

Impact de fertilisations à forte variabilité saisonnière et annuelle sur le phytoplancton d'un écosystème eutrophe

Écosystème eutrophe
Populations phytoplanctoniques
Fertilisation
Nutriments
Facteurs limitants

Eutrophic ecosystem
Phytoplankton communities
Fertilization
Nutrients
Limiting factors

Roger Delmas, Mohsen Hafsaoui, Stéphane Le Jehan, Bernard Quéguiner, Paul Tréguer
Programme Écorade, Institut d'Études Marines, 6, avenue Le Gorgeu, 29283 Brest
Cédex, France.

RÉSUMÉ

La fertilisation d'un écosystème eutrophe d'Europe occidentale (la rade de Brest, 180 km²) a été étudiée de 1979 à 1982. Ce milieu côtier semi-fermé, fortement soumis à l'influence des marées, reçoit des apports fluviaux riches en nutriments et en matières organiques dissoutes, d'origine naturelle ou anthropique, et qui se caractérisent par une grande variabilité saisonnière et interannuelle, induisant d'importantes fluctuations qualitatives et quantitatives des populations phytoplanctoniques. Cet écosystème, à faible degré de maturité, présente une production primaire élevée. Un modèle permet de simuler, en période printanière, l'assimilation des nitrates par les végétaux.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 81-85.

ABSTRACT

Effect of large seasonal and annual variable fertilizations on phytoplankton in an eutrophic ecosystem

The fertilization of an eutrophic ecosystem of Western Europe (the Bay of Brest, 180 km²) is observed from 1979 to 1982. Rich inputs in nutrients and dissolved organic matter flow into this semi-enclosed basin which waters are well mixed by the intensive action of tides. Natural and waste waters inputs are variable on a seasonal and annual scale; this induces large variations on the phytoplanktonic communities. This ecosystem presents high levels of primary production and low degree of maturity. By means of a model, the nitrate uptake by phytoplankton photosynthetic activity is simulated during spring 1980.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 81-85.

INTRODUCTION

Les écosystèmes marins les plus productifs sont ceux qui présentent une fertilisation permanente ou pluri-mensuelle des couches superficielles. Dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord et dans les eaux littorales, elle est essentiellement assurée par les fleuves, riches en nutriments. Ces apports, d'origine naturelle et anthropique qui peuvent atteindre des niveaux élevés et se caractérisent par leur variabilité, induisent d'import-

tantes fluctuations saisonnières et interannuelles sur l'évolution qualitative et quantitative des populations phytoplanctoniques. Le site choisi pour cette étude est la rade de Brest (180 km²), située à l'extrémité de l'Europe occidentale (fig. 1). Ce milieu naturel semi-fermé est un lieu d'interactions marines et terrestres où la marée (à fluctuations journalières et bihebdomadaires) joue un rôle déterminant dans le renouvellement rapide du milieu. Nous présentons les résultats et interprétations mis en évidence de 1979 à 1982 dans le cadre du programme pluridisciplinaire Écorade.

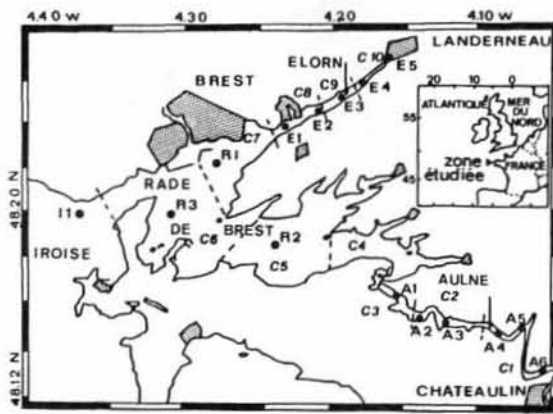


Figure 1
Localisation de la zone d'études.
Localization of the studied area.

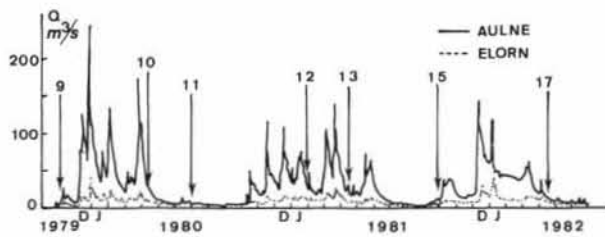


Figure 2
Variabilité des débits des deux principaux fleuves (Aulne et Elorn).
Variability of the rivers flows (Aulne and Elorn).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Stratégie de l'étude

Cet écosystème est étudié à partir de l'évolution bimensuelle des paramètres physiques, chimiques et biologiques à une station de référence (R3, fig. 1) à coefficient de marée constant (80). Quatre campagnes saisonnières de 5 jours permettent de décrire les apports fluviaux (fleuves Aulne et Elorn), les échanges avec l'Iroise et les transferts salins à travers 10 compartiments. Les printemps 1981 et 1982 ont fait l'objet de mesures plus nombreuses.

