

UNIVERSITE de PARIS VI
Spécialité : Océanographie Biologique

**Modélisation de la production phytoplanctonique
dans la zone côtière atlantique enrichie par les
apports fluviaux.**

Présentée par

Sophie LOYER

Soutenue le 8 juin 2001

JURY

Professeur Christiane Lancelot
Mme Valérie Andersen
Professeur Paul Nival
Mr Alain Ménesguen
Mr Patrick Gentien
Professeur Aline Fiala
Mme Véronique Garçon

Rapporteur
Rapporteur
Directeur de thèse
Responsable scientifique
Responsable scientifique
Présidente
Examineur

Remerciements

Ce travail a été effectué au centre IFREMER de Brest au sein du Laboratoire Eutrophisation et Bioaccumulation du Département d'Ecologie Côtière (Direction Environnement Littoral) grâce à une bourse de thèse cofinancée par l'Ifremer et la Région Bretagne.

Je suis reconnaissante à Monsieur Paul Nival d'avoir bien voulu être le Directeur de cette thèse et je tiens également à remercier tous les membres du jury d'avoir accepté d'en faire partie.

Ce projet n'aurait pu voir le jour sans Alain Ménesguen, qui en a été l'instigateur, et je le remercie vivement de la confiance qu'il m'a accordée pendant toute la durée de ce travail. Je lui dois toutes mes compétences en modélisation et je souhaite lui faire part de ma profonde considération. Je suis également très reconnaissante envers Patrick Gentien qui m'a permis de m'ouvrir au monde complexe des dinoflagellés et d'élargir mon esprit critique sur les processus modélisés.

Cette thèse n'aurait pu être menée à bien sans la collaboration de Pascal Lazure. Merci de nous avoir fourni ton modèle hydrodynamique et surtout merci d'avoir eu la patience de guider mes premiers pas en modélisation hydrodynamique ; tes connaissances m'ont été précieuses.

Merci à l'équipe du Laboratoire Proliférations Phytoplanctoniques de m'avoir permis de réaliser les cultures de *Gymnodinium* dans les meilleures conditions.

Je suis également extrêmement redevable à Luis Lampert, sans qui les campagnes Bio-Modycot n'auraient jamais existé. Les relations humaines et scientifiques que j'ai partagées avec toi ont toujours été très précieuses. Je tiens à t'exprimer ma profonde gratitude et je te témoigne toute mon amitié.

Je remercie vivement Jean-François Guillaud, responsable du Laboratoire Eutrophisation et Bioaccumulation, qui a toujours été disponible quand j'avais besoin de ses conseils et qui a eu la tâche ingrate d'être le premier relecteur de ce manuscrit.

Je remercie également mes amis, Philippe Cugier et Jean Noël Druon, pour m'avoir supportée quand on partageait le même bureau et pour m'avoir aidée ; les garçons, vos conseils m'ont été d'une très grande aide. Et je tiens aussi à associer à ces remerciements Anne Christine, Anne-Sophie et Céline, qui ont su supporter avec philosophie mes doutes de fin de thèse.

Je remercie aussi l'équipage et les hydrographes du BH2 Lapérouse pour leur travail durant les campagnes à la mer.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes avec qui j'ai pu avoir des échanges très profitables au cours de ce travail et au cours des campagnes océanographiques ; la liste est longue et j'espère qu'ils se reconnaîtront.

Je ne saurais terminer cet avant propos sans avoir chaleureusement remercié mes parents, qui bien qu'aillant connaissance des difficultés que je pouvais rencontrer pendant et au terme d'un cursus scientifique, ont tenu compte de ma motivation et m'ont témoigné un soutien indéfectible... encore mille fois merci ! Et un grand merci à mon frère, dont j'ai toujours apprécié la disponibilité et la gentillesse.

INTRODUCTION	1
<u>CHAPITRE I</u> : ETAT DES CONNAISSANCES SUR LA ZONE D'ETUDE	4
1. <u>Cadre de l'étude</u>	4
1.1. Description du site d'étude	4
1.1.1. <u>Situation géographique</u>	4
1.1.2. <u>Activité économique</u>	6
1.1.3. <u>Qualité des eaux des estuaires</u>	7
1.1.3.1. Hydrologie	7
1.1.3.2. Les apports en sels nutritifs	8
1.2. Hydrodynamisme du Golfe de Gascogne	11
1.2.1. <u>Les agents hydrodynamiques et la courantologie</u>	11
1.2.2. <u>Description et évolution annuelle des structures hydrologiques du plateau</u>	14
1.3. Caractéristiques du réseau trophique	17
1.3.1. <u>Conséquences des phénomènes hydrodynamiques sur l'écosystème pélagique</u>	17
1.3.2. <u>Le cycle saisonnier</u>	20
1.3.2.1. Schéma typique du développement du phytoplancton en mer tempérée	20
1.3.2.2. Particularités dans le Golfe de Gascogne	21
1.3.3. <u>Les principales efflorescences algales</u>	23
1.4. Etude des blooms saisonniers du dinoflagellés <i>Gymnodinium mikimotoi</i>	25
1.4.1. <u>Pourquoi modéliser les blooms saisonniers en dinoflagellés</u>	25
1.4.2. <u>Etat des connaissances actuelles sur <i>Gymnodinium mikimotoi</i></u>	27
1.4.2.1. Présentation de l'espèce	27
1.4.2.1.1. Description	27
1.4.2.1.2. Sa répartition dans le monde	28
1.4.2.1.3. Les efflorescences en France	29
1.4.2.2. Etat des connaissances sur la physiologie de l'espèce	30
1.4.2.2.1. Caractéristiques des manifestations d'eaux colorées à <i>Gymnodinium mikimotoi</i>	30
1.4.2.2.2. Rôle de la température	31
1.4.2.2.3. Rôle des sels nutritifs	32
1.4.2.2.4. Rôle de la lumière	33

1.4.3. <u>Etude expérimentale préliminaire pour la modélisation: effet de l'éclairement sur le taux de croissance</u> -----	34
1.4.3.1. Méthodes de culture -----	34
1.4.3.1.1. Origine des souches algales -----	34
1.4.3.1.2. Milieu et conditions de culture -----	34
1.4.3.2. Protocole expérimental-----	35
1.4.3.3. Résultats -----	37
1.4.3.3.1. Suivi de la densité cellulaire-----	37
1.4.3.3.2. Estimation du taux de croissance à partir du nombre de cellules ----	40
1.4.3.3.3. Suivi de la quantité de chlorophylle intracellulaire -----	42
1.5. Evolution saisonnière de la distribution des sels nutritifs sur le plateau atlantique continental français à partir des campagnes Bio-Modycot -----	44
1.5.1. <u>Environnement hydrologique</u> -----	44
1.5.2. <u>Environnement chimique</u> -----	50
1.5.2.1. Distribution horizontale-----	50
1.5.2.2. Distribution verticale-----	55
1.5.3. <u>Evolution des rapports N/P/Si</u> -----	57
1.6. Le rôle des conditions hydrologiques sur la productivité halieutique -----	61
2. <u>Notions sur les différents modèles couplant physique et biologie</u> -----	64
2.1. Conceptualisation des modèles d'écosystèmes marins -----	64
2.1.1. <u>Principe de la modélisation</u> -----	64
2.1.2. <u>Présentation de quelques modèles écologiques récents</u> -----	66
2.1.2.1. Modèles adimensionnels-----	67
2.1.2.2. Modèles unidimensionnels-----	72
2.1.2.3. Modèles bidimensionnels-----	73
2.1.2.4. Modèles tridimensionnels-----	74
2.2. Modèles sur le plateau continental, état de l'art -----	84
2.2.1. <u>Modèles hydrodynamiques</u> -----	84
2.2.2. <u>Modèles écologiques</u> -----	85

3. <u>Données utilisées pour la calibration et la validation</u> -----	86
3.1. Les mesures du REPHY et du RNO -----	86
3.2. Les images satellites de la couleur de l'eau -----	87
3.3. Les campagnes Bio-Modycot -----	88
3.4. Autres campagnes -----	89
<u>CHAPITRE II : MODELE 3D DU GOLFE DE GASCOGNE</u> -----	90
1. <u>Le modèle hydrodynamique</u> -----	90
1.1. Le maillage -----	90
1.1.1. <u>Le maillage horizontal</u> -----	90
1.1.2. <u>Discrétisation verticale</u> -----	90
1.2. Principe de résolution -----	91
1.3. Les équations résolues -----	93
1.3.1. <u>Equations du mouvement</u> -----	93
1.3.2. <u>Equation de la chaleur</u> -----	94
1.3.3. <u>Equation de la salinité</u> -----	94
1.3.4. <u>Equation de transport d'un traceur</u> -----	94
1.3.5. <u>Modèle de turbulence</u> -----	95
1.4. Variables forçantes et conditions aux limites -----	96
1.4.1. <u>Condition limite en surface</u> -----	96
1.4.2. <u>Conditions limites à la côte</u> -----	97
2. <u>Le modèle biologique</u> -----	98
2.1. Présentation du schéma conceptuel -----	98
2.2. Structure du modèle biologique nominal -----	100
1.4.3. <u>Le phytoplancton</u> -----	101
1.4.4. <u>Le compartiment inorganique dissous</u> -----	107
1.4.5. <u>Le zooplancton</u> -----	109
1.4.6. <u>Le compartiment organique détritique</u> -----	112
1.4.7. <u>La prise en compte du compartiment benthique</u> -----	113
2.3. Modèle spécifique de <i>Gymnodinium mikimotoi</i> -----	116
2.3.1. <u>Le taux de croissance</u> -----	116
2.3.2. <u>La mortalité</u> -----	119

2.3.3. <u>Facteur de conversion</u> -----	122
2.3.4. <u>Résolution numérique</u> -----	122
2.3.5. <u>Schéma d'intégration</u> -----	123
2.3. Le couplage avec le modèle hydrodynamique -----	124
2.4. Conditions aux limites et conditions initiales -----	127
<u>CHAPITRE III : RESULTATS ET EXPLOITATION DU MODELE</u> -----	131
1. <u>Calibration et validation</u> -----	131
1.1. Cycles des nutriments -----	131
1.1.1. <u>Utilisation des mesures du RNO</u> -----	131
1.1.2. <u>Comparaison avec les résultats des campagnes</u> -----	133
1.2. Chlorophylle -----	147
1.2.1. <u>Utilisation des mesures du REPHY</u> -----	147
1.2.2. <u>Comparaison avec les résultats des campagnes</u> -----	149
1.2.3. <u>Comparaison avec les images satellitaires de la couleur de l'eau</u> -----	152
2. <u>Evolution temporelle de l'écosystème</u> -----	154
2.1. Analyse du cycle annuel sur une année type : 1998 -----	154
2.1.1. <u>La floraison printanière</u> -----	154
2.1.2. <u>La succession diatomées/flagellés</u> -----	160
2.1.3. Evolution de la structure verticale de la colonne de l'eau-----	165
2.2. Evolution interannuelle de la production primaire de 1990 à 1998 -----	174
2.2.1. <u>Cartographie de la production totale sur l'ensemble de la zone</u> -----	174
2.2.2. <u>Suivi des productions annuelles par zones</u> -----	179
3. <u>Evolution temporelle et spatiale du développement de <i>Gymnodinium</i></u> -----	189
3.1. Simulation sur l'année 1995 -----	189
3.2. Simulation sur la période 1990-1995 -----	195
4. <u>Devenir du nitrate d'origine fluviale et marine</u> -----	201
4.1. Cartographie du pourcentage annuel de production primaire due aux trois fleuves -----	201
4.1.1. <u>Principe du calcul, exemple de la Loire</u> -----	201

4.1.2. <u>Résultats</u> -----	202
4.2. Cartographie du rapport f -----	208
4.3. Simulation de scénarios de réduction d'apports en nitrate ligérien et girondin ----	215
5. <u>Analyse de sensibilité du modèle à quelques paramètres : les limites du modèle</u> -----	219
5.1. Influence des vitesses de chute -----	221
5.1.1. <u>Influence d'une variation de plus ou moins 50% de la vitesse de chute du phytoplancton</u> -----	221
5.1.2. <u>Influence d'une variation de plus ou moins 50% de la vitesse de chute du matériel détritique</u> -----	222
5.2. Influence des taux de reminéralisation dans le compartiment benthique -----	223
5.2.1. <u>Influence d'une variation de plus ou moins 50% du taux de reminéralisation de l'azote détritique benthique</u> -----	223
5.2.2. <u>Influence d'une variation de plus ou moins 50% du taux de reminéralisation du phosphore détritique benthique</u> -----	224
5.3. Influence des conditions à la limite ouest du modèle -----	225
CONCLUSION -----	227

INTRODUCTION GENERALE

Les estuaires et les zones côtières, situés à l'interface entre le milieu terrestre et le milieu océanique, sont directement soumis à l'influence de l'activité humaine. Ils subissent des pollutions liées aux activités de tout le bassin versant, et aux rejets des villes et des industries installées sur leurs rives. Le type de dysfonctionnement étudié ici concerne l'enrichissement provoqué par l'apport de sels nutritifs (azote, phosphore et silicium) qui concourt, avec d'autres facteurs, au développement massif de la végétation et notamment du phytoplancton. Un milieu est souvent considéré comme eutrophisé quand l'enrichissement est tel que des nuisances se manifestent (anoxies, développement de certaines espèces toxiques, etc ...).

Ces zones côtières ont la capacité d'assimiler et de disperser les apports continentaux mais lorsque ces flux deviennent trop importants, des déséquilibres dans l'écosystème apparaissent (développement algal massif, diminution de la biodiversité, etc...). Un apport d'eau douce entraîne une stratification d'origine haline et crée des zones de confinement propices aux proliférations phytoplanctoniques, si les paramètres favorables au développement algal sont réunis (éclairage intense, températures élevées et milieu riche en nutriment) (Peperzak *et al.*, 1996 ; Radach, 1991 ; Turner et Rabalais, 1991). L'accumulation de phytoplancton dans une mince couche de surface éclairée peut même aller jusqu'à la formation d'eaux colorées, à caractère parfois toxique. Ce phénomène est fortement influencé par les fluctuations climatiques interannuelles.

Les lagunes, les baies et les mers côtières de faibles profondeurs (plateau continental) sont les zones les plus touchées. Une préoccupation importante de l'écologie côtière est donc d'évaluer l'impact des apports fluviaux, riches en éléments nutritifs.

Les teneurs en sels nutritifs dans les apports fluviaux, qui évoluent avec la démographie, le développement industriel et l'activité agricole, se sont souvent accrus au cours des dernières décennies et ont entraîné des perturbations dans les écosystèmes côtiers comme la Baie de Seine (Guillaud *et al.*, 2000), la Baie de Chesapeake (Harding et Perry, 1997) ou la mer Adriatique (Legovic et Justic, 1997). Cette prise de conscience mondiale de l'importance du domaine côtier s'est traduite par la réalisation d'un grand nombre d'études dans plusieurs zones côtières enrichies (Biggs *et al.*, 1997 ; De-Jonge *et al.*, 1994 ; Harding et Perry, 1997 ; Joint et Pomroy, 1993 ; Lancelot *et al.*, 1987 ; Legovic et Justic, 1997 ; Marchetti *et al.*, 1988 ; Radach *et al.*, 1990 ; Reid *et al.*, 1990 ; Van der Veer *et al.*, 1989, Aminot *et al.*, 1997) où les modèles mathématiques, outil de synthèse de la description d'un écosystème, ont souvent permis d'étayer ou confirmer certaines hypothèses relatives à l'impact des apports

fluviaux en zone côtière (Chen *et al.*, 1997 ; Cerco *et al.* , 1993 ; Moll, 1998 ; Skogen, 1998 ; Dippner, 1993 ; Cugier, 1999).

Le plateau continental atlantique français est une mer épicontinentale soumise à l'influence de plusieurs fleuves ; le long de la côte française, les quatre fleuves les plus importants sont la Vilaine, la Loire, la Gironde et l'Adour. Lors des années pluvieuses, le panache de la Loire peut remonter le long de la côte de Bretagne sud et atteindre la baie de Douarnenez. L'extension de ces panaches est principalement soumise à l'action du vent, et il n'est pas rare de voir des eaux dessalées s'étendre jusqu'au talus continental (Lazure et Jégou, 1998). Belin *et al.* (1989) ont noté une tendance à l'augmentation des blooms toxiques le long de la façade atlantique française. Ces auteurs supposent un rôle potentiel des enrichissements liés aux apports fluviaux.

De nombreux travaux et campagnes ont été consacrés au secteur nord de la mer celtique et en Manche (Pingree *et al.*, 1982 ; Le Cann et Pingree, 1995 ; Jegou et Lazure, 1995), ainsi que sur la partie espagnole du golfe de Gascogne (Varela, 1996), mais un nombre plus restreint d'études a été consacré à la biologie du plateau atlantique. Les études existantes sont localisées près du talus (Tréguer *et al.*, 1979), le long de la côte sud Bretagne (Morin *et al.*, 1991), devant l'estuaire de la Gironde (Herbland *et al.*, 1998 ; Labry *et al.*, 2001), en baie de Vilaine (Maggi *et al.*, 1986 ; Chapelle *et al.*, 1984), ou dans les zones très proches de la côte comme le bassin de Marennes Oléron (Delmas *et al.*, 1990 et 1992). La zone du Golfe de Gascogne est un des axes majeurs du PNEC (Programme National sur l'Environnement Côtier) qui a pour but de fournir les bases de connaissances permettant l'aménagement et l'utilisation durable du milieu marin et de ses ressources.

Ce travail, fondé sur une double approche combinant mesures in-situ et modélisation, a pour but de faire progresser les connaissances actuelles sur l'état et le fonctionnement de l'écosystème de la façade atlantique française.

Ce travail peut se découper en trois grandes étapes :

(1) La première phase a consisté à réaliser une synthèse bibliographique sur l'hydrodynamique du golfe de Gascogne et sur le cycle saisonnier du phytoplancton, puis à analyser les résultats des campagnes de mesures qui ont été réalisées en 1999 et 2000, en

collaboration avec le SHOM. Ces campagnes constituent un état des lieux de la distribution saisonnière des sels nutritifs et du phytoplancton à l'échelle du plateau.

(2) Ensuite, un modèle numérique de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique a été élaboré grâce à un modèle biogéochimique inséré dans le modèle hydrodynamique 3D développé par Pascal Lazure (DEL/AO) (Lazure et Jégou, 1998). Le plateau continental du golfe de Gascogne présente une large extension géographique et une grande diversité de structures hydrologiques (front côtier halin, stratification thermique, zone de mélange et zone d'upwelling) induisant des variations dans les populations phytoplanctoniques et nécessitant l'utilisation d'un modèle hydrodynamique tridimensionnel pour étudier les phénomènes écologiques.

Ce modèle a pour but de simuler de façon réaliste l'évolution des sels nutritifs et du phytoplancton sur le plateau atlantique, afin de mettre en évidence les traits majeurs du cycle saisonnier phytoplanctonique et d'expliquer l'influence des processus physiques sur la dynamique de la production primaire.

(3) Enfin, un modèle spécifique a été inséré dans le modèle de biomasse global, afin de pouvoir prendre en compte le développement de *Gymnodinium mikimotoi*, essentiellement basé sur la consommation de l'ammonium (Videau, 1987). Cette espèce se développe régulièrement sur la côte atlantique française, pouvant atteindre parfois des concentrations importantes allant jusqu'aux phénomènes d'eaux colorées. Dans un premier temps, nous avons testé les capacités de réponse de ce modèle sur l'année 1995, année durant laquelle un développement massif de cette algue a eu lieu. Par la suite, nous avons évalué la capacité du modèle à reproduire les variations interannuelles de l'importance des blooms.

CHAPITRE I

Etat des connaissances sur la zone d'étude

I. ETAT DES CONNAISSANCES SUR LA ZONE D'ETUDE

1. Cadre de l'étude

1.1. Description du site d'étude

1.1.1. Situation géographique

Le Golfe de Gascogne se rattache de manière générale à l'Atlantique nord est. Il se situe entre 43,5° et 48,5° N et entre 1° et 6° W. Le golfe est ouvert sur l'océan atlantique et possède deux frontières, la côte espagnole dans sa partie sud, orientée ouest-est, et une côte française à l'est, orientée sud-est/nord-ouest.

Un tiers de la surface du Golfe de Gascogne est occupé par le plateau continental (depuis la côte jusqu'au talus), correspondant au domaine d'application du modèle. Il s'étend du canyon de Cap Breton, au sud, à l'entrée de la Manche, au nord jusqu'à l'isobathe des 200 mètres (figure 1-1). Le plateau continental gascon atteint 200 km de large au niveau de l'île de Ré.

Sur le plateau continental du golfe de Gascogne, on distingue, de la côte vers le large, trois grands domaines liés aux zones de remontée marine des fonds (Barthe, 1987) :

- une frange littorale (entre la côte et l'isobathe 30 mètres)
- le plateau interne (jusqu'au niveau de l'isobathe 100 mètres)
- le plateau externe (jusqu'au talus).

Barthe (1987) a ainsi défini trois grandes catégories d'eau : (1) les eaux océaniques (salinité supérieure à 35), les eaux de plate-forme (présentant des températures et des salinités variables et les eaux côtières, confinées contre le littoral et qui présentent une très forte variabilité en salinité et les températures les plus froides en hiver.

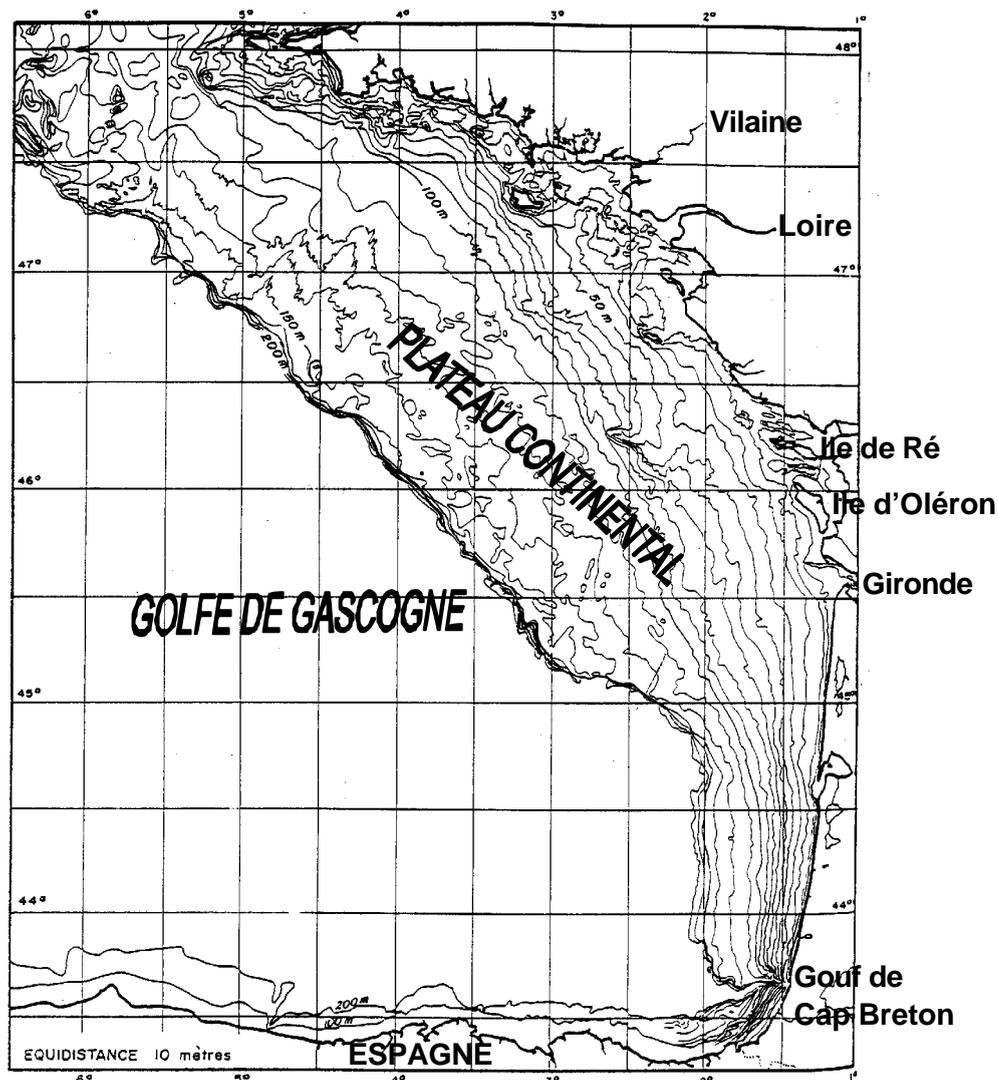


Figure 1-1 : Carte bathymétrique du plateau continental du Golfe de Gascogne

Les rivières débouchant sur la côte sont du nord au sud : l'Odet, le Scorff, le Blavet, la Vilaine, la Loire, la Charente, la Gironde et enfin l'Adour, en limite sud de la zone d'étude.

Les trois principaux fleuves sont la Vilaine (débit moyen $80\text{m}^3/\text{s}$), la Loire (débit moyen $890\text{m}^3/\text{s}$) et la Gironde (débit moyen $980\text{m}^3/\text{s}$), entraînant une variabilité importante des salinités (29 à 33) dans les eaux dites côtières.

Le littoral atlantique est ainsi l'exutoire de plusieurs grands bassins versants, marqués par l'activité humaine et en particulier par le drainage de nombreux rejets urbains, industriels et agricoles. Les bassins versants de la Vilaine, de la Loire et de la Gironde s'étendent respectivement sur 10400 km^2 , 115000 km^2 et 81000 km^2 .

1.1.2. Activité économique

La pêche chalutière est une activité économique importante dans le Golfe de Gascogne ; elle représente une valeur de 1,7-1,8 milliards de francs avec plus de 100000 tonnes de captures. Les espèces dont les valeurs commerciales sont les plus fortes sont la sole, le merlu, la langoustine, la baudroie et la civelle. Parmi les petits pélagiques, l'anchois, la sardine, le maquereau et le thon sont les espèces dominantes en terme d'abondance.

La côte atlantique possède deux estuaires importants, l'estuaire de la Loire et l'estuaire de la Gironde. Par leur dessalure et leur richesse en éléments nutritifs, ces estuaires sont des lieux privilégiés pour les frayères de nombreuses espèces, puis jouent un rôle important de nourricerie.

L'estuaire de la Loire sert de nourricerie pour les jeunes poissons comme le tacaud et le sprat et les crustacés dont le cycle de vie dépend des milieux saumâtres. Ces secteurs sont fréquentés à cause de la présence des vasières, zones calmes et riches en nourriture. Certaines espèces amphihalines, comme l'éperlan ou le flet, traversent aussi les estuaires à un moment de leur cycle. Les espèces dites euryhalines comme la sole et le merlan, dont la valeur halieutique est importante séjournent dans les estuaires pour des raisons trophiques (Marchand *et al.*, 1996).

En dehors des grands estuaires de la Loire et de la Gironde, la côte atlantique comporte plusieurs baies: la baie d'Audierne, la baie de Concarneau, la baie de Vilaine, la baie de Bourgneuf, la baie de Quiberon, le pertuis Breton et le pertuis d'Antioche. La plupart de ces baies sont des zones de production conchylicole et des zones de pêche coquillière importantes, d'où la mise en place d'un réseau serré de surveillance : le REPHY (REseau de surveillance PHYtoplanctonique) dont l'objectif principal est d'éviter les intoxications alimentaires par consommation de coquillages contaminés par le phytoplancton toxique. Ces baies peuvent être le lieu de phénomènes particuliers ; la baie de Vilaine, par exemple, est régulièrement le lieu d'apparition d'eaux colorées qui causent parfois la mortalité d'animaux marins par hypoxie ou de développement d'espèces phytoplanctoniques toxiques pouvant engendrer une toxicité pour la faune marine (*Gymnodinium*), ou rendant les coquillages impropres à la consommation (*Dinophysis*).

1.1.3. Qualités des eaux des estuaires

1.1.3.1. Hydrologie

En baie de Vilaine, les courants de marée sont faibles et inférieurs à 2 cm.s^{-1} pour les résiduels. L'évolution des salinités dans la baie est sous la dépendance des apports de la Vilaine et de la Loire. Il n'est pas rare d'observer des intrusions ligériennes dans la partie ouest de la baie lorsque les débits deviennent importants (Salomon et Lazure, 1988). Avec les crues hivernales, les débits de la Vilaine dépassent les $400 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ et leur variabilité interannuelle directement liée aux facteurs météorologiques.

La Loire et la Gironde sont des estuaires macrotidaux où la marée entraîne une remise en suspension et un transport des sédiments estuariens vers les eaux côtières notamment en période de crue. Les apports en éléments dissous sont majoritairement régis par les débits fluviaux (Castaing, 1981) et ceux-ci présentent une forte variabilité saisonnière, inscrite à l'intérieur de fluctuations annuelles importantes.

La Loire peut avoir des crues hivernales très importantes, dépassant les $6000 \text{ m}^3/\text{s}$, et des périodes d'étiage très sévères ($100 \text{ m}^3/\text{s}$). Concernant la Gironde, on retrouve la même variabilité saisonnière, avec des crues atteignant $5000 \text{ m}^3/\text{s}$ et des débits estivaux faibles, de l'ordre de $100 \text{ m}^3/\text{s}$.

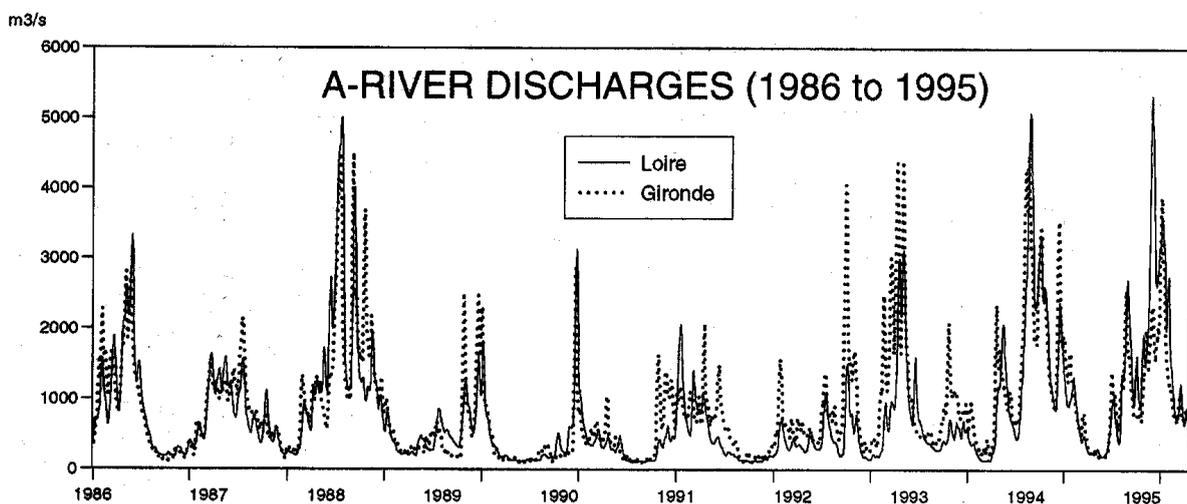
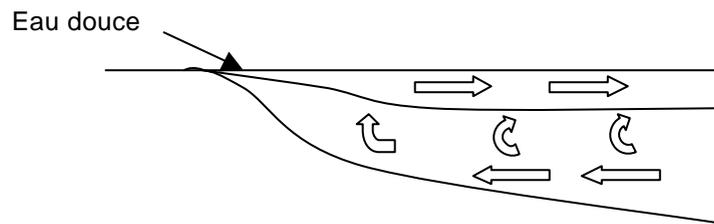


Figure 1-2 : Débits de la Loire et de la Gironde de 1985 à 1995 (Lazure et Jégou, 1996).

