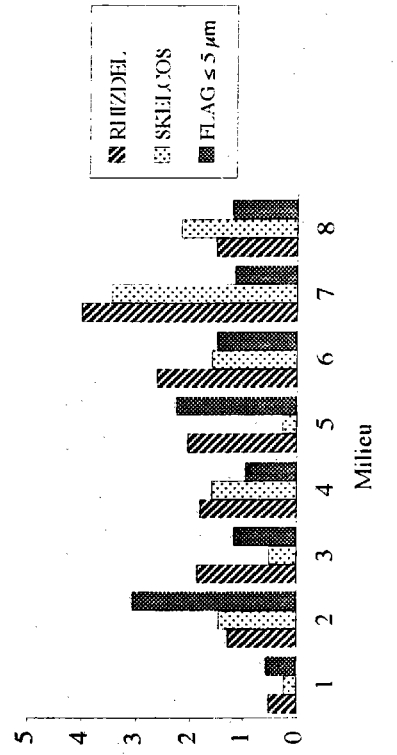
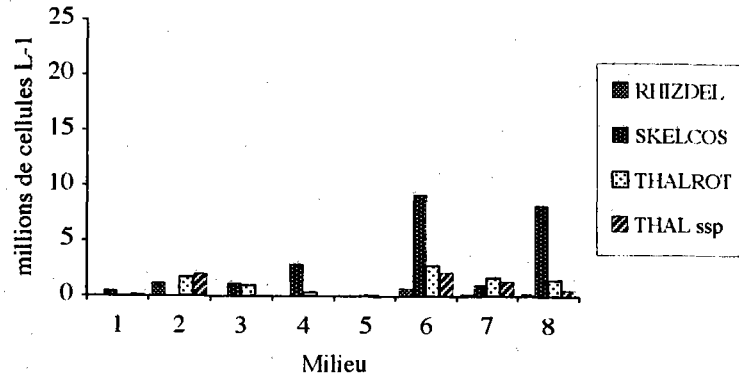


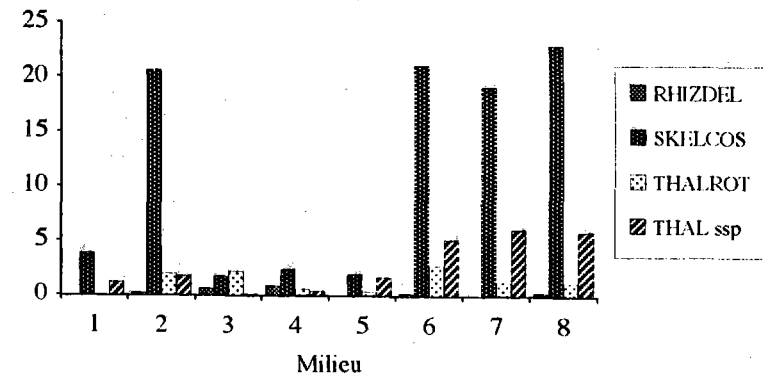
Figure II, 5 - Densités numériques des principales espèces de microphytoplancton représentées en fin de phase exponentielle de croissance dans les différents milieux de culture au cours des bioessais. Le nombre des phytoflagellés pour la campagne Nutriseine 3 est exprimé en 10 millions de cellules L<sup>-1</sup>. Les numéros des milieux correspondent à la définition donnée Tab. II, II.

Figure II, 5 (suite)

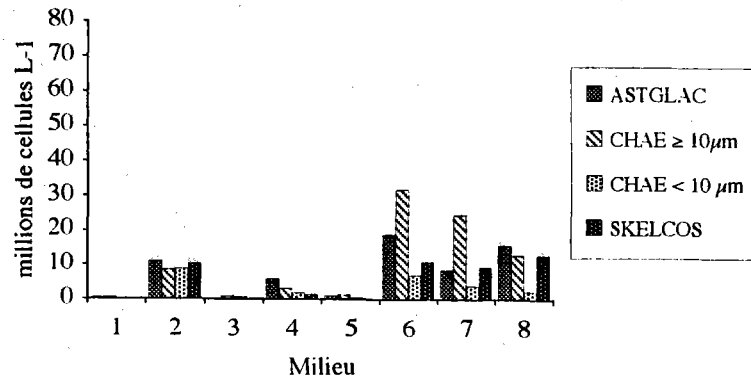
Bioseine 1 S = 33,98 PSS



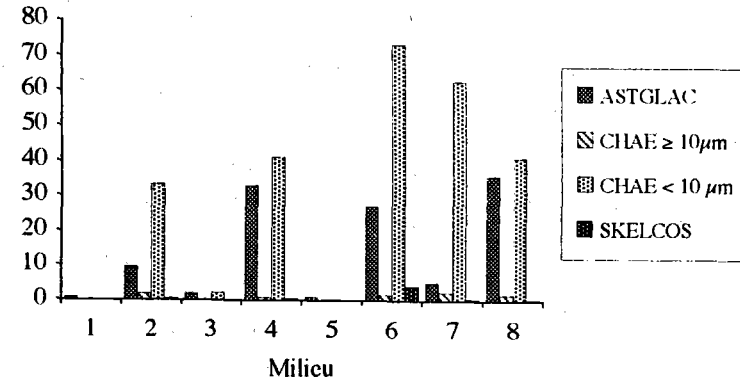
Bioseine 1 S = 35,08 PSS



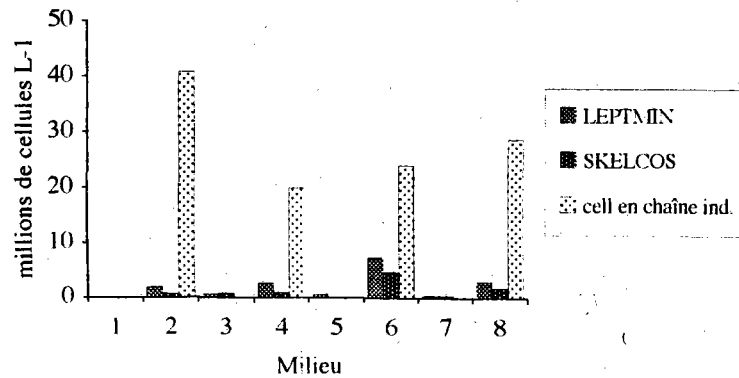
Bioseine 2 S = 33,17 PSS



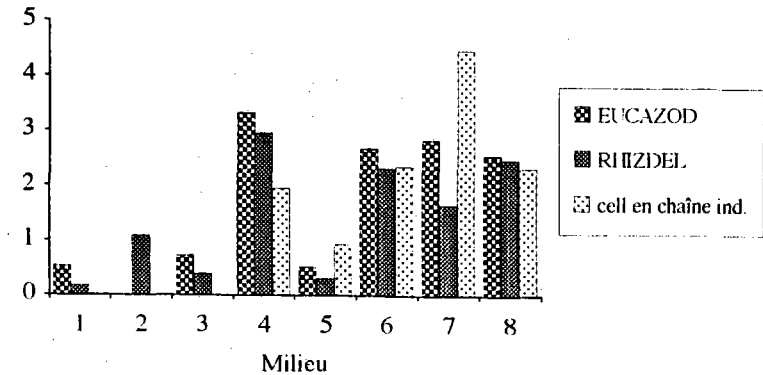
Bioseine 2 S = 33,83 PSS



Bioseine 3 S = 32,80 PSS



Bioseine 3 S = 34,18 PSS



l'azote ou le phosphore sont facteurs limitants dans une population, leur absence dans une culture diminue la densité cellulaire de chaque espèce dominante sans modifier la composition spécifique. Des teneurs réduites de ces éléments dans un milieu de culture peut cependant favoriser le développement de certaines espèces comme *Asterionella glacialis*, *Skeletonema costatum*, aux dépens des autres espèces ou, au contraire, affecter particulièrement les petites cellules non identifiées observées en 1993 et 1994. Même quand le silicium n'est pas limitant, il semble réduire particulièrement les densités cellulaires des espèces dominantes. En fait, ne pouvant préjuger du jour où la biomasse phytoplanctonique serait maximale, les comptages sont faits au cours de la phase exponentielle. Les résultats, présentés ici, ne correspondent pas toujours au même stade de développement des populations ce qui peut introduire un biais.

Tableau II, VI: Espèces phytoplanctoniques dominantes dans les cultures en milieu complet (Bioessais de 1993 et 1994).

	Point proximal du panache (27 PSS)	Point distal du panache (32 PSS)	Eaux intermédiaires (# 33 PSS)	Eaux marines (≥ 34 PSS)
Printemps (Avril-Mai)	<i>R. delicatula</i> <i>S. costatum</i>	<i>R. delicatula</i> <i>R. fragilissima</i>	<i>Thalassiosira</i> ( <i>rotula</i> )	<i>S. costatum</i>
Été (Juin-Juillet)	<i>S. costatum</i>	<i>S. costatum</i> <i>Chaetoceros</i> <10 µm <i>R.stoltherfothii</i>	<i>S. costatum</i> <i>Chaetoceros</i> <10 µm <i>A. glacialis</i>	<i>S. costatum</i> <i>Chaetoceros</i> <10 µm <i>A. glacialis</i>
Automne (Septembre)	Flagellés <5µm <i>S. costatum</i>	Flagellés <5µm <i>S. costatum</i>	Cellules <5 µm en chaîne <i>L. minimus</i>	<i>R. delicatula</i> <i>E. zodiacus</i>

#### II, 2, 4 - Taux spécifique de croissance et productivité

Le taux de croissance des populations phytoplanctoniques (Tab. II, VII) dans les milieux de culture complets sont notablement plus faibles ( $\mu j^{-1}=0,6$  à  $0,9$ ), au printemps, qu'aux autres saisons ( $\mu j^{-1}=1,0$  à  $1,3$ ) en raison des faibles températures de culture ( $10^{\circ}\text{C}$ ). Il n'existe qu'un exemple de croissance très rapide ( $2,2 j^{-1}$ ) qui correspond à une communauté phytoplanctonique dominée par de petites diatomées

(*Skeletonema*, *Chaetoceros* <10  $\mu\text{m}$ , *Asterionella* ) dont on sait qu'en général, elles ont un taux de croissance supérieur à celui des grosses cellules (*Rhizosolenia*, *Thalassiosira*, *Eucampia* ).

Le calcul du taux de croissance ayant été effectué durant la phase exponentielle, on peut considérer qu'aucun sel nutritif n'est encore limitant et, de ce fait, les taux de croissance mesurés dans les différents milieux d'une même série sont voisins. Cependant, dans les eaux stratifiées du panache, une carence en phosphore (tests 2, 5, 6, 9) et, dans une moindre mesure de silicium (tests 2, 5, 6) réduit significativement le taux de croissance des diatomées. Cela tient, vraisemblablement, au fait que le phosphore joue un rôle particulier dans la physiologie cellulaire car, non seulement il entre dans la constitution des parois cellulaires (phospholipides) mais, il intervient également dans le métabolisme en assurant le transfert d'énergie dans toutes les réactions de synthèse moléculaire.