Prélèvements et analyses

Paramètres physiques et chimiques

Température, chlorosité (et salinité), oxygène, sels nutritifs, matières organiques dissoutes, matières en suspension. Méthodes référencées dans Delmas et Tréguer (1982), Le Jehan (1982).

Données météorologiques

Heures d'ensoleillement et précipitations (Météorologie Nationale); rayonnement incident en $J \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ (INRA), débits fluviaux (DII, Nantes).

Paramètres biologiques

Chlorophylle et phéophytine, production primaire (^{14}C *in situ* simulé, 1/2 jour solaire), densités cellulaires, biomasse zooplanctonique (méthodes référencées dans Quéguiner, 1982).

Expérimentations

Échanges d'adsorption-désorption pour les orthophosphates, selon Delmas et Tréguer (1982). Recherche des facteurs limitants (azote, phosphore, silicium, métaux, vitamines) selon Hafsaoui (1981).

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION

Les apports fluviaux nutritifs et organiques

La fertilisation naturelle de l'écosystème est principalement assurée par les apports fluviaux, très variables à l'échelle saisonnière et interannuelle (fig. 2). Dans l'Aulne, teneurs en éléments nutritifs et débits sont corrélés; elles atteignent leur maximum en hiver: $500 \text{ matg N} \cdot \text{m}^{-3}$ en nitrates, niveau analogue à celui des grands fleuves français. A cette évolution naturelle se superpose, dans le bassin Nord (fig. 1) l'impact des rejets anthropiques (urbains et industriels): un excédent d'azote minéral total dissous de 20 à 30 % y est mesuré. La rade de Brest reçoit par ailleurs des apports élevés en matière organique dissoute et notamment en azote (15 à 25 % du stock total dissous). En raison de l'intensité des échanges avec les eaux salines du plateau continental, la rade de Brest reste cependant un milieu essentiellement marin (les salinités sont supérieures à 30 ‰). L'activité biologique saisonnière a deux conséquences particulières sur le cycle de l'azote. En accord avec Maestrini *et al.* (1982) au printemps et en été, l'azote peut être assimilé par le phytoplancton sous forme nitrique et ammoniacale malgré les teneurs élevées en ammonium (nettement supérieures à $1 \text{ matg} \cdot \text{m}^{-3}$). A la fin de l'été et en automne l'urée, les nitrites et surtout l'ammonium s'accumulent. On peut observer, en rade et dans les estuaires, des teneurs de 2 à $70 \text{ matg N-NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-3}$. Des phénomènes analogues ont pu être observés en Europe occidentale (Mackay, Leatherland, 1976). Dans un site aquacole, comme la rade de Brest, il peut présenter de réels dangers.

Échanges aux interfaces liquide-solide, eau douce-eau marine

Deux processus principaux contribuent à la régulation des teneurs en éléments chimiques « réactifs » dans le milieu fluide et au renouvellement des eaux estuariennes. Les échanges adsorption-désorption « tamponnent » le milieu en phosphore (teneurs inférieures à $1 \text{ matg} \cdot \text{m}^{-3}$). Malgré le déséquilibre apparent des rapports N/P dans le milieu (N/P = 30 au début du bloom) le phosphore n'est pas, en général, un facteur limitant de la croissance phytoplanctonique en rade de Brest. Les sédiments des deux principaux estuaires ne sont pas actuellement saturés en phosphates (saturation

à $80 \text{ matg P.kg}^{-1}$). Les courants de marée permettent un brassage périodique semi-diurne (cycle de 12 h 15 ; marnage pouvant atteindre 8 m en vives-eaux) assurant un excellent échange eau-atmosphère : les eaux de la rade sont pratiquement saturées en oxygène en hiver ; de même les sursaturations transitoires au printemps ne dépassent pas 130 %. L'action de la marée permet également le renouvellement rapide du milieu par les eaux marines de l'Iroise.