Les fluctuations annuelles sont importantes (figure 1-2); alors qu'en 1992, les débits moyens annuels de la Loire et de la Gironde étaient de l'ordre de $500 \text{ m}^3/\text{s}$, ils ont atteint $1000 \text{ m}^3/\text{s}$ en

1993 et 2000 m³/s en 1988 et 1994, (Laborde, 1995 ; Jégou et Lazure, 1996). Quant à l'année 1995, elle a été marquée par des crues exceptionnelles, dépassant les 5000 m³/s pour la Loire. Les variations saisonnières des débits fluviaux entraînent des variations importantes de la stratification haline dans les estuaires. Les panaches des rivières induisent de forts courants de densité, dirigés vers l'aval en surface et vers l'amont au le fond. L'effet de la rotation de la terre sur les gradients de pression correspondants aux apports en eau douce étale les panaches vers la droite.



1.1.3.2. Les apports en sels nutritifs

En Vilaine, le réseau hydrologique est composé de deux cours d'eau, la Vilaine et son affluent l'Oust qui se rejoignent à Redon. Les principales villes sont Rennes, Vitré et Redon mais 78% du bassin versant est occupé par des terres agricoles (Moreau *et al.*, 1998). Pour l'azote, les flux annuels de sels nutritifs déversés dans la baie sont corrélés avec la superficie du bassin versant car il s'agit d'une origine essentiellement agricole (Clement, 1987). Pour le phosphore, Queguiner (1988) a mesuré une influence équivalente des rejets agricoles et des rejets urbains.

Dans l'estuaire de la Loire, les apports en azote (organique et minéral), phosphore, matières en suspension et demande chimique en oxygène (DCO) issus du bassin versant sont majoritaires par rapport aux rejets des villes côtières (Nantes et S^t Nazaire). Cann *et al.*, (1999) ont mis en évidence une relation entre l'évolution des excédents azotés agricoles et les concentrations moyennes en nitrate dans les rivières. Ces apports diffus, issus du lessivage et de l'érosion des terres, sont directement liés aux périodes d'étiage et de crues (tableau 1-1).

DEBITS	100m ³ /s	800m ³ /s	3000m ³ /s
MES(t/j)	370	2960	11100
Ammonium (t/j)	0,8	6,4	24
Nitrites (t/j)	0,78	6,2	23
Nitrates (t /j)	134	1144	4290
Azote de Kjeldhal (t /j)	12	80	290
P total (t /j)	2,6	20,8	78
Cuivre (kg/j)	40	320	1200
Fer (t /j)	2,4	19,2	72
Plomb (kg/j)	19	150	560
Chrome (kg/j)	27	220	820
Zinc (kg/j)	330	2640	9900

Tableau 1-1 : Variations des flux continentaux journaliers en amont de la Loire, en fonction du débit, en période d'été (100m³/s), en période d'été (800m³/s) et en période de crue (3000m³/s). (issu du rapport réalisé par le port Atlantique Nantes Saint Nazaire en 1991).

Le phosphate provient de la dégradation de la matière organique et du lessivage des minéraux, mais sa principale origine est artificielle : engrais, rejets industriels et urbains (en particuliers produits lessiviels).

Les concentrations en nitrate dans la Loire sont supérieures à 400 µmol/l en hiver et diminuent dès le printemps. Néanmoins, ces concentrations n'augmentent pas de façon significative avec l'importance du débit hivernal ; ceci caractérise une source continentale diffuse où le lessivage des sols jouent un rôle majeur. En général les apports azotés ont une origine continentale pour plus de 80 % ; même en période d'été, les apports par les villes ne dépassent pas les 80% (Sauriau *et al.*, 1996). Les concentrations en phosphate varient avec le débit et dépassent les 5µmol/l en hiver tandis qu'en été, elles oscillent entre 1 et 2 µmol/l. Les apports urbains et industriels de Nantes S^t-Nazaire ne représentent que 5% des apports pour un débit moyen de 800 m³/s (rapport du Port Atlantique Nantes Saint-Nazaire, 1991). Toutefois en Loire, en période d'été, les apports par Nantes S^t-Nazaire ne sont pas à négliger et ils peuvent constituer jusqu'à 40% des flux de phosphore total dans l'estuaire externe.

La Gironde est composée de quatre cours d'eau, l'Isle, la Dronne, la Garonne et la Dordogne ; ils se rejoignent au bec d'Ambes qui représente le début de l'estuaire. Les principales villes présentes sur le bassin versant sont Toulouse, Rodez, Agen, Périgueux et Bordeaux. Maurice (1993) a estimé les apports urbains et industriels en azote à 7% des apports globaux d'azote

total à l'estuaire. En ce qui concerne le phosphore total en Gironde, les rejets directs dans l'estuaire constituent en moyenne 18% des apports globaux ; mais ces apports peuvent représenter 35% durant les années les plus sèches.

-Tendance évolutive des rejets :

Une évolution croissante des concentrations en nitrate en amont de l'estuaire de la Loire a été notée depuis 1975 (Sauriau *et al.*, 1996) parallèlement à l'intensification de l'agriculture, et à cause de la faible rétention des excédents azotés par les sols (Cann, 1995). Pour la Gironde, les teneurs en nitrate à salinité nulle semblent avoir augmentées de 25% en 10 ans (Maurice, 1993). Par contre, pour le phosphate, les concentrations restent stables, en partie du fait des grandes capacités de rétention des sols.

Concernant les rejets industriels, les flux rejetés dans l'estuaire de la Loire se maintiennent dans la quasi totalité des cas ; une amélioration a même été notée pour le phosphate, l'azote organique et les matières en suspension. Des efforts ont également été réalisés sur les stations d'épuration.

A salinité égale, les niveaux en nitrate de l'estuaire de la Loire sont intermédiaires entre ceux de la rade de Brest (où les teneurs sont les plus élevées) et ceux de l'estuaire de la Gironde (teneur les plus faibles). Les concentrations en phosphate dissous dans l'estuaire de la Gironde sont faibles et inférieures à celles mesurées dans les estuaires de la Loire et de la Seine (où les teneurs sont les plus élevés) (tableau 1-2).

Fleuves	Débit moyen (m ³ /s)	Surface du bassin versant (10 ³ km ²)	N minéral (t/an)	P minéral (t/an)
Garonne + Dordogne	974	81	59000	1500
Loire	890	115	137000	3200
Seine	413	78	80500	8400
Rhône	1700	99	67000	5500
Vilaine	68	10	16000	1030

Tableau 1-2 : Comparaison des apports fluviaux dans l'estuaire de la Gironde et de la Loire avec ceux de deux autres grands fleuves français (issu du livre blanc de la Gironde réalisé par l'Agence de l'Eau Adour Garonne en 1994).

Les estuaires de la Loire et de la Gironde possèdent des concentrations faibles en chlorophylle, du fait de leurs turbidités très élevées. Mais l'estuaire de la Loire se distingue de celui de la Gironde par sa proportion de matériel détritique plus importante.

1.2. Hydrodynamisme du Golfe de Gascogne

1.2.1. Les agents hydrodynamiques et la courantologie

Le plateau continental du Golfe de Gascogne est un milieu à haute énergie (Barthe et Castaing, 1989) avec comme principaux agents dynamiques le vent et la marée.

❖ Le vent :

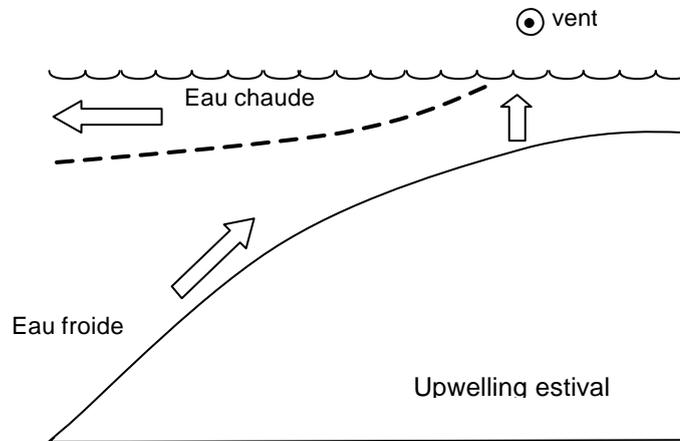
Le vent agit par la tension qu'il exerce en surface et cette tension est proportionnelle au carré de la vitesse. L'ordre de grandeur des courants de surface sont d'environ 1 à 3% de la vitesse du vent ; celui-ci est souvent la principale cause de transport à long terme dans la zone côtière, les eaux du plateau répondant très rapidement à un stress par le vent. Il provoque un mouvement superficiel de l'eau qui, par viscosité, entraîne les couches d'eau plus profondes. La vitesse de l'eau acquise en surface est proportionnelle à la vitesse du vent et fait un angle de 45° par rapport à sa direction (sous l'effet de la force de Coriolis). Le mouvement est pratiquement confiné dans la couche d'Ekman dont l'épaisseur se situe aux alentours d'une trentaine de mètres. Dans cette couche, le flux résultant est dirigé à 90° de la direction dans laquelle souffle le vent (théorie de la spirale d'Ekman).

Les vents de nord-ouest déplacent les masses d'eau vers le sud-ouest, (Le Cann et Pingree, 1995), les vents de sud entraînent une circulation vers le nord-est et les vents de secteur sud-ouest limitent les phénomènes de transport. Les courants générés sont de l'ordre de 10 cm/s, voire localement de 20 à 30 cm/s (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996), mais leurs résiduelles barotropes sont faibles (Pingree et Le Cann, 1989).

Les panaches de fleuves sont très sensibles à la circulation induite par le vent. En général, les apports d'eau douce en surface ont tendance à s'évacuer vers le nord sous l'effet de la rotation de la terre. Mais en réponse à un coup de vent brutal d'ouest, la circulation des panaches peut être déviée et s'étendre non plus vers le nord mais vers le sud. Cet effet est reproduit par le modèle tridimensionnel développé par Lazure (Jegou et Lazure, 1995).

Les coups de vent de secteur nord peuvent aussi entraîner en zone côtière l'apparition d'upwellings, surtout lorsque les courants de marée sont faibles. La côte des Landes est très sensible à ce phénomène. Il apparaît régulièrement en période estivale un upwelling par vent

de secteur nord-ouest à nord; Jegou et Lazure (1995) donnent une bonne description de ce phénomène : les vents de nord entraînent un flux de sud-ouest en surface, alors qu'à proximité du fond, la topographie crée un courant dirigé vers l'est; un courant vertical assure la continuité entre les deux, provoquant une remontée d'eau froide en surface.



Toutefois, l'action du vent n'est prépondérante que lorsque les phénomènes liés à la marée sont faibles ; en mer celtique, les courants de marée étant très importants, l'action du vent devient secondaire (Pingree et Le Cann, 1989).

❖ La marée:

Elle est de type semi-diurne et possède les caractéristiques d'une onde stationnaire légèrement amplifiée à la côte. Elle pénètre dans le golfe de Gascogne par le sud-ouest et atteint presque simultanément les divers points de la côte (Barthe, 1987). L'onde de marée est stationnaire sur le plateau continental atlantique français mais elle adopte un caractère plus progressif au delà de la pointe de Penmarc'h, c'est à dire à l'entrée de la Manche, à cause de l'énergie dissipée en Manche. Elle induit un mélange par frottement sur le fond (Le Cann, 1990).

L'importance du courant dépend de la largeur du plateau, ce qui explique les courants faibles dans le sud du golfe (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996) et les courants plus forts au nord-ouest. L'accélération des courants de marée sur le plateau celtique est liée à la bathymétrie et au trait de côte.

La marée n'est donc pas le processus dominant sur la façade atlantique sauf localement autour des îles et devant la pointe de la Bretagne (figure 1-3).

Ces courants provoquent des mouvements horizontaux alternatifs de l'eau au niveau des estuaires (flot/jusant).

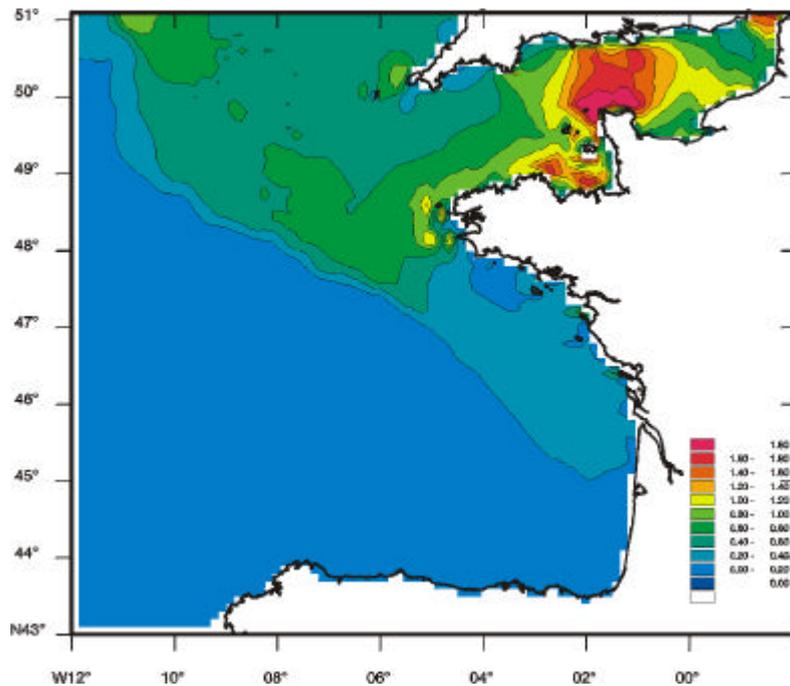


Figure 1-3 : Valeurs maximales atteintes par le courant au cours d'un cycle de marée pour un coefficient de 70 (Lazure, comm. pers.)

Il en résulte que globalement, seule la bande côtière est mélangée (en période d'étiage), le reste du plateau se stratifiant thermiquement au printemps et en été, sauf devant la pointe de la Bretagne, zone de forts courants de marée (Jegou et Lazure, 1995; Pingree *et al.*, 1982).

❖ La houle:

La houle agit surtout sur la remise en suspension des sédiments, mais elle ne se fait sentir que sur des fonds ne dépassant pas 30 mètres; au delà, il y a peu de transport des sédiments. Bien que la houle entraîne une augmentation du courant sur le fond, son action n'est pas actuellement prise en compte dans le modèle hydrodynamique tridimensionnel.

❖ La circulation thermohaline:

Elle est due à la circulation des masses d'eau liée aux gradients de densité. Lors d'une arrivée massive d'eau légère (en sortie d'estuaire par exemple), un gradient de densité se crée et provoque un courant en profondeur de la zone la plus dense vers la zone la moins dense. En surface, un courant inverse apparaît et l'eau la moins dense aura tendance à s'étaler au dessus de l'eau la plus lourde.

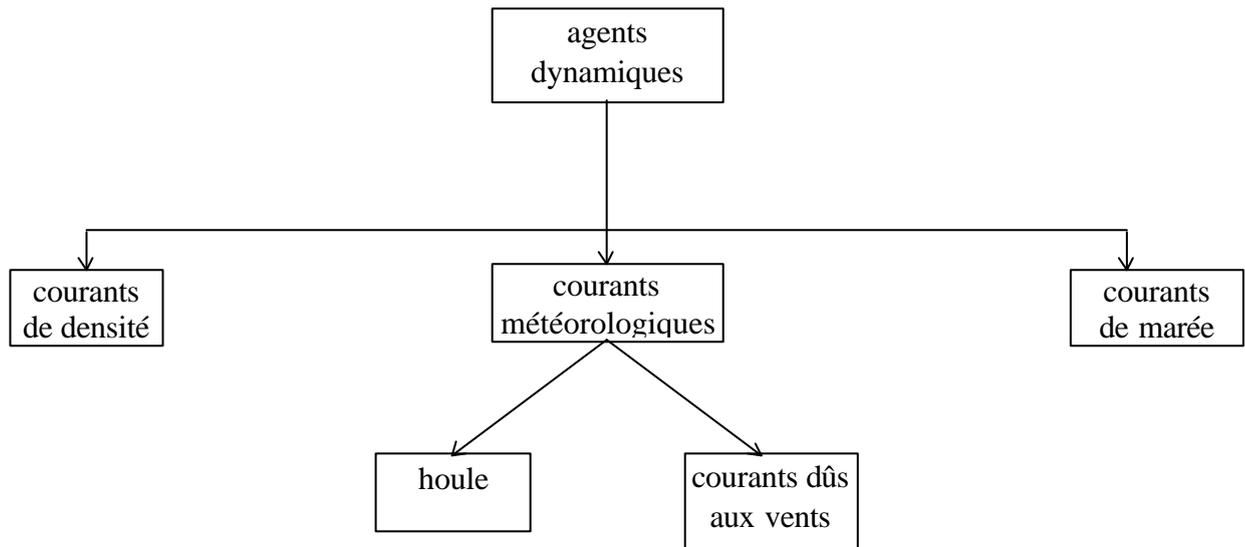
Cette diminution de la densité de l'eau a deux origines :

-les précipitations qui entraînent un afflux d'eau dessalée en surface

-le réchauffement dû au rayonnement solaire (la densité de l'eau diminue avec sa température).

Les mouvements des masses d'eau sont donc engendrés par :

- le vent (action de l'atmosphère),
- la marée (action de l'attraction des astres),
- les flux solaires et les précipitations.



Bilan inspiré de Swift *et al.*, 1971

1.2.2. Description et évolution annuelle des structures hydrologiques du plateau

Les principales structures hydrologiques sont (figure 1-5) :

- ❖ Le bourrelet froid, ayant pour origine les courants de marée et la topographie (Le Cann, 1982). C'est une masse d'eau homogène à 12°C qui s'étend de Brest jusqu'à la Gironde, située à environ 100 mètres de profondeur. Elle disparaît dans les zones sous influence des panaches de rivières et est marquée du printemps jusqu'à l'automne.
- ❖ Les fronts de marée, situés devant la pointe de la Bretagne, le plus connu étant le front d'Ouessant. Il se situe à la frontière entre la zone homogène brassée par les courants de marée importants et la zone stratifiée où l'énergie dissipée est trop faible pour détruire la stratification saisonnière. Il se manifeste à partir de juin et perdure tout l'été (figure 1-4 a et b). Le front thermique est localisé à la frontière entre les taches d'eau froide et chaude ; on distingue le front thermique externe limitant l'eau chaude du large et le front thermique interne limitant les eaux chaudes côtières.

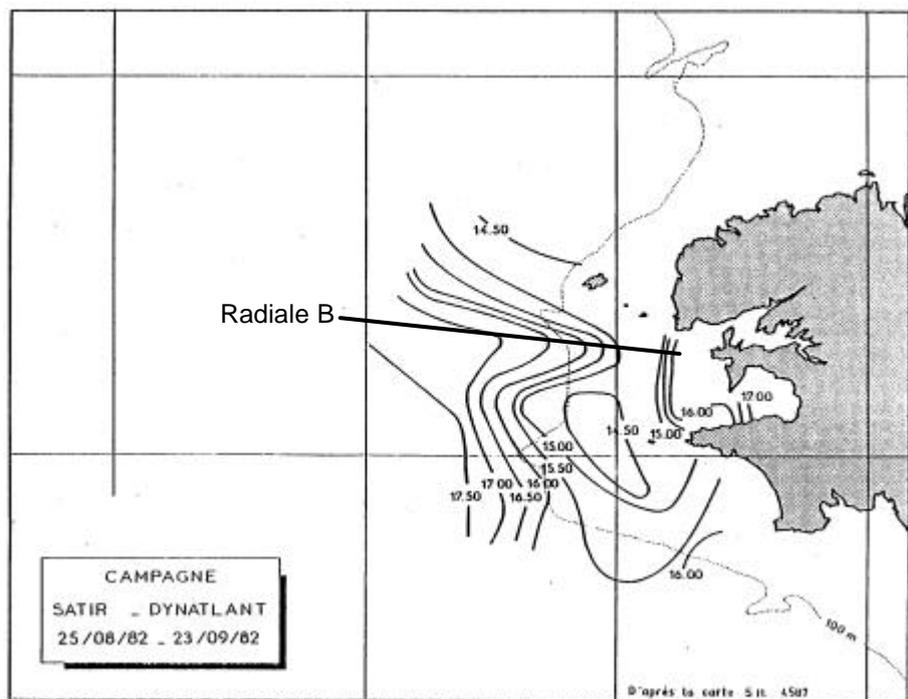


Figure 1-4 a : Carte des températures de surface en septembre 1982 (Le Corre et Mariette, 1985).

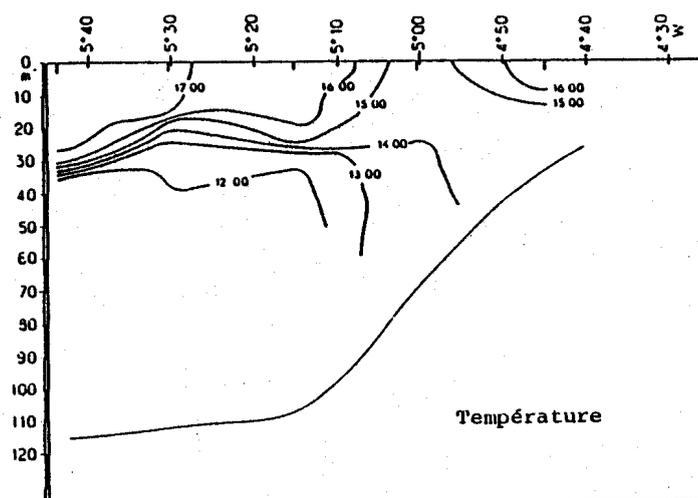


Figure 1-4 b : Distribution verticale des températures sur la radiale B (30/08/82) (Le Corre et Mariette, 1985).

- ❖ La langue d'eau chaude (14-16°C), présente en automne, très côtière, et qui s'étend de la Loire à la Gironde; elle est probablement due au vent et au mélange par la marée (Le Cann, 1982). Elle présente une très grande variabilité interannuelle.
- ❖ L'upwelling situé au sud de la Gironde et décrit précédemment.
- ❖ Les panaches de rivières, qui entraînent de fortes stratifications, surtout pendant les crues hivernales, limitant les processus d'échange au sein de la colonne d'eau. Ils sont présents du Sud de la Bretagne jusqu'à la Gironde et les deux plus importants sont ceux de la Loire

et de la Gironde. Leur étendue sur le plateau continental est influencée par le vent et la marée.

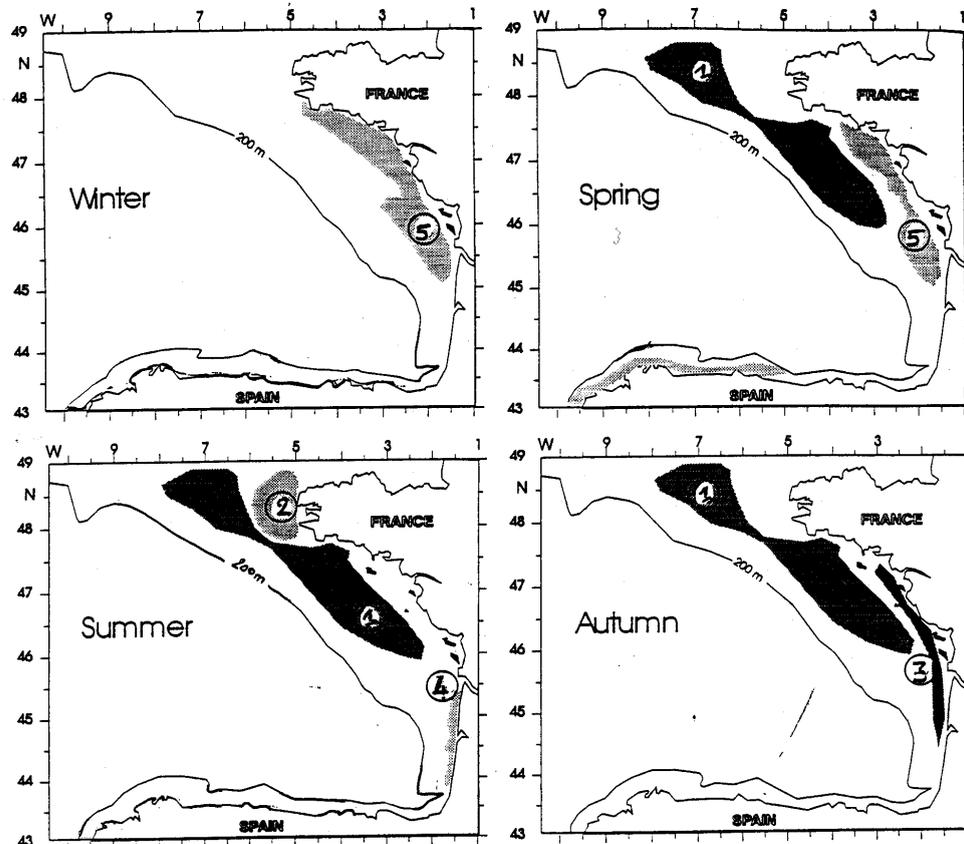


Figure 1-5 : Principales structures hydrologiques du plateau continental du Golfe de Gascogne : 1 'bouffée froide', 2 fronts de marée, 3 langue d'eau chaude, 4 upwelling, 5 panaches de rivières (d'après Koutsikopoulos et Le Cann, 1996).

L'évolution des structures hydrologiques du plateau continental a été décrite en détail par Le Cann (1982) (figure 1-5) dont l'étude est basée sur des moyennes de campagnes, réalisées de 1967 à 1972 ; la variation saisonnière de ces structures est caractéristique d'une mer tempérée, et est directement soumise aux variations climatiques lorsque les phénomènes de marée ne jouent pas un rôle prépondérant. La structure thermique du plateau continental présente une variabilité interannuelle au niveau des températures de surface et montre une corrélation assez nette avec la climatologie (Le Cann, 1982).

-En hiver, les températures de surface diminuent du bord du plateau jusqu'au littoral, le minimum se situant au débouché de la Loire et le maximum se situant au niveau du talus dans

le sud de la zone, avec 12°C. L'influence des eaux dessalées se fait sentir assez loin vers le large, les eaux océaniques à 35,6‰ se trouvant sur les fonds de 100m.

La Loire et la Gironde sont les principales sources d'eau douce dans la partie Nord du golfe et une large bande côtière de salinité inférieure à 34,6 s'étend de Groix jusqu'à la Gironde et en face du Finistère.

-Au printemps, la thermocline saisonnière se développe, du bord du plateau (début avril) jusqu'à la côte (en mai), l'épaisseur de la couche de surface étant inférieure à 10m. Les températures de surface décroissent toujours du Sud vers le Nord et les isothermes sont perpendiculaires aux isobathes, sauf devant les estuaires et en Bretagne Sud.

Au niveau du fond, le trait majeur est la présence d'un "noyau" froid, de températures inférieures à 10,4°C.

Les stations côtières au Nord de la Loire sont marquées par l'absence de couche homogène de fond et par une couche de surface très réduite.

-En été, le réchauffement en surface s'est accentué, le front thermique de Ouessant coiffe presque entièrement le Finistère. Les débits de la Loire et de la Gironde étant faibles à cette saison, la couche de surface est réduite, la thermocline est épaisse (jusqu'à 50m sur le bord du plateau), la couche de fond est réduite près du littoral.

-A l'automne, période de refroidissement plus marqué au Nord qu'au Sud, le front thermique de Ouessant a disparu et les écarts de températures entre la surface et le fond ont diminué.

De Noirmoutier jusqu'à Quiberon et du sud de la Gironde jusqu'à la côte vendéenne, on note une inversion des températures de surface et de fond.

La couche de surface s'est approfondie sous l'action des vents.

1.3. Caractéristiques du réseau trophique

1.3.1. Conséquences des phénomènes hydrodynamiques sur l'écosystème pélagique

La structure et le fonctionnement de l'écosystème sont fortement influencés par les structures hydrologiques. L'hétérogénéité spatiale et temporelle de ces structures entraîne des modifications dans les populations phytoplanctoniques. L'hydrodynamisme et les conditions climatiques, en conditionnant le mélange vertical des eaux, influencent le développement du

phytoplancton. Selon le schéma de Margalef (1978) (figure 1-6), à un type de niche écologique déterminé par le régime de turbulence et la disponibilité en sels nutritifs, correspond un groupe phytoplanctonique.

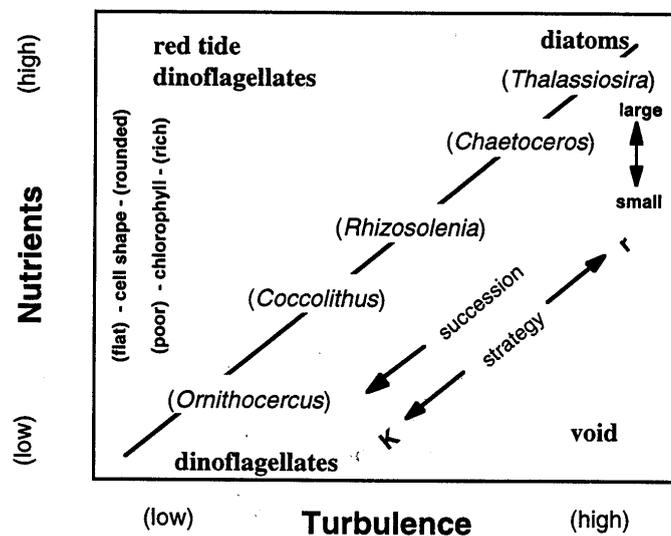


Figure 1-6 : Représentation de Margalef (1978) des relations entre le phytoplancton, le régime de turbulence et la disponibilité en sels nutritifs.

Ainsi, la stratification, qu'elle soit d'origine thermique ou haline, limite les échanges verticaux et favorise le développement des diatomées en fin d'hiver et des dinoflagellés en été. Ces derniers affectionnent particulièrement les zones stables (Gentien *et al.*, 1994). Ce phénomène a donné lieu à de nombreuses observations sur le terrain. Par exemple, les profils verticaux de chlorophylle réalisés par Pingree *et al.*, (1982) montrent qu'un maximum de subsurface de chlorophylle apparaît généralement dans la thermocline, à la limite entre la zone euphotique appauvrie et la zone aphotique riche en éléments nutritifs.

A l'inverse les diatomées, incapables de se déplacer dans la colonne d'eau, dépendent du mélange vertical pour se maintenir dans la zone euphotique. Elles possèdent par contre d'autres adaptations, comme celle de pouvoir faire face à de grandes variations d'éclairement (Richardson *et al.*, 1983).

Les zones de front sont aussi des zones stables. L'importance de ces fronts dans le conditionnement de la répartition phytoplanctonique a déjà fait l'objet de nombreuses études. Les fronts sont des sites d'interactions privilégiées entre les phénomènes physiques et les phénomènes biologiques et sont de ce fait des lieux de forte productivité (Sournia *et al.*,

1990). Un développement particulièrement précoce du phytoplancton a été mis en évidence en mars dans les zones de front halin sur le plateau continental armoricain (Morin *et al.*, 1991). Pingree *et al.*, (1978) ont émis l'hypothèse que la production optimale se trouve entre deux zones: une zone homogène (brassage excessif) où la production est limitée par l'énergie lumineuse, et une zone stratifiée où les sels nutritifs sont limitants (épuisement rapide des sels nutritifs en surface).