Les mesures de production étant réalisées à éclaircissement constant sur des périodes d'incubation identiques, les variations de la productivité reflètent l'activité physiologique des cellules. Dans les milieux complets (Tab. II, VIII), toutes époques confondues, les valeurs sont comprises entre 2,1 et 4,4  $\mu\text{g C } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , sauf en septembre, dans les eaux intermédiaires et dans les eaux marines (Septembre 1993) où elle atteint, respectivement, 21  $\mu\text{g C } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (test n°11) et 12  $\mu\text{g C } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (test n°12). Ces fortes valeurs qui ont été mesurées également in situ correspondent à des populations dominées par de très petites cellules en chaîne (non déterminées) dont la biomasse chlorophyllienne est faible (0,5  $\mu\text{g Chla L}^{-1}$  en début de culture) mais la production élevée.

La déficience en nutrilites des milieux de culture modifie peu la productivité de l'ensemble des populations sauf, lorsqu'il s'agit de communautés algales où les grosses diatomées sont bien représentées ou dominantes. C'est ainsi que l'absence d'élément nutritif majeur diminue de moitié la productivité des *Thalassiosira* (test n°3), de *Rhizosolenia stholterfothii* (test n°6) et d'*Eucampia zodiacus* (test n°12). Il est à noter qu'au point proximal, les populations de *Rhizosolenia* (*delicatula* et *fragilissima*) restent productives malgré les limitations.

A l'influence de la taille des cellules, s'ajoute l'effet de la concentration initiale de l'élément finalement limitant. On constate, en effet, que même si un élément est limitant à terme, si sa concentration initiale est élevée, il n'y a pas de diminution de la productivité maximale. Par contre, s'il se trouve en-dessous d'un certain seuil, la productivité maximale est fortement affectée. Par exemple, quand le silicium est limitant à terme, si sa concentration initiale, dans le milieu naturel, est > 15  $\mu\text{moles L}^{-1}$  (point proximal), la productivité maximale dans aucun des milieux, quel que soit l'élément non ajouté, n'est diminuée.

Tableau II, VII: Taux spécifiques de croissance  $\mu j^{-1}$  des populations phytoplanctoniques mises en culture dans différents milieux (seuls sont considérés ici, les milieux non enrichis en éléments nutritifs majeurs). Les conditions initiales sont celles mesurées en début de culture dans le milieu sans ajouts. Les bioessais sont numérotés par ordre de présentation et non par ordre chronologique.

Période	Salinité PSS	Conditions initiales						Taux de croissance dans les cultures				
		Test n°	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	SiO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	N / P	N / Si	sans ajouts	milieu complet	-N	-P	-Si
		$\mu\text{moles L}^{-1}$										
Avril Mai	27,45	1	102	2,28	20,9	44,7	4,88	0,63	0,62	0,62	0,51	0,91
	32,67	2	30,8	0,62	4,95	49,7	6,22	0,62	0,86	0,80	0,57	0,63
	33,98	3	19,05	0,75	2,85	25,4	6,68	1,01	0,59	0,82	0,79	0,73
	35,08	4	12,7	0,50	3,25	25,4	3,91	0,83	0,93	1,10	0,96	0,83
Juin Juillet	27,95	5	83,9	3,20	14,1	26,2	5,95	1,05	1,10	1,05	0,55	0,40
	32,31	6	9,10	0,13	0,50	70,0	18,2	0,52	1,15	0,87	0,48	0,62
	33,17	7	0,65	0,41	1,35	1,58	0,48	1,66	2,19	2,29	2,76	2,46
	33,83	8	0,60	0,93	0,85	0,64	0,70	1,18	1,24	1,15	1,16	0,98
Septem- bre	26,5	9	68,9	3,69	23,9	18,7	2,88	0,47	0,98	0,80	0,66	1,03
	32,47	10	17,6	1,34	8,90	13,1	1,98	1,16	1,06	0,85	0,81	0,87
	32,80	11	19,7	2,30	11,6	8,56	1,70	0,50	1,12	1,12	1,10	0,97
	34,18	12	2,90	0,75	5,70	3,86	0,51	1,01	1,31	1,16	1,22	0,93

**Tableau II, VIII: Productivité maximale ( $\mu\text{g C } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) mesurée dans les cultures au cours de la croissance. Les valeurs entre parenthèses indiquent le pourcentage de variation de la productivité par rapport à celle mesurée dans les milieux complets.**

Période	Milieu de culture	1994		1993	
		Point proximal (28 PSS)	Point distal (32 PSS)	Eaux intermédiaires (# 33 PSS)	Eaux marines ( $\geq 34$ PSS)
Test n°		1	2	3	4
<u>Avril-Mai</u>	sans ajouts	3,78	2,04	2,29	2,11
	complet	3,41	2,10	3,45	2,63
	- N	4,66 (136%)	4,15 (197%)	1,67 (48%)	2,18 (83%)
	- P	3,87 (133%)	2,95 (140%)	1,52 (44%)	2,27 (86%)
	- Si	3,46 (101%)	2,61 (124%)	2,02 (58%)	2,68 (102%)
Test n°		5	6	7	8
<u>Juillet</u>	sans ajouts	3,48	2,88	1,88	3,07
	complet	3,11	4,44	2,94	2,49
	- N	3,43 (110%)	1,83 (41%)	2,16 (73%)	2,21 (89%)
	- P	2,96 (95%)	1,73 (39%)	2,32 (79%)	2,96 (119%)
	- Si	2,46 (79%)	1,57 (35%)	2,59 (88%)	2,19 (88%)
Test n°		9	10	11	12
<u>Septembre</u>	sans ajouts	2,55	2,63	8,12	8,72
	complet	3,13	2,29	20,94	12,01
	- N	3,25 (104%)	2,99 (130%)	23,9(114%)	7,30 (61%)
	- P	4,24 (135%)	2,84 (124%)	19,2 (92%)	9,53 (79%)
	- Si	3,41 (109%)	2,32 (101%)	17,8 (85%)	8,01 (67%)

Par contre, quand sa concentration est  $< 3 \mu\text{moles L}^{-1}$  (eaux intermédiaires de mai), la productivité maximale est deux fois plus faible. Il en est de même pour le phosphore au point distal, la limite de concentration étant de  $0,6 \mu\text{moles L}^{-1}$ ; au-dessus de cette valeur (avril, septembre), la productivité maximale n'est pas modifiée. Le comportement des cellules en absence d'azote est moins net que vis-à-vis des autres éléments car, les variations de la productivité maximale sont moins importantes que dans les cas précédents.

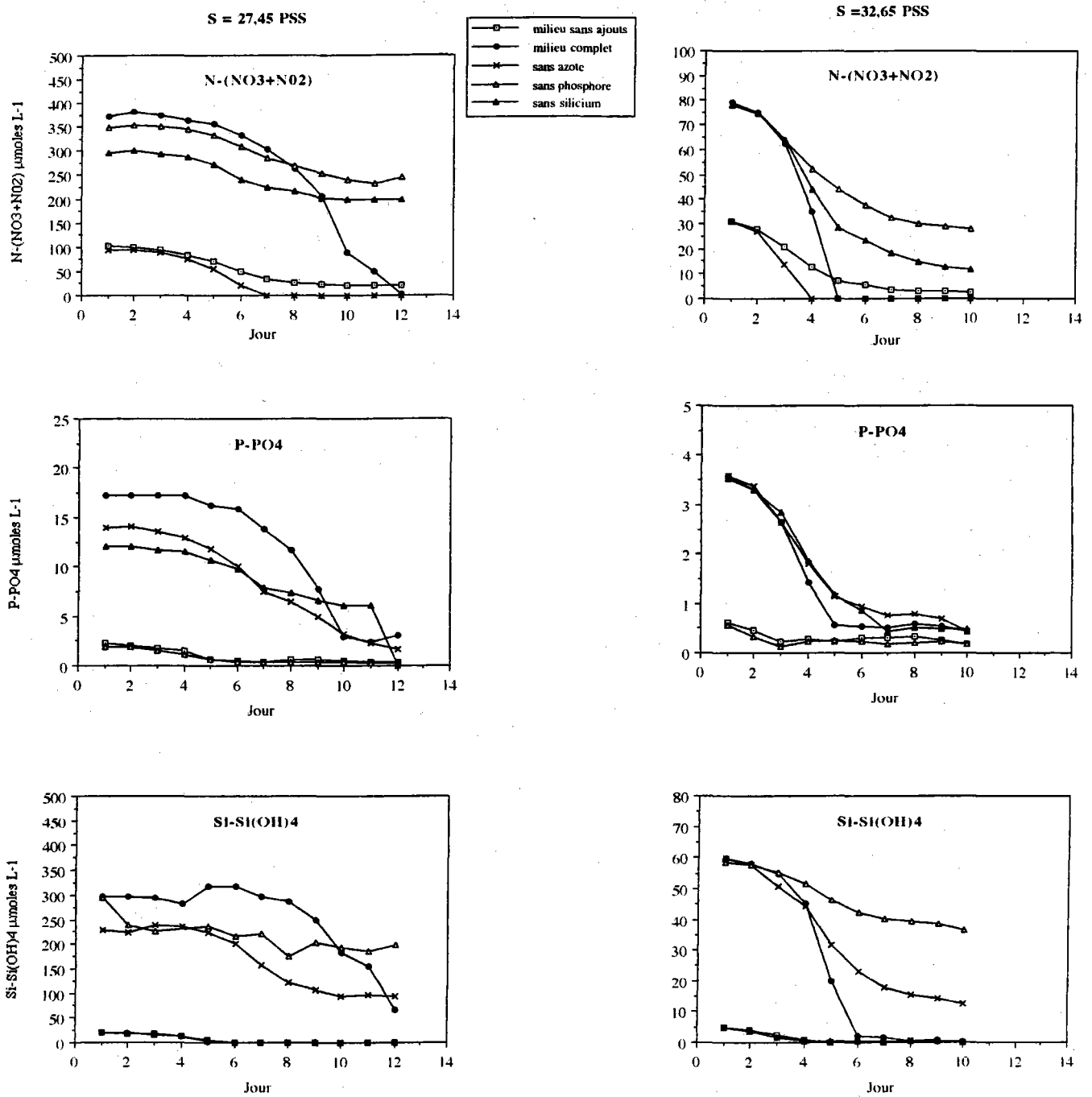


Figure II, 6 - Courbes de disparition des éléments nutritifs majeurs dans les cultures au cours de la croissance du phytoplancton en période printanière (Avril-Mai)



