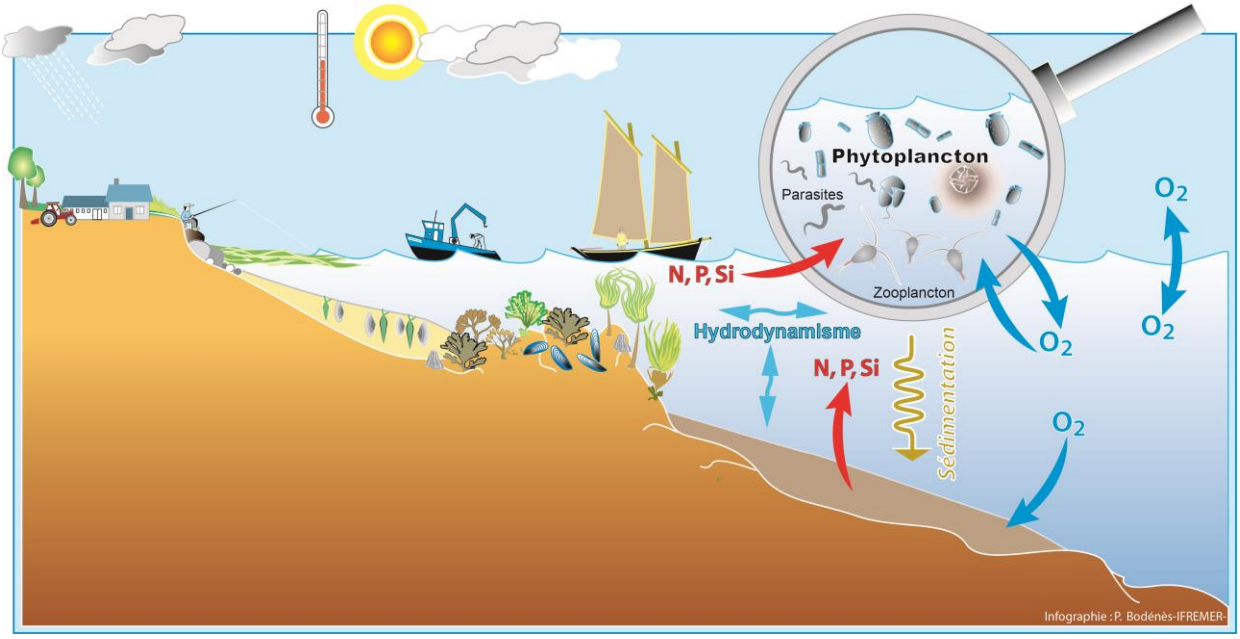
Modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers

Application à l'eutrophisation et aux proliférations d'algues toxiques

Mémoire d'habilitation à diriger des recherches

Annie Chapelle



Soutenance le 8 décembre 2016

Rapporteurs :

Jean-Christophe Poggiale : professeur à l'Université d'Aix-Marseille

Laure Guillou : directrice de recherche au CNRS, Station biologique de Roscoff.

Philippe Pondaven : maître de conférences à l'Université de Bretagne Occidentale.

Examinateurs :

Valérie Mesnage : maître de conférences à l'université de Normandie.

Geneviève Lacroix : maître de recherche au Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Bruxelles.

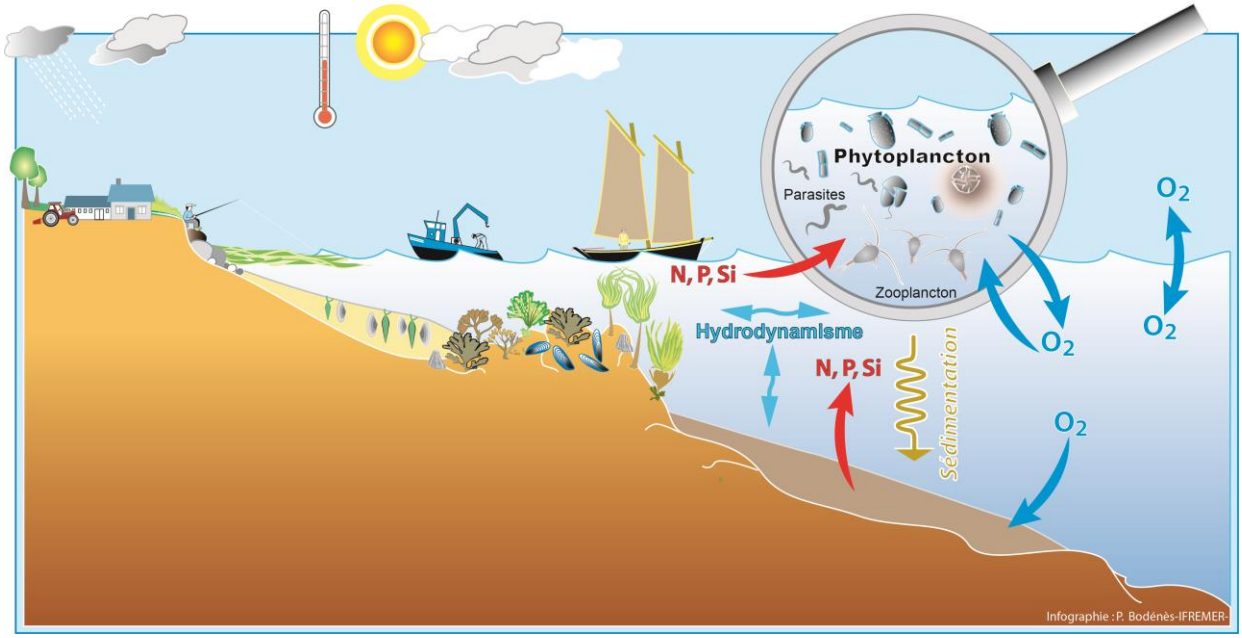
Philippe Souchu : cadre de recherche à Ifremer, laboratoire Environnement Ressources Morbihan-Pays de Loire.

Modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers

Application à l'eutrophisation et aux proliférations d'algues toxiques

Mémoire d'habilitation à diriger des recherches

Annie Chapelle



Soutenance le 8 décembre 2016

Rapporteurs :

Jean-Christophe Poggiale : professeur à l'Université d'Aix-Marseille

Laure Guillou : directrice de recherche au CNRS, Station biologique de Roscoff.

Philippe Pondaven : maître de conférences à l'Université de Bretagne Occidentale.

Examinateurs :

Valérie Mesnage : maître de conférences à l'université de Normandie.

Geneviève Lacroix : maître de recherche à l'institut royal des sciences naturelle de Belgique, Bruxelles.

Philippe Souchu : cadre de recherche à Ifremer, laboratoire Environnement Ressources Morbihan-Pays de Loire.

Préambule

« *N'y allons pas par quatre chemins : il est difficile de trouver sujet plus important que le plancton. Si le plancton meurt, l'océan meurt. Et si l'océan meurt, nous mourons aussi. Ce n'est pas plus compliqué. Pourtant, qui, hormis les biologistes, se soucie de ce monde fugace qui dérive au gré des courants marins ? Qui se préoccupe du plancton ?* » Stéphane Foucart, magazine du *Monde* 19/05/16

Et bien pas forcément grand monde ! Le phytoplancton étant, du fait de sa taille minuscule, invisible aux yeux de tous.

Il a fallu l'invention du microscope pour le découvrir. Et une bonne dose de curiosité. Dès le XIXème siècle, les biologistes ont commencé à décrire les nouvelles espèces observées. Aujourd'hui, restent de magnifiques illustrations, ainsi qu'une classification qui sert de base à la taxinomie actuelle, Figure 0-1.

Les techniques, depuis le microscope optique, ont évolué et l'observation et la classification du phytoplancton de nos jours concernent les détails de son ultrastructure (microscope électronique), nous plongeant encore plus profondément dans cet univers microscopique, Figure 0-2.

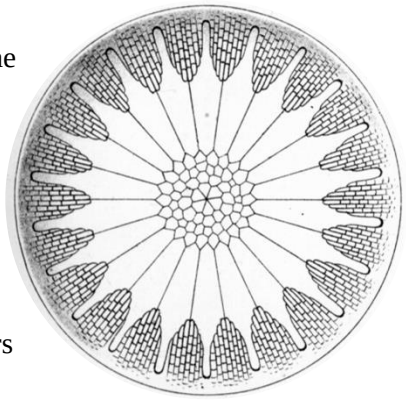


Figure 0-2 : Formes artistiques de la nature, Haeckel, 1904

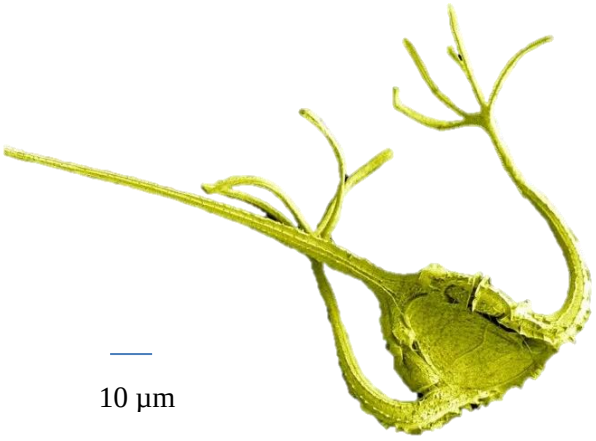


Figure 0-1 : *Ceratium ranipes*, Sardet, *Chroniques du plancton*

.

Avec la découverte de l'ADN, support de l'information génétique d'une espèce (Watson et Crick, 1953), une nouvelle vision du monde du vivant est apparue. Chaque espèce ou plutôt chaque unité taxonomique opérationnelle (otu), peut alors être décrite par une partie de son code barre ADN ou ARN, Figure 0-3.

Figure 0-3 : Hélice d'ADN

Si les scientifiques s'approprient ces progrès techniques pour faire évoluer la science, il leur faut du temps (le temps du développement de la technique, celui de la validation de leurs observations par eux-mêmes et par leurs pairs). Un délai plus grand encore s'observe en ce qui concerne l'information du public, même avec tous les moyens de communication disponibles aujourd'hui. Former, informer, éduquer sont aussi les rôles du scientifique pour ne pas laisser la science dans la seule sphère de la recherche. Un filet à plancton, un microscope portatif, une demi-journée dans une école et le tour est parfois joué.

« Nous allons examiner des algues dans l'eau de l'étang aujourd'hui. Van Leeuwenhoek[1] a été le premier homme à voir ce que tu vois aujourd'hui. Ce qu'il a découvert était inimaginable.

Bon-Papa déballa le microscope.

– Maintenant choisis ta goutte d'eau.
– N'importe laquelle ? Il y en a tellement, c'est difficile de choisir ! demandai-je.

Je laissai tomber une goutte sur une lame de verre.

– Beurk ! m'écriai-je.
– Je suppose que tu vois tes premières créatures microscopiques. Platon dit que toute science commence par l'étonnement.
– Mon Dieu !

Une chose garnie d'un tas de poils minuscules passa à toute vitesse. Des ombres délicates, vaporeuses, fantomatiques voletaient. C'était chaotique, c'était sauvage, c'était… ce que j'avais vu de plus étonnant de toute ma vie. »

Calpurnia, Jacqueline Kelly

Aujourd'hui, l'étude du phytoplancton est bien ancrée dans différentes disciplines. En écologie, la place du phytoplancton est reconnue comme cruciale : producteur primaire, support des réseaux trophiques aquatiques, source de biodiversité. Outre son intérêt scientifique, les interactions qu'il entretient avec les activités humaines (aquaculture, pêche, santé) en font aussi un objet d'études appliquées.

Ayant démarré mon activité de recherche dans un lieu historique de l'étude du phytoplancton, la station zoologique de Villefranche-sur-Mer, édifiée à la fin du XIXème siècle par A. de Korotneff, j'ai pu durant ces quelques dizaines d'années, en grande partie passées à Ifremer, approfondir le sujet. Guidée par mes premiers « maîtres », Paul Nival puis Alain Ménesguen, c'est par la modélisation que j'ai choisi de regarder le phytoplancton et les relations qu'il tisse avec les autres composantes des écosystèmes côtiers. Pourquoi la modélisation ? Et bien simplement, je crois que cette méthode présentait à mes yeux deux atouts : le premier, technique, confortait le goût que j'avais à la fois pour l'écologie et les mathématiques et, le second, parce que le modèle est un outil intégrateur qui permet d'avoir une vision générale du fonctionnement d'un écosystème et d'aller à l'essentiel, c'est-à-dire simplifier autant qu'il est possible tout en restant juste. Un peu à la manière de M. Palomar (Italo Calvino)…

« Dans la vie de M. Palomar, il y eut une époque où il suivait cette règle : premièrement, construire dans son esprit un modèle, le plus parfait, le plus logique, le plus géométrique possible ; deuxièmement, vérifier si le modèle s'adapte aux cas pratiques que l'on peut observer dans l'expérience ; troisièmement, apporter les corrections nécessaires pour que le modèle et la réalité coïncident. La construction était en somme pour lui un miracle d'équilibre entre les principes (laissés dans l'ombre) et l'expérience (insaisissable). (…)
Le modèle est par définition ce où il n'y a rien à changer, ce qui fonctionne parfaitement ; tandis que nous voyons bien que la réalité ne fonctionne pas et s'effrite de partout ; il ne reste donc qu'à l'obliger à prendre la forme du modèle, de bon ou de mauvais Mais si le modèle ne réussit pas à transformer la réalité, la réalité devrait réussir à transformer le modèle.
La règle de M. Palomar s'était transformée petit à petit : il lui fallait maintenant une grande variété de modèles pour trouver celui qui conviendrait le mieux à une réalité qui, à son goût, était toujours faite de plusieurs réalités différentes, dans le temps comme dans l'espace. »

Le modèle des modèles, Italo Calvino, *Palomar*

[1] Antony Van Leeuwenhoek : drapier néerlandais de la fin du XVIIème siècle, il a développé les premiers microscopes et les premières observations de micro-organismes.

Ce manuscrit est une synthèse de mes activités de recherche. Il décrit tout d'abord, chapitre 1, les principes de modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers, principes que j'ai suivis et développés durant ces presque trente ans d'activité de recherche. Il n'a pas pour objectif d'être exhaustif et une littérature abondante existe pour y trouver les détails ou raffinements aussi bien dans la technique de modélisation que dans ses développements.

Le chapitre 2 est un sujet que j'ai commencé à aborder dès ma thèse de doctorat : l'étude de l'eutrophisation et en particulier la place du phytoplancton dans les manifestations de l'eutrophisation. Les questions abordées par la modélisation de l'eutrophisation sont : comment apparaît l'eutrophisation, quelles en sont les causes, comment peut-on réduire au mieux ses impacts.

J'ai, dans le chapitre 3, approché en particulier la problématique des proliférations de phytoplancton toxique, la modélisation ayant pour but de comprendre quels sont les mécanismes qui contrôlent le développement d'une espèce toxique au sein de la communauté du phytoplancton, et d'évaluer le risque d'efflorescence toxique.

Ces deux thématiques ont été à la fois des enjeux de recherche mais aussi des sujets à forte demande sociétale et c'est tout au long de ma carrière que j'ai ainsi travaillé en lien avec la société, écoutant ses questionnements, essayant d'y répondre et communiquant sur ma recherche. C'est l'objet du chapitre 4.

Enfin, ce cheminement m'amène aujourd'hui à aborder de nouvelles perspectives de recherche, chapitre 5, en lien avec les problématiques actuelles de la société, le développement des techniques et surtout dans le cadre d'un projet d'équipe Ifremer. Il s'agit d'évaluer comment les changements globaux, anthropiques et climatiques, impactent ou pourront impacter les microalgues toxiques au sein du réseau trophique côtier, en termes de diversité, de dynamique, de biogéographie et de flux biogéochimiques.

Et pour conclure ce préambule, je souhaiterais remercier :

- Les membres du jury qui ont accepté de m'accompagner pour cette habilitation à diriger des recherches ;
- Les relecteurs et relectrices de ce document, ils m'ont été d'une grande aide ;
- L'Université de Bretagne Occidentale pour avoir accepté ma soutenance ;
- Le laboratoire Pelagos d'Ifremer avec qui j'ai pu travailler dans la joie et la collaboration et qui a contribué à enrichir chaque jour ma vision de l'écosystème pélagique (lui et bien d'autres Ifremeriens aussi, bien sûr) ;
- Les étudiant(e)s que j'ai encadrés, à qui je souhaite bonne route dans leur vie professionnelle et leur vie tout simplement ;
- Mes amis, mes amies, ma famille à qui j'ai longuement parlé du phytoplancton et qui ont toujours écouté avec émerveillement ;

Merci à tous ceux qui m'ont fait confiance, à un moment de ma vie.

Trugarez d'hon holl re o deus lakaet o fiziañs ennon e mare pe vare eus va buhez.

Contenu

Préambule *3*

Contenu *7*

Liste des figures *9*

Liste des tables *12*

1 Quelques notions de modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers *13*

1.1 Le phytoplancton **13**

1.1.1 Le phytoplancton : un maillon clé dans les flux de matières 13
1.1.2 Le phytoplancton : poumon de la planète et pompe biologique pour le carbone 14
1.1.3 Le phytoplancton : un océan de diversité 14
1.1.4 Le phytoplancton, cycle de vie et niche écologique 16

1.2 Le phytoplancton, un risque pour l'homme dans les écosystèmes côtiers ? **17**

1.2.1 Les écosystèmes côtiers, des écosystèmes sensibles aux pressions anthropiques 17
1.2.2 Les proliférations phytoplanctoniques et l'eutrophisation 18
1.2.3 Les proliférations de microalgues toxiques 20

1.3 La modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers **26**

1.3.1 Définition et enjeux 26
1.3.2 La modélisation du phytoplancton en tant que flux de matière 27
1.3.3 Le phytoplancton dans un environnement en 3 dimensions 33
1.3.4 La modélisation de l'écosystème côtier et de ses interfaces 35
1.3.5 La modélisation de la diversité du phytoplancton 39
1.3.6 Des modèles statistiques pour décrire la niche écologique ou la phénologie d'espèces clés 43

2 La modélisation des proliférations de phytoplancton dans un contexte d'eutrophisation *45*

2.1 La modélisation de l'eutrophisation en baie de Vilaine **46**

2.1.1 Le modèle conceptuel et sa calibration 48
2.1.2 Les facteurs de contrôle des proliférations de phytoplancton et des hypoxies associées 49
2.1.3 La simulation de la crise anoxique de 1982 50
2.1.4 Le modèle, un outil pour tester des scénarios de restauration de la qualité de l'eau 51

2.2 La modélisation des crises anoxiques de la lagune de Thau **52**

2.2.1 Le modèle des malaïgues de Thau. Calibration sur la malaïgue de 1997 53
2.2.2 Simulation des crises anoxiques passées 55
2.2.3 Un modèle pour tester des aménagements afin de réduire les malaïgues 56
2.2.4 Vers un modèle généralisé pour l'étude des lagunes 56

3 La modélisation de la prolifération des microalgues toxiques *58*

3.1 La modélisation d'*Alexandrium minutum* **59**

3.1.1 Dynamique d'*A. minutum* et son contrôle par les facteurs environnementaux 59
3.1.2 Un modèle écophysiologique pour *Alexandrium minutum* 63
3.1.3 Un modèle d'A*lexandrium minutum* en compétition interspécifique 64

3.2 La dynamique de l'algue toxique *Pseudo-nitzschia* **68**

4 Le phytoplancton et la sphère citoyenne *72*

4.1 Communication vers les scolaires, les universitaires et le grand public 72

4.1.1 Former les professeurs du second degré 72
4.1.2 Un an d'échantillonnage participatif avec le collège des îles du Ponant 73
4.1.3 Vers le grand public 74

4.2 Communication dans le cadre de la recherche avec les gestionnaires du milieu 75

4.3 Expertise scientifique sur l'eutrophisation: HABs et eutrophisation, quels liens ? 76

4.3.1 Eutrophisation et abondance des Habs. 76
4.3.2 Eutrophisation et toxicité des Habs 78

4.4 Une communication à double sens : les sciences participatives 79

4.5 Quand les arts et la science se croisent 81

5 Perspectives 83

5.1 Modéliser la dynamique des microalgues toxiques dans un contexte de changements globaux. Effets des facteurs abiotiques 88

5.1.1 Effet de la température 88
5.1.2 Effets des autres paramètres, climatiques et anthropiques 89

5.2 Modéliser la dynamique des microalgues toxiques au sein du réseau trophique dans un contexte de changements globaux 90

5.2.1 Evaluer et modéliser la diversité phytoplanctonique 90
5.2.2 Evaluer et modéliser la diversité intraspécifique d'*A. minutum* 91

5.3 Modéliser le cycle de vie d'A. minutum dans un contexte de changements globaux 91

5.4 Généralisation - Conclusion 92

6 Curriculum vitae 93

6.1 Formation 93

6.2 Activité professionnelle 93

6.2.1 Chercheure en écologie et modélisation du phytoplancton et des algues toxiques 93
6.2.2 Responsable de projets 93
6.2.3 Responsable de laboratoire 94
6.2.4 Encadrement et Enseignement 95

6.3 Production scientifique 97

6.3.1 Publications 97
6.3.2 Rapports 98
6.3.3 Ouvrages 100
6.3.4 Colloques et Conférences (présentations, posters) 101

7 Bibliographie 104

Liste des figures

Figure 0-1 : *Ceratium ranipes*, Sardet, *Chroniques du plancton*.....3

Figure 0-2 : Formes artistiques de la nature 3

Figure 0-3 : Hélice d'ADN 3

Figure 1-1 : Le phytoplancton, un maillon pour les flux de la matière au sein des océans 13

Figure 1-2 : Echelle de taille du phytoplancton et comparaison à des objets macroscopiques 14

Figure 1-3 : Planche de dinoflagellés, ...15

Figure 1-4 : Typologie des traits fonctionnels du phytoplancton 16

Figure 1-5 : Schéma DPSIR 17

Figure 1-6: Nombre de publications traitant de l'eutrophisation en fonction de l'année de publication 18

Figure 1-7 : Excédent d'azote estimé en 2005 pour les pays d'Europe. 19

Figure 1-8 : Evolution des concentrations en nitrates (à gauche) et en phosphates (à droite) dans les cours d'eau du bassin Loire Bretagne 19

Figure 1-9 : Ratio N/P mesurés dans les fleuves (à gauche) et sur la côte atlantique (à droite) lors de la mission PEL2000. 20

Figure 1-10 : Présence de toxines phytoplanctoniques en Europe de 1993 à 2002, ...21

Figure 1-11 : *Alexandrium minutum* 22

Figure 1-12 : Cycle de vie d'*Alexandrium minutum* 22

Figure 1-13 : Schéma d'action des toxines PSP et ASP 23

Figure 1-14 : Efflorescences d'*Alexandrium minutum* sur les côtes françaises 24

Figure 1-15 : *Pseudo-nitzschia australis* 24

Figure 1-16 : Nombre de zones touchées par les blooms de *Pseudo-nirzschia* de plus de 100 000 cell.L^{-1} (gauche) et de zones touchées par plus de 20 mg.kg^{-1} d'acide domoïque. 25

Figure 1-17 : *Dinophysis caudata* 25

Figure 1-18 : Schéma conceptuel du cycle de la matière en milieu côtier 28

Figure 1-19 : Modélisation de l'oxygène dans un écosystème côtier 31

Figure 1-20 : Simulation de l'azote minéral (A), du phytoplancton (B), du zooplancton (C), de la matière détritique (D), de l'oxygène (E) et des limitations en azote (trait plein), en lumière (pointillés) de la croissance du phytoplancton. 33

Figure 1-21 : Maillage physique du modèle 3D à maille de 4 km et découpage des 13 boîtes du modèle écologique associé.(A) vue depuis la surface et (B) prise en compte de l'échelle verticale 34

Figure 1-22 : Modèle en boîtes vertical décrivant les échanges eau-sédiment 36

Figure 1-23 : Modèle des cycles de N, P et O_2 à l'interface eau-sédiment et dans le sédiment 37

Figure 1-24 : Simulation de la salinité et de l'azote minéral au niveau de la boîte du large dans le modèle baie de Vilaine. On peut noter la forte dessalure de février associée à de fortes concentrations de N liées à l'intrusion de la Loire dans la baie de Vilaine 38

Figure 1-25 : Liens entre traits fonctionnels et niveaux d'organisation, à partir de traits décrits dans la littérature 42

Figure 1-26 : Relations allométriques entre le taux de croissance maximum (µmax) et le volume cellulaire pour différents taxons d'espèces de phytoplanctons d'eau douce et marin 42

Figure 1-27 : Les paramètres qui caractérisent une efflorescence algale..... 44

Figure 1-28 : Représentation graphique de (a) l'Analyse en composantes principales et (b) de l'estimation par noyau nécessaires pour définir la niche des espèces phytoplanctoniques..... 44

Figure 2-1: Schéma des mécanismes de l'eutrophisation en milieu côtier..... 45

Figure 2-2 : Echouage d'organismes marins estimé en tonnes en été 1982 en baie de Vilaine.... 46

Figure 2-3 : Enregistrements de la bouée Molit (placée en baie de Vilaine). Chlorophylle (gauche) et saturation en oxygène (droite), en juillet 2014..... 46

Figure 2-4 : Schéma conceptuel du modèle d'eutrophisation en baie de Vilaine 48

Figure 2-5 : Simulation de l'azote et du phosphore inorganique dissous pour une boîte de surface (…) et de fond (—) l'année 1984. Comparaison avec les données (●) 48

Figure 2-6 : Analyse de sensibilité des processus consommateur d'O_2..... 49

Figure 2-7 : Simulation des courants dans la zone Loire-Vilaine 50

Figure 2-8 : Simulation de l'oxygène en été 1982, [24]..... 50

Figure 2-9 : Impact des scénarios de réduction en N et P sur la réduction en biomasse phytoplanctonique pour l'année (a), le printemps (b), l' été (c) et pour le nombre de jours en hypoxie (d)..... 51

Figure 2-10 : Zone anoxique (blanche) au niveau des tables à huîtres dans la lagune de Thau.... 52

Figure 2-11 : Simulation du pourcentage d'oxygène à saturation en surface (a) et comparaison aux observations par photos aériennes des zones anoxiques en noir (b). 54

Figure 2-12 : Simulation de l'oxygène et comparaison aux mesures lors de la malaïgue de 1997, pour un point situé côté terre de la zone Mèze. Modèle [21], données (Souchu et al., 1998). 55

Figure 2-13 : Simulation du maximum d'extension de la malaïgue de 1982. En haut les résultats du modèle avec le % d'O_2 à saturation et, dessous, l'extension maximale de la malaïgue d'après des photos aériennes. 55

Figure 2-14 : Projet FP7 Ditty (Development of an information technology tool for the management of Southern European lagoons under the influence of river-basin runoff). Application à l'étude de cinq lagunes : *Ria Formosa* au Portugal, *Mar Menor* en Espagne, *Thau* en France, *Sacca di Goro* en Italie et *Gera* en Grèce..... 57

Figure 2-15 : La lagune de Bizerte (Tunisie). A : Situation géographique et bassin versant. B : Distribution spatiale de la concentration de la chlorophylle *a* au moment du bloom en surface. 57

Figure 3-1 : Les microalgues toxiques au sein de l'écosystème côtier..... 58

Figure 3-2 : Maxima annuels observés d'*Alexandrium minutum* en estuaire de Penzé 59

Figure 3-3 : Scénario d'apparition des blooms d'*A. minutum* en estuaire de Penzé en 1994 60

Figure 3-4 : Variation des paramètres environnementaux et blooms d'*A. minutum* en baie de Cork, 2004 61

Figure 3-5 : Diagramme de dispersion entre (a) la température de l'eau ou (b) le coefficient de marée et l'abondance d'*A.minutum* transformée en log10..... 61

Figure 3-6 : Schéma théorique d'un bloom d'*A. minutum* et rôle des facteurs de contrôle sur les différentes phase (initiation, croissance, maximum, décroissance, fin)..... 62

Figure 3-7 : Niche écologique d'*A. minutum* définie dans l'espace environnemental..... 63

Figure 3-8 : Modélisation de la compétition d'*Alexandrium minutum* et *Heterocapsa triquetra* en culture mixte en batch soumis à des pulses de P après 1, 5 et 10 jours de culture mixte 64

Figure 3-9 : Modèle conceptuel en classes de taille de la diversité du phytoplancton. Pour chaque cellule sont simulés les quotas en N et P 65

Figure 3-10 : Rade de Brest avec les maxima d'abondance observés pour *Alexandrium minutum*. L'encadré en noir représente la boîte estuaire de Daoulas et correspond à la zone modélisée 66

Figure 3-11 : Evolution saisonnière de la communauté phytoplanctonique et *A. minutum* en 2012 67

Figure 3-12 : Modélisation du bilan croissance – dilution (a), de la température de l'eau de mer (b) et des facteurs de contrôle de la croissance d'*A. minutum* (c) 67

Figure 3-13 : Simulation d'*A. minutum* en rade de Brest. 68

Figure 3-14 : Evolution saisonnière du genre *Pseudo-nitzschia* dans les six baies de 1995 à 2012 68

Figure 3-15 : A) Toxicité annuelle maximale des coquilles Saint-Jacques B) Maximum d'abondance annuelle des *Pseudo-nitzschia*..... 69

Figure 3-16 : Niche écologique de *Pseudo-nitzschia spp*..... 70

Figure 3-17 : Niche écologique d' *A. minutum* (a), *P. australis* (b), *P. fraudulenta* (c) et *Pseudo-nitzschia spp*. (d) dans le même espace environnemental défini par l'ACP..... 71

Figure 4-1 : Des phytoplanctons en pâte à modeler 72

Figure 4-2 : Programme du parcours « Phytoplancton toxique et algues vertes : proliférations à risques » organisé pour l'université Mer-Education, Brest, 26 au 30 août 2013..... 73

Figure 4-3 : Prélèvement au filet à plancton par les collégiens de l'île de Sein..... 73

Figure 4-4 : Analyse des abondances des principaux groupes de diatomées et dinoflagellés sur les îles de Sein, Molène et Batz 74

Figure 4-5 : Affiche de la conférence donnée dans la commune de l'Hôpital-Camfrout en 2012. 74

Figure 4-6 : Page d'accueil du site Envlit/Phytorisk (Effets des changements environnementaux sur les efflorescences d'algues toxiques)..... 75

Figure 4-7 : Fonctionnement de Phenomer, de l'alerte à la science..... 79

Figure 4-8 : Photos d'eaux colorées : rouge, *Noctiluca scintillans*, verte, *Lepidodinium chlorophorum* (phenomer.org). 80

Figure 4-9 : Répartition des alertes d'eaux colorées en 2013 (A), 2014 (B) et 2015 (C)..... 80

Figure 4-10 : Signalement d'un bloom toxique d'*Heterocapsa akashiwo* ayant causé la mortalité d'organismes marins..... 81

Figure 4-11 : Dessins de phytoplancton par B. Panas, artiste, sculpteur, exposés lors d'une conférence sur le phytoplancton grand public et pour l'université d'été Mer-Education 2013. 82

Figure 4-12 : Modèle de casque de vélo inspiré d'une diatomée. Paula studio design 82

Figure 5-1 : Le phytoplancton dans un contexte de changements globaux. 83

Figure 5-2 : Effets "cascade" du changement climatique sur les écosystèmes océaniques. 84

Figure 5-3 : Impacts du changement climatique sur les variables clés et leurs interactions possibles avec les microalgues toxiques..... 85

Figure 5-4 : Dynamique d'*A. minutum* et liens avec les changements globaux. 86

Figure 5-6 : Le réchauffement moyen observé par année 88

Figure 5-7 : Simulation d'*A. minutum* et du microphytoplancton en rade de Brest et comparaison aux données Vélyger obtenues à la Pointe du Château 90

Figure 5-9 : Nombre de copies de gènes d'*A. minutum* en log10 dans les sédiments superficiels de la rade récoltés en hiver 2013 (orange) et hiver 2014 (mauve) 92

Liste des tables

Table 1-1 : Equation de la photosynthèse 13

Table 1-2: Références non exhaustives pour l'écriture des processus de croissance 30

Table 2-1 : Grille et valeurs de seuil pour l'oxygène ($mg.L^{-1}$) pour la DCE 50

Table 3-1 : Distribution des traits fonctionnels. L'irradiance optimale est fixée identique pour toutes les espèces (20 $W.m^2$) 66

Table 3-2 : Valeurs du chevauchement de niches des quatre espèces analysées dans cette étude. 70

1 Quelques notions de modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers

1.1 Le phytoplancton

Du grec *phyto* (végétal) et *plankton* (vagabond), le phytoplancton est composé de plus de 20 000 espèces, unicellulaires, photosynthétiques, invisibles à l'œil nu. Présent dans les eaux douces et marines, il constitue le premier maillon des chaînes alimentaires.

1.1.1 Le phytoplancton : un maillon clé dans les flux de matières

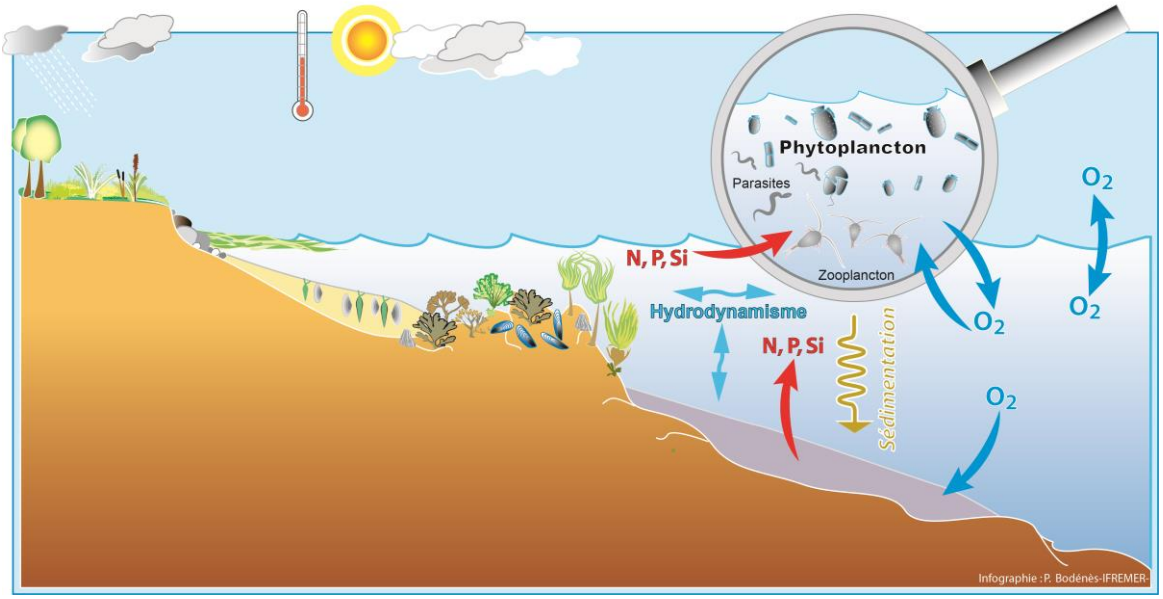


Figure 1-1 : Le phytoplancton, un maillon pour les flux de la matière au sein des océans

Le phytoplancton assimile les sels minéraux (ou nutriments, azote-N, phosphore-P et parfois silice-Si), le dioxyde de carbone (CO_2), produit de l'oxygène (O_2) et de la matière organique en captant l'énergie lumineuse, c'est la photosynthèse (Figure 1, Table 1-1). Le phytoplancton est un producteur primaire[2]. A ce titre il est impliqué dans les flux de matières, dans la transformation des nutriments naturels ou résultant d'activités anthropiques, et c'est un support de la biomasse des producteurs secondaires (zooplancton, poissons et filtreurs benthiques).

Table 1-1 : Equation de la photosynthèse

$$106\ CO_2 + 16\ HNO_3 + H_3PO_4 + 122H_2O \rightarrow (CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}H_3PO_4 + 138O_2$$

CO_2 : dioxyde de carbone (C) ; HNO_3 : Azote (N) minéral ; H_3PO_4 : Phosphore (P) minéral ; H_2O :eau ; $(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}H_3PO_4$: matière organique du phytoplancton.

Ayant besoin de lumière pour la photosynthèse, il ne vit que dans la couche éclairée de l'océan, appelée aussi couche euphotique. Pour la plupart, les espèces de phytoplancton, du fait de leur petite taille, se maintiennent en suspension dans la couche euphotique où elles sont soumises à l'action des courants et au broutage des herbivores. Certaines espèces comme les diatomées,

[2] Aujourd'hui, on considère qu'une partie du phytoplancton est mixotrophe, c'est-à-dire qu'il pratique la photosynthèse mais peut également se nourrir de matière organique.

plus grandes et possédant un frustule siliceux, sédimentent plus rapidement vers les zones plus profondes, alimentant alors les chaînes trophiques aphotiques ou benthiques, comme la matière organique détritique.

1.1.2 Le phytoplancton : poumon de la planète et pompe biologique pour le carbone

En tant que producteur primaire, le phytoplancton participe au cycle du carbone et de l'oxygène. Représentant environ 1 % de la biomasse végétale terrestre, il est responsable de la production d'environ 45 % de l'oxygène de l'atmosphère (Field et al., 1998).

Le phytoplancton joue un rôle clé dans le transfert du carbone au fond des océans, régulant le climat, on l'appelle aussi la pompe biologique de carbone. La fixation du carbone par le phytoplancton correspond à 45 gigatonnes de carbone organique par an parmi lesquels 16 sont exportées au fond de l'océan (Falkowski et al., 1998). Au cours de la dernière décennie, l'océan mondial a absorbé environ 30 % des émissions anthropiques de CO_2 sur la même période (Bopp et al., 2002).

1.1.3 Le phytoplancton : un océan de diversité

Le phytoplancton présente une grande diversité d'espèces, de taille, de morphologie, de physiologie et d'origine phylogénétique. Le nombre d'espèces identifiées est en constante évolution, les méthodes d'observation par génétique et microscopie électronique permettant aujourd'hui d'accéder à de nouvelles espèces régulièrement. Les microalgues marines sont représentées par des organismes procaryotes, les cyanobactéries photosynthétiques, et des eucaryotes, toutes les autres espèces. Le phytoplancton eucaryote est classé dans plusieurs règnes (*Chromista, Plantae, Protozoa*). Les groupes connus sous le nom de diatomées (classe des *Bacillariophyceae*), dinoflagellés (classe des *Dinophyceae*) et prymnesiophycées contribuent de façon significative à la diversité des communautés phytoplanctoniques, représentant respectivement 40 %, 40 % et 10 % du nombre d'espèces eucaryotes décrites (Simon et al., 2009). D'autres groupes tels que les chlorophytes (règne des *Plantae*), les euglénoïdes (règne des *Protozoa*) ou encore les cryptophytes composent également le phytoplancton marin (Hernandez-Farinas et Bacher, 2015).

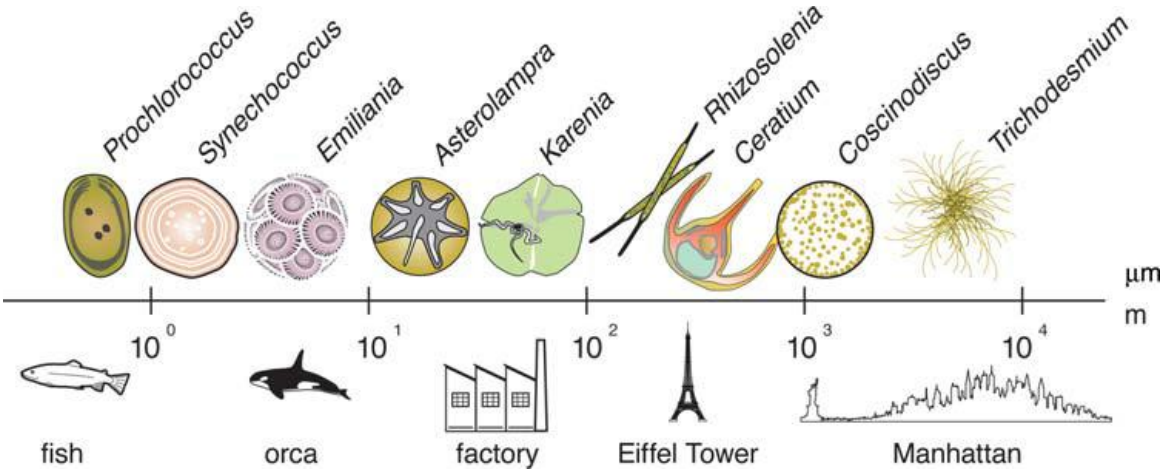


Figure 1-2 : Echelle de taille du phytoplancton et comparaison à des objets macroscopiques (Finkel et al., 2010)

La taille des microalgues s'étend de 0,1µm à 2µm pour le picoplancton, de 2µm à 20µm pour le nanoplancton et de 20µm à 200 µm pour le microphytoplancton (Figure 1.2). Le phytoplancton a été traditionnellement observé, identifié et dénombré au microscope optique. Cette technique permet d'observer seulement le microphytoplancton (jusqu'au grand nanophytoplancton > 10 µm). Il est décrit depuis la fin du XVIIIème siècle (Figure 1-3). Néanmoins, toute une partie de la communauté phytoplanctonique plus petite, le nano- et picophytoplancton jouent un rôle considérable aussi bien dans les flux de matière que comme support de la diversité marine (Malone, 1971, 1975, 1980). Dans l'océan du large, la biomasse

picophytoplanctonique domine la communauté du phytoplancton (Blanchot et al., 2001; Worden et al., 2004), elle est responsable de la plus grande partie de la production primaire (Landry et al., 1997; Li, 1994) et joue un rôle important dans l'exportation des flux de carbone (Barber, 2007; Richardson et Jackson, 2007). En milieu côtier, l'importance du compartiment pico-nanophytoplanctonique a été reconnue plus récemment (Gaulke et al., 2010) et dépend de la disponibilité des nutriments et de leur ratio (N/P/Si) (Gaulke et al., 2010; Labry et al., 2002; Marquis et al., 2007). La connaissance de ce compartiment se fait soit par des mesures de biomasse (par chlorophylle fractionnée accompagnée ou pas de taxonomie pigmentaire) ou d'abondance (par cytométrie). Ces techniques permettent d'approcher la quantité mais peu la diversité. Le développement d'outils moléculaires aujourd'hui permet de révéler la très grande diversité de ce compartiment piconanophytoplanctonique (Not et al., 2009).

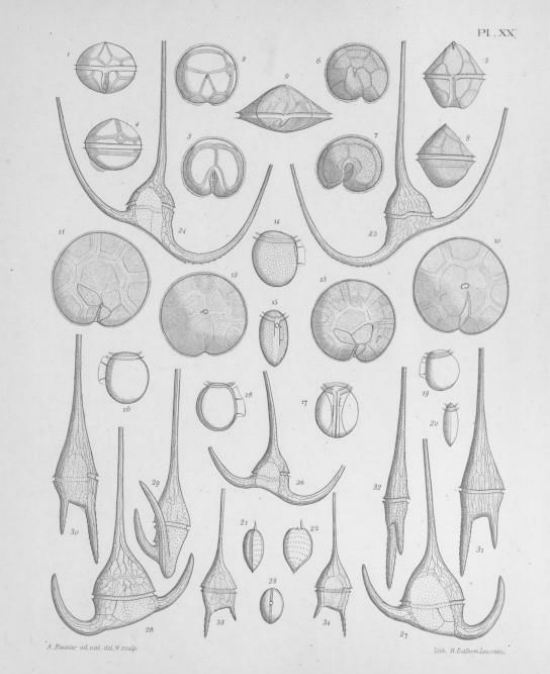


Figure 1-3 : Planche de dinoflagellés, Meunier, 1919 (www.marinespecies.org/hab)

Réduire le compartiment phytoplanctonique à un seul groupe, celui des producteurs primaires, est une façon d'aborder un des rôles du phytoplancton au sein de l'écosystème, celui de transformateurs de matière minérale en matière organique au sein du cycle de la matière. Cette simplification ne permet pas d'aborder d'autres rôles du phytoplancton comme celui de support de la diversité des réseaux trophiques, qui est une des causes majeures de la productivité des écosystèmes et de leur stabilité (Tilman et al., 2014; Tilman et al., 1997).

Comprendre les facteurs de contrôle de la diversité du phytoplancton et de la coexistence des espèces est un défi depuis plus de cinquante ans (Hutchinson, 1961). Plusieurs études ont montré l'importance du contrôle par la prédation (Grover, 1997), par la ressource (Tilman et al., 1982) ou par les fluctuations de l'environnement (Descamps-Julien et Gonzalez, 2005; Sommer, 1985). Comprendre comment la dynamique de la biodiversité du phytoplancton interagit avec le fonctionnement de l'écosystème est aussi un nouvel enjeu (Loreau et al., 2001).

Comment définir la diversité du phytoplancton, comment la mesurer ? Plusieurs approches sont aujourd'hui possibles et différents indicateurs ont été mis au point. Face à la grande diversité spécifique (nombre d'espèces) et à la difficulté de connaître précisément les toutes petites espèces du phytoplancton, l'approche de la diversité par la biodiversité fonctionnelle est privilégiée.

La diversité fonctionnelle regroupe des organismes ayant le même rôle au sein de l'écosystème (Jax, 2005), ces rôles étant définis par des traits fonctionnels (Hooper et al., 2005). Cet indicateur présente l'intérêt de chercher à représenter le fonctionnement des écosystèmes. Il est adapté à l'objectif poursuivi ici, qui n'est pas de connaître en soi la diversité phytoplanctonique mais d'évaluer le rôle de cette diversité dans le fonctionnement de l'écosystème côtier.

Litchman et Klausmeier (Litchman et Klausmeier, 2008) ont résumé les principaux traits fonctionnels du phytoplancton (Figure 1-4). Ils ont séparé les traits liés à la reproduction, à l'acquisition de la ressource (ou croissance, contrôle amont) et au broutage (contrôle aval). Ces catégories regroupent des traits fonctionnels morphologiques (notamment la taille des cellules), physiologiques (comme le besoin en silice des diatomées), comportementaux (la motilité des flagellés par exemple) et de cycle de vie (comme la formation de kystes).

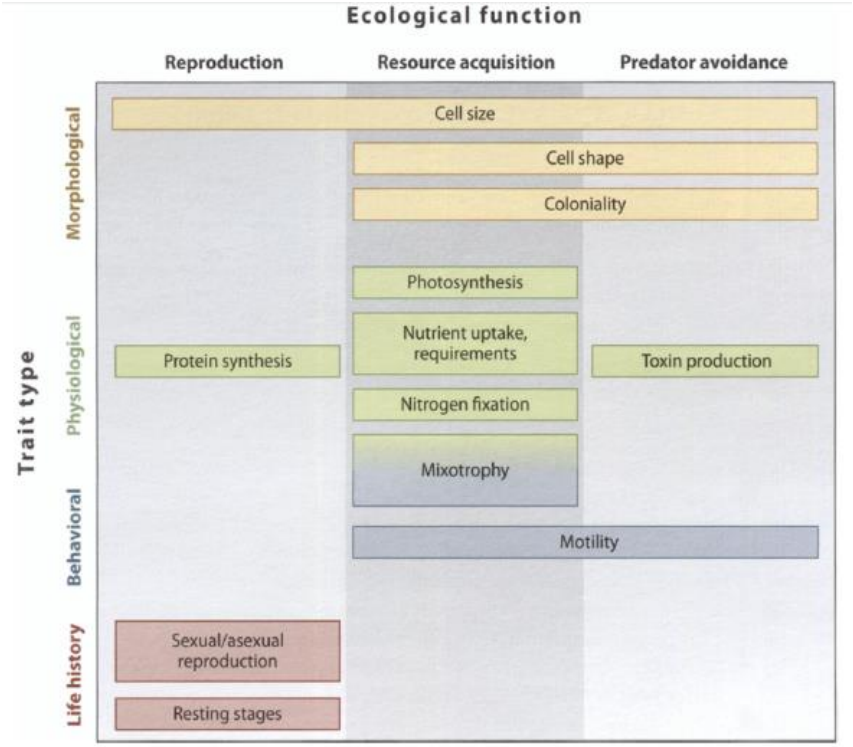


Figure 1-4 : Typologie des traits fonctionnels du phytoplancton (Litchman et Klausmeier, 2008)

1.1.4 Le phytoplancton, cycle de vie et niche écologique

Le cycle de vie des espèces phytoplanctoniques dépend de facteurs abiotiques (lumière, température, nutriments…), biotiques (broutage, parasitisme…) et internes (germination, reproduction sexuée…). L'évolution d'une espèce est caractérisée par des variations temporelles qui peuvent être diurnes, saisonnières, interannuelles voire pluridécennales (Cloern, 1996). Sa croissance se fait principalement par multiplication végétative (asexuée) et elle est caractérisée par des taux de doublement très court lorsque les conditions du milieu sont favorables, souvent inférieurs à une journée. L'efflorescence (ou *bloom* en anglais) dure en général quelques jours à quelques semaines. L'étude des différentes étapes du cycle de vie du phytoplancton s'appelle la phénologie[3]. Elle est souvent exprimée par la date à laquelle surviennent les efflorescences algales, leur amplitude et leur durée.

Chaque espèce présente des préférences vis-à-vis des facteurs abiotiques et au cours d'une année ce sont plusieurs espèces qui se succèdent dans un même site. La succession des espèces peut être approchée par la notion de niche écologique. La niche d'une espèce est définie comme l'ensemble des conditions environnementales biotiques et abiotiques (intensité de la lumière, disponibilité en nutriments…) qui favorise la croissance de cette espèce. Le concept de niche écologique (énoncé pour la première fois en 1917 par Roswell Hill Johnson, source Wikipedia) est donc lié à la diversité et permet d'étudier les patrons de distribution des espèces ainsi que d'analyser leur succession.

Enfin, du fait de son taux de renouvellement rapide et de ses liens avec le milieu environnant, le phytoplancton est considéré comme un indicateur pertinent de la qualité et des modifications du milieu où il vit.

[3] La phénologie est l'étude de l'apparition d'événements périodiques (annuels le plus souvent) dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat. La phénologie est une science très ancienne (il était important pour les anciens agriculteurs / cueilleurs / chasseurs et pêcheurs de prévoir les dates de récolte, d'apparition des champignons ou des migrations animales, etc.). Source wikipedia

1.2 Le phytoplancton, un risque pour l'homme dans les écosystèmes côtiers ?

1.2.1 Les écosystèmes côtiers, des écosystèmes sensibles aux pressions anthropiques

Les écosystèmes côtiers représentent environ 8 % de l'océan global. Ils sont responsables de 30 % de la production primaire nette des océans ($6{,}9.10^{15}$ $g.C.an^{-1}$) et de 90 % des captures mondiales de poissons (Alongi, 2004). Ils sont par ailleurs très vulnérables, particulièrement variables et sensibles aux pressions anthropiques. Entre 40 % et 60 % de la population humaine y vivent (Shi et Singh, 2003). Au cours des deux cents dernières années, de nombreuses modifications de ces écosystèmes ont été observées, causant une diminution des services écosytémiques[4] (Billen et al., 1999; de Jonge et al., 2002; Kremer et al., 2005).

L'exploitation intensive des sols par l'agriculture ainsi que les rejets industriels ont conduit à une augmentation des apports en azote et en phosphore dans les eaux douces puis dans la mer. Il s'agit du phénomène d'eutrophisation[5] côtière (Billen et Garnier, 2007; Menesguen et al., 2001b; Nixon, 1995) avec les conséquences suivantes : 1) une augmentation de la biomasse des macroalgues ou du phytoplancton et une diminution de la concentration d'oxygène dans les eaux de fond (Diaz et Rosenberg, 2008) ; 2) des changements dans la structure de la communauté phytoplanctonique en réponse aux variations des ratios N/P/Si (Philippart et al., 2000; Radach et al., 1990) ; 3) une augmentation en intensité des efflorescences algales nuisibles (Hallegraeff, 1993). De manière plus globale, l'eutrophisation correspond à une augmentation des apports en matière organique dans un écosystème (Nixon, 1995).

La pollution chimique, la dégradation des écosystèmes naturels côtiers, la surexploitation des stocks de poissons, l'intensification des activités d'aquaculture, l'introduction d'espèces non indigènes sont aussi des modifications qui affectent profondément les écosystèmes côtiers.

Les effets néfastes de ces modifications, une fois constatées, ont amené la société à réfléchir à des moyens de restauration des écosystèmes. Le schéma DPSIR (*Driving forces, Pressures, States, Impacts et Responses*) a été développé par l'Agence européenne de l'environnement afin de décrire et comprendre les relations complexes entre activités économiques et environnement. Il distribue les relations entre systèmes économiques et systèmes écologiques en cinq catégories : les forces motrices qui sont les activités de l'homme liées à son développement socio-économique, les pressions, résultant des forces motrices, les états de l'environnement qui changent sous l'influence des pressions, les impacts sur l'homme ou l'écosystème dus aux modifications de l'environnement et les réponses de la société pour pallier ces impacts (Figure 1-5).

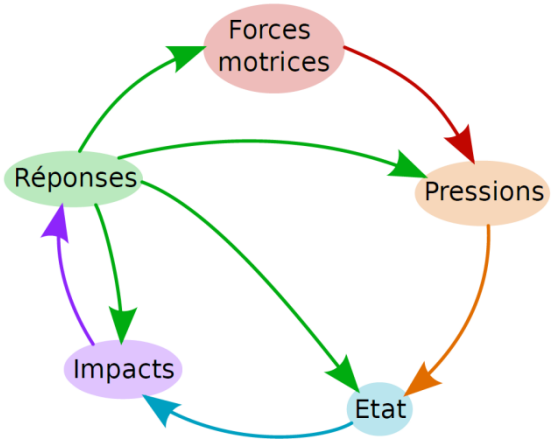


Figure 1-5 : Schéma DPSIR (Brun and Soudant, 2015)

[4] Service écosystémique : les écosystèmes et plus généralement la biodiversité soutiennent et procurent de nombreux services à l'homme, dits services écosystémiques, généralement classés comme biens communs car vitaux ou utiles pour l'humanité (Wikipedia).

[5] Eutrophisation : c'est le résultat d'un enrichissement de l'eau excessif en nutriments entraînant une augmentation accélérée de la croissance des microalgues et des macrophytes vivant au fond de la mer. Il peut en résulter des perturbations de l'écosystème côtier telles qu'un changement de la biodiversité, des déplétions en oxygène pouvant causer la mort des organismes marin (définition OSPAR).

Au sein des écosystèmes aquatiques et en particulier des écosystèmes côtiers, s'il est vital, en tant que support des réseaux trophiques et source d'oxygène, le phytoplancton peut aussi s'avérer nuisible, soit en termes de biomasse (eutrophisation), soit en termes de toxicité. C'est ce que les anglophones désignent sous le nom global de *Harmful Algal Blooms* (Habs). Ils désignent par efflorescences de microalgues nuisibles toute prolifération de microalgues qui induit une nuisance pour l'homme ou pour l'écosystème (Anderson et al., 2012b; Berdalet et al., 2016; Davidson et al., 2014; Hallegraeff, 1993; Smayda, 1997). On les appelle également eaux colorées ou *red tides* en anglais (Smayda, 1997) bien que ces dernières n'induisent pas forcément de nuisance. Inversement un bloom nuisible peut être causé par des espèces qui ne provoquent pas d'eaux colorées du fait de leur faible abondance (Anderson et al., 2012b). Les différentes espèces occasionnant des Habs n'ont en commun que leur impact négatif sur l'homme et l'écosystème.

1.2.2 Les proliférations phytoplanctoniques et l'eutrophisation

L'eutrophisation correspond à une production élevée de biomasse phytoplanctonique, liée à un milieu fortement enrichi en sels nutritifs qui peut causer des nuisances pour l'écosystème et pour l'homme (Menesguen et al., 2001a). Ces nuisances peuvent être d'ordre visuel, eaux colorées, mousses, occasionnant interrogations et gêne de la population. Elles peuvent aussi entraîner une hypoxie plus ou moins sévère de l'eau qui résulte de la dégradation de cette croissance phytoplanctonique, créant un excès de matière organique et causant la mortalité d'une partie de la faune marine, [59], (Chiaudani et al., 1980; Degobbis, 1989; Diaz et Rosenberg, 2008; Elmgren, 1989; Falkowski et al., 1980; Graneli, 1987; Kemp et al., 1992; Officer et al., 1984; Pagnotta et Puddu, 1990; Rosenberg, 1985; Ryther et Dunstan, 1971; Segar et Berberian, 1976; Seliger et al., 1985; Taft et al., 1980; Turner et al., 1987).