Les baies, de par leur configuration géographique, sont également des zones de calme, où la circulation résiduelle est faible ; elles peuvent être le lieu de proliférations phytoplanctoniques intenses, allant jusqu'au stade d'eaux colorées (Alpine et Cloern, 1992 ; Ménesguen, 1992). La baie de Vilaine, malgré sa large ouverture sur la mer, est une zone de calme où la faible vitesse résiduelle de marée entraîne un confinement des masses d'eau (Salomon et Lazure, 1988 ; figure 1-7).

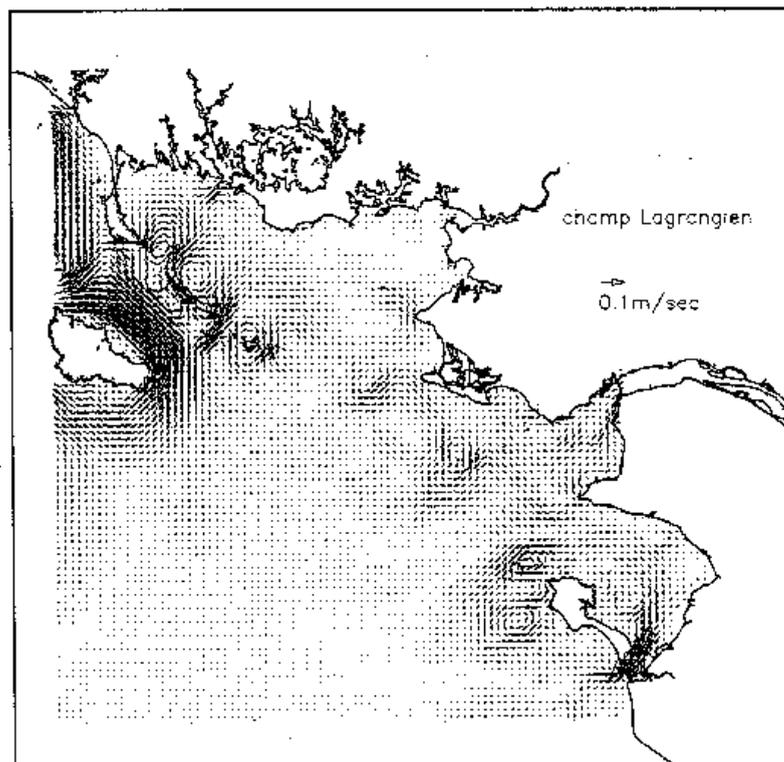


Figure 1-7 : Courants résiduels de marée (Salomon et Lazure, 1988).

Les panaches de fleuves entraînent une stratification verticale si le brassage dû au vent ou à la marée est peu important. Cette stratification d'origine haline entraîne un confinement du phytoplancton dans une couche de surface éclairée et riche en nutriments. Ce phénomène a été

confirmé pour la baie de Vilaine grâce à un modèle hydrodynamique tridimensionnel (Salomon et Lazure, 1988 ; Chapelle *et al.*, 1994). La stratification haline favorise le démarrage de la production phytoplanctonique printanière (Morin *et al.*, 1991).

Les phénomènes d'advection et de dispersion influencent aussi la répartition des populations phytoplanctoniques. Les courants générés par le vent ou les gradients de densité sont responsables du transport des masses d'eau et de leurs constituants. Dans le golfe du Mexique, ce transport est responsable d'apparition d'eaux colorées à *Gymnodinium breve* en zone côtière (Tester et Steidinger, 1997).

En synthèse, on peut considérer qu'au large, le milieu est plutôt de type oligotrophe, mais à la côte, les apports allochtones en provenance des rivières influencent les caractéristiques biochimiques et donc la dynamique planctonique. Les eaux sous influence des panaches peuvent ainsi devenir des eaux à caractère eutrophe.

Selon les conditions nutritionnelles et hydrologiques le type de réseau trophique varie. Riegman *et al.*, (1993) considèrent que les petites cellules phytoplanctoniques sont favorisées en situation de production primaire limitée par les sels nutritifs et la lumière alors qu'en période d'apports suffisants, le phytoplancton dont la taille est supérieure à 20µm, échappant au contrôle sélectif du broutage, est avantagé par rapport aux cellules de petites tailles.

1.3.2. Le cycle saisonnier

1.3.2.1. Schéma typique du développement du phytoplancton en mer tempérée

Il est marqué par l'alternance de la stratification et du mélange décrite par Le Cann (1982).

- Durant l'hiver, les biomasses phytoplanctoniques sont faibles. Leur développement est limité par le fort brassage sur la verticale (la profondeur de la couche de mélange est supérieure à la profondeur de la couche euphotique), les faibles éclaircissements et les faibles températures.

- En fin d'hiver et au printemps, le déclenchement de la floraison phytoplanctonique est lié à la mise en place de la stratification haline puis thermique et à l'augmentation du rayonnement solaire. En général ce bloom est dominé par les diatomées qui sont les espèces les plus opportunistes dans les milieux eutrophes. Elles sont rapidement limitées en silice et sont remplacées par les nanoflagellés, fréquemment représentés sous nos latitudes par des Prymnésiophycées.

- Au début de l'été la stratification thermique est définitivement établie. Les débits fluviaux étant faibles, cette stratification supprime la stratification haline à la côte. Les couches de surface sont appauvries en sels nutritifs et la thermocline représente une barrière physique pour les sels nutritifs de la couche de fond. Des maximums de chlorophylle sont régulièrement observés au niveau de la cline, que ce soit dans le sud du Golfe de Gascogne (Varela, 1996 ; Fernandez et Bode, 1994) ou dans le nord (Holligan *et al.*, 1994). Cette période correspond généralement à l'apparition des dinoflagellés dans le milieu. Ces espèces sont caractérisées par des taux de croissance faibles, une stratégie du type K et peuvent présenter des propriétés allélopathiques (Kilham et Kilham, 1980). A partir du mois de juillet, les eaux très côtières peuvent être le lieu d'importants développements de flagellés, favorisés par l'appauvrissement en sels nutritifs du milieu. La production repose alors sur l'ammonium régénéré, qui peut fournir l'azote nécessaire au développement d'une marée rouge (Rios *et al.*, 1995).

Au large, si le milieu devient très oligotrophe et très stratifié, on passe à un système régénéré où le picoplancton est favorisé du fait de sa petite taille.

- A l'automne, le refroidissement se généralise, et les eaux se déstratifient. La période automnale est mal définie dans les eaux du large ; toutefois à la côte, le réseau de surveillance REPHY observe un retour des petites diatomées en septembre et octobre.

1.3.2.2. Particularités dans le Golfe de Gascogne

- ❖ Sur le plateau continental armoricain, l'apparition des poussées phytoplanctoniques concerne dans un premier temps les eaux côtières enrichies par les rivières (de fin mars à avril). Morin *et al.*, (1991) ont mis en évidence un décalage existant entre la floraison dans les eaux dessalées et dans les eaux de la partie centrale du plateau. La stratification haline, déjà bien en place, le réchauffement des masses d'eau et l'augmentation du rayonnement solaire favorisent un développement phytoplanctonique important dès le mois de mars.
- ❖ Au niveau du plateau continental aquitain, Artigas (1997) détecte le début de floraison microalgale vers la fin mars, avec une concentration en chlorophylle d'environ $1,5\text{mg/m}^3$ dans la zone de la grande vasière à l'ouest de la Gironde (profondeur d'environ 40 mètres). Il observe ensuite les maximums chlorophylliens en mai au niveau du panache de la Gironde. Les concentrations en chlorophylle atteintes sont généralement supérieures à $4\mu\text{g/l}$. Au delà d'une salinité de 34 les teneurs chlorophylliennes diminuent et les

concentrations marines sont inférieures à $2\mu\text{g/l}$. Herbland *et al.*, (1998) ont montré qu'en début de période printanière, les eaux sous influence du panache de la Gironde sont déjà limitées en phosphate et dominées par le petit phytoplancton; ceci implique qu'un bloom tardi-hivernal a déjà eu lieu, épuisant en partie les sels nutritifs (Labry *et al.*, 2001).

- ❖ La présence d'un talus le long du plateau continental provoque des phénomènes particuliers. Le long de la côte cantabrique, le courant de pente entraîne des fronts de convergence à la limite entre les eaux stratifiées et la zone homogène du plateau. Si ces fronts apparaissent avant le bloom printanier à diatomées ils sont à l'origine d'un bloom de petits flagellés (Varela 1996). Le long du plateau continental atlantique, les ondes internes de marée induisent un flux vertical de sels nutritifs vers les couches de surface qui peut ponctuellement favoriser la production phytoplanctonique (Holligan et Groom, 1986). Durant la campagne Ondine85 (Voisin, 1987) une augmentation de chlorophylle *a* a été observée sur le bord du talus en période de vives eaux. Lampert *et al.*, (soumis) ont d'ailleurs montré que les ondes internes peuvent apporter des quantités suffisantes de sels nutritifs pour favoriser un bloom de coccolithophoridés.

Les facteurs limitant la production primaire suivent aussi un cycle saisonnier. Les observations en baie de Vilaine () montrent qu'en hiver, le principal facteur limitant est la lumière car la turbidité est élevée à cause des crues charriant des particules terrigènes et du fait du brassage vertical important. Au printemps, la croissance algale est limitée par le phosphore. Durant l'été, c'est l'azote qui devient potentiellement limitant, toutefois sa régénération rapide peut entraîner un état apparent de non limitation, surtout pour les petits flagellés. Le même phénomène est observé par Fisher *et al.*, (1992) dans la Chesapeake Bay et par Pennock et Sharp (1994) au niveau de l'estuaire du Delaware.

Il est important de noter que le schéma décrit ci-dessus est sujet à modifications selon les fluctuations interannuelles des conditions météorologiques. Les phénomènes observés à la côte seront majoritairement influencés par les conditions climatiques (vent, intensité des pluies, ensoleillement...). Cette variation interannuelle agit surtout sur la présence ou de l'absence de phénomènes d'eaux colorées à diatomées (une année présentant des températures basses et des vents modérés à forts jusque mi-avril, par exemple, ne sera pas le lieu de forts développements printaniers à diatomées), et sur les périodes d'apparition des dinoflagellés

plus ou moins tardives dans l'été, ainsi que sur l'intensité du bloom; il existe ainsi des années sans efflorescences réelles nettes.

1.3.3. Les principales efflorescences algales

Les trois espèces de dinoflagellés le plus fréquemment rencontrés dans le Golfe de Gascogne sont : *Gymnodinium* "sp 82", *Gymnodinium mikimotoï* et *Dinophysis* spp.

Les efflorescences à *Gymnodinium chlorophorum* apparaissent essentiellement l'été, dans les secteurs sous influence d'apports estuariens comme la Vilaine, la Loire et les pertuis charentais (Sauriau *et al.*, 1996), (figure 1-8). Sournia *et al.*, (1982) ont fait l'inventaire des occurrences de ce *Gymnodinium* sur les côtes françaises de 1982 à 1991 ; en dehors de la zone Loire Gironde ces blooms sont restreints à la baie de Seine. *Gymnodinium chlorophorum* est responsable d'eaux colorées vert-fluorescent non-toxiques. Les seuls risques sont relatifs aux phénomènes d'anoxie ou d'hypoxie engendrés par un développement trop important de l'espèce. Des concentrations maximales de 16 millions de cellules par litre ont été observées en baie de Vilaine en 1999 ; l'anoxie provoquée par ce bloom a entraîné la mort de plusieurs animaux marins comme les moules, les congres et les crevettes grises.

Du nord vers le sud, les zones touchées par *Gymnodinium chlorophorum*, sont :

- la rade de Brest où régulièrement, selon les années, une eau colorée à *Gymnodinium cf nagasakiense* ou à *Gymnodinium chlorophorum* apparaît,
- la baie de Douarnenez qui est également souvent touchée par cette espèce,
- la baie de Vilaine,
- la zone au nord de la Loire où il se développe pratiquement tous les ans devant la Baule et La Turballe,
- Le pertuis Breton.

L'apparition de marées vertes à *Gymnodinium chlorophorum* est souvent un phénomène de grande envergure (la couleur verte s'étend à "perte de vue") nettement marqué dans le temps.

Gymnodinium mikimotoï est une espèce toxique pour la faune, observée principalement dans le secteur Ouest Bretagne et dans le secteur Loire Vilaine (figure 1-8). Son développement a été particulièrement important en 1995 et a donné lieu à de grandes étendues d'eau brune sur tout le littoral. Il est possible que ce fort développement de *Gymnodinium mikimotoï* soit lié aux conditions climatiques particulières de cette année: fortes pluies durant l'hiver et avant

l'été, suivies d'un été sec. C'est une des raisons pour laquelle le rôle des différences météorologiques dans la fluctuation interannuelle du développement phytoplanctonique sera étudiée à l'aide du modèle.

En baie de Douarnenez, *Gymnodinium mikimotoi* se développe également, et sa nutrition azotée repose préférentiellement sur l'ammonium (Videau, 1987).

Dinophysis est une espèce souvent présente sur le littoral atlantique. Cette espèce toxique nécessite régulièrement la fermeture des élevages. *Dinophysis* spp atteint des concentrations maximales en été (quelques milliers de cellules par litre, Lassus *et al.*, 1988) avec une zone préférentielle d'accumulation se situant à 3 mètres de profondeur au sud de l'estuaire de la Loire (en relation avec une zone stratifiée à fort gradient thermique (Lassus *et al.*, 1988).

Au niveau du Finistère, *Dinophysis* a tendance à se développer plutôt dans le sud du département, et a été exceptionnellement retrouvé en rade de Brest en 1993.

Dinophysis est systématiquement présent en baie de Douarnenez et en baie de Concarneau, mais n'entraîne pas toujours des fermetures des établissements conchylicoles.

Au nord de la Gironde, *Dinophysis* apparaît toujours d'abord au niveau du Pertuis de Maumusson et se retrouve dans le nord un peu plus tard.

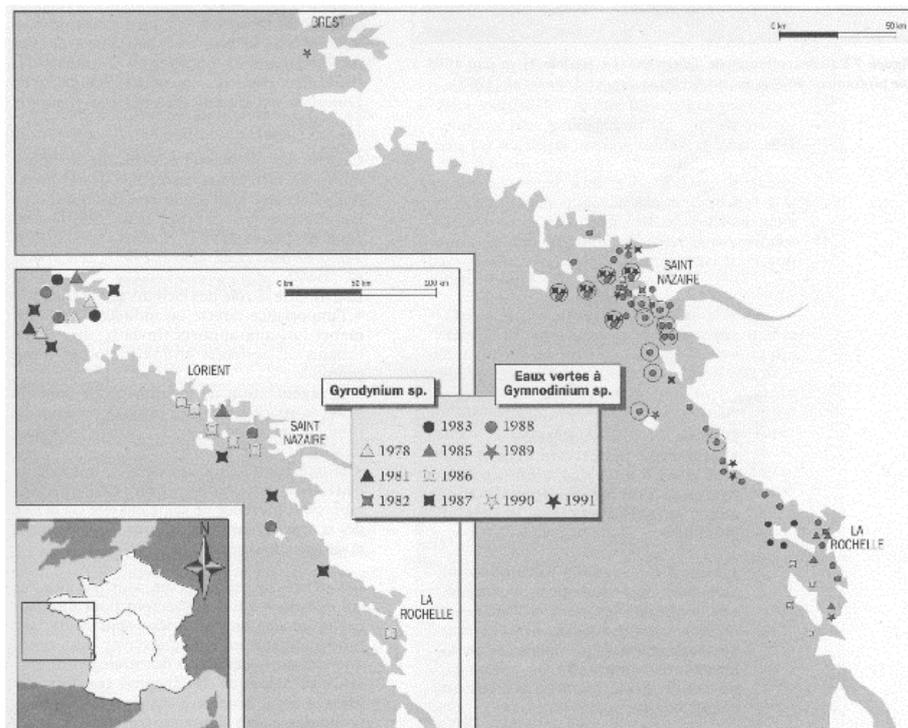


Figure 1-8 : Chronologie des phénomènes d'efflorescences à *Gymnodinium* et *Gyrodinium* pour les côtes atlantiques françaises. D'après Belin *et al.*, (1989).

1.4. Etude des blooms saisonniers du dinoflagellés *Gymnodinium mikimotoi*

1.4.1. Pourquoi modéliser les blooms saisonniers en dinoflagellés

La dernière partie du travail de modélisation a consisté à déterminer les processus majeurs contrôlant la dynamique de population d'une espèce phytoplanctonique particulière, observée de façon récurrente sur la façade atlantique : *Gymnodinium mikimotoi*. Ce dinoflagellé ichtyotoxique a eu un développement particulièrement important durant l'été 1995 sur le littoral atlantique.

Durant la dernière décennie, plusieurs auteurs ont fait prendre conscience de l'impact des blooms toxiques (Smayda, 1998 ; Lancelot *et al.*, 1998 ; Maestrini *et al.*, 1998 ; Bates *et al.*, 1998 ; Hallegraeff et Fraga, 1998). De façon générale, le nombre d'eaux colorées, à caractère toxique ou non, a tendance à augmenter de par le monde, mais il est possible que cette augmentation apparente soit due à une sensibilisation accrue à ce phénomène. En France, on a commencé à s'intéresser au phénomène d'eaux colorées à partir de 1978, lorsqu'est survenue une eau rouge de grande ampleur (Belin *et al.*, 1989).

Beaucoup de dinoflagellés sont à l'origine des blooms estivaux, et les toxines produites par certains dinoflagellés entraînent des mortalités d'animaux marins ou des intoxications alimentaires. En France, quatre espèces de dinoflagellés sont actuellement reconnues comme étant toxiques : *Dinophysis acuminata* (toxine diarrhéique), *Gymnodinium mikimotoi* (ichtyotoxique), *Alexandrium minutum* (toxine paralysante) et *Alexandrium tamarense* (cette espèce est apparue en France pour la première fois en 1998 dans la lagune de Thau et sa toxine est paralysante).

Le groupe des dinoflagellés n'est pas le seul à posséder des espèces toxiques, et parmi les Raphidophycées, certaines espèces comme *Heterosigma akashiwo*, présentes sur le littoral de la Manche et de l'Atlantique, sont ichtyotoxiques (Nézan *et al.*, 1995). Certaines espèces de diatomées sont également potentiellement toxiques ; *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* est reconnue comme étant toxique aux Etats-Unis (toxine appartenant aux groupes des ASP, Amnesic Shellfish Poisoning, Horner, 1999) et ses toxines amnésiantes ont été détectées ces dernières années dans les coquillages bretons (Erard, comm. pers.) ; cinq espèces toxiques de *Pseudo-nitzschia* sont du reste répertoriées sur les côtes françaises (Billard, 2000).

Au niveau mondial, le nombre d'espèces toxiques représente environ 2% du nombre total d'espèces phytoplanctoniques marines (Sournia, 1995).

La toxine émise par *Gymnodinium mikimotoi* est létale pour la faune marine (Fossat et al., 1999 ; Sola et al., 1999 ; Dahl *et al.*, 1982 ; Erard *et al.*, 1990 ; Arzul *et al.*, 1994 ; Arzul *et al.*, 1995). Durant l'été 1995, le fort développement de cette espèce a entraîné la mort de vers, oursins, mollusques, crustacés et poissons (Arzul *et al.*, 1994).

Cette espèce a une biologie complexe et notre but est d'introduire, dans le modèle de biomasse décrit précédemment, un modèle simplifié de la dynamique de population de l'espèce. Le modèle de biomasse fournit les caractéristiques biotiques globales de l'environnement et en particulier les flux d'azote régénéré. Les deux modèles ainsi couplés procurent l'occasion d'examiner étroitement l'influence relative des processus physiques et chimiques sur les mécanismes responsables de la distribution du bloom. Le principal intérêt de ce modèle est de répondre à la question : «Quels sont les processus majeurs qui déterminent les distributions spatiales et temporelles des densités élevées de *Gymnodinium mikimotoi*?» Des études ont montré que les facteurs environnementaux tels que la température, la salinité, l'intensité lumineuse, la disponibilité en sels nutritifs et les processus physiques de mélange contrôlent la distribution verticale et saisonnière de ce dinoflagellé mobile sans toutefois en dégager les processus majeurs (Holligan *et al.*, 1984 ; Honjo *et al.*, 1991 ; Nielsen, 1991). Yanagi *et al.* (1992) suggèrent que les marées rouges sont favorisées dans des milieux confinés par de faibles radiations solaires, des températures élevées et d'importantes pluviosités durant le début de l'été. Selon Lindahl (1983), l'abondance de cette espèce au niveau des fronts peut s'expliquer par une expansion au large d'un bloom lié à la présence d'un upwelling (Lindahl, 1983). La présence de *Gymnodinium* peut donc résulter d'un transport du large vers la côte (Lindahl, 1985) ou d'une accumulation dans les zones de faible turbulence, au niveau de la thermocline (Holligan, 1979). Jones *et al.* (1982) et Tangen *et al.* (1979) suspectent les enrichissements en sels nutritifs via les apports fluviaux de stimuler la croissance de *Gymnodinium mikimotoi*.

Le modèle spécifique mis en place sera basé sur nos connaissances actuelles de la physiologie de *Gymnodinium mikimotoi*. Les travaux expérimentaux menés lors de cette thèse permettent par ailleurs de déterminer une relation physiologique importante pour la modélisation à savoir la relation entre le taux de croissance et l'intensité lumineuse. Cette espèce est euryphotique, donc capable de réguler son activité photosynthétique suivant l'intensité lumineuse (Johnsen et Sakshaug, 1993) ; elle présente également un phototactisme positif. Les quelques données de la littérature sur la photoinhibition semblent toutefois contradictoires. Mais, comme les observations phytoplanctoniques font état de la concentration des populations actives à des niveaux de lumière faible, les relations entre la croissance et l'intensité lumineuse ont été

examinées pour les intensités lumineuses inférieures à $110 \mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Ces expériences se veulent être une première tentative pour cerner l'adaptation de *Gymnodinium mikimotoi* à de faibles éclairagements en vue de sa modélisation future. Les autres paramètres écophysologiques seront pris quant à eux dans la littérature. Les relations avec la température sont acquises localement.

1.4.2. Etat des connaissances actuelles sur *Gymnodinium mikimotoi*

1.4.2.1. Présentation de l'espèce

1.4.2.1.1. Description

Gymnodinium mikimotoi est le nom retenu dans le manuscrit pour cette espèce qui a connu cinq noms différents. Depuis juillet 2000 se nomme *Karenia mikimotoi*. Longtemps confondu avec *Gyrodinium aureolum*, il s'avère que *Gyrodinium aureolum* est une espèce différente dont la distribution est limitée à la côte est de l'Amérique du Nord.

C'est un dinoflagellé de l'ordre des Gymnodiniales et de la famille des Gymnodiniaceae.

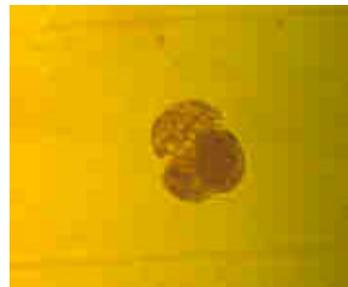


Figure 1-9-a : *Gymnodinium mikimotoi* vivant

Figure 1-9-b : *Gymnodinium mikimotoi*
fixé au lugol

Clichés : E. Erard, IFREMER Brest.

Gyrodinium aureolum Hulbert a été initialement décrit en premier par Hulbert (1957) aux Etats-Unis près de Woods Hole (Massachusetts). Ce nom a ensuite été utilisé par Braarud et Heimdal (1970) pour décrire un dinoflagellé responsable d'eau colorée rouge en 1966 le long des côtes norvégiennes.

L'espèce japonaise *Gymnodinium nagasakiense* est très similaire à l'espèce européenne au niveau morphologie ; elle a été vue pour la première fois en 1965 dans la baie d'Omura, au Japon (Iizuka et Irie, 1966), où elle provoque des eaux brunes, associées à des mortalités d'animaux marins.

Gymnodinium mikimotoi se présente sous forme d'organismes unicellulaires isolés et mobiles. C'est un dinoflagellé à thèque cellulosique, possédant une gouttière apicale qui s'étend sur toute la face ventrale et jusqu'au tiers supérieur de la face dorsale. Il possède deux flagelles, dont un transversal en ruban, logé dans le cingulum et qui fait tourner la cellule sur elle-même, et l'autre longitudinal permettant la propulsion vers l'avant (Partensky *et al.* 1988).

Les cellules ont une taille comprise entre 25 et 37 μm , mais une sous-population de cellules de taille réduite, entre 16 et 26 μm , peut se développer (Partensky *et al.*, 1988). La taille des cellules aurait une influence sur la taux de croissance, les petites cellules se divisant plus vite (Raven 1986).

Gymnodinium mikimotoi est haploïde et aucune forme de sexualité n'a été observée en culture où il ne se reproduit que par multiplication végétative.

1.4.2.1.2. Sa répartition dans le monde

Gymnodinium mikimotoi est l'un des premiers dinoflagellés responsables d'eaux colorées en Europe du Nord. C'est une espèce septentrionale à tendance océanique, surtout localisée dans l'hémisphère nord.

La figure 1-10 montre la répartition de *Gymnodinium mikimotoi* dans l'Atlantique nord. C'est sur les côtes européennes que la distribution de cette espèce est la mieux connue : elle s'étend de la côte nord-ouest de l'Espagne jusqu'en Norvège, particulièrement dans la partie ouest de la Manche, dans la mer celtique (Raine *et al.*, 1999) et à l'entrée de la mer d'Irlande (Holligan, 1980). Elbraechter (1999) suspecte les eaux de ballasts des bateaux transocéaniques d'être à l'origine de l'introduction de *Gymnodinium*, parmi d'autres espèces, en mer du Nord.

Des mortalités de poissons ont également été signalées dans les eaux grecques (Partensky, 1989).

Aux Etats-unis, sa présence a été notée dans la baie de Chesapeake, au sud de Long Island et dans la région de Woods Hole. *G. aureolum* a également été observé sur la côte est du Canada (Blasco *et al.*, 1996).

Gymnodinium mikimotoi est également présent au Japon, où il a fait l'objet de nombreuses études (Kimura *et al.*, 1999 ; Yamaguchi *et al.*, 1999 ; Uchida *et al.*, 1998), ainsi qu'en Corée (Kim, 1997). *Gymnodinium aureolum* a aussi été détecté en Nouvelle Zélande (Chang, 1996).

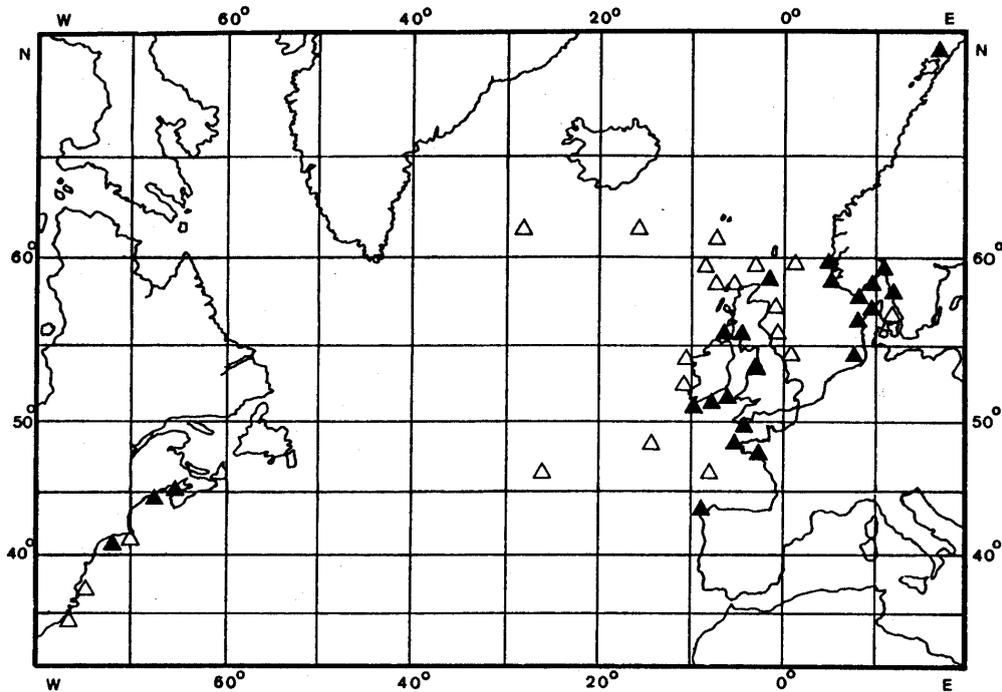


Figure 1-10 : Répartition de *Gyrodinium aureolum* dans l'Atlantique Nord.

△ concentrations < 10⁶ cellules/litre ; ▲ concentrations > 10⁶ cellules/litre ;

Partensky *et al.*, 1989.

1.4.2.1.3. Les efflorescences en France

G. aureolum a été décrit pour la première fois en septembre 1978 dans la baie de Douarnenez (Lassus, 1983), puis dans la rade de Brest, où son apparition a provoqué des mortalités de larves de pectinidés (Buestel *et al.*, 1984).

Il est présent presque tous les ans en Bretagne, de la baie du Mont Saint-Michel jusqu'à la baie de Vilaine, ainsi qu'en quelques points du littoral atlantique, estuaire de la Loire, baie de Bourgneuf, Vendée Nord et Pertuis breton (Belin et Raffin, 1998). En 1995, l'évènement toxique s'est étendu jusque Arcachon et a causé la mortalité de 1000 tonnes de moules, sans préjuger de l'estimation des effets sur la faune sauvage difficile à évaluer.

On le retrouve toute l'année en Corse et en Méditerranée dans la rade de Toulon (Belin et Raffin, 1998).

Son développement s'étend majoritairement sur juillet et août.

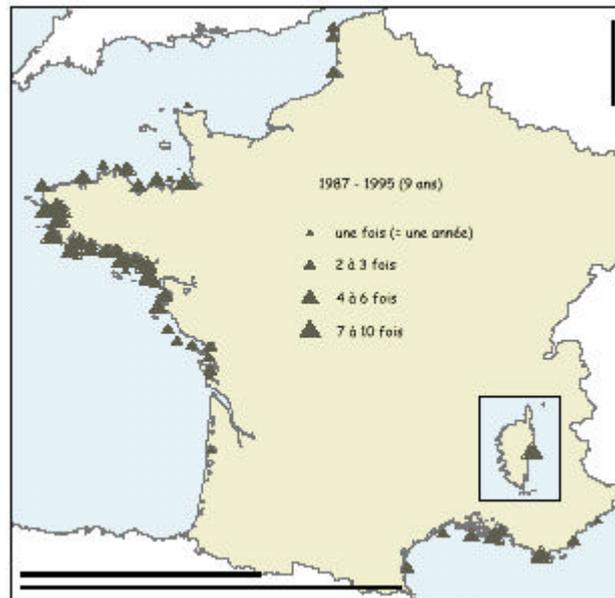


Figure 1-11 : Nombre d'occurrences annuelles de *Gymnodinium mikimotoi* sur la période 1987 - 1995, en France (Belin et Raffin, 1998).

1.4.2.2. Etat des connaissances sur la physiologie de l'espèce

1.4.2.2.1. Caractéristiques des manifestations d'eaux colorées à *Gymnodinium mikimotoi*

Gymnodinium mikimotoi se développe essentiellement lorsque les masses d'eaux sont stratifiées, au niveau des systèmes frontaux thermiques océaniques, présentant un gradient de densité lié à la mise en place de la thermocline (Holligan, 1979 ; Videau, 1989). Holligan (1979) a formulé un modèle de formation des eaux colorées en trois étapes :

- un stade de croissance sur la thermocline,
- un second maximum en subsurface et
- un stade final en surface qui correspond en réalité à la phase sénéscente du bloom (Arzul *et al.*, 1993).

