

DINOFLAGELLÉS TOXIQUES SUR LES CÔTES FRANÇAISES PENDANT L'ÉTÉ 1983

## PERTURBATIONS DES ÉCOSYSTÈMES EN BAIE DE VILAINE ANALYSE DES SUCCESSIONS PHYTOPLANCTONIQUES PRÉCÉDANT L'APPARITION D'UN DINOFLAGELLÉ TOXIQUE

Marie-José PIERRE et Patrick LASSUS  
IFREMER - Centre de Nantes, B.P. 1049,  
44037 Nantes Cedex, France.

### *Abstract*

ECOSYSTEM PERTURBATIONS OF VILAINE BAY, ANALYSIS OF PHYTOPLANKTON SERIES PRECEDING TOXIC DINOFLAGELLATE OCCURRENCE.

The incidence of phytoplankton communities sequences on toxic dinoflagellate *Dinophysis acuminata* occurrence was studied in the course of summer 1983, in Vilaine Bay. Despite difficulties in finding obvious relationship between occurrences of that species in the fields and preceding species it nevertheless may be emphasized : 1) a real perturbation of ecosystem is noticeable (rank-frequency diagrams) ; 2) the amount of sampling stations might be reduced in so far as representative stations are maintained.

### *Résumé*

A la suite de l'apparition d'un dinoflagellé toxique (*Dinophysis acuminata*) en baie de Vilaine pendant l'été 1983, les successions de populations phytoplanctoniques ont été étudiées. Bien qu'il reste difficile d'établir une relation d'ordre qualitatif ou quantitatif entre l'apparition de cette espèce dans le milieu et les successions des espèces précédentes, il est cependant possible de constater : 1) que nous sommes en présence d'un système perturbé (diagrammes rang-fréquence) ; 2) que le nombre de stations d'échantillonnage pourrait être réduit à condition de conserver les stations représentatives.

### *Introduction.*

De nombreux cas d'intoxications alimentaires ont été signalés en juillet 1983 chez des personnes ayant consommé des coquillages. Ces derniers provenaient au départ de la baie de Vilaine, puis de toute la côte sud-bretonne, le phénomène s'étant étendu de la pointe Chémoulin (Loire-Atlantique) à la pointe de Penmarc'h (Finistère). Dans le même temps, les coquillages du littoral normand (de la baie des Veys incluse à la baie de Somme exclue) étaient également toxiques. La contamination des coquillages serait due à une espèce du phytoplancton appartenant à la famille des Dinoflagellés : *Dinophysis acuminata*, cette espèce ayant déjà été décrite comme étant à l'origine du D.S.P. (Diarrhetic Shellfish Poison) par KAT *et al.* (1982).

Déjà, en 1981-82, un programme de surveillance de la baie de Vilaine avait été lancée par l'I.S.T.P.M. à la suite de phénomènes de « eaux colorées » apparus en juin 1978 et juillet 1981. Dans les deux cas, quelques intoxications de type diarrhéiques avaient été observées tandis que d'importantes mortalités de poissons étaient signalées en 1982 dans la même zone (ANDRESEN-LEITAO *et al.*, 1983). Cependant, le programme de surveillance n'a pris de l'ampleur qu'à partir de 1983.

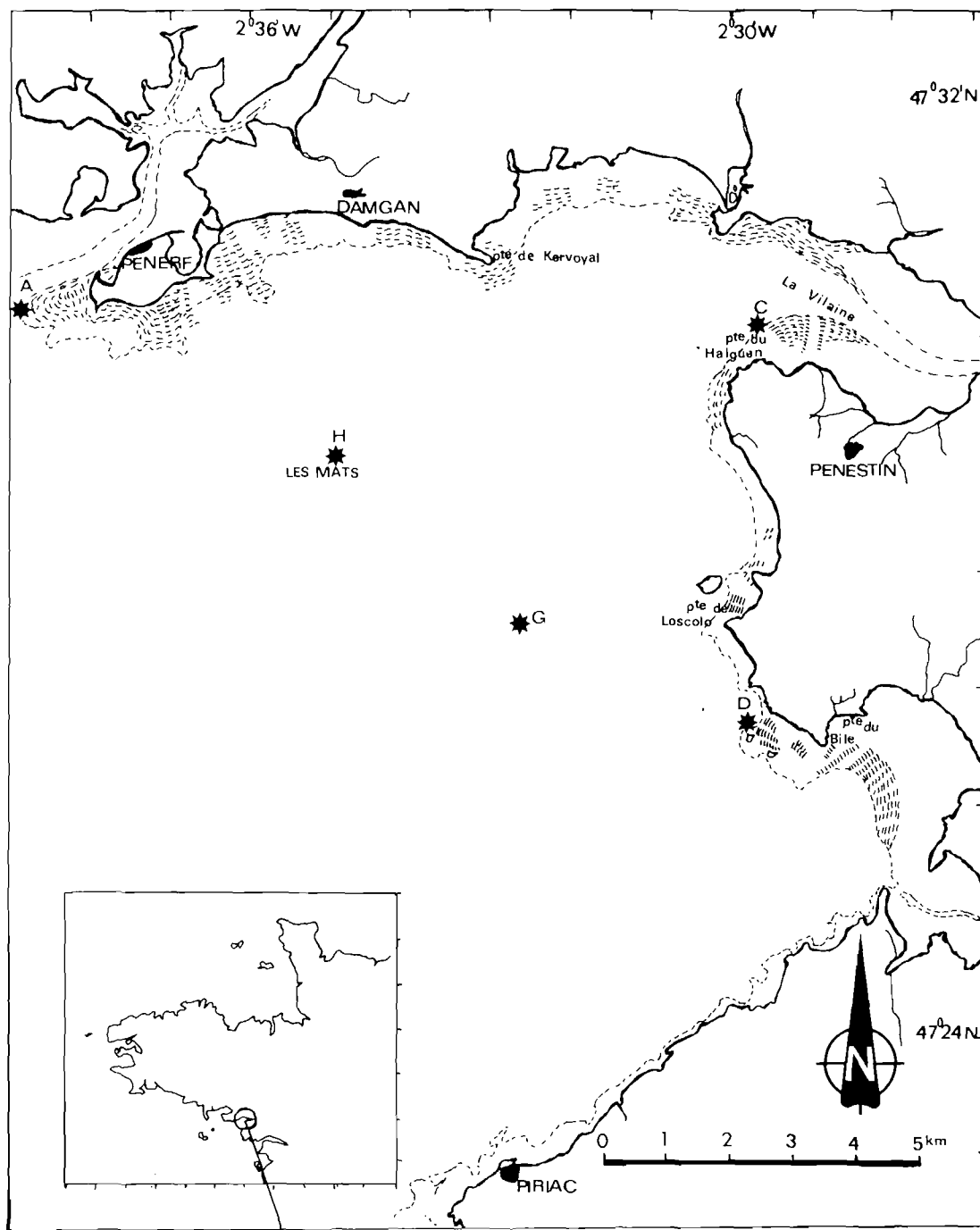


FIG 1. — Situation géographique de la zone d'étude et des stations en 1983.  
· stations ≡ ≡ ≡ Bouchots à moules (mussel beds).  
Geographical situation of studied area and stations in 1983.

Dans un premier temps nous tiendrons compte des observations d'autres auteurs (MAGGI, comm. pers.) concernant l'influence des paramètres physico-chimiques sur différentes espèces phytoplanctoniques. Par la suite, nous analyserons les successions des différentes populations présentes dans le milieu afin de mieux comprendre les relations pouvant exister entre elles. A cette fin, l'indice de diversité spécifique de Shannon et les diagrammes rangs-fréquence seront utilisés de façon à évaluer le degré de maturité de l'écosystème et à définir plus précisément la structure de l'évolution des peuplements.

### Méthodes.

Notre étude a été effectuée à partir d'échantillons prélevés de février à septembre 1983 dans un écosystème à influence estuarienne : la baie de Vilaine, située sur la côte sud-bretonne (fig. 1). Les critères principaux de sélection parmi les 20 stations effectuées à l'origine ont été : un grand nombre d'échantillons pour la station choisie ; un suivi, sinon régulier sur toute l'année, au moins pendant la période estivale de juin à septembre ; une concentration suffisamment importante en *Dinophysis* et enfin une situation géographique si possible à proximité des zones de bouchots. Les stations répondant le mieux à ces choix furent : l'estuaire de Pénerf (A), l'estuaire de la Vilaine, pointe du Halguen (C), la pointe du Bile (D), l'ouest de la pointe de Loscolo (G) et l'île des Mâts (H).

Les prélèvements en vue de l'étude du phytoplancton sont réalisés en surface au moyen de flacons en polyéthylène d'un litre. Après fixation au lugol acétique, un sous échantillon de 10 ml est placé en cuve à sédimentation pour observation ultérieure au microscope inversé selon la méthode Uthermöhl (1958). Les résultats des analyses de sels nutritifs (nitrates et phosphates) ont été obtenus à partir de dosages automatiques sur analyseur "Technicon" tandis que les salinités étaient mesurées sur conductimètre Guidline.