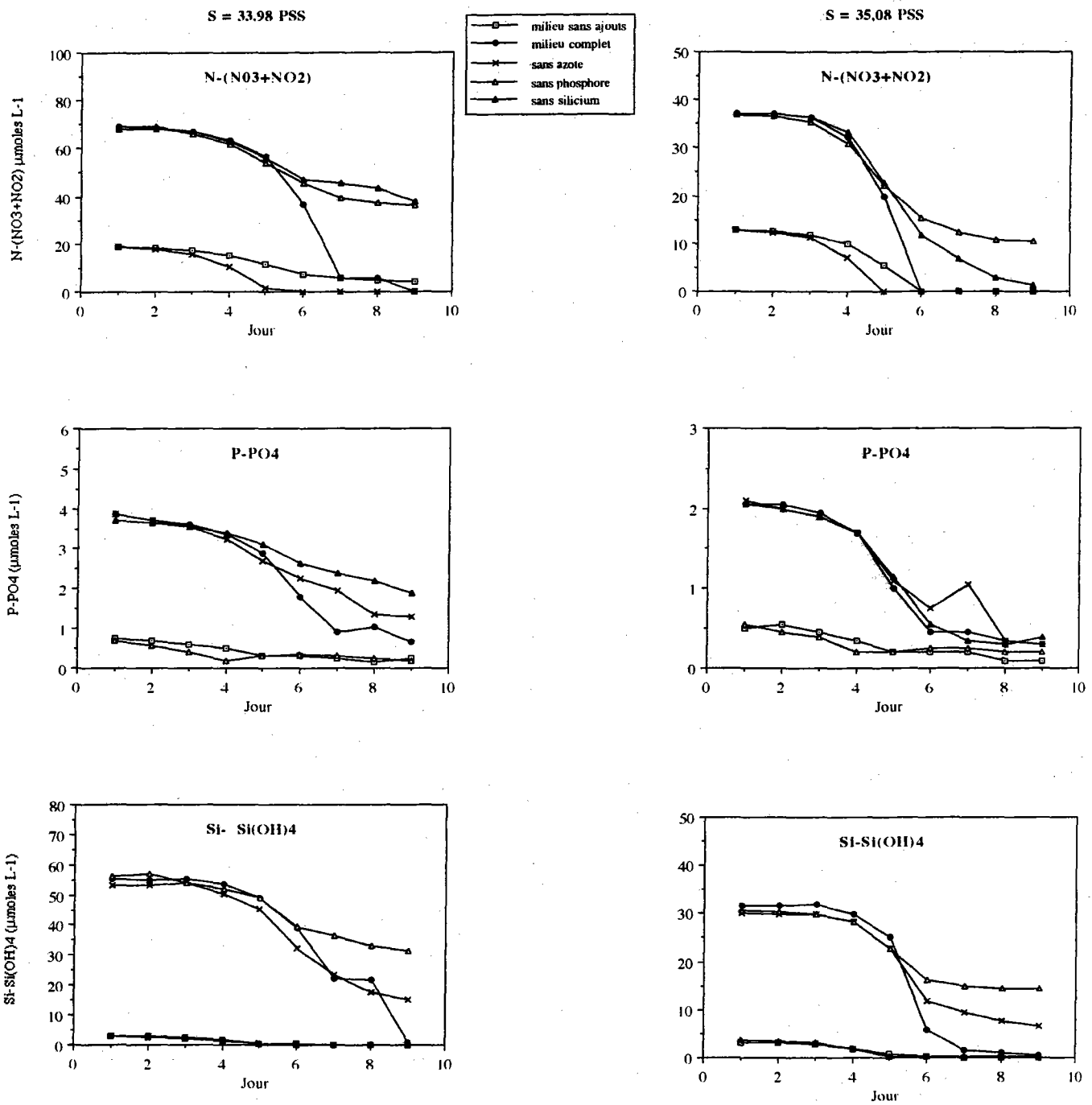


Figure II, 6 (suite)

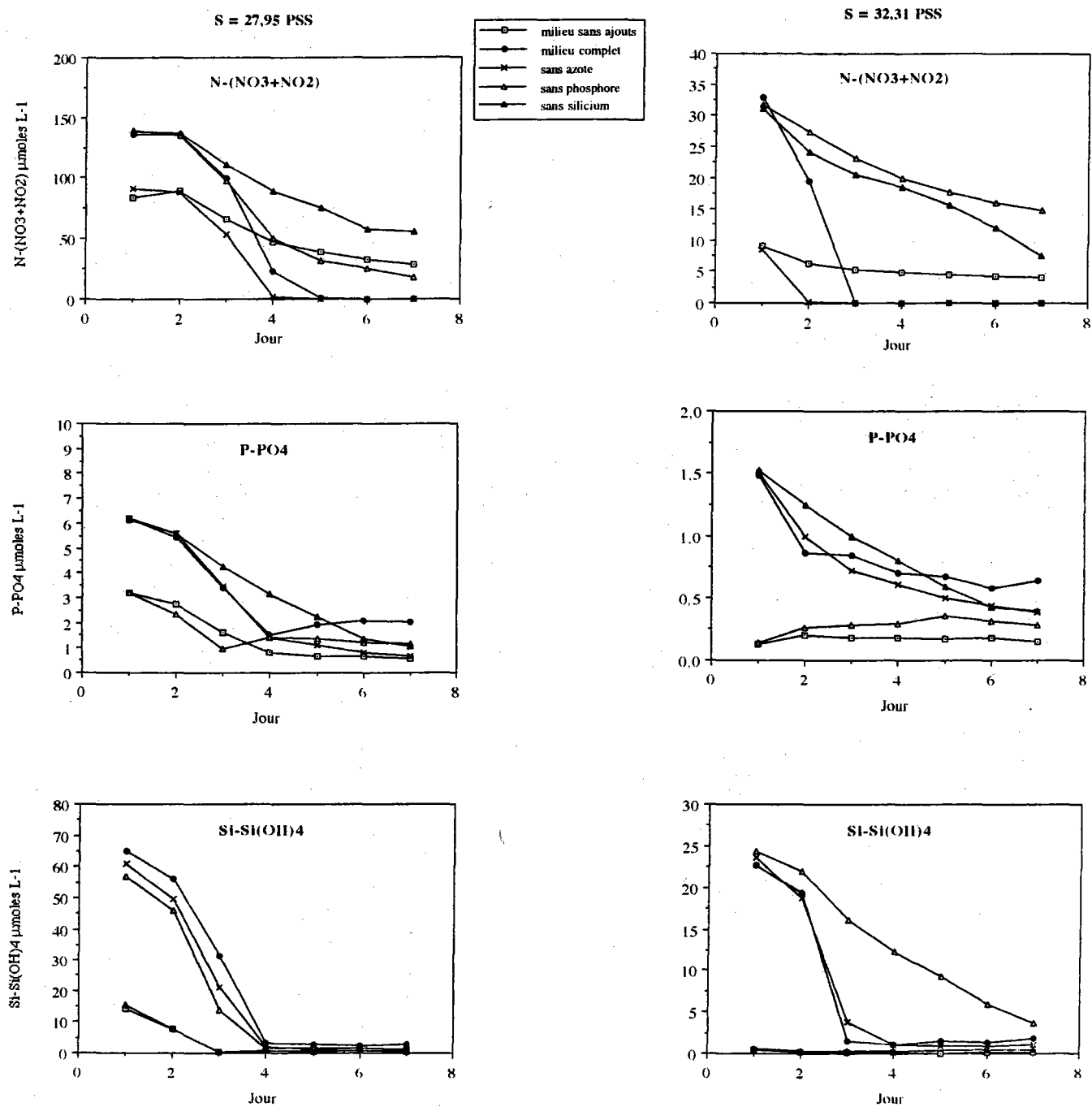


Figure II, 7 - Courbes de disparition des éléments nutritifs majeurs dans les cultures au cours de la croissance du phytoplancton en période estivale (Juin-Juillet)

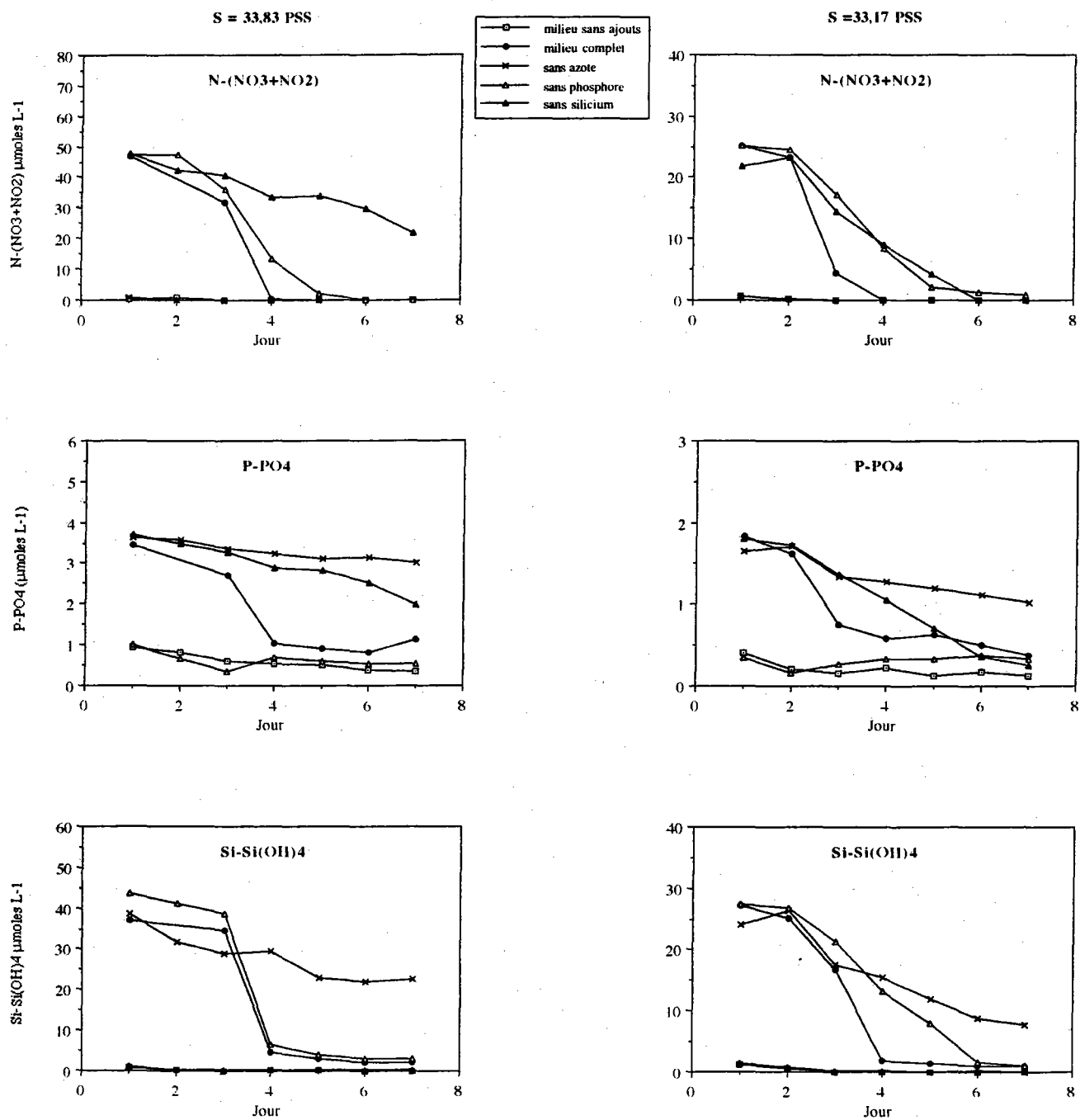


Figure II, 7 (suite)