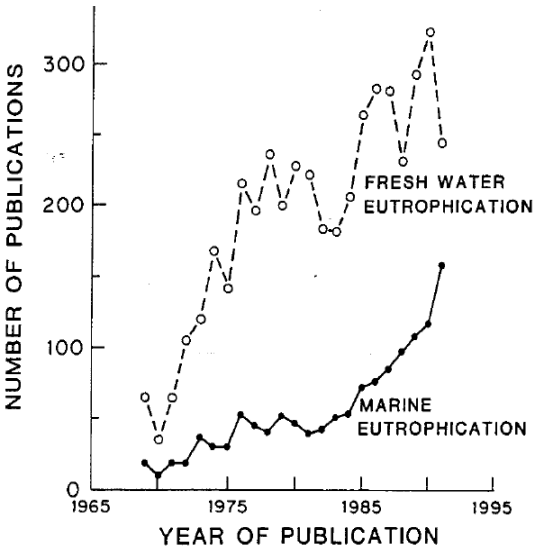


Figure 1-6: Nombre de publications traitant de l'eutrophisation en fonction de l'année de publication (Nixon, 1995)

L'eutrophisation est un phénomène d'extension mondiale qui se développe depuis le XXème siècle, tout d'abord dans les lacs et les cours d'eau puis en zone marine côtière (Cloern, 2001; Nixon, 1995; Vollenweider et al., 2013), (Figure 1-6). Elle est liée à la fois à l'augmentation de la population humaine mais surtout au changement des pratiques agricoles (agriculture intensive) : l'utilisation élevée de nitrates et phosphates a entraîné un enrichissement des eaux douces puis des eaux marines côtières (Figure 1-7).

Phénomène mondial, l'eutrophisation n'a pas épargné les côtes françaises, notamment au débouché des grands fleuves de Manche Atlantique et dans les lagunes méditerranéennes. Cet enrichissement a culminé pour le phosphore dans les années quatre-vingts puis a diminué suite aux efforts des industriels et à la diminution des phosphates dans les lessives (Figure 1-8). L'enrichissement en azote a augmenté aussi jusqu'aux années quatre-vingts puis a marqué un plateau depuis.

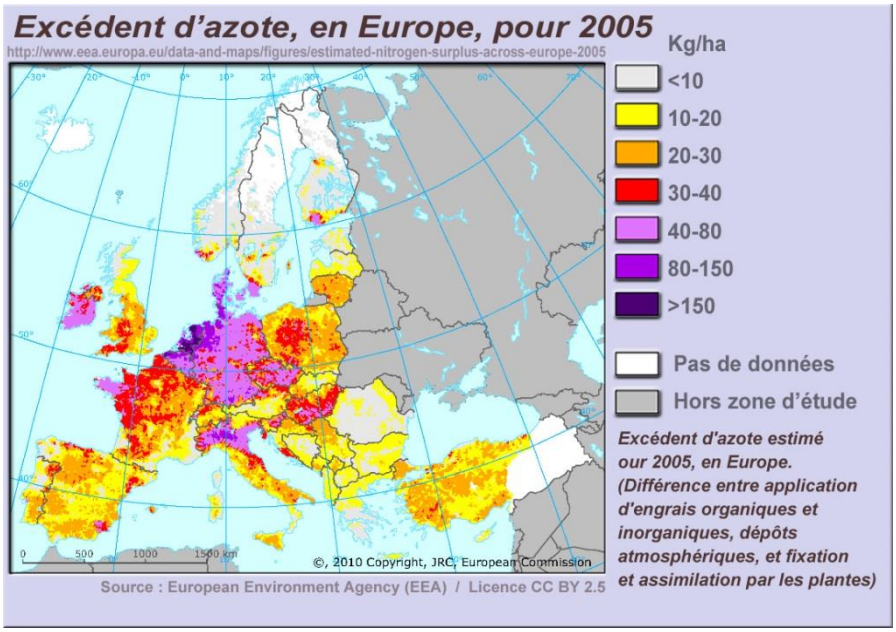


Figure 1-7 : Excédent d'azote estimé en 2005 pour les pays d'Europe. (http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/estimated-nitrogen-surplus-across-europe-2005)

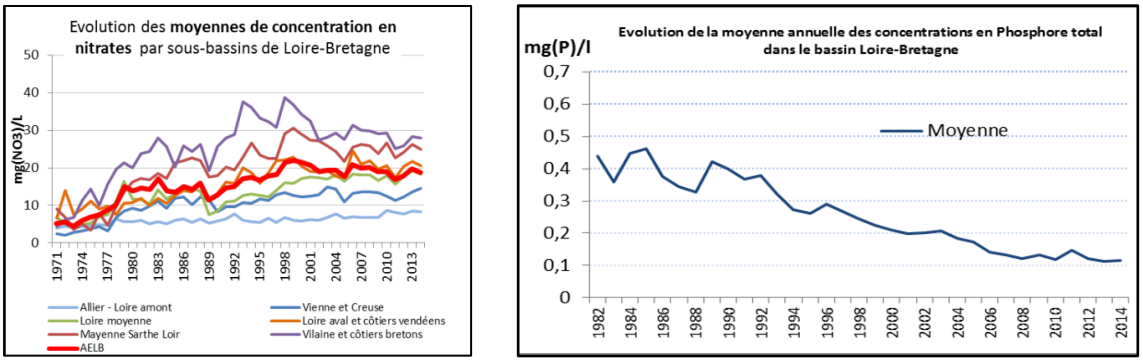


Figure 1-8 : Evolution des concentrations en nitrates (à gauche) et en phosphates (à droite) dans les cours d'eau du bassin Loire Bretagne (http://www.eau-loire-bretagne.fr/informations_et_donnees/cartes_et_syntheses/graphes_d_evolution)

Il en résulte que les rapports N/P/Si, aussi bien dans les apports des cours d'eau que dans la zone côtière, ont, eux aussi, fortement varié depuis les années cinquante : inférieurs ou égaux au rapport de Redfield (16/1/16) avant les années quatre-vingts (Downing et al., 1999), puis, très supérieurs depuis sur la côte Manche/Atlantique française jusqu'à aujourd'hui (Figure 1-9).

Les sites côtiers les plus sensibles à l'eutrophisation sont en général des écosystèmes où le renouvellement des eaux est faible (confinés géographiquement ou hydrodynamiquement), de faible profondeur (propice au bon éclairement des algues) et sous l'influence d'importants apports d'eau douce qui enrichissent le milieu en nutriments.

L'enjeu autour de l'eutrophisation est de comprendre quels en sont les contrôles locaux, c'est-à-dire quel nutriment contrôle l'eutrophisation dans quel contexte environnemental. Cela peut varier par site, par saison et même à l'échelle multidécénale si on prend en compte les changements globaux (anthropiques et climatiques). Les facteurs de contrôle relèvent de l'hydrologie (température de l'eau, turbidité, sels nutritifs…), de la météorologie (irradiance, vent…), de l'hydrodynamisme (courants, stratification,…).

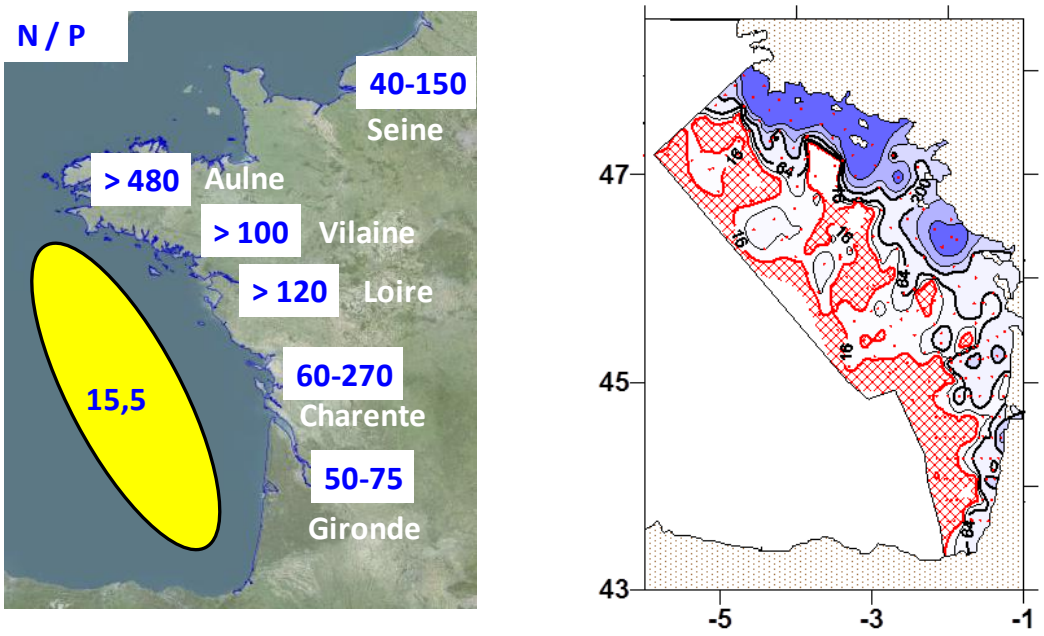


Figure 1-9 : Ratio N/P mesurés dans les fleuves (à gauche) et sur la côte atlantique (à droite) lors de la mission PEL2000 (Delmas, com. pers.).

Une autre manifestation de l'eutrophisation, non traitée ici, est la prolifération de macroalgues vertes ou marées vertes (Ménesguen et al., 2001b).

1.2.3 Les proliférations de microalgues toxiques

Parmi les Habs, une catégorie est à part, ce sont les microalgues toxiques. Ce sont des microalgues produisant des toxines qui présentent un danger pour la faune ou pour l'homme. C'est un problème mondial, affectant les écosystèmes d'eau douce et d'eau de mer.

Parmi les microalgues, une quarantaine (Hallegraeff, 1993) à une centaine (Berdalet et al., 2016) produisent des toxines qui impactent l'homme ou les autres animaux. La toxicité de ces microalgues affecte la santé humaine via la consommation de produits de la mer, le contact avec la peau ou les muqueuses et/ou l'inhalation. Certaines toxines sont très puissantes et mortelles (Anderson et al., 2002). Environ 2 000 cas d'intoxications sont répertoriés par an dans le monde dont 15 % mortels (Hallegraeff, 1993). Bien souvent, les intoxications d'origine alimentaire sont liées à l'accumulation des toxines dans les organismes filtreurs qui eux sont peu affectés (Berdalet et al., 2016). Elles sont présentes sur presque toutes les côtes.

L'impact économique des Habs est important mais toutefois assez difficile à estimer. Il englobe les coûts d'impact sur la santé humaine, les pertes pour l'aquaculture ou la pêche, le déclin de l'activité touristique, les coûts de prévention, essentiellement la surveillance, et enfin les coûts liés à la limitation des blooms (Berdalet et al., 2016). Il faudrait aussi prendre en compte les conséquences sur l'écosystème comme le réseau trophique qui peut être touché (oiseaux, phoques…).

Les blooms de microalgues toxiques ont été identifiés depuis très longtemps et un consensus existe pour constater l'augmentation des Habs ces dernières décennies, en diversité, fréquence, importance et extension géographique (Hallegraeff, 1993; O'Neil et al., 2012; Van Dolah, 2000). Plusieurs raisons sont invoquées : une dispersion naturelle et anthropique (eaux de ballast et activités conchylicoles), une surveillance accrue, des liens avec l'eutrophisation et aujourd'hui le changement climatique (Anderson et al., 2012b). Néanmoins, il est encore difficile d'extrapoler d'une région à l'autre les tendances observées. Par exemple, on peut noter une augmentation nette de 1970 à 1991 de *Phaeocystis* en mer du Nord (Cadee et Hegeman, 2002) suivie d'un léger déclin depuis, une augmentation de *Prorocentrum* partout dans le monde (Glibert et al., 2008), une augmentation d'*Ostreopsis* en Méditerranée (Cohu et al., 2013), des intoxications liées à *Pseudo-nitzschia* en France [7 ; 36], une augmentation des Habs sur la côte, lagunes et estuaires atlantiques des USA (Bricker et al., 2008) ainsi que sur la côte sud-ouest des USA (Verity, 2010), une augmentation forte en mer de Seto (Japon) jusqu'en 1976 puis une décroissance (Imai et al 2006)…

La Commission océanographique intergouvernementale a créé la base de données HAEDAT. Elle permet de visualiser l'expansion des algues toxiques (Figure 1-10).

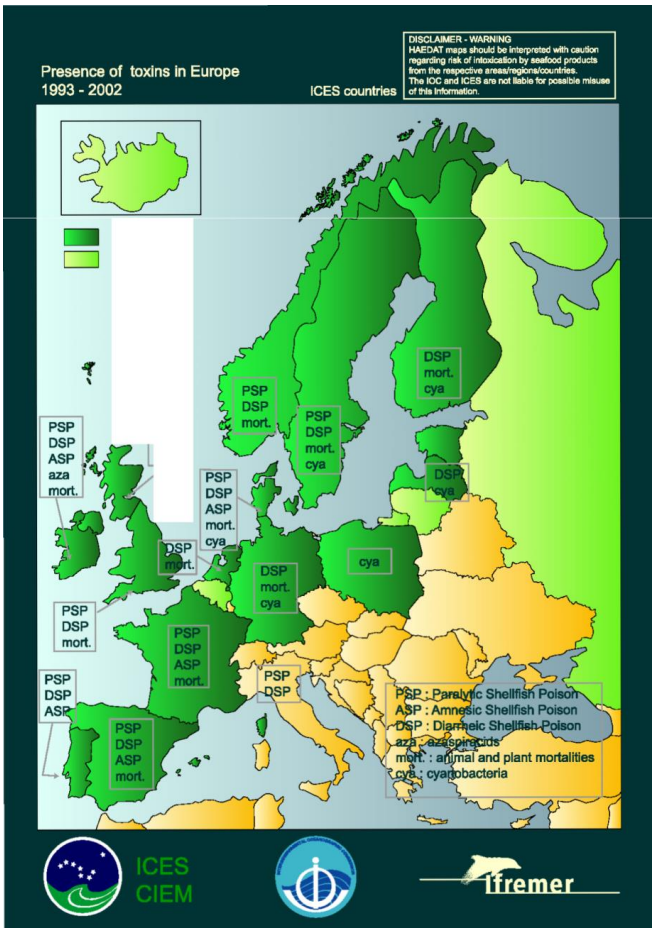


Figure 1-10 : Présence de toxines phytoplanctoniques en Europe de 1993 à 2002, http://envlit.ifremer.fr/var/envlit/storage/documents/dossiers/ciem/index.htm)

Du fait de leur impact sanitaire et économique, la prolifération des microalgues toxiques est un sujet d'étude à forte demande sociétale. Du point de vue scientifique, elles représentent des espèces modèles qui permettent d'aborder la question de la biodiversité : pourquoi telle espèce parmi toute la communauté phytoplanctonique apparaît, se multiplie et disparaît. Les microalgues toxiques peuvent former des blooms de grande amplitude ou pas et leur toxicité n'est pas forcément liée à leur abondance, souvent variable selon les espèces et les sites.

Parmi les microalgues toxiques les plus fréquentes sur le littoral français, on trouve des espèces du genre *Alexandrium*, *Dinophysis* et *Pseudo-nitzschia*. Celles-ci font l'objet d'une surveillance réglementaire par le Rephy et sont décrites ci-dessous (source Rephy : (envlit.ifremer.fr/surveillance/phytoplancton_phycotoxines/presentation et Envlit Phytorisk : envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/phytorisk/version_francaise).

- **Alexandrium minutum**

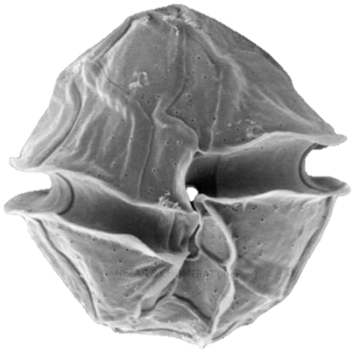


Figure 1-11 : *Alexandrium minutum*, photographie Nézan et Chomerat

Alexandrium minutum appartient à la classe des dinophycées (ou dinoflagellés). *Alexandrium minutum* est de forme arrondie, et mesure entre 17 µm et 29 µm (Figure 1-11). Il possède une coque appelée thèque formée de plaques et de deux sillons où se trouvent les flagelles. On reconnaît l'espèce en observant la forme des plaques.

Plusieurs espèces d'*Alexandrium* produisent des toxines paralysantes (dites toxines PSP ou *Paralytic Shellfish Poison*) (Anderson et al., 2012a). Celles-ci provoquent, chez le consommateur de coquillages contaminés, une intoxication dont les effets apparaissent en moins de trente minutes. Les symptômes en sont (I) fourmillement des extrémités, picotements et engourdissement autour des lèvres, vertiges et nausées, en cas d'intoxication faible, (II) extension des picotements, incoordination motrice, pouls rapide, en cas d'intoxication modérée, (III) paralysie et troubles respiratoires pouvant être mortels, en cas d'intoxication forte. Les toxines étant stables à la chaleur, la cuisson des coquillages ne diminue pas leur toxicité.

Les toxines PSP forment une famille d'une vingtaine de molécules chimiquement proches, dont la toxine de base est la saxitoxine. Ces toxines inhibent l'influx nerveux en bloquant les canaux sodium des neurones (Figure 1-13). Il en résulte une inhibition de la transmission nerveuse.

Le cycle de vie d'*Alexandrium minutum* est benthique et pélagique (Figure 1-12). Au printemps et en été, *A. minutum* se multiplie dans l'eau, c'est la phase de croissance végétative (reproduction asexuée). Les cellules d'*A. minutum* sont des cellules haploïdes (n chromosomes). C'est pendant cette phase que peuvent apparaître des blooms. Pendant cette phase pélagique, des kystes temporaires peuvent se former et se transformer à nouveau en cellules. Puis, certaines cellules se transforment en gamètes (cellules reproductrices) et fusionnent pour former un planozygote (2n chromosomes). Ce planozygote se transforme en kyste qui sédimente. C'est une forme de résistance lui permet de passer l'hiver par enfouissement dans le sédiment. Au printemps, les kystes germent, chaque kyste se divise en deux nouvelles cellules mobiles à n chromosomes qui démarrent la phase pélagique pour un nouveau cycle.

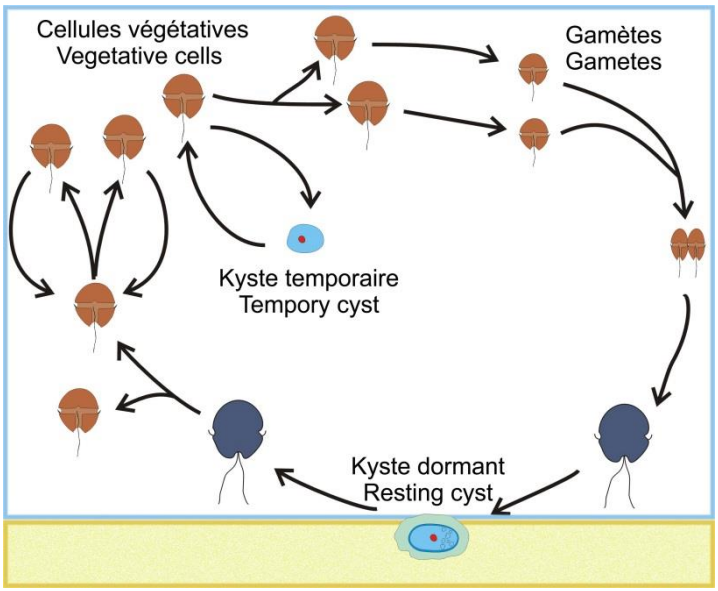


Figure 1-12 : Cycle de vie d'*Alexandrium minutum*

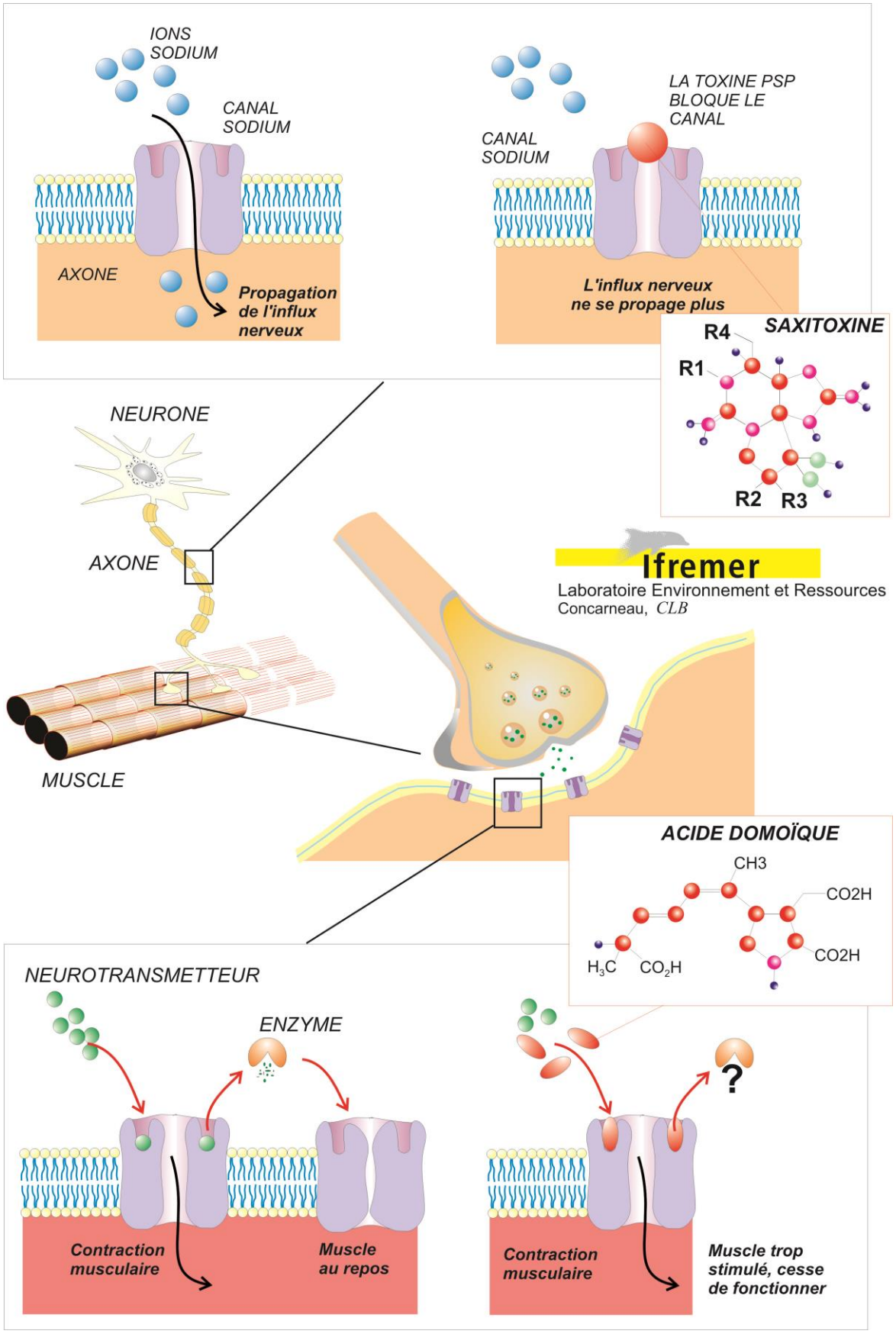


Figure 1-13 : Schéma d'action des toxines PSP et ASP, d'après C. Le Bec (http://envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/phytorisk/version_francaise)

Lors des épisodes de toxicité PSP avérée, les concentrations dans l'eau d'*A. minutum* sont généralement élevées, formant même parfois des eaux brun rouge : quelques dizaines à quelques millions de cellules par litre en Bretagne.

L'espèce *Alexandrium minutum* a été identifiée pour la première fois en 1988 dans les abers en Bretagne nord-ouest. Elle prolifère régulièrement depuis cette date sur la côte de Bretagne nord : abers, baies de Morlaix et de Penzé, Rance et plus récemment en rade de Brest [9], (Figure 1-14). Les épisodes PSP conduisant à des interdictions de vente des coquillages sont généralement observés en fin de printemps et en été. L'espèce *Alexandrium catenella/tamarense* a été observée pour la première fois en quantité importante en novembre et décembre 1998 dans l'étang de Thau, sur la côte ouest méditerranéenne. Une interdiction de vente pour moules et palourdes y a été prononcée. Une autre souche de l'espèce *A. minutum* a également provoqué un épisode de toxicité PSP en rade de Toulon (Méditerranée-est) au printemps 2000.

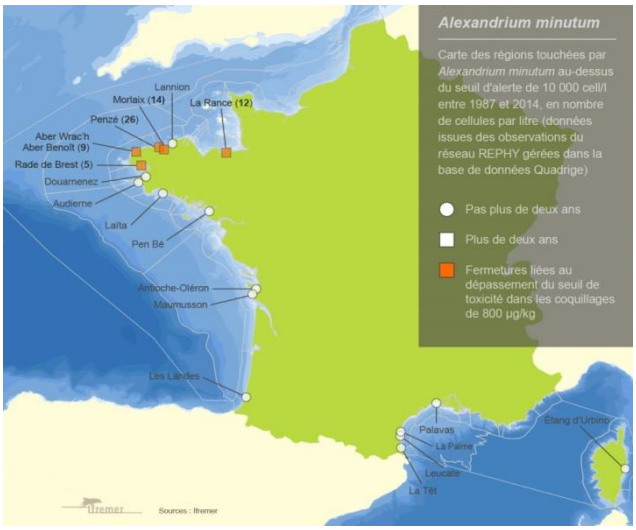


Figure 1-14 : Efflorescences d'*Alexandrium minutum* sur les côtes françaises (données Rephy (http://envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/phytorisk/version_francaise)

- **Pseudo-nitzschia**

Figure 1-15 : *Pseudo-nitzschia australis*, photographie Nézan et Chomerat

Pseudo-nitzschia appartient à la classe des diatomées (ou *Bacillariophyceae*). Comme toutes les diatomées, *Pseudo-nitzschia* possède un squelette externe siliceux appelé frustule, formé de deux parties qui s'emboîtent (Figure 1-15). La forme et l'ornementation du frustule permettent en partie d'en distinguer les différentes espèces. L'identification est néanmoins peu aisée et souvent les *Pseudo-nitzschia* sont identifiées au stade du genre voire du sous-groupe (larges et fines). Leurs tailles et leurs largeurs sont variables d'une espèce à l'autre, variant entre 50 µm et 180 µm de long pour une largeur entre 1,5 µm et 3,4 µm.

Plusieurs espèces de *Pseudo-nitzschia* produisent des toxines amnésiantes (dites toxines ASP ou *Amnesic Shellfish Poison*) (Trainer et al., 2012). Le syndrome ASP a été découvert en 1987 lors d'un épisode toxique par consommation de moules au Canada, à l'île du Prince-Edward. Par la suite, de nombreux cas d'ASP ont été observés dans plusieurs pays exportateurs de mollusques bivalves tandis que le nombre d'espèces de *Pseudo-nitzschia* susceptibles de produire l'acide domoïque s'accroissait : *Pseudo-nitzschia multiseries, P.calliantha, P.pseudodelicatissima, P.multistriata, P.australis, P.seriata, P.cuspidata, P.fraudulenta, P.galaxiae, P.delicatissima* et *P.turgidula* (Bates et al., 1998; Lelong et al., 2012).

Les effets de l'intoxication apparaissent dans les 24 à 48 heures chez le consommateur de coquillages contaminés. Les symptômes sont en premier lieu des troubles digestifs (nausées, vomissements, crampes abdominales), puis des troubles neurologiques (céphalées, troubles de la mémoire), et dans les cas graves, convulsions et coma. Les toxines étant stables à la chaleur, la cuisson des coquillages ne diminue pas leur toxicité. Les effets toxiques s'observent également sur d'autres animaux marins (poissons, mammifères marins, oiseaux…).

La toxine responsable est un petit acide aminé neuro-excitateur, l'acide domoïque. Dans le cerveau, l'acide domoïque endommage certains neurones. Il bloque en position ouverte les canaux d'entrée d'ions sodium ce qui entraîne une augmentation des contractions musculaires et un dysfonctionnement des cellules ou leur mort (Figure 1-13).

De nombreux coquillages sont vecteurs des toxines amnésiantes. Le cas de coquilles Saint-Jacques est particulier car, du fait de la très lente dépuration dans cette espèce, les coquilles peuvent rester contaminées plusieurs années.

Des proliférations importantes d'espèces non toxiques de *Pseudo-nitzschia* sont observées depuis longtemps sur l'ensemble du littoral français, en particulier au printemps ([49] ; [36]). Elles sont en augmentation depuis les années 90, [36], (Figure 1-16).

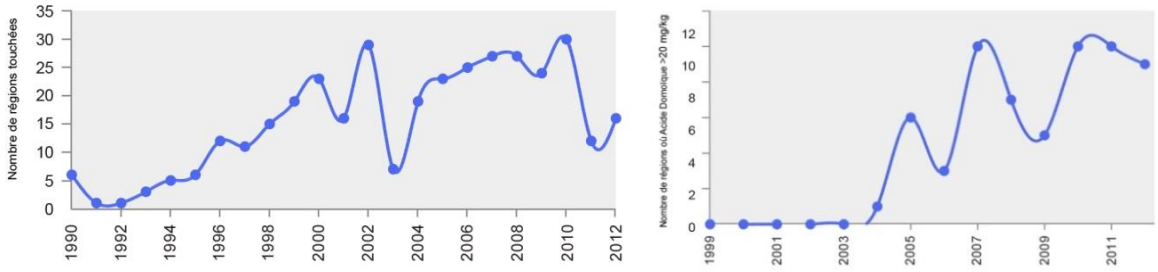


Figure 1-16 : Nombre de zones touchées par les blooms de *Pseudo-nirzschia* de plus de 100 000 cell.L^{-1} (gauche) et de zones touchées par plus de 20 mg.kg^{-1} d'acide domoïque [36].

Depuis 2000, des cas d'intoxication ont été recensés, tout d'abord en Bretagne et en baie de Seine puis sur l'ensemble du golfe de Gascogne ([36]). Ces contaminations sont dues à des espèces toxiques de *Pseudo-nitzschia, P. pseudodelicatissima, P. multiseries, P. calliantha, P. australis,* cette dernière étant la plus toxique [36].

- **Dinophysis**

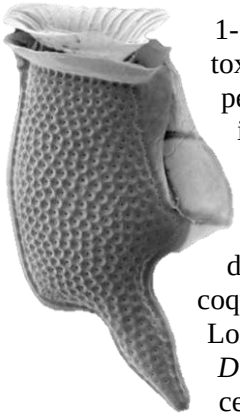


Figure 1-17 : *Dinophysis caudata*, photographie Nézan et Chomerat

Dinophysis appartient à la classe des dinophycées (ou dinoflagellés), Figure 1-17. Les espèces de *Dinophysis* produisent des toxines diarrhéiques (dites toxines DSP ou Diarrheic Shellfish Poison) (Reguera et al., 2012). Celles-ci peuvent provoquer chez le consommateur de coquillages contaminés une intoxication dont les effets apparaissent moins de douze heures après ingestion. Les principaux symptômes en sont diarrhées, douleurs abdominales, parfois nausées et vomissements. Les toxines étant stables à la chaleur, la cuisson des coquillages ne diminue pas leur toxicité. Les moules sont le principal vecteur des toxines diarrhéiques, mais les huîtres, coques, palourdes, clams, tellines et coquilles Saint-Jacques peuvent également être toxiques, quoiqu'à moindre niveau. Lors des épisodes de toxicité DSP avérée, les concentrations dans l'eau de *Dinophysis* sont généralement faibles : d'une centaine à quelques milliers de cellules par litre. Les épisodes DSP conduisant à des interdictions de vente des coquillages affectent régulièrement une partie importante du littoral français, en particulier dans les régions Normandie, Bretagne, Languedoc-Roussillon et Corse. Ils sont généralement observés en été en Manche, au printemps et en été en Atlantique, toute l'année en Méditerranée.

Dinophysis présente la particularité d'être une espèce mixotrophe (à la fois par phototrophe et hétérotrophe) qui se nourrit de *Myrionecta rubrum,* un cilié, lui-même prédateur de cryptophycées (Reguera et al., 2012).

- **Autres espèces toxiques sur le littoral français**

On trouve aussi : le genre *Azadinium* responsable du syndrome azaspiracide (AZP), l'espèce *Karenia brevis* provoquant le syndrome neurotoxique (NSP). Dans les eaux tropicales on trouve aussi le genre *Gambierdiscus*, porteur de la toxine ciguatérique (CFP) et *Ostreopsis* produisant la palytoxine Cette dernière microalgue est apparue récemment sur le littoral méditerranéen (Cohu et al., 2013). Enfin, peuvent aussi proliférer des espèces ichtyotoxiques qui peuvent affecter fortement les pêcheries et installations aquacoles (Berdalet et al., 2016).

- **Caractéristiques des blooms de microalgues toxiques**

Les blooms de microalgues toxiques peuvent être nuisibles lorsqu'ils présentent de fortes abondances mais ils peuvent aussi induire des toxicités de coquillages pour de faibles abondances, selon l'espèce considérée et le lieu géographique (Davidson et al., 2014). Il n'y a pas de lien général entre abondance et toxicité même pour une espèce précise (Smayda, 1997). En France, *A. minutum* et *Pseudo-nitzschia* forment des efflorescences de forte abondance (plusieurs millions de cellules par litre) [7 ; 9] alors que les blooms de *Dinophysis* sont peu abondant (Diaz et al., 2013; Reguera et al., 2012). On trouve ailleurs dans le monde des blooms toxiques de forte biomasse (plusieurs millions de cellules par litre) et de faible biomasse (quelques milliers de cellules par litre) selon les espèces et les sites.

Un bloom se développe en général sur place par multiplication végétative. Ce sont les conditions environnementales du milieu qui contrôlent ce développement. Il peut toutefois être généré par un apport extérieur (courants) comme c'est le cas pour les populations de *Dinophysis* en Irlande, en Espagne et dans le bassin d'Arcachon (Batifoulier et al, 2013 ; Raine et al., 2010; Reguera et al., 2012). Pour les espèces formant des kystes dans le sédiment (forme de résistance), la germination de kystes peut avoir un impact sur la taille des blooms comme pour *Alexandrium fundyense* dans le golfe du Maine (Anderson et al., 2012b) ou pas, comme *Alexandrium minutum* en baie de Cork (Cosgrove et al., 2014). Mais le plus souvent, c'est le développement végétatif *in situ* qui conditionne la taille de blooms. Ce sont donc les facteurs de contrôle de la croissance des espèces de phytoplancton et de perte (mortalité, broutage ou dispersion physique) qui agissent sur le développement et la terminaison des blooms. Les facteurs physiques tels que la stratification, les zones de convergences (fronts, upwellings) peuvent favoriser les blooms de certaines espèces comme *Dinophysis*, *Karenia mikimotoi* (Anderson et al., 2012b). La dilution (qui exprime l'inverse du temps de résidence) limite leur croissance (Bricker et al., 2008 ; Coutinho et al., 2012; Raine et al., 2010), [9]. La prédation ou le parasitisme peuvent aussi contrôler les blooms à différentes phases, initiation, maximum ou terminaison (Kelble, 2013; Montagnes et al., 2008; Smayda, 2008; Vasas et al., 2007). Les facteurs clés pour le développement d'un bloom sont la lumière, la température et les nutriments. Lumière et température ont un impact saisonnier et déterminent des fenêtres à risque de développement des blooms. Les nutriments, azote, phosphore, silice mais aussi micronutriments vont conditionner l'abondance des cellules.

1.3 La modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers

1.3.1 Définition et enjeux

La modélisation est la représentation d'un système par un autre, plus facile à appréhender. Un modèle numérique est une représentation mathématique du système que l'on souhaite étudier. Il permet une représentation dynamique (qui varie au cours du temps) et mécaniste (qui décrit les mécanismes, les réactions). Il n'a de sens que s'il répond à une question posée car c'est cette question qui conditionne la conception même du modèle, de ses composantes et des interactions entre ses composantes (Bacher et Nilquil, 2015). L'idée même de la modélisation est de représenter les fonctionnements essentiels du système que l'on veut comprendre, c'est-à-dire de

choisir pour chaque objectif de modélisation le modèle le plus simple tout en n'ignorant pas les principes essentiels du système étudié.

C'est une méthode scientifique parmi d'autres (modélisation empirique ou statistique….). Comme toute méthode scientifique, elle répond à un formalisme, décrit succinctement ci-après.

La modélisation numérique est un outil puissant pour étudier les multiples relations et interactions entre le phytoplancton et le reste de l'écosystème. Elle permet de les quantifier et d'étudier leur évolution au cours du temps (passé, présent, futur). Elle est aussi un outil de scénarisation, pour tester différentes hypothèses, de fonctionnement ou de modification du système. Le modèle est à la fois un outil de recherche pour aborder la compréhension du fonctionnement d'un processus physiologique d'une espèce, d'une communauté ou d'un écosystème et un outil qui tente de répondre aux questions posées par la société, notamment dans le cadre de la restauration de la qualité des écosystèmes ou de leur évolution sous l'impact de changements globaux (anthropiques, climatique). Son application est définie par trois échelles reliées entre elles, le temps, l'espace et la complexité.

L'outil modèle ne saurait être que la vision mathématique de son concepteur. Il a besoin des informations du milieu, pour sa définition, pour son formalisme et pour la validité de ses résultats. Il ne fonctionne donc qu'en lien avec des données provenant soit de mesures *in situ* soit d'expérimentations.

Les premiers modèles d'écosystèmes marins construits dans les années cinquante étaient limités par les capacités techniques de programmation (Steele, 1959). Ils se sont depuis largement développés avec la mise à disposition d'outils informatiques performants. Aujourd'hui, le temps calcul reste encore un facteur limitant car les modèles écologiques se sont largement complexifiés, mais la technique aussi bien que les fondements de la modélisation restent les mêmes : des hypothèses de départ qui permettent d'élaborer un schéma conceptuel du modèle, la formalisation mathématique des processus, l'étape de calcul puis la calibration à l'aide de données mesurées (*in situ, in vitro*), et la validation sur d'autres jeux de données. La validation peut s'appliquer à la simulation de situations passées (ou *hindcast* en anglais), le modèle peut ensuite être utilisé comme générateur de scénarios (*forecasts*) dans les limites qui ont été définies lors de sa création.

Dans le cadre de l'étude du phytoplancton en milieu côtier, la modélisation a permis de comprendre la dynamique du phytoplancton, de hiérarchiser les facteurs de contrôle sur cette dynamique, de quantifier les flux dans le réseau trophique, de tester des scénarios de restauration de la qualité de l'eau notamment en termes d'eutrophisation. Plus récemment elle s'est intéressée à comprendre les patrons de diversité phytoplanctonique ainsi que les facteurs agissant sur la phénologie des espèces. Les espèces clés étudiées sont pour la plupart des espèces d'intérêt sociétal comme les microalgues toxiques. Enfin, aujourd'hui, la modélisation s'essaie aussi à simuler l'impact des changements climatiques sur le maillon phytoplancton, en termes de biomasse, de diversité et de relations trophiques.

1.3.2 La modélisation du phytoplancton en tant que flux de matière

- **Modèle conceptuel**

  - **Variables d'état et processus**

Les variables d'état d'un modèle sont les objets du modèle dont on souhaite étudier la dynamique temporelle. Elles sont reliées entre elles par des processus, ou flux de matière ici. Le

modèle NPZD (Nutriments[6] – Phytoplancton[7] – Zooplancton – Détritus) est un des modèles les plus simple de la circulation de la matière au sein d'un écosystème aquatique où le phytoplancton est considéré comme un seul compartiment, celui des producteurs primaires, [59 ; 24], (Sarmiento et al., 1993), (Figure 1-18). La croissance du phytoplancton est égale à l'assimilation des sels nutritifs. Toute la matière minérale assimilée est transformée en matière organique phytoplanctonique. Le cycle est conservatif, il n'y a ni perte ni gain de matière

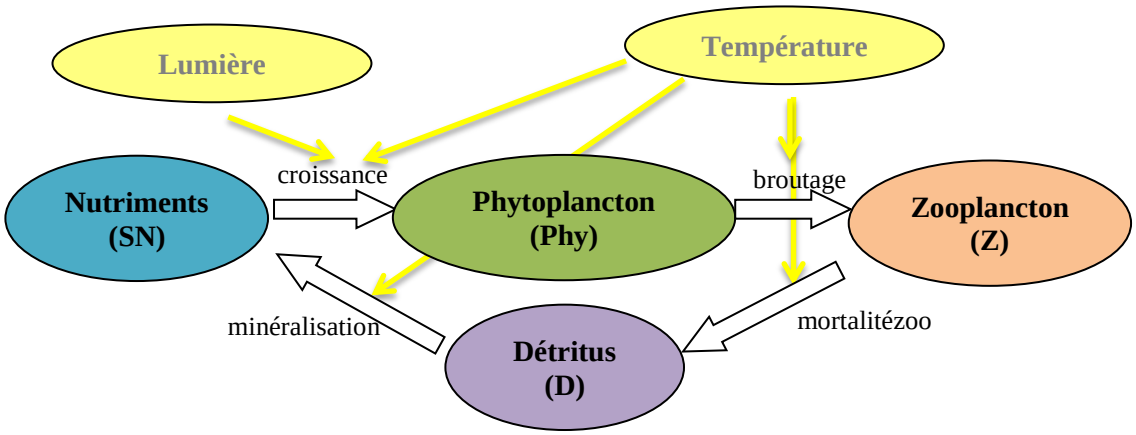


Figure 1-18 : Schéma conceptuel du cycle de la matière en milieu côtier : 4 variables d'état, les nutriments (azote ou phosphore), le phytoplancton, le zooplancton herbivore et la matière détritique. 4 processus relient les variables d'état : croissance (assimilation de nutriments), mortalité du phytoplancton (broutage), mortalité du zooplancton, minéralisation de la matière détritique. 2 variables forçantes, lumière et température et leur influence sur les processus.

Dans ce type de modèle, le cycle de la matière est décrit pour un élément chimique, azote, phosphore ou carbone le plus souvent. La matière organique du phytoplancton est décrite par la formule chimique $(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}H_3PO_4$. Le rapport molaire C/N/P dans le phytoplancton a été mesuré par (Redfield, 1934) ; (Redfield, 1958). Il est sensiblement constant et vaut 106/16/1. C'est le même rapport que l'on trouve dans les eaux marines non perturbées (Fleming et H., 1940). En milieu marin CO_2 et H_2O sont en quantité non limitante, la représentation du flux de matière est en général représentée par l'azote et/ou le phosphore qui, par leurs concentrations, contrôlent la production primaire. Une représentation en flux de carbone est toutefois pertinente lorsque l'on s'intéresse non plus à la circulation de la matière mais au bilan de CO_2 (Jacques, 2008).

Ce type de modèle a été largement utilisé aussi bien dans les lacs que dans l'océan côtier ou du large. Il permet de simuler non seulement la dynamique de chaque variable mais aussi de quantifier les flux de matière entre chaque compartiment de l'écosystème. Cette description est une des plus simples pour un modèle biogéochimique.

- **Variables forçantes**

En milieu marin côtier, la croissance du phytoplancton est un processus qui présente une variabilité spatiale et saisonnière. La variabilité saisonnière est essentiellement liée à l'effet de la lumière (I, pour intensité lumineuse) sur la photosynthèse et de la température (T) sur les

[6] N signifie nutriments dans l'appellation modèle NPZD mais afin de ne pas confondre avec le symbole de l'azote (N également), les nutriments, ou sels nutritifs sont écrits ici SN.

[7] P signifie Phytoplancton dans l'appellation modèle NPZD mais afin de ne pas confondre avec le symbole du phosphore (P également), le phytoplancton est écrit Phy

réactions physiologiques des organismes. Lumière et température sont des variables forçantes du modèle, c'est-à-dire des variables externes au modèle qui ne sont pas modifiées par lui mais qui influencent les processus. La variabilité spatiale et temporelle est aussi liée à la variabilité des variables d'état comme les nutriments (notamment via les apports des rivières en milieu côtier).

- **Ecriture des processus et équations**

Le modèle à 4 variables s'écrit sous forme de 4 équations différentielles qui seront intégrées au cours du temps par des méthodes d'intégration numérique.

$$\begin{cases} dSN/dt = \text{minéralisation} - \text{croissance} \\ dPhy/dt = \text{croissance} - \text{broutage} \\ dZoo/dt = \text{broutage} - \text{mortalitézoo} \\ dD/dt = \text{mortalitézoo} - \text{minéralisation} \end{cases}$$

Pour respecter qu'il n'y ait ni perte ni gain dans le système (conservativité), la somme des variations de chaque compartiment doit être nulle : dPhy/dt + dSN/dt + dZoo/dt + dD/dt= 0.

Ici, le phytoplancton est représenté comme un seul groupe fonctionnel, celui des producteurs primaires. L'évolution du phytoplancton répond alors à l'équation simplifiée de : dPhy/dt = croissance – broutage (Riley, 1946; Steele, 1959). Il y aura augmentation de la biomasse du phytoplancton lorsque : croissance > broutage. Cette représentation simplifiée du phytoplancton met déjà en place les deux facteurs de contrôle de la dynamique du phytoplancton, le contrôle amont, abiotique par l'assimilation des sels nutritifs et le contrôle aval, biotique, par le broutage du zooplancton.

Chaque processus est décrit au moyen d'une formule mathématique provenant le plus souvent d'expérimentations ou d'observations *in situ*. Ces formulations peuvent être mises en place dans le travail de modélisation ou extraites de la littérature scientifique. Une des écritures simples peut être :

$$\begin{cases} \text{croissance} = \mu * Phy \\ \text{broutage} = g * Zoo \\ \text{mortalitézoo} = d * Zoo \\ \text{minéralisation} = min * D \end{cases}$$

Où µ est le taux de croissance (temps^{-1}), g le taux de broutage (de *grazing* en anglais) (temps^{-1}), d le taux de mortalité du zooplancton (de *death* en anglais) (temps^{-1}) et min le taux de minéralisation de la matière organique (temps^{-1}). Ces taux peuvent être des paramètres fixés (représentation la plus simple) ou des processus (ou traits) dépendant d'autres variables d'état ou forçantes.

Par exemple, le taux de croissance du phytoplancton est souvent décrit comme :

$\mu = \mu max * f(T, I, SN)$

µmax correspond au taux maximal de croissance défini pour des conditions optimales de température, lumière et nutriments. Lumière, température et nutriments modifient la valeur du taux de croissance. Il existe une grande diversité d'écriture dans la bibliographie pour chacun de ces processus de contrôle. La table 1-2 présente quelques références pouvant s'appliquer au modèle décrit ci-dessus (où le phytoplancton est considéré comme un tout sans détailler son état physiologique).

Les processus de contrôle de la croissance du phytoplancton par la lumière, la température et les nutriments ont en général été définis à partir de cultures *in vitro*, souvent en testant chaque

paramètre indépendamment, plus rarement en faisant varier plusieurs variables forçantes ensemble. Plusieurs formules sont aussi disponibles pour décrire l'action conjointe des différents contrôles, notamment lorsqu'on considère non pas un seul sel nutritif mais le contrôle de la croissance par plusieurs. En effet, les nutriments les plus couramment représentés (ceux qui contrôlent la croissance du phytoplancton) sont l'azote minéral dissous, le phosphore minéral dissous et pour les diatomées, la silice (Si) qui rentre dans la composition du frustule. D'autres éléments chimiques interviennent aussi dans le développement du phytoplancton comme le fer, le zinc… De moindre importance en milieu côtier, ils ne sont pas retenus ici.

Table 1-2: Références non exhaustives pour l'écriture des processus de croissance

Effet de la température sur la croissance du phytoplancton	modèle exponentiel (Eppley, 1972; Goldman et Carpenter, 1974; Lehman et al., 1975) ; modèle linéaire (Ahlgren, 1987; Di Toro et al., 1971) ; modèle de type Michaelis-Menten, modèle de type Arrhénius (Geider et al., 1998)…
Effet de la lumière sur la croissance du phytoplancton	courbe avec photoinhibition (Jassby et Platt, 1976; Steele, 1962) ; sans photoinhibition (Jassby et Platt, 1976) ; type Michaelis-Menten (Bates, 1976; MacIsaac et Dugdale, 1972; Platt et al., 1980).
Effet des sels nutritifs sur la croissance du phytoplancton	cinétique de type Michaelis-Menten (Caperon, 1967; Di Toro et al., 1971; Droop, 1968; Dugdale, 1967; McCarthy, 1981; Monod, 1950; Tilman et al., 1982; Wroblewski, 1977) …

Selon le modèle choisi, un ou plusieurs nutriments peuvent être simulés. Longtemps, le phosphore minéral était modélisé pour le phytoplancton des eaux douces et l'azote minéral pour celui des eaux marines. En effet, seul le sel nutritif contrôlant la croissance du phytoplancton, appelé aussi sel nutritif limitant est intéressant à modéliser puisque c'est sa quantité qui va conditionner la pleine croissance ou pas du phytoplancton. En milieu côtier, à l'interface des eaux douces et des eaux océaniques, l'azote comme le phosphore sont bien souvent impliqués dans le contrôle de la croissance du phytoplancton. Si plusieurs nutriments sont pris en compte, le contrôle s'écrit en général au moyen de la loi du minimum ou loi de Liebig (Liebscher, 1895). D'autres formules peuvent être utilisées (Degroot, 1983; Droop, 1983; Legovic et Cruzado, 1997; Oneill et al., 1989), leur choix n'est pas anodin sur les résultats du modèle (Poggiale et al., 2010). La modélisation de plusieurs nutriments permet d'approcher la notion d'élément limitant la croissance du phytoplancton : quel est l'élément (Si, N, P) qui contrôle la croissance du phytoplancton à un moment donné. Le modèle constitue alors un outil, tout comme les bioessais d'enrichissement en sels nutritifs, ou les rapports N/P/Si calculés *in situ*, pour estimer quel nutriment contrôle la croissance du phytoplancton à un moment et un endroit donné. Ce type d'étude est notamment utilisé dans la compréhension du phénomène d'eutrophisation (voir chapitre 2).

- **Quelques variantes au modèle simplifié**

  - **Phytoplancton, zooplancton**

Le groupe fonctionnel des producteurs primaires, le phytoplancton, est en réalité très divers et peut être scindé en différents sous-groupes selon un trait fonctionnel choisi. Ce peut être la distinction entre diatomées, consommatrices de silice, et dinoflagellés (Guillaud et Menesguen, 1998; LePape et Menesguen, 1997; Menesguen et Hoch, 1997). Ce peut être aussi une distinction par classes de taille, comme pour le nanophytoplancton, le microphytoplancton, (Baretta et al., 1995; Chapelle et al., 2000; Pace et al., 1984). Il s'agit d'une première étape de modélisation de la diversité fonctionnelle du phytoplancton (voir chapitre 3).

La même remarque s'applique aussi au groupe zooplancton, qui peut être scindé en herbivores et carnivores (Baretta et al., 1995; Pace et al., 1987) ou aussi en classe de taille, microzooplancton, mesozooplancton.

- **Nutriments**

Pour l'azote, il est aussi intéressant de distinguer les nitrates (NO_3) de l'ammonium (NH_4). Ces éléments ont des origines différentes et leur assimilation par le phytoplancton est aussi différente. Le phytoplancton assimile préférentiellement NH_4 (Glibert et al., 1982). On peut écrire cette préférence sous la forme utilisée par Fasham (Fasham et al., 1990) et Wroblewski (Wroblewski, 1977). La régénération *in* situ de la matière organique produit de l'azote minéral sous la forme NH_4. On distingue ainsi la production nouvelle (par assimilation de NO_3 apporté dans l'écosystème) de la production régénérée (par assimilation de NH_4 qui provient du recyclage de la matière organique *in situ*) puis on les quantifie. Ce calcul est courant dans l'océan du large pour quantifier les flux de matière (Dugdale et Goering, 1967; Eppley et Peterson, 1979; Pace et al., 1987).

- **Minéralisation**

Dans ce modèle simple, la minéralisation correspond à un taux de minéralisation du compartiment détritique en nutriments. Cette action de minéralisation est liée à la température. Elle représente en fait l'effet des bactéries sur la minéralisation de la matière organique. D'autres auteurs ont préféré représenter explicitement le compartiment bactérien (Baretta et al., 1995; Baretta Bekker et al., 1995; Fasham et al., 1990; Fransz et al., 1991) et les relations trophiques qui s'exercent autour de ce compartiment, c'est ce qu'on appelle la boucle microbienne (Azam et al., 1983).

- **Oxygène**

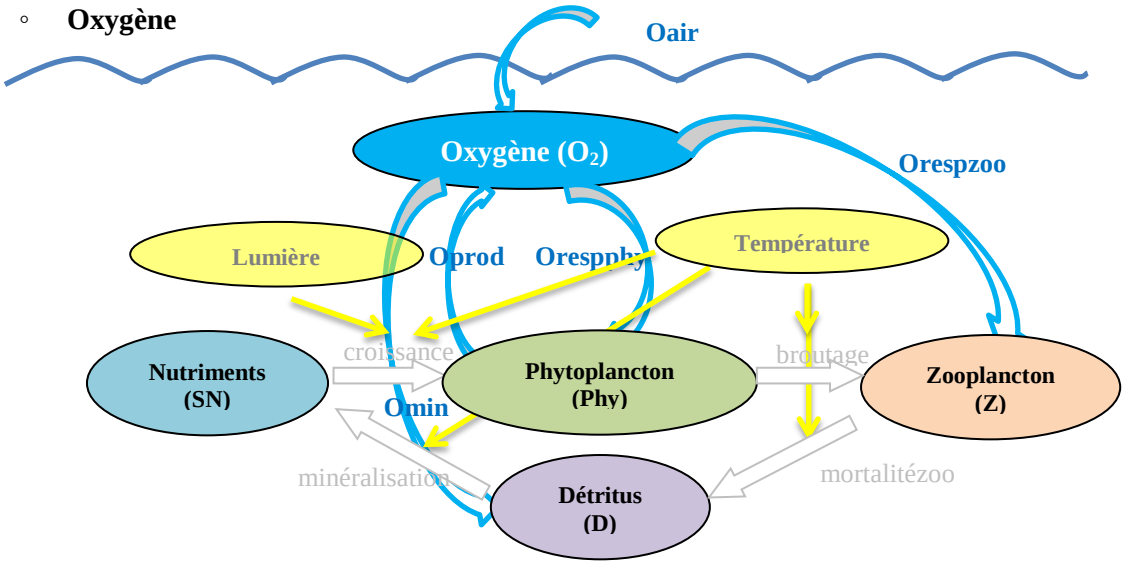


Figure 1-19 : Modélisation de l'oxygène dans un écosystème côtier

La simulation de l'oxygène ne fait pas partie à proprement dit d'un modèle de flux de matière. Néanmoins pour aborder le rôle du phytoplancton dans les problèmes d'eutrophisation, il est nécessaire de simuler en parallèle au modèle de flux de matière un modèle de circulation d'oxygène dans l'écosystème côtier (Figure 1-19).

Les processus qui régissent l'évolution de l'oxygène en milieu côtier peuvent être décrits sous la forme de l'équation différentielle :

dO_2/dt = Oprod – Orespphy – Orespzoo - Omin+ Oair

La production d'oxygène, Oprod, est liée à la photosynthèse du phytoplancton. Elle correspond, de manière simplifiée, à la réaction chimique: $CO_2 + H_2O \rightarrow CHOH + O_2$.

Cette relation physiologique où une mole d'oxygène (O_2) est produite lorsqu'une mole de carbone organique (CHOH) est synthétisée permet de coupler le modèle de croissance du phytoplancton à celui de production d'oxygène. Cette formule est exacte pour la production de glucides. Si l'on considère que la croissance algale produit aussi lipides et protéines, le rapport entre oxygène dégagé et matière organique synthétisée pendant la photosynthèse, ou quotient photosynthétique (qPS), varie entre 1,4 et 1,6 pour les lipides et les protéines.

Pour un modèle écrit en azote, le rapport C/N du phytoplancton (106/16), ou rapport de Redfield (Redfield, 1934), permet de relier la production de biomasse en N en production d'oxygène. Ainsi la production d'oxygène peut s'écrire : Oprod = croissance*qPS*106/16

La respiration du phytoplancton, Orespphy, et du zooplancton, Orespzoo, consomme de l'oxygène. La respiration représente chimiquement la réaction inverse de la photosynthèse, soit : $CHOH + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O$.

Il existe plusieurs manières d'écrire le processus de respiration du phytoplancton. Dans [59 ; 24 ; 22], le processus de respiration du zooplancton est considérée comme linéaire en fonction de la biomasse du zooplancton et le processus de respiration du phytoplancton est décomposé en respiration basale constante (respb) et respiration de stress (respst). Cette dernière augmente lorsque la lumière diminue (Raven et Beardall, 1981) : Orespphy = (respb+respst)* Phy.

Omin représente la consommation d'oxygène par minéralisation, elle correspond à la quantité de matière minéralisée (minéralisation) multipliée par le ratio O_2/N (16/106).

La réaération, Oair correspond à la diffusion d'oxygène entre l'atmosphère et la surface de la mer. Elle dépend de l'agitation de l'eau et est décrite ici empiriquement en fonction de l'état de le mer (voir § 1.3.4, page 36).

- **La représentation des résultats et la calibration du modèle**

La plupart du temps, les modèles d'écosystèmes comme celui décrit ici nécessitent une intégration numérique du système d'équations différentielles (par opposition à la solution analytique en cas d'équation simple). L'intégration numérique demande un algorithme d'intégration, le choix d'un pas de temps et la définition de conditions initiales pour chaque variable d'état (Bacher et Nilquil, 2015). Les résultats décrivent l'évolution des variables au cours du temps et sont souvent représentés graphiquement.

Ils sont alors comparés aux données pour l'étape de calibration. La Figure 1-20 donne un exemple des résultats du modèle NPZD, appliqué à la baie de Vilaine [59 ; 22 ; 24].