Évolution des nutriments en période de floraison printanière : simulation de la consommation des nitrates ; facteurs limitants de la croissance du phytoplancton

La distribution des nutriments, des estuaires à l'Iroise, résulte, pour une bonne part, du mélange des eaux douces et des eaux marines. A cette évolution « conservatrice » se superpose, en période de floraison printanière, l'effet de l'assimilation phytoplanctonique. Cette évolution a été simulée au printemps 1980 (Delmas, Tréguer, 1982) par un modèle d'échanges entre 10 compartiments (fig. 1). Le taux de renouvellement à chaque marée est de $1/35$ à $1/25$ du volume de la rade à pleine mer. Appliqué aux sels nutritifs (nitrates) ce modèle de calcul permet de simuler l'évolution conservative et d'estimer les vitesses d'assimilation de l'azote par le phytoplancton (environ $0,06 \text{ matg N.m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$; fig. 3). En période printanière et estivale, Hafsaoui (1981), à partir d'expériences d'enrichissements de communautés phytoplanctoniques naturelles, a pu mettre en évidence l'importance de l'azote comme facteur limitant de la production primaire. L'impact des métaux-traces a été testé (Zn, Cu, Mn, Fe, Co, Ni). Le rôle inhibiteur du zinc, à une concentration de 30 mg.m^{-3} (4 fois les teneurs en rade) et du cuivre, à des taux de 20 mg.m^{-3} (10 fois les teneurs moyennes en rade) a été mis en évidence.

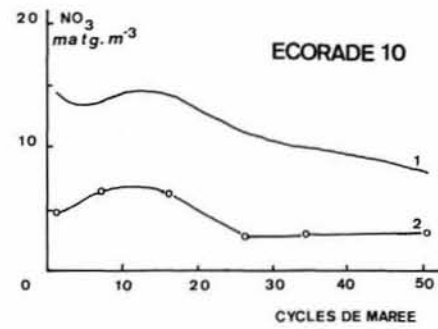


Figure 3

Simulation de l'évolution conservatrice (1) et non conservatrice (2) des nitrates en rade de Brest au cours du printemps 1980.

Conservative (1) and non conservative (2) evolution of nitrate simulated by means of a model (rade de Brest, spring 1980).

Évolution saisonnière et annuelle des populations phytoplanctoniques et de la production primaire

L'évolution saisonnière du phytoplancton est fortement liée à la fertilisation de l'écosystème par les apports fluviaux. Toutefois, la rade garde du fait du renouvellement rapide des eaux par la marée, un caractère marin apparaissant nettement dans la taxinomie du phytoplancton, ce qui la distingue des écosystèmes nordiques du type « Mer Baltique ». Alors que le nanoplancton varie très peu (de 10^5 à 10^6 cellules/l environ) le microplancton présente une amplitude de variations bien plus importante : de quelques milliers à plusieurs millions de cellules/l (fig. 4). L'étude de la succession des espèces montre la grande variabilité des phénomènes de floraisons : elles ne se produisent pas à la même époque d'une année à l'autre et se caractérisent par des espèces dominantes différentes (tableau). La grande variabilité des facteurs climatiques a pour conséquence d'empêcher la maturation de l'écosystème. On assiste

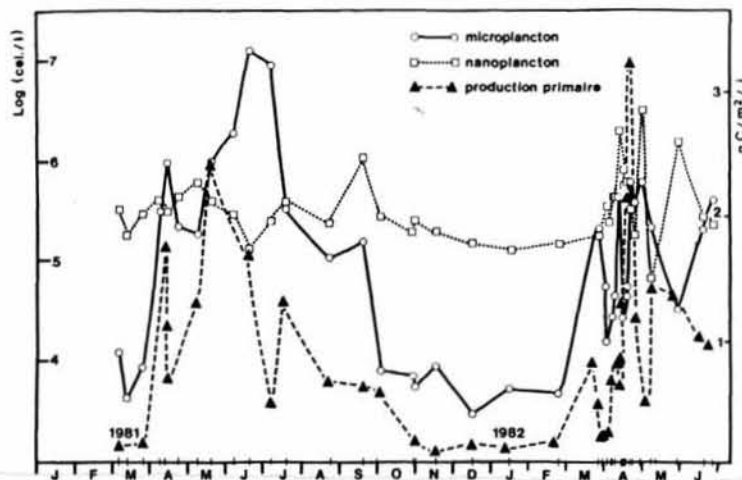


Figure 4

Évolution saisonnière des concentrations cellulaires du phytoplancton (nanoplancton et microplancton) pour la période 1981-1982. Évolution saisonnière de la production primaire au cours de la période 1981-82.