### Etude des populations phytoplanctoniques et fréquences des prélèvements.

L'observation microscopique a tout d'abord permis de classer ces populations en trois grands groupes : diatomées marines, dinoflagellés marins, et diatomées d'eau douce / phytoflagellés estuariens. A l'intérieur du 2<sup>e</sup> groupe, des simplifications de systématique ont été opérées : les *Protopteridinium* A regroupent des petits protopéridiniens tels que *Heterocapsa triquetra*, *Protopteridinium minutum*, *P. steinii*, *Diplopeltopsis* sp., *Scrippsiella faeroense*, *Minuscula bipes* et les *Protopteridinium* B regroupent les grands protopéridiniens comme *P. oblongum*, *P. conicum*, *P. depressum*, etc. Quant au 3<sup>e</sup> groupe, il est particulièrement soumis aux fluctuations de la marée en zone estuarienne. De ce fait, nous avons indiqué (tabl. 1) les fréquences de prélèvements en fonction des heures de marée.

		Fév.	M	A	M	J	J	A
A	t					1	5	5
	mr					•	3	0
C	t	1	1	1	1	5	6	5
	mr	1	1	1	1	4	2	1
D	t	1	1	1	1	5	6	5
	mr	1	1	1	1	3	4	1
G	t	•	•		•	4	6	5
	mr					2	5	2
H	t					2	6	5
	mr					0	5	1

### Analyse mathématique.

L'indice de similitude de Sorensen (Qs) permet d'effectuer une comparaison des stations prises deux à deux. Plus la valeur de Qs tend vers 1 plus les populations comparées sont semblables.

$$Q_s = \frac{2j}{c+d}$$

j = nombre d'espèces communes entre 2 stations  
 c = nombre total d'espèces à la station C  
 d = nombre total d'espèces à la station D

t : nombre total de prélèvements par mois. mr : nombre de prélèvements effectués à marée descendante ou basse.

• Prélèvements effectués uniquement pour l'hydrologie à marée descendante ou basse. • Heure de prélèvement non précisée.

TABL. 1. — Fréquence des prélèvements effectués à marée descendante et basse aux stations A - C - D - G - H pendant la période d'étude (février-août 1983).

Sample frequency after flood-tide and at ebb tide for stations A - C - D - G - H.

Parmi les nombreux indices de diversité spécifique (DANAIS, 1982), nous avons retenu celui de Shannon  $H'$  qui nous semble le plus utilisé (GILLON et PERNES, 1970 ; TRAVERS, 1971 ; DEVAUX 1975 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1979) et qui correspondait le mieux à notre étude.

Lorsque  $H'$  (en bits/cellules) est élevé, les conditions de milieu sont favorables au développement de nombreux genres phytoplanctoniques. Lorsqu'il tend vers 0 on est en présence d'un milieu particulier favorisant un seul type d'organisme.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

avec  $n_i$  = nombre d'individus de l'espèce  $i$   
 $N$  = nombre total d'individus dans l'échantillon  
 $S$  = nombre total d'espèces

Les diagrammes rangs-fréquences (FRONTIER, 1969) sont réalisés sur échelle logarithmique en portant en ordonnée la fréquence et en abscisse le rang des espèces considérées. On attribue à chaque espèce un rang selon la valeur décroissante des effectifs. Les espèces les plus représentées auront donc un rang plus petit que les espèces rares.

## Résultats.

### Evolution saisonnière des populations phytoplanctoniques.

L'étude de la figure 2 met en évidence quatre poussées phytoplanctoniques dues à l'apparition dans le milieu de diatomées en mars-juin et août, et de dinoflagellés en juillet. Elles correspondent aux pics d'oxygène dissous (MAGGI et SOULARD, 1984). Les trois premières sont bien distinctes et apparaissent aux stations C et D en mars, juin et juillet (tabl. 2). La quatrième apparaît début août pour les stations G - H et fin août aux stations A - C - D. Par ailleurs, pendant la période estivale, une stratification importante de la masse d'eau s'est instaurée. Cette différence de salinité et de température entre la surface et le fond est renforcée par une mer calme et des conditions atmosphériques particulières (MAGGI, comm. pers.), telles que peu ou pas de vent et une nébulosité faible à nulle. On peut donc établir une première relation entre les eaux colorées à diatomées de juin et une période de dessalure superficielle concomitante. La figure 2 montre également la relation entre le bloom des diatomées et la chute des nitrates après consommation par ces dernières. Les dinoflagellés apparaissent de ce fait, alors que les teneurs en nitrates sont minimales et persistent jusqu'en août : ceci soulève donc le problème de la prolifération de ces organismes dans un milieu devenu oligotrophe.

La plupart des prélèvements ont été effectués à marée descendante ou basse de février à juillet, et plutôt montante en août (fig. 3 et tabl. 1). Ces résultats indiquent une influence de la Vilaine et éventuellement de la rivière de Pénerf aux stations A et H. Cette dernière station semble la plus affectée : en juillet, on observe un maximum d'euglènes (71,4 %). Dans ce cas, l'effet d'une dérive des eaux de la Vilaine

le long de la côte sud est possible d'autant que ce courant peut être renforcé par des vents sud : 180° à 200° (MAGGI et SOULARD, 1983). Les stations C et G sont soumises à deux influences différentes, l'une à dominance estuarienne (C), l'autre soumise à l'influence des masses d'eau océanique (G). La station D est peu touchée par un apport de la Vilaine à marée descendante. Paradoxalement, les concentrations optimales en algues estuariennes (*Eutreptiella* sp.) sont enregistrées à marée montante (27,8 % en août).

		Stations				
		A	C	D	G	H
21 mars		—	1.8.10 <sup>6</sup>	7.10 <sup>6</sup>	—	—
Juin	7	4.10 <sup>6</sup>	6.5.10 <sup>6</sup>	4.8.10 <sup>6</sup>	—	—
	10	—	3.8.10 <sup>6</sup>	—	8.7.10 <sup>5</sup>	8.9.10 <sup>5</sup>
Juillet	3	1.8.10 <sup>6</sup>	6.4.10 <sup>5</sup>	5.4.10 <sup>5</sup>	1.2.10 <sup>6</sup>	—
	10	—	1.6.10 <sup>5</sup>	—	—	5.9.10 <sup>5</sup>

TABL. 2. — Concentrations maximales (toutes espèces confondues) observées au cours de la période d'étude, en cellules par litre.

Highest observed concentration (all species gathered, cells per liter) during study.

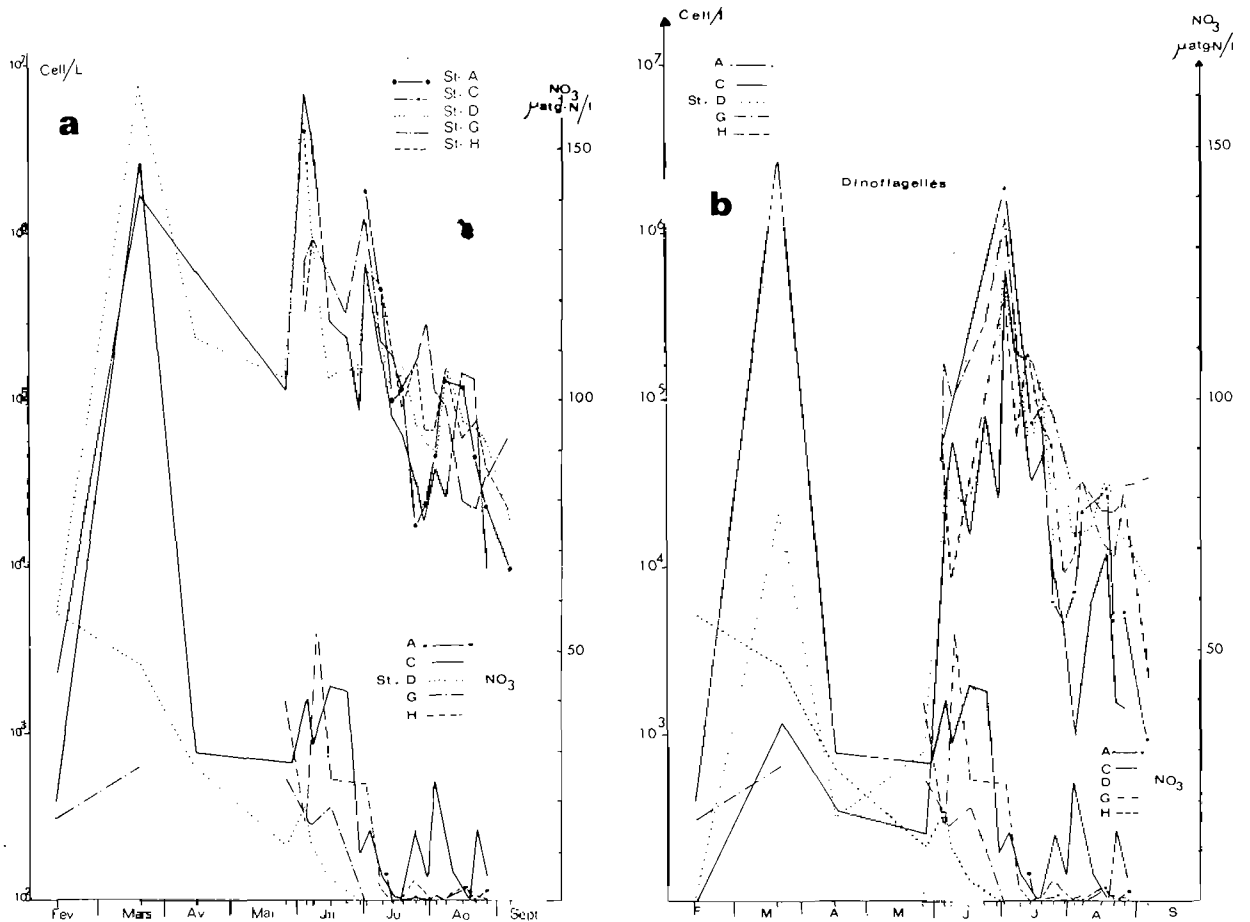


FIG. 2. — Evolution des populations phytoplanktoniques, prises dans leur totalité (a) et évolution des dinoflagellés (b) avec les teneurs en nitrates (a et b).