La simulation dure une année. En hiver l'azote minéral présente de fortes concentrations ; ces concentrations diminuent au printemps et elles sont minimales en été. Le phytoplancton croît dès le printemps, quand la température et la lumière sont suffisantes et que les sels nutritifs sont abondants (ici seulement l'azote). Il atteint un pic en été puis décroît. Le zooplancton se développe en été alors que le phytoplancton est suffisamment abondant, puis décroît lorsque la biomasse de phytoplancton diminue. La matière détritique est plus abondante en hiver et automne mais présente aussi des variations à plus haute fréquence. L'oxygène de l'eau suit le développement du phytoplancton, avec un pic au printemps et en été.

Ce modèle simple permet d'aborder les notions de contrôle de la phénologie du phytoplancton, contrôle aval (ou bottom-up en anglais) qui s'exerce sur la croissance et contrôle amont (ou top down) qui s'exerce par le broutage. La dynamique du phytoplancton est ainsi régie par : (i) la croissance, limitée en hiver par la lumière et la température et au printemps et en été par les nutriments ; (ii) par le broutage du zooplancton en été au moment du pic de zooplancton.

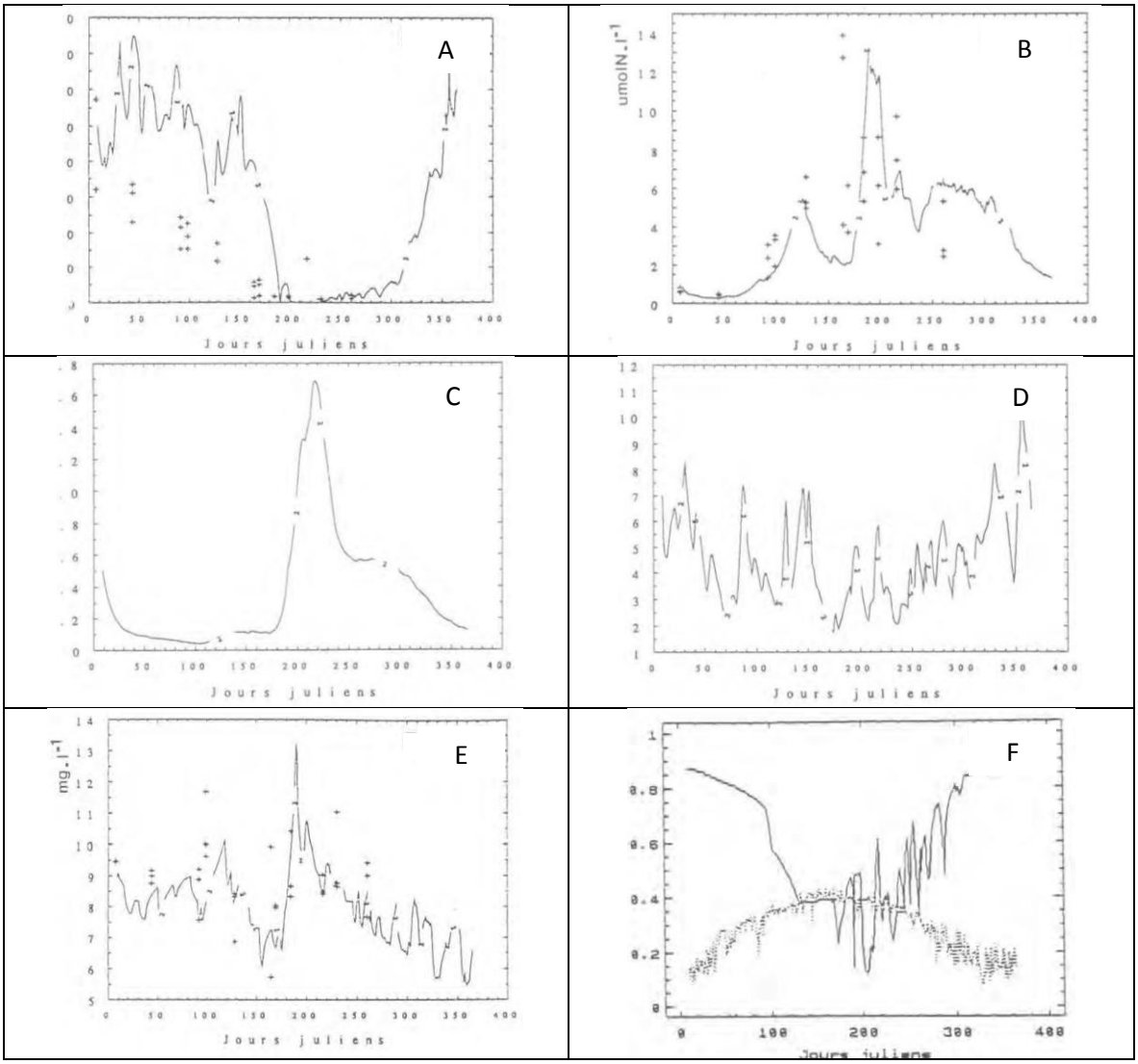


Figure 1-20 : Simulation de l'azote minéral (A), du phytoplancton (B), du zooplancton (C), de la matière détritique (D), de l'oxygène (E) et des limitations en azote (trait plein), en lumière (pointillés) de la croissance du phytoplancton. Modèle NPZD de l'écosystème côtier de la baie de Vilaine, d'après [59].

1.3.3 Le phytoplancton dans un environnement en 3 dimensions

Le modèle décrit précédemment permet de simuler l'évolution temporelle du phytoplancton et des variables associées. Dans l'écosystème côtier, il existe des gradients d'hétérogénéité verticaux liés à la lumière, à la salinité et à la température et des gradients horizontaux, liés aux panaches des fleuves, à la bathymétrie… Simuler le phytoplancton au sein des écosystèmes côtiers nécessite souvent de prendre en compte cette hétérogénéité spatiale ainsi que son transport par les courants ou par sédimentation vers le fond. Le rôle de l'hydrodynamique dans le maintien ou l'atténuation de ces gradients et donc dans la distribution du phytoplancton est important (Perruche et al, 2010 ; Rivière et Pondaven, 2006). Son déplacement doit également être modélisé dès que l'on s'intéresse à un milieu ouvert, afin de prendre en compte apports et pertes de phytoplancton ou autres variables d'état.

Si, dans l'océan du large, beaucoup de modèles s'affranchissent de la circulation horizontale pour ne s'attacher qu'aux échanges verticaux et au flux de matière dans la couche euphotique, en milieu côtier la prise en compte du gradient horizontal lié aux panaches des fleuves, à l'évolution de la bathymétrie, aux courants horizontaux (marée) est quasiment incontournable. On parle alors d'environnement en 3 dimensions (3D).

- **Modèles en boîtes**

Une des premières solutions techniques, utilisée largement pour éviter des modèles trop complexes et au temps de calcul ingérables, a été de discrétiser l'espace en boîtes homogènes sur l'horizontale et sur la verticale. La technique des boîtes, par opposition au réseau maillé régulier des physiciens, a été utilisée aux débuts de la simulation des écosystèmes aquatiques (lac Erié : (Ditoro, 1975); lac Ontario :(Chen et Smith, 1979)). Elle est encore justifiée aujourd'hui dans les cas où les interactions biologiques sont privilégiées car elle permet de réduire fortement les temps de calcul (Menesguen et al., 2007). En revanche, elle soulève d'autres biais comme l'hypothèse d'homogénéité dans une boîte et l'homogénéisation instantanée dans chaque boîte qui introduit une dispersion purement numérique entre les boîtes.

Les échanges entre boîtes peuvent être calculés simplement en incluant les débits des rivières et une dispersion horizontale (version 1 du modèle baie de Vilaine [59]) ou bien être calculés à partir d'un modèle hydrodynamique à mailles fines (version 2 du modèle baie de Vilaine [24]).

Par exemple, afin de représenter l'hétérogénéité verticale et la circulation giratoire dans la baie de Vilaine, un modèle en boîtes a été mis en place, en découpant sur la verticale au niveau de la pycnocline, – 6m, et selon un axe estuaire-large et nord-sud. Il en résulte un système de treize boîtes, Figure 1-21. Les flux advectifs intermailles, calculés par le modèle hydrodynamique 3D (Lazure et Jegou, 1998; Lazure et Salomon, 1991), sont intégrés aux interfaces des boîtes (Figure 1-21). Ces flux sont ensuite moyennés sur une journée, après avoir filtré l'effet instantané de la marée. Les débits de la Vilaine sont ajoutés aux flux advectifs calculés pour les boîtes de surface. La dispersion horizontale est nulle, la dispersion verticale varie avec l'état de la mer, le débit de la Vilaine et le coefficient de marée.

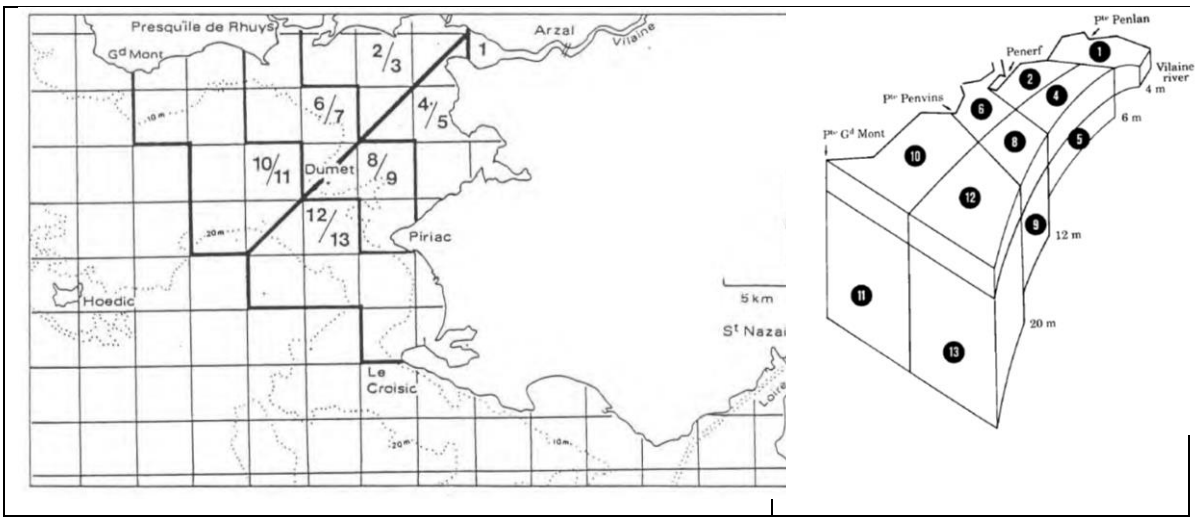


Figure 1-21 : Maillage physique du modèle 3D à maille de 4 km et découpage des 13 boîtes du modèle écologique associé.(A) vue depuis la surface et (B) prise en compte de l'échelle verticale [59 ; 24].

- **Modèles en mailles**

Avec la progression des moyens de calcul depuis plusieurs dizaines d'années, les modèles couplés physique-biologie ont évolué vers un couplage direct avec les mailles du modèle hydrodynamique, ceci permettant de limiter la dispersion spatiale liée à l'homogénéité des boîtes et d'obtenir une résolution spatiale plus fine. Ce fut le cas lors de l'étude écologique de la lagune de Thau où, tout d'abord, un modèle hydrodynamique en 2 dimensions (Millet, 1989) a été couplé à un modèle en boîtes pour étudier les cycles de l'azote et de l'oxygène dans les différents compartiments écologiques de la lagune (phytoplancton, huîtres, sédiment). Ensuite, un modèle hydrodynamique en 3 dimensions (Lazure, 1992) à mailles de 400 m sur 10 niveaux a été directement couplé à un modèle d'oxygène [24] afin d'étudier les crises ,voir chapitre 2. Le raffinement de la discrétisation spatiale en mailles a permis de mieux représenter les départs

d'anoxies du fond et leur propagation au niveau des tables à huîtres. Une discrétisation en boîtes (plus grossière) n'aurait pas permis dans ce cas de suivre et de comprendre l'évolution des crises anoxiques localisées. Ce couplage a ensuite été repris pour quantifier la dynamique des bilans en azote et oxygène de la lagune de Thau avec cette nouvelle discrétisation spatiale en incluant le modèle écologique calibré pour le modèle en boîtes précédemment développé [16 ; 18].

- **Le phytoplancton et les gradients spatiaux**

Dans un environnement en 3 dimensions et notamment sur la verticale, de nouveaux traits liés au phytoplancton sont significatifs. Il s'agit de la sédimentation du phytoplancton et de l'atténuation de la lumière avec la profondeur qui influence sur son taux de croissance.

- **Sédimentation du phytoplancton**

La sédimentation du phytoplancton est liée à sa vitesse de chute et peut être décrite comme un paramètre fixe ou variable selon l'état physiologique. Néanmoins il est souvent considéré comme dépendant de l'espèce phytoplanctonique considérée (Smayda et Bienfang, 1983; Vinogradova, 1977). La sédimentation du phytoplancton est représentée comme une perte de biomasse dans la maille ou boîte considérée et un gain pour la maille ou boîte inférieure.

- **Atténuation de la lumière**

La quantité de lumière décroît avec la profondeur selon une loi exponentielle décrite au moyen du paramètre d'extinction lumineuse : $I_z = I_{surf}. e^{-kI. z}$ (loi de Beer-Lambert).

Avec I_z l'intensité lumineuse à la profondeur z ; $I_{surf,}$ l'intensité lumineuse en surface ; kI le paramètre d'extinction lumineuse (distance^{-1}) et z la profondeur considérée.

Le coefficient d'extinction lumineuse dépend de la quantité de particules dans l'eau, des matières en suspension mais aussi de la quantité de phytoplancton. C'est l'effet auto-ombrage (Riley, 1975). Dans le modèle en boîtes de la baie de Vilaine, le coefficient d'extinction lumineuse est calculé en fonction de l'auto-ombrage lié à la concentration en phytoplancton selon la formule de (Riley, 1975) et des matières en suspension reliées ici à l'état de la mer par un paramètre empirique kNC : kI = kNC . étatmer + 0,054 . Phy $^{2/3}$ + 0 ,0088 . Phy.

L'état de la mer correspond à la hauteur des vagues générées par le vent et la houle selon une grille qui va de 1 à 9 (source Météo France).

1.3.4 La modélisation de l'écosystème côtier et de ses interfaces

- **L'interface atmosphère – océan**

Si les apports atmosphériques de nutriments sont conséquents dans certaines régions du globe (Luo et al., 2014), on les ignorera ici, car ils sont très inférieurs aux apports des bassins versants dans nos milieux côtiers (Souchu, 2016). Ils peuvent néanmoins atteindre 10% à 20% du budget en N sur l'ensemble de la façade Manche Atlantique (Desmit et al, 2015).

L'interface océan-atmosphère, elle, est cruciale dans le calcul des bilans en carbone de l'océan mondial, mais ce n'est pas l'objectif des modèles côtiers tournés plutôt vers les bilans de matières azotée ou phosphorée. Toutefois, dans le cas de l'étude des hypoxies/anoxies côtières, les échanges mer-atmosphère d'oxygène doivent être pris en compte. Il s'agit du processus appelé réaération. La réaération correspond à la diffusion de l'oxygène à l'interface air-mer. Plusieurs formules calculent la variabilité de ces échanges. Dans le cas du modèle baie de Vilaine, la formule a été adaptée d'un modèle de rivière (O'Connor et Dobbins, 1958) où les échanges sont accélérés par le courant de surface.

En milieu marin, le problème est plus complexe car interviennent les courants de surface mais aussi l'influence du vent sur l'agitation de l'eau. Une formule empirique de la réaération a été utilisée : Réaération = ka . étatmer . (O_{2sat} – O_2), où, ka est le coefficient de réaération (Beck et Young, 1975). La saturation en oxygène (O_{2sat}) dépend de la température et de la salinité de l'eau selon l'équation de Weiss (Aminot et Chaussepied, 1983) et étatmer est la valeur de l'état de la mer.

- **L'interface eau-sédiment**

En milieu côtier les profondeurs sont faibles et les interactions entre la colonne d'eau et le sédiment sont à prendre en compte, notamment en tant que contribution à la production primaire pélagique (Andrieux-Loyer et al., 2008; Boynton et al., 1980; Grenz et al., 2000; Ruardij et Vanraaphorst, 1995). En effet, le sédiment peut être une source ou une perte de nutriments, d'oxygène et de matière organique. Des phénomènes physiques de sédimentation/resuspension et des phénomènes chimiques de minéralisation/diffusion/adsorption contrôlent les échanges à cette interface.

Pour mieux représenter l'impact de ces échanges sur la colonne d'eau, en termes de risque d'hypoxies de fond, de réserve de nutriments par les sédiments, un modèle en boîtes sur la verticale, détaillant des cycles de l'azote, du phosphore et de l'oxygène a été appliqué à la lagune de Thau [23 ; 25], (Figure 1-22). Il prend en compte trois couches de sédiment afin de représenter (sommairement) le profil d'oxygène d'oxique à anoxique et les cycles de N et P dans le sédiment et à l'interface avec la colonne d'eau. La calibration a été effectuée en considérant le modèle à l'équilibre pour deux situations, le printemps et l'été. Les flux simulés à l'interface ont alors pu être comparés aux flux mesurés (Mesnage et Picot, 1995).

Ce modèle, Figure 1-23, décrit le cycle de N dans les sédiments : minéralisation en NH_4 puis nitrification en NO_3 (en milieu oxique) et/ou dénitrification en milieu anoxique. Il décrit aussi le cycle de P, qui est différent de celui de l'azote, puisque les sédiments jouent un rôle réservoir avec des formes inorganiques de P adsorbées plus ou moins labilement aux ions Fe ou Ca (Andrieux-Loyer et al., 2014; Andrieux-Loyer et al., 2008; Liu et al., 2016; Smil, 2000). Pour plus de détails se reporter à [23 ; 25].

Les échanges entre couches de sédiment sont ici représentés par de la dispersion pour les variables dissoutes comme particulaires.

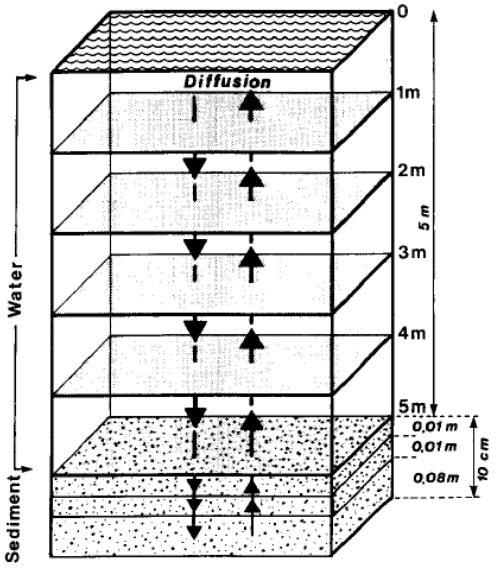


Figure 1-22 : Modèle en boîtes vertical décrivant les échanges eau-sédiment, [23].

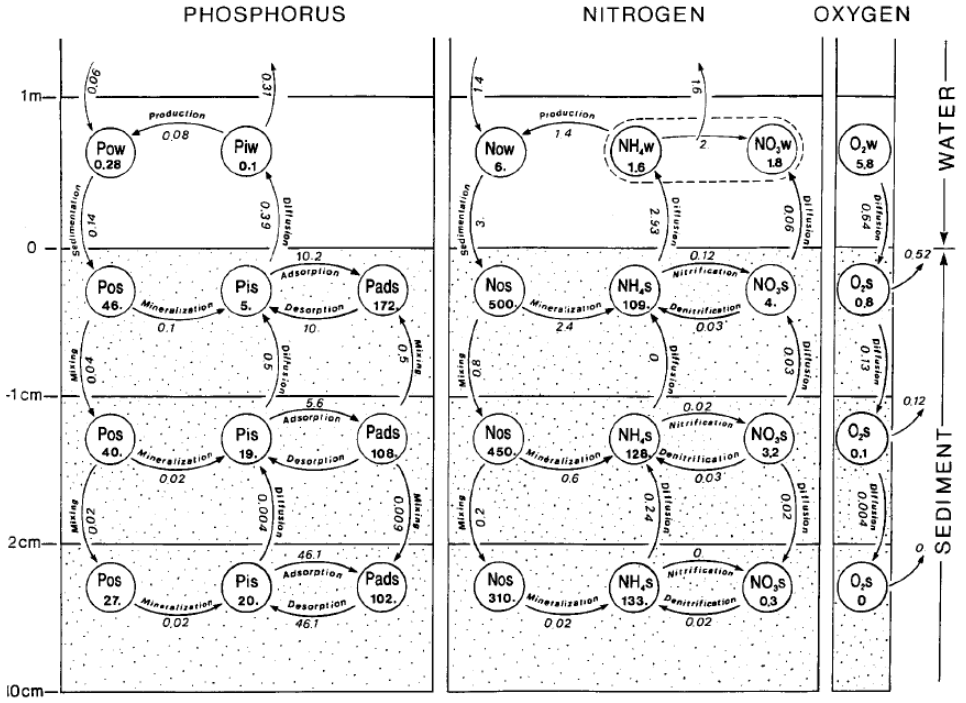


Figure 1-23 : Modèle des cycles de N, P et O_2 à l'interface eau-sédiment et dans le sédiment [23]

L'intérêt d'un tel modèle est de permettre de relier la matière organique qui sédimente au fond aux flux relargués par le sédiment dans la colonne d'eau et ainsi d'aboutir à un bilan complet du cycle de la matière en milieu côtier. Dans un premier temps ce modèle a été appliqué en situation d'équilibre, à deux saisons et dans deux zones distinctes (sous et hors des tables à huîtres) et calibré par des mesures *in situ* (Mazouni, 2004; Mesnage et al., 2007). Il a montré qu'en été la demande benthique en O_2 et les flux relargués de PO_4 et NH_4 sont plus élevés qu'en hiver. Les flux de NO_3 sont faibles et peuvent être dirigés vers le sédiment en hiver. La nitrification se limite à la partie oxique du sédiment contrairement à la dénitrification [25]. Ces résultats modélisés et validés par les mesures ont également été observés par Anschutz et al., (2007) ; Dedieu et al., (2007).

Ce modèle, calibré en situation d'équilibre a toutefois été conçu pour simuler la dynamique temporelle de chaque compartiment et a pu ainsi être réintroduit dans des modèles dynamiques d'écosystèmes comme le modèle de la lagune de Thau [18 ; 19 ; 22]. Il a aussi été intégré dans un modèle d'échanges eau-sédiment appliqué à l'estuaire de Penzé et couplé à un modèle fin hydrosédimentaire ainsi qu'à un modèle géochimique détaillé de la reminéralisation de la matière organique (modèle Siam 1dv, (Bally et al, 2005) dans le cadre de l'encadrement du post-doc de G. Bally).

Des modèles plus détaillés existent dans la littérature, ce sont soit des modèles de diagenèse précoce à l'état stable, simulant les profils de phosphate et les formes de P particulaire (P lié au fer, P lié au calcium, P organique) (Slomp et al., 1996), soit des modèles simulant de manière plus détaillée la dégradation de la matière organique et certains mécanismes biogéochimiques notamment la dénitrification dans le sédiment soit des modèles simulant de manière plus détaillée certains des mécanismes biogéochimiques (Billen, 1982; Ruardij et Vanraaphorst, 1995; Soetaert et Middelburg, 2009). Le modèle décrit ici présente l'intérêt d'un compromis dont l'objectif est de mieux représenter les cycles de P et N dans la colonne d'eau en tenant compte de leurs interactions avec le sédiment.

- **L'interface terre – milieu côtier**

L'interface entre milieu côtier et la terre correspond au trait de côte. C'est au niveau de cette interface que se font les rejets des bassins versants principalement par le réseau hydrographique représenté dans le modèle par les débits et concentrations en nutriments des rivières.

En ce qui concerne le modèle baie de Vilaine, les limites terrestres du modèle sont le trait de côte et le barrage d'Arzal où se jette le fleuve Vilaine. Les conditions aux limites terrestres du modèle sont les débits du fleuve Vilaine et les concentrations dans le fleuve des variables d'état du modèle (N, P, Si, matière organique). Les apports de phytoplancton sont considérés comme nuls, le phytoplancton marin étant distinct du phytoplancton d'eau douce.

Un des intérêts du modèle est, une fois calibré, de pouvoir tester des scénarios de modification des apports fluviaux des bassins versants, notamment des réductions des concentrations en azote et en phosphore apportés en milieu côtier par les fleuves. Cette application sera plus approfondie, chapitre 2.

- **L'interface milieu-côtier - large**

Sauf à considérer un modèle fermé, comme ce peut être le cas pour la lagune de Thau [21 ; 22] un modèle côtier a des limites ouvertes sur l'océan au large. La prise en compte de cette frontière implique de connaître à la fois les échanges hydrodynamiques et les concentrations des variables d'état au large.

En ce qui concerne les échanges hydrodynamiques, ceux-ci sont en général calculés par le modèle hydrodynamique qui a servi au couplage (en mailles ou en boîtes). Les concentrations sont, elles, souvent issues de mesures au large.

Dans le cas de la baie de Vilaine, un premier essai en prenant des conditions stables au large issues de Le Corre et Tréguer (1976) n'a pas permis de reproduire les dessalures et pics de nutriments observés au large en hiver car le modèle ne prend alors pas en compte l'intrusion du panache du fleuve Loire. Le modèle hydrodynamique (Lazure et Salomon, 1991), simulant toute la zone Loire-Vilaine, est alors utilisé pour faire varier les conditions aux limites du large en introduisant journellement les salinités simulées à la frontière large ainsi que les concentrations en nutriments déduites de la salinité [59]. Les dessalures hivernales sont alors mieux reproduites au niveau des boîtes du large (Figure 1-24).

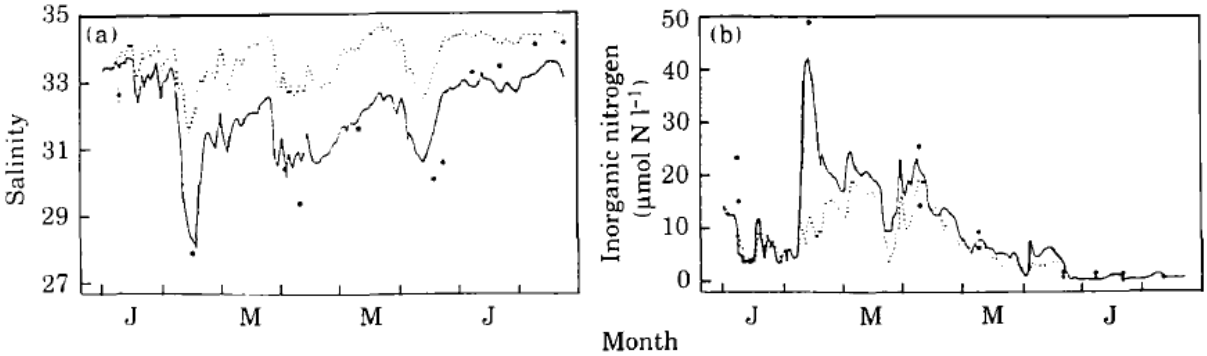


Figure 1-24 : Simulation de la salinité et de l'azote minéral au niveau de la boîte du large dans le modèle baie de Vilaine. On peut noter la forte dessalure de février associée à de fortes concentrations de N liées à l'intrusion de la Loire dans la baie de Vilaine, [59].

.

1.3.5 La modélisation de la diversité du phytoplancton

Dans les exemples proposés ci-dessus, le phytoplancton est considéré comme un seul groupe fonctionnel, celui des producteurs primaires. Pour simuler le cycle de la matière ou du moins le devenir de la matière minérale (notamment dans le cas des études sur l'eutrophisation), c'est cette fonction – la production primaire – qui est au cœur de la modélisation et justifie le choix d'une seule variable phytoplancton. Représenter toute la diversité spécifique du phytoplancton au sein d'un écosystème est, par ailleurs, illusoire, autant par le manque de connaissance de cette diversité que par le manque d'informations sur les processus physiologiques de chaque espèce (Di Toro et al., 1971) et aussi à cause de la complexité mathématique et des temps de calcul que cela engendrerait.

Néanmoins, cette simplification à un seul maillon se révèle bien souvent insuffisante, que ce soit pour l'étude des cycles de la matière où elle ne permet pas de simuler diverses voies comme la production nouvelle et régénérée, de la diversité du réseau trophique (Eppley et Peterson, 1979) ou celle des successions et des compétitions phytoplanctoniques (Lehman et al., 1975). Un des cas concrets qui nécessite aussi l'introduction d'une ou plusieurs autres variables phytoplanctoniques est la modélisation d'une espèce de microalgue en particulier au sein de la communauté phytoplanctonique, comme pour les algues toxiques (voir chapitre 3).

Comment modéliser la diversité du phytoplancton dans les modèles ? Deux options sont possibles : partir du modèle simple NPZD et scinder le phytoplancton en plusieurs compartiments regroupés par des fonctions ou traits communs ou simuler directement la diversité du phytoplancton en se basant là aussi sur leurs traits fonctionnels. La première option a surtout été intégrée dans la modélisation des flux de matière, elle est plus ancienne et reste limitée à un petit nombre de groupes phytoplanctoniques. La deuxième option s'intéresse plus particulièrement à la dynamique de la diversité phytoplanctonique et s'inspire des modèles type Darwin (Follows et al., 2007) décrits ci-dessous.

- **Les principaux trait fonctionnels du phytoplancton**

Parmi ceux décrits par Litchman et Klausmeier (2008), les plus utilisés sont la taille des cellules phytoplanctoniques, trait qui joue à la fois sur la reproduction, la croissance et le broutage, et ceux liés à la nutrition du phytoplancton.

- **La taille du phytoplancton**

De 0,2 µm jusqu'à 100 µm environ, le phytoplancton couvre une grande variété de taille qui entraîne des fonctions écologiques différentes. En effet, la taille des cellules joue un rôle crucial dans les interactions entre le phytoplancton et son environnement biotique et abiotique. Elle contraint l'affinité par rapport aux nutriments, leur capacité de stockage, la croissance et le métabolisme, l'efficacité d'absorption de la lumière ainsi que les relations de prédation (Barton et al., 2013; Edwards et al., 2012; Finkel et al., 2010; Ward et al., 2014; Ward et al., 2012).

- **La stratégie trophique des microalgues**

Le phytoplancton a longtemps été considéré comme strictement phototrophe, la nutrition et la croissance des microalgues dépendant de l'abondance et du rapport entre les nutriments, de la température et de la lumière. Une première distinction courante sépare les diatomées, qui assimilent de la silice pour leur frustule des flagellés. D'autres traits peuvent aussi être définis, liés à la stratégie trophique : la fixation de N_2 atmosphérique (notamment pour les cyanobactéries) la prise en compte des réserves intracellulaires en nutriments (ou quotas), l'intensité lumineuse optimale pour la croissance, la température optimale, le taux de croissance optimal…

Aujourd'hui, un nouveau trait de nutrition est considéré, il s'agit de la mixotrophie, ou capacité pour une cellule planctonique de combiner à la fois un mode de nutrition autotrophe, et un mode de nutrition hétérotrophe au sein d'un même individu (Sanders, 1991). L'activité d'hétérotrophie peut être réalisée soit par phagocytose – le plus souvent ce sont des bactéries qui

sont ingérées (Zubkov et Tarran, 2008) –, soit par osmotrophie de composés organiques dissous (Pintner et Provasoli, 1968) ou encore par kleptoplastidie[8] comme c'est le cas de *Dinophysis* (Reguera et al., 2012). La mixotrophie se retrouve en milieu dulçaquicole et marin, au sein de différentes espèces appartenant à différents groupes taxonomiques, notamment les dinoflagellés (Stoecker, 1999). Bien que la définition de la mixotrophie semble en apparence simple, l'ensemble des stratégies nutritives qui sous-tendent ce processus est très complexe. La contribution de l'activité autotrophe par rapport à l'activité hétérotrophe dépend de nombreux facteurs tels que la lumière ou la disponibilité en nutriments et en proies. Il existe différents types de classifications permettant de caractériser le type de mixotrophie observable chez un organisme. Une classification des protistes mixotrophes selon leurs comportements nutritionnels et non selon leur taxonomie a d'abord été proposée par Jones (1997) puis reprise par Stoecker (1998) amenant à différencier les types de mixotrophie en fonction du degré d'hétérotrophie et des conditions qui la génère. D'un point de vue physiologique, un organisme mixotrophe doit entretenir à la fois une machinerie photosynthétique et une machinerie liée à l'hétérotrophie qui requiert la présence de transporteurs membranaires et d'enzymes lytiques dans le cas d'une nutrition par phagotrophie. Cependant, le coût de synthèse et de maintenance des fonctions nécessaires à la phagotrophie est faible comparé aux coûts nécessaires pour maintenir l'appareil photosynthétique (Raven, 1997). Stoecker (1998) émet plusieurs hypothèses sur l'impact que cela peut engendrer sur les mixotrophes. Ces derniers devraient avoir un taux de croissance maximum significativement plus faible que des phagotrophes et autotrophes stricts. Ceci a été montré chez des dinoflagellés mixotrophes, où l'acquisition des ressources et la croissance sont moins efficaces comparé à des spécialistes compétiteurs.

- **Modéliser de grands groupes fonctionnels de phytoplancton**

De nombreux modèles ont intégré la diversité fonctionnelle dans des modèles de type NPZD en divisant le phytoplancton en grands groupes de taille comme le modèle de la lagune de Thau [22], séparant le petit phytoplancton (pico et nanophytoplancton) du microphytoplancton, le microphytoplancton se développant plus rapidement lorsque les nutriments sont présents et étant assimilé par les huîtres préférentiellement au pico-nanophytoplancton. Cette distinction a été reprise dans les modèles du golfe de Gascogne (Huret et al., 2007; Huret et al., 2010; Penard, 2009) et de la Manche (Cugier et al., 2005b; Menesguen et al., 2007) où l'on trouve aussi la distinction trophique entre diatomées assimilant la silice et les autres groupes (Cugier et al., 2005b; Guillaud et Menesguen, 1998; LePape et Menesguen, 1997; Menesguen et Hoch, 1997). Ce type de modèle permet de reproduire la succession saisonnière des diatomées et des dinoflagellés. Les blooms de diatomées correspondent en général à des eaux agitées, riches en nutriments, le transfert de matière se fait ensuite principalement vers le zooplancton ou bien vers le fond par sédimentation (Smetacek, 1985). C'est le groupe dominant au printemps (Ryther, 1969). Les dinoflagellés se retrouvent d'avantage dans des eaux calmes, limitées en nutriments, plutôt en été ; ils participent plutôt au recyclage de la matière organique dans les eaux de surface (Leterme et al., 2005; Margalef, 1978).

De nombreux modèles mêlent ces deux traits fonctionnels (taille et assimilation de Si) comme le modèle ERSEM (Baretta et al., 1995; Butenschoen et al., 2016; Ebenhoh et al., 1997). L'ensemble de ces modèles montre une volonté de description unifiée des processus pour l'ensemble des groupes phytoplanctoniques voire des autres groupes (Vichi et al., 2007a; Vichi et al., 2007b).

Si ces modèles, de type NPZD détaillés, ont permis d'affiner la description des flux biogéochimiques, ils ne permettent pas d'aborder la dynamique d'une espèce particulière, ni la compétition interspécifique à une échelle plus fine.

[8] Kleptoplastidie : vol de chloroplaste par un organisme sur sa proie.

- **Modéliser une espèce au sein de la communauté phytoplanctonique**

Dans ce cas, le modèle a pour objectif de simuler l'évolution d'une ou plusieurs espèces déterminées au sein de l'écosystème. Des modèles ont proposé de décrire une espèce d'intérêt particulier parmi des groupes d'espèces. Ce fut le cas notamment pour les microalgues toxiques *Dinophysis* [59], *Alexandrium minutum* [45], *Pseudo-nitzschia spp.*, *Karenia mikimotoi* (Ménesguen et al., 2014).

Ces modèles, notamment celui pour l'étude des proliférations d'*Alexandrium minutum* en estuaire de Penzé [46], ont montré qu'il est difficile de simuler de façon robuste la dynamique d'une espèce parmi un ou plusieurs groupes d'espèces, la dynamique de l'espèce simulée (ici *Alexandrium minutum*) étant bien trop sensible aux fluctuations des autres grands groupes fonctionnels. En effet, chaque espèce a ses propres traits (capacité de croissance, d'assimilation de sels nutritifs…) alors qu'un groupe d'espèces a des comportements moyens pour chacun de ces processus. La sensibilité du modèle est alors biaisée, une espèce étant beaucoup plus sensible qu'un groupe d'espèces qui a des propriétés moyennes.

Par ailleurs le raffinement introduit dans le modèle pour cette espèce (modèle à quota, voir chapitre 3) n'était pas le même que celui appliqué aux grands groupes fonctionnels (modèle sans quota) et la volonté de description unifiée des processus n'est alors pas réalisée.

Une modélisation nouvelle a été proposée ces dernières années basée sur la simulation de plusieurs espèces tirées au hasard et sélectionnées par l'environnement (modèle type Darwin, ci-dessous).

- **Ancrer la représentation de la diversité du phytoplancton au sein des modèles**

L'idée est de modéliser un grand groupe d'espèces et de simuler ainsi la dynamique de compétition interspécique. Lehman et al. (1975) avaient déjà simulé dans l'épilimnion d'un lac un cycle annuel de plusieurs dizaines d'espèces de phytoplancton, chacun ayant ses paramètres écophysiologiques propres et le tout sous une forme unifiée.

Les moyens de calcul ayant depuis énormément évolué, aujourd'hui, un nouveau type de modélisation, ou modélisation autoémergente ou encore modèle Darwin (Baird et Suthers, 2007; Banas, 2011; Barton et al., 2010; Dutkiewicz et al., 2009; Follows et al., 2007; Ward et al., 2012) permet de simuler dans l'océan mondial la structure en biodiversité du phytoplancton.

Chaque groupe d'organismes est alors défini par ses traits fonctionnels, qui correspondent à des processus morpho-physiologiques contrôlant la croissance, la reproduction et l'adaptation au milieu biotique et abiotique (Violle et al., 2007), (Figure 1-25). Cette approche a d'abord été mise au point en écologie terrestre puis adaptée au milieu marin et au phyto/zooplancton (Litchman et al., 2007).

Pour le phytoplancton, la diversité a été le plus souvent introduite sous forme de traits liés à la taille et à la stratégie trophique, accompagnées de « trade-offs », ou compromis, reliant différents traits entre eux (comme la taille, la lumière, la température avec la croissance, l'assimilation de nutriments…). (Baird et Suthers, 2007; Banas, 2011; Ward et al., 2012).

Ces traits et trade-offs peuvent aussi présenter des correspondances avec les groupes taxonomiques (comme, par exemple, le besoin de Si par les diatomées) (Litchman et Klausmeier, 2008; Litchman et al., 2007; Litchman et al., 2010) , (Figure 1-26).

Il existe aujourd'hui plusieurs applications de modèles de diversité du phytoplancton. Toutes fonctionnent en tirant de manière stochastique un grand nombre d'espèces de phytoplancton. Afin de réduire les besoins de connaissances explicites des processus (et des conditions initiales) d'un grand nombre d'espèces, ces modèles privilégient une description unifiée des processus, chaque espèce étant définie par ses traits et trade-offs, puis réunie ou pas dans des catégories plus larges de groupes fonctionnels (Bruggeman et Kooijman, 2007)

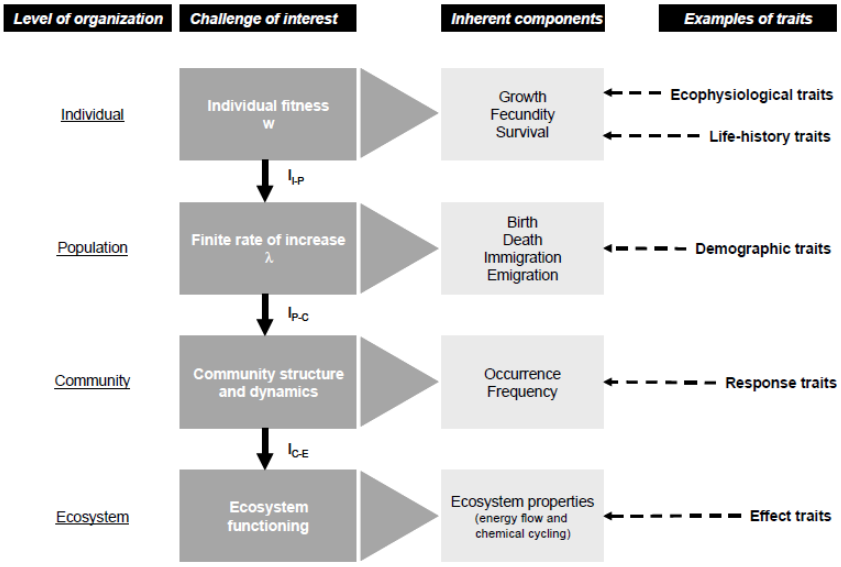


Figure 1-25 : Liens entre traits fonctionnels et niveaux d'organisation, à partir de traits décrits dans la littérature (Violle et al., 2007). L'utilisation de traits permet l'intégration de l'information (I) à différentes échelles de complexité, depuis l'individu

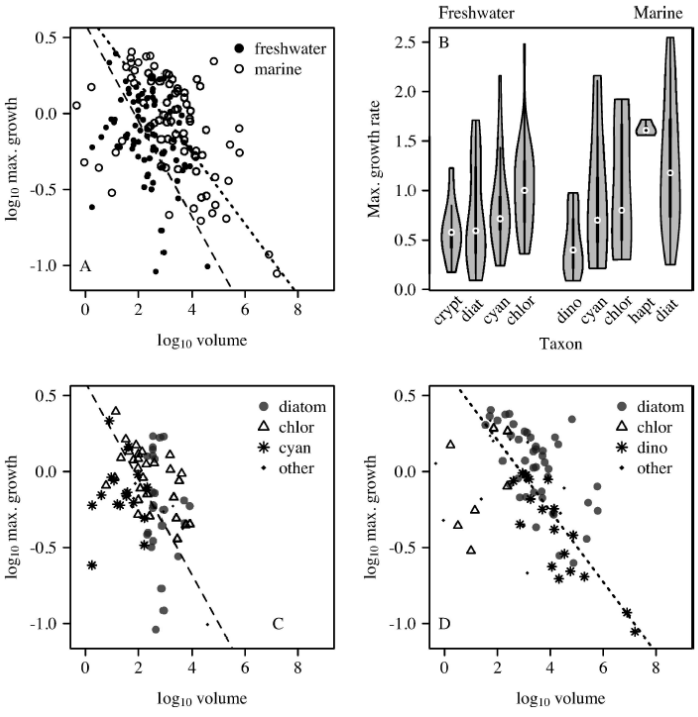


Figure 1-26 : Relations allométriques entre le taux de croissance maximum (µmax) et le volume cellulaire pour différents taxons d'espèces de phytoplanctons d'eau douce et marin (Edwards et al., 2012). A : µmax et volume cellulaire (régression pour les espèces … dulcaquicoles, --- marines) ; B : *Violin plot* (10ème, 25ème, 50ème, 75ème quantiles et densité) pour µmax en fonction de différents taxons (Chrys, chrysophytes, crypt, cryptophytes; diat, diatoms; cyan, cyanobacteria; chlor, chlorophytes; dino, dinoflagellates; hapt, haptophytes); C : µmax et volume cellulaire pour les espèces d'eau douce codées par taxon ; D : µmax et volume cellulaire pour les espèces marines codées par taxon.

Lors des simulations spatio-temporelles, les différentes espèces tirées au sort vont soit proliférer, soit se maintenir, soit disparaitre (ou être maintenues à de très faibles abondances). L'environnement sélectionne les plus adaptées suivant l'hypothèse de (Baas-Becking, 1934) « *everything is everywhere but the environment selects* ». La modélisation ici décrite de la diversité du phytoplancton s'appuie sur le fait que quelques caractéristiques écophysiologiques fondamentales (traits) comme la croissance, la compétition pour les nutriments… permettent de reproduire le fonctionnement de l'écosystème planctonique. La formulation de trade-offs quant à elle permet de réduire l'emploi de paramètres spécifiques (Follows et Dutkiewicz, 2011).

Ces modèles ont notamment permis de reproduire la biogéographie générale du phytoplancton dans l'océan mondial (Barton et al., 2010; Barton et al., 2013 ; Edwards et al., 2013; Follows et al., 2007) ainsi que l'évolution temporelle ou spatio-temporelle de la diversité du phytoplancton (Bruggeman et Kooijman, 2007; Goebel et al., 2013). Ils sont aujourd'hui utilisés pour tester les impacts des changements globaux (Barton et al., 2013; Follows et Dutkiewicz, 2011) ou les potentialités d'évolution de la communauté phytoplanctonique (Sauterey et al., 2015).

1.3.6 Des modèles statistiques pour décrire la niche écologique ou la phénologie d'espèces clés

Souvent, en complément de la modélisation numérique ou parfois quand celle-ci dispose de trop peu d'informations sur les processus pour être menée, des modèles statistiques permettent de répondre à la question générale posée : comment l'environnement contrôle-t-il la dynamique d'une espèce clé (en l'occurrence ici une microalgue toxique) ?

Selon les données dont on dispose, deux approches peuvent être tentées, l'approche phénologique si la dynamique d'un bloom d'une espèce est assez bien décrite par un jeu de données temporelles, ou l'approche par niche écologique lorsque suffisamment de données du phytoplancton et de données environnementales coïncident.

- **La phénologie**

L'étude phénologique permet de caractériser les différents événements de la phase de la vie d'une espèce. Le choix de la méthode dépend des questions que l'on se pose, des caractéristiques de l'espèce ou de la communauté ou de l'écosystème qu'on veut étudier et des données disponibles. Par exemple, si l'on veut déterminer la date de démarrage d'un bloom, la méthode utilisée habituellement consiste à détecter la date à laquelle l'abondance d'une espèce ou la concentration de chlorophylle est supérieure à un pourcentage (5 %-10 %) de la moyenne de l'année (Beliaeff et al., 2001; Siegel et al., 2002). La méthodologie ici choisie pour déterminer les quatre premiers descripteurs d'un bloom (date de démarrage, date de fin, date du maximum et abondance maximale) est celle de Rolinski et al. (2007). Elle est basée sur l'utilisation de la fonction de Weibull pour obtenir un modèle de l'efflorescence. Cette fonction recouvre toute une famille de lois qui servent pour décrire des distributions presque symétriques.

Ces distributions ont en commun des valeurs positives ou des valeurs supérieures à une valeur donnée. Elles partent d'une fréquence d'apparition nulle, croissent jusqu'à un maximum et finalement décroissent, ce qui correspond bien au schéma des efflorescences d'une espèce de phytoplancton. Avec les quatre premiers descripteurs obtenus, il est alors possible de calculer les descripteurs dérivés (durée du bloom, durées des phases de croissance et de décroissance), (Figure 1-27).

Les différents descripteurs obtenus sont ensuite mis en relation avec les paramètres environnementaux disponibles par différents modèles descriptifs comme des régressions linéaires multiples…

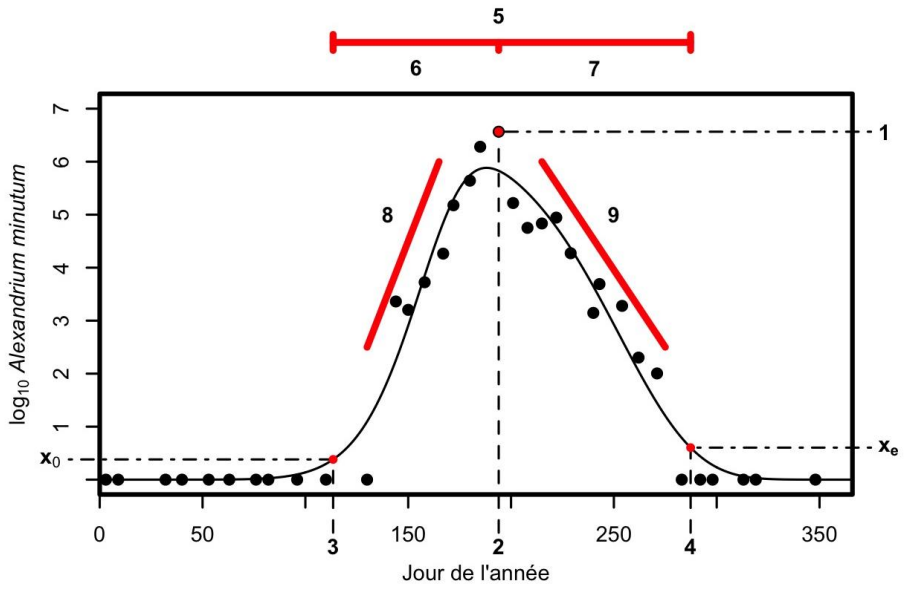
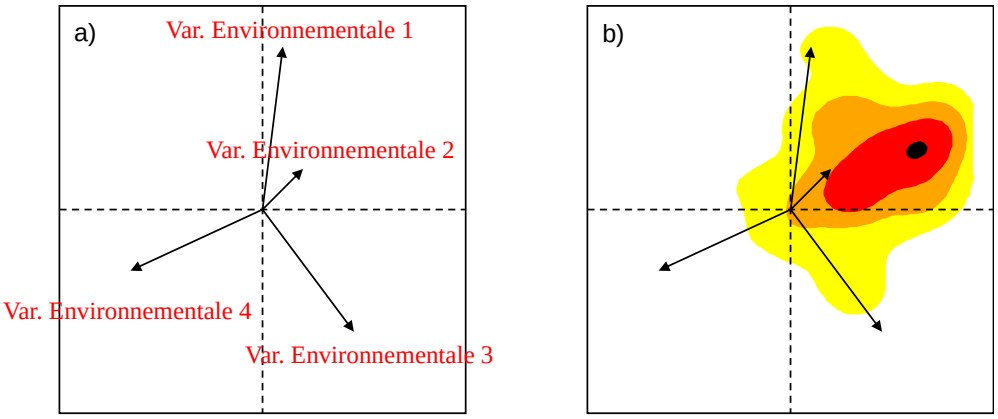


Figure 1-27 : Les paramètres qui caractérisent une efflorescence algale, [1, 28]. 1 : Abondance maximale. 2 : Date de l'abondance maximale. 3 : Date de démarrage. 4 : Date de fin du bloom. 5 : Durée du bloom. 6 : Durée de la phase de croissance. 7 : Durée de la phase de décroissance. 8 : Pente de la phase de croissance. 9 : Pente de la phase de décroissance.

- **La niche écologique**

Plusieurs méthodologies existent dans la littérature pour définir la niche écologique d'une espèce et la comparer avec celle d'autres espèces. La méthode retenue ici est celle décrite par (Broennimann et al., 2012). Elle se compose de deux phases : 1) Définition de l'espace environnemental par une analyse en composantes principales (ACP) (Figure 1-28a) sur les variables d'environnement. Les variables choisies doivent permettre d'avoir des données significativement abondantes et avoir un rôle important dans la niche écologique de l'espèce ; 2) Détermination de la distribution de l'espèce. La niche de l'espèce correspond à la région dans l'espace environnemental qui présente la probabilité d'en avoir les abondances les plus importantes. Une technique de lissage est appliquée aux densités des abondances de l'espèce appelé estimation par noyau (Figure 1-28b).



Analyse de Composants Principales

Lissage Kernel

Figure 1-28 : Représentation graphique de (a) l'Analyse en composantes principales et (b) de l'estimation par noyau nécessaires pour définir la niche des espèces phytoplanctoniques, [28]

2 La modélisation des proliférations de phytoplancton dans un contexte d'eutrophisation

La modélisation, outil intégrateur des différentes composantes de l'écosystème, est une méthode qui permet de rechercher les causes de l'eutrophisation en quantifiant chaque processus associé au développement du phytoplancton et à la consommation d'oxygène. Elle s'applique à des cas d'eutrophisation qui concerne un estuaire soumis à un seul apport ou à une mer entière comme la mer du Nord et la Baltique (Almroth et Skogen, 2010). Elle permet la simulation des événements d'eutrophisation de quelques jours à plusieurs dizaines d'années (vingt ans en continu en baie de Seine, (Guillaud et al., 2000)).

Elle a souvent été utilisée pour évaluer le lien quantitatif entre apports de nutriments d'un ou plusieurs bassins versants et biomasse phytoplanctonique [24 ; 59], (Desmit et al., 2015; Ménesguen et Dussauze, 2015; Ménesguen et al., 2014). D'autres modèles se sont focalisés sur la simulation des conditions causant l'anoxie [21 ; 22 ; 24 ; 59], (Ménesguen et al., 2014). Beaucoup de modèles d'eutrophisation ont eu un objectif appliqué, simuler des scénarios de remédiation du milieu, que ce soit par diminution des apports du bassin versant [59 ; 2], (Cugier et al., 2005a; Dussauze et Ménesguen, 2008; Lacroix et al., 2007; Lenhart et al., 2010; Ménesguen et Dussauze, 2015), par modification de la circulation des eaux (Cioffi et al., 1995), des structures conchylicoles [21] ou par curage de la couche superficielle du sédiment (Cioffi et Gallerano, 2001).

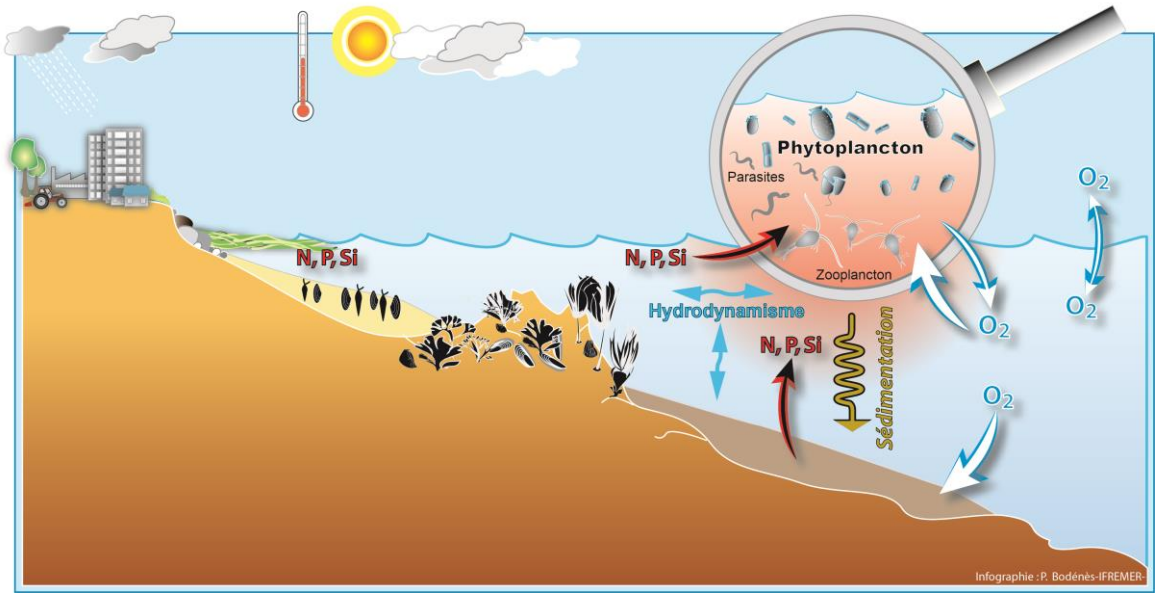


Figure 2-1: Schéma des mécanismes de l'eutrophisation en milieu côtier

2.1 La modélisation de l'eutrophisation en baie de Vilaine

L'événement majeur lié à l'eutrophisation à phytoplancton en France a été la crise anoxique qui a affecté la baie de Vilaine en août 1982, conduisant à la mortalité de plusieurs dizaines de tonnes de poissons ainsi que d'une grande partie de la faune benthique (Merceron, 1989; Rossignolstrick, 1985), (Figure 2-2). C'était la première fois, de mémoire d'homme, qu'un tel événement se produisait en France.

A la suite de cette catastrophe écologique, une commission quadripartite chargée de la protection hydrobiologique et de l'aménagement halieutique de la baie de Vilaine a été créée, en septembre 1982, par le ministère de la Mer en liaison avec celui de l'Environnement. Elle était chargée d'élucider les causes d'un tel déséquilibre et d'apporter des solutions permettant d'éviter qu'il ne se reproduise dans l'avenir (Queguiner, 1988).

Il est ressorti de ces études que cet épisode d'anoxie était lié à la dégradation d'une prolifération massive de phytoplancton, suite à une crue de la Vilaine qui avait apporté des nutriments pour la croissance du phytoplancton au moment où température de l'eau et lumière étaient optimales, voir encadré 1.

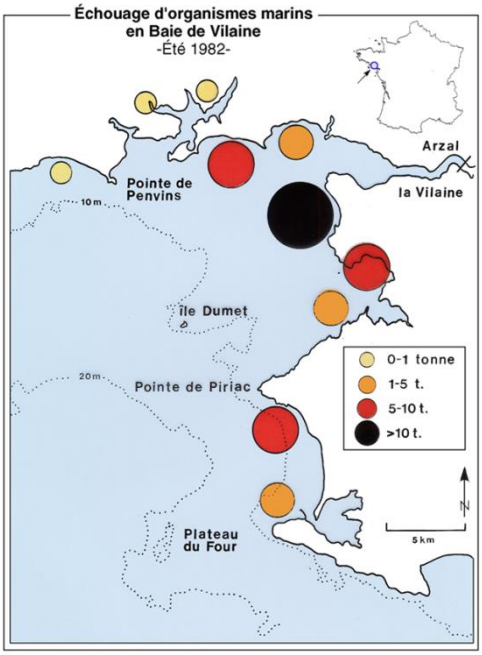


Figure 2-2 : Echouage d'organismes marins estimé en tonnes en été 1982 en baie de Vilaine (Merceron, 1987a).