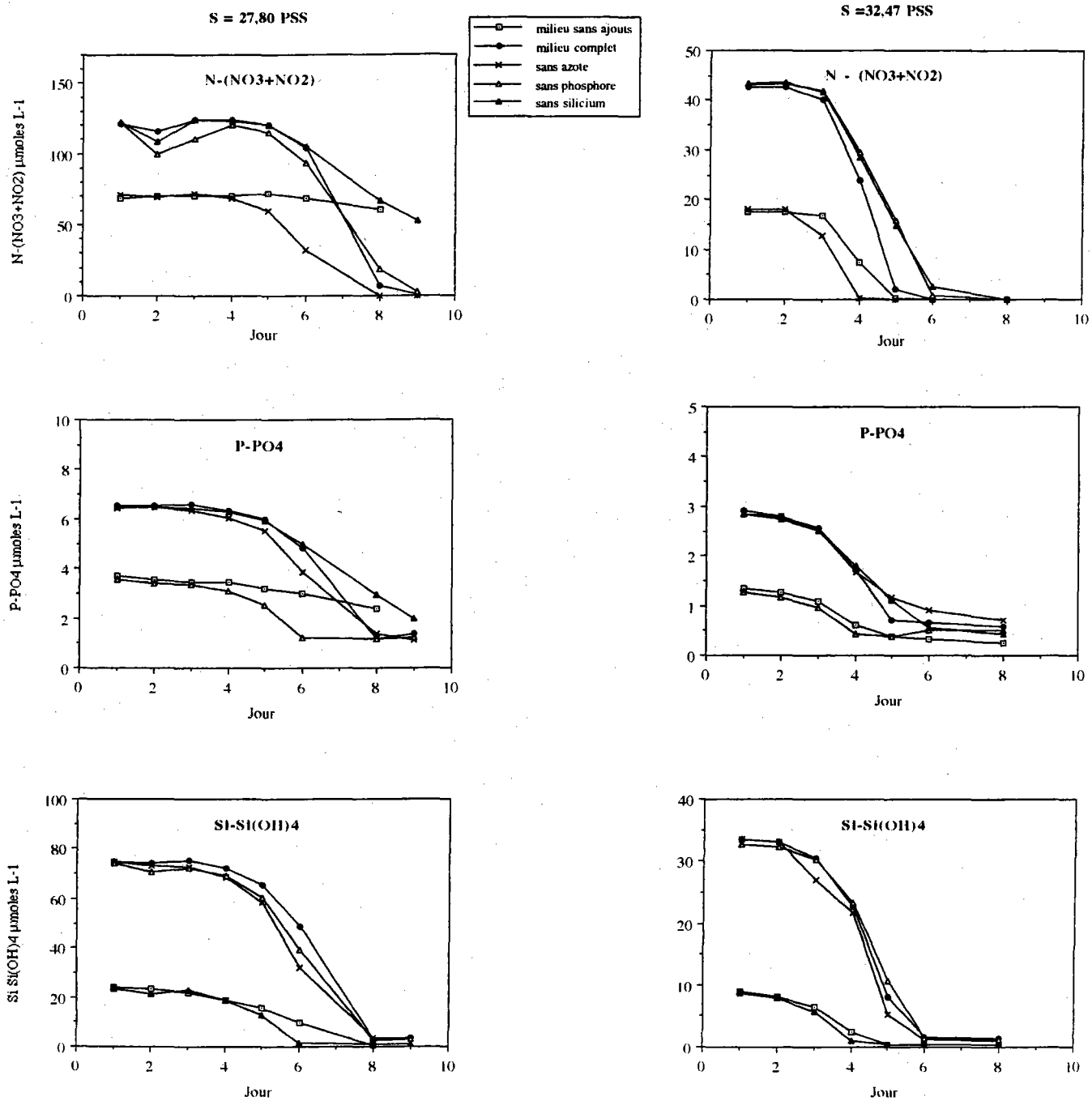


Figure II, 8 - Courbes de disparition des éléments nutritifs majeurs dans les cultures au cours de la croissance du phytoplancton en période automnale (Septembre)

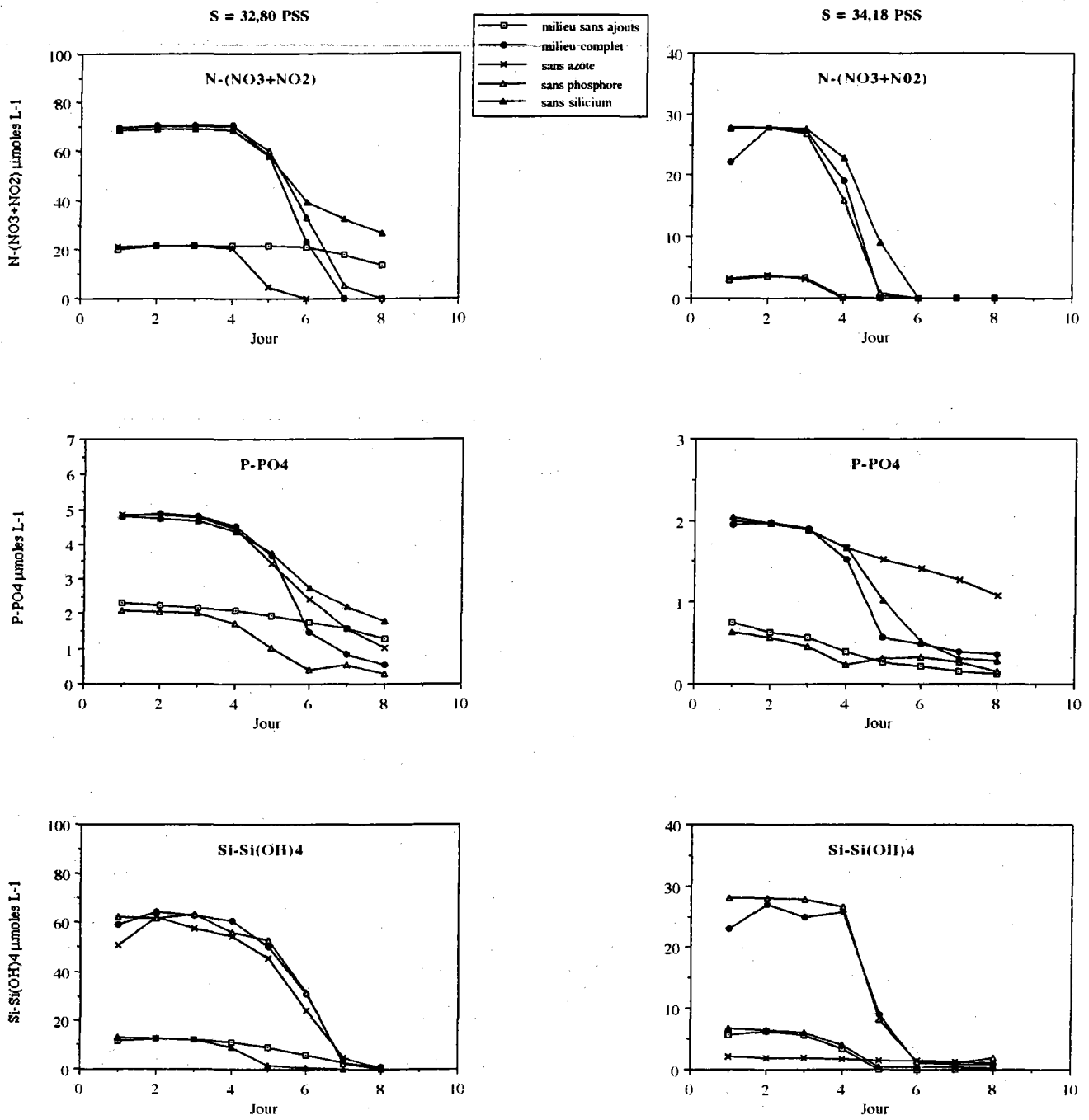


Figure II, 8 (suite)

## II, 2, 5 - Taux d'assimilation des sels nutritifs

Les taux d'assimilation des trois principaux nutrilités ont été calculés à partir des graphes de disparition de ces éléments dans le milieu de culture (Figs. II, 6, 7, 8), compte-tenu des restrictions décrites au § II, 1, 4, 2. Seule l'assimilation de l'azote nitrique a été considérée. Les concentrations d'azote ammoniacal varient de 1 à 8  $\mu\text{moles L}^{-1}$  sur l'ensemble des bioessais. Cependant, même aux plus fortes concentrations (point proximal du panache), il disparaît rapidement ( $< 2$  jours) avant que la phase exponentielle de croissance n'ait débuté. D'après la Fig. II, 9, représentative de l'ensemble des bioessais, on observe deux phases en début de croissance: 1/ pendant la phase A, l'azote ammoniacal est entièrement consommé alors que les concentrations d'azote nitrique restent constantes et que la croissance algale est en phase de latence. 2/ la diminution des concentrations d'azote nitrique intervient au cours de la phase exponentielle (phase B). Dans cet exemple (choisi volontairement pour concilier graphiquement les différentes concentrations), le milieu était limité en silicium et la phase exponentielle ne dure que 24h mais elle peut durer plusieurs jours (voir Fig II, 2) selon les apports nutritifs. C'est au cours de cette phase que sont déterminées les taux d'assimilation.