Evolution of phytoplanktonic populations, in totality (a), and evolution of dinoflagellates (b) correlated nitrate concentrations (a and b).

### Etude comparée des différentes stations.

A la suite des résultats précédents, on constate une analogie entre certaines stations au niveau de la composition en phytoplancton d'origine estuarienne. Il nous a paru important de vérifier cette hypothèse également au niveau de la composition spécifique totale. A titre d'exemple, nous avons fait une comparaison entre les stations C et D au mois de juin (tabl. 3).

	7/6	10/6	17/6	26/6	29/6
c	28	21	23	35	22
d	23	14	22	28	21
j	20	11	18	24	17
Qs	0,78	0,63	0,80	0,76	0,79

TABL. 3. — Détermination de l'indice de similitude Qs ( $Q_s = 2j/c+d$ ) entre les stations C et D pour le mois de juin.

Qs Sorensen similarity index determination for C and D stations in June 1983.

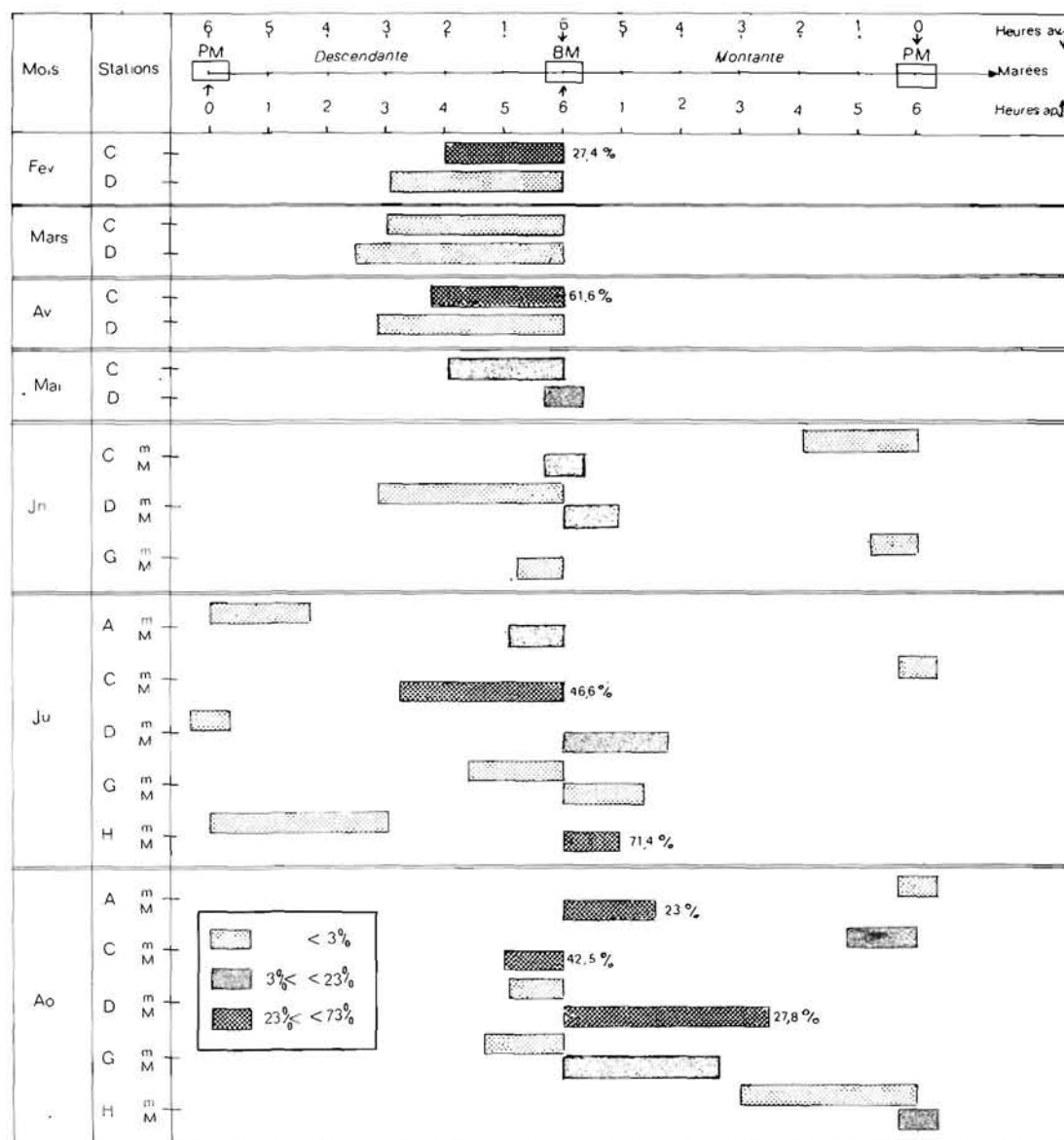


FIG. 3. — Pourcentage d'espèces estuariennes en fonction de l'heure de prélèvement avant (au ↓) ou après (ap ↑) la basse mer (BM) et pleine mer (PM) (m = % minimum observé à la station et pour le mois considérés ; M = % maximum).

Estuarine species (%) related to sampling hours before (↓) and after (↑) flood or ebb tide (PM or BM).

### Comparaison de la station C avec D-G-H et A.

Sans que nous puissions dire d'une façon catégorique que les stations soient différentes ou vraiment similaires force est de constater une composition floristique voisine entre les stations C et D principalement durant la période hivernale ; la période estivale étant marquée par une diminution brusque de la similitude à trois reprises : le 10 juillet, les 9 et 24 août, diminution coïncidant avec une chute de la similitude aux autres stations. Ces différences se situent essentiellement au niveau de la composition en dinoflagellés, plus diversifiée à la station D par rapport à la C généralement sous la dominance des diatomées. Cette différence n'est peut être pas aussi accentuée puisque l'échantillonnage a été effectué à marée basse à la station C et à marée haute à la station D.

Les différences les plus importantes apparaissent entre les stations C et G ; viennent ensuite les stations H et A avec une composition phytoplanctonique intermédiaire entre les stations G et D.

*Comparaison entre les stations AG - AH et GH.*

Ces stations étant géographiquement proches les unes des autres, il est compréhensible d'obtenir un indice relativement important entre elles. La valeur maximale est obtenue entre les stations A et H puis entre G et H et enfin entre A et G.

*Comparaison par rapport à la station D.*

Bien que les stations ne soient pas foncièrement différentes, l'indice reste faible. Par ordre décroissant de similitude nous avons donc : DH - DA - DG. La station G, quoique la plus proche de la station D, semble s'individualiser le plus des autres.

En résumé, on peut représenter graphiquement l'importance des relations entre chaque station (fig. 4) mettant ainsi en évidence seulement trois stations significativement différentes : A, C et D.

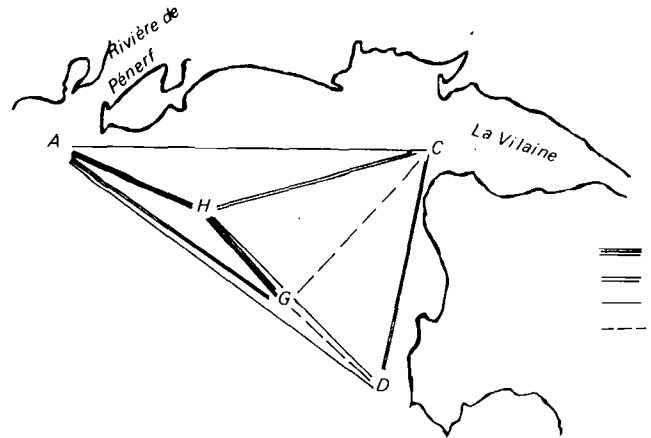


FIG 4. — Représentation schématique de liens pouvant rapprocher certaines stations :

- ≡≡≡ très importants (closely related) ;
- ≡≡ importants à moyens ;
- moyens ;
- faibles (badly related).

Diagrammatic schedule of stations similarity.

**Evolution de la structure des populations phytoplanctoniques.**

**Analyse mathématique.**

Selon MARGALEF (1978), l'indice de diversité spécifique H' varie entre 1 et 2,5 bits/cellules en eaux côtières (parfois plus bas en zone estuarienne) et entre 3,5 et 4,5 en eaux océaniques. De ce fait, nos résultats pour la baie de Vilaine mettent bien en évidence les chutes de diversité caractérisant la dominance d'une espèce dans le peuplement et donc les blooms phytoplanctoniques au cours de la période d'étude.