Gymnodinium mikimotoi se développe également au niveau des zones de fronts liées à la présence de gradient de salinité, notamment dans les fjords de Norvège (Tangen, 1979) et dans les eaux côtières britanniques au niveau des lochs écossais (Jones *et al.*, 1982). Ces développements ont lieu en surface et atteignent des concentrations jamais égalées en milieu marin, dépassant les 1000mg/m³ de chlorophylle (Dahl *et al.*, 1982 ; Jones *et al.*, 1982). Ce

dinoflagellé est également capable de survivre dans un écosystème purement océanique (Partensky, 1989).

Lindahl (1983) a distingué trois types de blooms dans le Skagerrak : (1) des blooms de surface, (2) des blooms de subsurface peu profonds, localisés au niveau de la pycnocline et (3) des blooms de subsurface en profondeur (30-50m) qui surviennent au large et qui semblent être liés à la présence d'eaux de l'Atlantique. Gentien (1998) a recensé trois situations qui pouvaient conduire à la formation d'eaux colorées à *Gymnodinium* : (1) les étendues d'eaux semi-confinées, (2) les panaches d'eau dessalée et les estuaires et (3) les fronts de marée. Tout ceci relate le rôle majeur de la stabilité verticale de la colonne d'eau dans la formation des blooms de *Gymnodinium*. Les observations récentes d'eaux colorées à *Gymnodinium mikimotoi* montrent toujours la présence d'une forte stabilité verticale de la colonne d'eau entretenue par des vents faibles et un fort ensoleillement (Yoshida *et al.*, 1998 ; Kimura *et al.*, 1999). Bjoernsen et Nielsen (1991) ont observé dans les eaux du Kattegat un confinement en couche horizontale à l'échelle du décimètre au niveau de la pycnocline.

Notons que des cellules de *Gymnodinium* peuvent aussi être observées dans les zones mélangées situées à proximité du fond, mais à des concentrations très faibles (Birrien, 1987).

1.4.2.2.2. Rôle de la température

Pour la majorité des efflorescences à *G. mikimotoi*, la température de l'eau de mer varie de 10°C à 25°C (Gentien, 1998). Sur la côte d'Amérique du Nord, Chang et Carpenter (1985) ont montré que ce dinoflagellé ne peut apparaître lorsque la température est inférieure à 10°C. De même, Videau (1989) a montré que cette espèce cessait de croître pour des températures inférieures à 10°C, et que son développement restait très faible en dessous de 12°C alors que celle isolée en rade de Brest présente une température limitante de 12°C. Birrien (1987) a détecté la présence de cellule de *Gymnodinium* d'avril (9,5°C) à décembre (12 °C) en mer d'Iroise. Videau (1989) a également mis en évidence l'adaptation relative des souches de *G. mikimotoi* selon leur origine, la souche méridionale présentant un taux de croissance à 15°C plus élevé que celle issue du front de l'Iroise ; cette dernière montre, quant à elle, une meilleure adaptation à 12°C. Il semble donc que *G. mikimotoi* ait une capacité d'adaptation aux faibles températures à lorsque la souche est d'origine septentrionale.

1.4.2.2.3. Rôle des sels nutritifs

L'importance attribuée aux sels nutritifs varie selon les auteurs. Certains leur reconnaissent un rôle capital et recherchent l'origine des eaux colorées dans un enrichissement par les rejets anthropiques, alors que d'autres leur accordent un intérêt plus limité (Le Corre *et al.*, 1992 ; Le Fèvre, 1986). Mais la majorité des auteurs semblent convenir de l'importance du recyclage pour le développement de *G. mikimotoi*.

Lorsque la croissance des dinoflagellés démarre, la colonne d'eau est très souvent caractérisée par une couche de fond à fortes teneurs en sels nutritifs et une couche de surface appauvrie. Le Corre et Birrien (1985) et Birrien *et al.* (1991) ont montré que le recyclage était une source efficace en azote minéral et qu'il pouvait jouer un rôle déterminant dans la formation des eaux colorées. Par la suite, Le Corre *et al.* (1992) ont montré, qu'au niveau du front de Ouessant, l'azote nécessaire au développement massif de *Gymnodinium* se trouve essentiellement sous forme d'ammonium. D'après Holligan *et al.* (1984) le mécanisme de formation des blooms de ce dinoflagellé est basé sur l'assimilation du nitrate au niveau de la thermocline et le mouvement ascendant des cellules vers les couches de surface pour bénéficier de la lumière. Mais cette migration des cellules se fait assez lentement et représente environ une dizaine de mètres par jour (Kamykowski, 1995). D'après Le Corre *et al.* (1993) et Blasco *et al.* (1996), *G. cf. aureolum* préfère les environnements où l'activité de recyclage de l'azote est intense, et cette espèce est capable de se maintenir dans le milieu grâce aux processus de reminéralisation. Yamaguchi (1994) a mis en évidence la forte compétitivité de *G. nagasakiense* (espèce similaire à *G. mikimotoi*, caractéristique des eaux japonaises), comparativement aux autres dinoflagellés dans les milieux appauvris en sels nutritifs, sans mesure de flux de reminéralisation.

A priori, *G. mikimotoi* n'est pas à même de croître sans phosphate mais Yamaguchi et Itakura (1999) ont souligné la capacité de cette espèce à utiliser des sources très variées de phosphore organique ou inorganique. Meksumpu *et al.* (1998) ont trouvé que l'azote était le principal nutriment limitant la croissance de *G. mikimotoi*. Toutefois, cet effet semble être controversé par Iwata *et al.* (1997) qui suggèrent que dans la baie de Gokasho, le phosphore est le sel nutritif contrôlant le développement de cette espèce.

Dans ces conditions, il est clair que *Gymnodonium mikimotoi* peut se développer dans des systèmes où le stock apparent en sels nutritifs est réduit.

1.4.2.2.4. Rôle de la lumière

L'éclairement agit différemment sur la croissance et la photosynthèse de *Gymnodinium*, mais l'étude ne porte ici que sur la relation entre la lumière et la multiplication cellulaire.

Par rapport aux autres flagellés, l'intensité lumineuse de saturation pour la croissance de *Gyrodinium aureolum* est très élevée (jusqu'à $200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (Gentien, 1998).

Nielsen (1992) observe un maximum pour le taux de division cellulaire à une intensité de $150 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; il n'observe pas de diminution significative du taux de photosynthèse (en $\text{mgC}.\text{(mg Chla)}^{-1}.\text{h}^{-1}$) avec l'augmentation de l'irradiance, tout comme Dixon et Holligan (1989) et ce même pour des irradiances supérieures à $1200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Pour Yamaguchi et Honjo (1989) une saturation de la croissance apparaît à partir de $110 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

On observe donc une certaine diversité dans les valeurs de saturation obtenues selon les auteurs, probablement due aux divers modes opératoires et aux volumes dans lesquels les mesures sont faites. Il ressort des expériences déjà réalisées quelques caractéristiques :

- la capacité d'adaptation de *Gyrodinium aureolum* aux différentes intensités lumineuses : espèce euryphotique
- le découplage entre la photosynthèse et la croissance (la matière organique synthétisée n'est donc pas nécessairement investie dans la croissance).
- une très grande plasticité du contenu pigmentaire de *Gyrodinium aureolum* en rapport avec l'adaptation aux différents régimes de lumière (Johnsen et Sakshaug, 1993).

L'adaptation des cellules aux différentes intensités lumineuses se fait donc non seulement aux niveaux des forts éclaircements mais aussi aux faibles intensités lumineuses.

L'étude expérimentale développée dans le cadre de cette thèse porte sur les faibles éclaircements, afin de voir jusqu'à quelle intensité lumineuse on observe encore un taux de croissance significatif. Le but est d'expliquer pourquoi *Gyrodinium aureolum* est capable de se maintenir dans les zones de front en subsurface, quand le substrat nutritif est favorable, au niveau de 1 à 5% de lumière incidente.

1.4.3. Etude expérimentale préliminaire : effet de l'éclairement sur le taux de croissance

1.4.3.1. Méthodes de culture

1.4.3.1.1. Origine des souches algales

La souche utilisée pour les cultures provient du Tinduff (en rade de Brest) et a été isolée par E. Erard en 1995 ; elle est depuis maintenue en culture dans le laboratoire DEL/EC/PP de l'Ifremer de Brest. Cette souche est représentative des populations qui se développent en milieu côtier. En conditions "standard", la souche est cultivée dans un ballon de 4 litres contenant 2 litres de culture, à une température de 21°C, avec un photocycle de 12h/12h et une énergie lumineuse de $70\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. La souche unialgale n'est pas axénique mais elle est entretenue stérilement.

1.4.3.1.2. Milieu et conditions de culture

Le milieu de culture utilisé est un milieu F/2 (Guillard et Ryther, 1962). Il est préparé à partir d'eau de mer prélevée à Argenton et placée dans un réservoir à décantation. Cette eau de mer est ensuite filtrée sur un filtre Millipore de type Sterivex ($0,22\mu\text{m}$) et les matières organiques sont adsorbées sur des cartouches C18 et Florisil, préalablement rincées au méthanol et à l'eau déionisée MilliQ. L'eau de mer est ainsi débarrassée de la matière organique particulaire et dissoute. Une fois enrichie, l'eau est stérilisée à 120°C pendant 20 minutes. Les vitamines sont injectées en dernier pour ne pas être détruites par la chaleur lors de l'autoclavage.

Dans le cadre de cette expérimentation, la température des cultures est de 17,5°C (+/- 0,5°C), avec un cycle d'éclairement nycthéral. Les conditions expérimentales de culture ont été choisies de telle sorte qu'une comparaison puisse être établie avec le milieu naturel. En période estivale, la température varie entre environ 15°C sous la thermocline et 18°C en surface, alors que la photopériode est de l'ordre de 16 heures de jour et 8 heures d'obscurité. Néanmoins, dans les expériences, l'éclairement est constant et non variable au cours de la journée comme l'éclairement naturel. Il a donc été arbitrairement limité à 12 heures de jour et 12 de nuit pour les cultures.

Le réensemencement de la culture souche a lieu tous les 15 jours, afin de maintenir l'espèce en phase exponentielle de croissance. Un temps de latence de l'ordre de 5 jours est observé juste après l'inoculation qui correspond à environ 1000 cell.l⁻¹. Les cultures d'origine étant

maintenues à 21°C, il a fallu attendre trois générations (environ 30 jours) avant de considérer les cellules comme étant adaptées à la nouvelle condition de température.

1.4.3.2. Protocole expérimental

Les expériences sont réalisées en triplicats. Afin de pouvoir évaluer l'écart dû à l'échantillonnage, une quatrième culture, avec des prélèvements plus espacés dans le temps, est réalisée en parallèle. Ceci permet de mesurer l'impact de la fréquence journalière d'échantillonnage sur les cultures. *Gymnodinium mikimotoi* étant une espèce particulièrement fragile, aucune agitation n'est produite dans le ballon.

Les quatre ballons sontensemencés avec le même inoculat, ce qui fournit une concentration à t_0 identique pour tous.

Une mesure journalière de fluorimétrie *in vivo* permet de suivre l'évolution des biomasses chlorophylliennes, en parallèle avec le nombre de cellules dans la culture. Une estimation de la quantité réelle de chlorophylle *a* dans le milieu par extraction (méthode de Lorenzen, 1966) est réalisée en début, en milieu et en fin de culture. Du fait du volume important à prélever, cette mesure n'aurait pas pu être réalisée quotidiennement car le volume total prélevé en fin de culture doit rester inférieur au tiers du volume initial.

Les ballons sont permutés journallement sous les rampes, de manière à homogénéiser les niveaux de lumière. Les intensités lumineuses sont mesurées grâce à un quantummètre LICOR LI1000.

Les expériences ont été réalisées entre 10 et 80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ grâce à un variateur ; l'intensité lumineuse 80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ correspond à la capacité maximale des rampes d'éclairement. L'intensité lumineuse maximale à la surface de la mer est d'environ 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Le maximum de biomasse observé *in-situ* se situant entre 1 et 10% de l'éclairement de surface, les valeurs expérimentales sont donc proches des valeurs rencontrées *in situ*.

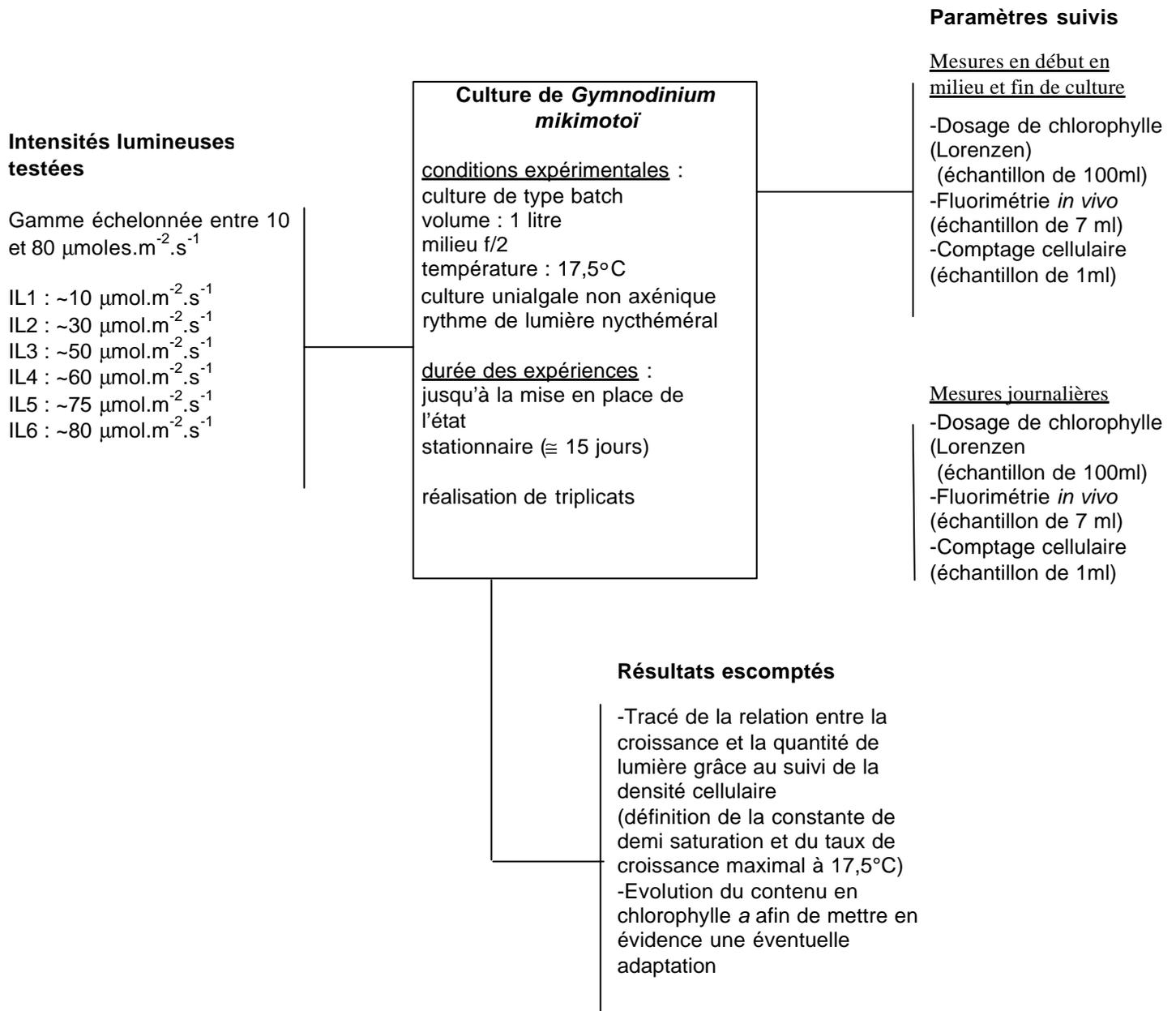


Figure 1-12 : Schéma du protocole expérimental

1.4.3.3. Résultats

1.4.3.3.1. Suivi de la densité cellulaire

Les résultats présentés ci dessous (figure 2-8) montrent l'évolution des densités cellulaires pour les différentes conditions d'éclairement. Chaque cycle est composé d'une phase de latence, une phase de croissance exponentielle et une phase de palier. Les résultats de l'expérience à $60\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, ne semblent pas être fiables étant donné l'allure de la courbe de croissance ; la température de la pièce et l'origine de la souche ne sont probablement pas à l'origine du mauvais déroulement de l'expérience car ces paramètres sont identiques pour toutes les expériences ; ce problème peut provenir de l'eau de mer purifiée qui est renouvelée à chaque expérience. Si les filtres utilisés durant la purification de l'eau retiennent la plupart des molécules complexantes, les herbicides et les pesticides, on ne maîtrise pas l'ensemble des molécules qui peuvent être présentes dans l'eau, or *Gymnodinium* est une espèce très sensible qui nécessite une très bonne qualité d'eau en culture.

Le tableau ci dessous (tableau 2-6) résume les durées approximatives des phases de latence et de croissances exponentielles ainsi que la densité cellulaire maximale aux différentes intensités lumineuses.

	9 à 10 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ 1	29 à 31 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ 1	48 à 51 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ 1	60 à 63 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ 1	73 à 77 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ 1	75 à 80 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ 1
temps de latence	9-10 jours	7-8 jours	5-7 jours	×	5-6 jours	4-5 jours
phase exponentielle	~ 6 jours	~ 6 jours	~ 6 jours	×	~ 10 jours	~ 12 jours
densité cellulaire finale	~ 15000 cell/ml	~ 27000 cell/ml	~ 30000 cell/ml	×	~ 45000 cell/ml	~ 40000 cell/ml

Tableau 1-3

Ces paramètres estimatifs de la biomasse montrent que la durée de la phase exponentielle et la densité cellulaire finale sont maximales pour les intensités lumineuses les plus élevées. Les minimas sont obtenus à $10\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, ce qui correspond également à la culture présentant le temps de latence le plus élevé. Il semble donc que les conditions les plus favorables au développement cellulaire correspondent aux plus fortes intensités lumineuses

(>70 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de la gamme d'énergie testée, et dans ce dernier cas le phénomène d'auto-ombrage peut expliquer la diminution des densités cellulaires maximales; lorsque l'éclairement diminue, le seuil de concentration à partir duquel la culture s'autolimite est plus rapidement atteint. Agusti (1987) a mis en évidence l'effet de l'auto-ombrage sur les densités cellulaires maximales atteintes en culture.

La biomasse chlorophyllienne (suivie par fluorescence, figure 2-8) ne montre pas de hiérarchisation nette entre les courbes comme dans le cas précédent, même si la culture correspondant à la plus petite intensité lumineuse montre les valeurs de fluorescence les plus faibles. Cette différence entre les comptages cellulaires et la mesure de fluorescence met en évidence une évolution du contenu en chlorophylle des cellules qui varie en fonction de l'éclairement.

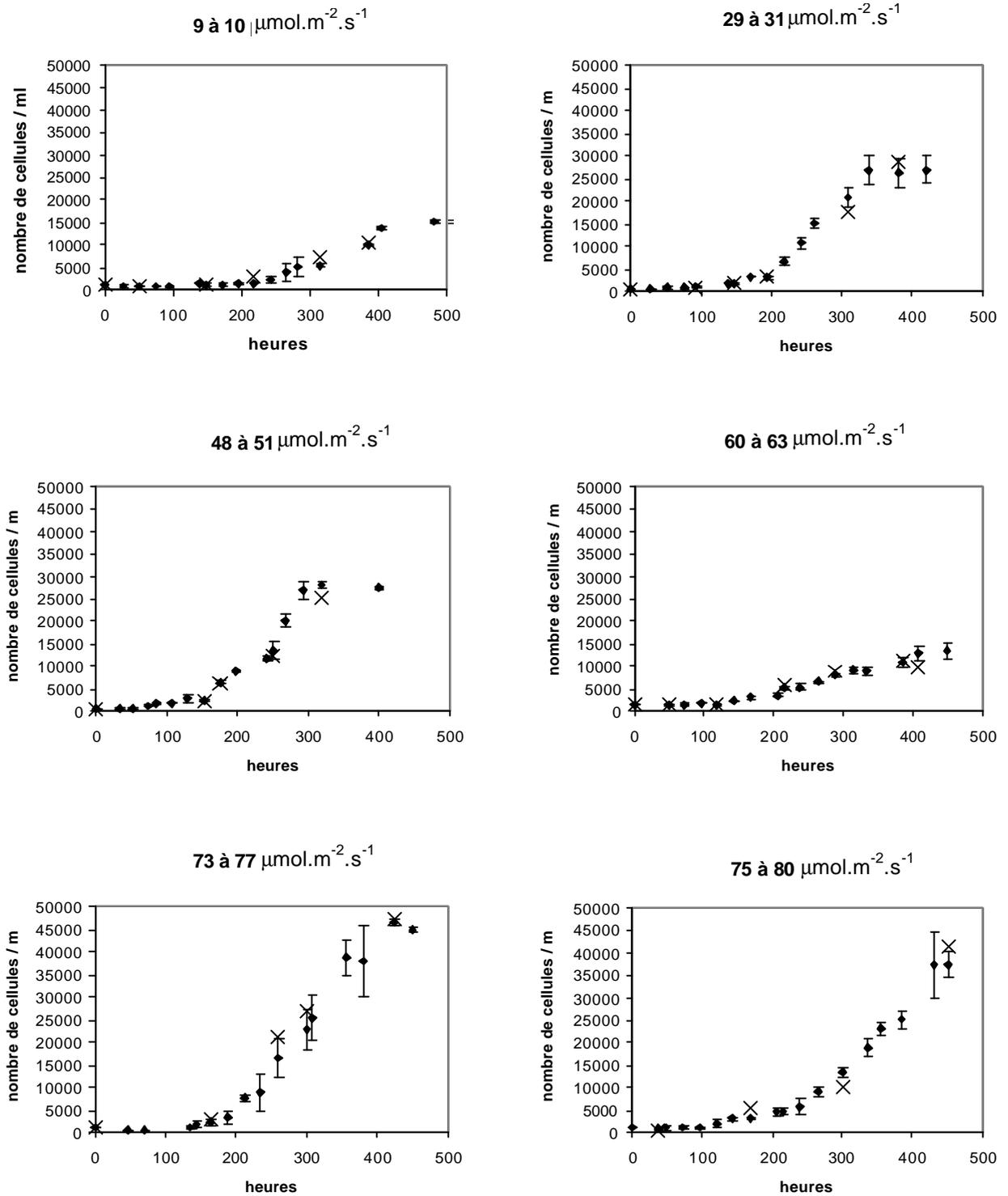


Figure 1-13 : Suivi de la densité cellulaire des cultures (nombre de cellules par ml).

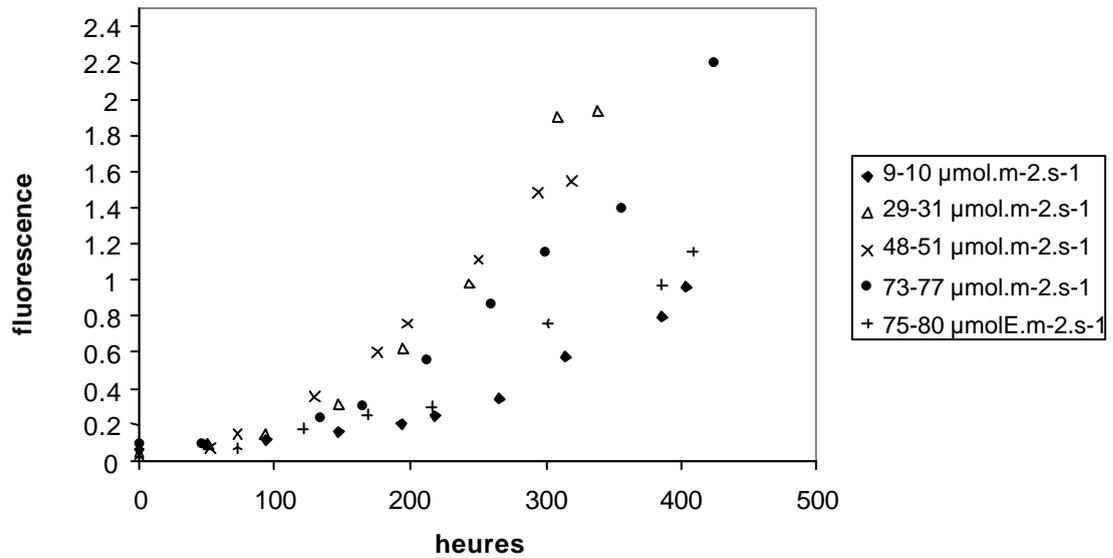


Figure 1-14 : Suivi de la fluorescence des cultures.

1.4.3.3.2. Estimation du taux de croissance à partir du nombre de cellules

Morgan et Kalff (1979) estiment que cinq comptages au moins doivent être réalisés pendant la phase exponentielle si l'on veut correctement estimer le taux de croissance.

Les courbes logistiques de croissance ont été calculées grâce au logiciel d'analyse NLREG[®] qui calcule la fonction théorique par ajustement successif des paramètres grâce à la méthode des moindres carrés (Dennis *et al.*, 1981).

La fonction de croissance est la forme intégrée de l'équation logistique (Odum, 1971):

$$\frac{dC}{dt} = \mu C - gC^2$$

Soit après intégration:
$$C = \frac{EY}{E + (Y - E) \times \exp(-\mu t)}$$

avec **E**=concentration à t_0 , et μ =taux de croissance, g =taux de mortalité et $Y=\mu/g$.

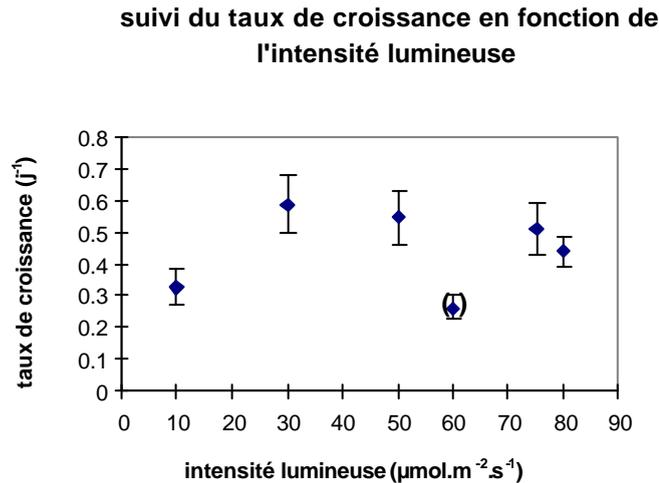


Figure 1-15 : Evolution du taux de croissance en fonction de l'intensité lumineuse.

Les taux évalués correspondent aux taux de croissance trouvés dans la littérature qui sont compris entre 0,3 et 1 j^{-1} (Gentien, 1998). Seule l'intensité lumineuse de $10\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ montre une chute significative du taux de croissance. Contrairement aux estimations faites avec les biomasses, les taux de croissance pour les éclaircements supérieurs à $10\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ sont du même ordre de grandeur. Les courbes de croissance pour lesquelles les densités cellulaires finales sont les plus fortes ont des phases de croissance exponentielle plus longues. Cette remarque rejoint celle du paragraphe précédent : il est possible que la limitation par l'auto-ombrage soit plus rapidement atteinte aux faibles intensités lumineuses et qu'elle implique une diminution de la durée de la phase exponentielle.

Ces résultats montrent l'importante capacité d'adaptation de cette espèce aux variations d'éclaircissement. L'optimum de croissance semble être situé entre 30 et 75 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ mais le résultat obtenu avec ces expériences ne permet pas de prédire si le taux de croissance à $80\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ correspond à l'amorce d'une photoinhibition.

Bilan :

Les hypothèses retenues pour la paramétrisation de la fonction lumineuse de *Gymnodinium* sont :

- le démarrage rapide de la croissance dès $10\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
- la saturation du taux de croissance dès $30\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
- l'absence de photoinhibition, les intensités lumineuses testées ici ne mettant pas en évidence de façon fiable une photoinhibition.

Ces mesures présentent en outre l'avantage d'être réalisées à partir d'une souche locale.

La fonction utilisée dans le modèle simule un effet lumière variant entre 0 et 1 selon la loi de Michaëlis Menten. On a donc réalisé un changement d'échelle. La fonction théorique est évaluée par ajustement de la constante d'affinité K_I grâce à la méthode des moindres carrés. La valeur du K ainsi obtenue est de $4,8 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

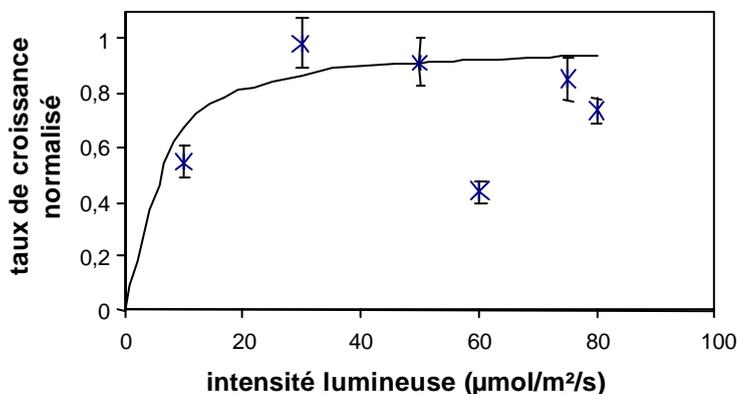


Figure 1-16 : Variation entre 0 et 1 du taux de croissance en fonction de l'intensité lumineuse et tracé de la fonction théorique.

1.4.3.3.3. Suivi de la quantité de chlorophylle intracellulaire

La quantité de chlorophylle *a* a été dosée par extraction (méthode de Lorenzen) en début, milieu et fin d'expérience afin d'obtenir une estimation plus précise de la quantité de chlorophylle par cellules et de suivre l'évolution de cette quantité de chlorophylle pendant la durée de chaque culture.

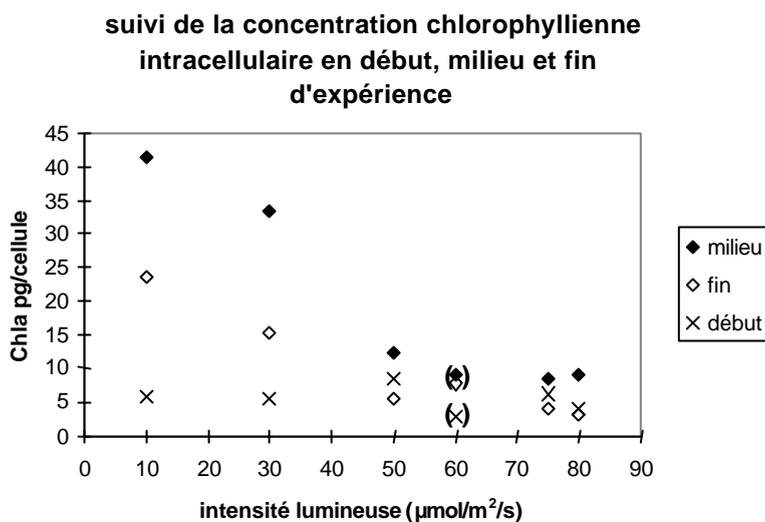


Figure 1-17: Evolution du contenu en chlorophylle des cellules en fonction de l'intensité lumineuse.