Depuis, la baie de Vilaine est régulièrement touchée par des hypoxies et aussi de faibles mortalités de poissons mais jamais à un degré aussi fort (Figure 2-3).

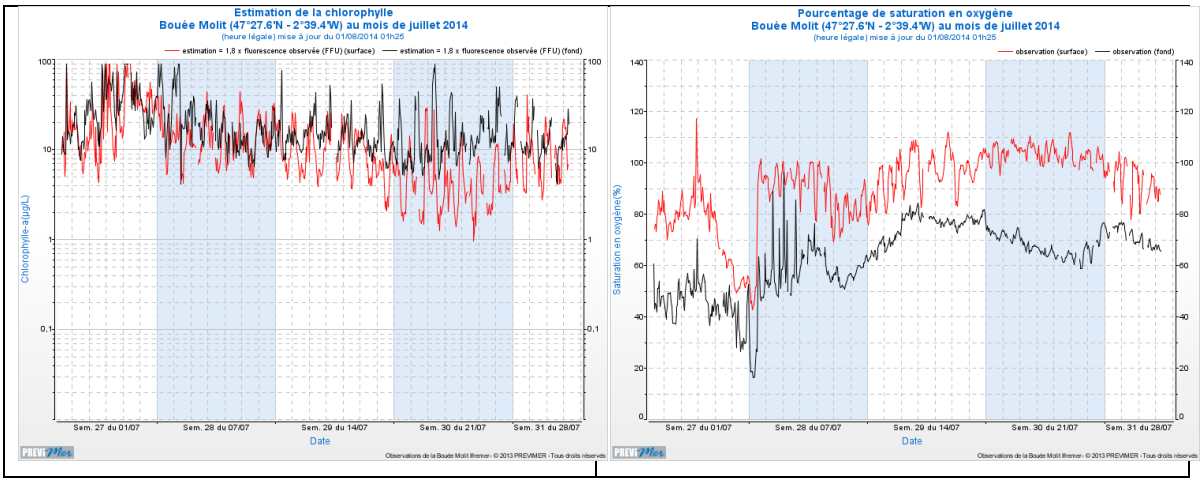
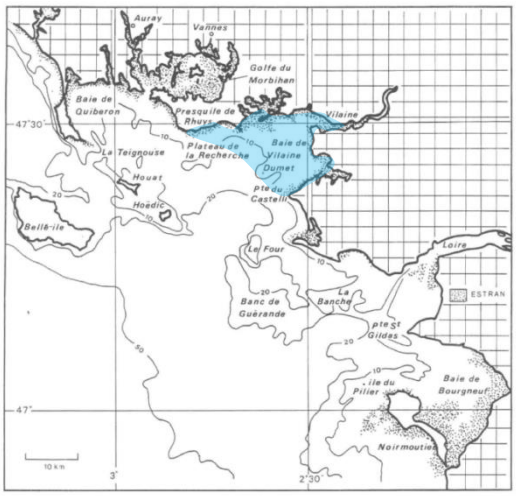


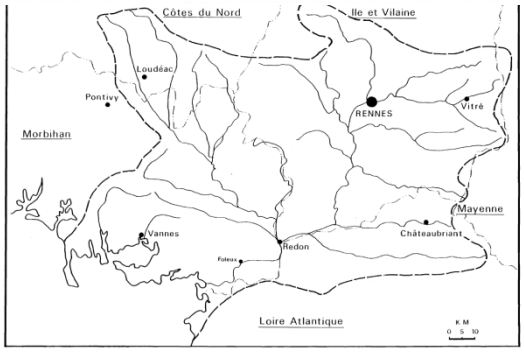
Figure 2-3 : Enregistrements de la bouée Molit (placée en baie de Vilaine). Chlorophylle (gauche) et saturation en oxygène (droite), en juillet 2014.

Encadré 1 : la baie de Vilaine et l'anoxie de 1982

La baie de Vilaine est située au sud de la Bretagne et fait partie d'un ensemble plus vaste, le Mor-Bras, qui s'étend de la presqu'île de Quiberon au Croisic. D'une superficie de 200 km', elle est limitée par la presqu'île de Rhuys, la pointe du Castelli et l'îlot Dumet. Elle est abritée du large par une série d'îles (Houat, Hoëdic, Belle-Ile) et de hauts fonds. La profondeur moyenne est de 7 m, 64 % des fonds étant compris entre 5 m et 15 m.



Les courants de marée dans la baie sont faibles, la circulation dépend de la marée, des vents et des débits. Les températures varient de 5,5 °C à 18,5 °C. La salinité varie en fonction des crues de la Vilaine. Les intrusions 1igériennes présentent un caractère occasionnel, en fonction des débits de la Loire et du vent, et peuvent entraîner des dessalures dans la partie ouest de la baie.



Le bassin versant de la baie de Vilaine s'étend sur 10 400 km^2, soit sur un tiers de la Bretagne. La vocation de la Bretagne est essentiellement agricole. La population (500 000 habitants environ) est rassemblée dans les villes dont la plus importante est Rennes. Les industries sont localisées principalement dans les grandes agglomérations. Le fleuve principal est la Vilaine, son débit moyen est de 68 m^3.s^{-1}, avec des crues hivernales atteignant 400 m^3.s^{-1} et un étiage estival prononcé. Le fleuve Vilaine est considéré comme eutrophe et les flux annuels déversés dans la baie sont de l'ordre de 16 000 tonnes d'azote et 1 030 tonnes de phosphore, valeurs élevées comparées à celles des grands fleuves européens.

Scénario des mortalités de 1982 (Merceron, 1989). Les premières mortalités ont été constatées le 27 juillet 1982. Douze jours auparavant, le débit de la Vilaine était passé de 3 à 73 m^3.s^{-1} à la suite d'importantes précipitations. Le débit s'est ensuite stabilisé à 25 m^3.s^{-1} durant quelques jours. Au cours de cet épisode pluvieux, la mer est restée faiblement agitée et une stratification verticale de densité a dû alors s'instaurer. L'éclairement important et la température de surface de cette époque, ainsi que la stratification et les apports nutritifs dus à ces débits ont probablement provoqué un bloom phytoplanctonique intense en surface. L'augmentation de l'agitation de la mer qui a suivi aura provoqué un mélange vertical de la masse d'eau. Le débit de la Vilaine a ensuite repris une valeur d'étiage (1 m^3.s^{-1}) tandis que la mer est redevenue très faiblement agitée. Le 22 juillet, le débit de la Vilaine augmente à nouveau considérablement, à la suite de pluies particulièrement intenses. Et ce durant cinq jours (77 m^3.s^{-1} en moyenne). La mer était très faiblement agitée et cet état, qui a persisté jusqu'au 4 août, a dû permettre l'instauration et la persistance d'une stratification très marquée. Celle-ci aura empêché la réoxygénation des eaux de fond à partir de la surface. Les conditions étaient à nouveau réunies pour qu'un bloom phytoplanctonique superficiel se déclenche, cette fois avec une ampleur et une intensité supérieures, vu la quantité d'apports nutritifs en jeu et la présence d'un inoculum important de cellules phytoplanctoniques. L'observation visuelle d'eau colorée en baie de Vilaine le 25 juillet conforte cette hypothèse. Ce deuxième bloom en surface, particulièrement intense, aurait fortement limité l'éclairement de la colonne d'eau. De ce fait, le phytoplancton issu du premier bloom et situé plus en profondeur se serait trouvé dans l'incapacité de produire de l'oxygène par photosynthèse et aurait au contraire consommé très rapidement l'oxygène par sa respiration. Il est également possible que la consommation d'oxygène dans l'eau de fond ait été due en partie à un début de dégradation des cellules phytoplanctoniques. La consommation d'oxygène au niveau du sédiment, quant à elle, n'aurait été que marginale. Ce processus se serait déroulé durant plusieurs jours, et aurait été amplifié par la décomposition des premiers organismes morts. Le 4 août, le forcissement de l'état de la mer a dû détruire la stratification et permettre le réapprovisionnement en oxygène du fond à partir de la surface.

2.1.1 Le modèle conceptuel et sa calibration

Un modèle a été appliqué à l'étude de l'eutrophisation en baie de Vilaine [59, 24]. Il s'agit d'un modèle de type NPZD, où sont simulés à la fois les variables du cycle de l'azote et du phosphore, Figure 2-4. L'oxygène dissous et ses processus sont également pris en compte. Le modèle comprend une couche de sédiment avec simplement les variables azote et phosphore organiques benthiques. Ce modèle est couplé à un modèle hydrodynamique tridimensionnel et aux apports des fleuves Loire et Vilaine (Lazure et Jegou, 1998) au moyen de 13 boîtes (voir chapitre 1.3.3, Figure 1-13).

Le modèle a été calibré sur les données de l'année 1984. Il a mis en évidence le comportement eutrophe de la baie de Vilaine (Figure 2-5) : de fortes concentrations en nutriments apportés par la Vilaine en hiver et au printemps (plus de 40 µmol l^{-1} de nitrates et 1.6 µmol l^{-1} de phosphates) puis le développement du phytoplancton à des teneurs supérieures à 10 mg l^{-1} au printemps lorsque la température de l'eau et l'irradiance deviennent favorables à la croissance du phytoplancton et, enfin, des hypoxies chroniques de fond.

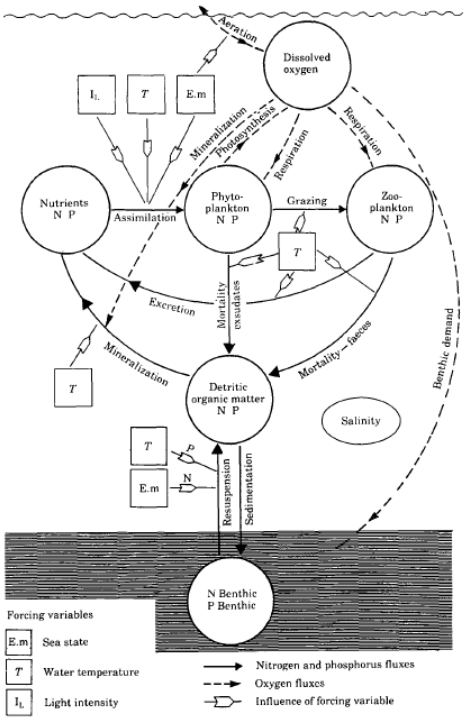


Figure 2-4 : Schéma conceptuel du modèle d'eutrophisation en baie de Vilaine, [24]

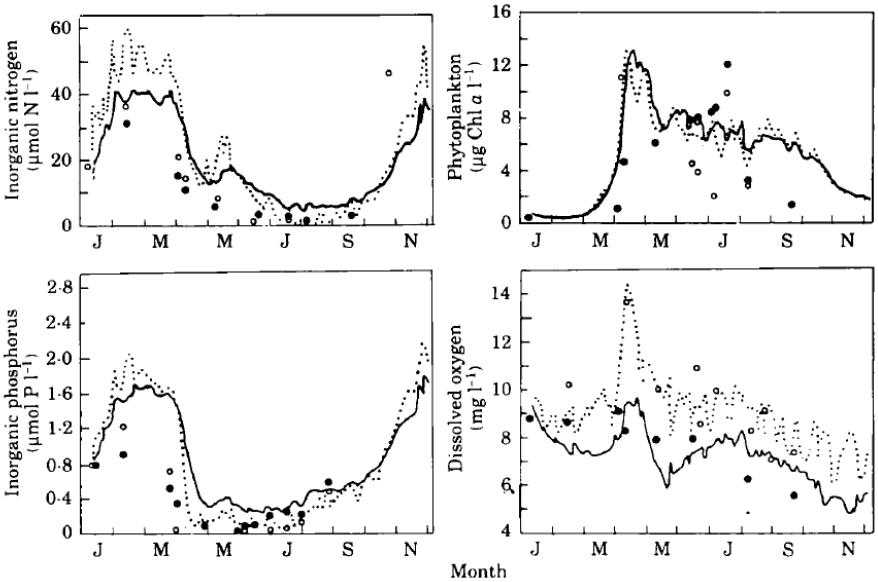


Figure 2-5 : Simulation de l'azote et du phosphore inorganique dissous pour une boîte de surface (…) et de fond (—) pour l'année 1984. Comparaison avec les données (● surface), (○ fond), [59]

Ces teneurs en chlorophylle et en oxygène dissous sont régulièrement observées en baie de Vilaine par imagerie satellite ou par des mesures en continu, (Figure 2-3, données mesurées par la bouée Molit).

Le modèle de l'eutrophisation en baie de Vilaine, une fois calibré, a été utilisé pour : I) comprendre les facteurs de contrôle des hypoxies de fond ; II) simuler l'événement anoxique de 1982 ; III) évaluer des scénarios de réduction de l'eutrophisation.

2.1.2 Les facteurs de contrôle des proliférations de phytoplancton et des hypoxies associées

Des simulations tests du modèle de base ont été lancées en supprimant à chaque fois l'un des processus consommateurs d'oxygène. Les résultats obtenus sont synthétisés dans la Figure 2-6. Il ressort de cette analyse que parmi les différents processus impactant le bilan en oxygène, la consommation d'O_2 dans la colonne d'eau était la cause majeure des chutes d'oxygène [24]. Cette consommation est liée à la minéralisation de la matière organique provenant essentiellement de la biomasse phytoplanctonique créée lors de l'efflorescence et en processus de dégradation.

Quant aux processus de réoxygénation, le modèle a montré que : (I) la réaération à la surface air-mer est fortement atténuée lorsque les conditions de vent et d'état de la mer sont faibles ; (II) la dispersion verticale entraînant la réoxygénation des couches de fond est aussi limitée en condition de stratification (thermique et/ou haline) ; (III) les courants horizontaux en baie de Vilaine sont faibles ce qui limite aussi les échanges côte-large (Figure 2-7).

Si les proliférations de phytoplancton sont donc la cause majeure des crises hypoxiques en baie de Vilaine, écosystème sensible du fait de son confinement hydrodynamique, le modèle permet de rechercher en amont quels sont les facteurs qui induisent une telle prolifération. Une des causes principales est la richesse des apports en nutriments par le fleuve Vilaine.

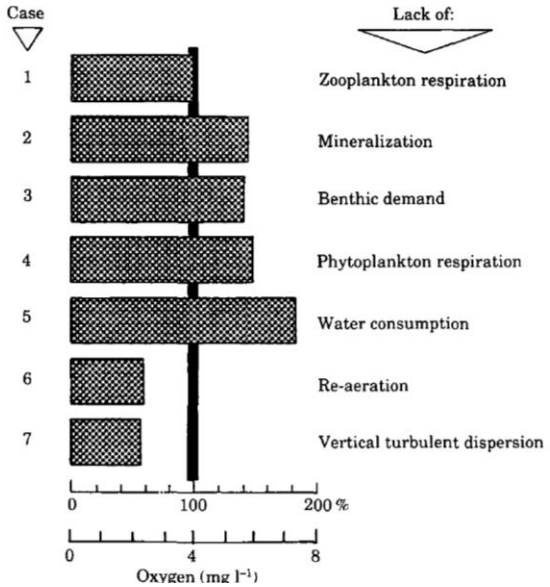


Figure 2-6 : Analyse de sensibilité des processus consommateur d'O_2. % de variation de la moyenne du minimum d'O_2 simulé pendant l'été dans les boîtes de fond du modèle par rapport à la simulation standard de 1984 (100 %). La consommation dans l'eau (*water demand*) correspond à la somme de la respiration du phytoplancton, du zooplancton et de la minéralisation dans l'eau.

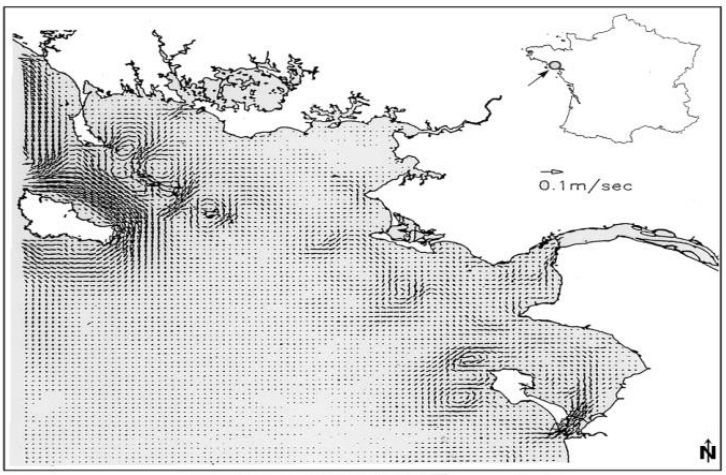


Figure 2-7 : Simulation des courants dans la zone Loire-Vilaine. La baie de Vilaine présente des courants résiduels de marée très faibles [59].

2.1.3 La simulation de la crise anoxique de 1982

La simulation de l'année 1982 a été lancée en simulant d'une part les conditions hydrodynamiques de l'année, d'autre part en utilisant les conditions initiales de janvier 1984 (celles de 1982 étant inconnues, la surveillance de la baie ne démarrant qu'en 1983), ainsi que les conditions aux limites fleuve et mer de 1984 [24]. La simulation de 1982 montre de très faibles concentrations en O_2 dans les boîtes de fond (Figure 2-8). Il est à noter que la concentration atteinte de 2,5 mg.L^{-1} correspond à la moyenne sur toute la boîte de fond et que des chutes en O_2 plus intenses peuvent apparaître dans un espace et une période plus limités (voir enregistrement de la bouée Molit). Si l'on se réfère à la grille de la directive cadre sur l'eau (DCE) du bon état écologique (Table 2-1), la valeur de 2,5 mg.L^{-1} correspond à un état moyen (Daniel et Soudant, 2012).

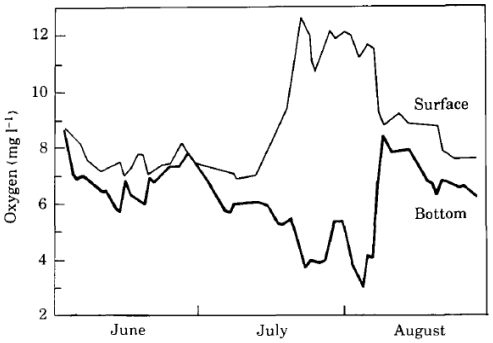


Figure 2-8 : Simulation de l'oxygène en été 1982, [24]

Table 2-1 : Grille et valeurs de seuil pour l'oxygène (mg.L^{-1}) pour la DCE (Daniel et Soudant, 2012)

Masses d'eau	Très bon état	Bon état	Etat moyen	Etat médiocre	Etat mauvais
Toutes masses d'eau	> 5	3 - 5	2 - 3	1 - 2	< 1

Le modèle a permis de vérifier les hypothèses de Merceron (1989): l'épisode d'anoxie de 1982 était lié à une prolifération massive de phytoplancton en été, suite à une crue de la Vilaine apportant des nutriments pour la croissance du phytoplancton au moment où température de l'eau et lumière étaient optimales. Cette masse de phytoplancton a entraîné une forte demande en oxygène lors de sa dégradation, demande non compensée par la réaération alors limitée par la stratification haline créée par la crue et par les faibles courants dans la baie. De manière plus générale, le modèle a montré que la baie de Vilaine est un écosystème très sensible à l'eutrophisation, du fait de son confinement hydrodynamique et de l'excès des apports en nutriments des fleuves Vilaine (directement) et Loire (indirectement).

2.1.4 Le modèle, un outil pour tester des scénarios de restauration de la qualité de l'eau

Ce modèle a permis de tester l'impact de différents scénarios de réduction des apports en N et P du fleuve Vilaine sur les blooms de phytoplancton et les risques d'hypoxie. Différentes simulations ont été lancées avec une réduction de 20, 40, 60 et 80 % de N ou/et P pour une année. La biomasse totale de phytoplancton dans la baie et le nombre de jours d'hypoxie (O_2 < 5 mg l^{-1}) ont été consignés pour chaque simulation (Figure 2-9).

Il ressort de cette analyse que c'est la réduction en azote qui contrôle le plus efficacement la biomasse de phytoplancton (ainsi que l'hypoxie, non montrée ici). En effet, pour une même réduction de 70 % de nutriment, la réduction de biomasse phytoplanctonique est de 25 % pour l'azote et seulement 10 % pour le phosphore sur toute l'année. Cette tendance est encore plus marquée en été où l'azote devient limitant par rapport au phosphore (peu d'apports et une reminéralisation plus rapide du phosphore en provenance du sédiment) et ce, en dépit du fait que le ratio N/P des apports de la Vilaine soit fortement déséquilibré avec un excès de N.

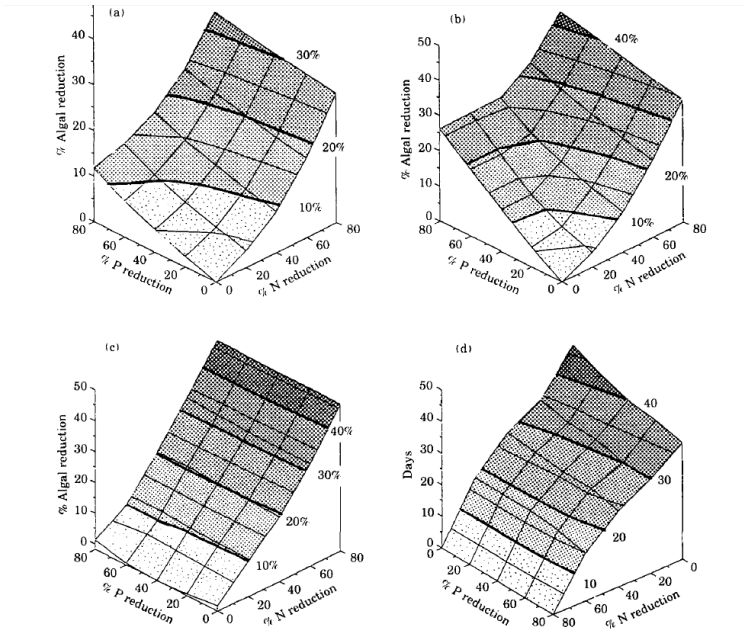


Figure 2-9 : Impact des scénarios de réduction en N et P sur la réduction en biomasse phytoplanctonique pour l'année (a), le printemps (b), l' été (c) et pour le nombre de jours en hypoxie (d), [24]. Les deux axes horizontaux indiquent le % de réduction de N ou P (de 0 % à 80 % de réduction). L'axe vertical donne le % de réduction de la biomasse phytoplanctonique simulée ou du nombre de jours où [O_2]<5mg/l.

La baie de Vilaine est une zone peu profonde et les échanges eau-sédiment sont importants à considérer, notamment pour le phosphore. En effet, plusieurs mesures par cloches benthiques ont montré que le sédiment est aujourd'hui une source de phosphore (Souchu, 2016). Cette source potentielle peut aujourd'hui compenser l'effet du déséquilibre issu des apports très élevés en azote de la Vilaine. Elle est à prendre en considération dans les scénarios d'évolution de l'écosystème en vue d'une restauration d la qualité de l'eau.

Ceci a conduit à mieux détailler les échanges eau-sédiment dans les modèles d'écosystèmes côtiers et à mettre en place des modèles eau-sédiment [23 ; 25], en partie détaillés dans le chapitre 1.3.4.

2.2 La modélisation des crises anoxiques de la lagune de Thau

Les lagunes méditerranéennes, notamment la lagune de Thau, sont également d'autres sites sensibles à l'eutrophisation et aux crises hypoxiques appelées localement *malaïgues* (mauvaise eau en occitan), [21], (Hamon et al., 2003; Souchu et al., 1998).

La lagune de Thau est un site qui a été régulièrement soumis à des anoxies de fond et à la production d'hydrogène sulfuré toxique. Les anoxies peuvent se développer jusqu'à la surface, l'eau devient blanche en raison des processus bactériens anaérobies (Figure 2-10), c'est une malaïgue.

C'est un phénomène fréquent dans les lagunes méditerranéennes (Amanieu et al., 1975; Caumette et Baleux, 1980; Cioffi et al., 1995; Pugnetti et al., 1992; Souchu et al., 1998).

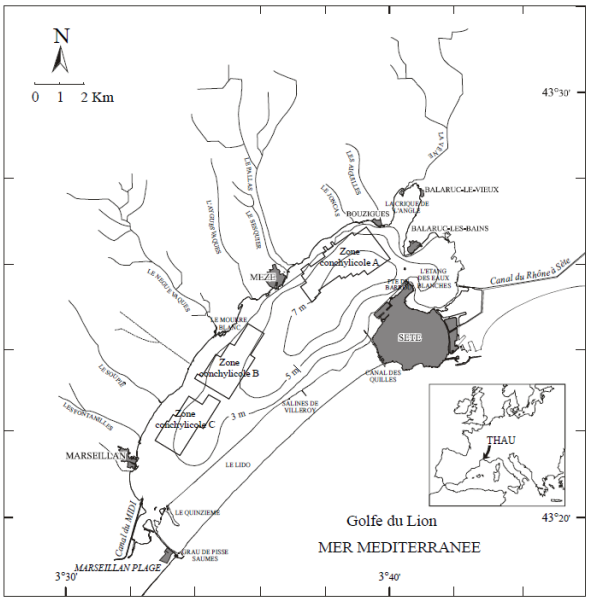
Figure 2-10 : Zone anoxique (blanche) au niveau des tables à huîtres dans la lagune de Thau (photo J.-M. Deslous-Paoli).

La malaïgue est liée aux apports des cours d'eau mais aussi à la production conchylicole dans la lagune causant un surplus de matière organique provenant des fèces des huîtres (Deslous-Paoli et al., 1998; Mazouni et al., 1998). Ce système est surtout sensible en été lorsque les températures de l'eau de mer sont élevées et en l'absence de vent ce qui ralentit alors la réaération (Souchu et al., 1998). Les premières observations de malaïgue datent de 1969, puis 1971, 1975, 1982, 1983, 1987, 1990, 1992, 1994, 1997, 2003 et 2006. La plus intense (1975) a touché l'ensemble de la lagune causant plus de 80 % de perte du cheptel conchylicole (Hamon et al., 2003; Ménesguen, 2014), [20].

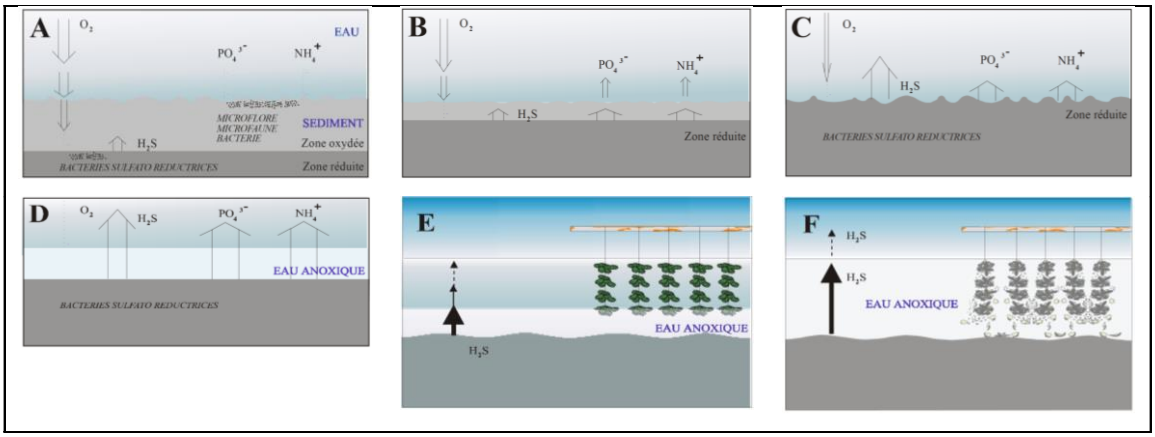
Encadré 2 : La lagune de Thau et les malaïgues

La lagune de Thau est située sur la côte du Languedoc-Roussillon. Avec ces 7 500 ha, c'est la plus grande lagune de la Méditerranée française. Ses profondeurs sont faibles (4 m en moyenne). Elle est séparée du la mer par un cordon et les échanges se font par deux canaux étroits situés à chaque extrémité, le canal de Sète et le grau de Pisse-Saumes. L'essentiel des échanges est contrôlé par la marée barométrique et astronomique. Les courants dans la lagune sont essentiellement liés au vent. Les apports d'eau douce proviennent d'un bassin versant d'environ 300 km^2 comprenant de petits cours d'eau, parfois temporaires. La température de l'eau varie entre 5 °C et 28 °C, la salinité oscille entre 28 et 40.

La lagune est le siège de la plus grande production conchylicole méditerranéenne française, avec une production annuelle estimée de 13 000 tonnes d'huîtres et 2 500 tonnes de moules. Du fait de son positionnement à l'aval du bassin versant, de la faible profondeur, et du faible renouvellement des eaux, la lagune de Thau est un écosystème très productif mais aussi très sensible aux pressions anthropiques (c'est le cas des lagunes en général).



Le scénario des malaïgues de la lagune de Thau (Hamon et al., 2003)



A - En hiver, l'oxygénation de l'eau est favorisée par les faibles températures. Le sédiment est riche en matières oxydantes. Cette couche oxydée peut atteindre plusieurs centimètres, il s'y développe une biocénose de nombreux organismes microscopiques aérobies. La zone plus profonde anoxique est colonisée par des bactéries sulfato-réductrices qui utilisent les sulfates et libèrent des sulfures très souvent toxiques pour les autres organismes. Les flux d'ammonium et de phosphates à l'interface eau-sédiment sont faibles

B - Les températures printanières induisent une baisse physique des concentrations en oxygène dans l'eau et, parallèlement, une demande accrue par les organismes hétérotrophes. Dans les sédiments, l'épaisseur de la couche oxydée diminue entraînant la mort de certains organismes. Les flux d'ammonium et de phosphates sont alors significatifs et vont servir à la croissance du phytoplancton.

C - En fonction des conditions météorologiques et de la charge en matière organique, la situation estivale peut ressembler à ce qui vient d'être décrit. Par contre, si le phénomène s'accentue, seule une micro pellicule de surface reste oxygénée. Quand cette situation persiste apparaissent alors des bactéries qui utilisent le souffre du sédiment et l'oxygène de l'eau. Il y a augmentation des phosphates et de l'ammonium dans les eaux de fond.

D - La situation peut rester stable ou, en fonction des conditions météorologiques, évoluer vers l'anoxie lorsque les températures augmentent. Les biocénoses de l'interface eau sédiment sont détruites, de grandes quantités d'ammonium et de phosphates sont alors libérées dans la colonne d'eau.

E - L'eau de fond anoxique riche en sulfure peut s'épaissir et atteindre les élevages d'huîtres et de moules en suspension.

F - A leur mort, bivalves et épibiontes entraînent une demande biologique en oxygène suffisante pour contribuer à l'extension de la couche anoxique jusqu'à la surface.

Pour simuler ces épisodes anoxiques et en comprendre les mécanismes, un modèle simple de propagation de la malaïgue a été mis en place [21] testant les hypothèses mises en place par (Souchu et al., 1998), encadré 2. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme national PNEC, chantier lagunes puis un programme Européen FP7 Ditty (dont je coordonnais la partie modélisation). Il m'a permis d'encadrer 2 Master 2 (M. Savina, M. Plus) et 2 thèses (M. Plus, B. Béjaoui).

2.2.1 Le modèle des malaïgues de Thau. Calibration sur la malaïgue de 1997

L'origine de la consommation d'oxygène est la dégradation massive de matière organique dans des zones qualifiées de foyers de départ de la malaïgue (Hamon et al., 2003). Ce sont des zones soit en bordure de la lagune (macroalgues, déchets conchylicoles, apports des rivières), soit au fond à des profondeurs supérieures à 6 m au niveau des parcs à huîtres.

Dans ce modèle simple, les processus simulés correspondent à la minéralisation de la matière organique aérobie puis anaérobie par réduction des sulfates [21]. Le modèle comporte trois variables d'état : la matière organique, l'oxygène et les sulfures. L'oxygène et les sulfures sont définis dans la colonne d'eau et transportés avec les courants. La matière organique considérée ici est fixe. Elle correspond à la matière organique détritique (biodépôts des huîtres, déchets de détroquage) et aux organismes vivants comme les huîtres et les épibiontes dans la colonne d'eau (estimations d'après Mazouni et al., 1998) et les macroalgues au fond (estimations d'après Gerbal et al., 1996). Quand la concentration en O_2 devient inférieure à 1 % de la concentration en oxygène à saturation, cela entraîne la mortalité des organismes vivants et entraîne un surplus de matière détritique à minéraliser. Ce modèle est couplé à un modèle hydrodynamique tridimensionnel de la lagune (Lazure, 1992). Les conditions initiales sont choisies comme étant les premières observations au départ de la malaïgue dans la ou les zones foyers (Hamon et al., 2003), Le reste de la lagune est saturée en oxygène.

Le modèle, appliqué à l'été 1997, reproduit la création, la propagation et la fin de la malaïgue (Figure 2-11). L'anoxie apparaît au fond dès le 18 août près du foyer du Mourre Blanc (cours d'eau et port conchylicole). Le 23 août, la simulation montre une extension des eaux anoxiques dans la zone conchylicole de Mèze. Elle touche les tables côté terre en surface et une plus grande partie de la zone au fond. Les mesures du 23 août sur l'étang montrent une extension de la malaïgue depuis le Mourre Blanc vers le centre et le nord de la lagune sur toute la colonne d'eau. Dans le modèle, le 25 août, la malaïgue s'étend sur la zone de Mèze, en accord avec les observations *in situ*. Le modèle indique des concentrations élevées en sulfures dans les eaux anoxiques, jusqu'à 300 $mmol \cdot m^{-3}$ au fond. Il n'y a pas de mesures sur la lagune mais il y en a dans des milieux assez similaires (100 $mmol \cdot m^{-3}$ à 2 000 $mmol \cdot m^{-3}$ en baie de Chesapeake (Roden et Tuttle, 1992) ; de 0 à 800 $mmol \cdot m^{-3}$ à Rhode Island (Kennett et Hargraves, 1985). Le 29 août le modèle montre une diminution de l'anoxie qui se limite vers les tables côté terre de la zone de Mèze. La régression de la malaïgue est également visible sur les données. Les eaux sont ensuite brassées et réoxygénées début septembre (vent > à 4 $m \cdot s^{-1}$), puis l'anoxie réapparaît du 6 au 11 septembre pour disparaître définitivement le 13 septembre (vent supérieur à 4 $m \cdot s^{-1}$). Les mesures de Souchu dans Hamon et al. (2003) montrent également deux phases d'anoxie, l'une autour du 25 août, puis l'autre entre le 7 et le 10 septembre (Figure 2-12).

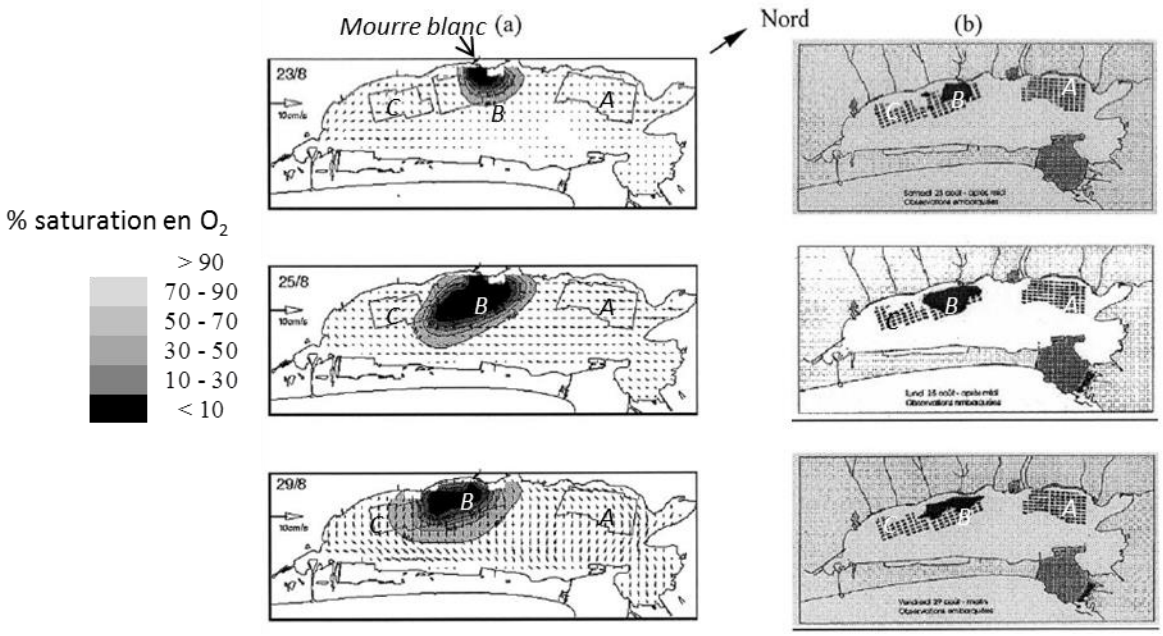


Figure 2-11 : Simulation du pourcentage d'oxygène à saturation en surface (a) et comparaison aux observations par photos aériennes des zones anoxiques en noir (b), [21]. Les flèches indiquent les courants simulés en $cm.s^{-1}$. Les trois zones conchylicoles sont déterminées par une ligne noire dans les figures a et dessinées en figures b. D'ouest en est, la zone de Marseille (C), de Mèze (B) et de Bouzigues (A). de haut en bas, 23/8, 22/8 et 29/8/1997.

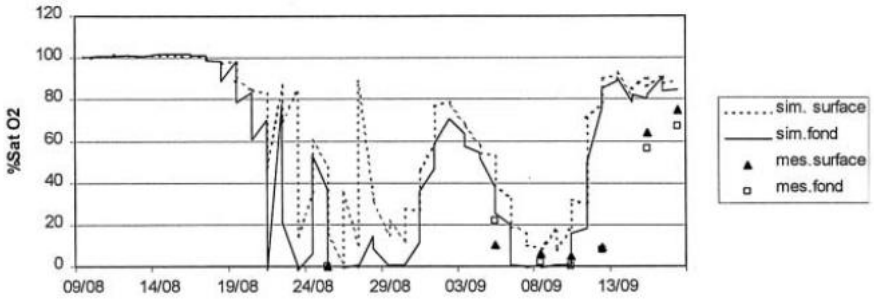


Figure 2-12 : Simulation de l'oxygène et comparaison aux mesures lors de la malaïgue de 1997, pour un point situé côté terre de la zone Mèze. Modèle [21], données (Souchu et al., 1998).

2.2.2 Simulation des crises anoxiques passées

Ce modèle, calibré sur la malaïgue de 1997, a pu être appliqué à d'autres épisodes anoxiques comme ceux de 1982 (et 1987), (Figure 2-13). Pour simuler ces événements passés, les données de vent, de température pour l'année considérée ont été prises en considération. On considère la richesse en matière organique de la lagune deux fois plus grandes en 1982 et 1987 par rapport à 1997 (Chapelle et al. 2001).

En 1982, les foyers de départ sont multiples et au bout de dix jours la malaïgue s'étend sur les trois zones conchylicoles. Cet épisode a causé plus de 10 000 tonnes de mortalité d'huîtres.

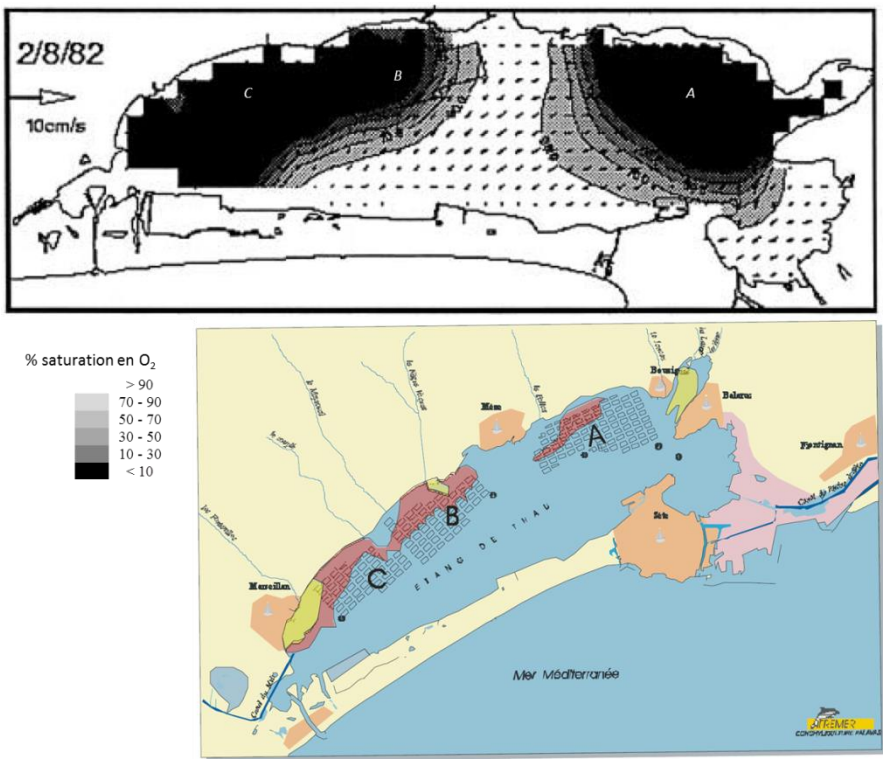


Figure 2-13 : Simulation du maximum d'extension de la malaïgue de 1982. En haut les résultats du modèle avec le % d'O_2 à saturation et, dessous, l'extension maximale de la malaïgue d'après des photos aériennes (Hamon et al., 2003).

La même année simulée avec les conditions météorologiques de 1982 mais avec les concentrations initiales en matière organique de 1997 donne comme résultat une extension beaucoup plus faible de la malaïgue. C'est donc bien une concentration élevée en matière organique vivante (mais qui se transforme en détritus lors de l'anoxie) ou détritique qui est responsable de l'intensité des malaïgues.

En parallèle, les facteurs climatiques de trente-trois années (1967-1999) ont été étudiés [20]. Les résultats montrent que la probabilité d'apparition des malaïgues augmente quand la température de l'air s'élève et la vitesse du vent diminue en août, les deux associées le plus souvent à la phase positive de l'Oscillation Nord Atlantique[9]. Les malaïgues sont fréquemment précédées par une augmentation des précipitations en juillet, ce qui contribue à un apport de nutriments et à l'eutrophisation de la lagune.

Ainsi, la teneur en matière organique est le facteur responsable des malaïgues mais celles-ci ne se déclenchent qu'à la faveur de conditions météorologiques particulières.

2.2.3 Un modèle pour tester des aménagements afin de réduire les malaïgues

Ce modèle a aussi servi d'outil pour tester différents aménagements pour réduire les malaïgues : création de zones « pare-feu », espaces plus grands entre les foyers de bordure et les zones conchylicoles ou entre les zones conchylicoles elles-mêmes, l'idée étant de réduire la propagation de la malaïgue ; réduction de la densité des élevages ; réduction des biodépôts de fond. Il a ainsi pu montrer l'importance des liens conchyliculture - malaïgue.

En conclusion, ce modèle simple à trois variables a permis de reproduire la propagation et l'arrêt des malaïgues. A la faveur de conditions météorologiques à risque (température de l'eau élevée et vent faible) c'est la mortalité des organismes eux-mêmes (par anoxie) qui entretient la propagation de l'anoxie. Si la richesse en matière organique est un facteur important, la densité des huîtres en élevage est donc un facteur qui peut jouer.

2.2.4 Vers un modèle généralisé pour l'étude des lagunes

Ce travail de modélisation a ensuite servi de base à une modélisation plus complète de l'écosystème de Thau, simulant les cycles de N et O_2 en lien avec le phytoplancton et la conchyliculture [22], le compartiment macrophytes [18 ; 19] et les apports du bassin versant [16].

Ces résultats ont été acquis dans le cadre du projet européen *DITTY* dont je coordonnais la partie modélisation [52], et en encadrant la thèse de M. Plus. L'objectif du projet *DITTY* (*Development of an information technology tool for the management of Southern European lagoons under the influence of river-basin runoff*) était de de développer un outil scientifique pour la gestion des lagunes méditerranéennes qui intègre les impacts urbains, de l'agriculture et des activités économiques sur le milieu lagunaire. L'accent était mis sur le développement de modèles numériques et leur comparaison à l'échelle de cinq lagunes (Figure 2-14).

[9] L'oscillation nord-atlantique (NAO) est définie comme la différence de pression atmosphérique entre l'anticyclone des Açores et la dépression d'Islande. Cette oscillation climatique a une forte influence sur le régime des vents d'ouest qui traversent l'océan Nord Atlantique, ainsi que sur les températures et la pluviosité de l'Europe. La phase positive de la NAO est associée à de plus hautes pressions autour de la mer Méditerranée conduisant à des conditions stables avec peu de précipitations.

Figure 2-14 : Projet FP7 DITTY (Development of an information technology tool for the management of Southern European lagoons under the influence of river-basin runoff). Application à l'étude de cinq lagunes : *Ria Formosa* au Portugal, *Mar Menor* en Espagne, *Thau* en France, *Sacca di Goro* en Italie et *Gera* en Grèce.

Il en ressort que, pour la lagune de Thau, à la fois les macrophytes, les élevages d'huîtres et la biomasse microalgale représentent des facteurs à risque de crises anoxiques. Dans le cadre de la comparaison entre modèles et entre lagunes, le projet Ditty a aussi permis d'appliquer une partie du modèle de Thau (notamment la partie sédiment) à d'autres lagunes [52], (Zaldivar et al., 2003) et de comparer les processus décrits dans chaque modèle [16 ; 18 ; 21 ; 22] aux autres lagunes [53 ; 54].

Ce modèle a aussi été à la base d'une collaboration avec l'institut national des sciences et technologies de la mer (INSTM) de Carthage (Tunisie). Il a servi de base pour la modélisation de la lagune de Bizerte, dans le cadre de la thèse que j'ai co-encadré de B. Béjaoui et d'un partenariat Ifremer – INSTM [14 ; 37 ; 40]

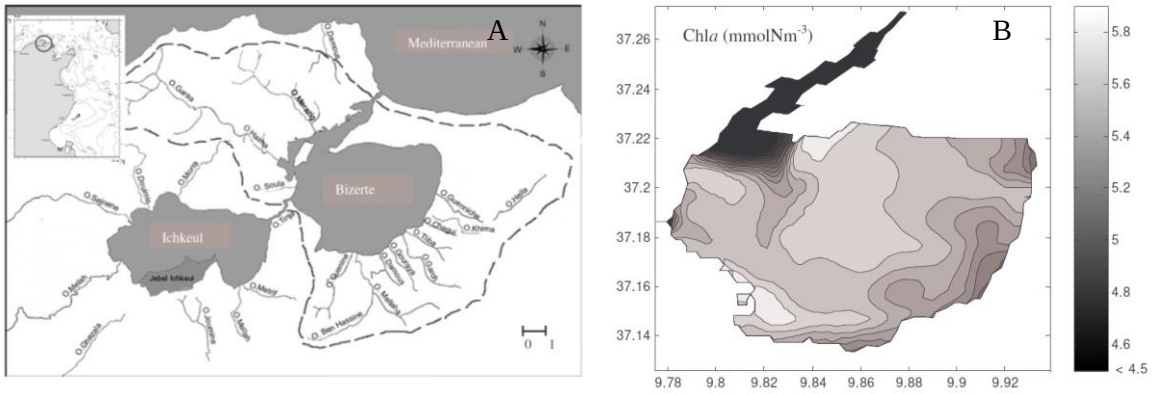


Figure 2-15 : La lagune de Bizerte (Tunisie) [40]. A : Situation géographique et bassin versant. B : Distribution spatiale de la concentration de la chlorophylle *a* au moment du bloom en surface.

3 La modélisation de la prolifération des microalgues toxiques

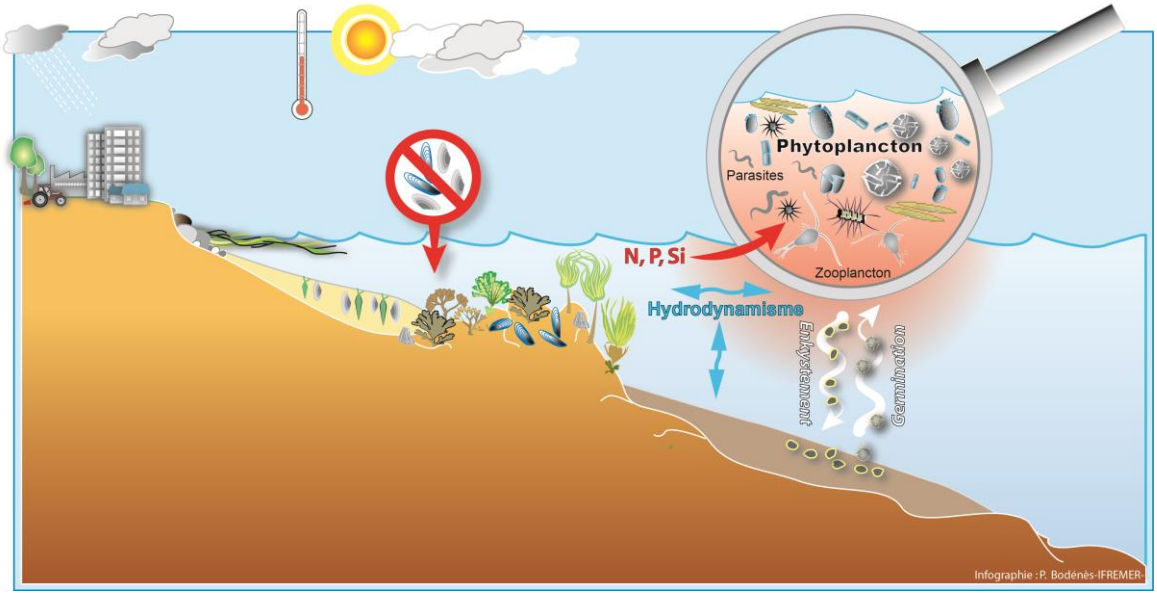


Figure 3-1 : Les microalgues toxiques au sein de l'écosystème côtier.

La modélisation numérique des microalgues toxiques ou nuisibles fait partie de la modélisation du phytoplancton, toutefois elle présente des particularités :

– elle nécessite, en général, une approche écophysiologique dont l'objectif est de mettre en équation les caractéristiques de croissance ou de cycle de vie de l'espèce toxique considérée, basée sur des expérimentations en laboratoire comme *Alexandrium minutum* [11 ; 45], (Davidson et Gurney, 1999; Davidson et al., 1999); *Pseudo-nitzschia seriata* (Davidson et Fehling, 2006)…

– une approche écologique, simulant l'espèce dans le milieu naturel, *Chatonella antiqua* et *Gymnodinium mikimotoi* en mer de Seto (Kishi et Ikeda, 1986; Yanagi et al., 1995), *Pseudo-nitzschia* dans le golfe de Gascogne et en Manche (Menesguen et al., 2014), *Alexandrium fudyense* dans le golfe du Maine (Anderson et al., 2005; McGillicuddy et al., 2005), *Alexandrium tamarense* dans le golfe du Saint-Laurent (Fauchot et al., 2008) et en baie d'Hiroshima (Yamamoto et Seike, 2003; Yamamoto et al., 2002), *Phaecystis globosa* en mer du Nord (Gypens et al., 2007; Lacroix et al., 2007; Lancelot et al., 2005) ou en mer du Viet Nam (Hai et al., 2010)…

Je n'aborderai, dans ce document, ni la modélisation de la production de toxines, ni celle de la contamination des coquillages. Ces deux parties présentent une grande importance dans l'étude du risque lié à la toxicité mais l'objet de mes recherches est situé en amont. En effet, il s'agit de comprendre la dynamique des efflorescences de microalgues toxiques, ces efflorescences provoquant ensuite un risque de toxicité.

Une des difficultés pour la modélisation des algues toxiques est qu'une seule espèce au sein de la communauté phytoplanctonique représente un danger pour la faune ou l'homme sans pour autant dominer cette communauté (Franks, 1997).

Face à cette difficulté, plusieurs options ont été développées, modéliser l'espèce toxique au sein de la communauté (modèle de type auto-émergent) et y associer une approche complémentaire statistique permet d'explorer les liens entre Habs et facteurs environnementaux.

3.1 *La modélisation* d'Alexandrium minutum

3.1.1 Dynamique d'*A. minutum* et son contrôle par les facteurs environnementaux

L'effort de recherche s'est porté tout d'abord sur la compréhension des blooms d'*A.minutum* en estuaire de Penzé via plusieurs projets auxquels j'ai participé (Interreg Icrew, [49]), quand je ne les ai pas coordonnés (Interreg Final, [41]) en encadrant un Master 2 (C. Lebreton) et deux post-docs (G. Bally, J. Fauchot).

Le site d'étude s'est aujourd'hui aussi déplacé à la rade de Brest avec le projet Daoulex [32] que je coordonne et pour lequel j'encadre deux Master 2 (G. le Gland et V. le Guennec).

Une étude générale statistique a aussi porté sur l'ensemble des sites français du réseau REPHY dans le cadre du projet PhytoRisk [28] que j'ai co-coordonné (et encadrement d'un post-doc (C. Guallar-Morillo)).

La dynamique des efflorescences d'*Alexandrium minutum* est similaire dans chacun des sites étudiés, y compris en baie de Cork, Irlande (Cosgrove et al., 2014; Raine, 2014). *A. minutum* se développe dans des estuaires riches en sels nutritifs et supporte des eaux légèrement dessalées. Lorsque la croissance dépasse la perte par dilution hors de l'estuaire, des blooms peuvent se produire. Il s'agit d'un équilibre entre l'effet de la température de l'eau, de la lumière et des sels nutritifs sur le taux de croissance et l'effet de la marée, du vent et des crues sur la dilution. Si lumière, température et marée sont des paramètres abiotiques, les nutriments eux, paramètres abiotiques, résultent à la fois des apports mais aussi de la consommation par la communauté phytoplanctonique. On parle alors de facteurs biotiques ou de compétition interspécifique. L'enjeu est de comprendre pourquoi *A. minutum* devient dominant dans un endroit, à un moment donné et quels facteurs abiotiques et biotiques gouvernent sa phénologie.

Les études sur *Alexandrium minutum* ont commencé en estuaire de Penzé, site suivi par plus de vingt ans d'observations (projets REPHY, ICREW, FINAL et PARALEX). La dynamique de développement d'*A. minutum* montre trois phases : une première période où les blooms sont de faible amplitude (1988-1992), une période (1993-2003) où les blooms dépassent souvent le million de cellules par litre, accompagnés de toxicité interdisant la commercialisation des coquillages, une dernière période (2004-2014) où les blooms sont à nouveau de plus faible amplitude, et n'induisent pas de fortes toxicités (Figure 3-2).

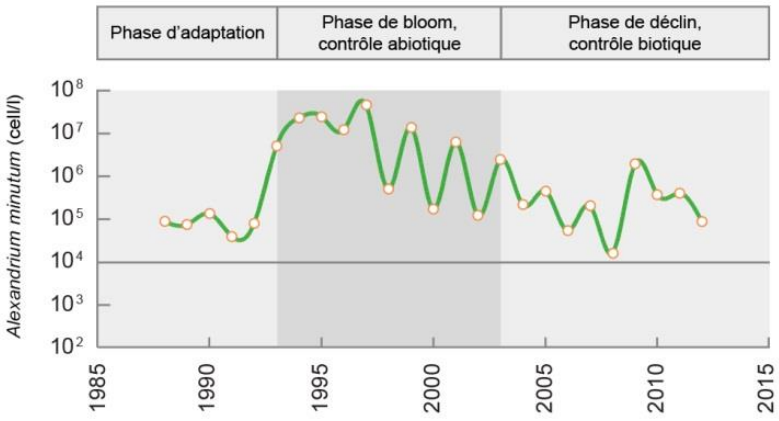


Figure 3-2 : Maxima annuels observés d'*Alexandrium minutum* en estuaire de Penzé (http://envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/phytorisk/version_francaise)

Un modèle logistique a permis de montrer que, pendant la période 1993-2003, les années exhibant des blooms supérieurs à 2M cell.L^{-1} (et des toxicités associées des coquillages) correspondent à des années où les trois facteurs abiotiques favorables au bloom sont réunis : un débit < $2m^3s^{-1}$, des coefficients de marée < 80 et une température > 15°C. Les deux premiers

facteurs contrôlent le taux de dilution, le troisième le taux de croissance. Sur ces onze années, seules les années 1998, 2000 et 2002 n'ont pas présenté de forts blooms ni de toxicité dépassant le seuil sanitaire, les débits de la rivière Penzé étant à chaque fois trop élevés. La période à risque de bloom s'étend de mi-mai à juillet. La concordance de ces trois facteurs supérieurs au seuil de risque détermine aussi la période du maximum du bloom, expliquant ainsi des blooms précoces comme en 1998 (3 juin) et des blooms tardifs comme en 1994 (15 juillet), (Figure 3-3).