Ainsi, en mars, H' est minimal aux deux stations C et D (0,46 et 0,30 bits/cellules). Le peuplement est dominé par une espèce. Nous verrons qu'il s'agit de *Skeletonema costatum*. Après une augmentation importante de H' en mai caractérisant une population plurispécifique, l'indice chute de nouveau mi-juin à toutes les stations. Sa valeur est comprise entre 1 et 2. Il indique donc à cette période le développement d'une nouvelle espèce phytoplanctonique dominant l'ensemble du peuplement. De nouveau, début juillet, nous observons un abaissement de la diversité, atteignant des valeurs comprises entre 1,5 et 2,5 bits/cell. pour les stations C et D et beaucoup plus basses aux stations A - G - H, soit : 0,77 ; 1,24 ; 1,41 bits/cellules respectivement. Ce développement intensif d'une espèce par rapport aux autres semble donc avoir une ampleur moindre aux stations C et D par rapport aux autres. Après une nouvelle hausse de la diversité suivie de quelques fluctuations, en août une diminution de H' traduit une nouvelle fois la dominance d'un petit nombre d'espèces par rapport à l'ensemble de la population.

Nous pouvons donc constater que cet indice évolue de façon inverse par rapport aux concentrations cellulaires confirmant ainsi la formation de blooms. Cependant, il ne suffit pas dans l'analyse de la structure des populations phytoplanctoniques. Il faut pour cela qu'il soit combiné avec l'étude des diagrammes rangs-fréquences que nous allons envisager maintenant.

**Diagrammes rangs-fréquences.**

D'après MARGALEF (1961), il est possible de caractériser une succession phytoplanctonique par trois stades (tabl. 4). Ces successions décrites par MARGALEF peuvent être contrôlées graphiquement au moyen des diagrammes rangs-fréquence de FRONTIER (1969) : l'étude de ces diagrammes (fig. 6) se fait d'une façon empirique en regardant l'allure générale et l'évolution des courbes tout au long de l'étude, à partir de trois stades de base, selon FRONTIER (1969) et TRAVERS (1971).

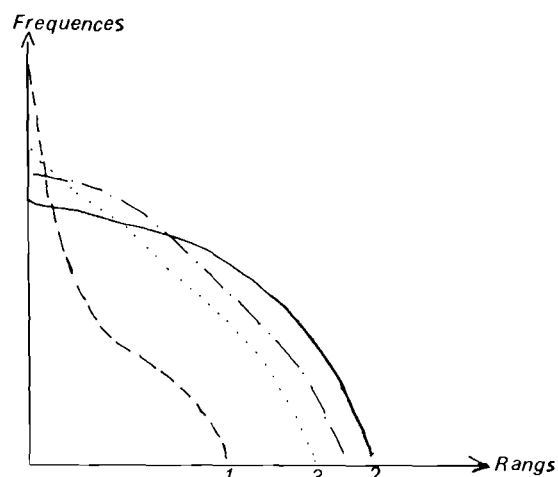
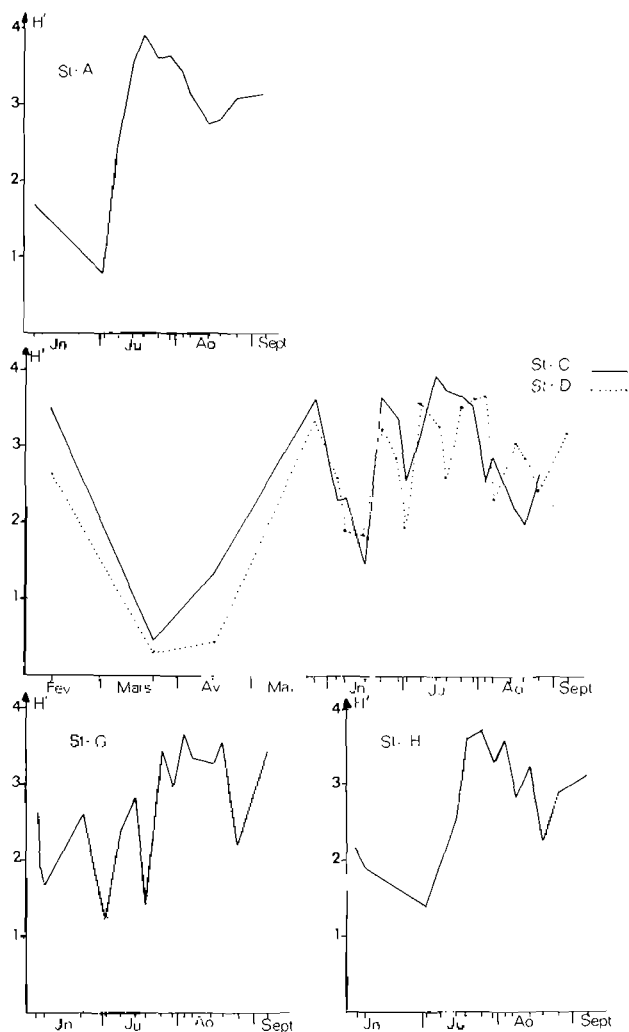


FIG 6. — Evolution des diagrammes rangs-fréquences au cours d'une succession (FRONTIER, 1969).  
Rank frequency diagrams variations during an annual cycle (FRONTIER, 1969).

FIG 5. — Evolution de l'indice de diversité spécifique  $H'$  aux stations A - C - D - G - H en 1983.  
 $H'$  diversity index variations at station A - C - D - G - H.

	MARGALEF (1961)	FRONTIER (1969) et TRAVERS (1971)
Stade 1	Cellules de petite taille, à multiplication potentielle active (stratégie « r »). Ce stade intervient après un bouleversement important remettant en cause l'état d'équilibre dynamique du peuplement.	Début de floraison-développement d'un très petit nombre d'espèces. Les autres étant rares ou absentes. La courbe présente un aspect biphasique ( $H'$ est petit).
Stade 2	Augmentation de la diversité de la population qui est dominée par des diatomées de grande taille à croissance plus lente et des dinoflagellés (stratégie « K »).	Maturité du système. La population est représentée par un nombre de plus en plus important d'espèces. La courbe devient parabolique ( $H'$ est maximal).
Stade 3	Grande pauvreté et forte diversification de l'écosystème.	Caractérise un « vieillissement de l'écosystème ». L'allure de la courbe est celle d'une droite ; on peut parfois observer une inflexion vers le bas dans la partie gauche (FRONTIER, 1976).  Lorsque les espèces sont peu représentées, les diagrammes prennent une allure dite en « bâton brisé » caractérisée par une série de paliers. Ceux-ci ne traduisent pas une structure discontinue de la population. Il est donc souhaitable pour une meilleure analyse, de ne tenir compte dans la représentation graphique que du milieu de chaque palier.

TABL. 4. — Succession phytoplanctonique d'après MARGALEF (1961) et FRONTIER (1969) - TRAVERS (1971).



L'étude des diagrammes rangs-fréquences sera faite à partir des stations qui nous semblent les plus représentatives, à savoir les stations C (fig. 7), D et G.

Le peuplement du 16 février aux stations C et D correspond à une population hétérogène caractérisée par une forte diversité spécifique ( $H' = 3,5$  bits/cell. à la station C et 2,63 bits/cell., station D). Il correspond au stade 2 de TRAVERS et FRONTIER. Le diagramme suivant a un aspect biphasique typique d'un stade 1, donc d'un début de succession caractérisée par la dominance d'une espèce. Nous verrons qu'il s'agit de la diatomée *Skeletonema costatum*.  $H'$  est minimal. Le 27/5 nous avons un stade 2 typique. Les espèces rares en 1 se multiplient. Ce stade caractérise la maturité du système dont parle MARGALEF (1961). La période située entre le 27/5 et le 17/6 correspond à une phase intermédiaire (diminution de la diversité spécifique). Ce stade est suivi d'un stade 2 (26/6) qui va persister jusqu'au 9/8 à la station C

et 4/8 à la station D. Le peuplement va passer sous la dominance de plusieurs espèces qui seront elles-mêmes remplacées par d'autres au cours de la succession. Les 15/8 (station C) et 9/8 (station D) sont caractéristiques d'un stade 1. De nouveau notre population tend vers une monospécificité. Enfin, notre succession se termine à la station D en passant par un stade 2 le 15/8 avant d'atteindre le stade ultime de fin de succession le 6/9. La station C se distingue par un passage direct du stade 1 au stade 3 le 24/8.

L'évolution de la structure de la population à la station G diffère légèrement des deux autres. La floraison de juin est plus précoce (7/6) et n'est pas suivie immédiatement d'un stade 2 mais d'une succession d'étapes intermédiaires plus ou moins rectilignes et de retour à un stade 1 (3-25/7) ; date à laquelle l'écosystème a atteint le stade 2 typique. Ce stade va persister jusqu'au 15/8 ; la courbe a alors l'allure d'une droite caractéristique du stade 3. Celui-ci de nouveau suivi d'un stade 1 avant d'atteindre le stade ultime caractérisé par un vieillissement de la population.