La concentration chlorophyllienne intracellulaire n'est pas constante au cours du temps mais présente un pic correspondant à la phase de croissance exponentielle. cette concentration chlorophyllienne augmente fortement avec la diminution de l'éclairement.

En faible lumière, les cellules optimisent leur activité photosynthétique en augmentant leur pool pigmentaire. Ce comportement est caractéristique des autotrophes (Campbell et Vaultot, 1993, McManus et Dawson, 1994), les véritables mixotrophes montrant moins ce genre de comportement.

Ce processus semble être découplé du taux de division, car le contenu pigmentaire chute fortement entre 30 et 50 $\mu \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ alors que le taux de croissance est presque identique. Si l'augmentation du contenu pigmentaire des cellules est liée à une augmentation de l'activité photosynthétique (Partensky et Sournia, 1986) cela correspond vraisemblablement à la mise en réserve de carbone organique, en plus de celui qui est nécessaire au maintien de l'intégrité cellulaire (Rivkin *et al.*, 1982).

1.5. Evolution saisonnière de la distribution des sels nutritifs sur le plateau continental atlantique français à partir des campagnes Bio-Modycot

L'analyse des résultats des campagnes Bio-Modycot a été réalisée en collaboration avec Luis Lampert (SHOM/CMO). En 1999 et 2000, quatre campagnes ont été réalisées en collaboration avec le SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine) sur un réseau de 50 stations avec une distance moyenne de 20 milles marins entre deux points de prélèvement. Ces campagnes ont eu lieu du 7 au 15 avril 1999, du 8 au 15 juin, du 7 au 14 septembre 1999 et du 28 février au 8 mars 2000, grâce aux moyens nautiques mis à disposition par le SHOM.

1.5.1. Environnement hydrologique

❖ Situation hivernale – Mars 2000

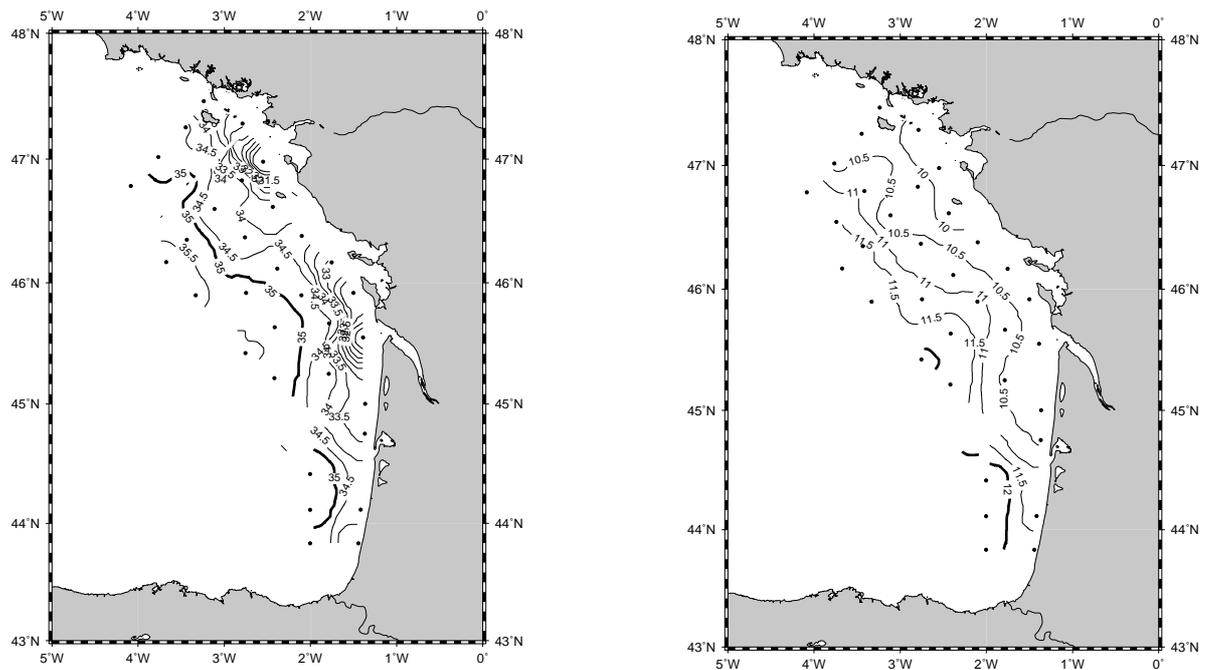


Figure 1-18 : Situation en mars 2000 (Bio-Modycot 00-1) : a- distribution de la salinité en surface ; b- distribution de la température en °C en surface

A la fin de l'hiver, l'hydrologie du plateau continental est caractérisée par des fronts halins bien marqués, et situés devant les embouches des estuaires de la Loire et de la Gironde. Ces fronts marquent la limite d'extension vers le large des eaux dessalées. Les eaux au delà de

l'isobathe 100m ont une salinité proche de celle des eaux océaniques (>35,5). La distribution des températures montre des gradients thermiques horizontaux plus faibles.

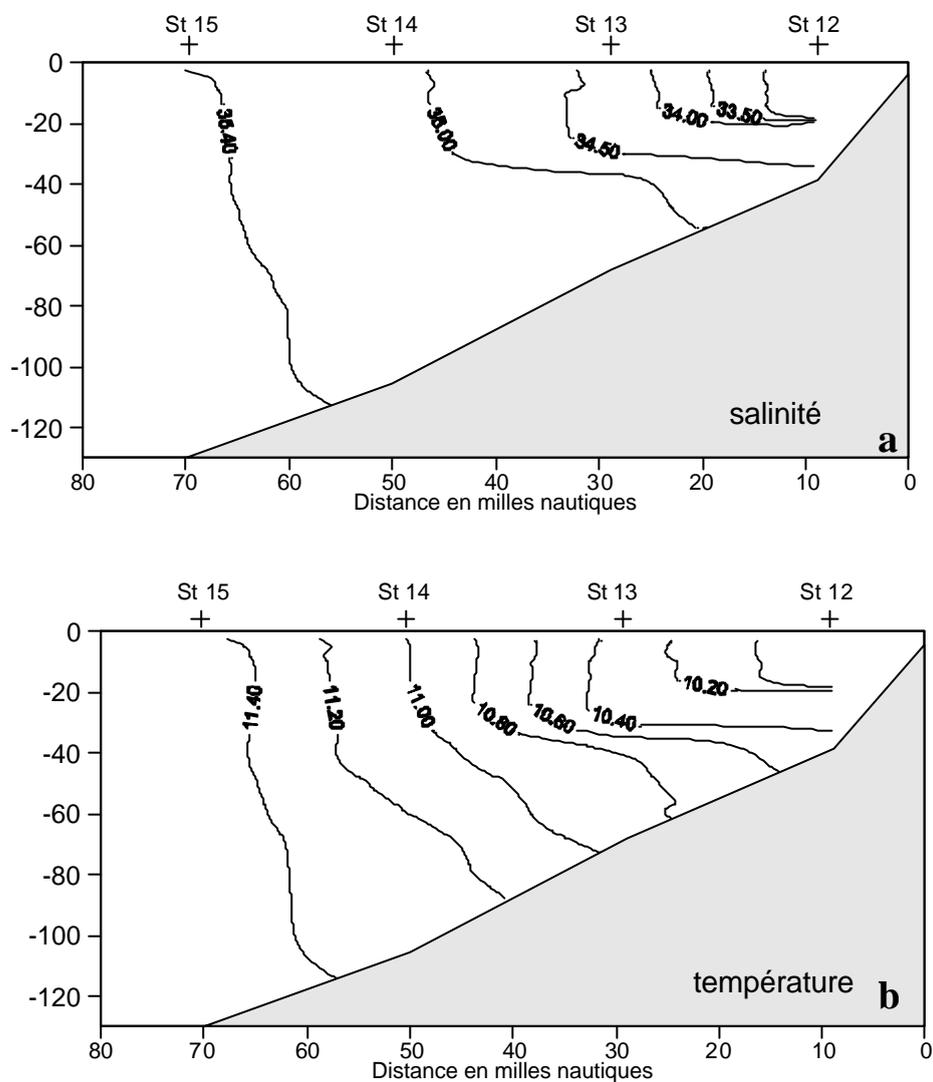


Figure 1-19 : Situation en mars 2000 (Bio-Modycot 00-1), sur une radiale située devant la Loire (cf. figure 1-9) : a- distribution verticale de la salinité ; b- distribution verticale de la température en °C.

Comme pour la distribution horizontale, les gradients, à cette époque, sont majoritairement d'origine haline et restent confinés devant les estuaires ; les eaux dessalées sont les plus froides avec des températures inférieures à 10°C.

❖ Situation printanière – Avril 1999 et Juin 1999

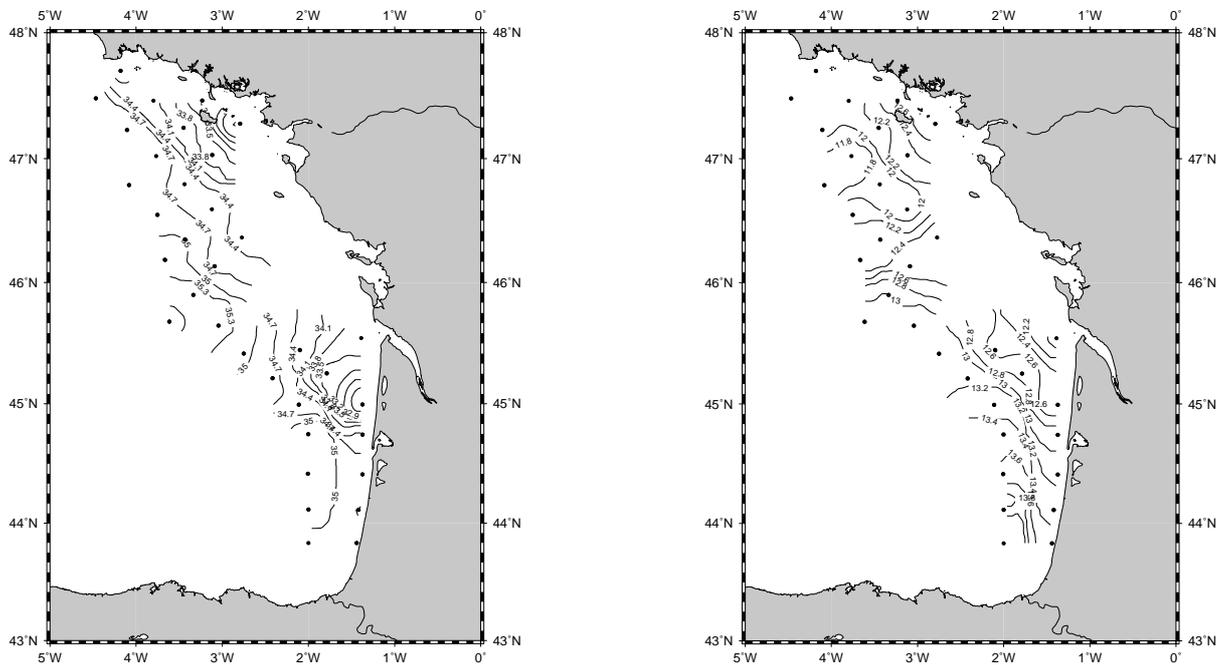


Figure 1-20 : Situation en avril 1999 (Bio-Modycot 99-1) : a- distribution de la salinité en surface ; b- distribution de la température en °C en surface

Comme dans la situation hivernale, les structures restent marquées par la présence de fronts halins. A l'issue des pluies importantes du mois de mars 1999, l'isohaline 34,5 s'étend jusqu'à l'isobathe 100m. Le courant généré par la rotation de la Terre favorise l'advection des eaux dessalées de la Loire vers le nord. Ces eaux dessalées sont localisées sur une épaisseur de 20-30m et sont séparées des eaux de fond par une très forte halocline (cf. figure 1-21), alors que le gradient thermique vertical est plus faible et caractérisé par des eaux douces plus chaudes.

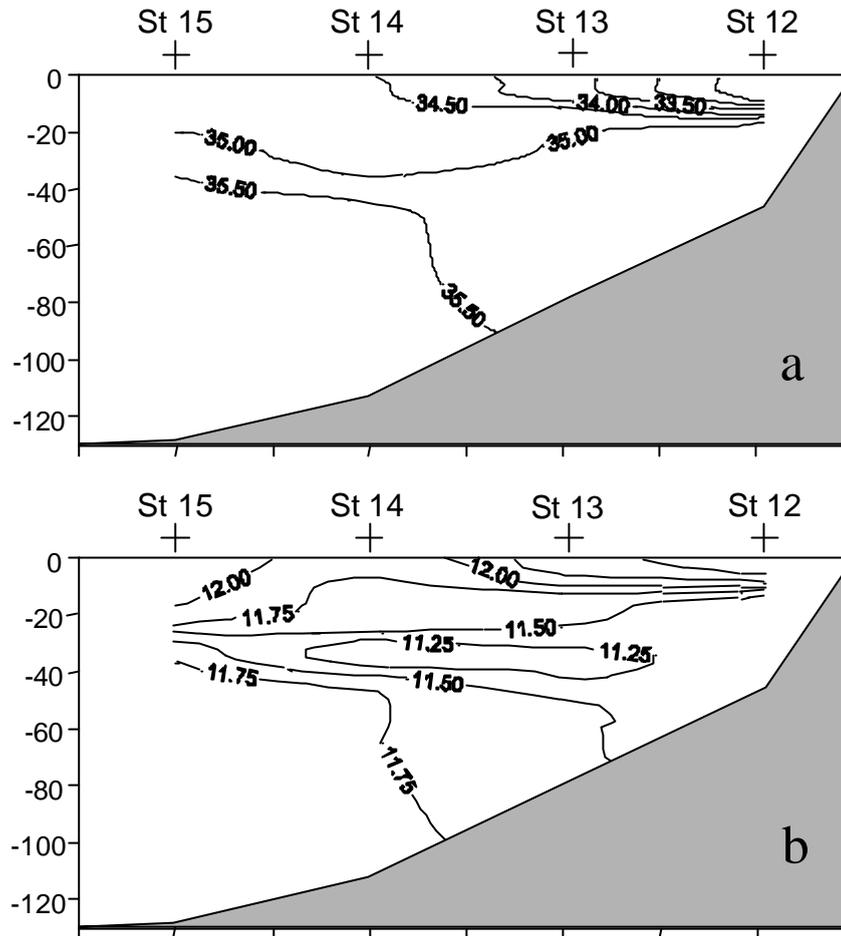


Figure 1-21 : Situation en avril 1999 (Bio-Modycot 99-1), sur une radiale située devant la Loire : a-distribution verticale de la salinité ; b- distribution verticale de la température en °C.

En juin, avec la diminution des débits, les fronts liés aux dessalures superficielles sont moins marqués qu'en avril. Le principal changement réside dans la distribution des températures ; le gradient nord-sud qui commençait à se dessiner en avril s'est accentué et va de 14,5 °C à 18,4°C (figure 1-22-b). Les isothermes sont perpendiculaires à la côte avec une chute nette des températures du sud vers le nord.

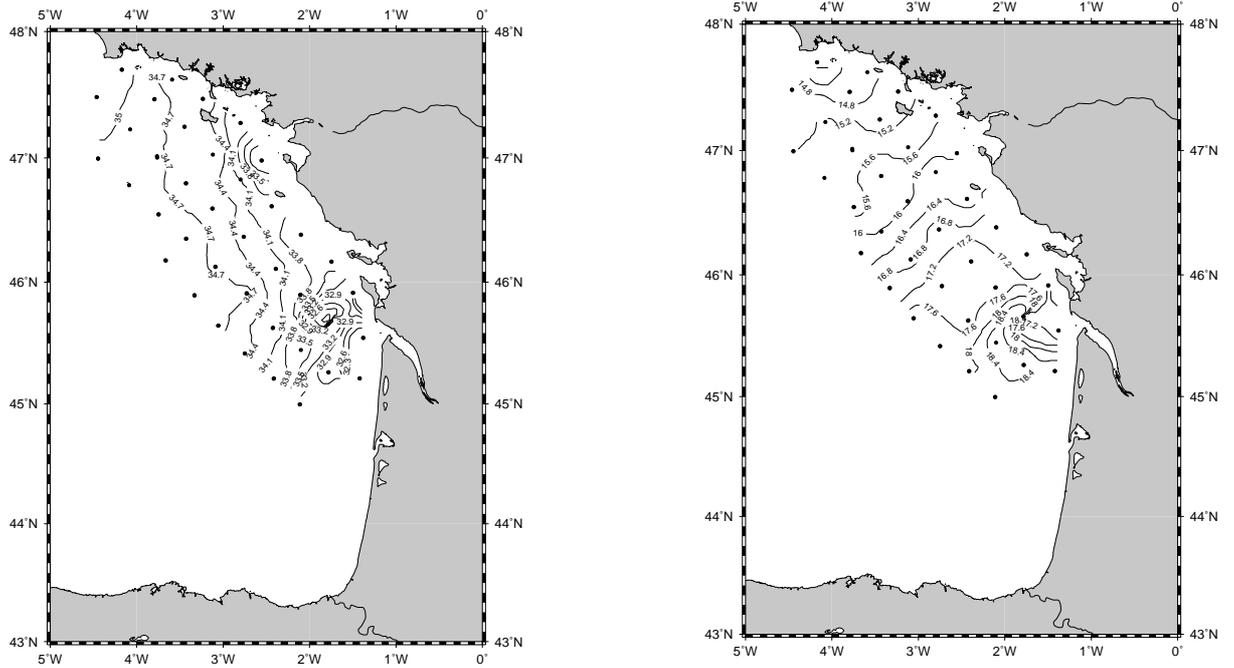


Figure 1-22 : Situation en juin 1999 (Bio-Modycot 99-2) : a- distribution de la salinité en surface ; b- distribution de la température en °C en surface

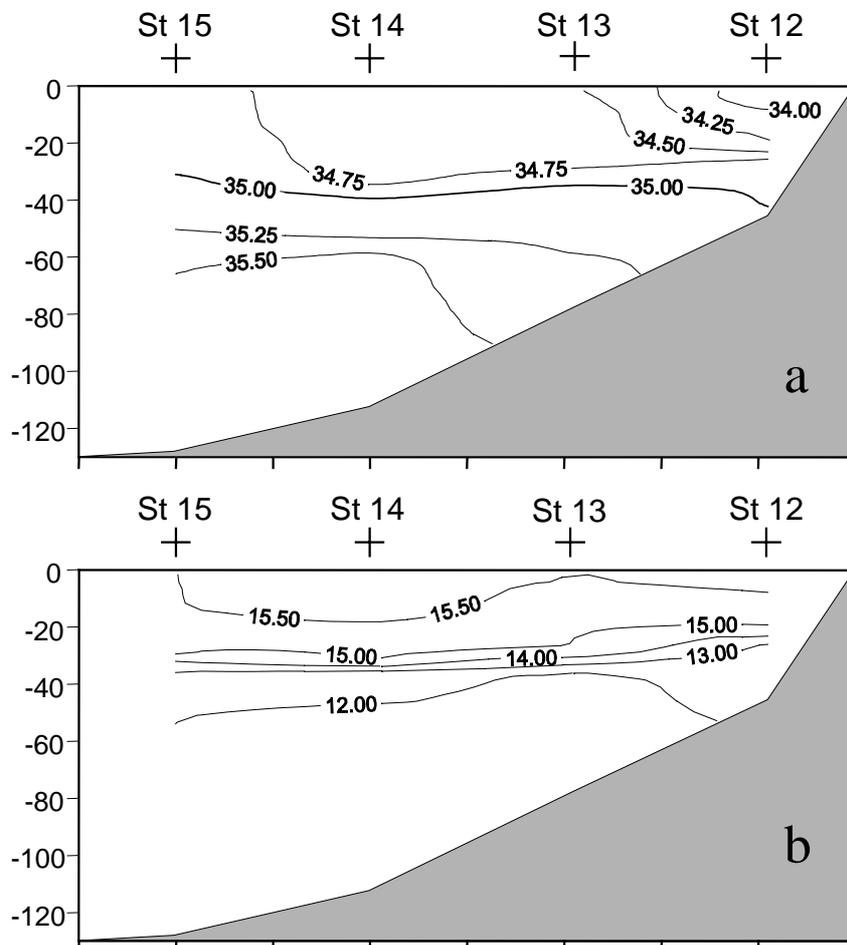


Figure 1-23 : Situation en juin 1999 (Bio-Modycot 99-2), sur une radiale située devant la Loire : a- distribution verticale de la salinité ; b- distribution verticale de la température en °C. 48

Le gradient de salinité vertical est nettement moins marqué qu'en juin et une thermocline se développe. Elle est localisée à une trentaine de mètres de profondeur (cf. figure 1-23).

❖ Situation estivale – Septembre 1999

Les structures hydrologiques du plateau présentent des changements importants par rapport à la situation printanière. Les gradients horizontaux et verticaux de salinité ont pratiquement disparu. Les températures ont atteint leur valeur annuelle maximale et sont comprises entre 19,8 et 22,8°C, avec un gradient nord-sud toujours présent (figure 1-24-b). Le gradient thermique vertical est très marqué et concerne l'ensemble du plateau, depuis la côte jusqu'au large. La thermocline est située entre 30 et 35 mètres de profondeur (cf. figure 1-25-b).

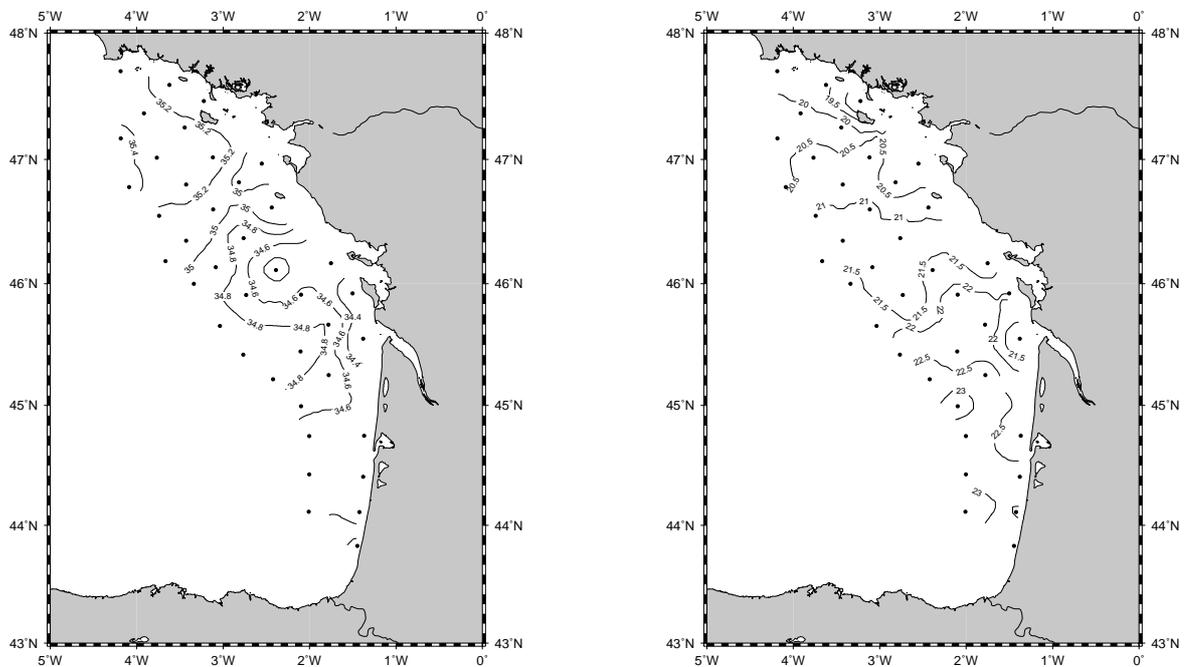


Figure 1-24 : Situation en septembre 1999 (Bio-Modycot 99-3) : a- distribution de la salinité en surface ; b- distribution de la température en °C en surface

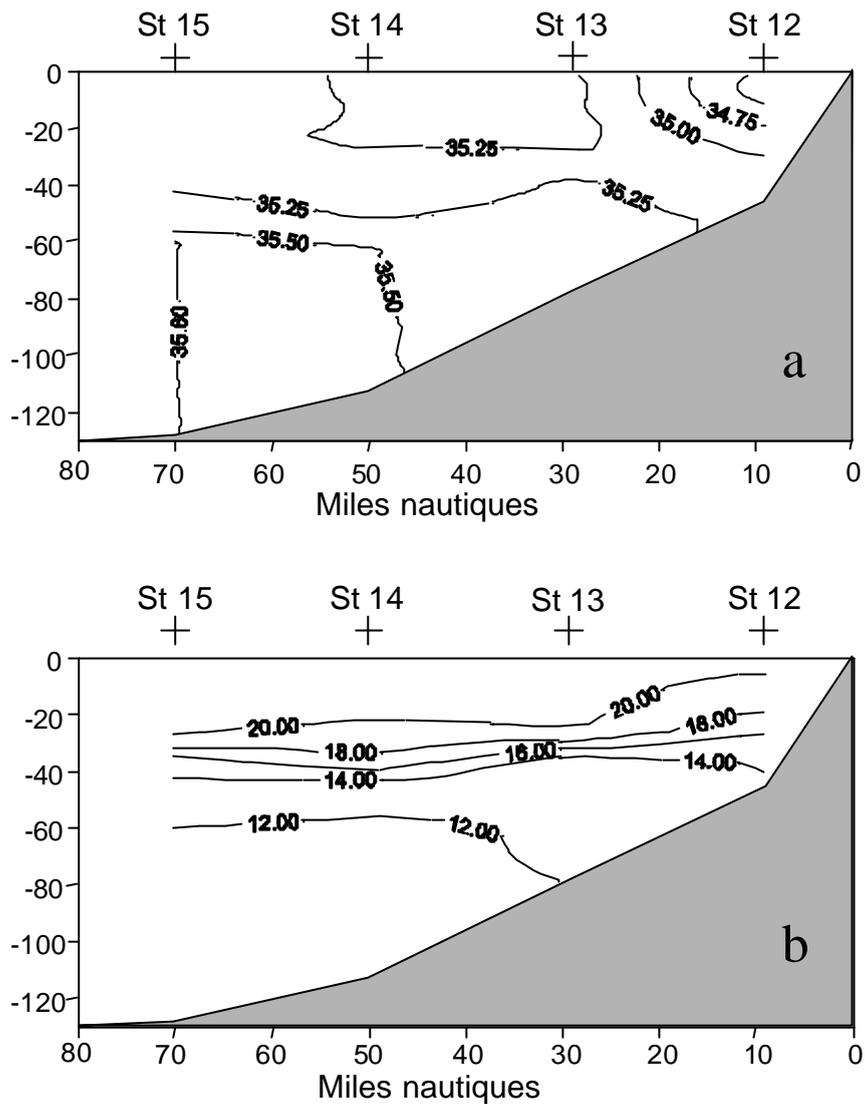


Figure 1-25 : Situation en septembre 1999 (Bio-Modycot 99-3), sur une radiale située devant la Loire : a- distribution verticale de la salinité ; b- distribution verticale de la température en °C.

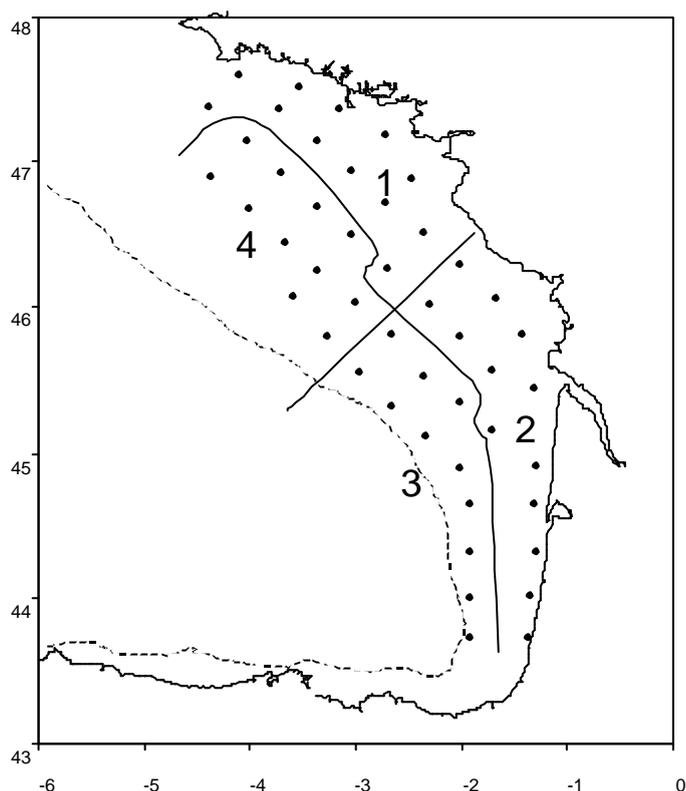
1.5.2. Environnement chimique

1.5.2.1. Distribution horizontale

Le plateau continental a été divisé en quatre parties selon un gradient côte-large et nord-sud.

Les zones 1, 2, 3 et 4 représentent respectivement les eaux sous influence de la Loire, les eaux sous influence de la Gironde, les eaux du large de la partie sud et les eaux de large dans la partie nord du plateau (figure 1-26). Dans cette schématisation, la limite entre les eaux côtières et les eaux du large a été placée au voisinage de l'isobathe 100m.

Les concentrations moyennes en sels nutritifs en surface ont été évaluées dans chacun des quatre secteurs afin de dégager l'évolution propre de chacune des quatre zones.



1-26 : Schéma du découpage du plateau continental atlantique français.

Zone	Situation hivernale			Situation printanière						Situation estivale		
	Mars 2000			Avril 1999			Juin 1999			Septembre 1999		
	N	P	Si	N	P	Si	N	P	Si	N	P	Si
1	22.2	0.46	11.8	9.29	0.04	0.6	1.78	0.09	0.93	0.13	0.05	2.27
2	10.9	0.25	6.04	4.3	0.17	2.66	1.63	0.1	1.05	0.1	0.06	1.58
3	3.43	0.22	1.57	0.22	0.06	0.45	0.55	0.07	0.67	0.08	0.05	1.14
4	6.55	0.36	3.14	1.7	0.07	0.48	0.16	0.07	0.78	0.11	0.05	0.58

Tableau 1-4 : Concentrations moyennes en nutriments ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) par campagnes, dans chaque zone.

La zone sous influence des apports ligériens (zone 1) est la plus riche en sels nutritifs en période hivernale et les concentrations en nitrate, phosphate et silicate sont deux fois plus importantes que celles des eaux sous l'influence des apports girondins (zone 2). En avril, les concentrations en nitrate sont inférieures à $2\mu\text{mol.l}^{-1}$ dans les eaux du large mais elles restent importantes dans les deux zones côtières, alors que les stocks en phosphate et silicate semblent déjà être épuisés, excepté dans la zone girondine (zone 2). En juin, les concentrations en phosphate et silicate restent faibles et les teneurs en nitrate montrent une

chute importante. Toutefois, un léger maximum en nitrate persiste le long d'une étroite bande côtière ; ce maximum semble être corrélé avec la présence d'une masse d'eau plus chaude sans doute d'origine continentale. Les concentrations les plus fortes en phosphate et en silicate sont localisées à l'embouchure des fleuves, avec des concentrations respectivement supérieures à $0,25 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et $2,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Au large, dans les zones 3 et 4, les concentrations en sels nutritifs sont faibles, et respectivement inférieures à $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ pour le nitrate, à $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ pour le silicate et à $0,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ pour le phosphate. En septembre, les teneurs en nitrate et phosphate sont homogènes sur l'ensemble du plateau, et respectivement inférieures à $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et $0,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$, tandis que les concentrations en silicate affichent une augmentation significative dans les zones 1 et 3.