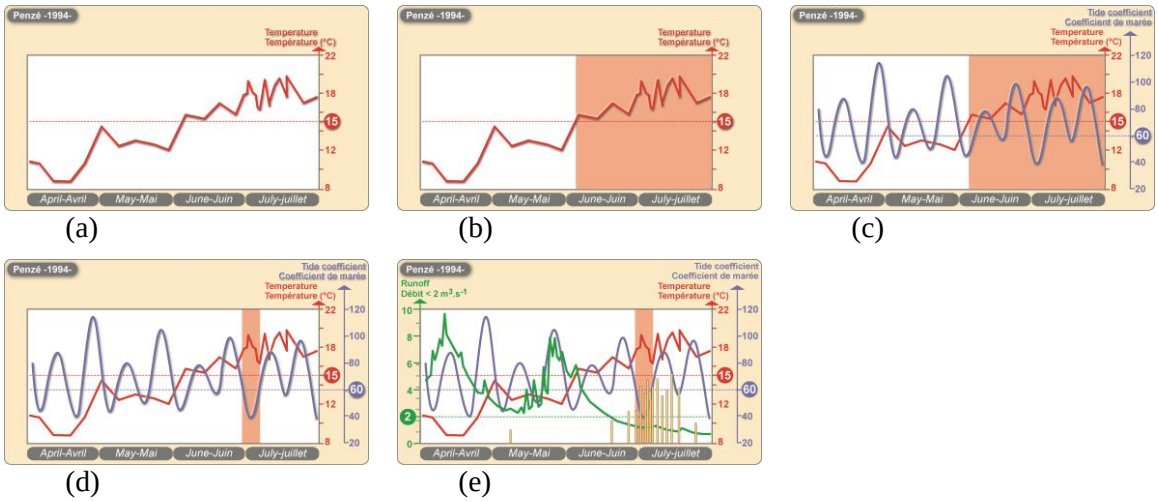


Figure 3-3 : Scénario d'apparition des blooms d'*A. minutum* en estuaire de Penzé en 1994, [42]. La température (trait rouge) supérieure au seuil de 15°C marque le début de la période à risque (a, b) ; les coefficients de marée (trait bleu) inférieurs à 80 réduisent la période à risque à ces deux facteurs optimaux (c, d) ; le débit de la Vilaine (trait vert) est bien inférieur au seuil de $2m^3.s^{-1}$ dans la période à risque déterminée par la température et la marée (e) ; les blooms d'*A. minutum* (bâtons jaunes) se développent pendant cette période à risque (cadre orange).

Ce même schéma explicatif s'applique en baie de Cork (Irlande), où les blooms d'*A. minutum* apparaissent à la première morte-eau de juin (Raine, 2014) ; [46]), (Figure 3-4).

Pourquoi les blooms d'*A. minutum* ont-ils cessé de suivre ce schéma de contrôle à partir de 2003 en Penzé alors que les paramètres abiotiques ont continué à laisser apparaître des fenêtres favorables aux blooms les années suivantes ? Cette question n'est pas résolue aujourd'hui. Toutefois l'hypothèse d'un nouveau contrôle est proposée par Guillou (com. pers), suite à l'observation de parasites spécifiques d'*A. minutum* (Chambouvet et al., 2008; Erard-Le Denn et al., 2000) à partir de 2004 (il n'y a pas eu de suivi de parasités réalisés avant cette année). L'évolution d'*A. minutum* pourrait être comparée à la dynamique d'une espèce envahissante, présente en Penzé (années quatre-vingts) sans faire de blooms (période d'adaptation), puis une phase où l'espèce est adaptée au milieu et produit de fortes efflorescences lorsque les conditions abiotiques sont favorables (période de blooms à contrôle abiotique), puis enfin une période où l'algue ne se développe plus à de fortes abondances (période de déclin à contrôle biotique) car un nouveau contrôle est mis en place (parasitisme). Cette hypothèse a aussi été testée par un modèle théorique d'*A. minutum* et de son parasite (Arancio et al., 2014).

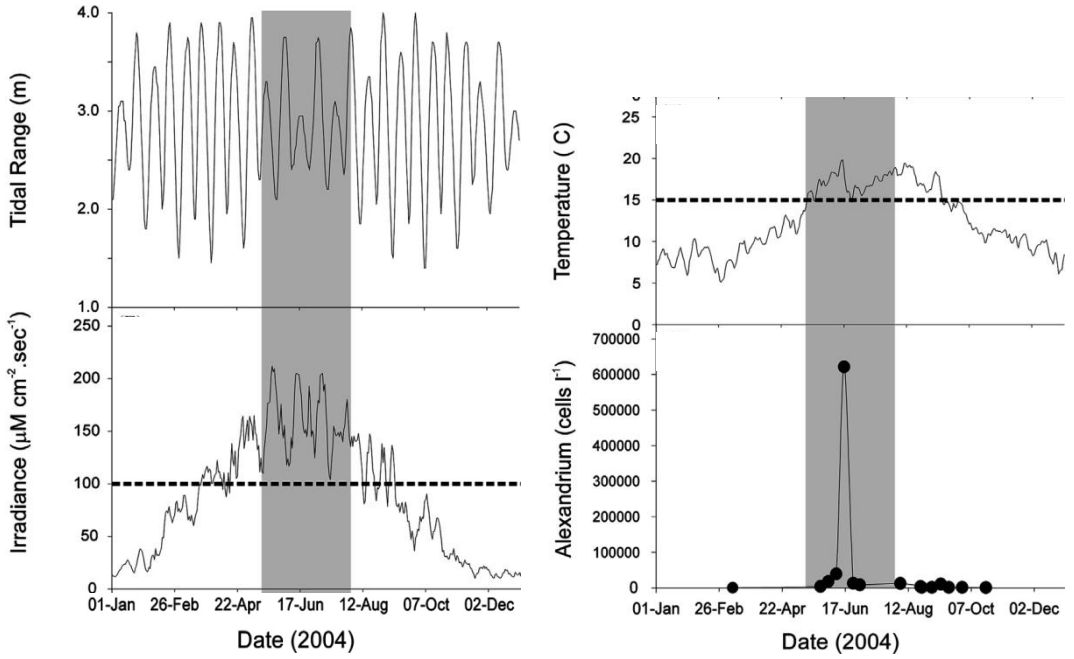


Figure 3-4 : Variation des paramètres environnementaux et blooms d'*A. minutum* en baie de Cork, 2004, (Raine, 2014). Marée (a) ; irradiance (b) ; température de l'eau (c) ; abondance d'*A. minutum* (d).

Une analyse plus globale des blooms d'*A. minutum* sur l'ensemble des côtes françaises (de 1988 à 2014) ainsi que des facteurs environnementaux a ensuite permis la mise en place d'un modèle de niche écologique et d'un modèle de phénologie [28 ; 1] et aussi http://envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/phytorisk/version_francaise. Il résulte de l'analyse de l'ensemble de ces données que :

– Les blooms d'*A. minutum* démarrent au plus tôt en avril pour se terminer au plus tard en octobre, avec un maximum d'abondance observé entre mai et septembre.

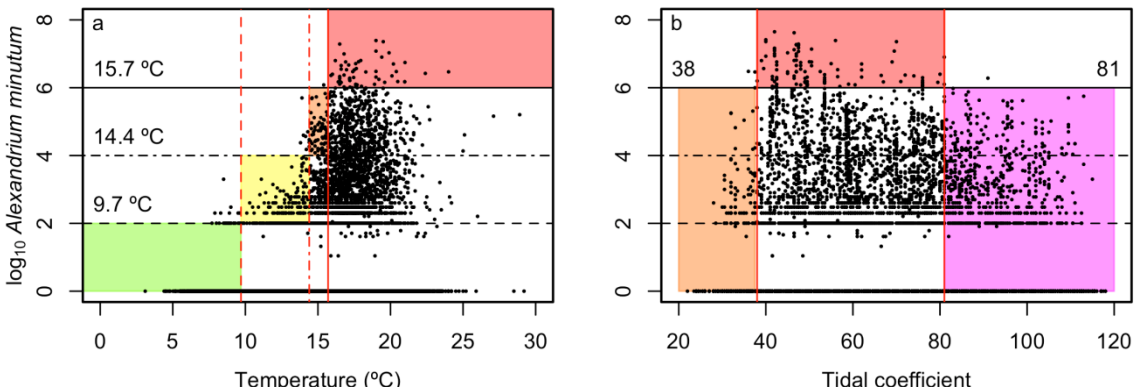


Figure 3-5 : Diagramme de dispersion entre (a) la température de l'eau ou (b) le coefficient de marée et l'abondance d'*A.minutum* transformée en log10. Les lignes horizontales et les couleurs définissent les catégories : < seuil de présence (10^2 cell.L^{-1}) en pointillés, vert ; entre présence et seuil d'alerte (10^4 cell.L^{-1}), tirets, jaune ; du seuil d'alerte au bloom de 1 M cell.L^{-1}, trait plein, orange ou rose ; supérieur à 1 M cell.L^{-1}, rouge, [28]

– La phase de démarrage du bloom est essentiellement contrôlée par la température de l'eau(Figure 3-5). Un seuil de 14,4 °C a été calculé comme seuil de développement d'*A. minutum* au-dessus du seuil d'alerte de 10 000 cell.L^{-1}. C'est un facteur environnemental global qui peut être appliqué à toute la façade Manche-Atlantique.

– La phase de croissance du bloom jusqu'à son maximum est contrôlée par la température de l'eau de mer et par les nutriments (effet positif), ainsi que par la dilution (effet négatif), Figures 3-6. Les débits des rivières ont un double rôle, facilitateur par l'apport de nutriments mais aussi négatif par l'augmentation de la dilution. Il s'agit d'un effet global mais qui se décline localement par des seuils différents selon les estuaires ou les baies. Au début du printemps, en général les nutriments présents sont en grande quantité (apportés durant l'hiver par de plus forts débits et peu consommés par le phytoplancton) et l'effet dilution prédomine. A la fin du printemps et en été, l'effet d'enrichissement en sels nutritifs devient plus important comme en rade de Brest où le phytoplancton est plus limité en nutriments contrairement à la Penzé où l'effet dilution reste dominant toute l'année car les concentrations en nutriments dans la rivière sont très élevées.

– La phase de déclin du bloom est contrôlée par une plus forte dilution, une limitation en nutriments (Figure 3-6). D'autres facteurs sont aussi à considérer comme les facteurs biotiques de prédation ou parasitisme ou de cycle de vie comme l'enkystement. Cela n'a pas été pris en compte dans cette étude.

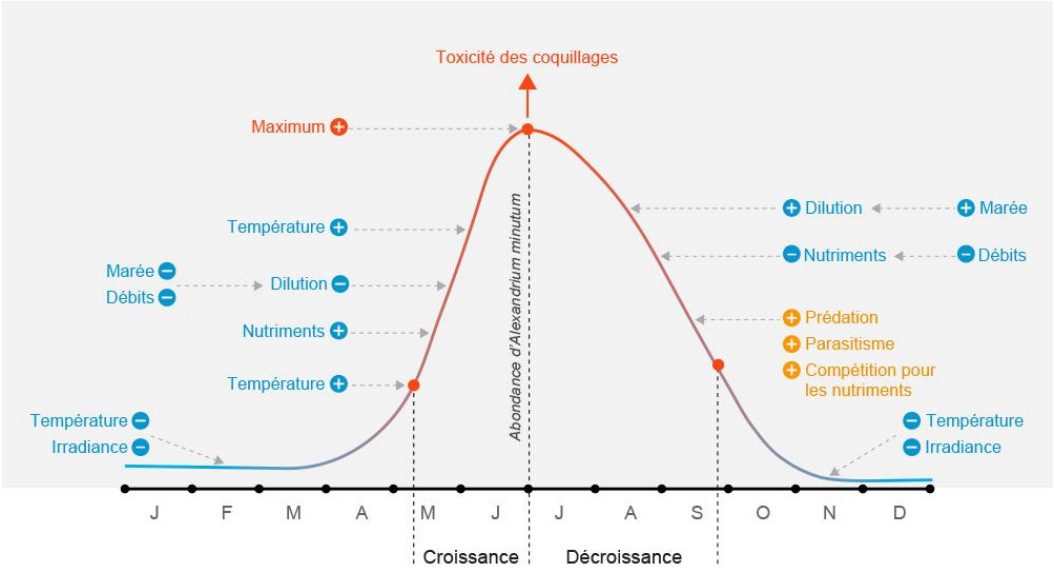


Figure 3-6 : Schéma théorique d'un bloom d'*A. minutum* et rôle des facteurs de contrôle sur les différentes phase (initiation, croissance, maximum, décroissance, fin).

– La niche écologique d'*A. minutum*, calculée par une analyse en composantes principales, est définie par la température de l'eau, la salinité, la turbidité, le débit de rivière hebdomadaire (standardisé entre 0 et 1) et l'irradiance hebdomadaire obtenue par satellite (SSI), (Figure3-7). Les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales expliquent 71,3 % de l'information. On peut distinguer un axe spatial défini par les variables turbidité et salinité qui sépare les données avec une influence plus continentale (turbidité élevée) des données sous influence plus marine (salinité élevée). Perpendiculaire à l'axe spatial, on trouve un axe temporel, avec des eaux plus chaudes et une irradiance élevée (été) et des eaux avec un débit de rivière plus fort, caractéristique de l'hiver. Dans cette espace environnemental, la niche d'*A. minutum* est localisée dans

la partie droite, indiquant ainsi que l'on trouve les conditions plus favorables pour cette espèce pour des eaux assez chaudes et éclairées et un débit de rivière modéré ou faible.

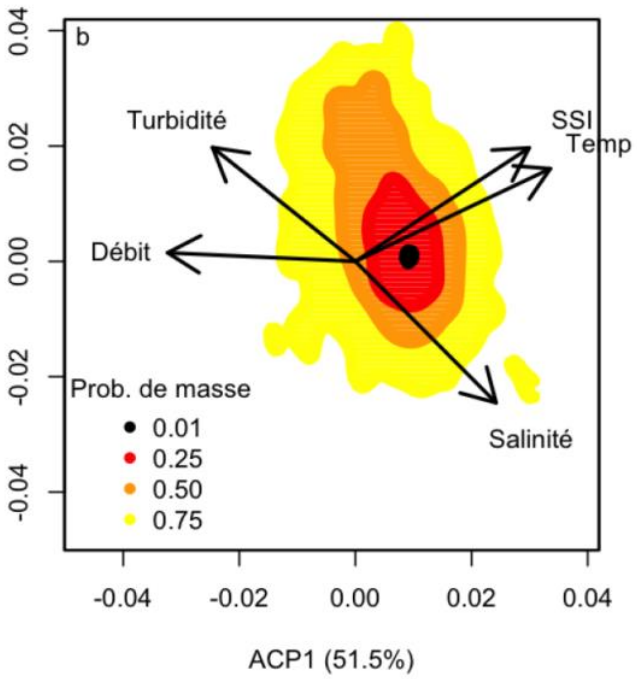


Figure 3-7 : Niche écologique d'*A. minutum* définie dans l'espace environnemental, [24]

3.1.2 Un modèle écophysiologique pour *Alexandrium minutum*

Afin de simuler *Alexandrium minutum*, une première approche a été de mettre en place un modèle écophysiologique d'*A. minutum* [11]. Ce travail a été réalisé dans le cadre des projets Interreg Icrew et Final. Ce modèle a été développé à partir de cultures *in vitro* (Labry et al., 2008). Les processus considérés sont la croissance et l'assimilation de phosphates, calibrés et validés sur des cultures en batch, en semi-continu, d'*A. minutum* seul et en culture mixte avec *Heterocapsa triquetra*.

Beaucoup de modèles décrivent la croissance du phytoplancton proportionnelle à l'assimilation de sels nutritifs, c'est ce qu'on appelle modèle de Monod (cf chapitre 1.1) (Monod, 1950). Ce type de modèle ne permet ni de reproduire le découplage entre assimilation de sels nutritifs et croissance ni la variabilité des quotas internes en nutriments.

Le modèle de Droop (Droop, 1968) ou modèle à quota le permet. Il est plus performant notamment pour simuler la compétition interspécifique (Grover, 1991, 1992; Sommer, 1991) Le taux de croissance, μ, dépend alors du quota interne Q (concentration intracellulaire d'azote, phosphore…).

$\mu=\mu_m.(1-Q_{min}/Q)$ Q : quota cellulaire (quantité/cellule), Q_{min}: quota minimal pour la croissance (quantité/cellule)

Les quotas peuvent aussi être exprimés par rapport à la quantité de carbone. Ceci les rendrait moins biaisés car la taille de la cellule peut varier au sein d'une même espèce en fonction des conditions environnementales (Flynn, 2008). Cependant, les concentrations observées par les programmes de surveillance du phytoplancton (Réphy et Velyger) sont exprimées en nombre de cellules par litre, tant pour *Alexandrium minutum* que pour les autres espèces. C'est donc la même option qui a été retenue pour le modèle.

Le modèle reproduit la forte capacité d'assimilation du phosphate en épisode de carence, capacité qui lui permet de prendre l'avantage sur *H. triquetra* en compétition (Figure 3-8).

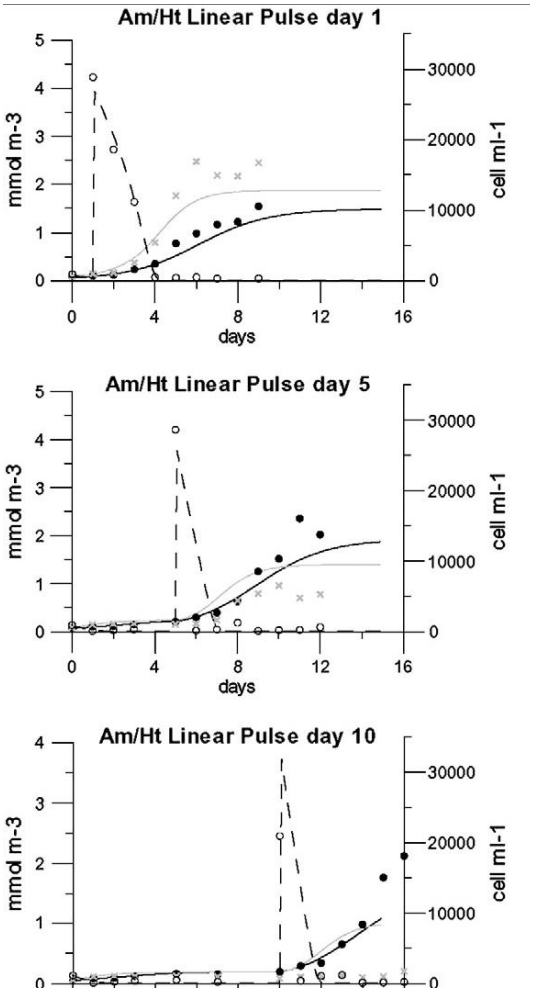


Figure 3-8 : Modélisation de la compétition d'*Alexandrium minutum* et *Heterocapsa triquetra* en culture mixte en batch soumis à des pulses de P (- -) après 1, 5 et 10 jours de culture mixte, [11]. *A. minutum* simulation (—), data (●) ; *H. triquetra* simulation (—) data (×).

Une fois le modèle écophysiologique d'*A. minutum* calibré, nous l'avons dans un premier temps introduit dans un modèle NPZD classique, couplé à un modèle 3D de l'estuaire de Penzé [46]. Si la dynamique spatio-temporelle d'*A. minutum* était bien simulée, le modèle ne reproduisait pas les abondances observées ni les variations interannuelles. La simulation d'*A. minutum* est extrêmement sensible à l'ajustement des grands groupes de phytoplancton, du fait de leur impact sur les nutriments. Le modèle n'est donc pas robuste. Par ailleurs, il n'est pas satisfaisant, conceptuellement, de représenter une espèce par un modèle à quota (modèle de Droop) et d'autres par un modèle sans quota (modèle de Monod).

3.1.3 Un modèle d'A*lexandrium minutum* en compétition interspécifique

Nous avons donc choisi de développer une modélisation différente pour l'application en rade de Brest. L'objectif est de prendre en compte la compétition entre *A. minutum* et une cinquantaine d'autres espèces phytoplanctoniques comme facteur potentiel de régulation. En effet, l'efflorescence d'une espèce déterminée (toxique ou pas) ne peut être comprise seulement comme un phénomène lié aux seuls facteurs environnementaux. Cette efflorescence se produit au sein d'une succession de blooms d'autres espèces. Les modèles doivent alors permettre de comprendre les mécanismes de contrôle par les facteurs environnementaux de ces successions dans le temps et l'espace, (Watanabe, 1983).

La compétition modélisée ici est fondée sur la capacité de chaque espèce à croître en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, sels nutritifs) et à décroître en fonction de la dilution. Chaque espèce est représentée avec ses quotas cellulaires en azote et phosphore. Cette nouvelle technique de modélisation est adaptée des modèles de compétition auto-émergents (ou *traits-based models* (Barton et al., 2010; Dutkiewicz et al., 2009), voir chapitre 1.3.5. Les espèces de phytoplancton sont tirées au hasard en fonction de leur taille (de 1 µm à 120 µm), de leur température optimale et de la capacité à assimiler la silice (diatomées/non diatomées). Les valeurs des paramètres physiologiques (assimilation, croissance) sont déduites de la taille des cellules pour toutes les espèces et fixées pour *A. minutum* [11].

Ce travail est issu de l'encadrement de deux masters (Le Gland, 2014; le Guennec, 2015), [4] et le fruit d'une collaboration avec M. Sourisseau et M. Plus.

- **Modélisation de la communauté phytoplanctonique associée**

Pour l'ensemble de la communauté phytoplanctonique, les traits retenus sont la taille, la température optimale et le besoin de Si (Table 3-1). La croissance est décrite par un modèle à quota en N et P. La lumière contrôle le taux de croissance mais l'intensité optimale est considérée comme constante pour toutes les espèces. Les quotas, les vitesses d'assimilation des nutriments et les coefficients de demi-saturation sont dépendants du volume cellulaire (trade-offs).

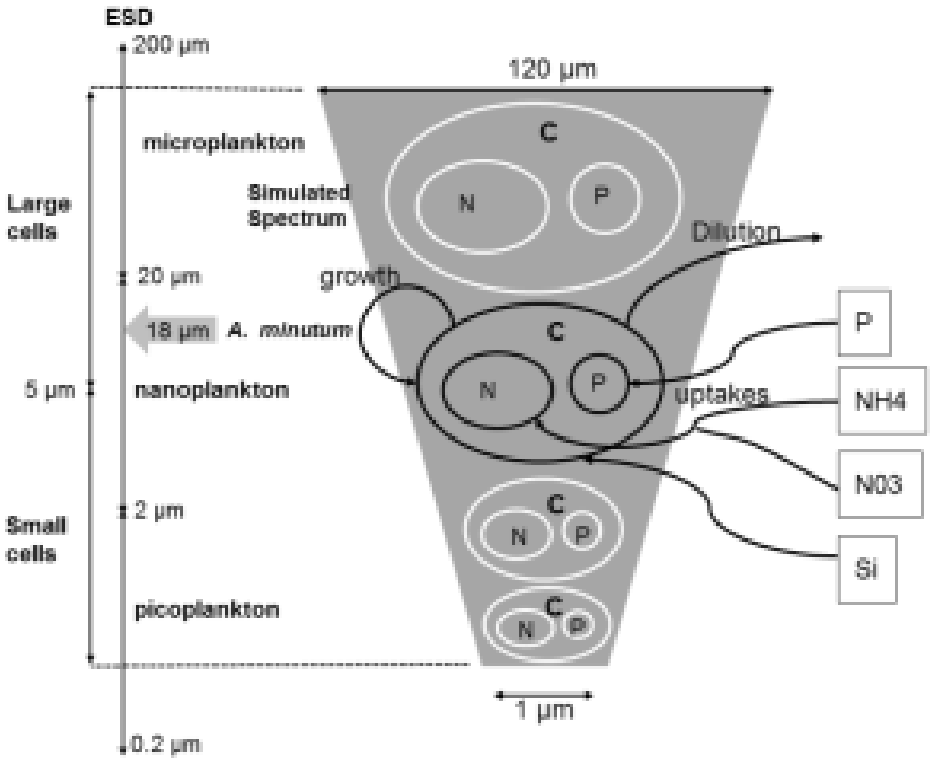


Figure 3-9 : Modèle conceptuel en classes de taille de la diversité du phytoplancton. Pour chaque cellule sont simulés les quotas en N et P [4].

Cinquante espèces sont tirées au hasard plus *A. minutum* dont le taux maximal de croissance correspond aux espèces de même volume cellulaire mais dont les paramètres d'assimilation et de stockage de P sont fixés selon [11]. Il y a cinquante et une espèces en tout (Figure 3-9).

Table 3-1 : Distribution des traits fonctionnels. L'irradiance optimale est fixée identique pour toutes les espèces (20 W.m^2) [4]

Traits	Type of distribution	Références
Siliceux ou non siliceux	Tirage aléatoire (booléen)	/
Volume (V)	Tirage aléatoire (loi uniforme) 2 [1; 10^6] µm^3	/
Température optimale (T_{opt})	Tirage aléatoire (loi uniforme) [10; 20] °C	/
Taux de croissance max (μ_{max})	fonction d'Eppley	(Eppley, 1972)
Quota minimum (Q_N^{min}; Q_P^{min})	loi allométrique	(Maranon et al., 2013)
Quota maximum (Q_N^{max}; Q_P^{max})	loi allométrique	(Maranon et al., 2013)
Constante de demi-saturation (K_N ; K_P ; K_{Si})	loi allométrique	(Edwards et al., 2012)

Nous n'avons pas retenu la toxicité comme un trait, contrairement à Litchman et Klausmeier (2008), Figure 1-25, qui considèrent que la toxicité peut être un trait déterminant pour éviter le broutage. Si la communauté scientifique est d'accord pour reconnaître que la communication par voie chimique est importante (Ianora et al., 2011), le rôle des toxines *in situ* reste très largement débattu (Leflaive et Ten-Hage, 2007). Il ne nous semble pas actuellement nécessaire d'introduire la toxicité comme un trait, faute de données de paramétrisation. Par ailleurs, nous souhaitons, par la modélisation, comprendre comment une espèce se développe, *A. minutum* étant une espèce modèle, ce modèle étant applicable à d'autres espèces non toxiques qui réalisent aussi des blooms de forte intensité.

- **L'implantation du modèle en rade de Brest**

Ce modèle est implanté dans une partie de la rade de Brest, l'estuaire de la Mignonne, là où les plus fortes abondances d'*A. minutum* ont été observées [9] (Figure 3-10). L'estuaire est considéré comme une boîte sans dimension et les flux d'échanges avec le reste de la rade correspondent aux débits de la rivière Mignonne et aux flux hydrodynamiques calculés par le modèle 3D de la rade de Brest selon la méthode de dilution d'un traceur, interpolés journellement (voir plus de détails dans [4]).

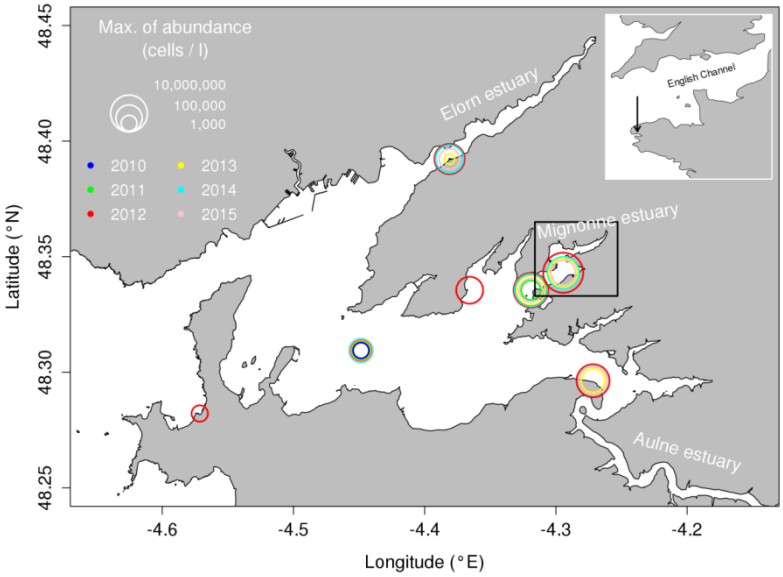


Figure 3-10 : Rade de Brest avec les maxima d'abondance observés pour *Alexandrium minutum*. L'encadré en noir représente la boîte estuaire de Daoulas et correspond à la zone modélisée, [4].

- **Dynamique et facteurs de contrôle des blooms d'*Alexandrium minutum* et de la communauté phytoplanctonique**

Trois années ont été simulées (2012, 2013, 2014) chacune reproduisant la même succession en termes de diversité du phytoplancton (Figure 3-11). Le microphytoplancton (>20µ) est le premier à pousser au printemps, il peut être qualifié d'opportuniste, dominant les autres espèces lorsque les concentrations en nutriments sont fortes. Il est ensuite remplacé par le grand nanoplancton, puis le petit nanoplancton et le picoplancton. Ces deux dernières catégories dominent lorsque les concentrations en nutriments sont limitantes. En effet, de mi-juin à octobre, les concentrations en phosphate sont très faibles (jusqu'à un minimum de 0,01 µmol.L^{-1}).

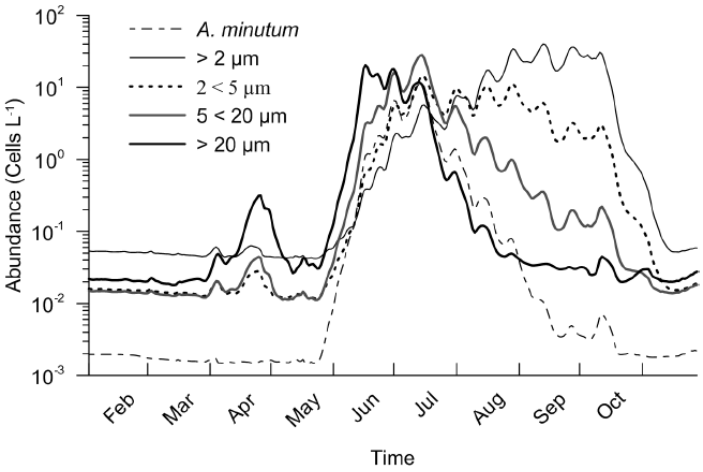


Figure 3-11 : Evolution saisonnière de la communauté phytoplanctonique et *A. minutum* en 2012 [4].

Ce modèle a été analysé de manière plus détaillée pour comprendre le contrôle de la phénologie des blooms d'*A. minutum* (Figure 3-12) :

- la température de l'eau de mer est un facteur clé contrôlant l'initiation du bloom.
- Le maximum du bloom est surtout contrôlé par la disponibilité en sels nutritifs, résultant des apports de la rivière Mignonne mais aussi par la compétition avec les autres espèces de phytoplancton. Le phosphore est l'élément le plus limitant en été.

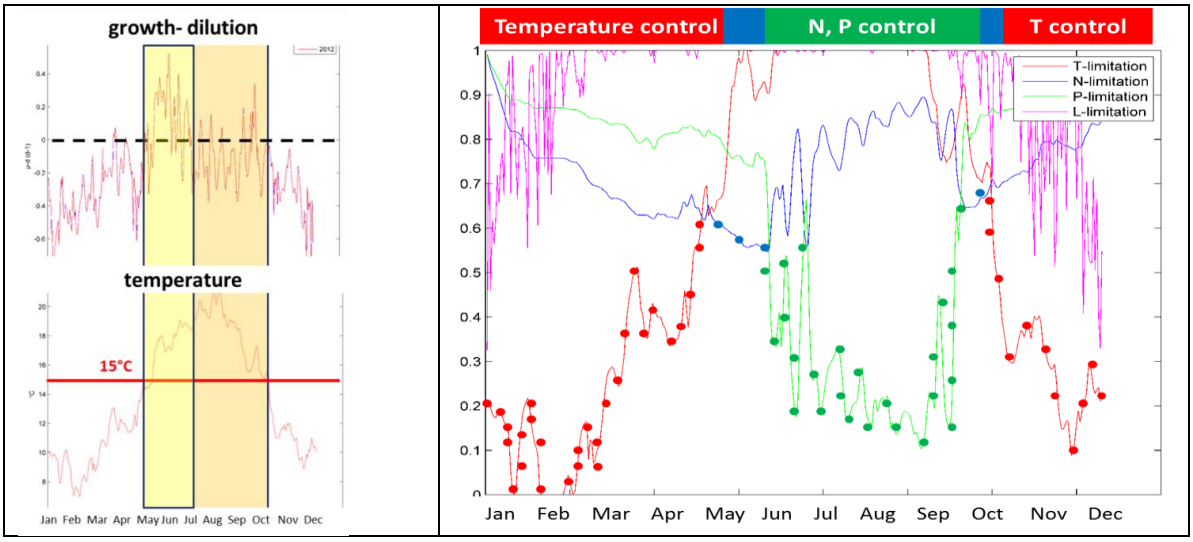


Figure 3-12 : Modélisation du bilan croissance – dilution (a), de la température de l'eau de mer (b) et des facteurs de contrôle de la croissance d'*A. minutum* (c) [62].

– La simulation des trois années 2012, 2013 et 2014 reproduit la variabilité interannuelle observée (Figure 3-13). 2012, une année où le maximum du bloom a été très élevé, plusieurs millions de cell.L^{-1} (de forts débits en été ont contribué à des apports de nutriments) ; 2013, un été sec qui a limité l'amplitude du bloom et des températures plus faibles au printemps qui ont retardé son démarrage ; 2014, un bloom qui a démarré tôt en mai en lien avec des températures de l'eau de mer plus élevées que les autres années au printemps et qui a duré longtemps, avec un maximum de plusieurs centaines de milliers de cellules par litre soutenu par des débits estivaux plus faibles qu'en 2012 mais supérieurs à ceux de 2013.

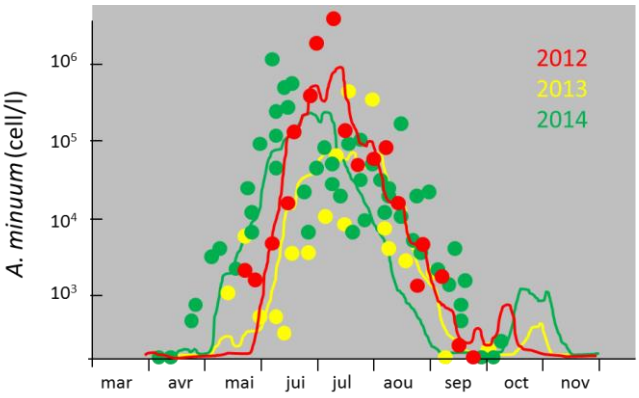


Figure 3-13 : Simulation d'*A. minutum* en rade de Brest, [4].

3.2 *La dynamique de l'algue toxique* Pseudo-nitzschia

Si l'approche de modélisation pour *Pseudo-nitzschia* est censément la même que pour *Alexandrium*, il reste un aspect propre au genre *Pseudo-nitzschia* : la difficulté à identifier les espèces [36 : 49]. Les données disponibles du Rephy portent la plupart sur le genre ou sur des sous-groupes. Rares sont les données sur les espèces.

Il était donc importanat de commencer par travailler sur l'historique des données Rephy de *Pseudo-nitzschia* afin d'évaluer le type de données disponibles, espèces, groupes d'espèces ou genre. Ceci s'est fait dans le cadre d'un projet national Dynapse [36] et de l'encadrement d'un master 2 (B. Husson), [7] puis d'un post-doc (C. Guallar-Morillo), [1 ; 28].

Une première étude a permis d'étudier la relation entre les blooms du genre *Pseudo-nitzschia*, la toxicité des coquilles Saint-Jacques et le contrôle environnemental sur six baies du littoral Manche Atlantique touchées différemment par *Pseudo-nitzschia* et par les toxicités ASP [7]. Cette étude a démontré, en comparant ces six baies que :

– La période à risque de développement des *Pseudo-nitzschia* s'étend de mars à septembre (Figure 3-14).
– L'abondance des *Pseudo-nitzschia* est liée à des milieux enrichis et déséquilibrés en nutirments (N/P >16).
– L'abondance et la dominance de *Pseudo-nitzschia* est une condition nécessaire pour expliquer les toxicités. En effet, ce sont dans les baies où l'on trouve les plus grandes abondances (Concarneau et Quiberon) que les événements toxiques sont les plus fréquents. La baie de Saint-Brieuc et les Pertuis pour lesquels les abondances sont plus faibles, ne sont pas ou peu touchés par la toxicité ASP (Figure 3-15).

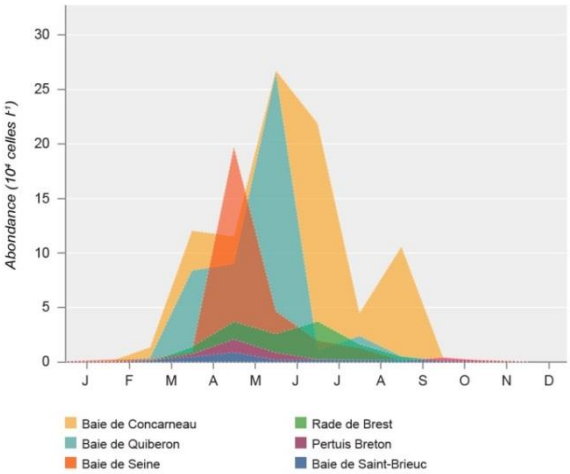


Figure 3-14 : Evolution saisonnière du genre *Pseudo-nitzschia* dans les six baies de 1995 à 2012. Quartiles supérieurs et inférieurs, [7]

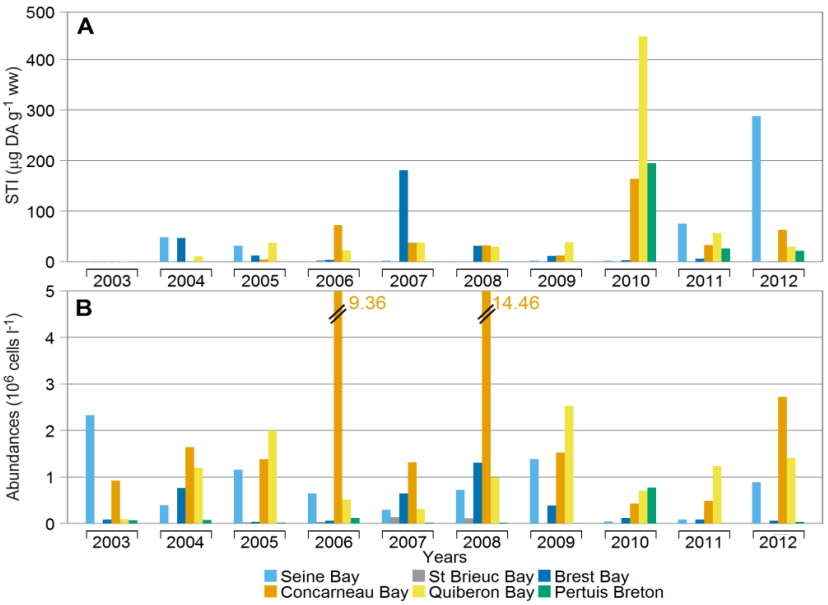


Figure 3-15 : A) Toxicité annuelle maximale des coquilles Saint-Jacques B) Maximum d'abondance annuelle des *Pseudo-nitzschia* [7]

– L'abondance et la dominance de *Pseudo-nitzschia* ne sont pas une condition suffisante pour expliquer les toxicités. Si l'on observe de forts blooms depuis 1992, la toxicité ne débute qu'à partir des années 2004. Ceci laisse suspecter un remplacement d'espèces peu ou pas toxiques par des espèces plus toxiques et/ou un changement des conditions environnementales qui favoriseraient un meilleur développement des espèces toxiques au détriment des espèces non toxiques.

Dans le cadre du projet Phytorisk [28 ; 1], nous avons étudié, comme pour *A. minutum*, la niche écologique de *Pseudo-nitzschia*. Dans ce cadre, nous avons commencé à aborder la diversité spécifique de *Pseudo-nitzschia* en retenant toutes les données du genre (*Pseudo-nitzschia spp.*) ainsi que celles de *P. fraudulenta* et *P. australis* avec l'aide d'une experte (E. Nézan). *P. fraudulenta* est une espèce assez bien reconnue et *P. australis*, bien que peu identifiée dans la base REPHY, est l'espèce aujourd'hui la plus toxique en France [36].

En ce qui concerne *Pseudo-nitzschia spp.*, treize variables environnementales ont été utilisées : température de l'eau, salinité, irradiance hebdomadaire satellite, turbidité, chlorophylle, débit de rivière hebdomadaire (après standardisation entre 0 et 1), nitrite plus nitrate, ammonium, phosphate, silicate ainsi que les ratios entre nutriments N/P, SiOH/N et SiOH/P. Les trois premiers axes de l'ACP expliquent un total de 68,3 % de la variabilité expliquée. Dans cet espace environnemental, la distribution de la niche écologique de *Pseudo-nitzschia* spp. est large et occupe presque tout l'espace disponible. La Figure 3-16 montre que, dans les eaux riches en chlorophylle et avec un ratio Si/P bas, *Pseudo-nitzschia* spp. est apparemment absente. On peut noter qu'il y a trois régions (zones noires) dans lesquels il y a une plus grande probabilité de trouver des fortes abondances du genre. La tache centrale présente des abondances élevées de *Pseudo-nitzschia multistriata*, les deux autres taches présentent des données avec des abondances élevées de *Pseudo-nitzschia* du complexe *seriata* composés de quatre espèces, *P. australis*, *P. fraudulenta*, *P. subpacifica* et *P. seriata*. Les deux taches correspondent probablement à des espèces différentes de ce même groupe.

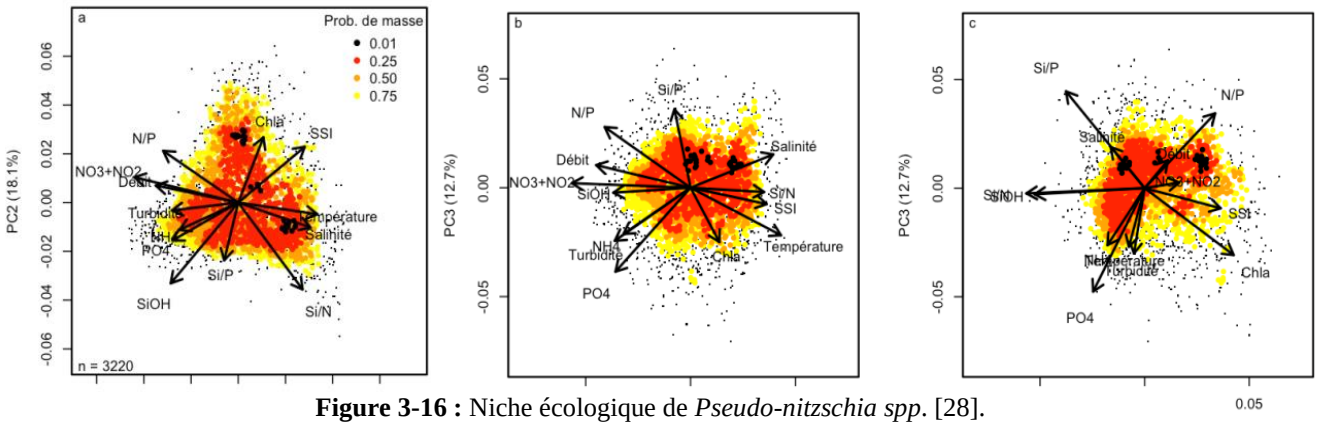


Figure 3-16 : Niche écologique de *Pseudo-nitzschia spp*. [28].

Il résulte que cette analyse de niche au niveau du genre n'apporte que peu d'informations car elle regroupe plusieurs espèces présentant des niches spécifiques. C'est bien au niveau de l'espèce qu'il faut travailler. L'essai a été mené pour *P. fraudulenta* et *P. australis*. Ces deux espèces présentent moins de données d'abondances et encore moins de données en lien avec les paramètres environnementaux. Nous avons aussi fait le choix de mener l'analyse de niche écologique sur les mêmes facteurs environnementaux pour *Alexandrium minutum*, *Pseudo-nitzschia spp. P. fraudulenta* et *P. australis* afin de pouvoir les comparer [28]. Les variables environnementales retenues sont la température de l'eau, la salinité, l'irradiance hebdomadaire depuis satellite, la turbidité et le débit de rivière (Figure 3-17). Le premier axe définit un gradient temporel, composé par les variables température de l'eau et irradiance (eaux d'été) et débit de rivière (eaux d'hiver). Un deuxième axe délimite un gradient spatial avec les variables salinité (influence marine) et la turbidité (influence continentale). La niche de *Pseudo-nitzschia spp*. est la plus proche de la niche d'*A. minutum*, puis de la niche de *P. fraudulenta*. La niche de *P. australis* est la plus éloignée des autres, se trouvant dans des eaux plus marines et légèrement plus froides.

Les chevauchements entre niches ont été calculés (table 3-2). Les deux espèces avec le chevauchement le plus élevé sont *Pseudo-nitzschia* spp. et *P. fraudulenta*. *P. australis* est l'espèce ayant les chevauchements les plus bas avec les autres taxons.

Table 3-2 : Valeurs du chevauchement de niches des quatre espèces analysées dans cette étude. La valeur 1 implique un chevauchement complet entre les deux espèces et la valeur 0 indique qu'il n'y a aucun chevauchement entre les deux espèces.

Chevauchement	*Alexandrium minutum*	*Pseudo-nitzschia spp.*	*P. fraudulenta*	*P. australis*
Alexandrium minutum	1.00	0.74	0.69	0.41
Pseudo-nitzschia spp.		1.00	0.87	0.60
P. fraudulenta			1.00	0.65
P. australis				1.00

Cette étude fait ressortir la nécessité de travailler au niveau de l'espèce ainsi que le caractère différent de *P. australis*.

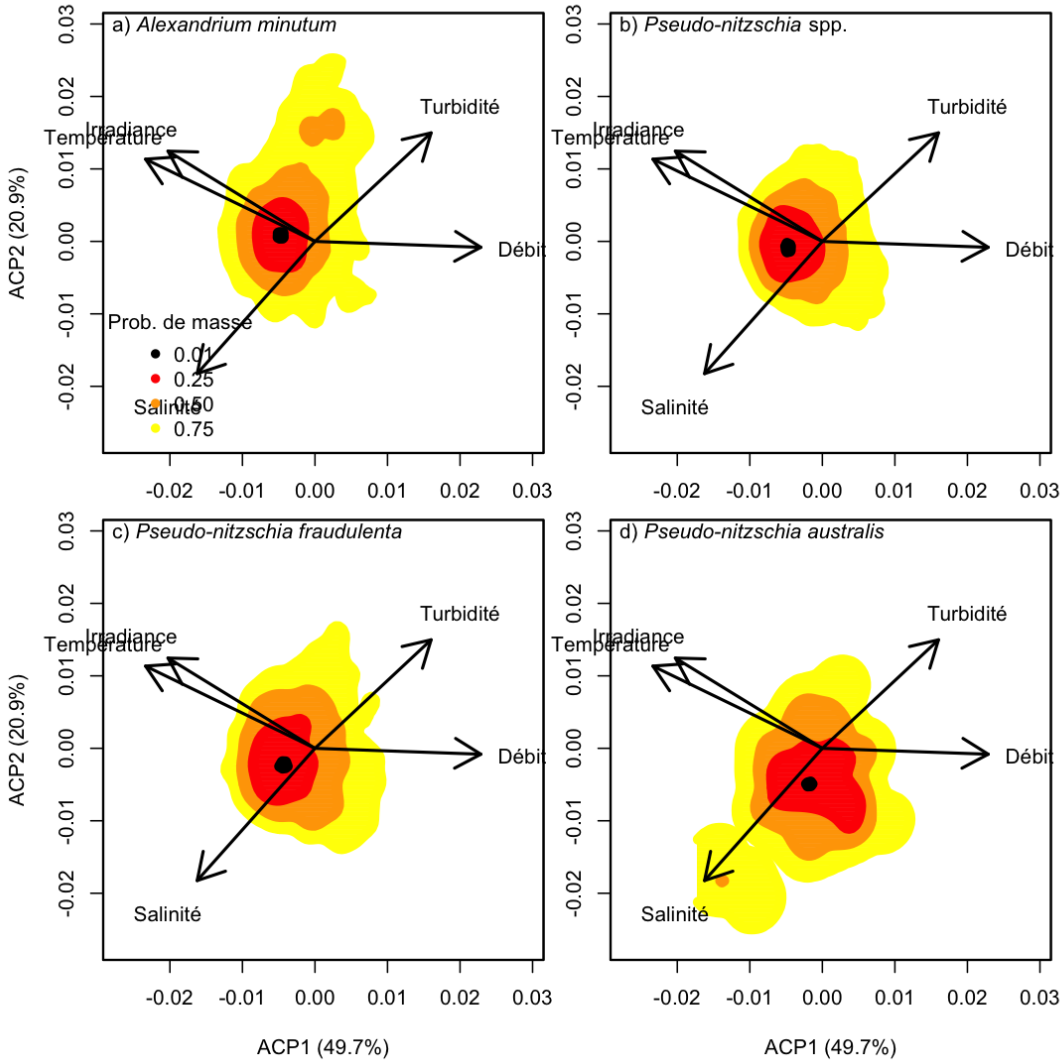


Figure 3-17 : Niche écologique d' *A. minutum* (a), *P. australis* (b), *P. fraudulenta* (c) et *Pseudo-nitzschia spp.* (d) dans le même espace environnemental défini par l'ACP [28].

Je n'ai pas abordé aujourd'hui la modélisation numérique de *Pseudo-nitzschia* du fait de la difficulté d'une part de connaître les traits fonctionnels pour une espèce donnée et d'autre part de disposer de données de validation spécifiques à l'espèce choisie. Néanmoins un premier essai de modélisation a été réalisé par A. Ménesguen, (www.previmer.org) sur le genre *Pseudo-nitzschia* et la probabilité de production d'acide domoïque liée au rapport Si/N (Menesguen et al., 2014).

4 Le phytoplancton et la sphère citoyenne

Le phytoplancton, invisible à l'œil nu, n'est pas un sujet *a priori* investi par le grand public. A l'inverse, les eaux colorées, les marées vertes, les contaminations de coquillages, le dérèglement climatique sont des phénomènes qui alertent les citoyens ainsi que les gestionnaires du milieu marin, pêcheurs, conchyliculteurs, agences de l'eau, acteurs liés au tourisme, à la santé… Un de nos rôles de scientifiques est de passer l'information que l'on détient vers la sphère citoyenne pour contribuer à une intelligence publique des sciences (Stengers et Drumm, 2013).

C'est un vaste programme que celui de communiquer au-delà de ses pairs. Il englobe, pêle-mêle, l'enseignement scolaire et universitaire, la communication grand public, la mise en place de projets de recherche et de diffusion des résultats auprès des acteurs institutionnels, l'expertise scientifique, le croisement sciences et arts, l'ouverture vers les sciences humaines et sociales, et enfin les sciences participatives. Cette diversité est une source d'enrichissement pour le chercheur qui doit adapter à chaque fois son langage et sa pédagogie pour diffuser son savoir, l'enjeu étant d'être écouté et compris mais aussi de pouvoir comprendre les interrogations du public et de montrer les limites de la science.

Tout au long de mes travaux de recherche, j'ai maintenu actif ce lien avec le public. Il ne s'agit pas de lister dans ce chapitre l'ensemble des communications faites (voir chapitre 8) mais d'en présenter quelques exemples, variés et en lien avec mon parcours de recherche présenté dans les chapitres précédents.

4.1 Communication vers les scolaires, les universitaires et le grand public

4.1.1 Former les professeurs du second degré

L'université d'été Mer-Education (Labex Mer 2013) m'a donné l'occasion de monter un parcours sur le thème du risque lié au phytoplancton à destination des enseignants de collège et lycée (Figure 4-2).

A cette occasion, j'ai pu raconter aux professeurs ce qu'était le phytoplancton, les risques liés à l'eutrophisation et aux microalgues toxiques. Ils ont également pu être formés à prélever du phytoplancton et à l'observer, à le dessiner ou le modeler (Figure 4-1), à mettre en équation simplement un modèle de croissance du phytoplancton…

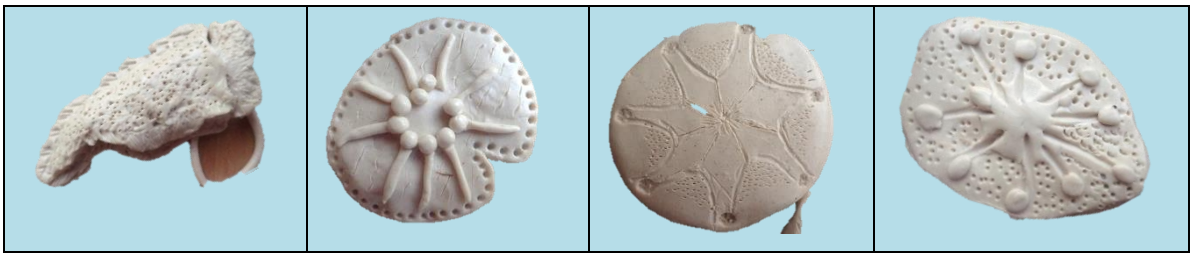


Figure 4-1 : Des phytoplanctons en pâte à modeler

Je suis souvent intervenue par des conférences auprès des scolaires, en primaire, au collège, au lycée, dans le cadre de formations continues ou universitaires.

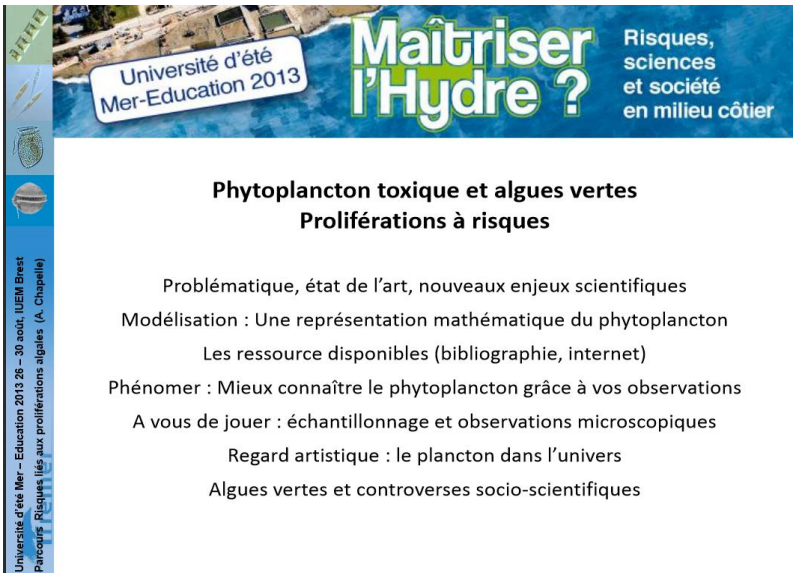


Figure 4-2 : Programme du parcours « Phytoplancton toxique et algues vertes : proliférations à risques » organisé pour l'université Mer-Education, Brest, 26 au 30 août 2013. (site web Labex mer)

4.1.2 Un an d'échantillonnage participatif avec le collège des îles du Ponant

Tout au long de l'année 2014, les collégiens des îles du Ponant (Batz, Molène, Ouessant et Sein), accompagnés de leurs professeurs, ont réalisé des prélèvements d'eau de mer sur leurs îles, selon le protocole mis en place par les scientifiques en 2013 (prélèvement autour de la pleine mer en surface dans un flacon puis lugoler). Au cours de ces sorties, ils ont également relevé les paramètres environnementaux, tels que la salinité, la température, la direction du vent (Figure 4-3).

Figure 4-3 : Prélèvement au filet à plancton par les collégiens de l'île de Sein.

Les objectifs de cette action étaient doubles : (I) un objectif scientifique, échantillonner chaque semaine des masses d'eau que l'on suppose non influencées par les apports continentaux (Figure 4-4) et comparer la communauté phytoplanctonique des différentes îles et de la côte (données Rephy) ; (II) un objectif pédagogique, enseigner aux élèves l'observation dans un microscope du phytoplancton et du zooplancton, des techniques de prélèvement, et les initier à la méthodologie et à la rigueur scientifiques... En quelque sorte une découverte du travail des chercheurs !

Ce projet a été réalisé dans le cadre de Phénomer, programme de sciences participatives dans lequel j'ai été largement impliquée. J'ai pu travailler en collaboration avec l'association Cap vers la nature pour la pédagogie et avec le Parc Marin qui réalise un suivi du plancton sur les îles de Sein et Molène et avec l'aide de l'encadrement d'un master 1.