Le stade 1 (du 21/3) correspond donc à la floraison printanière, il est précédé d'un stade 2 et il existe des stades intermédiaires plus ou moins rectilignes entre ces stades 1 et 2. Notre succession ne suit pas exactement celle proposée par FRONTIER/TRAVERS : nos stades 2 sont suivis d'un retour à un stade 1. Cette irrégularité dans l'évolution des peuplements laisserait supposer une perturbation de l'écosystème entre les 17/6 et 9-15/8. Celle-ci pourrait provenir du déséquilibre des facteurs physico-chimiques observé (excès de nitrates) et que l'on peut attribuer soit à une action anthropique, soit à des phénomènes naturels. Les températures et salinités étaient importantes à cette période et les sels nutritifs après avoir subi une légère hausse en juin ont brusquement chuté pour ne plus être qu'à de très faibles concentrations jusqu'à la fin de l'étude. Cette hypothèse d'une perturbation semble être confirmée par le fait du passage direct d'un

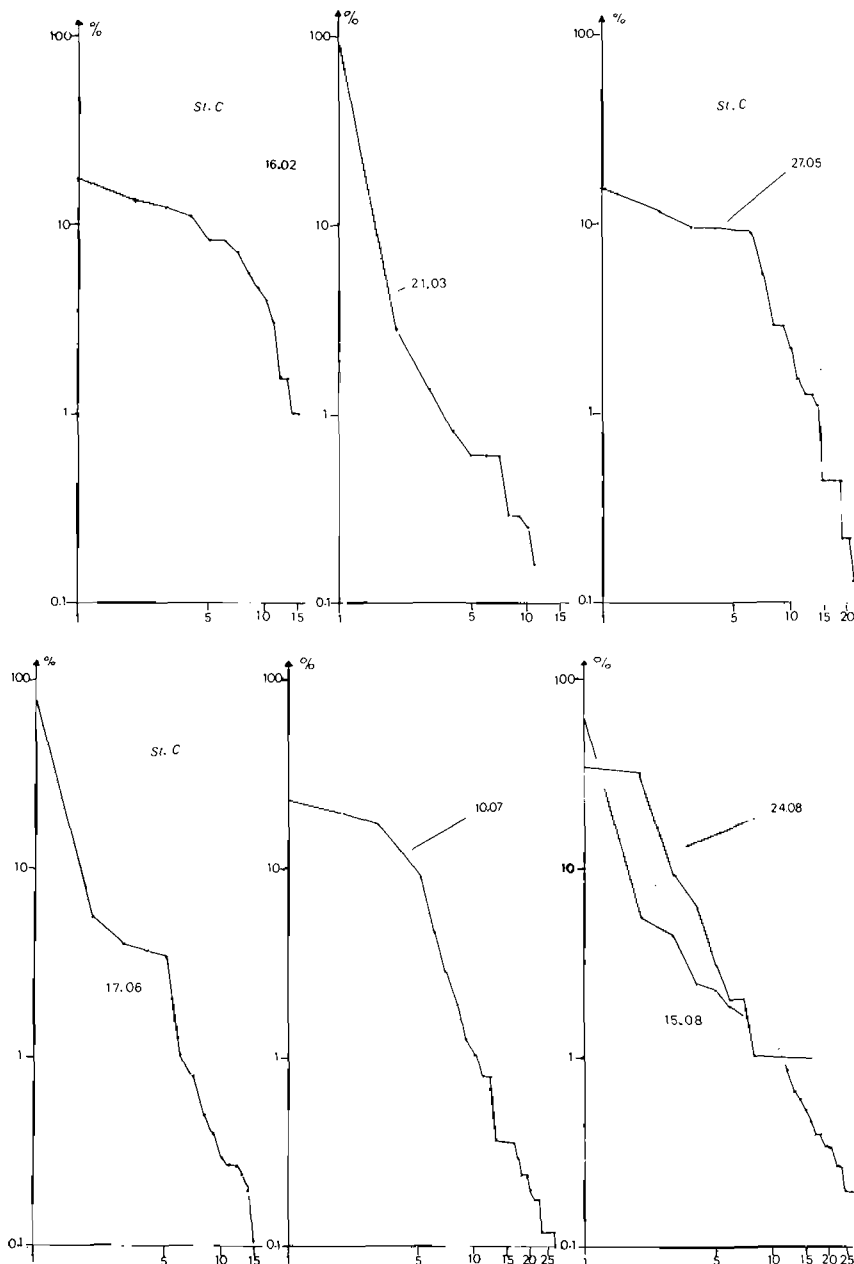


FIG. 7. — Evolution des diagrammes rangs-fréquences à la station C au cours de l'année 1983.

Rank frequency diagrams evolution at station C in 1983.

stade 1 à un stade 3 à la station C. Des observations similaires avaient été faites par QUEGUINER (1982) en rade de Brest. Il en avait déduit cinq stades englobant ceux de TRAVERS (1961) et FRONTIER (1969) (fig. 8).

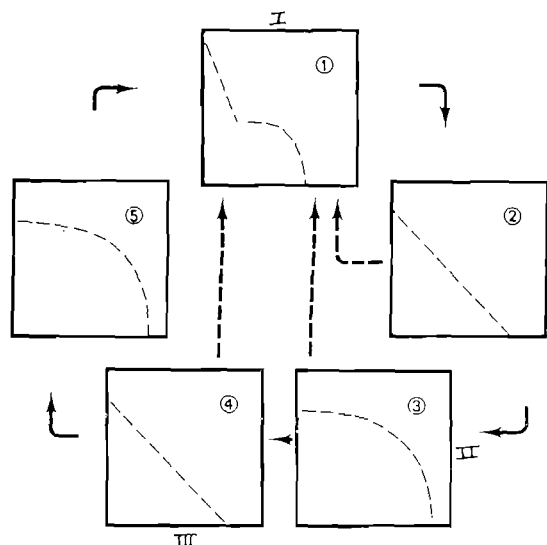


FIG 8. — Représentation schématique de l'évolution des diagrammes rangs-fréquences au cours d'un cycle annuel (QUEGUINER, 1982) :

- > succession normale ;
- - -> régression éventuelle de la structure du peuplement traduisant une perturbation de l'écosystème (par exemple, fertilisation par augmentation du débit des fleuves).

I - II - III : stades de FRONTIER 1976 et TRAVERS 1971.

Diagrammatic schedule of rank frequency evolutions during an annual cycle :

- > normal succession ;
- - -> eventual regression of population structure showing ecosystem disturbance.

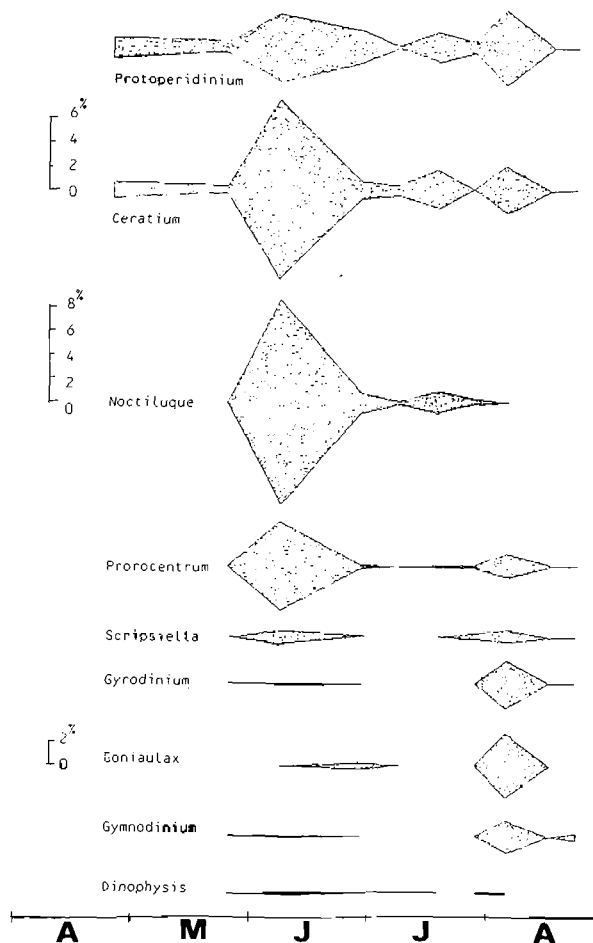


FIG. 9. — Calendrier des genres de dinoflagellés apparus dans le milieu en 1982, à une station proche de la station G (ANDRESEN-LEITAO, 1982).

Sequences of dinoflagellates (genera) observed in 1982 close to station G.

### Analyse des successions.

**Février.** — Aux stations C et D apparaissent des diatomées de petite taille généralement en chaîne : *Thalassiosira*, *Skeletonema*, *Nitzschia*. La concentration maximale de *Thalassiosira* est obtenue à cette période alors que *Skeletonema* atteint son optimum le mois suivant. A cette époque sont également présentes des diatomées centriques telles que *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Rhizosolenia* et quelques pennées *Thalassionema*, *Pleurosigma*, mais à des concentrations très faibles.