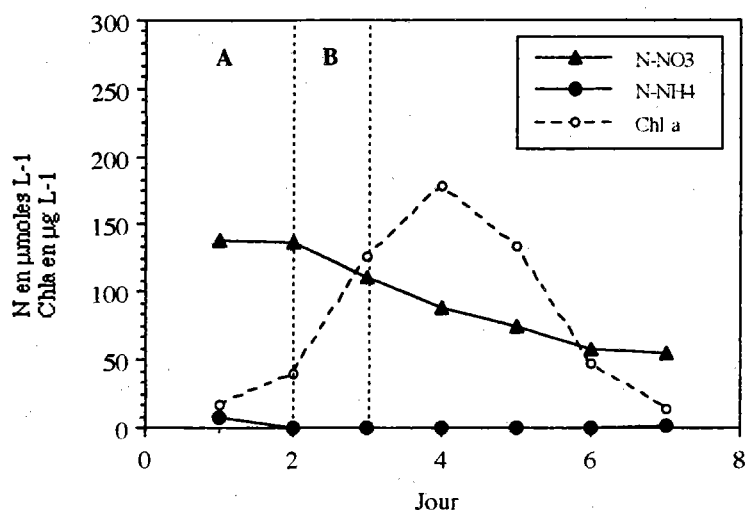


Figure II, 9 - Comparaison entre les différentes phases de croissance et de consommation de l'azote (ici, culture limitée par le silicium, en juillet, au point proximal).

Le rapport entre la quantité de chlorophylle formée et la quantité de nutrilité consommée, au cours de la phase exponentielle de croissance, est très nettement plus élevé dans les eaux stratifiées du panache que dans les eaux homogènes voisines, pour chacun des sels nutritifs majeurs (Tab. II, IX). Inversement, de façon générale, les vitesses maximales d'assimilation des différents sels nutritifs, sont faibles dans le

panache, élevées dans le milieu homogène (Tab. X). Il est difficile de définir le paramètre qui influence le plus les variations des  $V_{\max}$  dans chacun des systèmes. On peut, cependant, regrouper les résultats par type de limitation. Dans les eaux homogènes où l'azote est limitant,  $V_N$  varie de 1,1 à 1,5  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$  sauf quand les populations sont fortement dominées par de très grosses cellules (2,4  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$  pour *Eucampia*). Quand le silicium est limitant, au point proximal ou intermédiaire (au printemps),  $V_{Si}$  est voisin de 0,4  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ . Les vitesses d'assimilation du phosphore semblent liées, non pas à la limitation, ni au type de population, mais à la structure hydrologique du milieu naturel. Ainsi,  $V_P$  est environ 2 à 3 fois plus élevé en homogène (0,046 à 0,10  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ) qu'en stratifié (0,014 à 0,040  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ) et ce, quel que soit le facteur limitant, la saison ou la dominance spécifique.

**Tableau II, IX: Rapports obtenus ( $\mu\text{g} \cdot \mu\text{moles}^{-1}$ ) entre la concentration de chlorophylle dans le milieu et la quantité de sel nutritif consommée à l'instant t. (voir texte). Pour l'ensemble des corrélations, la limite de sécurité p est  $< 0,001$ . Dans certains cas, le nombre de couples de données valables étant insuffisant, les corrélations n'ont pu être établies (nd).**

<-----STRATIFIE-----> <-----HOMOGENE----->

Période		1994		1993	
		Point proximal (28 PSS)	Point distal (32 PSS)	Eaux intermédiaires (# 33 PSS)	Eaux marines ( $\geq 34$ PSS)
<u>Avril-Mai</u>	Chla / N	1,994	2,04	1,0	0,688
	Chla / P	38,18	41,49	6,85	15,79
	Chla / Si	nd	3,24	0,925	0,813
<u>Juin-Juillet</u>	Chla / N	1,647	3,26	0,740	0,845
	Chla / P	39,90	nd	10,66	18,94
	Chla / Si	3,55	nd	0,610	0,966
<u>Septembre</u>	Chla / N	0,956	2,75	1,143	0,686
	Chla / P	20,99	30,55	9,31	14,09
	Chla / Si	1,62	2,65	0,925	0,697

Tableau II, X: Taux maximaux d'assimilation de l'azote nitrique, VN, du phosphore, VP et du silicium, VSi, en  $\mu\text{moles } \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ h}^{-1}$  au cours des différents bioessais. Pour l'ensemble des corrélations, la limite de sécurité p est  $< 0,001$ , sauf pour les valeurs marquées de\*\* (p  $< 0,005$ ).

<-----STRATIFIE-----> <-----HOMOGENE----->

Période		1994		1993	
		Point proximal S=28 PSS	Point distal S=32 PSS	Eaux intermédiaires S# 33 PSS	Eaux marines S $\geq$ 34 PSS
<u>Avril-Mai</u>	VN	0,030	0,021	0,0713	0,0826
	VP	0,00146	0,00103	0,00343	0,0033
	VSi	nd	0,0126	0,0322	0,074
<u>Juin-Juillet</u>	VN	0,0488	0,0072	0,093	0,0823
	VP	0,00131	nd	0,00593	0,0030
	VSi	0,0196	nd	0,0820**	0,0665
<u>Septembre</u>	VN	0,0915	0,0376	0,0852	0,202
	VP	0,0033	0,0022	0,0088	0,00551
	VSi	0,0339	0,0331	0,1051	0,1509

En toutes saisons et pour chaque élément nutritif, le taux d'assimilation est beaucoup plus élevé dans les eaux homogènes que dans les eaux stratifiées du panache. Toutefois, ces taux d'assimilation ont été établis sur deux années successives ce qui peut introduire une incertitude sur les résultats. Pour tenter d'interpréter ces différences importantes de valeurs, deux comparaisons des taux d'assimilation de l'azote ont été effectuées: l'une concerne les résultats acquis in situ par S. L'Helguen au cours des campagnes Nutriseine 1 et 2 et les bioessais réalisés parallèlement, l'autre, les résultats acquis sur l'ensemble des bioessais (Campagnes Bioseine et Nutriseine).

La description la plus simple de la cinétique d'absorption de l'azote par les cellules phytoplanctoniques se fait par l'équation de Michaelis-Menten que ce soit dans les cultures monospécifiques ou les cultures de phytoplancton naturel. La relation existant entre le taux d'assimilation VN et la concentration en azote du milieu est de type hyperbolique, caractérisée par deux paramètres, le taux maximum d'assimilation Vmax et



KN, constante de demi-saturation. Celle-ci est égale à la concentration d'azote pour lequel le taux d'absorption est égal à la moitié du taux d'absorption maximum.

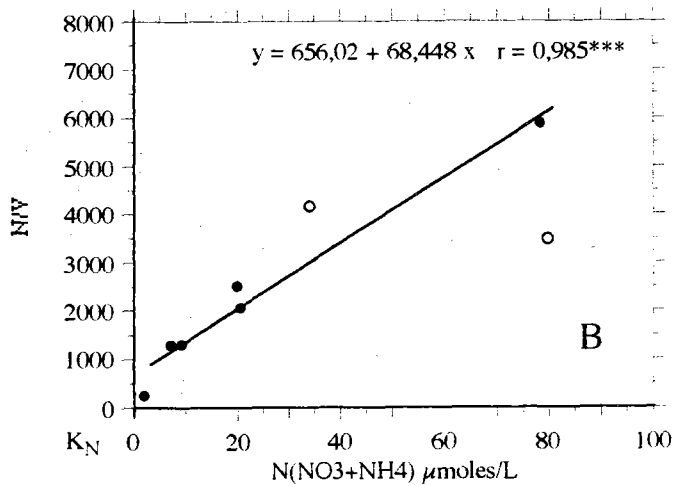
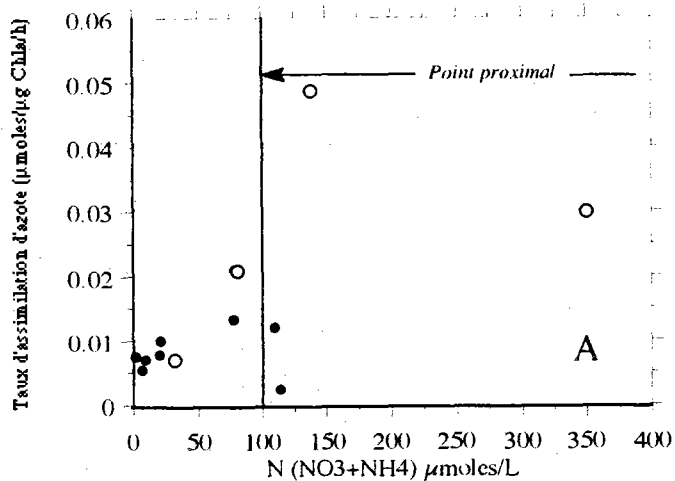
Les résultats obtenus au cours des campagnes Nutriseine 1 et 2 (Fig.II, 10A) semblent répondre à ce type de relation encore que pour des concentrations d'azote  $> 100 \mu\text{moles L}^{-1}$ , c'est-à-dire au point proximal du panache, les valeurs soient très dispersées, aussi bien pour les résultats obtenus in situ que dans les bioessais. Ceci tient vraisemblablement aux perturbations cellulaires liées au faible temps de résidence des cellules dans les eaux dessalées et dans le cas des mesures in situ, au ralentissement de l'absorption de l'azote nitrique en présence de fortes concentrations d'ammonium (L'Helguen et Le Corre, 1995). Pour calculer le degré de corrélation existant entre les taux d'assimilation et les concentrations d'azote dans le panache (à l'exception du point proximal) et dans les eaux marines, les données ont été transformées selon le modèle de Hanes-Woolf (Fig.II, 10B). Les résultats obtenus in situ présentent une corrélation positive. Pour les cellules prélevées dans des eaux supérieures à 30PSS, stratifiées ou non, le taux d'assimilation diminue proportionnellement à la concentration en azote, et, au fur et à mesure que la salinité augmente. Les résultats des deux bioessais réalisés au point distal et au point proximal du panache présentent la même tendance.

Dans les bioessais, les concentrations d'azote correspondent à la somme des concentrations naturelles et des concentrations ajoutées et, de ce fait, sont beaucoup plus élevées que dans le milieu naturel. Pour l'ensemble des bioessais, la cinétique des taux d'assimilation de l'azote ne correspond pas à une courbe de type Michaelis-Menten mais à une hyperbole inversée où le taux d'assimilation diminue quand la concentration en azote augmente. Cette anomalie est liée aux résultats obtenus dans les eaux homogènes où les taux d'assimilation sont très élevés.

Les taux d'assimilation du phosphore et du silicium n'ont été déterminés que par la méthode des bioessais. Les courbes  $V_P/P$  et  $V_{Si}/Si$ , comme précédemment  $V_N/N$ , ne sont pas michaeliennes et présentent une relation négative. Ce sont, ici encore, les fortes valeurs des taux d'assimilation obtenus dans les eaux homogènes qui modifient le signe du terme constant.