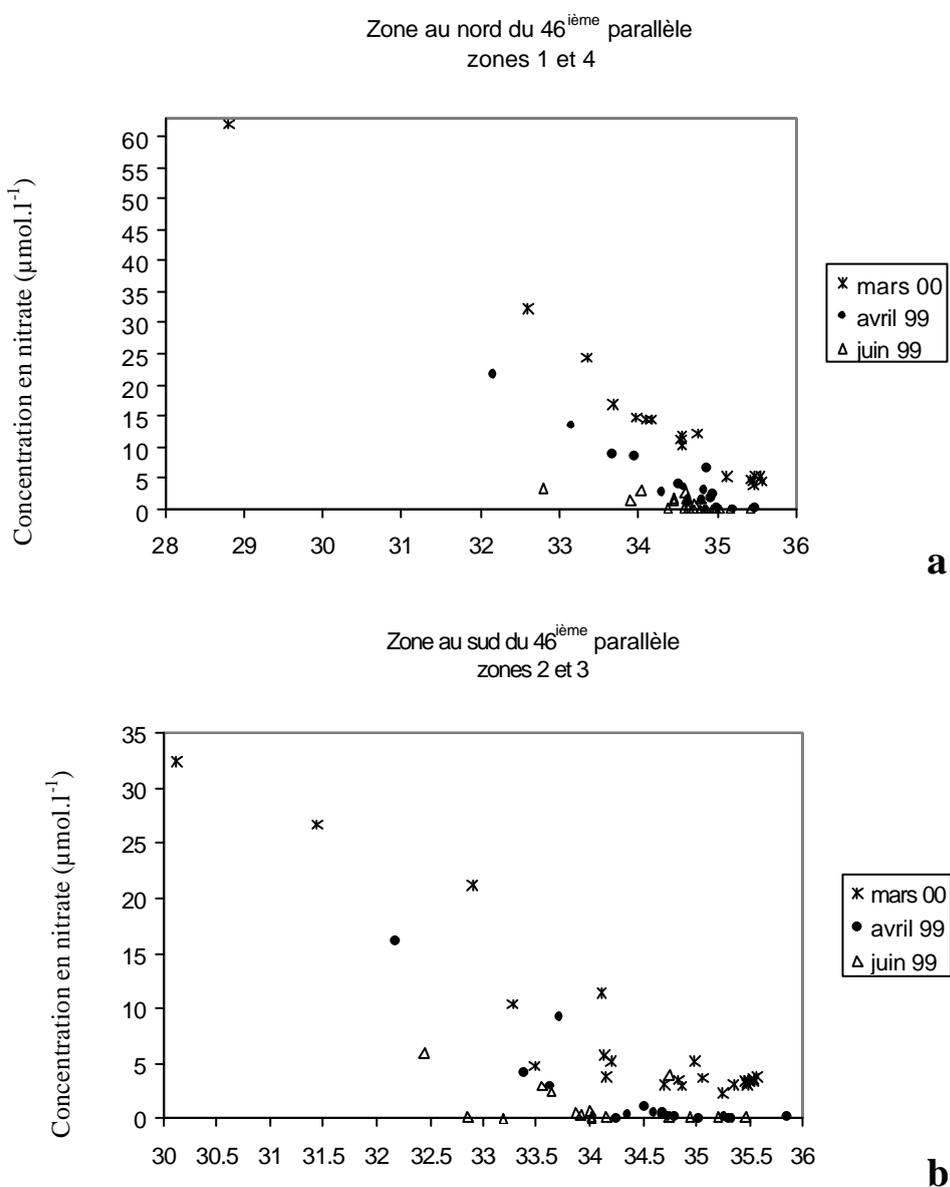


Figure 1-27 : Relation nitrate-salinité : a- dans la partie nord, b- dans la partie sud du plateau continental atlantique français.

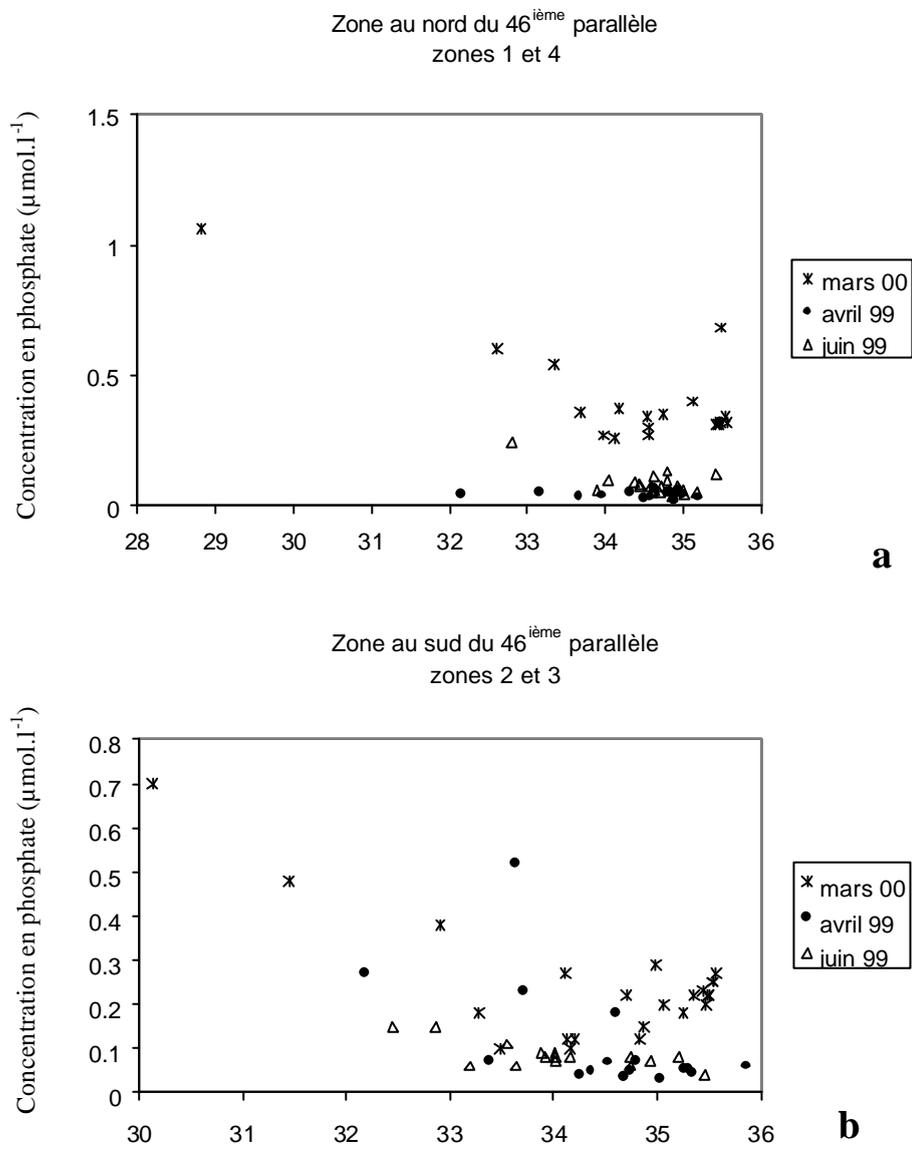


Figure 1-28 : Relation phosphate-salinité : a- dans la partie nord, b- dans la partie sud du plateau continental atlantique français.

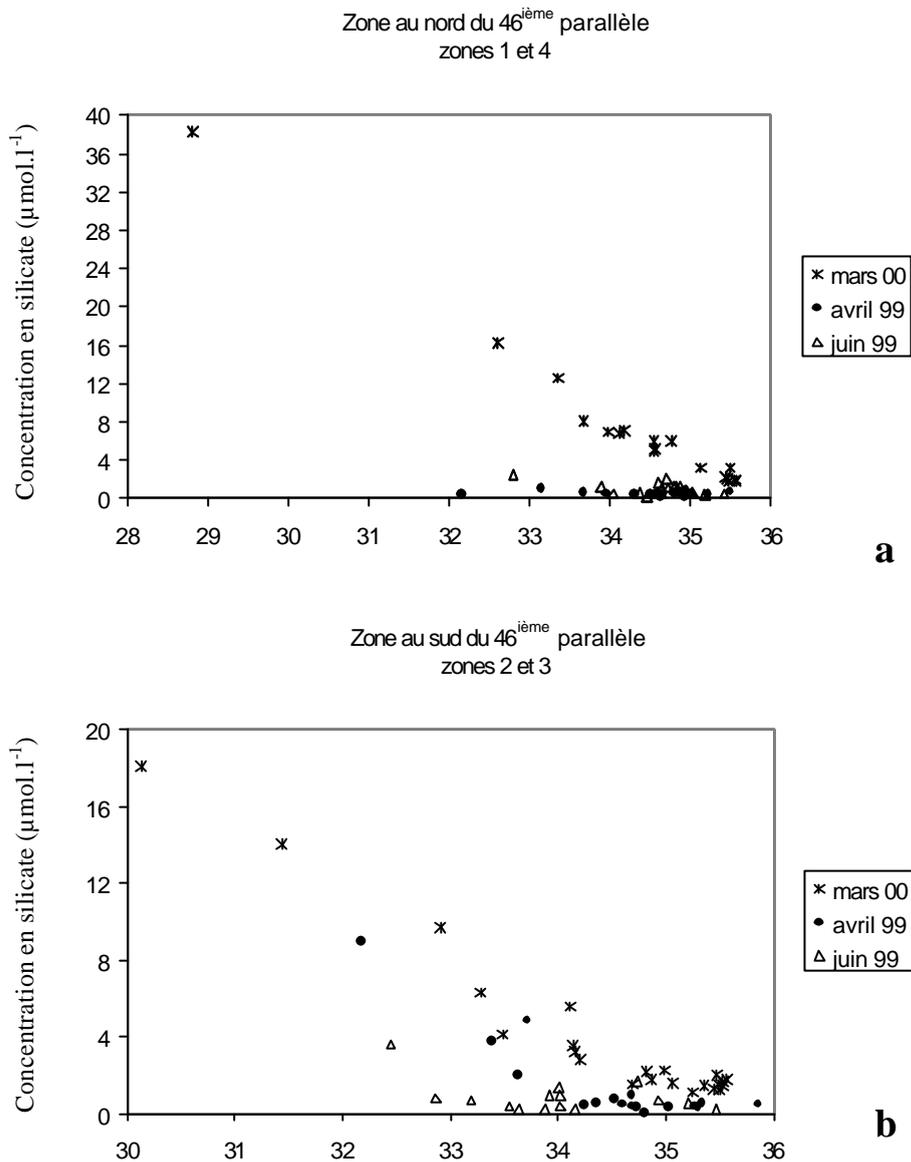


Figure 1-29 : Relation silicate-salinité : a- dans la partie nord, b- dans la partie sud du plateau continental atlantique français.

L'examen des relations entre les nutriments et la salinité montre qu'en mars 2000, les concentrations en nitrate, phosphate et silicate sont respectivement comprises entre 2,3 et 62 $\mu\text{mol.l}^{-1}$, 0,1 et 1,1 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ et 1,1 et 38,2 $\mu\text{mol.l}^{-1}$. Les relations nitrate-salinité et silicate-salinité sont linéaires devant l'estuaire de la Loire alors qu'en face de la Gironde on perçoit un démarrage de la consommation au delà des salinités supérieures à 33 ; la consommation du phosphate est quant à elle observable au large des eaux des deux estuaires.

En avril 99, la consommation des sels nutritifs semble bien avancée.

La consommation d'un nutriment peut être évaluée par la différence entre la concentration théorique de ce nutriment déduite d'un schéma de dilution linéaire et la concentration observée. La droite de dilution pour le calcul est tracée entre un point à salinité nulle

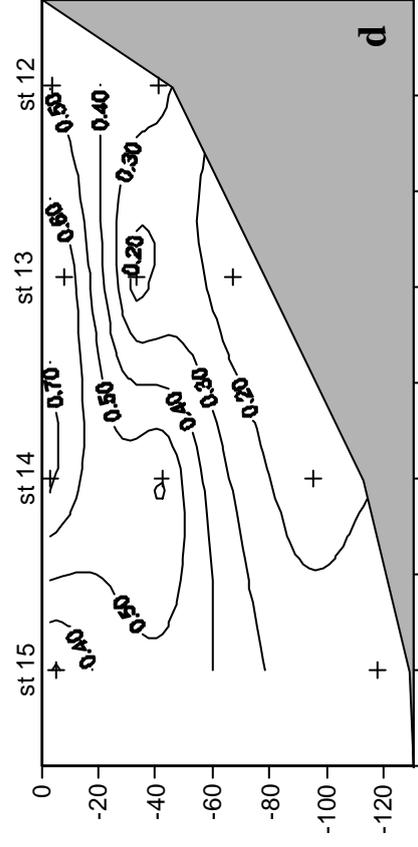
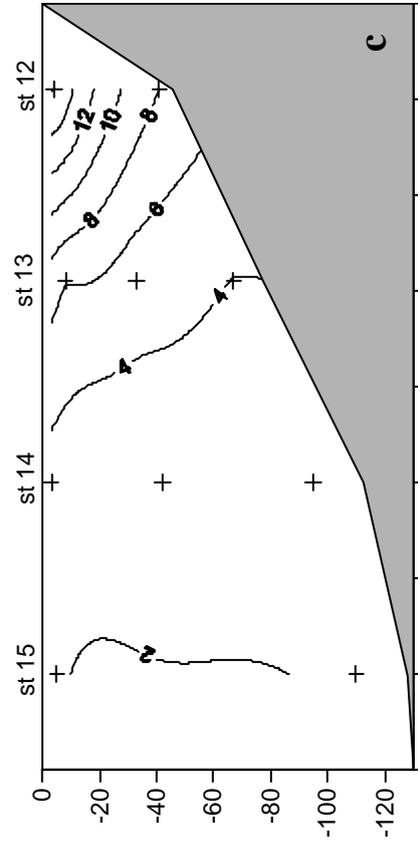
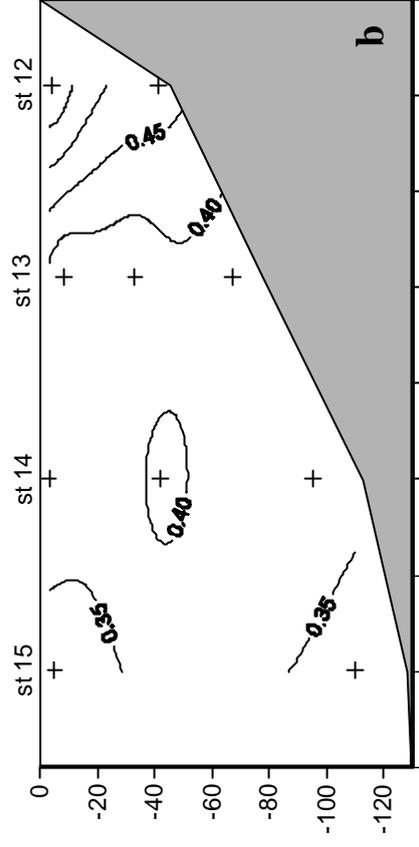
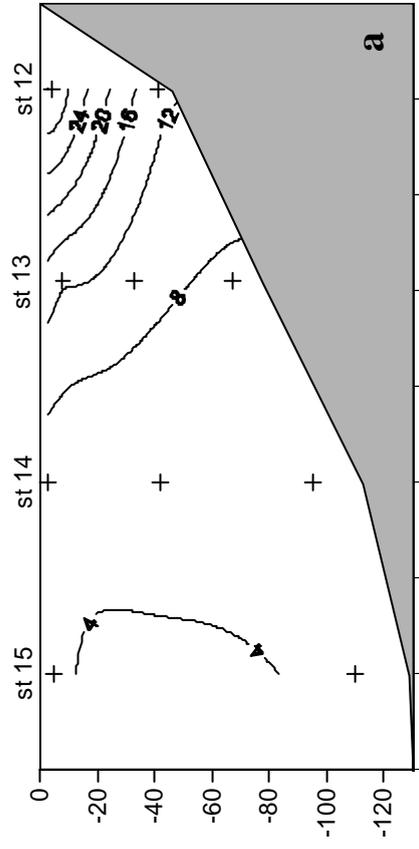
(concentrations fournies par les mesures des Agences de l'eau Loire-Bretagne et Adour-Gironde) et un point en aval (salinité supérieure à 35) où la concentration du nutriment est évaluée à partir des concentrations hivernales (mars 2000). Dans l'hypothèse d'une dilution conservative en avril, les concentrations attendues en nitrate pour une salinité de 32 seraient de $30 \mu\text{mol.l}^{-1}$ au large de la Loire et $20 \mu\text{mol.l}^{-1}$ au large de la Gironde ; ces valeurs sont légèrement supérieures aux concentrations observées (de $7 \mu\text{mol.l}^{-1}$ devant la Loire et de $4 \mu\text{mol.l}^{-1}$ devant la Gironde) et suggèrent une consommation par le phytoplancton en avril au sein des panaches. Mais étant donné la marge d'erreur réalisée dans ce calcul, ce résultat demande à être confirmé avec les deux autres sels nutritifs. Par contre au sud, la consommation en nitrate devient significative dans les eaux ayant une salinité supérieure à 33. En avril, toujours dans le cas d'une dilution conservative, les concentrations en phosphate à 32 de salinité seraient de $0,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$ au large de la Loire et de $0,2 \mu\text{mol.l}^{-1}$ au large de la Gironde. Or ces concentrations sont de l'ordre de $0,05 \mu\text{mol.l}^{-1}$ face à la Loire ce qui met en évidence un déficit en phosphate dans les eaux de salinité supérieures à 32. En Gironde, les concentrations sont aussi de l'ordre de $0,05 \mu\text{mol.l}^{-1}$, sauf pour trois stations situées devant l'estuaire le long d'un gradient côte-large et pour une station le long de la côte des Landes où les teneurs en phosphate sont supérieures à $0,18 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Les déficits moyens en phosphate de $0,45 \mu\text{mol.l}^{-1}$ devant la Loire et de $0,15 \mu\text{mol.l}^{-1}$ devant la Gironde sont respectivement équivalents à des prélèvements de $7 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et $2,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$ de nitrate (selon les rapports de Redfield) ; ces valeurs sont compatibles avec celles évaluées précédemment.

De même, les concentrations en silice sont toutes inférieures à $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ dans la partie nord et dans la partie sud pour des salinités supérieures à 34 et ces faibles concentrations sont le signe d'une consommation importante.

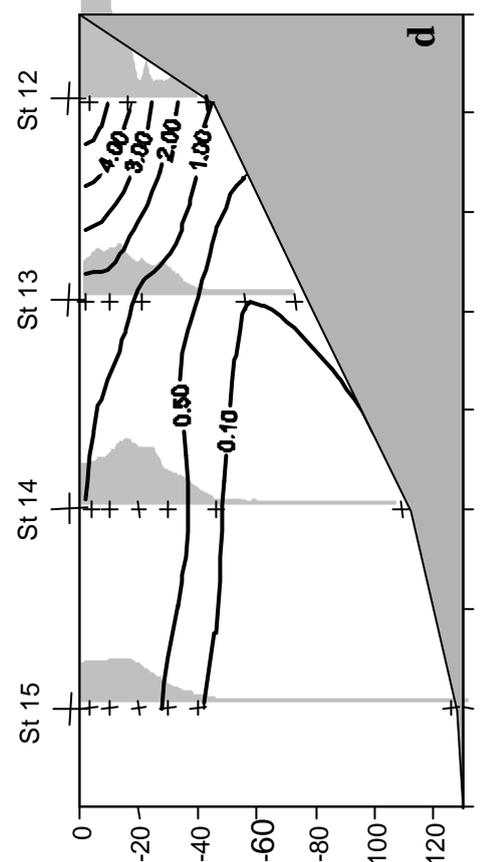
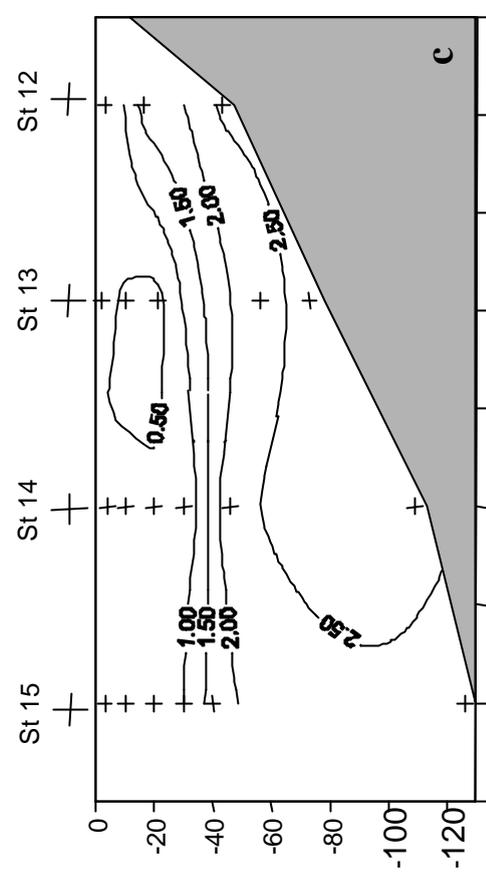
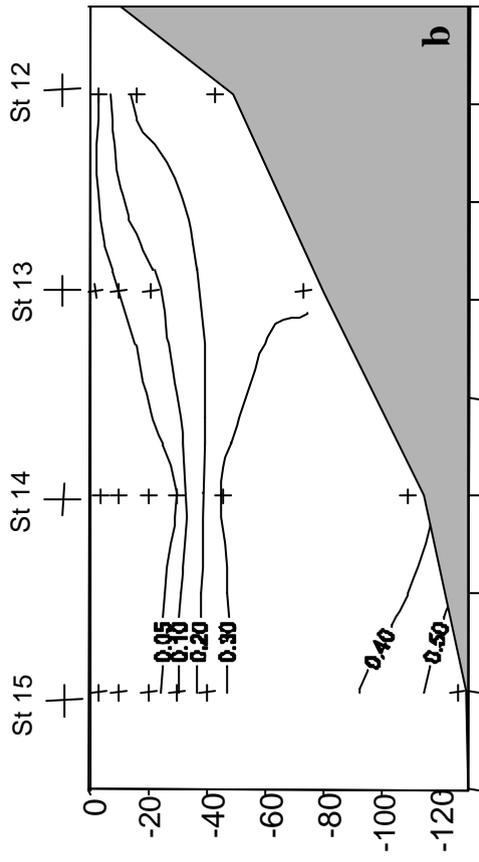
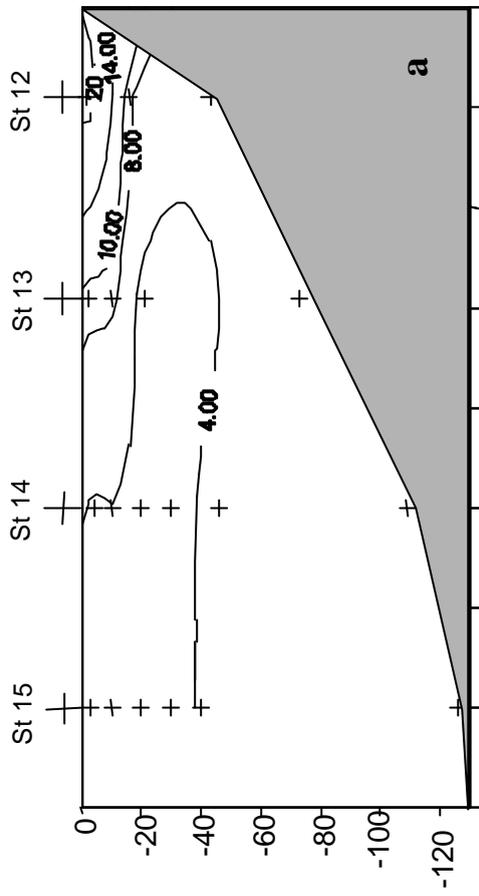
En juin, les relations nitrate-salinité mettent en évidence la poursuite de la consommation du stock de nitrate à la fois dans la partie nord et dans la partie sud. Quant aux concentrations en phosphate et silicate, elles restent globalement constantes et faibles pour les salinités supérieures à 33, témoignant d'une large consommation.

1.5.2.2. Distribution verticale

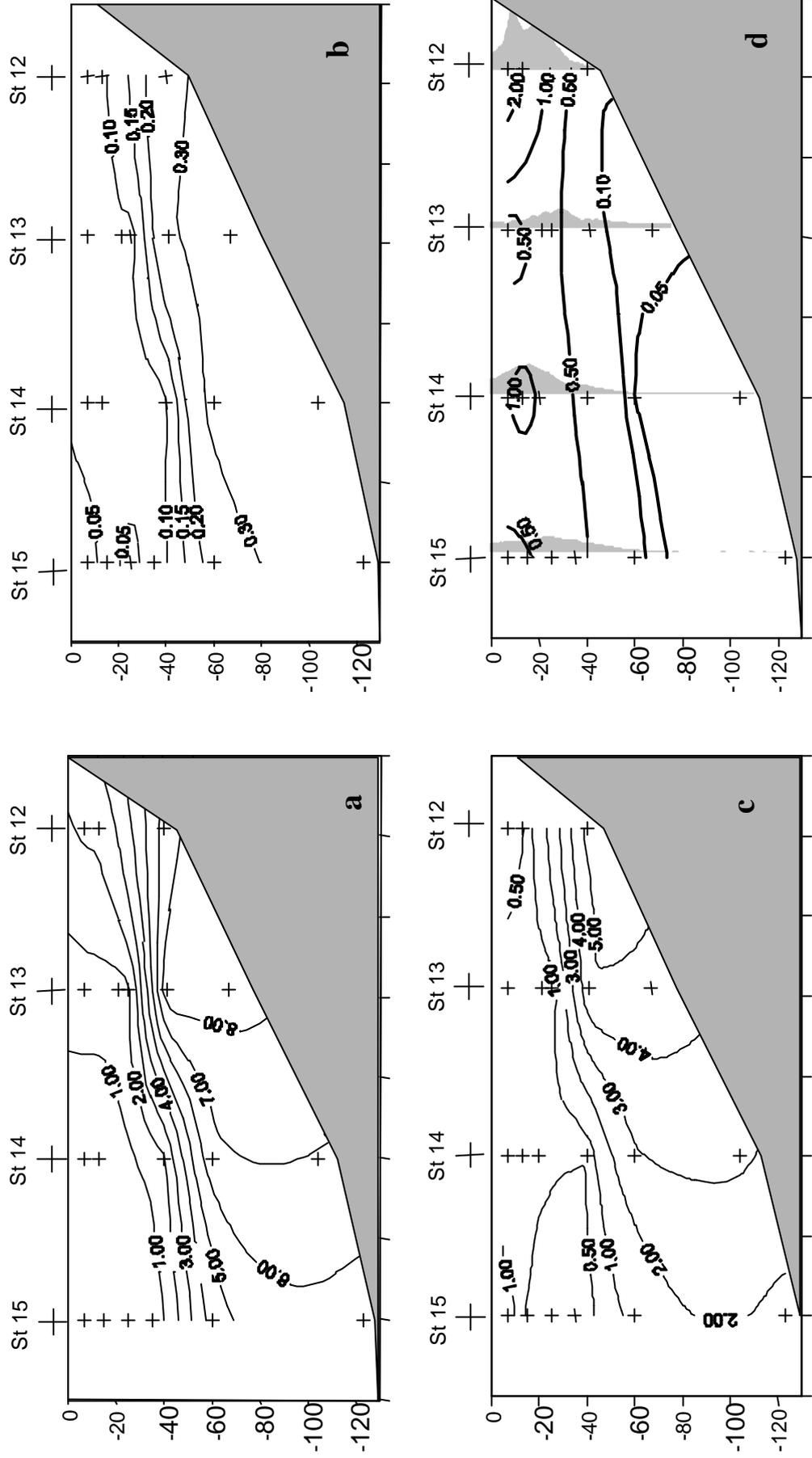
Les conditions hivernales (figure 1-30), représentées par la campagne de mars 2000, sont caractérisées par de fortes concentrations en nutriments qui évoluent parallèlement à la salinité. Les concentrations en dehors du panache sont homogènes sur la verticale. La faiblesse des apports en phosphate par la Loire entraîne un gradient côte-large peu marqué,



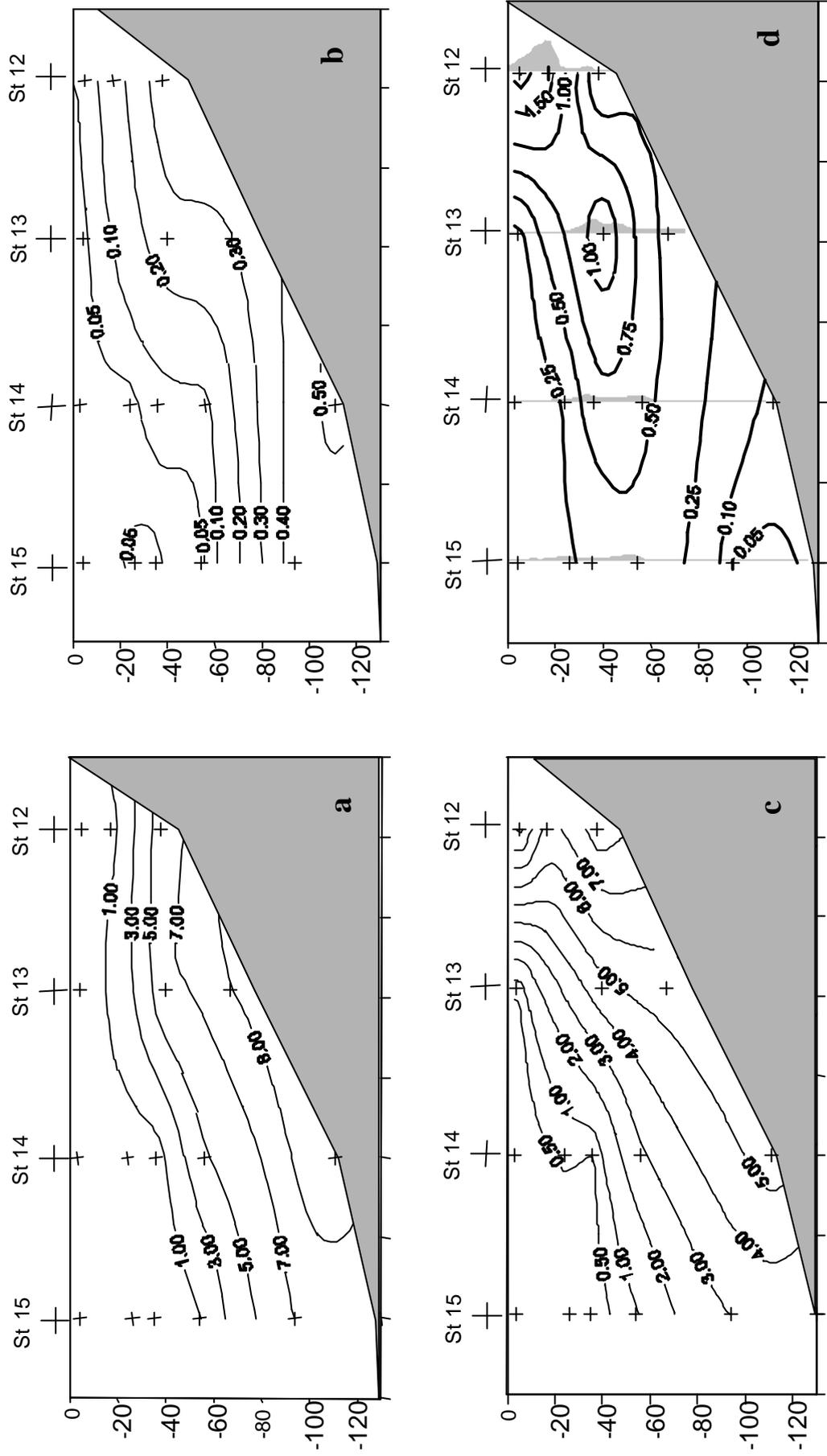
1-30 : Situation en mars 2000 (Bio-Modycot 00-1), sur une radiale située devant la Loire : a- distribution verticale du phosphate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; b- distribution verticale du phosphore ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; c- distribution verticale de la chlorophylle a (mg.m^{-3}).