**Mars-avril.** — Le milieu est presque exclusivement composé de *Skeletonema costatum* (94,1 % à la station C et 95,2 % à la D), ce qui se traduit par un indice de diversité spécifique très faible (0,46 et 0,30 bits/cellules respectivement aux stations C et D). Concomitant avec le bloom de *Skeletonema* apparaissent dans le milieu, à l'état de trace, les premiers dinoflagellés : *Gonyaulax triacantha*, *Prorocentrum micans* et *Protoperidinium A* (ensemble regroupant des petits Protopéridiniens).

*Avril-début mai.* — Alors que *Skeletonema costatum*, espèce toujours la plus commune amorce son déclin, on peut noter la prolifération de deux nouvelles espèces : *Rhizosolenia delicatula* (et *setigera*) et *Chaetoceros curvisetus*. Ces deux genres atteignent des concentrations maximales au cours du mois de mai. A cette époque se développent des espèces secondaires telles que : *Coscinodiscus* sp., *Ditylum brightwellii*, *Leptocylindrus danicus*, *Asterionella formosa* ; bien que proportionnellement peu représentées, elles participent à l'augmentation de l'indice de diversité et contribuent à la chute des éléments nutritifs dans le milieu.

*Juin.* — Les *Nitzschia*, bien que toujours présentes mais en faible quantité, vont croître pour finalement supplanter les *Rhizosolenia* (H' diminue) au cours du mois. Les genres *Noctiluca*, *Gonyaulax*, *Protoperdinium* A, *Dinophysis*, *Protoperdinium* B et *Prorocentrum* apparaissent dans le milieu, mais les teneurs restent encore faibles.

*Fin juin-début juillet.* — On observe un changement dans la composition spécifique du phytoplancton. La population passe sous la dominance des dinoflagellés. L'indice H' chute le 3 juillet à toutes les stations. C'est à cette date que se produit le bloom des *Prorocentrum* (teneurs avoisinant le million de cellules par litre à la station G) auquel succédera celui des *Gymnodinium*. Pendant la même période vont se développer et se succéder des genres tels que *Protoperdinium* A et B, *Ceratium*, *Noctiluca* (qui atteint une concentration maximale), *Gonyaulax*, *Dinophysis*, bien que déjà présent depuis le 10 juin à toutes les stations et à une concentration maximale à la station G le 26 juin (35 000 cellules/l) atteindra des teneurs optimales aux autres stations entre les 3 et 14 juillet. Il se maintiendra jusqu'au mois d'août mais à des concentrations ne dépassant jamais 1 500 cellules/l (station H le 15/8).

*Août.* — Ce mois est caractérisé par une dominance des *Gymnodinium*. Les diatomées, et particulièrement *Chaetoceros*, refont leur apparition et vont atteindre des teneurs maximales dans le courant du mois. Des diatomées de taille importante telles que *Biddulphia*, *Bacteriastrum* se développent également à cette période.

*Septembre.* — *Gymnodinium* et *Chaetoceros* sont encore les deux genres principaux aux stations A - C - D - H ; la station G s'individualise par rapport aux autres par une nouvelle augmentation des genres *Rhizosolenia* et *Protoperdinium* A. Pendant la même période persistent des espèces telles que *Nitzschia*, *Pleurosigma* sp., *Navicula* sp., *Thalassionema nitzschoides* et quelques dinoflagellés comme *Protoperdinium* B et *Polykrikos schwartzii*. Ceci est traduit par un indice de diversité élevé (fig. 5).

Le tableau 5 nous permet de récapituler globalement cette succession phytoplanctonique.

### Comparaison des successions de 1982 et 1983.

Une première différence apparaît au niveau de l'abondance des dinoflagellés en 1983 par rapport à 1982. De plus, la plupart des dinoflagellés en 1982 atteignaient des valeurs maximales en juin alors que dans notre étude elles sont obtenues en juillet (fig. 9). Les concentrations de *Ceratium* et *Noctiluca* étaient plus importantes en 1982 contrairement aux *Prorocentrum*, *Gymnodinium*/*Gyrodinium* et *Protoperdinium*. Le genre *Dinophysis*, observé dès le mois de mai 1982, ne dépassait jamais 0,33 % ; en 1983, il n'est présent qu'à partir de juin, et bien que les concentrations obtenues ne soient jamais élevées, il atteint malgré tout 11 % le 26 juin. Une deuxième différence est à noter : le genre *Ceratium* n'apparaît qu'au cours du mois de juin alors que celui-ci était déjà présent dans le milieu fin avril-début mai en 1982. Pour *Gymnodinium*/*Gyrodinium*, les maximums sont observés début juillet (contre août en 1982). Seul le genre *Gonyaulax* semble présenter une bonne reproductibilité entre 1982-83 à la fois au niveau des concentrations et du maximum en août.

Les dinoflagellés dominent l'ensemble du peuplement phytoplanctonique en juillet, ce qui n'a jamais été le cas en 1982. Même lorsque les dinoflagellés sont dominants, *Dinophysis acuminata* n'est jamais ou rarement l'espèce principale, ce qui ne l'empêche pas de contaminer les coquillages filtreurs et de les rendre toxiques. En effet, le seuil considéré comme critique par YASUMOTO *et al.* (1980) se situe seulement autour de 200 cellules/litre.

### Discussion.

L'analyse de nos résultats nous a permis de constater l'importance des relations entre les différentes espèces dans l'apparition et la succession des populations phytoplanctoniques. Dans un premier temps, nous avons pu observer la floraison printanière des diatomées suivie du développement intensif des dinoflagellés en juillet et août.

Selon KLEPPEL (comm. pers.), le développement des dinoflagellés commencerait quand les conditions aboutissent à une diminution de la compétition du milieu avec les organismes à stratégie « r » : les diatomées. Celles-ci se développent préférentiellement dans des eaux à basse température contrairement aux dinoflagellés (RYTHER, 1955 ; IWASAKI, 1979). RYTHER (1955) montre que les diatomées qui ont une gravité spécifique égale à celle de l'eau de mer ne sédimentent pas sous certaines conditions physiques, mais que cet équilibre est rompu lorsque la température de l'eau est supérieure ou égale à 20° C. Dans le cas de notre étude, des températures voisines et même supérieures, 23,1° C à la station G ont été atteintes au mois de juin, date à laquelle on observait le déclin des diatomées.

En ce qui concerne les successions de populations phytoplanctoniques, à Roscoff, MARTIN-JEZEQUEL (1981) montre que les variations respectives des éléments nutritifs (pouvant être limitants) dans leurs teneurs et leur disponibilité sont à l'origine des successions phytoplanctoniques et donc l'importance de la producti-

Mois	Stations	Genres dominants	Genres principaux	Genres secondaires	
Février	C-D		<i>Thalassiosira</i> - <i>Skeletonema</i> - <i>Melosira</i> - <i>Nitzschia</i>	<i>Cyclotella</i> - <i>Thalassionema</i> - <i>Pleurosigma</i>	
Mars	C-D	<i>Skeletonema</i>		<i>Thalassiosira</i> - <i>Asterionella</i> - <i>Melosira</i> - <i>Nitzschia</i>	<i>Gonyaulax</i> - <i>Protoperidium</i> A - <i>Prorocentrum</i>
Avril	C-D	<i>Skeletonema</i>		<i>Thalassiosira</i> - <i>Melosira</i> - <i>Ditylum</i> - <i>Cerataulina</i>	<i>Protoperidium</i> A - <i>Prorocentrum</i>
Mai	C-D	<i>Rhizosolenia</i>	<i>Chaetoceros</i>	<i>Thalassiosira</i> - <i>Skeletonema</i> - <i>Nitzschia</i> - <i>Coscinodiscus</i> - <i>Leptocylindrus</i> - <i>Lauderia</i>	<i>Prorocentrum</i> - <i>Gymnodinium</i> - <i>Protoperidium</i> A
Juin	C-D A-G-H	<i>Nitzschia</i> <i>Rhizosolenia</i>	<i>Rhizosolenia</i> <i>Prorocentrum</i>	<i>Chaetoceros</i> - <i>Thalassionema</i> - <i>Leptocylindrus</i> - <i>Pleurosigma</i>	<i>Gymnodinium</i> - <i>Protoperidium</i> B - <b><i>Dinophysis</i></b> - <i>Protoperidium</i> A - <i>Noctiluca</i> - <i>Gonyaulax</i> - <i>Polykrikos</i>
Fin juin Juillet	A-C-D-G-H	<i>Prorocentrum</i>	<i>Gymnodinium</i>	<i>Chaetoceros</i> - <i>Grammatophora</i> - <i>Nitzschia</i> - <i>Bacteriastrum</i> - <i>Coscinodiscus</i> - <i>Rhizosolenia</i> - <i>Actinoptychus</i>	<i>Gonyaulax</i> - <i>Protoperidium</i> B - <b><i>Dinophysis</i></b> - <i>Polykrikos</i> - <i>Ceratium</i> - <i>Protoperidium</i> A - <i>Noctiluca</i>
Juillet	A-C-D-G-H	<i>Gymnodinium</i>	<i>Prorocentrum</i>	<i>Chaetoceros</i> - <i>Nitzschia</i> - <i>Rhizosolenia</i> - <i>Bacteriastrum</i>	<i>Protoperidium</i> A - <i>Ceratium</i> - <b><i>Dinophysis</i></b>
Août	A-C-D-G-H	<i>Chaetoceros</i>	<i>Gymnodinium</i> <i>Prorocentrum</i>	<i>Bacteriastrum</i> - <i>Rhizosolenia</i> - <i>Coscinodiscus</i> - <i>Pleurosigma</i> - <i>Navicula</i> - <i>Grammatophora</i> - <i>Thalassionema</i>	<i>Protoperidium</i> A - <i>Ceratium</i> - <b><i>Dinophysis</i></b>
Fin août début septembre	A-C-D-G-H		<i>Chaetoceros</i> - <i>Rhizosolenia</i> - <i>Gymnodinium</i> - <i>Protoperidium</i> A	<i>Skeletonema</i> - <i>Thalassionema</i>	<i>Prorocentrum</i> - <i>Ceratium</i>