Pourquoi les taux d'assimilation dans les eaux homogènes sont-ils 2 à 3 fois plus élevés que dans le panache?

Les bioessais ont été réalisés sur deux années différentes, en 1993 dans les eaux homogènes, en 1994 dans le panache. Les conditions expérimentales sont rigoureusement semblables à l'exception des bioessais effectués en juillet 1993 (Bioseine 2). Dans les campagnes préliminaires de 1993, les prélèvements ont été faits à des points prépositionnés, sensés correspondre au point proximal du panache et aux eaux marines. De fait, en raison de la variabilité de l'extension du panache, tous les bioessais ont été réalisés sur des eaux provenant de la zone homogène ( $\geq 33\text{PSS}$ ) où les concentrations naturelles des nutrilites étaient inférieures à celles supposées, en particulier en juillet où



**Figure II, 10 - Relation entre les taux d'assimilation de l'azote et de la concentration d'azote dans les eaux de surface (Campagnes Nutriseine 1 et 2). A: taux d'assimilation de l'azote N-( $\text{NO}_3+\text{NH}_4$ ) en fonction des concentrations d'azote du milieu. Les points désignent les valeurs obtenues in situ (S.L'Helguen) et les cercles, les valeurs obtenues dans les bioessais. B: Transformation de Hanes-Woolf appliquée aux valeurs obtenues in situ (S. L'Helguen) aux points médian et distal du panache. Les cercles désignent les valeurs obtenues dans les bioessais (non incluses dans la régression).**

les concentrations d'azote nitrique étaient de  $0,6 \mu\text{moles L}^{-1}$ . Les ajouts, lors de la mise en culture (faite avant le dosage des sels nutritifs), étaient trop élevés ( $50$  et  $25 \mu\text{moles L}^{-1}$  de  $\text{N-NO}_3$ ) et ont pu perturber le métabolisme des cellules phytoplanctoniques. Mais, ce n'est pas dans cette série de cultures que les taux d'assimilation sont les plus forts. Aux deux autres campagnes de 1993, les concentrations naturelles de nitrates étaient élevées ( $13$  à  $20 \mu\text{moles L}^{-1}$  de  $\text{N-NO}_3$ ,  $3 \mu\text{moles L}^{-1}$  au point marin de septembre) et les ajouts compatibles avec ces concentrations.

Les populations phytoplanctoniques qui se développent dans ces eaux à fortes salinités sont tout-à-fait comparables à celles du panache, composées dans la plupart des cultures, de petites diatomées (Tab.II, VI). La composition spécifique des populations semblent, donc, ne pas devoir être impliquée ni, par ailleurs, les taux de croissance des diverses populations qui, dans les cultures, sont du même ordre de grandeur ( $\mu \text{ j}^{-1} \# 1$ ). Une réserve doit, toutefois, être apportée pour les campagnes d'automne où les cultures sont envahies (sauf au point marin) par des petites cellules en chaînes (non identifiées) et des flagellés.

La forte différence observée entre les taux d'assimilation des cellules originaires du panache d'une part, et des cellules provenant de la zone homogène, d'autre part, est plus vraisemblablement liée à leur état physiologique. D'une façon générale, le taux d'assimilation de l'azote, pour une concentration d'azote donnée, est inversement proportionnel au quota azoté de la cellule (Dugdale, 1977; Collos et Slawyck, 1980). Ainsi, le taux d'assimilation est d'autant plus élevé que le quota cellulaire est faible. Les résultats acquis in situ et dans les bioessais mettent en évidence le comportement différent des deux types de populations (Fig.II, 11)

Dans le panache, les cellules phytoplanctoniques transitent dans un milieu enrichi, notamment en azote, suffisamment longtemps pour que leur métabolisme puisse s'adapter aux fortes concentrations de nitrates. Les taux d'assimilation sont, alors, proportionnels à la concentration d'azote. Même si l'absorption de l'azote est proche de l'absorption maximale (L'Helguen et Le Corre, 1995 et Fig.II,10), elle est relativement faible ( $< 0,015 \mu\text{moles de N- (NO}_3+\text{NH}_4) \mu\text{g Chla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).

Par contre, le milieu marin n'est pas sous l'influence directe des apports de la Seine; les concentrations en nitrates sont faibles, en particulier après la consommation phytoplanctonique printanière. Le phytoplancton de ces masses d'eau adapte sa consommation aux faibles concentrations en sels nutritifs du milieu. In situ, les activités d'assimilation sont faibles mais conformes aux concentrations naturelles d'azote (cf.fig.II, 10). Quand les cellules phytoplanctoniques, adaptées au milieu homogène appauvri en éléments nutritifs, sont placées dans des milieux de culture enrichis, le taux maximum d'assimilation est atteint d'emblée et, dans la limite de l'expérimentation, ne varie pas pour une gamme de concentrations comprises entre  $25$  et  $70 \mu\text{moles de NO}_3^-$ .

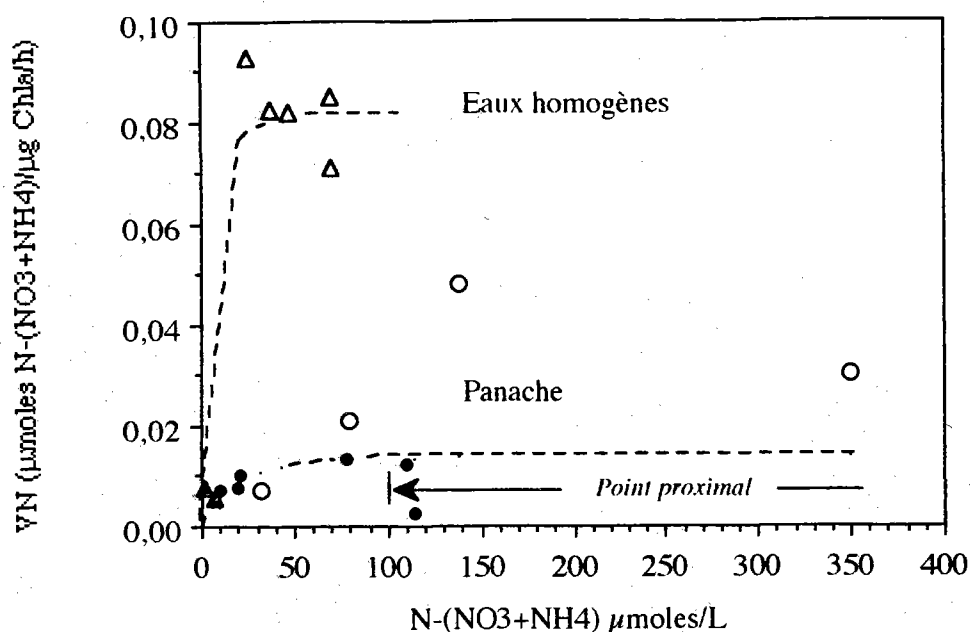


Figure II. 11- Comparaison des courbes d'assimilation de l'azote par le phytoplancton prélevé, d'une part, en zone homogène où  $S \geq 33PSS$  (triangles) et d'autre part, dans le panache de la Seine (cercles); symboles pleins = in situ; symboles clairs = bioessais, en avril et en juin.

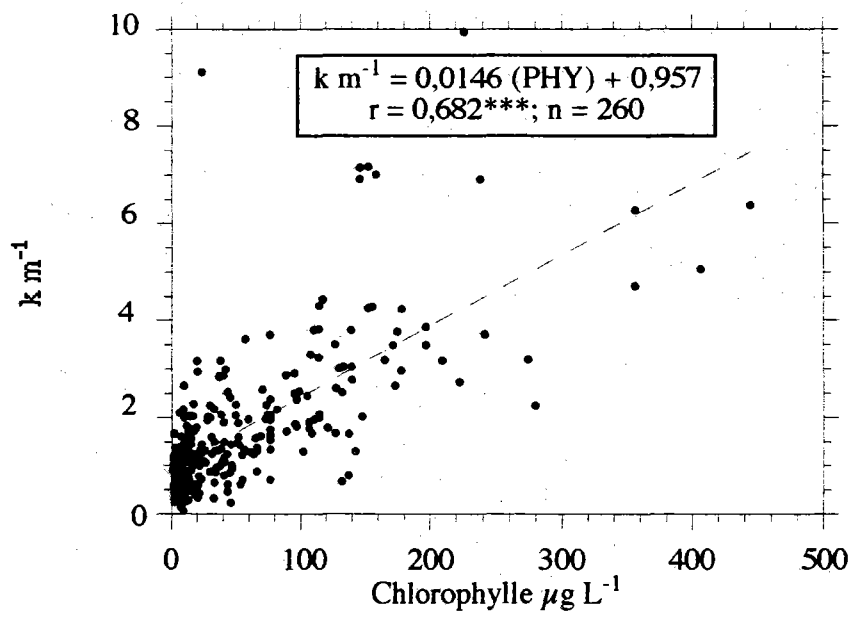
Quant aux taux d'assimilation du phosphore et du silicium, ils n'ont pas été mesurés in situ. Le petit nombre de bioessais, réalisés à chacun des sites et la dispersion des résultats ne permettent pas d'établir de comparaisons identiques à celles du taux d'assimilation de l'azote. Il est, toutefois, manifeste que les cellules présentent à l'égard de ces éléments, les deux types de comportement décrits dans l'absorption de l'azote.

#### II, 2, 6 - Coefficient d'extinction de la lumière. Relation avec la chlorophylle

La production primaire dans les eaux eutrophes est contrôlée non seulement par la source d'éléments nutritifs mais aussi par la lumière conditionnant la photosynthèse. La pénétration de l'énergie lumineuse dans l'eau dépend de trois variables qui sont l'éclairement incident, l'absorption des radiations par les particules inertes et vivantes (phytoplancton) et la profondeur de la couche mélangée. De nombreux auteurs ont montré que  $k$  ( $m^{-1}$ ) est très bien corrélé avec la biomasse chlorophyllienne ( $\mu g L^{-1}$ ), le coefficient de proportionnalité variant de 0,006 (Steemann-Nielsen, 1962) à 0,042 (Fasham et al., 1983). En Manche Orientale, le coefficient d'extinction de la lumière a été déterminé in situ (Videau, 1985; Agoumi, 1985) et le coefficient de régression avec la biomasse chlorophyllienne a été estimé à 0,019. Le coefficient d'extinction de la lumière est également bien corrélé à la quantité de matière en suspension (Ménésguen et al., 1995). La mise en culture de phytoplancton naturel offre l'opportunité d'estimer le coefficient d'extinction de la lumière au fur et à mesure du développement phytoplanctonique 1/ dans une large gamme de biomasses chlorophylliennes 2/ dans des

milieux où les espèces phytoplanctoniques dominantes sont variables 3/ dans un milieu appauvri en matière en suspension. A cet égard, il faut noter que les fines particules d'une eau de mer même très turbide (point proximal du panache) sédimentent rapidement (temps du transport).