Seasonal evolution of phytoplanktonic cells numbers (nanoplankton and microplankton) during the years 1981-1982.

Seasonal evolution of primary production during the years 1981-1982.

Tableau

Caractéristiques des principales phases de succession des espèces microplanctoniques (espèces dominantes et concentrations cellulaires maximales).

Characteristic features of seasonal changes in microplanktonic species composition (dominant species and highest cells numbers).

Période	Espèces dominantes	Concentrations maximales observées
Période hivernale 1981-1982 octobre à mars	<i>Nitzschia longissima</i> <i>Skeletonema costatum</i> <i>Phaeodactylum tricornerutum</i>	3 000 cel./l 1 000 cel./l 4 000 cel./l
Période printanière avril 1981	<i>Lauderia annulata</i>	800 000 cel./l
Juin 1981	<i>Chaetoceros sociale</i>	12 000 000 cel./l
Période estivale juillet-août 1981	<i>Rhizosolenia delicatula</i> <i>Rhizosolenia fragilissima</i> <i>Rhizosolenia pungens</i> <i>Nitzschia seriata</i>	20 000 cel./l 20 000 cel./l 70 000 cel./l 100 000 cel./l
Septembre 1981	<i>Rhizosolenia delicatula</i> <i>Chaetoceros curvisetum</i>	100 000 cel./l 20 000 cel./l
Mars 1982	<i>Skeletonema costatum</i>	110 000 cel./l
Période printanière avril 1982	<i>Rhizosolenia delicatula</i> <i>Chaetoceros curvisetum</i> <i>Chaetoceros sociale</i> <i>Cerataulina pelagica</i>	320 000 cel./l 180 000 cel./l 200 000 cel./l 150 000 cel./l
Juin 1982	<i>Chaetoceros sociale</i> <i>Chaetoceros debile</i> <i>Nitzschia seriata</i> <i>Thalassiosira cf. fallax</i>	20 000 cel./l 40 000 cel./l 180 000 cel./l 100 000 cel./l

se traduit par un pic de production. Des valeurs élevées ont été mesurées : $1,7 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ en avril 1981 au cours du développement de *Lauderia annulata*; $2,4 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ au cours de la floraison de *Chaetoceros sociale*; $1,3 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ en juillet 1981 pour le développement de *Rhizosolenia delicatula*; $3,2 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ en avril 1982 pour *Chaetoceros sociale*. La rade de Brest se situe ainsi à un niveau de production élevé : de l'ordre de $300 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Cette forte production est en relation directe avec l'intensité de la fertilisation, cause de la faible maturité des populations (Margalef, 1960). Les apports successifs de nutriments d'origine fluviale alliés à un renouvellement rapide des eaux par la marée permettent le maintien de populations à taux de production primaire élevé. De même, la biomasse zooplanctonique subit indirectement l'influence des facteurs climatiques, avec un décalage d'une quinzaine de jours par rapport aux floraisons. Des valeurs élevées, avoisinant 120 mg de poids sec. m^{-3} en fin d'avril 1981, ont été mesurées. La rade de Brest présente un niveau élevé, tant en production secondaire qu'en production primaire.

Variabilité à court et moyen termes en période de floraison printanière

L'approche des phénomènes de variabilité à court terme a été effectuée au cours d'une station fixe de 36 h, réalisée les 13 et 14 avril 1981, en période de floraison printanière (fig. 5). Durant cette étude les caractéristiques physico-chimiques de l'eau de fond présentent de faibles variations ; par contre, l'eau de surface évolue (en salinité et en nitrates) parallèlement à l'onde de marée. Aux basses mers, correspondent une baisse de salinité et une augmentation des teneurs en nitrates traduisant la fertilisation du milieu par les apports d'eaux douces. L'oscillation des paramètres physico-chimiques semble influencer l'évolution des teneurs en chlorophylle *a*, mais il semble douteux qu'elle soit la seule cause de variation de ce paramètre car des concentrations élevées sont observées dans l'eau de fond. Ceci peut être expliqué par la sédimentation du phytoplancton, d'autant que la période d'échantillonnage est marquée par de faibles coefficients de marée. Ces résultats soulignent l'incertitude des mesures ponctuelles pour l'étude d'un suivi saisonnier : les teneurs en chlorophylle *a* varient de $2,5$ à 60 mg.m^{-3} au fond et de 10 à 45 mg.m^{-3} en surface. Les mesures réalisées au cours du printemps 1982 permettent d'expliquer le déclenchement des floraisons. En début de période productive, la succession des espèces est directement influencée par la variation rapide des facteurs physico-chimiques : fertilisation par les eaux douces et apports directs des précipitations, rayonnement solaire incident, température de l'eau. La floraison de *Skeletonema costatum*, à la fin du mois de mars 1982 se produit après de fortes précipitations, en période de crue et d'intense rayonnement solaire. Au cours du mois d'avril, le premier développement de *Rhizosolenia delicatula* est lié à une augmentation brutale de l'énergie incidente. Le rayonnement demeure pratiquement constant durant