1-31 : Situation en avril 1999 (Bio-Modycot 99-1), sur une radiale située devant la Loire : a- distribution verticale du nitrate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; b- distribution verticale du phosphate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; c- distribution verticale du silicate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; d- distribution verticale de la chlorophylle a (mg.m^{-3}) avec les profils verticaux de fluorimétrie surimposés (les quatre profils ont la même échelle).



1-32 : Situation en juin 1999 (Bio-Modycot 99-2), sur une radiale située devant la Loire : a- distribution verticale du nitrate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; b- distribution verticale du phosphate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; c- distribution verticale du silicate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; d- distribution verticale de la chlorophylle a (mg.m^{-3}) avec les profils verticaux de fluorimétrie surimposés (les quatre profils ont la même échelle).



1-33 : Situation en septembre 1999 (Bio-Modycot 99-3), sur une radiale située devant la Loire : a- distribution verticale du nitrate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; b- distribution verticale du phosphate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; c- distribution verticale du silicate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) ; d- distribution verticale de la chlorophylle a (mg.m^{-3}) avec les profils verticaux surimposés (les quatre profils ont la même échelle).

comparé aux deux autres nutriments. Les concentrations en chlorophylle, proches de $0,5 \text{ mg.m}^{-3}$, sont faibles ; elles présentent un léger maximum sur les 40 premiers mètres.

En avril 1999, les concentrations en silicate et phosphate montrent un gradient vertical fort avec des valeurs plus élevées au fond. Ceci suggère une consommation antérieure par le phytoplancton, épuisant partiellement la couche de surface en silicate et en phosphate. La distribution verticale de la chlorophylle et les profils fluorimétriques montrent qu'à cette époque, les biomasses sont maximales en surface, à proximité de l'estuaire, et entre 5 et 20 mètres plus au large.

Les concentrations en nitrate les plus fortes sont confinées entre la côte et l'isobathe 40m (figure 1-31) et suivent le gradient de salinité induit par les apports fluviaux. Au large, les concentrations en nitrate sont homogènes et proches de $4 \mu\text{mol.l}^{-1}$.

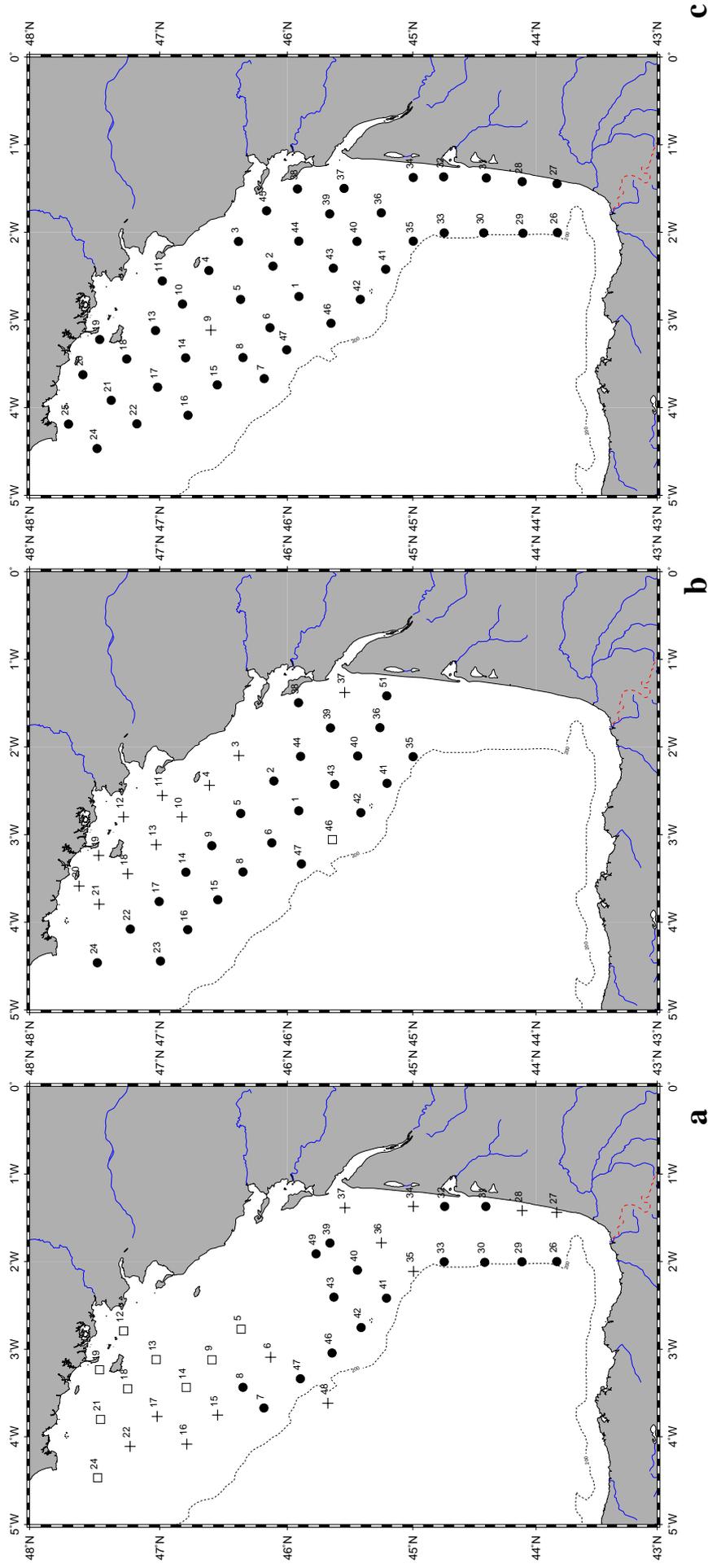
En juin 1999 (figure 1-32), tous les sels nutritifs montrent un gradient croissant de la surface vers le fond. La répartition du phosphate est similaire à celle d'avril, tandis que les concentrations en nitrate et silicate ont augmenté près du fond et diminué en surface. La distribution verticale de la chlorophylle présente un léger maximum de subsurface au voisinage de l'isobathe 40m pour la station 13 et au voisinage de l'isobathe 20m pour la station 14. A la côte, la biomasse phytoplanctonique maximale est localisée en sub-surface (entre 5 et 20 mètres).

En septembre 1999 (figure 1-33), la distribution verticale du nitrate est calquée sur celle des températures. Les eaux de la couche mélangée de surface sont pauvres en nitrate ($<1 \mu\text{mol.l}^{-1}$) tandis que la régénération de la matière organique dans le sédiment enrichit la couche de fond ($> 8 \mu\text{mol.l}^{-1}$). La légère augmentation des concentrations en phosphate au niveau du fond ($>0,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$) suggère également une reminéralisation du phosphore organique. Ce processus est aussi perceptible dans la distribution du silicate dont les concentrations à proximité du fond et dans les eaux côtières de faible profondeur n'ont cessé d'augmenter durant l'été et où un gradient côte-large apparaît. Cette hypothèse est cohérente avec les travaux de Aminot *et al.* (1997) qui ont montré une régénération estivale en baie de Seine de l'azote (sous forme d'ammonium) et du silicate à partir du fond ; de même, Ragueneau *et al.* (1994) font intervenir la régénération dans le cycle de la silice en rade de Brest en définissant trois grandes étapes dans ce cycle : (1) l'apport de silice par les fleuves, (2) le recyclage au sein de la colonne d'eau qui entretient le bloom printanier et (3) le recyclage à la surface du sédiment qui contribue à la production de silice en été.

1.5.3. Evolution des rapports N/P/Si

Un étude précédente (Herbland *et al.*, 1998), localisée devant l'estuaire de la Gironde a montré que le phosphate est le premier sel nutritif épuisé dans le panache de la Gironde ; ces auteurs ont mis en évidence la prédominance du système régénéré (tel que défini par Platt en 1992) dès le printemps dans l'écosystème de ce panache. Ces travaux ont été confortés par ceux de Labry *et al.* (2000) qui ont démontré que les blooms printaniers en microphytoplancton pouvaient survenir très tôt dans l'année, grâce à la conjonction de conditions climatiques et de stratification haline favorables, et que ces blooms étaient responsables de l'épuisement précoce du phosphate. La figure 1-34-a montre qu'à l'échelle du plateau continental, les rapports N/P supérieurs à 16 s'étendent, en avril, le long de la zone côtière et en particulier devant l'embouchure de la Loire. Chapelle *et al.* (1994) avait déjà mis en évidence, dans leur modèle de la baie de Vilaine, une limitation printanière par le phosphore. Ce déséquilibre dans les rapports N/P dans les panaches (en comparaison des valeurs données par Redfield) est lié au large excès de nitrate par rapport au phosphate dans les apports fluviaux. En avril, les stations potentiellement limitées en azote (avec un rapport N/P < 16) sont localisées dans la partie sud de la zone et dans les eaux du large. De juin (figure 1-34-b) à septembre (figure 1-34-c), les rapports N/P diminuent et sont minimums en été, sur l'ensemble de la zone, laissant supposer une reminéralisation plus rapide du phosphate.

Cette évolution saisonnière dans les rapports N/P semble être un trait caractéristique des écosystèmes côtiers soumis à des apports riches en azote. Le même résultat a été observé en baie de Chesapeake (Conley *et al.*, 1992 ; Fisher *et al.*, 1988). Toujours en baie de Chesapeake, D'Elia *et al.* (1992) observent au printemps une limitation potentielle par le phosphore avec un turn-over très rapide pour le phosphate ; en été, les rapports chutent à des niveaux où l'azote devient potentiellement limitant. Comme pour la baie de Chesapeake et le plateau continental atlantique français, le phosphate est aussi le premier élément limitant de la production phytoplanctonique en mer Adriatique (Justic *et al.*, 1995). Néanmoins, l'augmentation des concentrations fluviales en phosphate dans les apports fluviaux en mer Adriatique durant les deux dernières décennies tend à faire osciller le système entre une limitation par le phosphore et une limitation par l'azote (Thornton *et al.*, 1999). En mer du Nord, Woodward *et al.* (1990) ont trouvé une limitation printanière par le phosphate dans les zones soumises aux apports du Rhin et de l'Elbe. Et en baie de Seine, Guillaud *et al.* (2000)



- Ratio ≤ 16
- + 16 < Ratio ≤ 64
- Ratio > 64

1-34 : Rapports $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ en surface, a- Bio-Modycot 99-1 (avril 99), b- Bio-Modycot 99-2 (juin99), c- Bio-Modycot 99-3 (septembre 99).

ont également mis en évidence le rôle limitant du phosphore au printemps dans le panache de la Seine, suite à la diminution des apports fluviaux en phosphate au cours des vingt dernières années.

Les concentrations en phosphate mesurées sur le plateau continental atlantique français sont faibles par rapport aux moyennes observées dans l'Atlantique nord ; en effet, Conkright *et al.* (2000) ont mesuré des concentrations hivernales de $0,56 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (+/- 0,24) et des concentrations estivales de $0,23 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (+/- 0,10). Les faibles concentrations en phosphate sur le Golfe de Gascogne sont dues à sa forte consommation par le phytoplancton, qui en début de période productive n'est pas limité par l'azote.

La régénération du phosphate peut se faire dans la colonne d'eau via la boucle microbienne ou par relargage au niveau du sédiment. Au printemps, dans le panache de la Gironde, 40 à 50% de la production primaire sont réalisés par des cellules de taille inférieure à $3\mu\text{m}$ et Labry *et al.* (2000) ont mesuré une importante activité de la phosphatase alcaline avec un temps de turnover du phosphate de 1 à 2 jours ; l'activité de cette enzyme extracellulaire liée au phytoplancton et aux bactéries (McKelvie *et al.*, 1995) est accrue lorsque le milieu devient carencé en phosphate (Solorzano, 1978). On est donc en présence d'un système qui supporte des processus actifs de régénération du phosphate et qui est caractérisé par une forte proportion en cellules de petite taille. Labry *et al.* (2000) ont par ailleurs mis en évidence une compétition entre les bactéries et le phytoplancton pour la consommation du phosphate. L'analyse pigmentaire par HPLC (High Performance Liquid Chromatography) confirme la dominance des petites cellules en septembre, suggérant d'intenses processus de reminéralisation. Plus de 50% de la biomasse phytoplanctonique est composé par le pico- et le nanophytoplancton (Lampert, comm. pers.).

Le maintien des concentrations en phosphate durant l'été peut aussi provenir d'un relargage par le sédiment. D'après Caraco *et al.* (1990) et Aminot *et al.* (1993) les eaux fluviales véhiculent une part importante du phosphate sous forme particulaire, notamment en période de crues. Ces particules sédimentent en zone côtière et contiennent d'autant plus de phosphate adsorbé qu'elles sont fines (Andrieux-Loyer et Aminot, sous presse). En été, la colonne d'eau s'appauvrit en phosphate, et l'écart de concentrations entre l'eau et le sédiment favorise la désorption du phosphate adsorbé sur les particules. Une deuxième source de phosphate dans le sédiment trouve son origine dans le phosphate lié aux oxydes de fer et de manganèse. En été, l'augmentation des températures favorise la dégradation de la matière organique (en partie d'origine phytoplanctonique), ce qui entraîne une chute des concentrations en oxygène ;

cette diminution des teneurs en oxygène dans le sédiment peut alors provoquer une libération du phosphate lié au fer et au manganèse (Cloern, 2001).

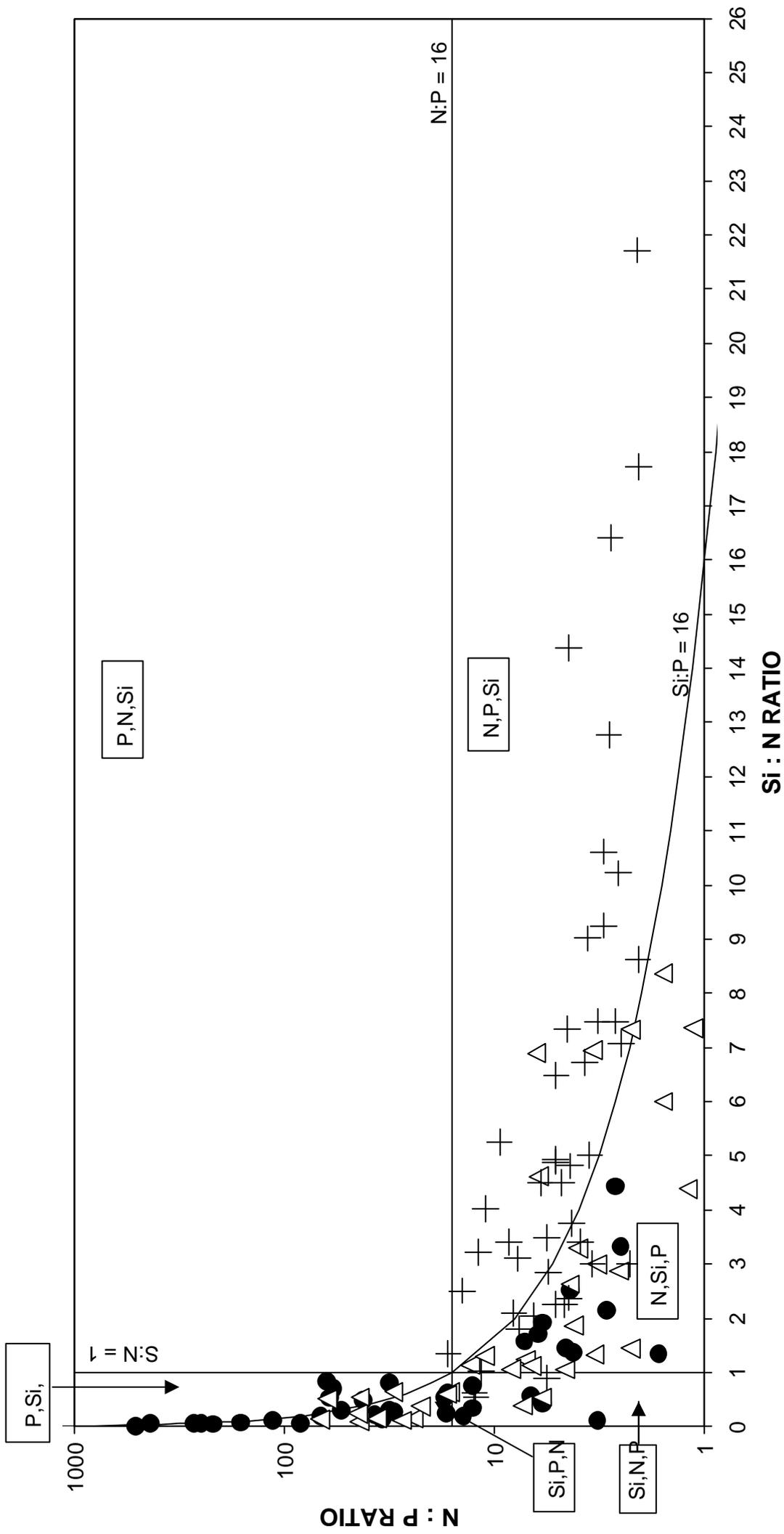
Plusieurs études ont souligné l'impact de la limitation en silice sur la croissance des diatomées dans les zones côtières riches en nitrate (Conley *et al.*, 1992 ; Egge *et al.*, 1992 ; Maestrini et Graneli, 1991 ; Officer et Ryther, 1980 ; Rabalais *et al.*, 1996 ; Rahm *et al.*, 1996 ; Schelske et Stoermer, 1971 et 1972 ; Smayda et White, 1990 ; Smayda, 1989 ; Guillaud et Ménesguen, 1998). Cette limitation est souvent supposée induire une modification dans la composition des espèces et favoriser l'apparition de flagellés.

Un graphe synthétique sur les rapports Si/N/P (figure 1-35) compare ces rapports aux valeurs classiques mesurées pour le phytoplancton, afin de déterminer quel est le sel nutritif potentiellement limitant. Ce graphe, qui se réfère aux rapports Si/N/P de 16/16/1 selon Redfield (1963) et Brzezinski (1985) permet de tirer, en fonction des saisons, les conclusions suivantes :

- Au printemps :

En avril, la silice et le phosphore sont les deux principaux éléments potentiellement limitants pour les diatomées. Les cartes de la figure 1-36 montrent que les eaux situées au large de l'isobathe 50m semblent être limitées en silice très tôt dans l'année. Ce manque de silice a déjà été mesuré en avril par Treguer *et al.* (1979) dans la zone Iroise du plateau continental. L'épuisement de la silice corrobore l'existence d'un bloom précédant la campagne du mois d'avril. Cette hypothèse est confirmée par les mesures de Morin *et al.* (1991) qui avaient observé un bloom, dès le mois de mars, dans les eaux présentant une stratification d'origine haline sur le plateau armoricain. La faible épaisseur de la couche de mélange en période de stratification haline (proche des 20m dès la mi-février) permet l'occurrence de blooms précoces (Labry *et al.*, 2001).

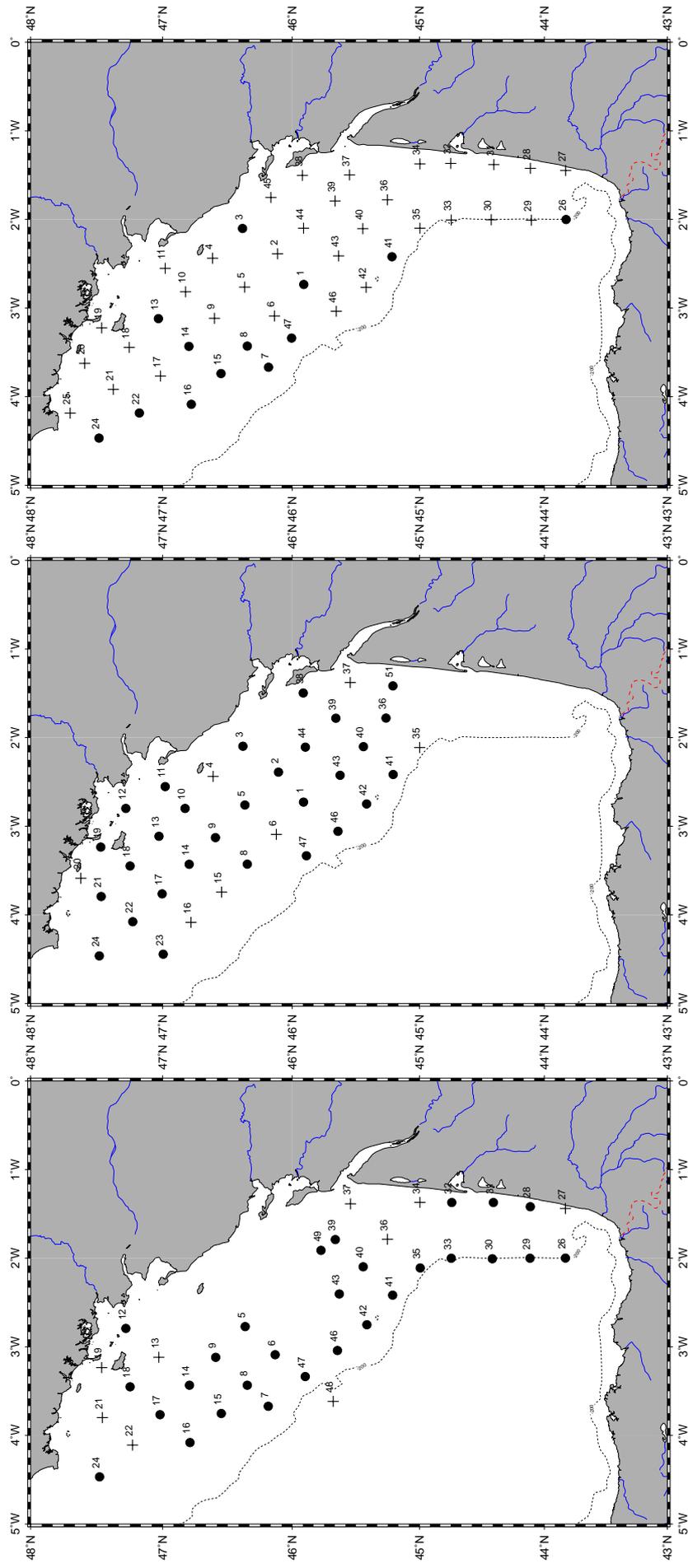
Dans la baie de Chesapeake, une limitation similaire en silice et qui est à l'origine de la terminaison du bloom printanier, apparaît à la fin du printemps. Dans l'estuaire du Mississippi, l'azote a souvent été montré comme étant le principal élément limitant, mais des études récentes ont mis en évidence l'apparition d'une limitation par la silice ; cette évolution est liée à l'augmentation des apports d'azote simultanément avec une forte baisse des apports en silice (Dortch *et al.*, 1992). Dans cet estuaire, la productivité des diatomées est limitée par la disponibilité en silice et une augmentation supplémentaire des apports en nitrate et en phosphate pourrait entraîner un accroissement des espèces non siliceuses (Justic *et al.*, 1995) ;



1-35 : Graphe synthésisant l'évolution des rapports Si/N/P en surface d'avril à septembre 1999.

Chaque zone est délimitée par les valeurs de référence des rapports et illustre un ordre de priorité potentiel dans les limitations.

- avr-99
- △ juin-99
- + sept-99



- Ratio ≤ 16
- + Ratio > 16

1-36 : Rapports $\text{SiOH}_4\text{-Si : PO}_4\text{-P}$ en surface, a- Bio-Modycot 99-1, b- Bio-Modycot 99-2, c- Bio-Modycot 99-3

des conclusions similaires ont été trouvées en rade de Brest (Le Pape *et al.*, 1995) et en baie de Seine (Guillaud et Ménesguen, 1998).

- En été :

Le nombre de stations potentiellement limitées par la silice a fortement chuté (figure 1-35) au profit d'une augmentation de la limitation par l'azote. En septembre, toutes les stations sont potentiellement limitées en azote. Cette évolution des rapports Si/N est liée à l'augmentation des concentrations en silice de juin à septembre tandis que le stock de nitrate continue à s'épuiser. Ce réapprovisionnement en silice est probablement favorisé par les processus de redissolution car les apports par les rivières sont beaucoup trop faibles en étiage pour induire une augmentation perceptible des teneurs en silice. La plus importante augmentation est observée dans la partie sud de la zone et devant l'estuaire de la Loire. Deux hypothèses peuvent expliquer ce fait : (1) l'augmentation des températures, qui favorise les processus de redissolution de la silice détritique ; ainsi Kamatani (1982) a montré que la régénération de la silice biogénique particulaire est fortement influencée par la température ; (2) le type de sédiment peut aussi jouer un rôle dans les processus de dissolution car les fond sablo-vaseux contiennent une forte proportion de silice minérale.

Bilan :

La limitation printanière en silicate et en phosphate sur l'ensemble de la zone confirme le niveau élevé des apports fluviaux de nitrate. Du printemps à l'été, les variations temporelles et spatiales du silicate reflètent les deux principales sources de silice que sont les apports fluviaux, rapidement consommés lors du bloom printanier à diatomées, et la régénération par le compartiment benthique. Bien que les faibles concentrations en silicate n'excluent pas une limitation par un autre sel nutritif, les rapports Si/P inférieurs à 16 suggèrent qu'au printemps, la silice est potentiellement plus limitante que le phosphore au large de l'isobathe 50m. En été, bien que les teneurs en silicate augmentent, les faibles concentrations en nitrate et en phosphate limitent la formation de nouveaux blooms à diatomées. A la fin de l'été, le système fonctionne principalement sur le recyclage des nutriments et la forte stratification thermique limite les transferts de sels nutritifs depuis la couche de fond jusque dans la couche éclairée de surface.

1.6. Le rôle des conditions hydrologiques sur la productivité halieutique

La pêche représente une activité économique importante dans le Golfe de Gascogne. L'état des stocks des principales espèces commerciales est évalué grâce au suivi des captures lors de campagnes en mer ou au niveau des débarquements en criées sur les ports. Mais le rôle des fluctuations de l'environnement physique et biologique sur la variabilité des populations exploitées est mal connu (Petitgas, comm. pers.). Il est donc nécessaire de connaître au mieux les processus hydrologiques structurant les populations pélagiques et benthiques qui participent directement ou indirectement aux ressources halieutiques. Ce thème de recherche constitue un des principaux axes du chantier Golfe de Gascogne (2000-2002) du Programme National en Environnement Côtier dont la thématique est la suivante : « Etude du rôle des forçages naturels et anthropiques sur les environnements et certaines ressources halieutiques dans le Golfe de Gascogne ». Le rôle des conditions environnementales a déjà été mis en évidence sur le développement de certaines espèces de poissons pour lesquelles les stratégies de reproduction conditionnent le succès du recrutement des populations. Ces conditions font que certaines zones ont un taux de survie larvaire optimal. Cushing (1975) a mis en évidence la synchronisation entre les dates de ponte et les blooms phytoplanctoniques printaniers. Si certains auteurs privilégient les facteurs physiques dans la régulation des recrutements, la littérature montre une influence respective des processus physiques et alimentaires dans la survie des jeunes classes d'âge (Heath, 1992; Borja *et al.*, 1996). Pour l'anchois, dont le recrutement joue un rôle majeur dans la survie de l'espèce, les lieux de ponte correspondent à des zones où des augmentations de la production primaire sont susceptibles de se produire : les panaches fluviaux (1) , les angles du plateau associés à des fronts (2) et les gyres océaniques ou Swoddies (3) (Motos *et al.*, 1996 ; figure 1-37). Pour le maquereau, la littérature du projet SEFOS (1997) montre également la coïncidence entre les pics de ponte et les pics de zooplancton qui succèdent aux blooms printaniers et automnaux.

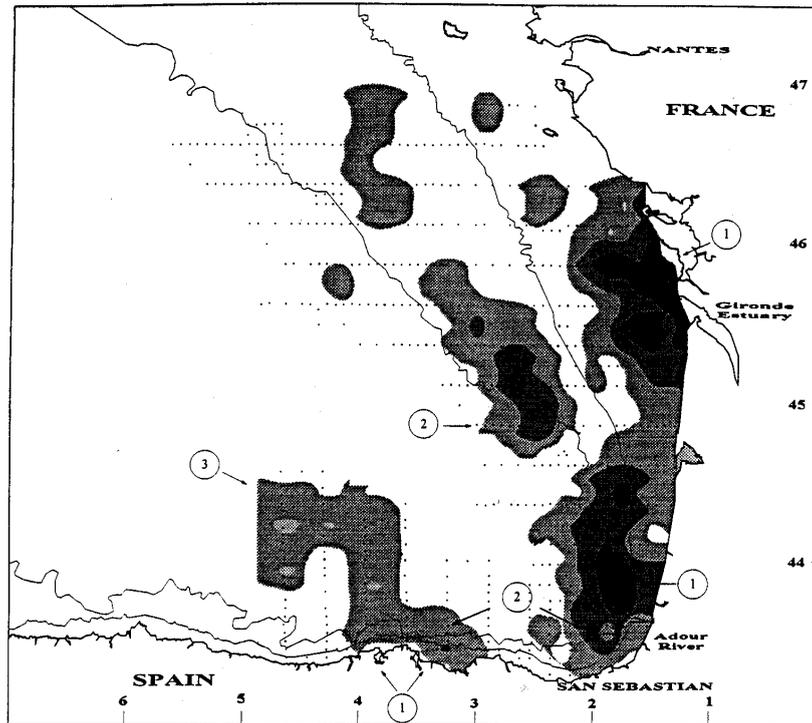


Figure 1-37 : Carte des zones de ponte de l'anchois dans le Golfe de Gascogne (Motos *et al.*, 1996).

Quelques structures ont déjà été identifiées comme étant favorables à la production biologique :

- l'upwelling côtier, responsable de la variabilité interannuelle du recrutement de l'anchois dans le Golfe de Gascogne (Allain *et al.*, 1999 ; Borja *et al.*, 1996 ; Varela, 1996).
- Les estuaires et les panaches fluviaux, par leur dessalure et leur richesse en éléments nutritifs, sont des lieux privilégiés pour les frayères de nombreuses espèces, puis jouent un rôle important de nurricerie. Du fait de la présence des vasières, zones calmes et riches en nourriture, l'estuaire de la Loire sert ainsi de nurricerie pour les jeunes poissons comme le tacaud et le sprat, et pour les crustacés dont le cycle de vie dépend des milieux saumâtres. Les espèces dites euryhalines comme la sole et le merlan, dont la valeur halieutique est importante, séjournent également dans les estuaires pour des raisons trophiques (Marchand *et al.*, 1996). Les nurriceries de soles sont localisées dans les principales baies et estuaires du golfe de Gascogne où les juvéniles se concentrent entre avril et juin (Desaunay *et al.*, 1981). Du fait de ses caractéristiques hydrologiques et

sédimentaires, la baie de Vilaine est aussi une nourricerie péri-estuarienne bien identifiée où la sole est l'espèce la plus constante, et où les densités de juvéniles semblent en relation avec les variations interannuelles du débit de la Vilaine (Désaunay *et al.*, soumis).