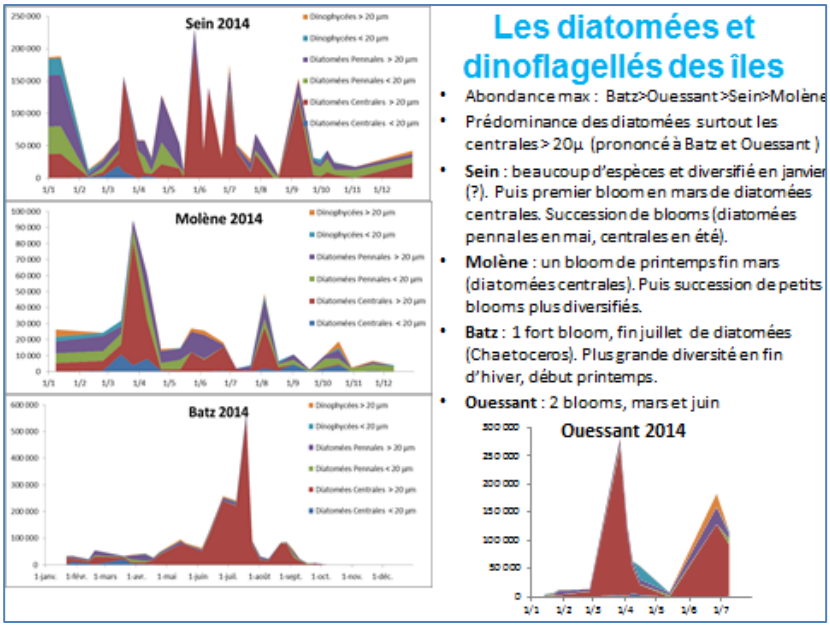


Figure 4-4 : Analyse des abondances des principaux groupes de diatomées et dinoflagellés sur les îles de Sein, Molène et Batz [26**]**.

Dans le cadre de l'événement organisé par Océanopolis « Jeunes Reporters des sciences et des arts », les collégiens ont valorisé ce travail scientifique sous le regard attentif de leurs professeurs en créant des œuvres artistiques très originales : un Voyage d'un *Noctiluca* d'Ouessant à l'Ifremer de Plouzané ; un recueil de nouvelles planctoniques à Batz et un reportage radiophonique *planctonile* à Sein (juin 2015). Voir aussi (http://www.phenomer.org/Les-scolaires-et-Phenomer/Productions-et-resultats).

4.1.3 Vers le grand public

A de multiples occasions, j'ai pu intervenir devant le public, lors de conférences, de débats… que ce soit à l'initiative d'associations, de communes ou d'instituts (Figure 4-5). A chaque fois, l'exposé de mes connaissances et les questionnements du public ont été un pas vers le partage du savoir.

Figure 4-5 : Affiche de la conférence donnée dans la commune de l'Hôpital-Camfrout en 2012.

4.2 Communication dans le cadre de la recherche avec les gestionnaires du milieu

Les sujets de recherche menés à Ifremer sont souvent ancrés dans une demande sociétale, provenant d'une profession liée à la mer, de gestionnaires du milieu marin ou d'une administration. Il ne s'agit pas en général d'études appliquées en réponse à des contrats (comme le font les bureaux d'étude) mais bien d'une recherche scientifique avec pour objectif clé de comprendre afin de pouvoir répondre aux questions posées.

C'est dans ce cadre que j'ai effectué ma thèse sur l'eutrophisation de la baie de Vilaine en 1982 [59]. Partie d'un problème sociétal, cette thèse m'a permis de développer différents outils de recherche qui ont donné lieu à des publications ainsi qu'un retour vers la sphère citoyenne par des communications. Elle a également apporté une pierre à l'édifice de la compréhension de l'eutrophisation littorale [56], sujet d'importance écologique majeure en Bretagne (en France, en Europe, dans le monde), visible à la fois sur les portails internet (http://bretagne-environnement.org ; http://envlit.ifremer.fr; http://www.eau-loire-bretagne.fr/; http://www.cseb-bretagne.fr/ ...), traitée dans de nombreuses communications et aujourd'hui partie intégrante de l'expertise scientifique pour le ministère de l'écologie et de l'agriculture (ESCo eutrophisation, chapitre 4.3).

Il en est de même pour les travaux ayant porté sur la problématique des microalgues toxiques, réalisés en lien avec les agences de l'eau, les régions et communes, les conchyliculteurs et les pêcheurs. Beaucoup de ces études ont été menées avec des subventions de ces collectivités et ont donné lieu à des restitutions adaptées aux questions que se posaient ces institutions : conférences ([84] ; [85] ; [87] ; [87] ; [89] ; [91] ; [93]), sites web (envlit/Phytorisk) ; dvd Final et émissions radio (http://www.radioevasion.org/2015/10/16/enquete-du-bloom/).

Pour deux des derniers projets que j'ai coordonnés, j'ai proposé de développer un média de communication pour diffuser les questions posées, les objectifs de recherche et les résultats acquis. Il s'agit d'un DVD bilingue français-anglais dans le cadre du projet Interreg Final [50] et d'un dossier internet dans le site Envilt pour le projet PhytoRisk (Figure 4-6). Ces deux médias racontent l'histoire des microalgues toxiques et de leurs liens avec l'environnement.

Figure 4-6 : Page d'accueil du site Envlit/Phytorisk (Effets des changements environnementaux sur les efflorescences d'algues toxiques).
(http://envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/phytorisk/version_francaise).

4.3 Expertise scientifique sur l'eutrophisation: HABs et eutrophisation, quels liens ?

L'eutrophisation a pour particularité qu'il s'agit d'une notion utilisée à la fois par la communauté scientifique et par les politiques publiques, et sa définition est multiple. C'est pourquoi les ministères en charge de l'écologie et de l'agriculture ont demandé en 2016 une expertise scientifique collective (ESCo). Le besoin de réaliser cette expertise scientifique collective sur l'eutrophisation se situe dans un contexte réglementaire large comprenant la directive cadre sur l'eau (DCE), la directive cadre stratégie pour le milieu marin (DCSMM), qui intègrent la notion d'eutrophisation dans les critères de bon état écologique respectivement des masses d'eau continentales, de transition et marines, la directive nitrates dans les critères de classement en zones vulnérables, ainsi que la directive pour les eaux résiduaires urbaines (DERU) pour la délimitation des zones sensibles.

« L'expertise clarifiera la définition de l'eutrophisation en prenant en compte les besoins et enjeux opérationnels pour l'action publique. L'analyse produira un état des lieux critique des connaissances scientifiques certifiées au plan européen et mondial sur les causes et mécanismes d'eutrophisation des eaux et identifiera les verrous scientifiques nécessitant l'acquisition de nouvelles connaissances qui pourraient faire l'objet de recherches supplémentaires. Elle prendra en compte le continuum terrestre-aquatique, c'est à dire le système de transfert des bassins versants aux écosystèmes aquatiques inclus dans la notion de bassin versant, dans la mesure où ils permettent de caractériser le risque d'eutrophisation. L'expertise servira de base scientifique en vue d'améliorer la cohérence des modalités de mise en œuvre des différentes directives concernées (directive nitrates, DCE, DCSMM et DERU). »

En tant que membre expert de l'ESCo, ma contribution consiste à examiner les liens entre eutrophisation et blooms d'algues toxiques. Les liens possibles entre eutrophisation et HABs continue d'alimenter une polémique aussi bien dans les articles scientifiques que dans les discussions avec aménageurs et ministères (Kirkpatrick et al., 2014). Un éclaircissement peut néanmoins être proposé à l'aide de différentes lectures bibliographiques.

Il est important de noter la diversité de la nature des microalgues toxiques, des blooms et de leurs effets. Face à cette diversité, il est difficile de conclure de manière générale. L'augmentation avérée au niveau mondial des Habs et des syndromes de toxicité a conduit à examiner de plus près le lien avec l'eutrophisation marine. Ces liens concernent à la fois l'élargissement de la distribution des microalgues toxiques, l'augmentation de leur diversité et de leur toxicité. Ces liens sont à évaluer en regard de l'augmentation des apports de nutriments à la côte mais aussi de la modification des ratios N/P/Si.

4.3.1 Eutrophisation et abondance des HABs.

Les nutriments stimulant la croissance du phytoplancton, le lien entre augmentation des teneurs en nutriments et augmentation de la biomasse des proliférations de microalgues toxiques est avéré (Heisler et al., 2008). Les nutriments peuvent stimuler l'impact des Habs en stimulant l'ensemble du phytoplancton du fait de l'enrichissement en sels nutritifs et causer ainsi une augmentation des abondances de microalgues toxiques. Plus fréquemment, l'enrichissement en sels nutritifs va favoriser certaines espèces qui peuvent être ou pas toxiques, au détriment des autres (Anderson et al., 2002).

Les sources de nutriments potentiellement incriminées dans la stimulation des Habs sont les dépôts atmosphériques, les eaux usées, les eaux souterraines et les rejets agricoles (Anderson et al., 2002). Historiquement le phosphore était connu pour stimuler les Habs plutôt en eau douce et l'azote plutôt en eau de mer. Il faut tenir compte aujourd'hui non seulement des modifications anthropiques considérables de ces nutriments dans les rejets des bassins versants mais aussi la situation des eaux estuariennes et côtières, comme zone de mélange des eaux douces et des eaux marines. Ainsi, à la fois les éléments N et P doivent être considérés (Anderson et al., 2002).

La modification du ratio N/P/Si (Silice) est aussi un facteur de modification des Habs (Anderson et al., 2002), l'augmentation des rapports N/Si ou P/Si entraînant le développement des dinoflagellés au détriment des diatomées (Ménesguen, 2014).

Enfin, non seulement les rejets de sels nutritifs mais aussi les sources organiques d'azote et de phosphore (Anderson et al., 2002) sont à prendre en considération. En effet beaucoup d'espèces phytoplanctoniques (dont des toxiques) s'avèrent être aussi capables de nutrition organique (mixotrophie) (Burkholder et al., 2008; Glibert et al., 2010).

Le lien entre eutrophisation et augmentation des Habs est avéré pour certaines espèces dans des lieux précis (liste non exhaustive) :

- *Phaeocystis* en mer du Nord. L'augmentation de blooms est liée aux augmentations en N et P puis le déclin est concomitant à une diminution de P conduisant à une augmentation du ratio N/P et un changement des populations phytoplanctoniques (Cadee et Hegeman, 2002).
- Des blooms récurrents de *Prorocentrum minimum* sont 10 à 100 fois plus importants qu'il y a quelques décennies sur la côte atlantique des USA, très eutrophisée. Ils apparaissent après des pluies ou l'utilisation de fertilisants azotés ou phosphorés (Glibert et al., 2010) (Anderson et al., 2008).
- La distribution d'*Ostreopsis* en Méditerranée est liée aux zones de forte pression anthropogénique (Cohu et al., 2013).
- Une augmentation notable des blooms toxiques de *Pseudo-nitzschia spp.* a été observée dans le panache du Mississipi très enrichi en N et P (Anderson et al., 2002) (Parsons et al., 2002), en mer de Chine, dans l'estuaire du Yangtsee (Jiang et al., 2014), dans le golfe du Mexique, en baie de Fundy et sur la côte ouest du Canada (Trainer et al., 2012).
- Les blooms très localisés (baies, estuaires) d'*Alexandrium fundyense* sont liés à l'eutrophisation (Anderson et al., 2008).
- Dans la mer intérieure du Japon (Seto), le lien ente réduction des rejets en nutriments et occurrence de Habs est notable depuis les années quatre-vingts (Imai et al, 2006).

Le lien peut être aussi indirect comme pour les marées brunes à *Aureococcus anophagefferens* (picoplancton) sur la côte nord-est des USA. Celles-ci sont liées à l'augmentation de matière organique provoquée par des proliférations de diatomées, elles-mêmes stimulées par des apports en excès de nitrates (Anderson et al., 2008). On observe aussi un lien indirect avec les Habs mixotrophes comme *Pfisteria* ou *Karenia veneficum* poussant sur des cryptophycées qui sont en grande abondance et liées à un réseau trophique stimulé par l'eutrophisation (Anderson et al., 2008). C'est aussi le cas observé pour les proliférations de *Dinophysis* (mixotrophe) dans le Mor Bras (France), plus abondantes dans la zone la plus eutrophe (baie de Vilaine) et quand le réseau trophique est stimulé (http://envlit.ifremer.fr/documents/dossiers/dinophag/). Le recyclage interne des nutriments peut aussi soutenir des Habs après une première injection de nutriments. A la fois des apports épisodiques et chroniques favorisent les Habs (Heisler et al., 2008)

D'autres facteurs environnementaux peuvent moduler cette réponse (Heisler et al., 2008). Pour soutenir des blooms de forte biomasse, les nutriments sont indispensables, néanmoins le lien dose-réponse est impossible à quantifier car interagissent le temps de résidence, la pression du broutage ou du parasitisme qui font que les mêmes quantités d'apports de nutriments n'ont pas partout le même effet sur les manifestations de blooms d'algues toxiques.

4.3.2 Eutrophisation et toxicité des Habs

La production de toxines est, pour bien des espèces, influencée par la quantité de N ou P et par le ratio N/P (Graneli et al., 2008) ou Si/P , le stress provoqué par la limitation en un sel nutritif entraînant la production de toxine. C'est le cas pour (liste non exhaustive) :

- *Prymnesium parvum* dont la production de toxine est favorisée par un rapport N/P élevé (Davidson et al., 2012; Graneli et al., 2008; Smayda, 2008).
- *Pseudo-nitzschia*, la production d'acide domoïque (toxine) étant stimulée par des conditions limitantes en P (Anderson et al., 2002; Davidson et al., 2014) ou en Si (Fehling et al., 2004).
- *Alexandrium tamarense*, la production de saxitoxine étant stimulée par une limitation en P (Anderson et al., 2002).
- *Dinophysis acuminata*, la production de toxine étant augmentée en conditions P et N limitantes, notamment lorsque N est limitant (Anderson et al., 2002).

La forme chimique des nutriments peut aussi influencer la production de toxine, comme l'urée reconnue pour augmenter la synthèse de brevetoxine par *Karenia brevis* (Anderson et al., 2002) ou d'acide domoïque par *Pseudo-nitzschia spp*. (Glibert et Burkholder, 2011).

- Pas de lien avéré

Enfin, dans d'autres cas (autres sites ou autres espèces toxiques), aucun lien n'a pu être mis en évidence par les chercheurs entre eutrophisation et Habs. C'est le cas notamment (liste non exhaustive) :

- D'*Alexandrium sp* qui forme des blooms toxiques dans le Loch Creran (Ecosse), loch non eutrophisé. Les blooms, bien que toxiques, sont de faible biomasse (<10 000 cell/L) (Davidson et al., 2014).
- Des efflorescences d'*Alexandrium fundyense* au large ; ce sont des populations offshore (poussant sur une source océanique de nutriments) qui viennent ensuite à la côte (Anderson et al., 2008). La variabilité interannuelle voire décennale est alors liée à la variabilité climatique (Martin et al., 2009)
- Des proliférations de *Pseudo-nitzschia* et des toxicités ASP sur la côte de Californie qui sont plutôt liées au fonctionnement de l'upwelling. Il n'y a pas de lien évident avec l'eutrophisation (Anderson et al., 2008; Trainer et al., 2012).
- D'*Heterosigma akashiwo* sur la côte du Pacifique des USA, où il n'y pas de lien prouvé aujourd'hui mais les études sont à poursuivre (Anderson et al., 2008).
- De *Scripsellia trochoida* à Port Shelter (Honk Kong) où la phénologie des blooms paraît plus liée aux conditions météorologiques qu'aux teneurs en nutriments (Yin et al., 2008).
- Des rias du nord-ouest de l'Espagne (Galice), de certains sites portugais (cap Sines, lagune d'Obidos), en Californie, en Irlande où les efflorescences de dinoflagellés (*Karenia*, *Alexandrium*, *Dinophysis*) sont mises en relation avec la diminution ou la suppression temporaire (liées au régime des vents) d'upwellings côtiers, ce qui provoque la pénétration, puis le développement, d'algues toxiques dans ces sites (Menesguen et al., 2014; Raine et al., 2010).
- De *Karenia* en Manche occidentale, où la présence de fronts entre des secteurs stratifiés et des secteurs homogènes et les phénomènes de convergence qui y sont associés sont apparus depuis longtemps comme favorables à son développement (Ménesguen et al., 2014).

On peut noter qu'il existe deux cas de figure, des blooms de faible amplitude qui ne présentent alors pas de lien avec la quantité de nutriments et des blooms liés à des structures hydrodynamiques comme la stratification, les upwellings…

En conclusion, le lien entre eutrophisation et bloom de forte biomasse qu'il soit toxique ou non est souvent avéré (Anderson et al., 2008; Glibert et al., 2010; Hallegraeff, 1993). Toutefois, les conditions hydrodynamiques ont un rôle majeur sur les Habs, limitant certains blooms par dispersion ou favorisant d'autres sans que l'eutrophisation puisse être mise en cause. Enfin, le lien entre bloom toxique de faible amplitude et eutrophisation est lui beaucoup plus ténu (Davidson et al., 2014). L'eutrophisation est donc un mécanisme parmi d'autres responsable de l'augmentation des blooms d'algues toxiques (Habs) de par le monde. L'effet de l'eutrophisation sur les Habs est clairement spécifique à chaque espèce de phytoplancton (Anderson et al., 2002) ainsi qu'aux conditions du milieu (Ménesguen, 2014). L'enjeu est de comprendre quel bloom est lié à l'eutrophisation et pourquoi une espèce particulière réagit à certaines conditions de nutriments, même si d'autres facteurs entrent aussi en jeu (Glibert et Burkholder, 2011).

Pour réduire les Habs, il n'y a pas une solution unique simple car les Habs résultent d'interactions complexes entre processus physiques, chimiques et biologiques à différentes échelles spatio-temporelles (Berdalet et al., 2016) Les Habs sont un phénomène naturel et l'idée de les éviter totalement n'est pas envisageable. On peut toutefois imaginer limiter leur impact par : une surveillance et une recherche associée pour améliorer la surveillance ; une meilleure estimation du lien entre Habs et santé humaine ; le renforcement des politiques locales pour limiter la pression anthropique ; une meilleure communication vers le grand public.

4.4 Une communication à double sens : les sciences participatives

Les sciences participatives présentent une intrication encore plus poussée entre le monde de la recherche et le public. Il s'agit de proposer aux citoyens de s'impliquer dans un projet scientifique, l'idée étant pour les scientifiques d'obtenir une aide pour la récolte de données (ou leur traitement) et de sensibiliser le public, et pour les citoyens, de contribuer à la science dans un domaine qui les passionne.

L'expérience de Phenomer (www.phenomer.org), démarrée en 2013 et à laquelle j'ai largement contribué, a été riche d'enseignements. Ce projet de sciences participatives consiste à demander aux citoyens de signaler toute coloration anormale de l'eau de mer ou mortalités d'organismes qui pourraient être liées à des proliférations de microalgues (eutrophisation et/ou algues toxiques), (Figure 4-7). En effet, demander aux citoyens de collaborer sur le thème du phytoplancton n'est pas chose aisée, le phytoplancton étant invisible à l'œil nu, sauf parfois, lorsque ses abondances sont fortes et que les pigments induisent alors une modification de la couleur de l'eau, en vert, orange, brun…

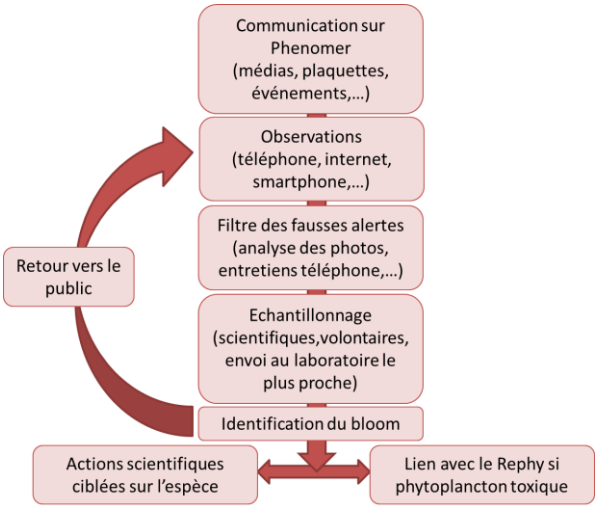


Figure 4-7 : Fonctionnement de Phenomer, de l'alerte à la science

Un des intérêts d'un tel projet est la possibilité élargie d'obtenir des informations dans l'espace et le temps par rapport aux réseaux de surveillance limités à un échantillonnage fixé et plus coûteux ou lorsque les données sont obtenues par des missions en mer. Toutefois pour que les informations soient validées, un prélèvement d'eau est nécessaire afin de déterminer quelle est l'espèce phytoplanctonique qui prolifère. Aujourd'hui, l'obtention d'un échantillon d'eau n'est pas toujours systématique, l'observateur n'étant pas forcément ni informé ni dans la possibilité de prélever, et cela reste encore un élément limitant la qualité des observations visuelles.

Phenomer, en quatre ans d'activité, a permis de recenser sur la zone Bretagne - Pays de Loire les eaux colorées les plus fréquentes et les espèces qui en sont responsables. Il s'agit essentiellement d'eaux rouges à *Noctiluca scintillans*, d'eaux vertes à *Lepidodinium chlorophorum* (Figures 4-8, 4-9). Leur distribution concerne surtout le golfe de Gascogne et la période estivale. Leur fréquence, bien que biaisée par l'échantillonnage aléatoire (signalement du phénomène à la bonne volonté de l'observateur et au hasard de sa présence) montre aussi une variabilité interannuelle qui restera à confirmer par un suivi sur plusieurs années. Outre ces deux types d'eaux colorées, Phenomer a aussi permis d'alerter sur des blooms nuisibles notamment par l'observation signalée de mortalités de poissons et d'invertébrés (Figure 4-10).

Figure 4-8 : Photos d'eaux colorées : rouge, *Noctiluca scintillans*, verte, *Lepidodinium chlorophorum* (phenomer.org).

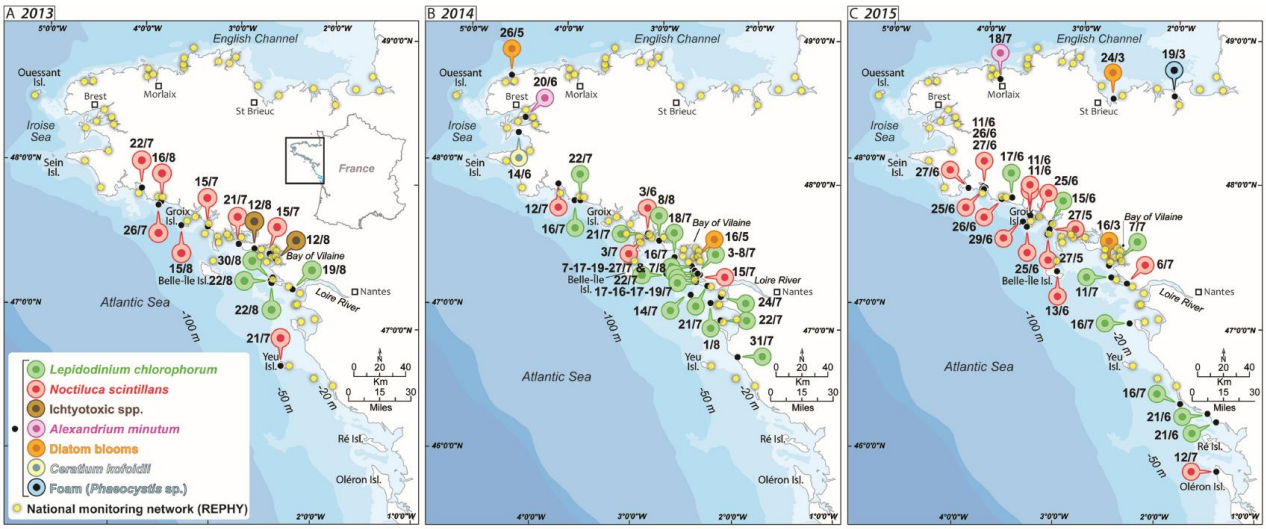


Figure 4-9 : Répartition des alertes d'eaux colorées en 2013 (A), 2014 (B) et 2015 (C). Taxons dominants identifiés dans 593 échantillons d'eau récoltés, [2]. Les stations échantillonnées par le Rephy sont également indiquées.

Figure 4-10 : Signalement d'un bloom toxique d'*Heterocapsa akashiwo* ayant causé la mortalité d'organismes marins (phenomer.org).

Via Phenomer, deux autres actions ont également été initiées : un an de prélèvement de phytoplancton en collaboration avec les collégiens des îles du Ponant (voir chapitre 4.1.2) et un échantillonnage participatif par les pêcheurs et conchyliculteurs en rade de Brest dont la tâche était de prélever de l'eau de mer dans les zones d'eau colorées brun-rouge susceptibles d'être des blooms d'*Alexandrium minutum*. L'objectif de cette dernière action était d'avoir une meilleure représentation de la répartition spatiale et temporelle des blooms d'*A. minutum* en rade de Brest et aussi une estimation de maxima possibles d'abondance. Cette action n'a pas été très suivie car elle a été initiée en 2015, année où *A. minutum* a été peu abondant.

4.5 Quand les arts et la science se croisent

Si j'ai réservé une partie à ce sujet, ce n'est pas par l'abondance des résultats à présenter mais parce que l'art permet d'approcher le sujet étudié par un autre langage que celui des sciences, à la fois pour le scientifique mais aussi pour le public. Le phytoplancton, invisible à l'œil nu et d'une grande diversité de formes est un sujet attrayant et nouveau que l'artiste s'approprie à sa manière (Figure 4-11).

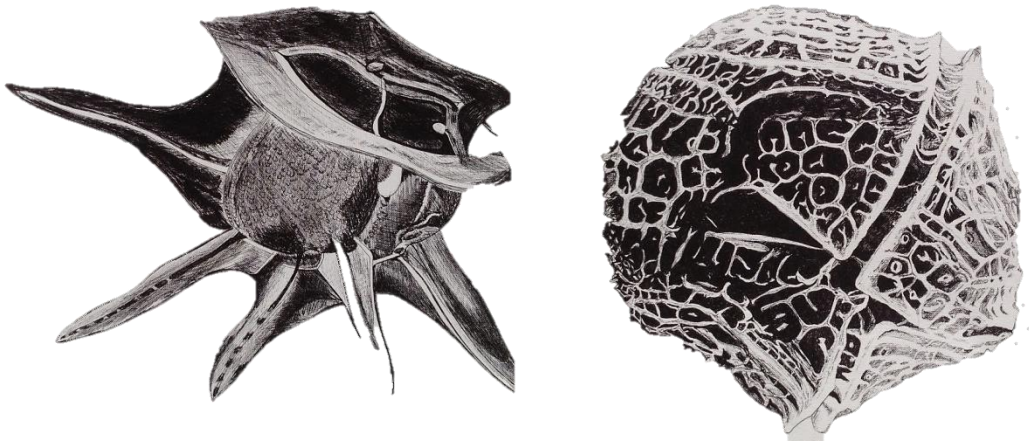


Figure 4-11 : Dessins de phytoplancton par B. Panas, artiste, sculpteur, exposés lors d'une conférence sur le phytoplancton grand public et pour l'université d'été Mer-Education 2013.

Cette approche sciences et art sur le phytoplancton est partagée par d'autres scientifiques, voir le site ISSHA (International Society for the Study of Harmful Algae) : http://www.issha.org/Welcome-to-ISSHA/Plankton-Art.

Art, bijoux, objets, le phytoplancton n'a pas fini d'inspirer, comme on peut trouver sur internet (Figure 4-12).

Figure 4-12 : Modèle de casque de vélo inspiré d'une diatomée. Paula studio design (http://www.allaboutpaula.com/works/diatom-helmet/)

5 Perspectives

Il est intéressant de faire un bilan sur mon parcours scientifique pour constater qu'aujourd'hui, si une partie des questions posées sur le phytoplancton en milieu côtier a été résolue, la plupart restent encore d'actualité. Elles se déclinent juste différemment du fait de l'évolution des outils scientifiques et les changements en cours de l'écosystème côtier.

Celle qui concerne plus particulièrement mon laboratoire (Ifremer/Dyneco/Pelagos) est **l'impact des changements globaux sur la composition hydrologique des eaux côtières et la diversité du phytoplancton, en s'attachant aux risques d'apparition d'algues toxiques à l'eutrophisation et aux flux trophiques vers les ressources exploitées.**

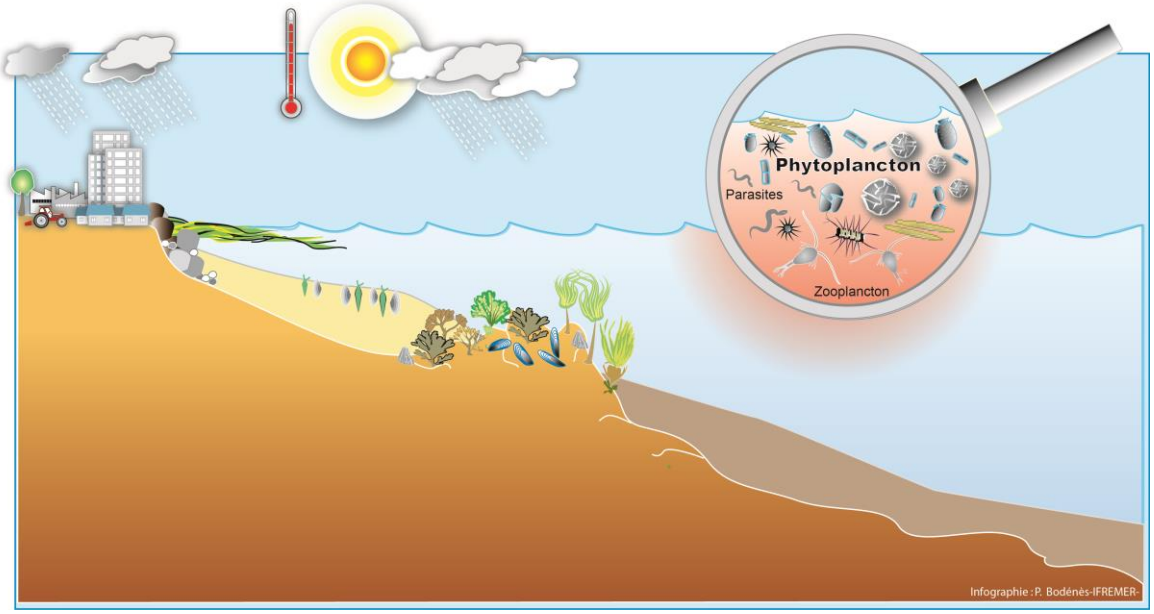


Figure 5-1 : Le phytoplancton dans un contexte de changements globaux. Quelles seront les nouvelles dynamiques des communautés phytoplanctonique et en particulier des microalgues toxiques dans un contexte de changements globaux ? (augmentation de la température de la mer, modifications du climat, diminution des apports de nutriments, acidification…)

Par changements globaux, il faut entendre, des modifications qui affectent la planète entière. Ici, le terme « changements globaux » est appliqué aux changements environnementaux, il s'agit aussi bien du changement climatique que de l'érosion de la biodiversité, de la dégradation des sols, de l'usage intensif des ressources hydriques, de la pollution chimique de l'eau et de l'air… (source Agence nationale de la recherche). On parle d'une nouvelle ère géologique l'anthropocène[10], où l'influence de l'homme sur la biosphère est dominante, (Crutzen, 2002; Vitousek et al., 1997; Zalasiewicz et al., 2008).

Dans les chapitres 2 et 3, l'impact des modifications des usages agricoles (et aussi industriels et urbains à un moindre degré) sur la composition en nutriments des cours d'eau puis de la zone côtière a été abordé. Il s'agit de l'eutrophisation. L'enjeu actuel concernant l'eutrophisation dans le contexte des changements globaux est d'estimer comment les écosystèmes vont réagir d'une

[10] Anthropocène : terme de chronologie géologique proposé pour caractériser l'époque de l'histoire de la Terre qui a débuté lorsque les activités humaines ont eu un impact global significatif sur l'écosystème terrestre. Ce terme a été popularisé à la fin du XXe siècle par le météorologue et chimiste de l'atmosphère Paul Crutzen, prix Nobel de chimie en 1995, pour désigner une nouvelle époque géologique, qui aurait débuté selon lui à la fin du XVIIIème siècle avec la révolution industrielle, et succéderait ainsi à l'Holocène.

part à un déséquilibre de plus en plus marqué des rapports N/P/Si et d'autre part à l'évolution vers une réduction des apports en nutriments (ou matière organique) appelée aussi oligotrophisation (Nixon, 2009). Il s'agira d'évaluer les trajectoires d'évolution de ces écosystèmes qui ne seront pas forcément l'inverse de celles de l'eutrophisation, notamment en raison du décalage lié au relargage de nutriments par le sédiment (Phillips et al., 2005; Souchu, 2016). Ceci permet d'aborder la notion de résilience[11], c'est-à-dire la capacité qu'a l'écosystème à absorber les changements qui affectent les variables d'état, variables forçantes et les paramètres et à persister (Holling, 1973 ; Peterson et al, 1998).Ces questions devront être abordées dans un contexte global de la source, les bassins versants, jusqu'à la mer en passant par les eaux douces, c'est le continuum eau-douce – eau de mer dans sa totalité qui est concerné. C'est un des objectifs de l'expertise ESCo à laquelle j'ai participé (chapitre 4.3) mais aussi de la démarche de modélisation couplée bassin versant - eaux douces - eaux côtières menée par d'autres chercheurs (Desmit et al., 2015; Ménesguen et Dussauze, 2015).

Aujourd'hui, si l'eutrophisation est toujours un phénomène d'actualité, le changement climatique et ses répercussions sur l'ensemble des écosystèmes de la Terre est au centre de nombreuses questions et recherches. L'évidence des changements climatiques n'est plus à prouver, le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat a entériné le fait que les changements observés sont sans précédent depuis des décennies voire des millénaires. Alors que le cycle global du carbone était à peu près équilibré avant les débuts de l'ère industrielle, le CO_2 atmosphérique a augmenté de près de 40% au cours des derniers 200 ans. Cette augmentation s'explique par les émissions induites par la combustion des combustibles fossiles, par la production de ciment, et par la déforestation et d'autres changements dans l'utilisation des terres. On considère aujourd'hui que le changement est au moins dix fois plus rapide que les changements reconstruits pour les 65 derniers millions d'années (Portner et al., 2014; Rhein et al., 2014.). Il en résulte que l'atmosphère et l'océan se sont réchauffés, la couverture de neige et de glace a diminué, le niveau des mers s'est élevé (IPCC, 2014). Ces modifications ont entraîné des effets « cascade » sur les écosystèmes : changements de la répartition géographique des espèces, de leur phénologie, et en conséquence de leurs interactions (Figure 5-2).

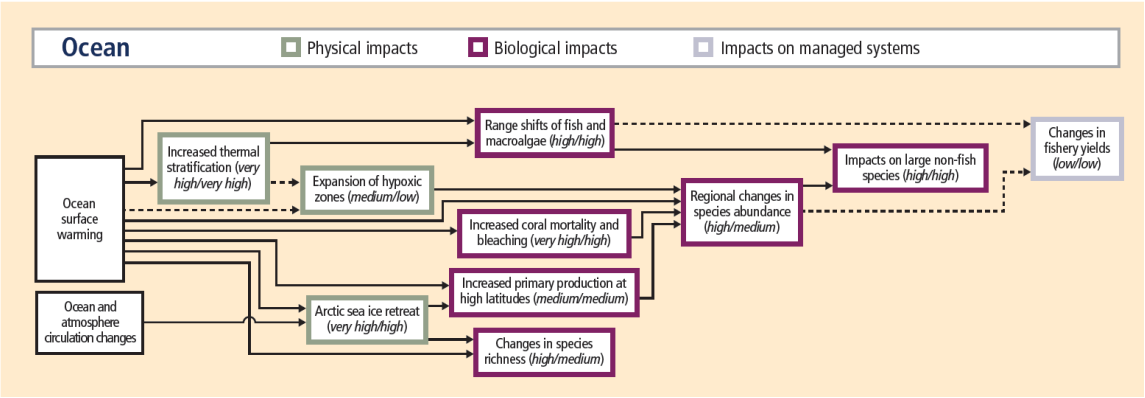


Figure 5-2 : Effets "cascade" du changement climatique sur les écosystèmes océaniques. Effet majeur → et effet mineur - -→du changement climatique,(IPCC, 2014)

Parmi les paramètres modifiés par le changement climatique, la température de l'eau de mer, la stratification, la lumière (couverture nuageuse), l'acidification des océans et les apports de

[11] Résilience écologique : La résilience écologique est la capacité d'un écosystème, d'un habitat, d'une population ou d'une espèce à retrouver un fonctionnement et un développement normal après avoir subi une perturbation importante (facteur écologique). Source Wikipédia

nutriments (via des précipitations accrues) ont un impact direct sur le phytoplancton qui, du fait de sa petite taille et de ses courts cycles de vie, peut réagir rapidement à ces changements (Guinder et Molinero, 2013). Un certain nombre d'études a déjà fait état d'observations comme : la diminution de la biomasse globale du phytoplancton marin de 1 % en lien avec le réchauffement des eaux (Boyce et al., 2010; Doney, 2006; Siegel et Franz, 2010) ; des variations spatiales avec une augmentation de la biomasse dans les régions froides et une diminution dans les régions chaudes ou des modifications de la répartition de certaines espèces en lien avec la température (Doney, 2006; Nehring, 1998; Richardson et Schoeman, 2004) ; un changement de la composition floristique dinoflagellés/diatomées ou le développement d'espèces opportunistes (Edwards et al., 2006; Gebuhr et al., 2009; Hernandez-Farinas et Bacher, 2015; Leterme et al., 2005; Marinov et al., 2010) ; la modification de la phénologie des espèces avec des efflorescences plus précoces d'un grand nombre de groupes phytoplanctonique liées à l'augmentation de la température de la mer (Edwards et Richardson, 2004; Guinder et al., 2010; Winder et Sommer, 2012) ; un déphasage entre les blooms de phytoplancton et leurs brouteurs (Aebischer et al., 1990; Beaugrand et Reid, 2003; Edwards et Richardson, 2004)…

En revanche, la question de l'impact des changements climatiques sur les proliférations d'algues nuisibles est beaucoup plus délicate. C'est un véritable défi aujourd'hui que d'identifier des indicateurs clés et des relations solides entre changements induits par le climat et Habs (Wells et al., 2015). Spatialement, on peut attendre à ce que les domaines géographiques des espèces changent. Temporellement, les fenêtres de croissance peuvent également être modifiées. De nouvelles espèces toxiques, soit introduites, soit indigènes mais de peu d'abondance, pourront peut-être se multiplier et devenir dominantes. Le « succès » d'une espèce dépendra à la fois des nouvelles conditions climatiques mais aussi de leur capacité à se développer au sein de la communauté du phytoplancton et des prédateurs (Figure 5-3).

Fu et al. (2012) ainsi que Wells et al. (2015) ont tous deux effectué une revue des impacts visibles ou possibles des changements climatiques sur les Habs, faisant ressortir à la fois la faible connaissance de certains facteurs comme le pH (acidification), les effets variés d'autres facteurs, notamment la température (mais aussi l'irradiance, la salinité…) et l'importance de considérer non pas la variation d'un seul facteur mais de plusieurs facteurs concomitants.

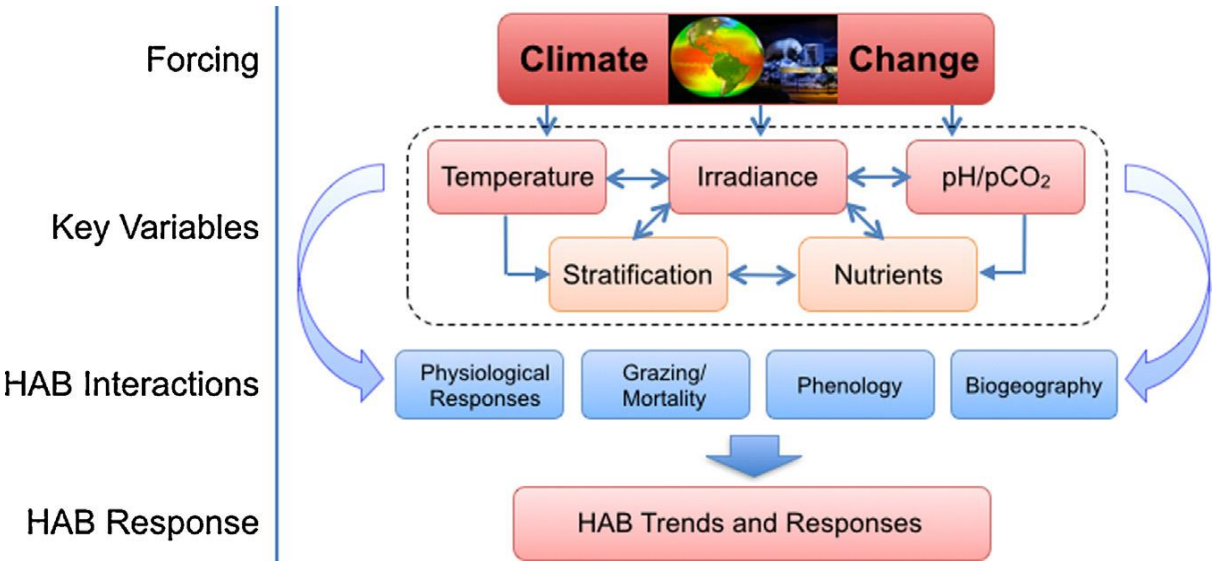


Figure 5-3 : Impacts du changement climatique sur les variables clés et leurs interactions possibles avec les microalgues toxiques, (Wells et al., 2015).

Dans ce contexte, mes perspectives de recherche visent à répondre à la question : **Comment les changements globaux impactent-ils ou vont-ils impacter les microalgues nuisibles au sein du réseau trophique côtier, en termes de composition, phénologie, biogéographie et flux biogéochimiques ?**

Pour répondre à cette question, j'ai choisi une espèce modèle sur laquelle j'ai déjà travaillé, *Alexandrium minutum*, un site atelier, la rade de Brest, et de nouvelles approches en observation et modélisation. Seront considérés, dans le contexte de changements globaux, les contrôles abiotique par les paramètres environnementaux, biotique par la succession de la communauté phytoplanctonique et interne lié au cycle de vie de l'espèce (Figure 5-4).

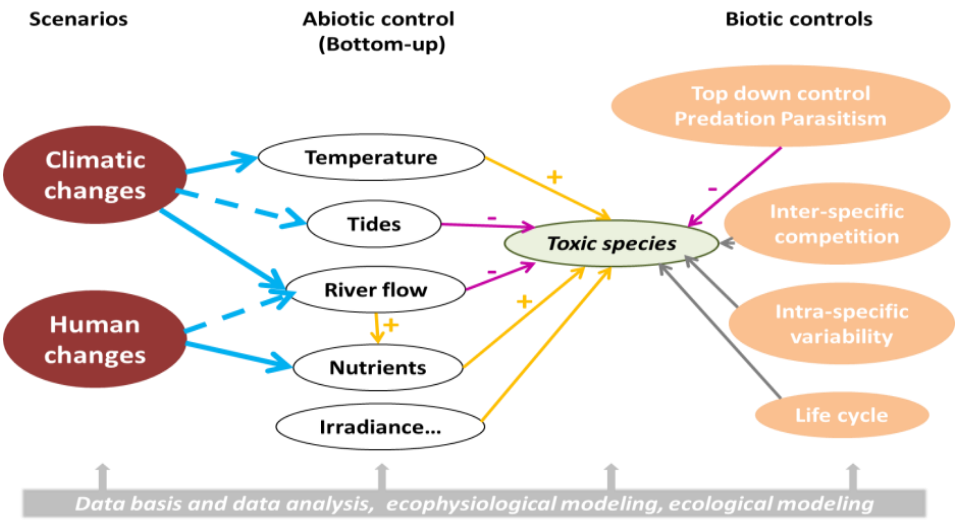


Figure 5-4 : Dynamique d'*A. minutum* et liens avec les changements globaux, [60]. Les flèches jaunes indiquent un impact positif sur le développement des efflorescences, les flèches mauves, un effet négatif, les flèches grises un effet pouvant être positif ou négatif et les flèches bleues l'action de l'homme ou du climat sur les variables qui contrôlent le phytoplancton.

A échéance de trois ans, ce projet sera intégré dans une thèse qui va démarrer en décembre 2017, encadré 3.

Encadré 3 : Sujet de la thèse Habrest à démarrer fin 2016. Co-financement Ifremer/Région Bretagne. Encadrants A. Chapelle, C. Bacher, M. Sourisseau, M. Plus

Modélisation des efflorescences d'algues toxiques (*Alexandrium minutum*) en compétition interspécifique en Rade de Brest. (HABrest). Cofinancement Ifremer – Région Bretagne. Ecole doctorale EDSM, Brest.

Les proliférations récurrentes des microalgues toxiques en zone côtière posent un problème sanitaire et sociétal important. Elles sont aussi l'enjeu de questions de recherche plus générales qui peuvent aussi se décliner pour d'autres espèces : pourquoi une espèce devient dominante à un moment et à un endroit donné ? Quels sont les contrôles de la phénologie de cette espèce (contrôle biotique, abiotique, interne) ? Comment les hiérarchiser ?

Durant cette thèse, l'espèce *A. minutum* sera choisie comme espèce cible pour aborder ces questions, d'une part pour les conséquences sociétales importantes de ses proliférations, d'autre part car les algues toxiques fournissent des jeux de données uniques pour aborder ces questions écologiques.

La zone d'étude est la Rade de Brest et une nouvelle technique de modélisation basée sur les traits physiologiques et adaptée à simuler la diversité spécifique à l'intérieur de grands groupes de phytoplancton sera développée. La paramétrisation des traits pour les différentes espèces correspond à des lois de probabilités reliées parfois à des trade-offs si les traits sont dépendants (ex : lois allométriques).

Ce modèle sera d'abord implémenté dans un estuaire adimensionnel de la rade de Brest puis couplé à un modèle hydrodynamique 3D de la rade. Il se basera sur des travaux antérieurs et trois étapes sont envisagées. La première phase est l'étude de l'impact de la spatialisation : Quel est le rôle, ou l'importance de la disparité spatiale sur la coexistence ? La deuxième phase a pour objectif d'étudier les impacts de nouveaux traits du cycle de vie de l'espèce *A. minutum* (enkystement, germination…). Enfin, il s'agira d'étudier les liens entre la pression de sélection simulée et la diversité inter/intraspécifique.

Afin de rester cohérent dans la représentation de la compétition interspécifique, la même démarche de caractérisation des traits/trade-offs sera appliquée aux autres groupes fonctionnels phytoplanctoniques, y compris le pico et nano plancton, jusque-là rarement représentés en milieu côtier. Pour cela cette thèse bénéficiera des autres études en cours sur la diversité phytoplanctonique en rade de Brest (diversité génétique, cytométrie et diversité pigmentaire). Cette modélisation aura aussi pour objectif de hiérarchiser les contrôles sur la phénologie d'*A. minutum* afin de simuler les habitats potentiels de cette espèce.

Cette thèse sera aussi l'occasion d'aborder la possibilité de simuler d'autres espèces clés comme *Pseudo-nitzschia australis* au sein de la communauté phytoplanctonique.

5.1 Modéliser la dynamique des microalgues toxiques dans un contexte de changements globaux. Effets des facteurs abiotiques

5.1.1 Effet de la température

L'effet des changements climatiques sur la température de l'eau de mer et un des facteurs aujourd'hui le moins controversé. 90 % de l'augmentation de la quantité de chaleur reçue par la planète depuis le milieu du XXème siècle a été stocké dans l'océan mondial, ce qui s'est traduit par une augmentation moyenne des eaux superficielles de 0,17°C depuis 40 ans (Levitus et al., 2009). Le réchauffement observé est variable selon les zones considérées, plus important en mer Baltique et mer du Nord, il est plus faible dans le golfe de Gascogne et au large du Portugal (Gohin et al., 2010; Hawkins et al., 2003), et moins perceptible pour d'autres régions comme la mer celtique qui est une zone de transition entre province boréale et lusitanienne (Figure 5-6). Le réchauffement dépend aussi de la saison considérée, il est plus important au printemps et en été (Saulquin et Gohin, 2010).

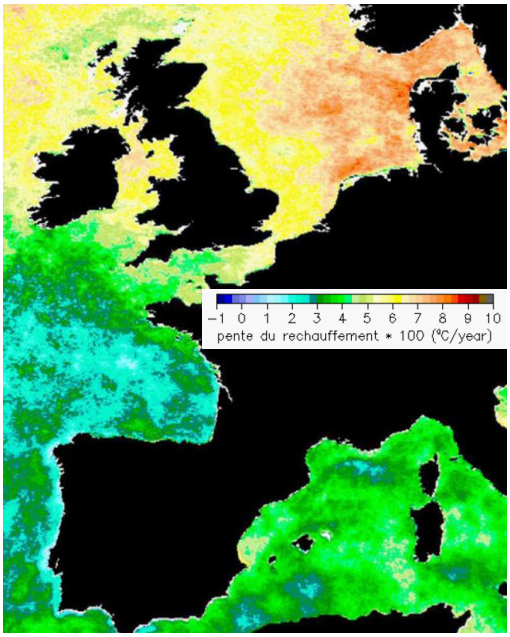


Figure 5-5 : Le réchauffement moyen observé par année (Gohin et al., 2010)

La température est un facteur environnemental qui contrôle fortement le phytoplancton, en modifiant directement le taux des réactions métaboliques (Huertas et al., 2011) mais aussi indirectement en modifiant la pression de broutage (Guinder et Molinero, 2013). Elle joue sur la phénologie des blooms.

En ce qui concerne plus particulièrement les algues toxiques, non seulement les fenêtres temporelles pour leur croissance peuvent être modifiées mais aussi les fenêtres de germination des kystes de dinoflagellés. Le rejet de CO_2 dans l'atmosphère continuant, les scénarios de changements climatiques prévoient pour le XXIème siècle une augmentation de la température de surface de l'eau entre 1,18°C et 6,48°C selon les scénarios, ce qui peut laisser entrevoir une augmentation des taux de croissance entre 10% et 60% jusqu'à atteindre des températures létales (Wells et al., 2015).

Dans le cas d'*Alexandrium minutum*, aussi bien les observations que les modèles numériques et statistiques ont fait ressortir l'importance de la température de l'eau sur l'initiation du bloom (chapitre 3.2). Il serait intéressant de poursuivre ces travaux en :

- travaillant avec des scénarios d'évolution à long terme de la température, appliqués à nos écosystèmes côtiers afin de simuler les nouvelles fenêtres spatio-temporelles de risque de bloom d'*A. minutum* par modélisation numérique. Une collaboration à monter avec des climatologues sera alors nécessaire pour quantifier des scénarios d'évolution de la température de l'eau de mer.

- Etudiant la variabilité intraspécifique du contrôle du taux de croissance d'*A. minutum* par la température. Cette étude pourrait être abordée *in situ* par écologie moléculaire (isolement des souches dominantes selon la température de l'eau de mer), *in vitro* (expériences de croissance à diverses température et paramétrisation) et par modélisation (introduction de la diversité intraspécifique d'*A. minutum* en simulant plusieurs phénotypes). Ce travail pourra se faire en collaboration avec les chercheurs du laboratoire Pelagos en écologie moléculaire.

- Replaçant *A. minutum* au sein de la communauté phytoplanctonique et en classant les différentes espèces phytoplanctoniques selon leur tolérance vis-à-vis des variations de température, à partir de la bibliographie ou de données expérimentales ou *in situ*. Ce travail pourra intégrer une réflexion par les écologistes du phytoplancton sur la définition des traits fonctionnels (collaboration qui pourrait démarrer dans le cadre d'un projet EC2C0 *Physali* déposé par V. David).

5.1.2 Effets des autres paramètres, climatiques et anthropiques

Les autres paramètres dont l'évolution est à considérer pour le phytoplancton sont la lumière, la stratification et dilution, les évènements climatiques exceptionnels (pluies) et l'acidification des océans. Ce dernier sujet est une problématique en soi que je n'aborderai pas dans mes perspectives de recherche aujourd'hui.

A la fois les études sur l'eutrophisation que celles sur *A. minutum* ont montré que les nutriments sont un paramètre important. Bien qu'il subsiste des incertitudes importantes sur le climat mondial, les projections pour le système climatique suggèrent qu'il y aura peut-être des augmentations nettes des précipitations au cours du prochain siècle et que ces changements ne seront pas uniformes entre les régions. Les précipitations pourront aussi être plus intenses ce qui entrainerait une augmentation des flux de nutriments dans les eaux côtières. Plus généralement, les scénarios devront aussi prendre en considération l'évolution des pratiques agricoles afin d'estimer l'évolution des apports des bassins versants à la zone côtière. Il est ainsi important de considérer l'évolution conjointe des différentes pressions pour une évaluation globale des impacts sur la communauté phytoplanctonique côtière.

L'impact des débits des fleuves a aussi un effet multiple, physiquement, il augmente la dilution et stratification et chimiquement il contribue à l'enrichissement en nutriments.

Etudier les interactions possibles de ces effets multifacteurs sur la dynamique des algues toxiques est aujourd'hui un enjeu que la modélisation statistique et surtout la modélisation numérique peut aider à aborder. En effet, la dynamique spatio-temporelle des algues toxiques peut être reliée aux différents contrôles mécanistiques des paramètres environnementaux. L'étude par modélisation permet de hiérarchiser et ordonner l'influence de chaque facteur sur la phénologie des blooms. Le modèle permet aussi de préciser quel rôle peut avoir un facteur à un moment donné du bloom, comme c'est le cas pour les apports des rivières dont les débits ont un effet négatif sur les blooms du fait de la dilution (au printemps en rade de Brest et tout le temps en Penzé) et positif par les apports en nutriments (en été en rade de Brest). Ce double effet étant lié à la configuration du site et aussi aux concentrations en nutriments apportés par les rivières. Il s'agit là encore d'une interaction eutrophisation/climat.

La spatialisation du modèle d'*A. minutum* en compétition à l'ensemble de la rade de Brest permettra de simuler la dynamique des habitats potentiels d'*Alexandrium minutum* et de hiérarchiser les facteurs de contrôle, bottom-up par les nutriments (apports et compétition avec les autres groupes de phytoplancton), top-down par la pression de broutage et hydrodynamique. Ce travail se fera dans le cadre de la thèse (encadré 3) et en collaboration avec S. Dutkiewicz du Massachussets Institute of Technology (MIT, USA) pour la modélisation auto-émergente. L'intérêt de cette collaboration est de tester le même type de modèle mis au point sur l'océan mondial (MIT) et sur un écosystème côtier. Cette démarche a été abordée par la thèse de M. Cadier (Cadier, 2016) mais sera ici ciblée sur la dynamique d'une microalgue toxique et de groupes phytoplanctoniques associés. C'est un enjeu fort pour la communauté internationale travaillant sur les Habs (GeoHab/GlobaHab).

Là encore, la simulation de scénarios de changements climatiques portant sur les débits conjointement à des scénarios d'évolution des apports de nutriments pourra être couplée au modèle d'*A. minutum* en compétition interspécifique.

5.2 Modéliser la dynamique des microalgues toxiques au sein du réseau trophique dans un contexte de changements globaux

5.2.1 Evaluer et modéliser la diversité phytoplanctonique

La modélisation de la diversité phytoplanctonique, appliquée au modèle *Alexandrium minutum* en rade de Brest a montré l'importance de la dynamique de la communauté phytoplanctonique sur la niche réalisée d'*Alexandrium minutum* (chapitre 3.2). Jusqu'à aujourd'hui, seules les données de taxonomie du microphytoplancton ont permis de calibrer le modèle (Figure 5-7).

I

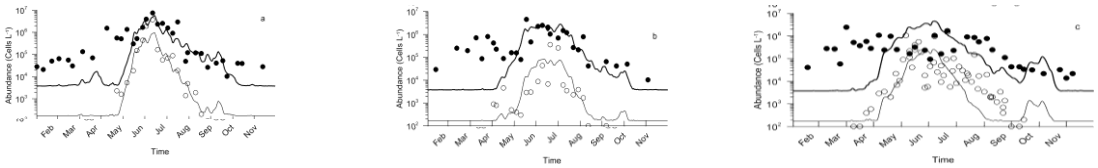


Figure 5-6 : Simulation d'*A. minutum* et du microphytoplancton en rade de Brest et comparaison aux données Vélyger obtenues à la Pointe du Château, [4]

Il est indispensable de pouvoir estimer l'abondance et la diversité des autres compartiments phytoplanctoniques (nano et picoplancton) afin d'évaluer le rôle de chaque compartiment, voire de groupes d'espèces au sein de ces compartiments tout au long de l'année et en lien avec les paramètres environnementaux. Ces données permettront de comprendre la dynamique de succession des espèces dont *A. minutum* et de calibrer le modèle.

Ce travail sera réalisé au moyen de prélèvements hebdomadaires en rade de Brest (Pointe du Château) à pleine mer, de comptages microscopiques, d'analyses en cytométrie et par taxonomie pigmentaire. C'est un travail qui a démarré en 2016, et qui continuera en 2017.

Il s'agira d'analyser ces nouvelles mesures de diversité en lien avec la diversité de la communauté phytoplanctonique décrite dans le modèle (chapitre 3.2.3). Les analyses de cytométrie et de filtration différentielle de la chlorophylle permettront d'estimer la dynamique de chaque classe de taille du pico au microphytoplancton. Une analyse plus poussée de la diversité, notamment par les pigments, devrait permettre de différencier, dans chaque catégorie de taille, des groupes d'espèces par leurs pigments comme le pigment péridine, marqueur des dinophycées, ou l'alloxantine pour les cryptophycées, ou encore la prasinoxanthine pour les prasinophycéess (Delmas et Siano, 2014).