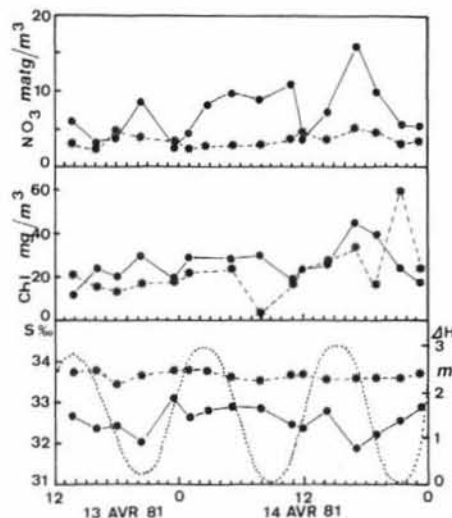


Figure 5

Évolution à court terme des paramètres physico-chimiques au cours de la floraison printanière en avril 1981 (S : salinité ; NO_3 : nitrates ; Chl *a* : chlorophylle *a* ; Δh : variation du marnage), en surface (●) et au fond (*).

Short term variations of physical and chemical parameters during the spring outburst, April 1981 (S : salinity ; NO_3 : nitrate ; Chl *a* : chlorophyll *a* ; Δh : variation of the tidal level), in surface waters (●) and sub-superficial waters (*).

en effet à des floraisons « à répétition » (fig. 4) dont le déclenchement est étroitement lié à la fertilisation par les apports fluviaux. Ces constatations s'appliquent aussi à la production primaire (fig. 4) : chaque floraison

tout le mois d'avril et la seconde floraison importante (*Chaetoceros sociale*) coïncide avec une augmentation de la température de l'eau de 10,5 à 11 °C. Il semble que les différences de sensibilité des espèces vis-à-vis des facteurs agissent directement sur le déclenchement des premières floraisons.

CONCLUSION

Malgré son caractère semi-fermé, la rade de Brest se caractérise par une prédominance de l'influence marine et un renouvellement rapide de ses eaux. A cet égard, elle se différencie nettement des écosystèmes du type fjords, lochs ou Mer Baltique. Sa fertilisation est assurée par des apports fluviaux et les rejets anthropiques ne paraissent pas perturber actuellement le premier niveau trophique. Sa production primaire, comparée aux écosystèmes analogues des zones tempérées, est élevée (près de 300 g C.m⁻².an⁻¹). La grande variabilité des apports provoque cependant de très larges fluctuations des communautés phytoplanctoniques et induit une sensibilité de l'écosystème se traduisant par une absence de maturité des populations.

RÉFÉRENCES

- Delmas R., Tréguer P.**, 1983. Évolution saisonnière des nutriments dans un écosystème eutrophe d'Europe occidentale (la rade de Brest). Interactions marines et terrestres, *Oceanol. Acta*, **6**, 4, 345-356.
- Hafsaoui M.**, 1981. Recherche des facteurs contrôlant le développement du phytoplancton en rade de Brest (programme Écorade), *DEA, Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 1-22.
- Le Jehan S.**, 1982. Contribution à l'étude des matières organiques et nutritives dissoutes dans deux écosystèmes eutrophes : cycle de l'azote, du phosphore et du silicium, *Thèse Spéc., Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 236 p.
- Mackay D. W., Leatherland T. M.**, 1976. Chemical processes in an estuary, in : *Estuarine chemistry*, edited by E. D. Burton and P. S. Liss, Academic Press, London, 185-218.
- Maestrini S., Robert J. M., Truquet I.**, 1982. Simultaneous uptake of ammonium and nitrate by oyster-pond algae, *Mar. Biol. Lett.*, **3**, 143-153.
- Margalef R.**, 1960. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton, in : *Perspectives in marine biology*, edited by A. A. Buzzati Traverso, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 323-349.
- Quéguiner B.**, 1982. Variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis aux effets des marées : la rade de Brest, *Thèse Spéc., Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 123 p.