TABLE 5. — Récapitulation des différents genres apparaissant au cours de la succession phytoplanctonique de 1983.  
Check list of different genera appeared during 1983 phytoplankton succession.

vité mesurée dans le milieu naturel. En effet, l'affinité de certaines espèces vis-à-vis de tel ou tel élément nutritif va être à l'origine de compétitions alimentaires. De nombreux auteurs (dans ELBRACHTER, 1977) montrent que l'absorption des éléments nutritifs peut être décrite comme une équation similaire à celle de la cinétique enzymatique de Michaelis-Menten et que des espèces différentes peuvent avoir des taux d'absorption et des constantes de semi-saturation différents pour des sels nutritifs différents. Cependant, comme le montrent d'autres auteurs (FOGG, 1975 ; MARTIN et VACELET, 1975 ; MENZEL et SPAETH, 1962 ; CARLUCCI et BOWES, 1970 ; BRUNO et STAKER, 1978 ; FIALA, 1982 ; AUBERT *et al.*, 1970 ; IWASAKI, 1979), des composés tels que des vitamines, des oligoéléments, des substances activatrices ou inhibitrices produites par des espèces phytoplanctoniques ou des bactéries pourraient induire la croissance de certaines espèces.

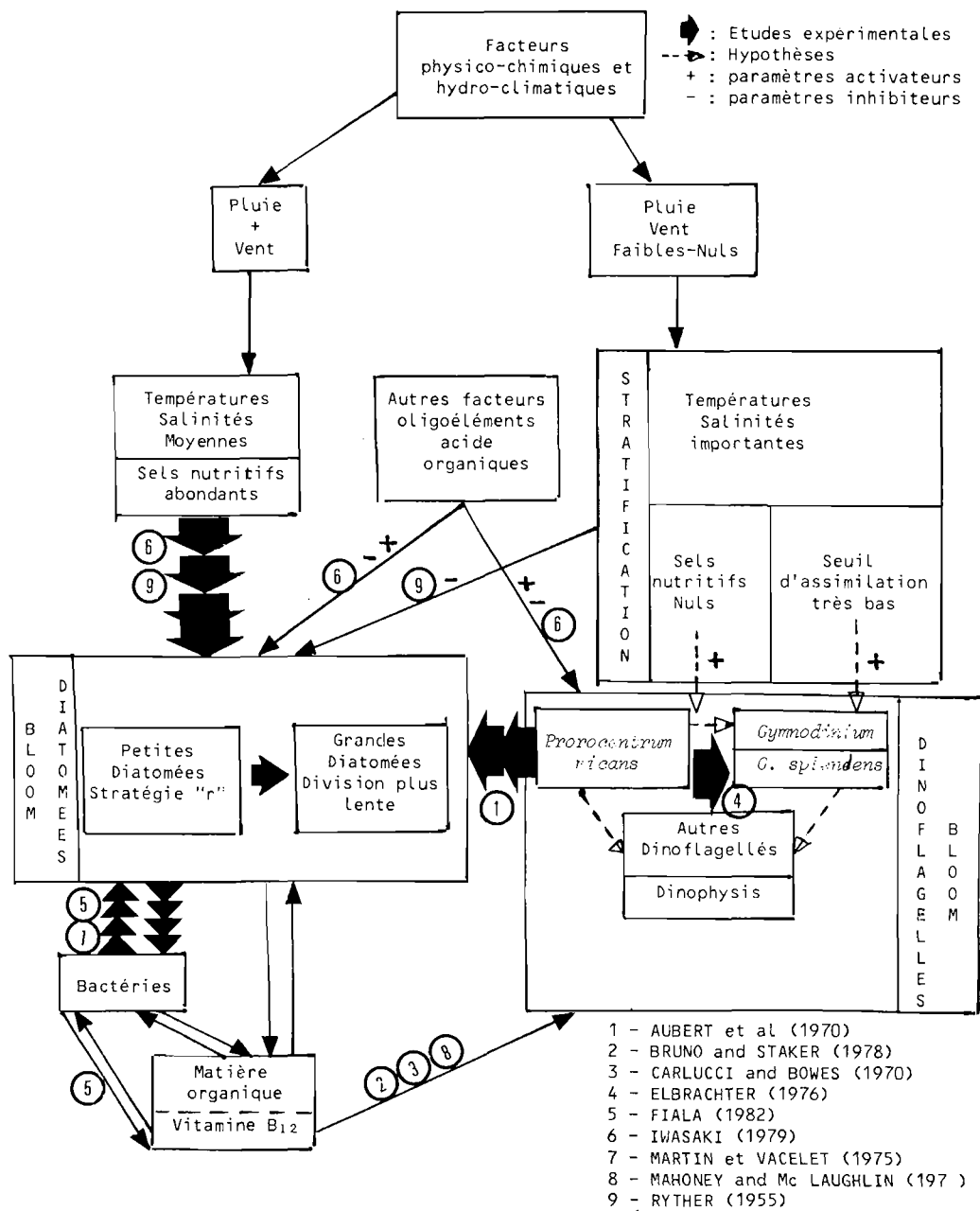


FIG. 10. — Représentation schématique des relations pouvant exister entre les diatomées, dinoflagellés et les facteurs du milieu.

Schematic representation of relations between diatoms, dinoflagellates and environmental factors.

Les exemples qui suivent sont peu nombreux car les études traitant des relations intra- et inter-spécifiques sont presque exclusivement réalisées à partir de cultures de diatomées dans des conditions expérimentales.

Ainsi, *Skeletonema costatum*, l'espèce caractéristique de notre floraison printanière de mars semble avoir une grande influence sur la croissance des diatomées et dinoflagellés. Cette espèce auxotrophe pour la vitamine B<sub>12</sub> (CARLUCCI et BOWES, 1970) relargue des vitamines (biotine et vitamine B<sub>1</sub>), des quantités relativement importante d'hydrates de carbone (EBERLEIN *et al.*, 1983 ; FOGG, 1975) ayant probablement un rôle dans les chaînes alimentaires aquatiques ; elle secrète des substances stimulatrices favorisant la croissance de certains dinoflagellés comme *Prorocentrum micans*, *P. minutum* et *Gonyaulax catenella* après le déclin des diatomées.

*Chaetoceros curvisetus*, *Leptocylindrus danicus* et *Gonyaulax polyedra* apparaîtraient consécutivement à l'apparition de la vitamine B<sub>12</sub> dans le milieu (SOUPRONOV, MURASVHAIA, 1964 dans FIALA, 1982). Quant à *Prorocentrum micans*, sa croissance est améliorée par des composés carbonés : le bicarbonate essentiellement, azotés et phosphorés (MAHONEY et McLAUGHLIN, 1977). Certains auteurs rapportent que cette espèce émet une substance inhibitrice de diatomées. AUBERT *et al.* (1970) montrent que le milieu de culture de cette espèce bloque l'activité antibiotique de la diatomée : *Asterionella japonica*. En culture bispécifique, *Prorocentrum micans* améliore la productivité de *Gymnodinium splendens* (ELBRACHTER, 1976) alors que cette espèce semble excréter une substance jouant le rôle d'un facteur inhibant la croissance du premier.

Les bactéries semblent également jouer un rôle important dans les successions des populations phytoplanctoniques en favorisant ou en inhibant l'assimilation de ces organismes en présence de certains substrats (CHRETIENNOT-DINET, 1982). Il y aurait une corrélation positive entre l'abondance des bactéries et la concentration en vitamines et spécialement en B<sub>12</sub> (MARTIN et VACFIET, 1975).

A l'aide de ces résultats et observations, il semble possible d'avancer quelques hypothèses concernant les interactions entre diatomées-dinoflagellés et les facteurs du milieu (fig. 10). Ce schéma montre clairement la complexité de ces relations ; il met en évidence les facteurs ayant permis la prolifération des dinoflagellés et particulièrement de *Prorocentrum micans* et *Dinophysis acuminata*. Si quelques données sont aujourd'hui disponibles en ce qui concerne les antagonismes ou synergies des développements de diatomées et de dinoflagellés, très peu de choses sont connues quant à ces types de relation entre les différentes espèces d'un même groupe. C'est pourquoi, si *D. acuminata* fait probablement partie des communautés estivales à dinoflagellé, rien ne permet d'expliquer ses variations de concentration lorsque des successions phytoplanctoniques sont perturbées. Seule l'hypothèse d'un lien entre ces développements et les phénomènes d'eaux colorées à diatomées de juin peut être retenu.