Les résultats ont été obtenus au cours des bioessais effectués sur l'eau du panache (Fig.II, 12). Sur l'ensemble des données, le coefficient d'extinction de la lumière est lié à la biomasse chlorophyllienne par un coefficient de 0,0146, valeur relativement faible mais qui entre bien dans la gamme des valeurs connues. Cependant, le calcul de  $k = f(\text{PHY})$  pour chaque période de l'année, met en évidence une forte augmentation du coefficient d'extinction en Septembre (Fig.II, 13). Au cours des trois saisons étudiées, les espèces dominantes dans les bioessais (voir Tab.II, VI) étaient des grosses diatomées au printemps, des petites diatomées en été, de petits flagellés à l'automne. Il n'y a pas de différence significative entre les coefficients de régression liant  $k$  soit aux grosses (0,010) soit aux petites diatomées (0,015). Par contre, la pente de la régression est triplée (0,035) quand les petits flagellés sont dominants.



**Figure II, 12 - Relation entre coefficient d'extinction de la lumière ( $k \text{ m}^{-1}$ ) et concentration chlorophyllienne déterminée sur l'ensemble des bioessais réalisés au cours des campagnes Nutriseine.**

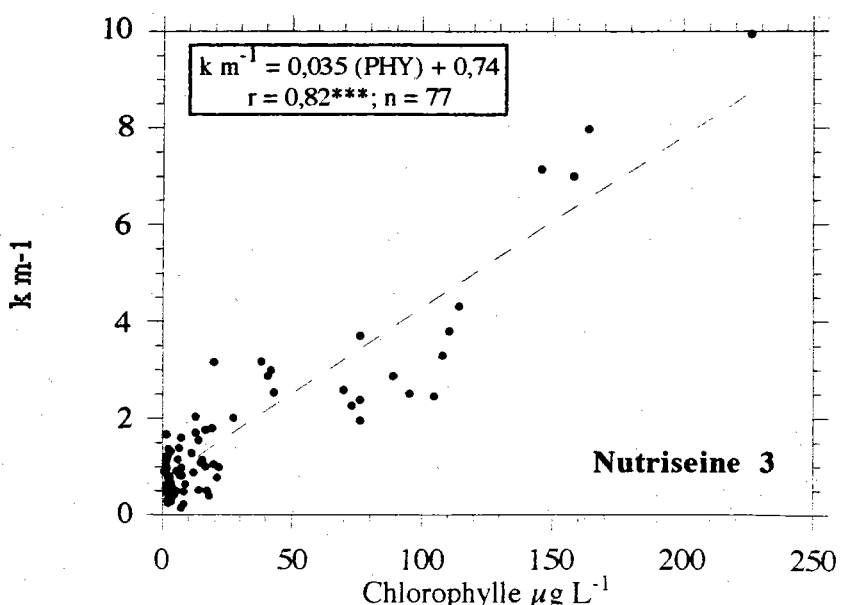
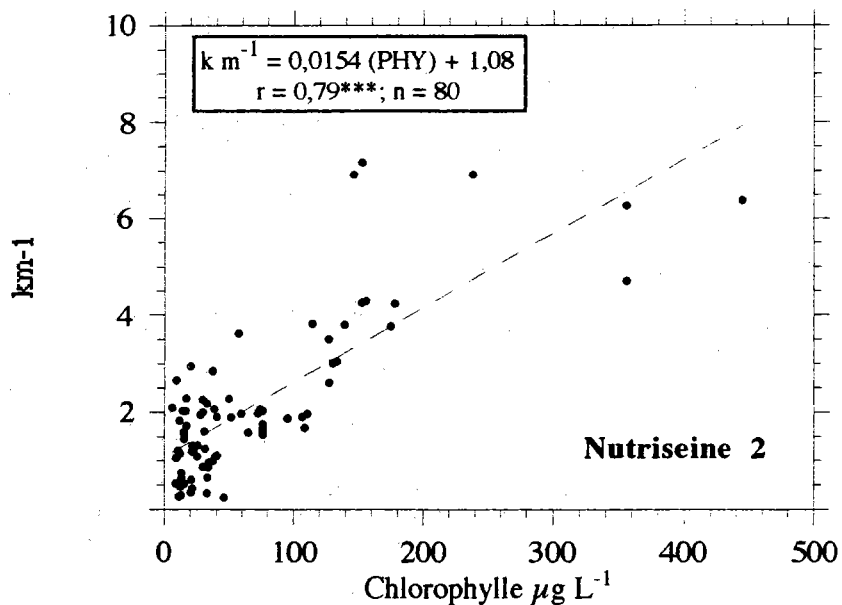
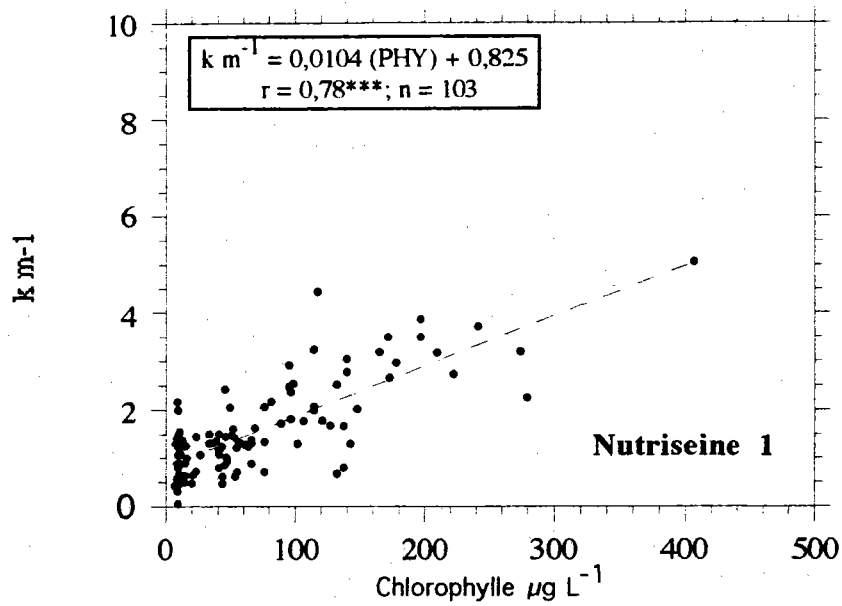


Figure II, 13 - Relation entre coefficient d'extinction de la lumière ( $k \text{ m}^{-1}$ ) et concentration chlorophyllienne déterminée sur l'ensemble des bioessais réalisés aux différentes campagnes Nutriseine.

## CONCLUSIONS GENERALES

L'étude réalisée in situ au cours des campagnes Nutriseine permet de définir précisément, à partir des salinités de surface, la structure verticale des masses d'eau et, par conséquent, l'influence directe de la Seine. Tant que la salinité de surface est  $< 32,5$  PSS, la masse d'eau sous-jacente présente une stratification haline et thermique. La salinité de  $32,5$  PSS définit, donc, la limite au-delà de laquelle la structure devient homogène même si la salinité n'est pas encore caractéristique des eaux marines de la Manche ( $34,5$  PSS). Le panache de la Seine présente non seulement un gradient vertical de densité qui provoque une discontinuité dans les couches d'eau, mais également un gradient horizontal de salinité dû à la dilution des eaux douces dans le milieu marin. A ce double gradient, est liée la distribution des sels nutritifs dont les concentrations, évidemment, diminuent, d'une part, en surface, du point proche de l'embouchure de la Seine (point proximal) au point distal du panache, et d'autre part, de la surface vers le fond. Cette structure hydrologique détermine la distribution de la biomasse chlorophyllienne dont la répartition est homogène dans les eaux de salinité  $> 32,5$  PSS. Dans les eaux stratifiées du panache, il y a formation de maximums de chlorophylle. La formation de ces maximums dans la plupart des régimes océaniques est liée à l'épuisement des sels nutritifs dans les couches de surface après le développement printanier des diatomées. Le phytoplancton (phytoflagellés et dinoflagellés) se développe alors sur la pycnocline qui correspond, généralement, à la nutricline et la limite euphotique. La situation est ici totalement différente puisque, d'une part, les sels nutritifs apportés par la Seine sont toujours présents et que d'autre part, le microphytoplancton est toujours largement dominé par les diatomées. Par ailleurs, la position de ces maximums de biomasse chlorophyllienne varie d'une saison à l'autre, et d'un point à un autre du panache. Cette étude a montré que les maximums de chlorophylle situés en surface étaient composés de populations phytoplanctoniques où les petites cellules de diatomées étaient majoritaires alors que les maximums situés sur la pycnocline, voire en dessous, étaient dominés par des diatomées de grande taille. Dans ces eaux stabilisées, bien que l'on ne puisse négliger la différence de tolérance à la salinité des espèces, il est vraisemblable que cette répartition bien caractérisée est due au pouvoir de flottabilité des cellules. De nombreuses études tendent à montrer, en effet, que la vitesse de sédimentation des diatomées est liée à leur taille, leur organisation, à leur état nutritif et par conséquent à leur croissance. Au cours des campagnes de 1994, la plus forte production journalière a toujours été obtenue au point distal du panache liée à l'augmentation de la pénétration de la lumière et, de ce fait, de la quantité de biomasse chlorophyllienne photosynthétiquement active. Mais, la plus forte productivité (production carbonée/biomasse chlorophyllienne), sur l'ensemble de la colonne d'eau, se situe au point médian du panache. C'est, également à ce point, que les taux de croissance sont les plus forts ce



qui laisse supposer que les cellules phytoplanctoniques y rencontrent les conditions optimales de leur développement. La stabilité des masses d'eau est encore suffisante pour maintenir les cellules en surface, à un bon niveau d'éclairement, déterminant, ainsi, une bonne photoadaptation des cellules. Le milieu étant encore riche en éléments nutritifs, l'activité photosynthétique et la croissance sont élevées et le demeurent jusqu'à ce qu'un élément nutritif devienne limitant. Les cellules tendent alors à sédimenter formant des maximums de chlorophylle en subsurface.