L'enjeu de ce travail est d'arriver à faire correspondre une estimation de la biodiversité acquise par des nouvelles méthodes d'observation (cytométrie, taxonomie pigmentaire) à la diversité fonctionnelle définie dans le modèle. Cette réflexion a débuté au laboratoire Pelagos pour les données obtenues par analyse génétique et leur intégration dans les modèles de diversité fonctionnelle (thèse de P. Ramon). Elle pourra s'accompagner d'une ouverture vers les écologistes du phytoplancton travaillant sur la définition des traits fonctionnels (exemple, collaboration qui pourrait démarrer dans le cadre d'un projet EC2C0 *Physali* déposé par V. David).

Un autre volet de recherche sera aussi d'estimer les niches écologiques des différentes espèces du microphytoplancton et d'évaluer comment elles se succèdent au cours du temps (au point « Pointe du château » en rade de Brest, huit années de comptage hebdomadaire de flore) et quel est le chevauchement avec la niche d'*A. minutum*. L'objectif est de trouver quelles sont les espèces accompagnatrices ou compétitrices d'*A. minutum* et dans quel contexte environnemental. Ce travail est la suite de l'étude de la niche d'*A. minutum* et fera l'objet d'un encadrement de post-doc en 2017 dans le cadre du projet CERES.

5.2.2 Evaluer et modéliser la diversité intraspécifique d'*A. minutum*

Les efflorescences phytoplanctoniques, et notamment celle d'*A. minutum*, sont caractérisées par de fortes abondances. A titre d'exemple, une efflorescence à *A. minutum* relativement modeste de 10 000 cellules par litre (seuil d'alerte Rephy) contenue dans un volume de 100m*100m sur 1m de profondeur (volume largement contenu dans la baie de Daoulas) correspondrait à une population de 100 milliards d'individus. Le niveau de diversité intraspécifique au sein de telles populations peut avoir des conséquences extrêmement importantes sur la dynamique des efflorescences. Si les populations sont composées d'individus essentiellement clonaux (comme attendu en cas d'initiation à partir d'un faible nombre de kystes), elles vont réagir de façon très homogène et potentiellement très rapide à une modification environnementale. A l'inverse si les populations sont composées d'individus très divers, cette diversité va permettre de tamponner l'impact des variations environnementales.

Dans le cadre du projet Daoulex, 18 souches d'*A. minutum* ont été isolées au sein d'une efflorescence et entre efflorescences. L'ARNm a été séquencé et les résultats ont montré qu'*A. minutum* est une espèce très variable génétiquement [5 ; 32]. De même, les ARNm ont été séquencés directement à partir de prélèvements d'eau de mer au cours de sorties bihebdomadaires en 2013, 2014 et 2015. Ce travail, en cours d'analyse dans le cadre du de la thèse de G. Métégnier, a pour objectif d'évaluer la dynamique de la diversité génétique ainsi que d'apporter une information fonctionnelle par les gènes exprimés au cours d'une efflorescence (croissance, photosynthèse, reproduction sexuée, besoins nutritionnels…).

L'enjeu en modélisation sera d'intégrer cette variabilité phénotypique pour *A. minutum*, en simulant plusieurs souches d'*A. minutum*, chacune décrite par des paramètres légèrement différents (taux de croissance maximal, quotas…).

L'objectif est d'évaluer l'importance de la diversité intraspécifique, la succession des souches d'*A. minutum* au cours d'un bloom et les contrôles de cette succession et de savoir si cette succession se retrouve au cours de blooms temporellement et spatialement.

Ce travail s'appuiera aussi sur les travaux de thèse de K Klouch sur la dynamique et la variabilité génétique d'*A. minutum* analysée à partir des kystes prélevés en rade de Brest dans le cadre du projet Daoulex [3 ; 32] et remis à germer.

5.3 *Modéliser le cycle de vie d'*A. minutum *dans un contexte de changements globaux*

Alexandrium minutum est une espèce bentho-pélagique (voir chapitre 1.2.3). Les blooms se produisent pendant la phase de croissance végétative qui est pélagique. Toutefois, l'impact de la germination des kystes sur l'initiation et l'intensité des blooms et celui de l'enkystement sur le déclin des blooms mérite d'être analysé. En baie de Cork (Irlande), l'intensité des blooms d'*A. minutum* n'est pas liée à la densité de kystes à la surface du sédiment (Cosgrove et al., 2014) alors que dans le golfe du Maine, la répartition des kystes d'*A. fundyense* et leur gemination contrôlent l'initiation et la taille des blooms (Anderson et al., 2012a; McGillicuddy et al., 2005). Dans la lagune de Thau, les populations de kystes d'*A. catenella* permettraient d'expliquer en partie le maintien des blooms au printemps et en automne (Genovesi et al., 2009).

En rade de Brest, la répartition des kystes en surface (mesurée par PCR) a été réalisée dans le cadre du projet Daoulex les hivers 2013 et 2014 [30]. Des kystes sont présents dans toute la rade mais en quantité plus élevée dans la Baie de Daoulas et en fond de rade [3], (Figure 5-9).

Jusqu'à présent, nous n'avons pas introduit le cycle de vie dans le modèle. La population minimale d'*A. minutum* était maintenue à 100 cell.l^{-1} dans l'eau en hiver. Il sera interessant d'intoduire l'ensemble du cycle de vie dans l'application à toute la rade de Brest. Ceci devrait

permettre d'évaluer, par le modèle, le rôle de cette phase sédimentaire dans l'initiation, l'importance et la répartition géographique des blooms.

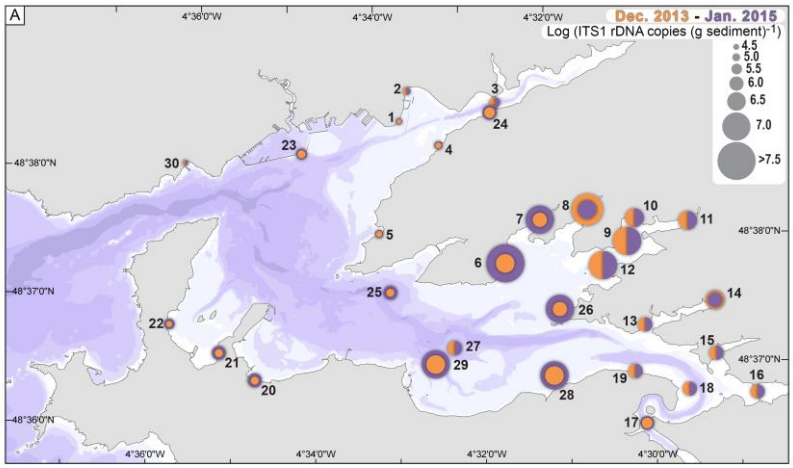


Figure 5-7 : Nombre de copies de gènes d'*A. minutum* en log10 dans les sédiments superficiels de la rade récoltés en hiver 2013 (orange) et hiver 2014 (mauve) [3].

Ce travail pourra exploiter une première modélisation du cycle de vie d'*A. minutum* réalisée dans le cadre du projet Interreg Final [45], avec description des processus de germination et enkystement.

5.4 Généralisation - Conclusion

Le projet de recherche présenté ci-dessus, « modéliser la dynamique d'*A.minutum* en compétition interspécifique en rade de Brest », correspond pour les trois années à venir à la réalisation d'une thèse et au montage d'un projet national associé (*Habrest*, Agence de l'eau). Il bénéficiera des compétences internes au laboratoire Pelagos.

Par les enjeux qu'il soulève, il va aussi entrainer le développement d'une stratégie de collaborations externes qui commence à se dessiner. Celles-ci concernent la modélisation autoémergente, collaboration avec le MIT et son application à l'étude des Habs et une collaboration au sein de GeoHab [62]. La réflexion sur la définition de groupes et traits fonctionnels à la fois à partir des observations *in situ* que pour les besoins de modélisation vont également impliquer des contacts avec la communauté des écologistes du phytoplancton. L'étude de la dynamique des Habs et des communautés phytoplanctoniques ouvre aussi vers des collaborations avec les chercheurs qui travaillent sur la croissance et la contamination des coquillages (collaboration avec le Lemar). Enfin, replacer ce travail dans un contexte de changements globaux va nécessiter de simuler des scénarios de changements globaux et ce besoin de disposer de scénarios climatiques ou d'évolution des apports des bassins versants est un besoin partagé par de nombreux sujets de recherche en écologie côtière, voire sur le continuum eau douce – eau de mer. Rassembler les chercheurs écologistes et climaticiens sur ce thème et mettre en commun, décliner les scénarios sur les différentes composantes de l'écosystème côtier pourrait être l'objectif d'un atelier à créer ou à rejoindre.

En matière de généralisation, le modèle pourra, une fois validé, être appliqué à d'autres sites ou à d'autres espèces modèles. Sera-t-il possible de distinguer une deuxième espèce d'intérêt au sein de la diversité phytoplanctonique ? Une application à la problématique des blooms toxiques du genre *Pseudo-nitzschia* pourra être envisagée. Il faudra cibler l'espèce clé *P. australis* (la plus toxique). L'enjeu est de distinguer cette espèce du genre, de rechercher ses paramètres écophysiologiques ainsi que les données d'abondance *in situ* pour pouvoir valider le modèle.

6 Curriculum vitae

Annie Chapelle, Ifremer Dyneco/Pelagos. BP 70 29280 Plouzané

52 ans, mariée, 3 enfants

Mail : annie.chapelle@ifremer.fr ; Tel : 33298224356

6.1 Formation

1983–1987 : Ecole normale supérieure de Fontenay–aux-Roses

1986 : Agrégation de sciences naturelles

1987 : Master en Océanographie biologique de l'Université Paris VI

1987–1990 : Thèse de l'Université Paris VI

6.2 Activité professionnelle

6.2.1 Chercheure en écologie et modélisation du phytoplancton et des algues toxiques

1991–2016 : Chercheure à l'Ifremer, 25 publications, 38 colloques, 31 rapports ou autres ouvrages. Mon domaine d'études concerne la modélisation de la dynamique des microalgues marines, en particulier les algues toxiques en relation avec les autres composantes de l'environnement, abiotique et biotique. Ce travail est détaillé dans la partie 3 (activités de recherche).

6.2.2 Responsable de projets

- Pilote de projet Ifremer

2010–2014 : Pilote du projet Ifremer **Dialtoxe** (DIversité algale, ALgues toxiques et Eutrophisation).

Ce projet Ifremer est une structure qui regroupe plus d'une quinzaine de projets de recherche sur le thème du phytoplancton et des algues toxiques répartis sur 7 laboratoires Ifremer, avec un budget total de 369 212 € pour un montant de recettes de 282 700 € en 2013.

L'activité de pilote de projet Ifremer signifie une gestion des recettes et des dépenses de l'ensemble des actions du projet, une animation scientifique (2 réunions par an soit toutes actions soit thématiques, incitation à répondre aux appels d'offres et lien avec la communauté scientifique non Ifremer) ainsi qu'une expertise au niveau de la Direction Scientifique de l'Ifremer. J'ai, par exemple, contribué à l'écriture du nouveau plan stratégique Ifremer (2014-2017) dans lequel la biodiversité du phytoplancton marin a été considérée comme un des projets phares pour l'Ifremer.

- Coordinatrice de projets internationaux et nationaux

2003-2006 : Coordinatrice de l'atelier modèle (responsable de Work Package) du programme européen FP5 **DITTY** (Development of an Information Technology Tool for the Management of European Southern Lagoons Under the Influence of River-Basin Runoff, 3 M€**)**. Cinq pays, France, Espagne, Portugal, Italie, Grèce

2006-2008 : Coordinatrice du projet Interreg 3B NWE **Final** (Forecasting the initiation of toxic algae blooms, 1,7 M euros). Ce projet avait trois partenaires, Ifremer, l'Université de Galway (Irlande) et le Scottish Association for Marine Sciences (Ecosse). Ce projet a été labellisé par GEOHAB (programme international sur les algues toxiques émanant de la Commission Océanographique Internationale). Il avait pour but de comprendre et prévoir les risques d'apparition des algues *Alexandrium* (productrice de toxine paralysante) et *Pseudo-nitzschia* (productrice de toxine amnésiante) dans différents sites touchés en Bretagne, Irlande et Ecosse, en menant à la fois études sur le terrain, analyses de données, expérimentations au laboratoire et modélisation.

2012-2013 ; Coordinatrice du projet Agence de l'Eau Loire-Bretagne **Dynapse** (Dynamique des *Pseudo-nitzschia)*, (24 mois, 20 kE). Ce projet avait pour objectif de faire un historique de la problématique *Pseudo-nitzschia* sur la zone Bretagne–Loire, en termes d'abondances, de toxicités et de liens avec les paramètres environnementaux et de proposer de nouvelles pistes de recherche.

2013-2014 : Coordinatrice du projet Région Bretagne **Daoulex** (Etude des proliférations d'*Alexandrium* en Rade de Brest, 18 mois, 305 k€). L'objectif de ce projet était de rechercher les causes de prolifération d'*Alexandrium* en Rade de Brest à partir d'un suivi des blooms et de la toxicité *in situ* (2013 et 2014), d'isolement de nouvelles souches d'*Alexandrium* et de la comparaison avec les souches d'autres sites, d'un recensement de kystes dans les sédiments de la rade et d'une modélisation du transport d'*Alexandrium*. Ce projet a été réalisé en collaboration Ifremer, la Station Biologique de Roscoff et le Lemar.

2013-2015 : Co-coordinatrice du projet Agence de l'Eau Loire-Bretagne **PhytoRisk** (Effet des changements environnementaux sur les communautés phytoplanctoniques et évaluation des risques d'efflorescences d'algues toxiques, 24 mois, 18 k€). Il s'agit d'évaluer les niches écologiques de microalgues toxiques (*Alexandrium, Pseudo-nitzschia*) ainsi que les contrôles environnementaux sur la phénologie de ces efflorescences.

6.2.3 Responsable de laboratoire

2002–2007: Responsable du laboratoire Ifremer DEL-EC/Proliférations Phytoplanctoniques

2012–2013 : Responsable du laboratoire Ifremer Dyneco/Pelagos

J'ai été à deux reprises responsable de laboratoire à Ifremer, de 2002 à 2007 (Ifremer/delecpp) puis de 2012 à 2013 (ifremer/dyneco/pelagos). Le laboratoire Ifremer comprenait une vingtaine de personnes, chercheurs et techniciens. Mon travail a été d'animer, de valoriser et de structurer le travail de recherche du laboratoire ainsi que de mener à bien les deux évaluations par l'AERES (juin 2003 et octobre 2012).

- **Évaluation du laboratoire par l'AERES**

En 2003, j'ai pu mener à bien non seulement l'évaluation du laboratoire mais aussi celle du département Ecologie Côtière (DEL-EC) en collaboration avec les 3 autres responsables de laboratoire (en l'absence du responsable de département).

En 2012, l'évaluation de l'unité Dyneco et de ses cinq laboratoires a permis de synthétiser l'ensemble des recherches réalisées les cinq dernières années et d'en faire émerger un projet de laboratoire pour les années à venir : *l'impact des changements globaux sur la composition hydrologique des eaux côtières et la diversité du phytoplancton, incluant les risques d'apparition d'algues toxiques, l'eutrophisation et les flux trophiques vers les ressources exploitées.* Deux documents résument cette synthèse, le bilan et le projet du laboratoire Pélagos au sein de l'unité Dyneco.

- **Gestion du personnel**

Ce travail est une des préoccupations permanentes de responsable de laboratoire. Il s'inscrit dans une réflexion à moyen terme sur les moyens humains afin de mettre en relation le projet du

laboratoire et le personnel indispensable pour le réaliser. Il s'est agi, par exemple, de prendre le virage de l'écologie moléculaire, ce qui a nécessité i) le recrutement de 2 chercheurs en écologie moléculaire, ii) de former les personnel technique et iii) de trouver les moyens pour équiper Pelagos d'un laboratoire de biologie moléculaire.

- **Animation scientifique**

Elle s'est déclinée en trois directions : au sein du laboratoire, par des réunions et des présentations mensuelles et en incitant les chercheurs à répondre aux appels d'offre ; vers la communauté scientifique nationale et internationale, notamment en actualisant le site web du laboratoire (http://wwz.ifremer.fr/dyneco/Equipes/Pelagos) ; et en invitant les chercheurs à réaliser des conférences.

6.2.4 Encadrement et Enseignement

- **Post-doctorants**

2014 – 2015 : C. Guallar-Morillo, « Evaluation de l'effet des changements environnementaux sur les communautés phytoplanctoniques et les efflorescences d'algues toxiques dans les zones côtières». Co-encadrement avec C. Bacher. Financement AELB/Ifremer

2011 – 2014: L. Vélo-Suarez, « Multidisciplinary modelling approaches to understand harmful algal blooms dynamic. » Collaboration avec D. mcGillicuddy (Woods Hole Oceanic Institution, USA). Financement Marie Curie FP7.

2007 – 2008 : J. Fauchot « Définition d'indicateurs environnementaux liés au risque d'apparition d'algues toxiques à partir de données *in situ* et de modèles. Application aux blooms d'*Alexandrium*». Financement Ifremer/Interreg IIIIB NWE.

2005 – 2006 : G. Bally « Diagénèse précoce et échanges de nutriments à l'interface eau-sédiment : rôle, dans la dynamique d'apparition des blooms toxiques ». Co-encadrement avec F. Andrieux. Financement Ifremer/AELB

- **Thèses**

2005 – 2009 : B. Béjaoui « Développement d'un modèle tridimensionnel couplé dynamique écologie. Application à la lagune de Bizerte ». Université de Tunis, INSTM. Co-encadrement avec A. Harzallah.

1997 – 2001 : M. Plus, « Étude et modélisation des populations de macrophytes dans la lagune de Thau (Hérault, France) ». Université Pierre & Marie Curie, Paris 6. Co-encadrement Jean-Marc Deslous-Paoli, direction P. Nival.

- **Masters**

2015 : V. le Guennec, « Compétition interspécifique et efflorescences d'Alexandrium en Penzé et en rade de Brest. Impact de la diversité du phytoplancton, de la germination et des conditions environnementales majeures ». Co-encadrement avec M. Plus et M. Sourisseau. Master de l'Université Pierre et Marie Curie.

2014 : G. Le Gland, « Modélisation 0D des efflorescences d'*Alexandrium* en rade de Brest en compétition interspécifique ». Co-encadrement avec M. Plus et M. Sourisseau. Master de l'ENSTA, Paris.

2013 : B. Husson, « Impact des conditions hydro-climatiques sur la dynamique temporelle des efflorescences de *Pseudo-Nitzschia*, la production de toxine amnésiante et la contamination des coquilles Saint-Jacques ». Co-encadrement avec R. Le Gendre, M. Schapira et T. Hernandez. Master de l'Agro Paris Tech, Rennes.

2006 : C. Lebreton, « Modélisation de la croissance d'*Alexandrium minutum* Halim (dinoflagellé toxique) et risques de contamination des coquillages en estuaire de Penzé (Bretagne Nord) ». Master de l'Université Pierre et Marie Curie.

2000: M. Savina, « Modélisation des bactéries sanitaires dans la lagune de Thau ». DEA Université Pierre et Marie Curie.

1996 : M. Plus, « Développement d'un modèle de croissance des herbiers à zostères de l'étang de Thau (Hérault, France) ».DEA Européen en Modélisation de l'Environnement Marin, Liège (Belgique).

- **Autres**

Encadrement de Master 1 (2), Licence 1 (2), TPE (2), CDD (5)…

- **Enseignement**

2013 : Contribution à l'école d'été Labex Mer Université mer-éducation « Risques sciences et société en milieu côtier ». Organisation de 2 journées sur le thème « Phytoplancton toxique et algues vertes : proliférations à risques » avec divers intervenants à destination des professeurs du second degré.

2012 : Cours en master 2 Station Biologique de Roscoff, Université Pierre et Marie Curie, « Le phytoplancton, diversité, fonctions et perturbations dans l'écosystème marin côtier »

2012 et 2010 : Cours niveau master 2 – ingénieur pour l'ENSTA : « Gestion des écosystèmes, apports des bassins versants, eutrophisation » ; « Le phytoplancton, diversité, fonctions et perturbations dans l'écosystème marin côtier ». 4 heures par cours.

2007 : Conférence pour des professeurs SVT: Présentation des impacts environnementaux dus à l'activité humaine en milieu côtier, Ifremer, 21 Juin 2007.

2004 et 2000 : Master 2 modélisation écologique Université La Rochelle. Modélisation écologique (8h)

2001 : Institut National des Sciences de la Mer, Carthage (Tunisie). Modélisation écologique, 20h.

1995, 1996, 1997 : Master 2 modélisation Université Pierre et Marie Curie, Station de Villefranche sur mer. TD de Modélisation 21heures.

- **Jurys**

2013 : Jury d'HDR de V. Mesnage. « Les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment dans des écosystèmes aquatiques : variables forçantes et modélisation », Rouen, le 17 nov 2013, examinatrice.

2012 : Jury de la thèse de C. Napoleon « Evolution spatio-temporelle de la production primaire et des communautés phytoplanctoniques en Manche », Caen, le 12/12/2012, examinatrice.

2009 : Jury de thèse de B. Béjaoui « Développement d'un modèle tridimensionnel couplé dynamique écologie. Application à la lagune de Bizerte », Tunis, le 10 avril 2009, rapporteur.

2000 : Jury de thèse de S. Lefebvre : « Les cycles de l'azote et du phosphore dans un système aquacole intégré poisson-phytoplancton-bivalve : Etudes expérimentales et modélisations », soutenue le 21 septembre 2000 à l'université de Nantes, examinatrice

2000 : Jury de thèse de Leïla Ktari : « Recherche de composés actifs dans des algues marines.- Propriétés pharmacologiques - Simulation du cycle biologique de l'algue et d'un métabolite », soutenue le 6 octobre 2000 à l'université Paris VI, rapporteur.

2000 : Jury de thèse de Martin Plus « Etude et modélisation des populations de macrophytes dans les lagunes méditerranéennes. Application à l'étang de Thau. », soutenue le 24 janvier à l'université Paris VI, examinatrice.

6.3 Production scientifique

6.3.1 Publications

Bejaoui, B., Solidoro, C., Harzallah, A., Chevalier, C., **Chapelle, A.**, Zaaboub, N., Aleaya, L. 2016 3D modeling of phytoplankton seasonal variation and nutrient budget in a southerne mediterranean lagoon. Marine Pollution Bulletin, sous presse.

[1] Guallar C., **Chapelle A.**, Bacher C**.** Global et local factors driving the phenology of *Alexandrium minutum* (Halim) blooms et its toxicity. Harmful Algae, soumis.

[2] Siano R., **Chapelle A**., Antoine V., Michel-Guillou E., Rigaut-Jalabert F., Guillou L. , Hegaret H., Leynaert A, Curd A. Citizen participation in monitoring phytoplankton seawater discolorations. Marine Policy, soumis.

[3] Klouch K., Caradec F., Plus M., Hernández-Fariñas T., Pineau-Guillou L., **Chapelle A.**, Schmitt S., Quéré J., Guillou L, Siano R.. Heterogeneous distribution in sediments et dispersal in waters of *Alexandrium minutum* in a semi-enclosed coastal ecosystem. Harmful algae, accepté.

[4] Sourisseau, M., Le Guennec, V., Le Gland, G., Plus, M., Chapelle, A.. Understanding phytoplankton's ecological niche et phenology using trait-based models applied to toxic algae. Frontiers, accepté.

[5] Le Gac M., N. Chomérat, C. Destombe, L. Guillou, P. Malestroit, J. Quéré, R. Siano, M. Valero, **A. Chapelle**. Evolutionary processes et cellular functions underlying divergence in *Alexandrium minutum*. Molecular Ecology, sous presse.

[6] L. Hermabessiere, C. Fabioux, M. Lassudrie, F. Boullot, M. Long, C. Lambert, N. Le Goïc, J. Gouriou, M. Le Gac, **A. Chapelle**, P. Soudant. 2016. Influence of gametogenesis pattern et sex on paralytic shellfish toxin levels in triploid Pacific oyster Crassostrea gigas exposed to a natural bloom of *Alexandrium minutum*. Aquaculture 455, 118-124.

[7] Husson B., Hernandes-Farinas T., Schapira M. Le Gendre R., **Chapelle A.** 2016. How toxic *Pseudo-nitzschia* blooms affect the french coast et scallops fisheries? Harmful Algae, Harmful Algae, 51, 26-39.

[8] Gas F., Baus B., Queré J., **Chapelle A**., Dreanno C. 2016. Rapid detection et quantification of the marine toxic algae, *Alexandrium minutum*, using a super-paramagnetic immunochromatographic strip test. *Talanta* 147,581-589.

[9] **Chapelle A**., Le Gac M., Labry C., Siano R., Quere J., Caradec F., Le Bec C., Nezan E., Doner A., Gouriou J. 2015.The Bay of Brest (France), a new risky site for toxic *Alexandrium minutum* bloom et PSP shellfish contamination. Harmful Algae News 51, 4-5.

[10] Curd A., **Chapelle A.**, Siano R. (2014). PHENOMER: Better knowledge of HAB with the help of citizen observations. Harmful Algae News, (48), 16-17.

[11] **Chapelle A.** , Labry C., Sourisseau M., Lebreton C., Youénou A., Crassous M-P. *Alexandrium minutum* growth controlled by phosphorus An applied model. (2010). Journal of Marine Systems, 83, 181-191.

[12] Davidson, K.; Touzet, N.; McCoy, G., **Chapelle, A.** ; Pete, R.; McNeill, S. Raine, R. (2010). "Spatial et temporal distribution of *Alexandrium tamarense* in Shetland waters", proceedings of ICMSS09, Nantes, June 2009.

[13] Touzet N., Davidson K., Pete R., Flanagan K., Mccoy G.R., Amzil Z., Maher M., **Chapelle A**. , Raine R., (2010). Co-Occurrence of the West European (Gr.III) et North American (Gr.I)

Ribotypes of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Shetland, Scotland. Protist , 161(3), 370-384.

[14] Bejaoui B., Harzallah A., Moussa M., **Chapelle A**. , Solidoro C. (2008). Analysis of hydrobiological pattern in the Bizerte lagoon (Tunisia). Estuarine, Coastal et Shelf Science 80: 121-129.

[15] Labry C. Erard-Le Denn E., **Chapelle A**, Fauchot J., Youenou A. Crassous M.P. (2008). Competition for phosphorus between two dinoflagellates : a toxic *Alexandrium minutum* et a non toxic *Heterocapsa triquetra* . J exp. Mar. Biol et Ecol., 358, 124 – 135

[16] Plus M., La Jeunesse I, Bouraoui F, Zaldivar J, **Chapelle A.**, Lazure Pascal (2006). Modelling water discharges et nitrogen inputs into a Mediterranean lagoon - Impact on the primary production. *Ecological Modelling*, 193(1-2), 69-89.

[17] Bejaoui, B; Brahim, M; Moussa, M; Ben Hamadou R.; Harzalla, A; **Chapelle, A**. (2005). Caractérisation hivernale de la lagune de Bizerte Bulletin de l'Institut National des Sciences et Technologies de la Mer [Bull. Inst. Natl. Sci. Technol. Mer]. Vol. 32, pp. 79-91.

[18] Plus M., **Chapelle A.,** Lazure P., Auby I., Levavasseur G, Verlaque M, Belsher T., Deslous-Paoli J.M., Zaldivar J, Murray C (2003a). Modelling of oxygen and nitrogen cycling as a function of macrophyte community in the Thau lagoon. *Continental Shelf Research*, 23(17-19), 1877-1898.

[19] Plus M., **Chapelle A**., Menesguen A., Deslous-Paoli J.M., Auby I. (2003b). Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (Zostera noltii Hornem.): application to the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Ecological Modelling*, 161(3), 213-238.

[20] Harzallah A., **Chapelle A**. (2002). Contribution of climate variability to occurrences of anoxic crises 'malaigues' in the Thau lagoon (southern France). *Oceanologica Acta*, 25(2), 79-86.

[21] **Chapelle A.,** Lazure P., Souchu P. (2001). Modelling anoxia in the Thau lagoon (France). *Oceanologica Acta*, 24, 87-S97.

[22] **Chapelle A.,** Menesguen A., Deslous-Paoli J.M., Souchu P., Mazouni N., Vaquer A., Millet B. (2000). Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming et inputs from the watershed. *Ecological Modelling*, 127(2-3), 161-181.

[23] **Chapelle A**. (1995). A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon. *Ecological Modelling*, 80(2-3), 131-147.

[24] **Chapelle A.,** Lazure P., Menesguen A. (1994). Modelling eutrophication events in a coastal ecosystem. Sensitivity analysis. *Estuarine Coastal et Shelf Science*, 39(6), 529-548.

[25] **Chapelle A.,** Mesnage V., Mazouni N., Deslous-Paoli J.M., Picot B. (1994). Modélisation des cycles de l'azote et du phosphore dans les sédiments d'une lagune soumise à une exploitation conchylicole. *Oceanologica Acta*, 17(6), 609-620.

6.3.2 Rapports

[26] Malestroit P., Curd A., Siano R., **Chapelle A**. 2016. Abondance et composition du phytoplancton en mer d'Iroise au cours de l'année 2014. Iles de Molène et Sein. Rapport Ifremer pour le PNMI, 43p.

[27] Curd A. Antoine V. Siano R. **Chapelle A**., Pilven A. 2015. Phénomer, rapport d'étude AELB, R.INT.DYNECO/AG/15-07/AC, 23pp.

[28] Guallar C., **Chapelle A.,** Bacher C. 2015. Effet des changements environnementaux sur les communautés phytoplanctoniques et évaluation des risques d'efflorescences d'algues toxiques (PhytoRisk). Rapport final PhytoRisk, 188pp.

[29] Curd A., Antoine V., **Chapelle A.**, Siano R., Pilven S. 2015. Phenomer. Rapport d'activités de juillet 2014 à juin 2015 pour la Fondation de France. archimer.ifremer.fr/doc/00286/39762/

[30] Le Guennec V., Plus M. Sourisseau M., **Chapelle A.** 2015. Compétition interspécifique et efflorescences d'*Alexandrium minutum* en rade de Brest : approche par modélisation. Rapport M2 UPMC/Ifremer, 49p.

[31] Le Gland G., Plus M., Sourisseau M., **Chapelle A.** 2014. Modélisation OD des efflorescences d'*Alexandrium* en rade de Brest en compétition inter spécifique. Rapport de Master 2 ENSTA/Ifremer, 49 p.

[32] **Chapelle A**., Le Bec C., Amzil Z., Dreanno C., Guillou L., Klouch K., Labry C., Le Gac M., Pineau-Guillou L., Siano R., Abernot C., Andrieux F., Caradec F., Destombe C., Dia A., Doner A., Duval J., Gouriou J., Lazure P., Le Brun L., Le Gal D., Malestroit P., Petton S., Plus M., Quere J., Savar V., Schmitt S., Terre A., Youenou A. 2014. Étude sur la prolifération de la micro algue *Alexandrium minutum* en rade de Brest. Rapport final du projet Daoulex.

[33] **Chapelle A.**, Le Bec C., Siano R., Caradec F., Andrieux F. 2014. Étude sur la prolifération de la micro algue *Alexandrium minutum* en rade de Brest. Analyse des traces biologiques d'*Alexandrium minutum* dans les sédiments de la Rade de Brest. Projet Daoulex. Rapport d'avancement n° 2.

[34] Guallar C., **Chapelle A.,** Bacher C. 2014. Effet des changements environnementaux sur les communautés phytoplanctoniques et évaluation des risques d'efflorescences d'algues toxiques (PhytoRisk). Livrable : Données environnementales utilisées et modèles de la phénologie des espèces de phytoplancton. Rapport PhytoRisk.

[35] **Chapelle A**., Le Bec C., Le Gac M., Labry C., Amzil Z., Guillou L., Dreanno C., Pineau-Guillou L. 2013. Etude sur la prolifération de la micro algue *Alexandrium minutum* en rade de Brest. Projet Daoulex. Rapport d'avancement n° 1.

[36] Belin C., **Chapelle A.**, Delmas D., Nezan E., Siano R. 2013. DYNAPSE - DYNamiques des efflorescences et de la toxicité des espèces phytoplanctoniques nuisibles du genre PSEudo nitzschia en région Loire Bretagne. Rapport du projet Dynapse.

[37] Bejaoui, B., Ferjani, D., Zaaboub, N., **Chapelle, A.**, & Moussa, M. (2010). Caractérisation hydrobiologique saisonniere de la lagune de Bizerte (Tunisie). *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, *23*(3), 215-232.

[38] Equipe projet PREVIMER. 2009. Bulletin d'information PREVIMER - Informations et analyses des eaux côtières. Juillet Août 2009 - n°9.

[39] Equipe projet PREVIMER. 2009. Bulletin d'information PREVIMER - Informations et analyses des eaux côtières. Novembre Décembre 2008 - n°5.

[40] Béjaoui, B., Harzallah, A., Moussa, M., & Chapelle, A. (2008). Modèle couple dynamique-écologie pour la lagune de Bizerte. *Bull. Inst. Natn. Scien. Tech. Mer de Salammbo, 35*.

[41] **Chapelle A**., Davidson K., Raine R. 2008. Final report, a synthesis of 3 years Interreg project Final, 17pp.

[42] **Chapelle A.** 2008. Rapport d'activité du projet Final n°5

[43] **Chapelle A.** 2008. Rapport d'activité du projet Final n°6

[44] **Chapelle A**., Andrieux F., Fauchot J., Guillaud J.F., Labry C., Sourisseau M., Verney R. 2008. Comprendre, Prédire et Agir sur les efflorescences toxiques. Jusqu'où peut-on aller aujourd'hui dans le cas d'*Alexandrium minutum* en Penzé ? Rapport Ifremer,AELB 29pp. (Version anglaise également.)

[45] **Chapelle A.**, Raine R., Ni Rathaille A., Davidson K. 2008. Ecophysiological models of *Alexandrium* et *Pseudo-nitzschia* , Final project 29 pp.

[46] **Chapelle A.**, Sourisseau M. Davidson K., Pete R., Raine R. Ni Rathaille A.2008. Predictive models of Harmful algal blooms, *Alexandrium* et *Pseudo-nitzschia* , Final project, 46 pp.

[47] **Chapelle A.**, Raine R., Davidson K. 2008. HAB risk assessment tool, Final project, 15 pp.

[48] Labry C., Fauchot J., Soudant D., **Chapelle A.**, Youenou A., Le Grand J.,Quéré J., le Gall E., Davidson K., Pete R., Raine R. Ni Rathaille A., Touzet N. 2008. Statistical analysis in HAB risk assessment, results, Final project, 37 pp.

[49] Labry C., **Chapelle A.**, Nezan E., Amzil Z., Belin C., Quéré J., Youenou A., Davidson K., Pete R., Mcneill. 2008. *Pseudo-nitzschia* survey et experiment report, Final project, 25 pp.

[50] **Chapelle A**., Dugornay O., Bodenes P. 2008. DVD du projet Final, versions française et anglaise. Diffusion auprès des scientifiques et des end-users.

[51] Erard-Le Denn E., **Chapelle A.** (coordination), Labry C., Lebreton C., Le Hir P., Silva Jacinto R., Dufois F., Tessier C., Andrieux F., Bailly G., Le Grand J., Youenou A., Crassous M.P., Le Gall E., Le Velly A.L., Philippon X., Kerouel R. 2006. Controlling algae et the impacts on recreational et shellfish waters in Brittany: Study of estuarine blooms of the toxic algae *Alexandrium*. Icrew**,** Rapport DYNECO/Pélagos 06.01, 88 pp.

[52] **Chapelle A.** et al., (2005). Coastal lagoon modelling. An integrated approach. Report of workpackage 4 for the Ditty project.

[53] Bodini A., Bondavalli C., **Chapelle A.**, Duarte P., Esteve M. A., Fiandrino A., Giordani G., Marinov D., Martinez J., Norro A., Plus M., Salles C., Somma F., Tournoud M.-G., Tsirtsis G., Zaldívar J- M. 2005. Model benchmarks for coastal lagoons. Ditty project

[54] **Chapelle A.**, Duarte P., Esteve M.A., Fiandrino A., Galbiati L., Marinov D., Martinez J., Norro A., Ozer J., Plus M., Somma F., Tournoud M-G., Tsirtsis G., Viaroli P., Zaldívar J-M. 2005. Comparison between different modelling approaches for coastal lagoons, EYR21817 EN, 81 pp. Ditty project.

[55] Labry C., Erard-Le Denn E., **Chapelle A.**, Youenou A., Crassous M. P., Martin-Jezequel V., Le Grand J. (2004). Etude écophysiologique et paramétrisation du rôle du phosphore sur la croissance d'*Alexandrium minutum*, espèce responsable d'eaux colorées toxiques en estuaire de Penzé, et de son principal compétiteur *Heterocapsa triquetra* - Rapport final PNEC-ART3.

[56] Menesguen A., Aminot A., Belin C., **Chapelle A.**, Guillaud J.F., Joanny M., Lefebvre A., Merceron M., Piriou J.Y., Souchu P. (2001). L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France. Archimer

[57] Deslous-Paoli J.M., Souchu P., Vaquer A., Picot B., Grenz C., Bacher C., **Chapelle A.**, Le Bec C. (1995). Programme Oxythau. Le bassin de Thau : relation milieu-ressources dans les secteurs ostréicoles, importance des mécanismes d'échanges verticaux. Synthèse finale, 20pp.

6.3.3 Ouvrages

[58] **Chapelle A.** , Duarte P. Towards Sustainable Management of Southern European Lagoons, Chapter 5. Lagoon Biogeochemical processes, Editors: C.N. Murray, T. Do Chi, J.M. Zaldivar-Comenges. Accepté pour "Advances in Oceanography et Limnology" special issue.

[59] **Chapelle A.** 1991. Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis a l'eutrophisation : la baie de vilaine (sud Bretagne). Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène. PhD Thesis, Université Paris VI. 214p.

6.3.4 Colloques et Conférences (présentations, posters)

- **Internationaux**

[60] Siano R., Klouch K., Caradec F., Plus M., Hérnadez-Fariñas T., Pineau- Guillou L., **Chapelle A.**, Schmitt S., Quéré J., Guillou L. 2016. Heterogeneous distribution in sediments et dispersal in waters of *Alexandrium minutum* in a semi-enclosed coastal ecosystem. ICHA, Brésil, octobre 2016. Présentation orale.

[61] Le Gac M., Destombe C., Guillou L., Siano R., Valero M., **Chapelle A.** 2015. Functionnal divergence during speciation in a unicellular eukaryote. XVth ESEB Meeting, 10-14 avril 2015, Lausanne. Présentation orale.

[62] A. **Chapelle**, C. Guallar, C. Bacher, M. Plus, M. Sourisseau, G. Le Gland, V. le Guennec, L. Guillou L. 2015. Toxic blooms phenology et abiotic controls in a changing world. The case of *Alexandrium minutum* in Britany (French coast). HAB et Climatic Changes, Goteborg, 19-24 mai 2015. Présentation orale.

[63] Siano R., Curd A., Antoine V., **Chapelle A.** 2014. Harmful phenomena detected by the help of citizen participation. ICHA 2014 New Zealand. The 16th International conference on Harmful Algae. 27-31 octobre 2014, Wellington, New Zealand. Poster.

[64] Guallar C., Hernades-Farinas T., Bacher C., **Chapelle A.** 2014. Environmental drivers et bloom characteristics of *Alexandrium minutum* along the French coast. ICES annual conference, la Coruna, 19 septembre 2014. Présentation orale.

[65] Curd Amelia, **Chapelle Annie**, Siano Raffaele 2013. Phenomer: Better Knowledge of HAB with the Help of Citizen Observations. GEOHAB: Global Ecology et Oceanography of Harmful Algal Blooms, 24-26 avril 2013, Unesco, Paris, France. Poster.

[66] C. Dreanno, F. Gas, Béatrice Baus, **A. Chapelle** 2014. A rapid et quantitative lateral-flow-immunoassay for *Alexandrium minutum* using superparamagnetic nanoparticles. Colloque ICHA, NZ, octobre 2014. Poster.

[67] Masson D., Thomas G., Genauzeau S., Le Moine O., **Chapelle A**. 2013 Ships pumping ballast water in a potentially harmful algal bloom: risks involved. GEOHAB meeting, Paris 24-26 avril 2013. Poster.

[68] **Chapelle A.,** Sourisseau M., Labry C.,Verney R., Youenou A., Le Grand J., Crassous M.P., Quéré J., Kerouel R., Jestin H. (009) Modeling the Initiation of Blooms of *Alexandrium minutum* in the Penzé estuary (NW France). An Interreg IIIB NWE project (FINAL). Colloque Modélisation HAB organisé par GeoHAB 15 - 19 juin 2009, Galway (Irl). Poster.

[69] Fauchot J. Soudant D., Labry C., **Chapelle A.** 2008. l. Environmental control of *Alexandrium minutum* toxic blooms in the Penzé estuary. HAB conference, Honk Kong, novembre 2008. Présentation orale.

[70] Raine R., Ni Rathaille A., Giaccobe M., Bravo I., Figueroa R., Labry C., Fauchot J., **Chapelle A.**, Jordi A., Basterretxea G., Angles S., Esther G. 2008. A comparative analysis of *Alexandrium minutum* blooms across Europe. HAB conference, Honk Kong, novembre 2008. Presentation orale.

[71] Touzet N., Rodriguez P., Alfonso A.,Davidson K., **Chapelle A**., Raine R., Maher M., 2008. Characterisation of mixed *Alexandrium* populations in the scottish northern isles using taxa-specific rna targeting real time pcr andwhole-cell fish. Ices, Galway, mars 2008. Présentation orale

[72] **Chapelle A.**, Raine R., Davidson K., Labry C., Drain S., Ni Rathaille A., Verney R., Guillaud J.-F., Andrieux F., Le Grand J., Youenou A., Crassous M.-P., Philippon X., Kerouel R., Jestin H. 2006. Forecasting the Initiation of Blooms of Toxic Algae (FINAL) an Interreg IIIB NWE project. The 12th international conference on harmful algae. Copenhagen, 4-8 septembre 2006.

[73] **Chapelle A**., Lebreton C., Labry C., Erard E., Crassous M.P., Youenou A 2005. An ecophysiological model of *Alexandrium minutum*. Effect of phosphorus on vegetative growth. Poster présenté lors de l'International Ocean Conference (The Ocean Society) à l'Unesco (Paris) 6-10 juin 2005.

[74] **Chapelle A.**, Loquet N., Erard-Le Denn E. 2004. An ecophysiological model of Alexandrium minutum. Effect on nutients on vegetative growth et sexuality induction. Poster. Abstract in « XI international conference on Harmful Algae » Cape Town.

[75] M. Plus, I. La Jeunesse, F. Bouraoui, **A. Chapelle**, P. Lazure, J.M. Zaldivar, C.N. Murray. 2003. Modelling water discharges et nutrient inputs into a Mediterranean lagoon (Thau, France). Impact of phytoplankton production. International Conference on Southern European Coastal Lagoons: The Influence of River Basin – Coastal Zone interactions". Ferrare, 10 – 12 novembre 2003.

[76] Plus M., **Chapelle A**., Lazure P., Zaldívar J. M., Murray N. 2002. Impact of macrophyte populations on the Thau lagoon biogeochemical cycles using a three-dimensional model. 7th International Estuarine Biogeochemistry symposium, Grimstad (Norway).

[77] Plus M., **Chapelle A**., Lazure P., Murray C. N., Zaldívar J. M. 2001. Coupling watershed et coastal zone models: a need for an integrated decision tool. The case of the Thau lagoon (Hérault, France). Poster. In N. Pironne, C. Fragakis, B. Hartmut (eds.): European Land-Ocean Interaction Studies, 4th open science meeting, Rende (Italy), book of abstracts, p. 38.

- **Nationaux**

[78] **Chapelle A.**, Guallar-Morillo C., Bacher C., Plus M., Sourisseau M., le Guennec V. 2016. Ecological niche et phenology modeling of toxic phytoplankton blooms linked to environmental parameters et phytoplankton diversity. Plankdiv workshop, Villefranche-sur-mer, 14 – 17 mars 2016. Présentation orale.

[79] Curd A., Siano R., **Chapelle A.**, Rigaut-Jalabert F., Guillou L., Hégaret H., Leynaert A., Antoine V. 2016. Phenomer : une approche de science participative pour mieux comprendre les efflorescences algales. Colloque Liteau 14 – 15 janv. 2016, Brest. Présentation orale.

[80] **Chapelle A.**, Guallar-Morillo C., Bacher C., Plus M., Sourisseau M., Le Guennec V. 2016. Ecological niche et phenology modeling of toxic phytoplankton blooms. The case of *Alexandrium minutum et Pseudo-nitzschia* in the Channel et Atlantic French coast. Cconférence nationale du gdr phycotox sur les microalgues toxiques, Villefranche sur mer, 14-17 mars 2016. Poster

[81] Lunven M., Colas F., Youenou A., Le Gall E., Crassous M-P., Tardivel M., Danielou M-M., Quere J., Malestroit P., Delmas D., Labry C., Siano R., Jegou K., Bryere P., Gohin F., Thyssen M., Sourisseau M., **Chapelle A.**, Compere C. 2015. Méthodes d'observation et stratégie d'échantillonnage des communautés phytoplanctoniques en milieu côtier. Illustrations à partir de résultats de campagnes réalisées à bord du Côtes de la Manche. 3èmes journées de la Flotte océanographique française - Colloque Flotte côtière. 11-12 juin 2015, Bordeaux.

[82] Le Gland G., Le Guennec V., Sourisseau M., **Chapelle A.**, Plus M. 2015. trait-based model of *Alexandrium minutum* blooms in inter-specific competition Workshop LEFE-CYBER Modélisation Biogéochimique, MIO Marseille 16 et 17 novembre 2015

[83] Curd A., Siano R., C**hapelle A**., Rigaut-Jalabert F., Guillou L., Hégaret H., Leynaert A., Antoine V. 2015.Phenomer : une approche de science participative pour mieux comprendre les efflorescences algales. Colloque Liteau « Observation et recherche en appui aux politiques publiques du littoral et de la mer », 14-15 janvier 2015, Brest.

[84] **Chapelle A.** et al. 2015. Le phytoplancton marin toxique: écologie, toxicité, contamination. Exemple de la rade de Brest. Carrefour de l'eau, CSEB, Creseb, Rennes, 29 janvier 2015. Présentation

[85] **Chapelle A.** et al. (2014). « Daoulex : Étude sur la prolifération de la micro algue *Alexandrium minutum* en rade de Brest ».Journées Rephy, Nantes 1, 2 octobre 2014. Présentation

[86] **Chapelle A.** et al. 2014. « La dynamique des écosystèmes et la biodiversité du plancton dans les eaux côtières ». Conférence donnée pour le Prix Christian Le Provost, Paimpol, 16 avril 2014**.**

[87] **Chapelle A**. et al. 2014. « Les facteurs environnementaux des efflorescences phytoplanctoniques en milieu côtier breton », Conférence donnée dans le cadre du Conseil Scientifique De L'environnement De Bretagne, 2 avril 2014, Brest.

[88] **Chapelle A.,** Delmas D., Siano R., Belin C., Nezan E. 2013.Dynapse, dynamique des efflorescences et de la toxicité des *Pseudo-nitzschia*, Présentation aux Journées AELB, Nantes, avril 2013.

[89] Labry C., **Chapelle A**. 2010. Relation entre l'état physiologique de l'hôte et le parasitisme, rôle de la température sur la croissance d'*Alexandrium minutum*. Kick-off meeting ANR Paralex, Roscoff, 8-9 février. 2010.

[90] **Chapelle A.**, Raine R., Davidson K. 2009. La prévision des blooms d'algues toxiques, résultats du projet Final. Journées Rephy, 1- 3 avril 2009.

[91] **Chapelle A.** 2009. Efflorescences d'*Alexandrium* en estuaire de Penzé. Quel contrôle environnemental ? Bilan de la convention Agence de l'eau – Ifremer 2006 – 2008. Nantes, 30 nov. 2009.

[92] **Chapelle A.**, Raine R;, Davidson K. 2008. End of project Interreg IIB Final meeting, Brest, 11 décembre 2008.

[93] Davidson K. Pete R., **Chapelle A.**, Raine R. 2008. Forecasting the initiation of Harmful algae blooms. Challenger society for marine science.

[94] **Chapelle A**., Labry C., Sourisseau M., Fauchot J. 2007. Réunion et exposé devant la Section Régionale Conchylicole Nord Bretagne (SRC) et le CNC Comité National Conchylicole, Morlaix 11^{h}, octobre 2007**.**

[95] **Chapelle A.** 2007. Conférence sur le plancton toxique pour la nuit du plancton « Plancton du monde » Oceanopolis, Brest (France), 7 Juin 2007. http://www.plancton-du-monde.com/

[96] **Chapelle A.** 2007. Colloque Icrew (Improving Coastal et Recreational Waters) de fin de projet Interreg IIIB St Malo, avril 07. Une présentation.

[97] **Chapelle A.** 2006. Journées Rephy, Nantes, France, 7, 8 mars 2006: Forecasting Initiation of Blooms of Toxic Algae (FINAL), un projet Interreg IIIB NW.

[98] **Chapelle A.**, Erard E., Labry C., Lebreton C., Le Hir P., Silva Jacinto R., Dufois F., Tessier C., Andrieux F., Bailly G., Le Grand J., Youenou A., Crassous M.P., Le Gall E., Le Velly A.L., Philippon X., Kerouel R. 2006. Colloque Icrew (Saint Malo, France 19 – 21 avril 2006. Améliorer la qualité des eaux côtières. Action Pilote 7 : Comprendre et gérer les algues

7 Bibliographie

Aebischer, N.J., Coulson, J.C., Colebrook, J.M., 1990. Parallel Long-Term Trends Across 4 Marine Trophic Levels Et Weather. Nature 347, 753-755.

Ahlgren, G., 1987. Temperature Functions In Biology Et Their Application To Algal Growth Constants. Oikos 49, 177-190.

Almroth, E., Skogen, M.D., 2010. A North Sea et Baltic Sea Model Ensemble Eutrophication Assessment. Ambio 39, 59-69.

Alongi, D.M., 2004. Ecosystem types et processes., Robinson, A. R.

Brink, K. ed. The Sea. The Global Coastal Ocean: Multiscale Interdisciplinary Processes. Harvard University Press, Cambridge, pp. 317-351.

Amanieu, M., Baleux, B., Guelorget, O., Michel, P., 1975. Biological Et Hydrological Study Of A Distrophic Crisis (Malaigue) In Prevost Pond At Palavas (Herault). Vie Et Milieu Serie B-Oceanographie 25, 175-204.

Aminot, A., Chaussepied, M., 1983. *Manuel des analyses chimiques en milieu marin*. Manuel des analyses chimiques en milieu marin.

Anderson, D.M., Alpermann, T.J., Cembella, A.D., Collos, Y., Masseret, E., Montresor, M., 2012a. The globally distributed genus Alexandrium: Multifaceted roles in marine ecosystems et impacts on human health. Harmful Algae 14, 10-35.

Anderson, D.M., Burkholder, J.M., Cochlan, W.P., Glibert, P.M., Gobler, C.J., Heil, C.A., Kudela, R.M., Parsons, M.L., Rensel, J.E.J., Townsend, D.W., Trainer, V.L., Vargo, G.A., 2008. Harmful algal blooms et eutrophication: Examining linkages from selected coastal regions of the United States. Harmful Algae 8, 39-53.

Anderson, D.M., Cembella, A.D., Hallegraeff, G.M., 2012b. Progress in Understanding Harmful Algal Blooms: Paradigm Shifts et New Technologies for Research, Monitoring, et Management, in: Carlson, C.A., Giovannoni, S.J. (Eds.), Annual Review of Marine Science, Vol 4, pp. 143-176.

Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful algal blooms et eutrophication: Nutrient sources, composition, et consequences. Estuaries 25, 704-726.

Anderson, D.M., Stock, C.A., Keafer, B.A., Nelson, A.B., Thompson, B., McGillicuddy, D.J., Keller, M., Matrai, P.A., Martin, J., 2005. Alexandrium fundyense cyst dynamics in the Gulf of Maine. Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography 52, 2522-2542.

Andrieux-Loyer, F., Azandegbe, A., Caradec, F., Philippon, X., Kerouel, R., Youenou, A., Nicolas, J.L., 2014. Impact of Oyster Farming on Diagenetic Processes et the Phosphorus Cycle in Two Estuaries (Brittany, France). Aquatic Geochemistry 20, 573-611.

Andrieux-Loyer, F., Philippon, X., Bally, G., Kerouel, R., Youenou, A., Le Grand, J., 2008. Phosphorus dynamics et bioavailability in sediments of the Penze Estuary (NW France): in relation to annual P-fluxes et occurrences of Alexandrium Minutum. Biogeochemistry 88, 213-231.

Anschutz, P., Chaillou, G., Lecroart, P., 2007. Phosphorus diagenesis in sediment of the Thau Lagoon. Estuarine Coastal et Shelf Science 72, 447-456.

Arancio, M., Sourisseau, M., Souissi, S., 2014. Processes leading to the coexistence of a host et its parasitoid in homogeneous environments: The role of an infected dormant stage. Ecological Modelling 279, 78-88.

Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyerreil, L.A., Thingstad, F., 1983. The Ecological Role Of Water-Column Microbes In The Sea. Marine Ecology Progress Series 10, 257-263.

Baas-Becking, L., 1934. Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. The Hague, Neth.: van Stockum and

Zoon., p. 263 pp.

Bacher, C., Nilquil, N., 2015. Stratégies de modélisation des écosystèmes., Iste éditions ed. Collection Mer et Océans, A. Monaco et P. Prouzet (edsà), pp. 303-342.

Baird, M.E., Suthers, I.M., 2007. A size-resolved pelagic ecosystem model. Ecological Modelling 203, 185-203.

Bally, G., 2005. Mesures et modélisation de la diagnèse précoce et des échanges de nutriments à l'interface eau-sédiment. Rapport AELB-Ifremer, 92pp.

Banas, N.S., 2011. Adding complex trophic interactions to a size-spectral plankton model: Emergent diversity patterns et limits on predictability. Ecological Modelling 222, 2663-2675.

Barber, R.T., 2007. Picoplankton do some heavy lifting. Science 315, 777-778.

Baretta, J.W., Ebenhoh, W., Ruardij, P., 1995. The European-Regional-Seas-Ecosystem-Model, A Complex Marine Ecosystem Model. Netherlands Journal of Sea Research 33, 233-246.

Barettabekker, J.G., Baretta, J.W., Rasmussen, E.K., 1995. The Microbial Food-Web In The European-Regional-Seas-Ecosystem-Model. Netherlands Journal of Sea Research 33, 363-379.

Barton, A.D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., Follows, M.J., 2010. Patterns of Diversity in Marine Phytoplankton. Science 327, 1509-1511.

Barton, A.D., Pershing, A.J., Litchman, E., Record, N.R., Edwards, K.F., Finkel, Z.V., Kiorboe, T., Ward, B.A., 2013. The biogeography of marine plankton traits. Ecology Letters 16, 522-534.

Bates, S.S., 1976. Effects Of Light Et Ammonium On Nitrate Uptake By 2 Species Of Estuarine Phytoplankton. Limnology et Oceanography 21, 212-218.

Bates, S.S., Garrison, L., D., Horner, R.A., 1998. Bloom dynamics et physiology of domoic-acid-producing *Pseudo-nitzschia* species.Bloom dynamics et physiology of domoic-acid-producing Pseudo-nitzschia species. *NATO ASI series Gecological sciences*NATO ASI series Gecological sciences, pp. 267-292.

Batifoulier, F., Lazure, P., Velo-Suarez, L., Maurer, D., Bonneteon, P., Charria, G., Dupuy, C., gentien, P., 2013. Distribution of *Dinophysis* specis in the Bay of Biscay and possible transport pathways to Arcachon Bay. Journal of Marine Systems 109-110, 273-283

Beaugrand, G., Reid, P.C., 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton et salmon related to climate. Global Change Biology 9, 801-817.

Beck, M.B., Young, P.C., 1975. Dynamic Model For Do-Bod Relationships In A Non-Tidal Stream. Water Research 9, 769-776.

Beliaeff, B., Gros, P., Belin, C., Raffin, B., Gailhard, I., Durbec, J.P., 2001. 'Phytoplankton events' in French coastal waters during 1987-1997. Oceanologica Acta 24, 425-433.

Berdalet, E., Fleming, L.E., Gowen, R., Davidson, K., Hess, P., Backer, L.C., Moore, S.K., Hoagland, P., Enevoldsen, H., 2016. Marine harmful algal blooms, human health et wellbeing: challenges et opportunities in the 21st century. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 96, 61-91.

Billen, G., 1982. An Idealized Model Of Nitrogen Recycling In Marine-Sediments. American Journal of Science 282, 512-541.

Billen, G., Garnier, J., 2007. River basin nutrient delivery to the coastal sea: Assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae. Marine Chemistry 106, 148-160.

Billen, G., Garnier, J., Deligne, C., Billen, C., 1999. Estimates of early-industrial inputs of nutrients to river systems: implication for coastal eutrophication. Science of the Total Environment 243, 43-52.