### Conclusion.

Cette étude nous a permis d'analyser la succession des différents genres phytoplanctoniques présents dans le milieu en 1983 : les populations des dinoflagellés diffèrent qualitativement légèrement de celles de 1982, tandis que les concentrations cellulaires sont nettement plus importantes en 1983.

Après une analyse sur l'influence de l'heure de prélèvement, il est important que tous les prélèvements soient effectués à marée haute afin de modérer les variations de population par introduction d'espèces estuariennes. De plus, certaines stations, possédant des caractéristiques similaires, n'ont peut être pas lieu d'être. Les stations C, D, G nous ont paru les plus intéressantes en choisissant une station intermédiaire entre A et H ou éventuellement en conservant la station A. Compte tenu de la variabilité d'un milieu soumis à de fortes influences des courants de marée et de la dessalure, les indications données par l'indice de similitude de Sorensen nécessitent une confirmation statistique ultérieure. Enfin, d'après les diagrammes rangs-fréquences utilisés pour analyser les populations en 1983, une perturbation de l'écosystème apparaît indéniablement. La bibliographie et nos observations font saisir la complexité de l'analyse des successions phytoplanctoniques dans un tel écosystème où les facteurs biotiques et abiotiques s'imbriquent étroitement. Le schéma décrit précédemment (fig. 10) montre combien les connaissances sont sommaires en ce qui concerne les dinoflagellés, contrairement aux diatomées qui ont déjà fait l'objet de nombreuses études. Une analyse approfondie des relations entre les différents genres de dinoflagellés paraît donc dès à présent nécessaire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRESEN LEITAO (M.P.), LASSUS (P.), MAGGI (P.), CHAUVIN (J.), TRUQUET (P.), 1982 (1983). — Phytoplankton des zones mytilicoles de la baie de Vilaine et intoxication par les coquillages. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **46** (3) : 233-262.
- AUBERT (M.), PESANDO (D.), PINCEMIN (J.-M.), 1970. — Médiateur chimique et relations inter-espèces. mise en évidence d'un inhibiteur de synthèse métabolique d'une diatomée produit par un Péridinien (étude « in vitro »). — *Rev. Inter. Oceanogr. Méd.* **17** : 5-21.
- BALECH (E.), 1976. — Some norwegian *Dinophysis* species (dinoflagellata). — *Sarsia* **61** : 75-94.
- BRUNO (S.F.) et STAKER (R.D.), 1978. — Seasonal vit B<sub>12</sub> and phytoplankton distribution near Napeague Bay, New York. — *Limnol. Oceanogr.* **23** : 1045-1051.
- CARLUCCI (A.F.) and BOWES (P.M.), 1970. — Production of vit B<sub>12</sub>, thiamine and biotine by the phytoplankton. — *J. Phycol.* **6** : 351-357.
- CHATTON (E.), 1952. — Classe des Dinoflagellés ou Péridiniens. — *Traité de zoologie*. Ed. P. Grasse, tome 1 : 309-406.
- CHRETIENNOT-DINET (M.J.), 1982. — Production primaire en baie de Concarneau. — Relations algues-bactéries et filtration différentielle. — *J. Plank. Res.* **4** (3) : 463-480.
- DANAIS (M.), 1982. — La diversité en écologie : Analyse bibliographique. — *Botania rhedonica*, série A (17) : 77-104.
- DEVAUX (J.), 1975. — Succession écologie, diversité spécifique et production primaire dans un lac oligotrophe d'Auvergne (France). — *Verh. Inter. Verein. Limnol.* **19** : 1165-1171.
- EBERLEIN (K.), BROCHMANN (U.H.), HAMMER (K.D.), KATTNER (G.), LAAKE (M.), 1983. — Total dissolved carbohydrates in an enclosure experiment with unialgal *Skeletonema costatum* cultures. — *Mar. Ecol. Prog. ser.* (14) : 45-58.
- ELBRACHTER (M.), 1976. — Population Dynamic studies on phytoplankton culture. — *Mar. Biol.* **35** : 201-209.
- 1977. — On population Dynamics in multi species cultures of diatoms and dinoflagellates. — *Helgol. Wiss. Meeres.* **30** : 192-200.
- FIALA (M.), 1982. — Vitamine B<sub>12</sub> et phytoplankton au niveau de la thermocline en Méditerranée nord-occidentale. — *Oceanol. acta.* **5** (3) : 339-347.
- FOGG (G.E.), 1975. — Algal cultures and Phytoplankton ecology. — 2<sup>e</sup> ed., Univ. Wisconsin in Press., Madison and Milwaukee, 3-175.
- FRONILER (S.), 1969. — Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. — O.R.S.T.O.M., Centre Nosy-Bé. Doc. scientifique n° 7.
- 1976. — Utilisation des diagrammes rangs-fréquences dans l'analyse des écosystème. — *J. rech. océanogr.* **1** (3) : 35-48.
- GILLON (Y.) et PERNES (J.), 1970. — Recherches écologiques dans la savane de Lanita (Côte-d'Ivoire). Comparaison de plusieurs indices de diversité dans l'étude d'un peuplement de Mantes. — *Terre et Vie*. — *Rev. d'Ecol. app.* **24** (1) : 54-61.
- IWASAKI (H.), 1979. — Physiological Ecology of Red tide Flagellates. — *Biochem. Physiol. Protozoa*, 2<sup>e</sup> ed. (1) : 357-393.
- IWASAKI (H.) et SASADA (K.), 1969. — Studies on the Red tide Dinoflagellates II on *Heterosigma inlandica*. — Appeared in Gokosho Bay, Shina Peninsula. — *Nippon Suisan Gakkaishi*, (39) : 943-947.
- KAT (M.), 1979. — The occurrence of *Prorocentrum* species and coincidence gastro-intestinal illness of mussels consumers. *Dev. in Mar. Biol.* vol. 1. — Toxic. Dinoflagellates Blooms. Taylor/Seliger eds Elsevier/North Holland : 215-220.
- KAT (M.), SPEUR (J.), OTJE (P.F.), 1982. — Diarrhetic mussel poisoning in the Netherlands related to the occurrence of *Dinophysis acuminata*, september-october 1981. — Inter. Council for the exploration of the sea. — Netherlands Institute for Fishery Investigations, *Mar. Env. Qual. com. C.M.* 1982/E.24 : 12 p.
- LEGENDRE (L.) et LEGENDRE (P.), 1979. — Ecologie numérique. Le traitement multiple des données écologiques. Ed. Masson. 197 p.
- MAGGI (P.) et SOULARD (L.), 1983. — Rôle des facteurs climatiques dans l'apparition d'eaux colorées en baie de Vilaine, durant l'année 1983. — Commission météorologique départementale de Loire-Atlantique, *Annales* 1983, 3 : 9-18
- MAHONEY (J.B.) et McLAUGHLIN (J.J.A.), 1977. — Association of phytoflagellates blooms in lower New York Bay with hypertrophication. — *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* **28** : 53-65.
- MARGALEF (R.), 1961. — Communication of structure in planktonic populations. — *Limnol. Oceanogr.* **6** : 124-128.
- 1978. — Diversity. — *Phytoplankton manual*. A. Sournia, ed. Paris, 251-260.
- MARTIN (J.L.Y.) et VACELET (E.), 1975. — Le rôle des vitamines dans les relations bactéries-plancton. — III. Relations entre la quantité de vitamines B<sub>12</sub> et les peuplements qui en font la synthèse. — *Cah. Biol. mar.* **16** : 511-519.
- MARTIN-JEZEQUEL (V.), 1981. — Succession des populations phytoplanktoniques en relation avec les conditions nutritionnelles dans les eaux littorales de la Manche (Roscoff). — Th. 3<sup>e</sup> cycle U.B.O. Brest, 145 p.
- MINZEL (D.W.) et SPAETH (J.-P.), 1962. — Occurrence of Vit B<sub>12</sub> in the Sargass Sea. — *Limnol. Oceanogr.* **7** : 151-154.
- QUEGUINER (B.), 1982. — Variations qualitatives et quantitatives du phytoplankton dans un écosystème eutrophe fortement soumis aux effets des marées : La rade de Brest. — Th. 3<sup>e</sup> cycle U.B.O. Brest, 123 p.
- RYDHLER (J.H.), 1955. — Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. — In : *The Luminescence of Biological Systems* (F.H. Hohson ed.) AAAS, Washington D.C. 787 : 387-414.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du phytoplankton du golfe de Marseille en 1964. — *Mar. Biol.* **8** (4) : 308-343.
- UTERMOHL (M.), 1958. — Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton Methodick. — *Mitt. Int. Verein. Theor. angew. Limnol.* **9** : 1-38.
- VENRICK (E.L.), 1978. — How many cells to count ? *Plankton manual UNESCO Monogr. on oceanogr. meth.* 6<sup>e</sup> ed. A. Sournia, Paris, 167-180.
- YASUMOTO (T.), OSHIMA (Y.), SUGAWARA (W.), FUKUYO (Y.), OGURI (H.), IGARASHI (T.) et FUJITA (N.), 1980. — Identification of *Dinophysis fortii* as the causative organism of Diarrhetic Shellfish Poisoning. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **46** (11) : 1405-1411.