Au cours du transit des eaux dessalées, la nature de l'élément nutritif qui limite la production primaire évolue. Quelle que soit la saison, la hiérarchie de la limitation par les différents nutrilites est moins structurée dans les eaux du panache que dans les eaux typiquement marines. Au point proximal du panache de la Seine ( $S < 28$  PSS), le silicium apparaît être, quelle que soit la période de l'année étudiée, le premier facteur potentiellement limitant de la production primaire, même si en juin, la limitation par le phosphore en est voisine. Au point distal ( $S \# 32$  PSS), c'est le phosphore qui est le principal facteur potentiellement limitant de la croissance phytoplanctonique même si, l'azote joue un rôle voisin. Dans les eaux intermédiaires ( $\# 33$  PSS), le silicium est encore l'élément le plus limitant au printemps, mais au cours des saisons suivantes et au fur et à mesure que la dilution avec les eaux marines augmente, c'est l'azote qui devient très nettement le premier facteur limitant de la production phytoplanctonique.

L'impact de la déficience nutritive sur la composition phytoplanctonique intervient essentiellement au niveau de la densité cellulaire des principales espèces représentées dans les cultures. Généralement, quand l'azote ou le phosphore sont les facteurs limitant la croissance d'une population, leur absence peut favoriser le développement de certaines espèces comme *Asterionella glacialis* ou *Skeletonema costatum* aux dépens des autres. Par contre, même si le silicium n'est pas limitant dans le milieu naturel, son absence dans le milieu de culture réduit la densité cellulaire de toutes les espèces dominantes.

La technique des bioessais a permis d'identifier l'élément nutritif qui aurait limité le développement phytoplanctonique dans une masse d'eau donnée si celle-ci n'avait pas été soumise à une dilution progressive avec les eaux marines. C'est une réponse statique à un phénomène dynamique, du moins dans le panache de la Seine. Cette technique a, cependant, permis d'acquérir deux certitudes: quelle que soit la saison, les nitrates ne sont jamais limitants dans le panache et toujours limitants en milieu marin. Ces résultats sont confirmés par ceux obtenus in situ (L'Helguen et Le Corre, 1995).

Grâce à l'expérimentation, on a pu mettre en évidence un comportement différent des populations phytoplanctoniques, originaires soit du panache soit des eaux homogènes, à l'égard de l'assimilation des éléments nutritifs.

- Dans le panache, les cellules transitent dans des eaux toujours enrichies et adaptent leur métabolisme aux fortes concentrations d'éléments nutritifs. Indépendamment du point proximal, très perturbé, le taux d'assimilation de l'azote

diminue en même temps que la dilution des eaux dans les eaux marines augmente et que les concentrations en nitrates diminuent. La comparaison des résultats obtenus in situ et dans les bioessais montre, toutefois, que les taux d'assimilation in situ sont voisins des taux maximums. Le quota azoté des cellules seraient, par conséquent, proches de la saturation ( $Q_{max}$ ).

- Dans le milieu homogène où les concentrations en sels nutritifs ne dépendent plus directement des apports de la Seine mais du stock hivernal, le milieu est relativement appauvri, notamment après la consommation phytoplanctonique printanière. Les cellules s'adaptent en augmentant leur taux d'assimilation aux faibles concentrations et leur taux d'absorption maximum est atteint pour des concentrations en nitrates inférieures à celles observées pour les cellules du panache.

Parmi l'ensemble des études effectuées sur la Baie de Seine, cette étude a permis de définir clairement la structure horizontale et verticale du panache liée à la dilution des eaux douces dans les eaux marines. La structure physique détermine la structure chimique à laquelle sont associées directement la distribution et l'abondance du phytoplancton. Ainsi, dans les eaux à faible salinité (< 30PSS), les maximums de biomasse phytoplanctonique se situent rarement en surface mais sur ou en dessous de la pycnocline. Cette distribution originale est liée à une forte sédimentation des cellules qui tendent en conséquence à enrichir fortement le sédiment en matière organique. Ce phénomène peut également s'observer, en été, au point distal du panache. L'eutrophisation du système ne conduit, donc, pas à une exportation horizontale de la matière organique dans les eaux de la Manche mais à une exportation verticale qui enrichit le sédiment sous-jacent au panache.

## REFERENCES

- Agoumi, A., 1985 -Modélisation de l'écosystème pélagique en Manche. Etude de l'influence des phénomènes physiques sur le système planctonique. Thèse de doctorat d'état, Novembre 1985, Université de Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- Aminot, A., Kerouel, R., Mauvais, J.L., 1986.- Les éléments nutritifs en Baie de Seine. in "La Baie de Seine (GRECO-MANCHE)" IFREMER (Ed.), Actes de Colloques n°4, Université de Caen, 24-26 avril 1985, p.289-296.
- Avoine, J., et L.Crevel, 1986. - Influence des apports fluviaux en Baie de Seine. in "La Baie de Seine (GRECO-MANCHE)" IFREMER (Ed.), Actes de Colloques n°4, Université de Caen, 24-26 avril 1985, p.125-134.
- Caperon, J., 1968. - Population growth response of *Isochrysis galbana* to variable nitrate environment. *Ecology*, 49, 866-872.
- Collos, Y. et G. Slawyk, 1980. - Nitrogen uptake and assimilation by marine phytoplankton. In: "Primary productivity in the sea", P.J. Falkowski ed., Plenum Press, New-york, 195-211.
- COB, 1979.- Baie de Seine, campagnes THALIA, mai 1978. Présentation des résultats. Rapport d'activité du Centre Océanologique de Bretagne, Département "Environnement littoral et gestion du milieu marin"; 190p.
- COB-CNEXO, 1981. - Campagnes Ecomanche I-II. Etat de référence écologique de la Manche; 12-24 mai 1978 - 11-23 juin 1979. Publs CNEXO, Ser. Result. *Campagnes Mer*, 21, 119p.
- Crével, L., 1983. - Contribution à l'étude de la dynamique sédimentaire dans la partie nord-orientale de la Baie de Seine. Thèse de 3ème cycle, Caen, 164p.
- Droop, M.R., 1968.- Vitamin B12 and marine ecology: the kinetics of uptake, growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48, 689-733.

- Dugdale, R.C., Jones, B.H. Jr, MacIsaac, J.J., Goering, J.J., 1981 - Adaptation of nutrient assimilation. in "Physiological bases of phytoplankton ecology", T. Platt ed., *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* , 210, p. 234-250.
- Fasham, M.R.J., Holligan, P.M., Pugh, P.R.- 1983. - The spatial and temporal development of the spring phytoplankton bloom in the Celtic Sea, April 1979. *Prog. Oceanogr.* , 12, 87-145.
- Guillaud, J.F., 1993.- Les apports en sels nutritifs dans l'estuaire de la Seine. Rapport interne IFREMER-DEL /93.04 / Brest, 32p.
- Guillaud, J.F., Monbet, Y., Romana, A., 1978. - Interprétation des résultats du Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin. Première phase. Point d'appui: Baie de Seine. Rapport CNEXO, février 1978, 85p.
- Jeffrey, S.W., 1981. - An improved thin-layer chromatographic technique for marine phytoplankton pigments. *Limnol. Oceanogr.* , 26, 191-197.
- Kérouel, R., Aminot, A., Cann, P., 1994 - Les nutriments en Baie de Seine. In "Eutrophisation des écosystèmes côtiers et cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphore", A. Ménesguen (rapporteur), rapport PNOG, 9-66.
- Le Hir, P., Salomon, J.C., Le Provost, C. Chabert d'Hières, G., Mauvais, J.L., 1986. - Approche de la circulation résiduelle en Baie de Seine. in "La Baie de Seine (GRECO-MANCHE)" IFREMER (Ed.), Actes de Colloques n°4, Université de Caen, 24-26 avril 1985, p.63-72.
- L'Helguen, S. et P. Le Corre, 1995. - Etude des flux d'absorption des nitrates et de l'ammonium par le phytoplancton dans le panache de la Seine. Rapport de contrat universitaire CR9 - 94 2 43 2402, 17 p.
- Lorenzen, C.J., 1966. - A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep - Sea Res.* , 13, 223-227.
- Maestrini, S., Bonin, D.J. et Droop, M.R., 1984. - Phytoplankton as indicators of sea water quality: bioassay approaches and protocols. In "Algae as ecological indicators", *Acad. Press* , London, 71-132.

- Ménesguen, A., 1993. - Eutrophisation. Rapport d'activité, juin 1993. Programme National d'Océanographie Côtière., 7p.+ Figs.
- Ménesguen, A., Guillaud, J.F., Aminot, A. et T. Hoch, 1995.- Modelling the eutrophication process in a river plume: the Seine case study (France). *Ophelia*, 42, 205-225.
- Paulmier, G. et J.P. Joly., 1986. - Les phénomènes d'eaux colorées en Baie de Seine. in "La Baie de Seine (GRECO-MANCHE)" IFREMER (Ed.), Actes de Colloques n°4, Université de Caen, 24-26 avril 1985, p.477-483.
- Redalje, D.G. et E. A.Laws, 1981. - A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. *Mar. Biol.*, 62 (1), 73-79.
- Ryckaert, M., 1994. - Analyse des populations naturelles de phytoplancton en Baie de Seine (avril à juillet 1992). In "Eutrophisation des écosystèmes côtiers et cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphore", A. Ménesguen (rapporteur), rapport PNOC, 67-90..
- Smayda, T.J., 1970. - The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology*, 8, 353-414.
- Sournia, A., 1982. - Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.*, 57, 347-394.
- Steemann Nielsen, E., 1952. - The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. mer*, 17, 117-140.
- Steemann-Nielsen, E., 1962 - On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or at sea. *Int. Rev. CES anten Hydrobiol.*, 47, 333-338.
- Tréguer, P. et Le Corre, P., 1975. - Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (Utilisation de l'Autoanalyser II - Technicon), 2ème édition. Université de Bretagne Occidentale, Brest, 110 p.
- Utermöhl, H., 1931. - Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons (mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons). *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, 5 (2), 567-596.

- Videau, C., 1985.- Evolution printanière du phytoplancton en Manche Orientale (Synthèse bibliographique et analyse des données recueillies au cours des campagnes PLENUM). Rapport EDF HE /31- 85.20, 181p + Annexes.
- Videau, C., 1993. - Phytoplancton de la Baie de Quiberon et facteurs nutritifs limitant la production primaire. Rapport Cise Ouest, 92p.+ Annexes.
- Videau, C., 1994. - Facteurs limitant la production primaire en Baie de Seine- Résultats des campagnes Bioseine (1993). Rapport de contrat universitaire n° CR9 93 2 43 24 01 DEL/CMCN, 52p. + Figures et Annexes.
- Welschmeyer, N.A. et C.J. Lorenzen, 1984. - Carbon-14 labelling of phytoplankton carbon and chlorophyll *a* carbon: determination of specific growth rate. *Limnol. Oceanogr.* , 29 (1), 135-145.
- Yentsch, C.S. et Menzel, D.W., 1963. - A method for determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep - Sea Res.* , 10, 221-231.