Blanchot, J., Andre, J.M., Navarette, C., Neveux, J., Radenac, M.H., 2001. Picophytoplankton in the equatorial Pacific: vertical distributions in the warm pool et in the high nutrient low chlorophyll conditions. Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers 48, 297-314.

Bopp, L., Legendre, L., Monfray, P., 2002. La pompe à carbone va-t-elle se gripper? *La Recherche*La Recherche, pp. 48-51.

Boyce, D.G., Lewis, M.R., Worm, B., 2010. Global phytoplankton decline over the past century. Nature 466, 591-596.

Boynton, W.R., Kemp, W., M., Osborne, C.G., 1980. Nutrient fluxes across the sediment-water interface in the turbid zone of a coastal plain estuary. *Estuarine perspectives*, pp. 93-109.

Bricker, S.B., Longstaf, B., Dennison, W., Jones, A., Boicourt, K., Wicks, C., Woerner, J., 2008. Effects of nutrient enrichment in the nation's estuaries: A decade of change. Harmful Algae 8, 21-32.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H., Guisan, A., 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence et spatial environmental data. Global Ecology et Biogeography 21, 481-497.

Bruggeman, J., Kooijman, S., 2007. A biodiversity-inspired approach to aquatic ecosystem modeling. Limnology et Oceanography 52, 1533-1544.

Brun, M., Soudant, D., 2015. Synthèse bibliographique

relative à la notion d'indicateur dans le contexte de la Directive Cadre

Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM). http://archimer.ifremer.fr/doc/00247/35858/.

Burkholder, J.M., Glibert, P.M., Skelton, H.M., 2008. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. Harmful Algae 8, 77-93.

Butenschoen, M., Clark, J., Aldridge, J.N., Allen, J.I., Artioli, Y., Blackford, J., Bruggeman, J., Cazenave, P., Ciavatta, S., Kay, S., Lessin, G., van Leeuwen, S., van der Molen, J., de Mora, L., Polimene, L., Sailley, S., Stephens, N., Torres, R., 2016. ERSEM 15.06: a generic model for marine biogeochemistry et the ecosystem dynamics of the lower trophic levels. Geoscientific Model Development 9, 1293-1339.

Cadee, G.C., Hegeman, J., 2002. Phytoplankton in the Marsdiep at the end of the 20th century; 30 years monitoring biomass, primary production, et Phaeocystis blooms. Journal of Sea Research 48, 97-110.

Cadier, M., 2016. Diversité des communautés phytoplanctoniques en relation avec les facteurs environnementaux en mer d'iroise. : approche par la modélisation 3D. Thèse de l'UBO, 366 pp.

Caperon, J., 1967. Population Growth in Micro-Organisms Limited by Food Supply. *Ecology*, pp. 715-722.

Caumette, P., Baleux, B., 1980. Study Of Red Water Due To The Proliferation Of Photosynthetic Sulfide-Oxidizing Bacteria In The Lake Of Prevost, A Brackish Mediterranean Lagoon. Marine Biology 56, 183-194.

Chambouvet, A., Morin, P., Marie, D., Guillou, L., 2008. Control of Toxic Marine Dinoflagellate Blooms by Serial Parasitic Killers. Science 322, 1254-1257.

Chapelle, A., 1991. Modélisation d'un écosysteme marin côtier soumis a l'eutrophisation : la baie de vilaine (sud bretagne). Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène.Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis a l'eutrophisation : la baie de vilaine (sud Bretagne). Etude du

phytoplancton et du bilan en oxygène. PhD Thesis, Université Paris VI. http://archimer.ifremer.fr/doc/00015/12611/.

Chapelle, A., Bacher, C., Duarte, P., Fiandrino, A., Galbiati, L., Marinov, D., Martinez, J., Norro, A., Pereira, A., Plus, M., Rodriguez, S., Tsirtsis, G., Zaldivar, J.M., 2005. DITTY PROJECT (Development of an information technology tool for the management of Southern European lagoons under the influence of river-basin runoff. MODELLING REPORT : Coastal lagoon modelling : An integrated approach. European Commission FP5 EESD Project EVK3-CT-2002-00084, p. 29 pp.

Chapelle, A., Lazure, P., Menesguen, A., 1994. Modeling Eutrophication Events In A Coastal Ecosystem - Sensitivity Analysis. Estuarine Coastal et Shelf Science 39, 529-548.

Chapelle, A., Lazure, P., Souchu, P., 2001. Modelling anoxia in the Thau lagoon (France). Oceanologica Acta 24, S87-S97.

Chapelle, A., Le Gac, M., Labry, C, Siano, R., Quere, J., Caradec, F., Le Bec, C., Nezan, E., Doner, A., Gouriou, J.s.s.m.-b.-f.-s., italic">, 2015. The Bay of Brest (France), a new risky site for toxic *Alexandrium minutum* bloom et PSP shellfish contamination. Harmful Algae News, pp. 4-5.

Chapelle, A., Menesguen, A., Deslous-Paoli, J.M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production et oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming et inputs from the watershed. Ecological Modelling 127, 161-181.

Chen, C.W., Smith, D.J., 1979. Preliminary insights into a three-dimensional ecological-hydrodynamic model. *Perspectives in Lake Ecosystem Modeling*, pp. *249-279*.

Chiaudani, G., Marchetti, R., Vighi, M., 1980. Eutrophication In Emilia-Romagna Coastal Waters (North Adriatic Sea, Italy) - Case-History. Progress in Water Technology 12, 185-192.

Cioffi, F., Dieugenio, A., Gallerano, F., 1995. A NEW REPRESENTATION OF ANOXIC CRISES IN HYPERTROPHIC LAGOONS. Applied Mathematical Modelling 19, 685-695.

Cioffi, F., Gallerano, F., 2001. Management strategies for the control of eutrophication processes in Fogliano lagoon (Italy): a long-term analysis using a mathematical model. Applied Mathematical Modelling 25, 385-426.

Cloern, J.E., 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. Reviews of Geophysics 34, 127-168.

Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. Marine Ecology Progress Series 210, 223-253.

Cohu, S., Mangialajo, L., Thibaut, T., Blanfune, A., Marro, S., Lemee, R., 2013. Proliferation of the toxic dinoflagellate Ostreopsis cf. ovata in relation to depth, biotic substrate et environmental factors in the North West Mediterranean Sea. Harmful Algae 24, 32-44.

Cosgrove, S., Rathaille, A.N., Raine, R., 2014. The influence of bloom intensity on the encystment rate et persistence of Alexandrium minutum in Cork Harbor, Ireland. Harmful Algae 31, 114-124.

Coutinho, M.T.P., Brito, A.C., Pereira, P., Goncalves, A.S., Moita, M.T., 2012. A phytoplankton tool for water quality assessment in semi-enclosed coastal lagoons: Open vs closed regimes. Estuarine Coastal et Shelf Science 110, 134-146.

Crutzen, P.J., 2002. The "anthropocene". Journal De Physique Iv 12, 1-5.

Cugier, P., Billen, G., Guillaud, J.F., Garnier, J., Menesguen, A., 2005a. Modelling the eutrophication of the Seine Bight (France) under historical, present et future riverine nutrient loading. Journal of Hydrology 304, 381-396.

Cugier, P., Menesguen, A., Guillaud, J.F., 2005b. Three-dimensional (3D) ecological modelling of the Bay of Seine (English Channel, France). Journal of Sea Research 54, 104-124.

Daniel, A., Soudant, D., 2012. Influence de la fréquence et de la période d'échantillonnage sur la classification des indicateurs physico-chimiques de la DCE. Rapport final. Rapport Ifremer.

Davidson, K., Fehling, J., 2006. Modelling the influence of silicon et phosphorus limitation on the growth et toxicity of Pseudo-nitzschia seriata. African Journal of Marine Science 28, 357-360.

Davidson, K., Gowen, R.J., Harrison, P.J., Fleming, L.E., Hoagland, P., Moschonas, G., 2014. Anthropogenic nutrients et harmful algae in coastal waters. Journal of Environmental Management 146, 206-216.

Davidson, K., Gowen, R.J., Tett, P., Bresnan, E., Harrison, P.J., McKinney, A., Milligan, S., Mills, D.K., Silke, J., Crooks, A.M., 2012. Harmful algal blooms: How strong is the evidence that nutrient ratios et forms influence their occurrence? Estuarine Coastal et Shelf Science 115, 399-413.

Davidson, K., Gurney, W.S.C., 1999. An investigation of non-steady-state algal growth. II. Mathematical modelling of co-nutrient-limited algal growth. Journal of Plankton Research 21, 839-858.

Davidson, K., Wood, G., John, E.H., Flynn, K.J., 1999. An investigation of non-steady-state algal growth. I. An experimental model ecosystem. Journal of Plankton Research 21, 811-837.

De Jonge, V.N., Elliott, M., Orive, E., 2002. Causes, historical development, effects et future challenges of a common environmental problem: eutrophication. Hydrobiologia 475, 1-19.

Dedieu, K., Rabouille, C., Gilbert, F., Soetaert, K., Metzger, E., Simonucci, C., Jezequel, D., Prevot, F., Anschutz, P., Hulth, S., Ogier, S., Mesnage, V., 2007. Coupling of carbon, nitrogen et oxygen cycles in sediments from a Mediterranean lagoon: a seasonal perspective. Marine Ecology Progress Series 346, 45-59.

Degobbis, D., 1989. Increased Eutrophication Of The Northern Adriatic Sea - 2nd Act. Marine Pollution Bulletin 20, 452-457.

Degroot, W.T., 1983. Modeling The Multiple Nutrient Limitation Of Algal Growth. Ecological Modelling 18, 99-119.

Delmas, D. Siano, R. 2014. Acquisition de données complémentaires aux dénombrements, avec les techniques d'analyses pigmentaires et de diversité génétique. Etat d'avancement et premiers résultats. Ation 3 Indice Composition. rapport Onema/Ifremer. 30pp.

Descamps-Julien, B., Gonzalez, A., 2005. Stable coexistence in a fluctuating environment: An experimental demonstration. Ecology 86, 2815-2824.

Deslous-Paoli, J.M., Souchu, P., Mazouni, N., Juge, C., Dagault, F., 1998. Relationship between environment et resources: impact of shellfish farming on a Mediterranean lagoon (Thau, France). Oceanologica Acta 21, 831-843.

Desmit X., Lacroix G., Thieu V., Ménesguen A., Dulière V., Campuzano F., Billen G., Neves R., Lancelot C., Gypens N., Dussauze M., Garnier J., Silvestre M., Passy P., Lassaletta L., Guittard G., Théry S., Garcia C., Pinto L., Sobrinho J., Mateus M., Ascione Kenov I., 2015. EMOSEM Final Report - Ecosystem Models as Support to Eutrophication Management In the North Atlantic Ocean. http://archimer.ifremer.fr/ doc/00292/40301/, p. 174.

Di Toro, D.M., O'Connor, J., D., Thomann, R.V., 1971. A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento San Joaquin Delta. *Adv. Chem. Ser.*, pp. *1*31-180.

Diaz, P.A., Reguera, B., Ruiz-Villarreal, M., Pazos, Y., Velo-Suarez, L., Berger, H., Sourisseau, M., 2013. Climate Variability et Oceanographic Settings Associated with Interannual Variability in the Initiation of Dinophysis acuminata Blooms. Marine Drugs 11, 2964-2981.

Diaz, R.J., Rosenberg, R., 2008. Spreading dead zones et consequences for marine ecosystems. Science 321, 926-929.

Ditoro, D.M., 1975. Combining Chemical-Equilibrium Et Phytoplankton Models - General Methodology. Abstracts of Papers of the American Chemical Society, 28-29.

Doney, S.C., 2006. Oceanography - Plankton in a warmer world. Nature 444, 695-696.

Downing, J.A., Osenberg, C.W., Sarnelle, O., 1999. Meta-analysis of marine nutrient-enrichment experiments: Variation in the magnitude of nutrient limitation. Ecology 80, 1157-1167.

Droop, M.R., 1968. Vitamin B 12 et marine ecology. IV. The kinetics of uptake, growth et inhibition in Monochrysis lutheri. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, pp. 689-733.

Droop, M.R., 1983. 25 YEARS OF ALGAL GROWTH-KINETICS - A PERSONAL VIEW. Botanica Marina 26, 99-112.

Dugdale, R., 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification et significance. *Limnol. Oceanogr*, pp. 685-695.

Dugdale, R.C., Goering, J.J., 1967. Uptake of new et regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology et oceanography*, pp. 196-206.

Dussauze, M., Menesguen, A., 2008. Simulation de l'effet sur l'eutrophisation côtière bretonne de 3 scénarios de réduction des teneurs en nitrate et phosphate de chaque bassin versant breton et de la Loire. http://archimer.ifremer.fr/doc/00097/20804/, p. 16 pp.

Dutkiewicz, S., Follows, M.J., Bragg, J.G., 2009. Modeling the coupling of ocean ecology et biogeochemistry. Global Biogeochemical Cycles 23.

Ebenhoh, W., Baretta-Bekker, J.G., Baretta, J.W., 1997. The primary production module in the marine ecosystem model ERSEM II, with emphasis on the light forcing. Journal of Sea Research 38, 173-193.

Edwards, K.F., Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2013. Functional traits explain phytoplankton responses to environmental gradients across lakes of the United States. Ecology 94, 1626-1635.

Edwards, K.F., Thomas, M.K., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2012. Allometric scaling et taxonomic variation in nutrient utilization traits et maximum growth rate of phytoplankton. Limnology et Oceanography 57, 554-566.

Edwards, M., Johns, D.G., Leterme, S.C., Svendsen, E., Richardson, A.J., 2006. Regional climate change et harmful algal blooms in the northeast Atlantic. Limnology et Oceanography 51, 820-829.

Edwards, M., Richardson, A.J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology et trophic mismatch. Nature 430, 881-884.

Elmgren, R., 1989. Mans Impact On The Ecosystem Of The Baltic Sea - Energy Flows Today Et At The Turn Of The Century. Ambio 18, 326-332.

Eppley, R.W., 1972. Temperature et phytoplankton growth in the sea. *Fisheries Bull*etin, pp. 1063-1085.

Eppley, R.W., Peterson, B.J., 1979. Particulate Organic-Matter Flux Et Planktonic New Production In The Deep Ocean. Nature 282, 677-680.

Erard-Le Denn, E., Chretiennot-Dinet, M.J., Probert, I., 2000. First report of parasitism on the toxic dinoflagellate Alexandrium minutum Halim. Estuarine Coastal et Shelf Science 50, 109-113.

Falkowski, P.G., Barber, R.T., Smetacek, V., 1998. Biogeochemical controls et feedbacks on ocean primary production. Science 281, 200-206.

Falkowski, P.G., Hopkins, T.S., Walsh, J.J., 1980. An Analysis Of Factors Affecting Oxygen Depletion In The New-York BighT. Journal of Marine Research 38, 479-506.

Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., McKelvie, S.M., 1990. A Nitrogen-Based Model Of Plankton Dynamics In The Oceanic Mixed Layer. Journal of Marine Research 48, 591-639.

Fauchot, J., Saucier, F.J., Levasseur, M., Roy, S., Zakardjian, B., 2008. Wind-driven river plume dynamics et toxic Alexandrium tamarense blooms in the St. Lawrence estuary (Canada): A modeling study. Harmful Algae 7, 214-227.

Fehling, J., Davidson, K., Bolch, C.J., Bates, S.S., 2004. Growth et domoic acid production by Pseudo-nitzschia seriata (Bacillariophyceae) under phosphate et silicate limitation. Journal of Phycology 40, 674-683.

Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial et oceanic components. Science 281, 237-240.

Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, A., Rees, T.A.V., Raven, J.A., 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size et elemental stoichiometry. Journal of Plankton Research 32, 119-137.

Fleming, H., R., 1940. The composition of plankton et units for reporting populationand production. P*roc. Sixth Pac. Sci. Cong. Calif,* 1*939*, pp. 535-540.

Flynn, K.J., 2008. Use, abuse, misconceptions et insights from quota models - The Droop cell quota model 40 years on, in: Gibson, R.N., Atkinson, R.J.A., Gordon, J.D.M. (Eds.), Oceanography et Marine Biology: an Annual Review, Vol 46, pp. 1-23.

Follows, M.J., Dutkiewicz, S., 2011. Modeling Diverse Communities of Marine Microbes. Annual Review of Marine Science, Vol 3 3, 427-451.

Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S.W., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. Science 315, 1843-1846.

Franks, P.J.S., 1997. Models of harmful algal blooms. Limnology et Oceanography 42, 1273-1282.

Franks, P.J.S., 2001. Phytoplankton blooms in a fluctuating environment: the roles of plankton response time scales et grazing. Journal of Plankton Research 23, 1433-1441.

Fransz, H.G., Mommaerts, J.P., Radach, G., 1991. Ecological Modeling Of The North-Sea. Netherlands Journal Of Sea Research 28, 67-140.

Fu, F.X., Tatters, A.O., Hutchins, D.A., 2012. Global change et the future of harmful algal blooms in the ocean. Marine Ecology Progress Series 470, 207-233.

Gaulke, A.K., Wetz, M.S., Paerl, H.W., 2010. Picophytoplankton: A major contributor to planktonic biomass et primary production in a eutrophic, river-dominated estuary. Estuarine Coastal et Shelf Science 90, 45-54.

Gebuhr, C., Wiltshire, K.H., Aberle, N., van Beusekom, J.E.E., Gerdts, G., 2009. Influence of nutrients, temperature, light et salinity on the occurrence of Paralia sulcata at Helgoland Roads, North Sea. Aquatic Biology 7, 185-197.

Geider, R.J., MacIntyre, H.L., Kana, T.M., 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, et temperature. Limnology et Oceanography 43, 679-694.

Genovesi, B., Laabir, M., Masseret, E., Collos, Y., Vaquer, A., Grzebyk, D., 2009. Dormancy et germination features in resting cysts of Alexandrium tamarense species complex (Dinophyceae) can facilitate bloom formation in a shallow lagoon (Thau, southern France). Journal of Plankton Research 31, 1209-1224.

Glibert, P.M., Allen, J.I., Bouwman, A.F., Brown, C.W., Flynn, K.J., Lewitus, A.J., Madden, C.J., 2010. Modeling of HABs et eutrophication Status, advances, challenges. Journal of Marine Systems 83, 262-275.

Glibert, P.M., Biggs, D.C., McCarthy, J.J., 1982. Utilization Of Ammonium Et Nitrate During Austral Summer In The Scotia Sea. Deep-Sea Research Part A-Oceanographic Research Papers 29, 837-850.

Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2011. Harmful algal blooms et eutrophication: "strategies" for nutrient uptake et growth outside the Redfield comfort zone. Chinese Journal of Oceanology et Limnology 29, 724-738.

Glibert, P.M., Mayorga, E., Seitzinger, S., 2008. Prorocentrum minimum tracks anthropogenic nitrogen et phosphorus inputs. on a global basis: Application of spatially explicit nutrient export models. Harmful Algae 8, 33-38.

Goebel, N.L., Edwards, C.A., Zehr, J.P., Follows, M.J., Morgan, S.G., 2013. Modeled phytoplankton diversity et productivity in the California Current System. Ecological Modelling 264, 37-47.

Gohin, F., Saulquin, B., Bryere, P., 2010. Atlas de la Température, de la concentration en Chlorophylle et de la Turbidité de surface du plateau continental français et de ses abords de l'Ouest européen. Ifremer. http://archimer.ifremer.fr/doc/00057/16840/.

Goldman, J.C., Carpenter, E.J., 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. . *Limnology et Oceanography*, pp. 756-766.

Graneli, E., 1987. Nutrient Limitation Of Phytoplankton Biomass In A Brackish Water Bay Highly Influenced By River Discharge. Estuarine Coastal et Shelf Science 25, 555-565.

Graneli, E., Weberg, M., Salomon, P.S., 2008. Harmful algal blooms of allelopathic microalgal species: The role of eutrophication. Harmful Algae 8, 94-102.

Grenz, C., Cloern, J.E., Hager, S.W., Cole, B.E., 2000. Dynamics of nutrient cycling et related benthic nutrient et oxygen fluxes during a spring phytoplankton bloom in South San Francisco Bay (USA). Marine Ecology Progress Series 197, 67-80.

Grover, J.P., 1991. Resource Competition In A Variable Environment - Phytoplankton Growing According To The Variable-Internal-Stores Model. American Naturalist 138, 811-835.

Grover, J.P., 1992. Constant-Yield Et Variable-Yield Models Of Population-Growth - Responses To Environmental Variability Et Implications For Competition. Journal of Theoretical Biology 158, 409-428.

Grover, J.P., 1997. Resource competition. Springer Science & Business Media.

Guillaud, J.F., Andrieux, F., Menesguen, A., 2000. Biogeochemical modelling in the Bay of Seine (France): an improvement by introducing phosphorus in nutrient cycles. Journal of Marine Systems 25, 369-386.

Guillaud, J.F., Menesguen, A., 1998. Modelling over twenty years (1976-1995) of the phytoplanktonic production in the Bay of Seine. Oceanologica Acta 21, 887-906.

Guinder, V., Molinero, J.C., 2013. Climate change effects on marine phytoplankton., CRC Press. ed. *Marine Ecology in a Changing World*Marine Ecology in a Changing World, pp. pp. 68-90.

Guinder, V.A., Popovich, C.A., Molinero, J.C., Perillo, G.M.E., 2010. Long-term changes in phytoplankton phenology et community structure in the Bahia Blanca Estuary, Argentina. Marine Biology 157, 2703-2716.

Gypens, N., Lacroix, G., Lancelot, C., 2007. Causes of variability in diatom et Phaeocystis blooms in Belgian coastal waters between 1989 et 2003: A model study. Journal of Sea Research 57, 19-35.

Hai, D.N., Lam, N.N., Dippner, J.W., 2010. Development of Phaeocystis globosa blooms in the upwelling waters of the South Central coast of Viet Nam. Journal of Marine Systems 83, 253-261.

Hallegraeff, G.M., 1993. A Review Of Harmful Algal Blooms Et Their Apparent Global Increase. Phycologia 32, 79-99.

Hamon, P.Y., Vercelli, C., Pichot, Y., Lagarde, F., Le Gall, P., Oheix, J., 2003. Les malaïgues de l'étang de Thau. Tome 1. Description des malaïgues. Moyens de lutte, recommandations. http://archimer.ifremer.fr/doc/00038/14951/.

Harzallah, A., Chapelle, A., 2002. Contribution of climate variability to occurrences of anoxic crises 'malaigues' in the Thau lagoon (southern France). Oceanologica Acta 25, 79-86.

Hawkins, S.J., Southward, A.J., Genner, M.J., 2003. Detection of environmental change in a marine ecosystem - evidence from the western English Channel. Science of the Total Environment 310, 245-256.

Heisler, J., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Anderson, D.M., Cochlan, W., Dennison, W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A., Humphries, E., Lewitus, A., Magnien, R., Marshall, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., Suddleson, M., 2008. Eutrophication et harmful algal blooms: A scientific consensus. Harmful Algae 8, 3-13.

Hernandez-Farinas, T., Bacher, C., 2015. Biodiversité du phytoplancton : réponses aux changements environnementaux dans les zones côtières, ISTE éditions ed. Collection Mer et Océans, A. Monaco et P. Prouzet (eds), pp. 43-98.

Holling, C., S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics 4, 1-23.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75, 3-35.

Huertas, I.E., Rouco, M., Lopez-Rodas, V., Costas, E., 2011. Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 278, 3534-3543.

Huret, M., Gohin, F., Delmas, D., Lunven, M., Garcon, V., 2007. Use of SeaWiFS data for light availability et parameter estimation of a phytoplankton production model of the Bay of Biscay. Journal of Marine Systems 65, 509-531.

Huret, M., Petitgas, P., Woillez, M., 2010. Dispersal kernels et their drivers captured with a hydrodynamic model et spatial indices: a case study on anchovy (Engraulis encrasicolus) early life stages in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*Progress in Oceanography, pp. 6-17.

Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. The American Naturalist, pp. 137-145.

Ianora, A., Bentley, M.G., Caldwell, G.S., Casotti, R., Cembella, A.D., Engstrom-Ost, J., Halsband, C., Sonnenschein, E., Legrand, C., Llewellyn, C.A., Paldaviciene, A., Pilkaityte, R., Pohnert, G., Razinkovas, A., Romano, G., Tillmann, U., Vaiciute, D., 2011. The Relevance of Marine Chemical Ecology to Plankton et Ecosystem Function: An Emerging Field. Marine Drugs 9, 1625-1648.

IPCC, 2014. Climate change 2014. Synthesis. Report. Contribution of working groups I, II et III to the Fith Assesment Report of the Intergovernmental Pannel on Climate Change. R. K. Pachauri et L.A. Meyer (eds.), p. 151 pp.

Jacques G., S.B., 2008. *Les puits de carbone*. Lavoisier.

Jassby, A.D., Platt, T., 1976. Mathematical Formulation Of Relationship Between Photosynthesis Et Light For Phytoplankton. Limnology et Oceanography 21, 540-547.

Jax, K., 2005. Function et "functioning" in ecology: what does it mean? Oikos 111, 641-648.

Jiang, Z.B., Liu, J.J., Chen, J.F., Chen, Q.Z., Yan, X.J., Xuan, J.L., Zeng, J.N., 2014. Responses of summer phytoplankton community to drastic environmental changes in the Changjiang (Yangtze River) estuary during the past 50 years. Water Research 54, 1-11.

Jones, H., 1997. A classification of mixotrophic protists based on their behaviour. *Freshwater Biology*, pp. 35-43.

Kelble, C.R., 2013. Low Salinity Predation Refugia Could Cause HAB Initiation. Journal of Phycology 49, 18-19.

Kemp, W.M., Sampou, P.A., Garber, J., Tuttle, J., Boynton, W.R., 1992. Seasonal Depletion Of Oxygen From Bottom Waters Of Chesapeake Bay - Roles Of Benthic Et Planktonic Respiration Et Physical Exchange Processes. Marine Ecology Progress Series 85, 137-152.

Kennett, D.M., Hargraves, P.E., 1985. Benthic Diatoms Et Sulfide Fluctuations - Upper Basin Of Pettaquamscutt River, Rhode-Island. Estuarine Coastal et Shelf Science 21, 577-586.

Kirkpatrick, B., Kohler, K., Byrne, M., Fleming, L.E., Scheller, K., Reich, A., Hitchcock, G., Kirkpatrick, G., Ullmann, S., Hoagland, P., 2014. Human responses to Florida red tides: Policy awareness et adherence to local fertilizer ordinances. Science of the Total Environment 493, 898-909.

Kishi, M., Ikeda, S., 1986. Population-Dynamics Of Red Tide Organisms In Eutrophicated Coastal Waters - Numerical Experiment Of Phytoplankton Bloom In The East Seto Inland Sea, Japan. Ecological Modelling 31, 145-174.

Kremer, H.H., Le Tissier, M., Burbridge, P.R., Taulae-Mcmanus, L., Rabalais, N., Parslow, J., Crossland, C., Young, B., 2005. LOICZ. Science Pplan et Implementation Strategy. IGBP.

Labry, C., Denn, E.E.L., Chapelle, A., Fauchot, J., Youenou, A., Crassous, M.P., Le Grand, J., Lorgeoux, B., 2008. Competition for phosphorus between two dinoflagellates: A toxic Alexandrium minutum et a non-toxic Heterocapsa triquetra. Journal of Experimental Marine Biology et Ecology 358, 124-135.

Labry, C., Herbland, A., Delmas, D., 2002. The role of phosphorus on planktonic production of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. Journal of Plankton Research 24, 97-117.

Lacroix, G., Ruddick, K., Gypens, N., Lancelot, C., 2007. Modelling the relative impact of rivers (Scheldt/Rhine/Seine) et Western Channel waters on the nutrient et diatoms/Phaeocystis distributions in Belgian waters (Southern North Sea). Continental Shelf Research 27, 1422-1446.

Lancelot, C., Spitz, Y., Gypens, N., Ruddick, K., Becquevort, S., Rousseau, V., Lacroix, G., Billen, G., 2005. Modelling diatom et Phaeocystis blooms et nutrient cycles in the Southern Bight of the North Sea: the MIRO model. Marine Ecology Progress Series 289, 63-78.

Landry, M.R., Barber, R.T., Bidigare, R.R., Chai, F., Coale, K.H., Dam, H.G., Lewis, M.R., Lindley, S.T., McCarthy, J.J., Roman, M.R., Stoecker, D.K., Verity, P.G., White, J.R., 1997. Iron et grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis. Limnology et Oceanography 42, 405-418.

Lazure, P., 1992. Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique tridimensionnel. *Vie et Milieu*, pp. 137-145.

Lazure, P., Jegou, A.M., 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire et Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. Oceanologica Acta 21, 165-177.

Lazure, P., Salomon, J.C., 1991. Coupled 2-D Et 3-D Modeling Of Coastal Hydrodynamics. Oceanologica Acta 14, 173-180.

Le Corre, P., Tréguer, P., 1976. Contribution a l'étude des sels nutritifs et de la matière organique dissoute dans l'eau de mer: caracteristiques chimiques du Golfe de Gacogne et des upwellings côtièrs de l'Afrique du Nord-Ouest. Université de Bretagne Occidentale., p. 490 p.

Le Gland, G., 2014. Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique. http://archimer.ifremer.fr/doc/00209/32004/.

le Guennec, V., 2015. Compétition interspécifique et efflorescences d'*Alexandrium minutum* en rade de Brest: approche par modélisation.Compétition interspécifique et efflorescences d'Alexandrium minutum en rade de Brest: approche par modélisation. thèse Ifremer.

Leflaive, J., Ten-Hage, L., 2007. Algal et cyanobacterial secondary metabolites in freshwaters: a comparison of allelopathic compounds et toxins. Freshwater Biology 52, 199-214.

Legovic, T., Cruzado, A., 1997. A model of phytoplankton growth on multiple nutrients based on the Michaelis-Menten-Monod uptake, Droop's growth et Liebig's law. Ecological Modelling 99, 19-31.

Lehman, J.T., Botkin, D.B., Likens, G.E., 1975. Assumptions Et Rationales Of A Computer Model Of Phytoplankton Population-Dynamics. Limnology et Oceanography 20, 343-364.

Lelong, A., Hegaret, H., Soudant, P., Bates, S.S., 2012. Pseudo-nitzschia (Bacillariophyceae) species, domoic acid et amnesic shellfish poisoning: revisiting previous paradigms. Phycologia 51, 168-216.

Lenhart, H.J., Mills, D.K., Baretta-Bekker, H., van Leeuwen, S.M., van der Molen, J., Baretta, J.W., Blaas, M., Desmit, X., Kuhn, W., Lacroix, G., Los, H.J., Menesguen, A., Neves, R., Proctor, R., Ruardij, P., Skogen, M.D., Vanhoutte-Brunier, A., Villars, M.T., Wakelin, S.L., 2010. Predicting the consequences of nutrient reduction on the eutrophication status of the North Sea. Journal of Marine Systems 81, 148-170.

LePape, O., Menesguen, A., 1997. Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. Journal of Marine Systems 12, 171-186.

Leterme, S.C., Edwards, M., Seuront, L., Attrill, M.J., Reid, P.C., John, A.W.G., 2005. Decadal basin-scale changes in diatoms, dinoflagellates, et phytoplankton color across the North Atlantic. Limnology et Oceanography 50, 1244-1253.

Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Locarnini, R.A., Garcia, H.E., Mishonov, A.V., 2009. Global ocean heat content 1955-2008 in light of recently revealed instrumentation problems. Geophysical Research Letters 36.

Li, W.K.W., 1994. Primary Production Of Prochlorophytes, Cyanobacteria, Et Eukaryotic Ultraphytoplankton - Measurements From Flow Cytometric Sorting. Limnology et Oceanography 39, 169-175.

Liebscher, G., 1895. Untersuchungen über die Bestimmung des Düngerbedürfnisses der Ackerböden und Kulturpflanzen. *Journal für Landwirtschaft*, pp. 49-125.

Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. Annual Review of Ecology Evolution et Systematics 39, 615-639.

Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M., Falkowski, P.G., 2007. The role of functional traits et trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. Ecology Letters 10, 1170-1181.

Litchman, E., Pinto, P.D., Klausmeier, C.A., Thomas, M.K., Yoshiyama, K., 2010. Linking traits to species diversity et community structure in phytoplankton. Hydrobiologia 653, 15-28.

Liu, J., Zang, J.Y., Zhao, C.Y., Yu, Z.G., Xu, B.C., Li, J.X., Ran, X.B., 2016. Phosphorus speciation, transformation, et preservation in the coastal area of Rushan Bay. Science of the Total Environment 565, 258-270.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Ecology - Biodiversity et ecosystem functioning: Current knowledge et future challenges. Science 294, 804-808.

Luo, X.S., Tang, A.H., Shi, K., Wu, L.H., Li, W.Q., Shi, W.Q., Shi, X.K., Erisman, J.W., Zhang, F.S., Liu, X.J., 2014. Chinese coastal seas are facing heavy atmospheric nitrogen deposition. Environmental Research Letters 9.

MacIsaac, J.J., Dugdale, R.C., 1972. Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. Deep Sea Research et Oceanographic Abstracts, pp. 209-232.

Malone, T.C., 1971. The relative importance of nannoplankton et netplankton as primary producers in tropical oceanic et neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr*, pp. 633-639.

Malone, T.C., 1975. Environmental-Control Of Phytoplankton Cell-Size. Limnology et Oceanography 20, 490-490.

Malone, T.C., 1980. Size-fractionated primary productivity of marine phytoplankton. In *Primary productivity in the sea*. Springer US., pp. 301-319.

Maranon, E., Cermeno, P., Lopez-Sandoval, D.C., Rodriguez-Ramos, T., Sobrino, C., Huete-Ortega, M., Blanco, J.M., Rodriguez, J., 2013. Unimodal size scaling of phytoplankton growth et the size dependence of nutrient uptake et use. Ecology Letters 16, 371-379.

Margalef, R., 1978. LIFE-FORMS OF PHYTOPLANKTON AS SURVIVAL ALTERNATIVES IN AN UNSTABLE ENVIRONMENT. Oceanologica Acta 1, 493-509.

Marinov, I., Doney, S.C., Lima, I.D., 2010. Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century: partitioning the effects of nutrients, temperature et light. Biogeosciences 7, 3941-3959.

Marquis, E., Niquil, N., Delmas, D., Hartmann, H.J., Bonnet, D., Carlotti, F., Herbland, A., Labry, C., Sautour, B., Laborde, P., Vezina, A., Dupuy, C., 2007. Inverse analysis of the planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development on the continental shelf of the Bay of Biscay, French coast. Estuarine Coastal et Shelf Science 73, 223-235.

Martin, J.L., Hanke, A.R., LeGresley, M.M., 2009. Long term phytoplankton monitoring, including harmful algal blooms, in the Bay of Fundy, eastern Canada. Journal of Sea Research 61, 76-83.

Mazouni, N., 2004. Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Than, France). Marine Ecology Progress Series 276, 103-113.

Mazouni, N., Gaertner, J.C., Deslous-Paoli, J.M., 1998. Influence of oyster culture on water column characteristics in a coastal lagoon (Thau, France). Hydrobiologia 374, 149-156.

McCarthy, J.J., 1981. The Kinetics Of Nutrient Utilization. Canadian Bulletin of Fisheries et Aquatic Sciences, 211-233.

McGillicuddy, D.J., Anderson, D.M., Lynch, D.R., Townsend, D.W., 2005. Mechanisms regulating large-scale seasonal fluctuations in Alexandrium fundyense populations in the Gulf of Maine: Results from a physical-biological model. Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography 52, 2698-2714.

Ménesguen, A., Aminot, A., Belin, C., Chapelle, A., Guillaud, J.F., Joanny, M., Lefebvre, A., Merceron, M., Piriou, J.Y., Souchu, P., 2001a. L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France. http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/22/, p. 64.

Ménesguen, A., Cugier, P., Loyer, S., Vanhoutte-Brunier, A., Hoch, T., Guillaud, J.F., Gohin, F., 2007. Two- or three-layered box-models versus fine 3D models for coastal ecological modelling? A comparative study in the English Channel (Western Europe). Journal of Marine Systems 64, 47-65.

Ménesguen, A., Dussauze, M., 2015. Détermination des bassins récepteurs marins des principaux fleuves français de la façade Manche-Atlantique, et de leurs rôles respectifs dans l'eutrophisation phyto-planctonique des masses d'eau DCE et des sous-régions DCSMM. Phase 1 (2013) : Calcul

de scénarios optimaux à partir des " bassins récepteurs". Phase 2 (2014) : Simulation de scénarios imposés et des scénarios optimaux. http://archimer.ifremer.fr/doc/00333/44422/.

Ménesguen, A., Dussauze, M., Lecornu, F., Dumas, F., B., T., 2014. Operational modelling of nutrients et phytoplancton in the bay of biscay et english channel., Open Access version : http://archimer.ifremer.fr/doc/00197/30797/ ed. *Mercator Ocean - Quarterly Newsletter*, pp. 87-93.

Ménesguen, A., Hoch, T., 1997. Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English channel .1. Role of thermohaline stratification. Marine Ecology Progress Series 146, 173-188.

Ménesguen, A., 2014. Eutrophisation du milieu marin, Editions ISTE, Londres ed. A. Monaco et P. Prouzet (Eds).

Merceron, M., 1989. Baie de Vilaine : juillet 1982 mortalité massive de poissons l'analyse des causes et des mécanismes du phénomène, les propositions d'actions. *Equinoxe*, 21, 4-9. Open Access version : http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2833/.

Mesnage, V., Ogier, S., Bally, G., Disnar, J.R., Lottier, N., Dedieu, K., Rabouille, C., Copard, Y., 2007. Nutrient dynamics at the sediment-water interface in a Mediterranean lagoon (Thau, France): Influence of biodeposition by shellfish farming activities. Marine Environmental Research 63, 257-277.

Mesnage, V., Picot, B., 1995. The Distribution Of Phosphate In Sediments Et Its Relation With Eutrophication Of A Mediterranean Coastal Lagoon. Hydrobiologia 297, 29-41.

Millet, B., 1989. Hydrodynamic Motions In The Bassin De Thau - Ecological Corroboration Of A Numerical-Model Of Circulation. Oceanologica Acta 12, 37-46.

Monod, J., 1950. La technique de culture continue: theorie et applications. Annales de l'Institut Pasteur, Paris, pp. 390-410.

Montagnes, D.J.S., Chambouvet, A., Guillou, L., Fenton, A., 2008. Responsibility of microzooplankton et parasite pressure for the demise of toxic dinoflagellate blooms. Aquatic Microbial Ecology 53, 211-225.

Nehring, S., 1998. Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea: biological indicators of climatic changes? Ices Journal of Marine Science 55, 818-823.

Nixon, S.W., 1995. Coastal Marine Eutrophication - A Definition, Social Causes, Et Future Concerns. Ophelia 41, 199-219.

Nixon, S.W., 2009. Eutrophication et the macroscope. Hydrobiologia 629, 5-19.

Not, F., del Campo, J., Balague, V., de Vargas, C., Massana, R., 2009. New Insights into the Diversity of Marine Picoeukaryotes. Plos One 4.

O'Connor, D.J., Dobbins, W.E., 1958. Meccanismo di Reaeration in corsi d'acqua naturali. *ASCE Transactions*ASCE Transactions.

O'Neil, J.M., Davis, T.W., Burford, M.A., Gobler, C.J., 2012. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication et climate change. Harmful Algae 14, 313-334.

Officer, C.B., Biggs, R.B., Taft, J.L., Cronin, L.E., Tyler, M.A., Boynton, W.R., 1984. Chesapeake Bay Anoxia - Origin, Development, Et Significance. Science 223, 22-27.

Oneill, R.V., Deangelis, D.L., Pastor, J.J., Jackson, B.J., Post, W.M., 1989. Multiple Nutrient Limitations In Ecological Models. Ecological Modelling 46, 147-163.

Pace, M.L., Glasser, J.E., Pomeroy, L.R., 1984. A Simulation Analysis Of Continental-Shelf Food Webs. Marine Biology 82, 47-63.

Pace, M.L., Knauer, G.A., Karl, D.M., Martin, J.H., 1987. Primary Production, New Production Et Vertical Flux In The Eastern Pacific-Ocean. Nature 325, 803-804.

Pagnotta, R., Puddu, A., 1990. Marine eutrophication in Italy: An overview of the problems. *Water Pollution Research Report*, pp. 115-126.

Parsons, M.L., Dortch, Q., Turner, R.E., 2002. Sedimentological evidence of an increase in Pseudo-nitzschia (Bacillariophyceae) abundance in response to coastal eutrophication. Limnology et Oceanography 47, 551-558.

Penard, C., 2009. Détection satellitaire et modélisation opérationnelle de la production végétale non-fixée dans la bande côtière bretonne / Remote sensing et operationnal modelling of non-fixed algal production on the French Brittany coastal shelf. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale. http://archimer.ifremer.fr/doc/00015/12603/.

Perruche, C., Rivière, P., Pondaven, P., Carton, X., 2010. Phytoplankton competition and coexistence Intrinsic ecosystem dynamics and impact of vrtical mixing. Journal of Marine Systems 81, 99-111.

Peterson, G., Allen, C.R., Holling; C.S., 1998. Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. Ecosystems 1, 6-18.

Philippart, C.J.M., Cadee, G.C., van Raaphorst, W., Riegman, R., 2000. Long-term phytoplankton-nutrient interactions in a shallow coastal sea: Algal community structure, nutrient budgets, et denitrification potential. Limnology et Oceanography 45, 131-144.

Phillips, G., Kelly, A., Pitt, J.A., Sanderson, R., Taylor, E., 2005. The recovery of a very shallow eutrophic lake, 20 years after the control of effluent derived phosphorus. Freshwater Biology 50, 1628-1638.

Pintner, I.J., Provasoli, L., 1968. Heterotrophy in subdued light of 3 Chrysochromulina species. . *Bull Misaki Mar Biol Inst Kyoto Univ*Bull Misaki Mar Biol Inst Kyoto Univ, pp. 25-31.

Platt, T., Gallegos, C.L., Harrison, W.G., 1980. PHOTOINHIBITION OF PHOTOSYNTHESIS IN NATURAL ASSEMBLAGES OF MARINE-PHYTOPLANKTON. Journal of Marine Research 38, 687-701.

Plus, M., Chapelle, A., Lazure, P., Auby, I., Levavasseur, G., Verlaque, M., Belsher, T., Deslous-Paoli, J.M., Zaldivar, J.M., Murray, C.N., 2003. Modelling of oxygen et nitrogen cycling as a function of macrophyte community in the Thau lagoon. Continental Shelf Research 23, 1877-1898.

Plus, M., La Jeunesse, I., Bouraoui, F., Zaldivar, J.M., Chapelle, A., Lazure, P., 2006. Modelling water discharges et nitrogen inputs into a Mediterranean lagoon - Impact on the primary production. Ecological Modelling 193, 69-89.

Poggiale, J.C., Baklouti, M., Queguiner, B., Kooijman, S., 2010. How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton-zooplankton interactions. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 365, 3495-3507.

Pugnetti, A., Viaroli, P., Ferrari, I., 1992. Processes leading to dystrophy in a Po River Delta lagoon (Sacca di Goro): phytoplankton-macroalgae interactions. *Science of the total environment*Science of the total environment, pp. 445-456.

Queguiner, B., 1988. Synthèse scientifique du programme annuel 1983 - 1988 de la Commission quadripartite chargée de l'aménagement halieutique et de la protection hydrobiologique de la baie de Quiberon - Vilaine., p. 134 pp.

Radach, G., Berg, J., Hagmeier, E., 1990. Long-Term Changes Of The Annual Cycles Of Meteorological, Hydrographic, Nutrient Et Phytoplankton Time-Series At Helgoland Et At Lv Elbe 1 In The German Bight. Continental Shelf Research 10, 305-328.

Raine, R., 2014. A review of the biophysical interactions relevant to the promotion of HABs in stratified systems: The case study of Ireland. Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography 101, 21-31.

Raine, R., McDermott, G., Silke, J., Lyons, K., Nolan, G., Cusack, C., 2010. A simple short range model for the prediction of harmful algal events in the bays of southwestern Ireland. Journal of Marine Systems 83, 150-157.

Raven, J.A., 1997. Phagotrophy in phototrophs. Limnology et Oceanography 42, 198-205.

Raven, J.A., Beardall, J., 1981. Respiration et photorespiration. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci*, pp. 55-82.

Redfield, A.C., 1934. *On the proportions of organic derivatives in sea water et their relation to the composition of plankton*. James Johnstone memorial volume: University Press of Liverpool., pp. 176-192.

Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American scientist*, pp. 230A-221.

Reguera, B., Velo-Suarez, L., Raine, R., Park, M.G., 2012. Harmful Dinophysis species: A review. Harmful Algae 14, 87-106.

Richardson, A.J., Schoeman, D.S., 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. Science 305, 1609-1612.

Richardson, T.L., Jackson, G.A., 2007. Small phytoplankton et carbon export from the surface ocean. Science 315, 838-840.

Riley, G.A., 1946. Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. <*span lang*="EN-US" style="font-size:11.0pt;font-family:

"Times New Roman","serif";mso-fareast-font-family:"Times New Roman";mso-ansi-language:

EN-US;mso-fareast-language:FR;mso-bidi-language:AR-SA">J. mar. ResJ. mar. Res, pp. 54-12.

Riley, G.A., 1975. Transparency-Chlorophyll Relations. Limnology et Oceanography 20, 150-152.

Rivière, P. Pondaven, P.,2006. Phyoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in e frontal oceanic region. Journal of Marine Systems 60, 345-364.

Roden, E.E., Tuttle, J.H., 1992. Sulfide Release From Estuarine Sediments Underlying Anoxic Bottom Water. Limnology et Oceanography 37, 725-738.

Rolinski, S., Horn, H., Petzoldt, T., Paul, L., 2007. Identifying cardinal dates in phytoplankton time series to enable the analysis of long-term trends. Oecologia 153, 997-1008.

Rosenberg, R., 1985. Eutrophication - The Future Marine Coastal Nuisance. Marine Pollution Bulletin 16, 227-231.

Rossignolstrick, M., 1985. A Marine Anoxic Event On The Brittany Coast, July 1982. Journal of Coastal Research 1, 11-20.

Ruardij, P., Vanraaphorst, W., 1995. Benthic Nutrient Regeneration In The Ersem Ecosystem Model Of The North-Sea. Netherlands Journal of Sea Research 33, 453-483.

Ryther, J.H., 1969. Photosynthesis et fish production in the sea. The production of organic matter et its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *American Association for the Advancement of Science. Science*, pp. 72-76.

Ryther, J.H., Dunstan, W.M., 1971. Nitrogen, phosphorus, et eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, pp. 1008-1013.

Sanders, R.W., 1991. Mixotrophic Protists In Marine Et Fresh-Water Ecosystems. Journal of Protozoology 38, 76-81.

Sarmiento, J.L., Slater, R.D., Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., Toggweiler, J.R., Evans, G.T., 1993. A Seasonal 3-Dimensional Ecosystem Model Of Nitrogen Cycling In The North-Atlantic Euphotic Zone. Global Biogeochemical Cycles 7, 417-450.

Saulquin, B., Gohin, F., 2010. Mean seasonal cycle et evolution of the sea surface temperature from satellite et in situ data in the English Channel for the period 1986-2006. International Journal of Remote Sensing 31, 4069-4093.

Sauterey, B., Ward, B.A., Follows, M.J., Bowler, C., Claessen, D., 2015. When everything is not everywhere but species evolve: an alternative method to model adaptive properties of marine ecosystems. Journal of Plankton Research 37, 28-47.

Segar, D.A., Berberian, G.A., 1976. Oxygen depletion in the New York Bight apex: causes et consequences.

Seliger, H.H., Boggs, J.A., Biggley, W.H., 1985. Catastrophic Anoxia In The Chesapeake Bay In 1984. Science 228, 70-73.

Shi, H., Singh, A., 2003. Status et interconnections of selected environmental issues in the global coastal zones. Ambio 32, 145-152.

Siegel, D.A., Doney, S.C., Yoder, J.A., 2002. The North Atlantic spring phytoplankton bloom et Sverdrup's critical depth hypothesis. Science 296, 730-733.

Siegel, D.A., Franz, B.A., 2010. OCEANOGRAPHY Century of phytoplankton change. Nature 466, 569-+.

Simon, N., Cras, A.L., Foulon, E., Lemee, R., 2009. Diversity et evolution of marine phytoplankton. Comptes Rendus Biologies 332, 159-170.

Slomp, C.P., Epping, E.H.G., Helder, W., VanRaaphorst, W., 1996. A key role for iron-bound phosphorus in authigenic apatite formation in North Atlantic continental platform sediments. Journal of Marine Research 54, 1179-1205.

Smayda, T.J., 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology et general relevance to phytoplankton blooms in the sea. Limnology et Oceanography 42, 1137-1153.

Smayda, T.J., 2008. Complexity in the eutrophication-harmful algal bloom relationship, with comment on the importance of grazing. Harmful Algae 8, 140-151.

Smayda, T.J., Bienfang, P.K., 1983. Suspension properties of various phyletic groups of phytoplankton et tintinnids in an oligotrophic, subtropical system. *Marine Ecology*, pp. 289-300.

Smetacek, V.S., 1985. Role Of Sinking In Diatom Life-History Cycles - Ecological, Evolutionary Et Geological Significance. Marine Biology 84, 239-251.

Smil, V., 2000. Phosphorus in the environment: Natural flows et human interferences. Annual Review of Energy et the Environment 25, 53-88.

Soetaert, K., Middelburg, J.J., 2009. Modeling eutrophication et oligotrophication of shallow-water marine systems: the importance of sediments under stratified et well-mixed conditions. Hydrobiologia 629, 239-254.

Sommer, U., 1985. Comparison Between Steady-State Et Non-Steady State Competition - Experiments With Natural Phytoplankton. Limnology et Oceanography 30, 335-346.

Sommer, U., 1991. A Comparison Of The Droop Et The Monod Models Of Nutrient Limited Growth Applied To Natural-Populations Of Phytoplankton. Functional Ecology 5, 535-544.

Souchu, P., 2016. Cycle de l'azote dans les écosystèmes côtiers. Forçages anthropiques aux interfaces et conséquences sur les réseaux trophiques. Mémoire HDR, p. 122.

Souchu, P., Gasc, A., Collos, Y., Vaquer, A., Tournier, H., Bibent, B., Deslous-Paoli, J.M., 1998. Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France). Marine Ecology Progress Series 164, 135-146.

Sourisseau, M., Le Guennec, V., Le Gland, G., Plus, M., Chapelle, A., accepted. Understanding phytoplankton's ecological niche et phenology using trait-based models applied to toxic algae. Frontiers.

Steele, J.H., 1959. The quantitative ecology of marine phytoplankton. *Biological Reviews*. *Biological Reviews*, pp. 129-158.

Steele, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology et oceanography*, pp. 137-150.

Stengers, I., Drumm, T., 2013. *Une autre science est possible!: manifeste pour un ralentissement des sciences*Une autre science est possible!: manifeste pour un ralentissement des sciences, La Découverte ed.

Stoecker, D.K., 1998. Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists et some ecological et evolutionary implications. European Journal of Protistology 34, 281-290.

Stoecker, D.K., 1999. Mixotrophy among dinoflagellates. Journal of Eukaryotic Microbiology 46, 397-401.

Taft, J.L., Taylor, W.R., Hartwig, E.O., Loftus, R., 1980. Seasonal Oxygen Depletion In Chesapeake Bay. Estuaries 3, 242-247.

Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity et Ecosystem Functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, et Systematics, Vol 45 45, 471-493.

Tilman, D., Kilham, S.S., Kilham, P., 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology et Systematics*Annual Review of Ecology et Systematics, pp. 349-372.

Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T., 1997. Plant diversity et ecosystem productivity: Theoretical considerations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 94, 1857-1861.

Trainer, V.L., Bates, S.S., Lundholm, N., Thessen, A.E., Cochlan, W.P., Adams, N.G., Trick, C.G., 2012. Pseudo-nitzschia physiological ecology, phylogeny, toxicity, monitoring et impacts on ecosystem health. Harmful Algae 14, 271-300.

Turner, R.E., Schroeder, W.W., Wiseman, W.J., 1987. The Role Of Stratification In The Deoxygenation Of Mobile Bay Et Adjacent Shelf Bottom Waters. Estuaries 10, 13-19.

Van Dolah, F.M., 2000. Marine algal toxins: Origins, health effects, et their increased occurrence. Environmental Health Perspectives 108, 133-141.

Vasas, V., Lancelot, C., Rousseau, V., Jordan, F., 2007. Eutrophication et overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. Marine Ecology Progress Series 336, 1-14.

Verity, P.G., 2010. Expansion of potentially harmful algal taxa in a Georgia Estuary (USA). Harmful Algae 9, 144-152.

Vichi, M., Masina, S., Navarra, A., 2007a. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part II: Numerical simulations. Journal of Marine Systems 64, 110-134.

Vichi, M., Pinardi, N., Masina, S., 2007b. A generalized model of pelagic biogeochemistry.for the global ocean ecosystem. Part I: Theory. Journal of Marine Systems 64, 89-109.

Vinogradova, L.A., 1977. Experimental-Determination Of Gravitational Sinking Rate Of Marine Planktonic Algae. Okeanologiya 17, 694-699.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882-892.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science 277, 494-499.

Vollenweider, R.A., Marchetti, R., Viviani, R., 2013. Marine Coastal Eutrophication: Proceedings of an International Conference, Bologna,

Italy, 21-24 March 1990. Elsevier.

Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Follows, M.J., 2014. Modelling spatial et temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top-down et bottom-up controls. Journal of Plankton Research 36, 31-47.

Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Jahn, O., Follows, M.J., 2012. A size-structured food-web model for the global ocean. Limnology et Oceanography 57, 1877-1891.

Watanabe, M., 1983. The modelling of red tide blooms., Elsevier ed. S.E. Jorgensen (Ed). Application of ecological modelling in environmental management., pp. 421-453.

Watson, J.D., Crick, F.H., 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature*Nature, pp. 737-738.

Wells, M.L., Trainer, V.L., Smayda, T.J., Karlson, B.S.O., Trick, C.G., Kudela, R.M., Ishikawa, A., Bernard, S., Wulff, A., Anderson, D.M., Cochlan, W.P., 2015. Harmful algal blooms et climate change: Learning from the past et present to forecast the future. Harmful Algae 49, 68-93.

Winder, M., Sommer, U., 2012. Phytoplankton response to a changing climate. Hydrobiologia 698, 5-16.

Worden, A.Z., Nolan, J.K., Palenik, B., 2004. Assessing the dynamics et ecology of marine picophytoplankton: The importance of the eukaryotic component. Limnology et Oceanography 49, 168-179.

Wroblewski, J.S., 1977. Model Of Phytoplankton Plume Formation During Variable Oregon Upwelling. Journal of Marine Research 35, 357-394.

Yamamoto, T., Seike, T., 2003. Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate Alexandrium tamarense in Hiroshima Bay, Japan. II. Sensitivity to physical et biological parameters. Journal of Plankton Research 25, 63-81.

Yamamoto, T., Seike, T., Hashimoto, T., Tarutani, K., 2002. Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate Alexandrium Tamarense in Hiroshima Bay, Japan. Journal of Plankton Research 24, 33-47.

Yanagi, T., Yamamoto, T., Koizumi, Y., Ikeda, T., Kamizono, M., Tamori, H., 1995. A NUMERICAL-SIMULATION OF RED TIDE FORMATION. Journal of Marine Systems 6, 269-285.

Yin, K.D., Song, X.X., Liu, S., Kan, J.J., Qian, P.Y., 2008. Is inorganic nutrient enrichment a driving force for the formation of red tides? A case study of the dinoflagellate Scrippsiella trochoidea in an embayment. Harmful Algae 8, 54-59.

Zalasiewicz, J., Williams, M., Smith, A., Barry, T. L., Coe, A.L., Bown, P.R., .., Gregory, F.J., 2008. Are we now living in the Anthropocene? *Gsa Today*Gsa Today, pp. 4-8.

Zaldivar, J.M., Cattaneo, E., Plus, M., Murray, C.N., Giordani, G., Viaroli, P., 2003. Long-term simulation of main biogeochemical events in a coastal lagoon: Sacca Di Goro (Northern Adriatic Coast, Italy). Continental Shelf Research 23, 1847-1875.

Zubkov, M.V., Tarran, G.A., 2008. High bacterivory by the smallest phytoplankton in the North Atlantic Ocean. Nature 455, 224-U248.

Modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers. Application à l'eutrophisation et aux proliférations d'algues toxiques

Mémoire d'habilitation à diriger des recherches.

Annie Chapelle

Le phytoplancton, de par sa diversité et sa fonction de producteur primaire, est le support de l'ensemble des réseaux trophiques des eaux douces et marines. Il est aussi responsable de la production de la moitié de l'oxygène de notre atmosphère. Il participe à la productivité des écosystèmes côtiers et il témoigne également de leur dégradation. La modélisation numérique permet d'appréhender les multiples liens entre le phytoplancton et les autres composantes de l'écosystème côtier et de centrer le modèle sur les questions posées. Dans ce manuscrit sont abordés les principes de modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers, et les applications du modèle à l'étude de l'eutrophisation et des proliférations de phytoplancton toxique, dans un contexte de changements globaux. Il s'agit à la fois de demandes sociétales et d'enjeux forts de recherche.