- les structures de rétention, identifiées dans le modèle 3D du plateau continental (Lazure et Jégou, 1998) peuvent temporairement confiner des masses d'eau et structurer les populations pélagiques. Sinclair (1988) a mis en évidence l'importance de ces structures dans la dynamique des populations zooplanctoniques et ichtyoplanctoniques. Les upwellings peuvent être à l'origine de ces structures car lorsque le front thermique oscille il se forme des méandres puis des tourbillons se détachent. Le même phénomène est observé avec les fronts de salinité des panaches fluviaux.

2. Notions sur les différents modèles couplant physique et biologie

2.1. Conceptualisation des modèles d'écosystèmes marins

2.1.1. Principe de la modélisation

Un modèle écologique synthétise la dynamique d'un écosystème par un jeu d'équations décrivant les principaux processus au sein de cet écosystème. Le modèle constitue donc une simplification du système écologique réel, et la formulation mathématique fait intervenir de nombreux coefficients parfois mal connus (taux de mortalité, broutage, ...). Ces coefficients sont souvent des constantes qui ne pourront pas rendre compte de la variabilité ou de l'adaptabilité de certains phénomènes biologiques. Afin de ne pas trop s'éloigner de la réalité, la valeur de ces coefficients est prise dans des plages de valeurs compatibles avec les processus biologiques. Toutefois, plusieurs mécanismes, comme la croissance phytoplanctonique, sont aujourd'hui mieux connus et peuvent être correctement représentés par les modèles de dynamique algale.

Le modèle est donc une schématisation du système réel, dans ses processus et dans son comportement, mais un de ses principaux avantages (et une des raisons du développement de la modélisation), est de pouvoir simuler simultanément l'évolution de nombreuses variables et d'être capable de représenter les grands traits de la dynamique des variables biologiques (absorption des sels nutritifs, sédimentation, reminéralisation) en liaison avec l'hydrodynamique (influence du brassage vertical, transport par les courants...). Les processus physiques influençant fortement les processus écologiques (cf. I-1-3), le couplage de la physique et de la biologie est un des points forts de la modélisation. Le modèle permet ainsi de mettre en évidence des caractéristiques de fonctionnement dues aux relations entre les différentes variables qui ne sont pas toujours décelables par la simple observation, et ainsi aider à mieux comprendre le fonctionnement d'un écosystème. De plus, la réalisation de scénarios à partir d'un modèle mathématique permet d'explorer des situations non encore observées.

Plus spécifiquement, deux catégories d'objectifs peuvent être poursuivies à l'aide de la modélisation :

-le test d'hypothèse : Ainsi Ishikawa *et al.* (1989) ont pu vérifier la formulation mathématique hypothétique des principaux processus régulant le relargage des phosphates du sédiment en fonction de la concentration en oxygène dissous grâce à un modèle quantitatif.

-la prédiction de l'état futur d'un écosystème en fonction des perturbations qu'il est amené à supporter : par exemple, Le Pape *et al.* (1995) ont pu pronostiquer la résistance de l'écosystème de la Rade de Brest à l'eutrophisation.

Le développement d'un modèle implique de posséder en parallèle une base de données, constituée par les observations de terrain, qui fournira une référence lors des phases de calibration et de validation.

L'importance de la base de données se situe aussi bien sur le plan qualitatif (précision des mesures, valeur de l'information, homogénéité) que sur le plan quantitatif (nombre de mesures, séries chronologiques de données).

Les modèles peuvent être classés en fonction :

- du détail dans la représentation physique (notamment de la discrétisation spatiale)
- du schéma conceptuel relatif au système écologique (en particuliers du nombre de variables prises en compte).

❖ Les dimensions spatiales du modèle

Jusqu'aux années 80, les modèles se limitaient généralement à une étude en une ou deux dimensions des écosystèmes. Agoumi (1985) a obtenu une description de la Manche en trois dimensions en couplant un modèle bidimensionnel horizontal à un modèle vertical à deux couches. Depuis, les modèles à trois dimensions (3D) se sont développés et sont aujourd'hui capables de fournir une description fine des processus hydrodynamiques.

Les modèles 3D sont indispensables pour la prise en compte des phénomènes de stratification verticale d'origine thermohaline. Un des premiers modèles écologiques 3D à mailles fines mis en place est celui de la Chesapeake Bay (Johnson *et al.* 1993) ; le modèle permet de simuler les épisodes de stratification/déstratification de la baie et a, par la suite, été couplé à un modèle biologique afin de déterminer les effets des apports fluviaux sur les anoxies estivales (Cerco *et al.*, 1993, Cerco, 1995). D'autres modèles de ce type ont été développés avec succès dans le milieu marin, comme par exemple le modèle Norwecom (Skogen *et al.*, 1995) de la mer du Nord, le modèle 3D du Golfe du Lion (Tusseau, 1996), celui de la Manche (Hoch et Garreau, 1998).

Pour un domaine physiquement complexe, comme le plateau continental atlantique, il est primordial de décrire au mieux les processus hydrodynamiques si l'on veut comprendre et estimer la production primaire de façon réaliste.

❖ Le nombre de variables

Le système modélisé est représenté par un nombre bien défini de variables d'état considérées comme indispensables pour caractériser le domaine étudié. Un trop grand nombre de variables rend le modèle complexe, et fait que le contrôle des paramètres est délicat et l'interprétation des résultats difficile. Il est donc nécessaire de faire un choix entre le degré de complexité permettant une approche réaliste des structures, et la facilité d'utilisation du modèle (Levins, 1966).

La modélisation de la production primaire en est une bonne illustration.

Il est par exemple fréquent de ne pas différencier le nitrate de l'ammonium lors de la mise en équation des processus de croissance. Faire une distinction entre ces deux sources d'azote implique une forte augmentation du nombre de coefficients. Il faut alors différencier la dynamique de la croissance algale selon le type de source (nitrate ou ammonium) et intégrer les transitions chimiques entre les deux compartiments, ce qui entraîne une complexification. Toutefois, le fait de rassembler les différents composants en une même variable introduit un biais qu'il convient d'évaluer lors des applications.

En cas de non-adéquation des structures simulées aux phénomènes réels, on est amené à prendre en compte d'autres processus, complexifiant ainsi progressivement le modèle. Certaines variables d'état peuvent même devenir de plus en plus détaillées afin d'affiner la représentation d'un phénomène. C'est le cas lorsque l'on prend en compte l'existence d'un réservoir interne de sels nutritifs au niveau du phytoplancton. L'introduction de quotas internes pour les dinoflagellés permet ainsi de découpler l'assimilation des processus de croissance. Hoch (1995) dans son modèle concernant la production biologique en Manche a mis en évidence l'influence de ce type de formulation, notamment dans les milieux relativement pauvres. De la même façon, Tusseau (1996) a représenté de manière détaillée le métabolisme phytoplanctonique en séparant la photosynthèse de l'assimilation des sels nutritifs .

Les variables classiques des modèles écologiques sont les sels nutritifs, le phytoplancton, parfois le zooplancton et la matière particulaire produite par l'activité biologique.

2.1.2. Présentation de quelques modèles écologiques récents

Cette présentation détaillée de quelques modèles existants illustre les points mis en avant dans le paragraphe précédent. Elle montre aussi le rapport entre le degré de complexité dans la représentation de la physique, les caractéristiques du milieu et les objectifs des auteurs.

Il y a une large variété de modèles utilisés pour la production primaire. Cette gamme s'étend du simple modèle 0D aux modèles 3D.

2.1.2.1. Modèles adimensionnels

Modèle de Taylor *et al.* (1993) appliqué à l'écosystème pélagique de l'Atlantique Nord :

Le modèle prend en compte les processus biologiques au sein de la couche homogène de surface de l'océan ; pour la zone comprise entre 47° et 60° de latitude nord. Ce modèle ne présente aucun couplage avec un modèle physique, Taylor *et al.* (1993) ayant estimé leur zone d'étude (figure 1-38a) suffisamment vaste pour pouvoir négliger les phénomènes de flux horizontaux. Toutefois, ils s'accordent à penser que certains phénomènes physiques jouent un rôle dans les variations latitudinales et temporelles observées. Afin de les prendre en compte, deux variables physiques forçantes sont appliquées au modèle écologique ; il s'agit de l'insolation et de l'épaisseur de la couche de mélange ; leurs valeurs dépendent du temps et de la situation latitudinale et sont issues de séries temporelles continues d'observations.

La particularité de ce modèle est liée à la description fine de la composante microbienne (figure 1-39). Le gain en temps de calcul, dû à l'absence de couplage avec un modèle hydrodynamique, permet d'approfondir l'étude des processus entre les compartiments. Le compartiment des producteurs primaires est divisé en quatre classes de taille, les deux plus grandes concernent classiquement les diatomées et les dinoflagellés, et les deux plus petites regroupent les phytoflagellés (compris entre 1 et 5µm) et le picophytoplancton (<1µm), aujourd'hui reconnu comme jouant un rôle important dans la production primaire des régions océaniques. Quant aux bactéries, leur prise en compte se justifie par le fait qu'elles utilisent plus de 50% de la production primaire dans les écosystèmes pélagiques oligotrophiques (Hagström *et al.*, 1988). Etant donné le manque de données sur l'affinité des différentes classes de taille de phytoplancton vis à vis des sels nutritifs, toutes les classes ont la même constante de demi saturation, elles sont simplement différenciées par leur taux de croissance, et par l'effet limitant de la silice et de la sédimentation sur les diatomées.

Le modèle montre que les variations latitudinales observées au niveau des composantes biologiques peuvent être reproduites grâce à un modèle soumis à un forçage physique simple, et remet en cause la limitation hypothétique par le fer ; le modèle reproduit le non épuisement

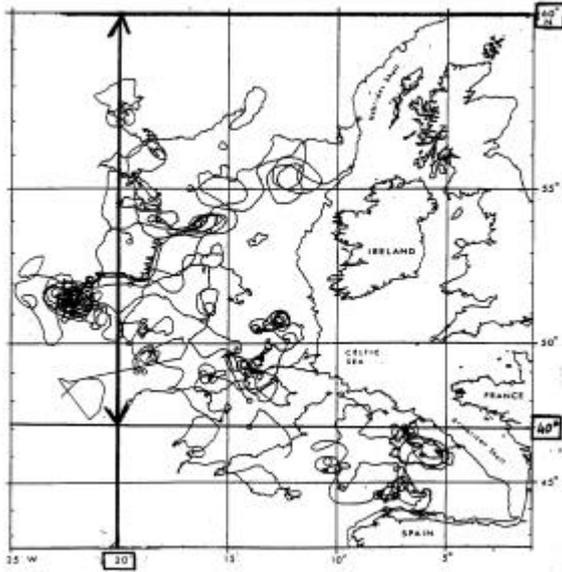
de l'azote aux hautes latitudes sans faire nécessairement appel à une éventuelle limitation par le fer.

L'ordre d'apparition des espèces algales au sein de la couche homogène suit l'ordre décroissant des taux de croissance. La première poussée est constituée par le picophytoplancton et les phytoflagellés, celle-ci étant rapidement stoppée par le broutage du microzooplancton et des hétéroflagellés, ce qui empêche l'épuisement du stock d'azote. Puis apparaissent les diatomées dont le bloom s'achève une fois le stock de silice épuisé ; elles sont remplacées par les dinoflagellés dont la croissance est la plus lente. Il n'y a qu'aux faibles latitudes que les dinoflagellés ont le temps d'épuiser le stock d'azote; aux hautes latitudes, la courte durée de la période productive limite le bloom avant l'épuisement complet des sels nutritifs.

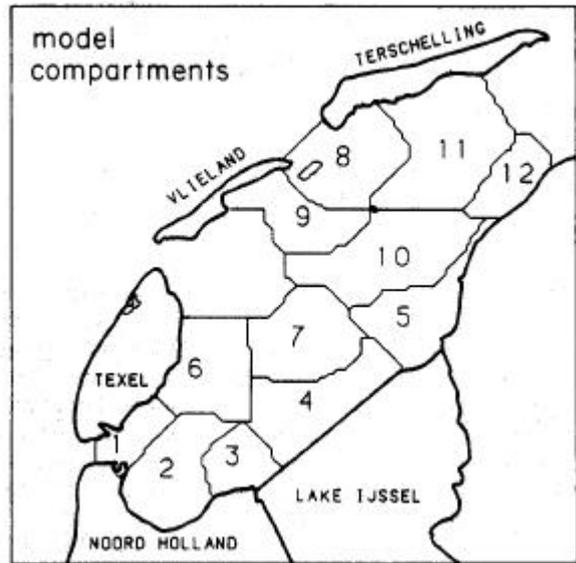
Le but des auteurs était de reproduire les traits majeurs des successions phytoplanctoniques durant le printemps et l'été et d'apporter des éléments de discussion sur la façon dont les sels nutritifs sont affectés. La formalisation détaillée des processus permet donc de rendre compte des modifications de structure de l'écosystème.

Cependant, la prise en compte des bactéries impose une complexité accrue au niveau des équations décrivant les processus. Le modèle développé par Taylor *et al.* (1993) possède plus de 40 paramètres, dont quelques uns sont incertains et mal connus. Une étude antérieure sur un modèle de boucle microbienne (Taylor et Joint, 1990) signale le fort degré d'incertitude lié à l'utilisation des facteurs de conversion des biovolumes bactériens en biomasse. De ce fait, les auteurs reconnaissent qu'il n'est pas possible d'estimer de façon correcte les biomasses et la productivité microbienne dans leur étude.

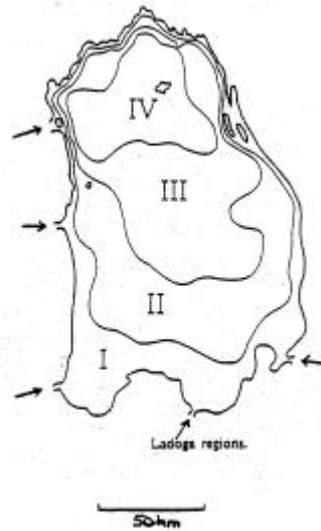
Toutefois, ce modèle couplant la boucle microbienne et les producteurs primaires classiques, fournit, malgré sa structure complexe, des résultats proches des phénomènes observés et présente une synthèse sur une zone très vaste, en reproduisant les principales variations temporelles et latitudinales. L'emprise du modèle étant très large, il ne peut donner qu'une vision globale ; les auteurs font d'ailleurs remarquer que les phénomènes de patchs observés in situ ne peuvent être représentés, impliquant quelques décalages modèle/mesures.



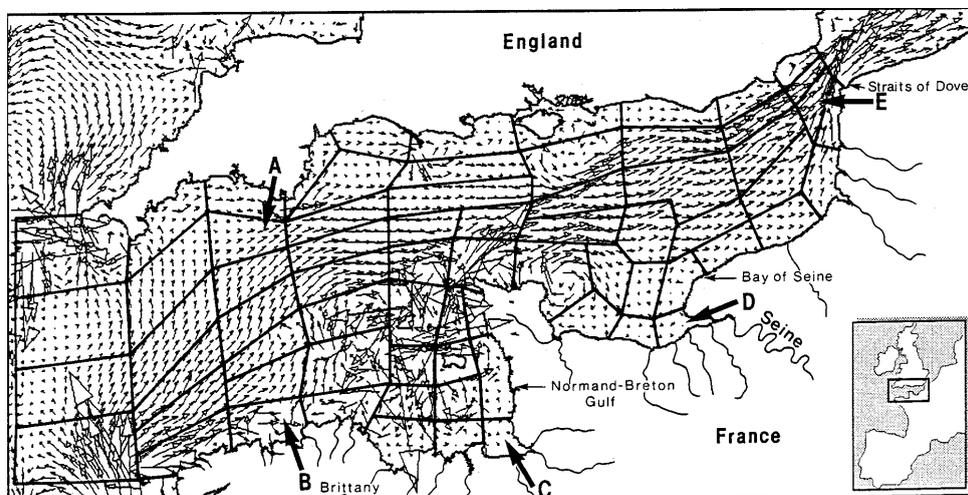
a : Domaine de validité du modèle de Taylor *et al.* (1993)



b : Modèle de Baretta *et al.* (1988)

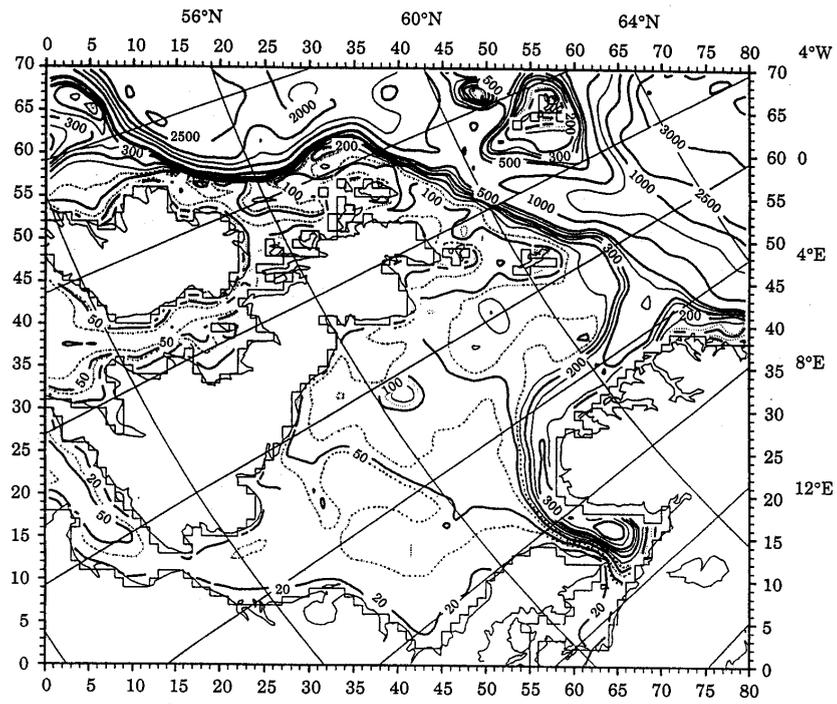


c : Modèle d'Astrakhantsev *et al.* (1996)

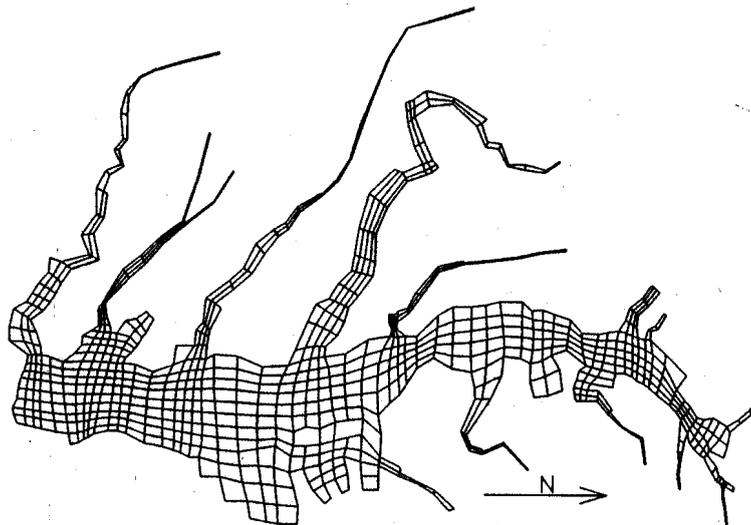


d : Modèle de Hoch et Ménesguen (1997)

Figure 1-38 : Emprise spatiale des modèles cités en illustration
(suite page suivante)



e : Modèle de Skogen *et al.* (1995)



f : Modèle de Cerco (1995)

Figure 1-38 : Emprise spatiale des modèles cités en illustration

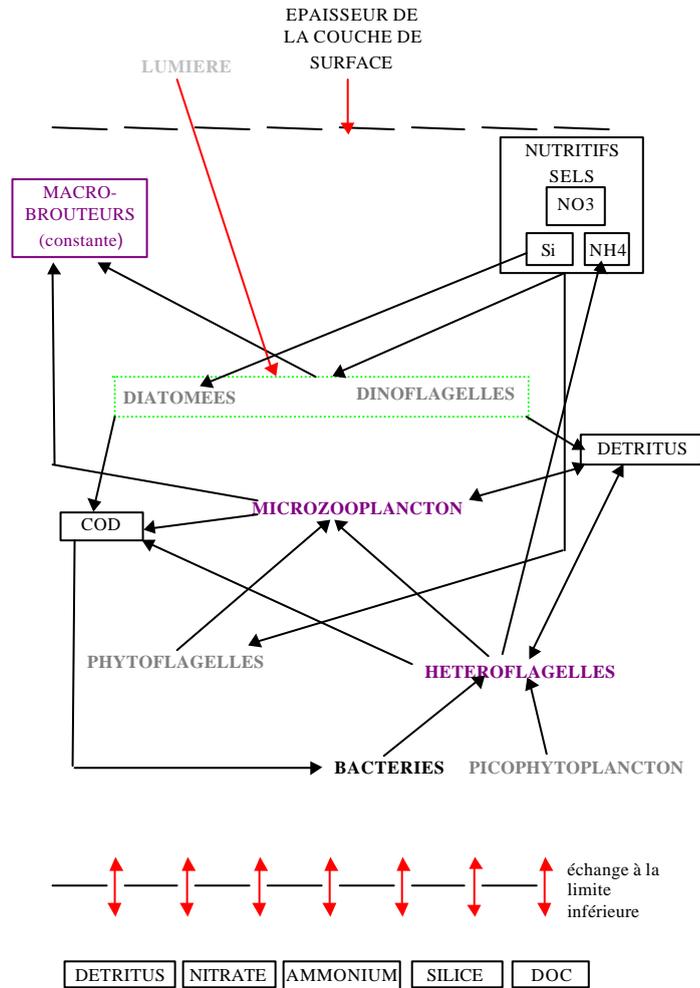


Figure 1-39 : Schéma du modèle de Taylor *et al.* (1993)

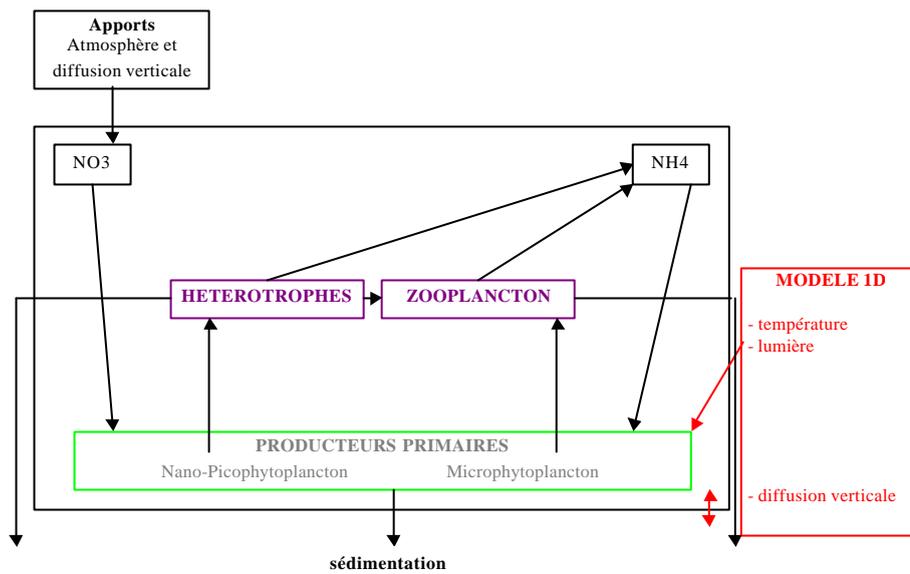


Figure 1-40 : Schéma du modèle de Varela *et al.* (1992)

2.1.2.2. Modèles unidimensionnels

Modèle de Varela *et al.* (1992) :

Varela *et al.* (1992) ont mis au point un modèle 1D sur la verticale couplant physique et biologie. La partie hydrodynamique permet de décrire de façon réaliste les profils verticaux de température et de lumière, et reproduit la formation saisonnière de la thermocline. Cette thermocline est considérée comme étant la résultante des phénomènes hydrodynamiques verticaux et des échanges thermiques avec l'atmosphère.

Le couplage avec un modèle biologique permet alors d'évaluer l'influence de la stratification verticale sur la production primaire. Le but est de simuler le maximum chlorophyllien en subsurface dans deux régions oligotrophes (sud-ouest de la mer des Sargasses et nord-ouest de la mer Méditerranée). Ce maximum chlorophyllien est généralement localisé juste sous la thermocline durant la période de stratification verticale.

Les régions modélisées sont de grande profondeur (environ 1000 mètres), mais seuls les 300 premiers mètres sont considérés. Les phénomènes de frottement sur le fond sont donc négligés. La discrétisation verticale est de 2m et divise la hauteur de la colonne d'eau en 150 niveaux. Le coefficient de mélange est un paramètre important et sensible pour la modélisation des processus hydrodynamiques ; il est fonction de l'énergie cinétique turbulente et de la longueur de mélange.

La partie biologique prend en compte les trois compartiments principaux : sels nutritifs, producteurs primaires, et brouteurs (figure 1-40), au travers de six variables d'état.

Le phytoplancton est divisé en deux classes, le pico-nanophytoplancton, le microphytoplancton ($>10\mu\text{m}$). Les taux de croissance, de broutage par le zooplancton et d'absorption de l'azote différencient les deux types phytoplanctoniques. Cette division du compartiment algal en deux classes de taille est une des particularités de ce modèle.

Les sels nutritifs pris en compte sont le nitrate et l'ammonium car l'azote est considéré par Varela *et al.* (1992) comme l'élément majoritairement limitant dans les régions oligotrophes étudiées. Le modèle peut ainsi différencier la production nouvelle de la production régénérée. Le nitrate est apporté par l'atmosphère et par la diffusion turbulente (le fond est supposé être un réservoir à concentration constante en nitrate), alors que l'ammonium est régénéré par l'excrétion des hétérotrophes et du zooplancton.

Le zooplancton n'est pas considéré comme une variable d'état, mais est simplement une fonction qui permet de fermer le système d'équations.

Les résultats du modèle montrent que la localisation du maximum chlorophyllien est très sensible à deux paramètres :

-l'extinction lumineuse

-le coefficient de diffusion vertical. En effet, ce coefficient contrôle le mélange des couches et influence donc fortement l'apport en sels nutritifs depuis les couches profondes, rendant la production primaire de ce système oligotrophe très dépendante des processus hydrodynamiques.

Le modèle unidimensionnel reproduit bien les principales caractéristiques de l'écosystème. En effet, outre la température, les principaux facteurs de contrôle du développement algal sont la disponibilité en sels nutritifs et la disponibilité en énergie lumineuse. Or dans un milieu stratifié, la variabilité spatiale de ces deux facteurs est surtout verticale. Le modèle unidimensionnel de Varela *et al.* (1992) reproduit donc la dimension principale dans laquelle s'effectue la variabilité spatio-temporelle de l'écosystème.

2.1.2.3. Modèles bidimensionnels

Ces modèles sont souvent utilisés lorsque les phénomènes d'advection horizontale prédominent sur les processus verticaux.

Modèle de Baretta *et al.* (1988).

Le couplage du modèle écologique de Baretta *et al.* (1988) avec un modèle hydrodynamique 2D s'insèrait dans le projet EMOWAD. La mise en place d'un modèle de l'écosystème de l'estuaire ouest de la mer de Wadden comportait trois grands objectifs :

- obtenir une meilleure compréhension de la structure et du fonctionnement des communautés benthiques vivant dans cette zone en définissant mieux les interactions entre les organismes pélagiques et benthiques.

- décrire les facteurs d'origine anthropique modifiant de façon sensible la structure de l'écosystème.

Cette zone estuarienne, où plus de la moitié de la surface totale (1415 km²) est subtidale et où la biomasse benthique est forte, est divisée en 12 boîtes (figure 1-38b). L'hydrodynamisme est fortement influencé par la marée, ce qui justifie la création du modèle physique en deux dimensions horizontales. Le système est donc considéré comme homogène sur la verticale.

Les échanges horizontaux entre les compartiments résultent des flux résiduels estimés par un modèle physique à mailles plus fines (500×500 mètres).

Les forçages sur le modèle écologique sont constitués par les effets de la marée, de la lumière, de la température et par un apport d'eau douce. Le modèle biologique comporte 22 variables d'état qui vont des producteurs primaires aux carnivores ; il est composé de trois sous modèles décrivant les systèmes pélagique, épibenthique et benthique. Ce modèle évalue les flux de carbone entre les compartiments, et le couplage entre pelagos et benthos est primordial car les suspensivores présents dans l'écosystème de la mer de Wadden structurent fortement l'écosystème ; en effet, ces suspensivores filtrent de très grandes quantités de matière organique issue des couches d'eau supérieures et participent activement au relargage de sels nutritifs régénérés depuis le sédiment.

Le principal problème rencontré lors de la mise en place de ce modèle a été de trouver suffisamment de données pour calibrer la modélisation de l'épibenthos, et en particulier, l'évaluation du taux de production primaire par le microphytobenthos est un point sensible du modèle. La sous évaluation de ce taux entraîne une surestimation des flux de sels nutritifs régénérés depuis le sédiment et une surestimation de la production primaire pélagique.

Ces résultats montrent donc que la réponse à la question concernant l'exportation ou l'importation de matière organique par cet estuaire peut passer par un modèle écologique, à condition de disposer non seulement d'une représentation correcte des processus physiques, mais surtout d'une schématisation complète et réaliste de l'écosystème.

2.1.2.4. Modèles tridimensionnels

Les modèles d'advection-dispersion en trois dimensions se sont largement développés et leur utilisation en zone côtière est rendue nécessaire du fait des actions combinées de la marée, du vent et des apports fluviaux qui provoquent des gradients horizontaux et verticaux de densité.

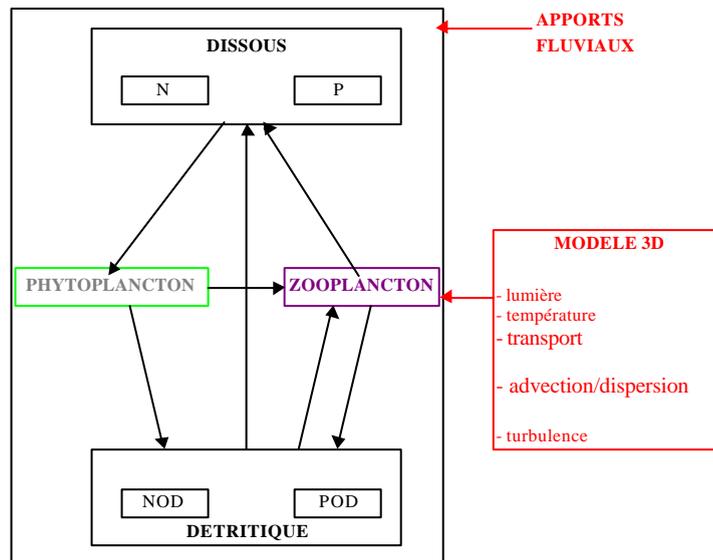


Figure 1-41 : Schéma conceptuel du modèle d'Astrakhanstsev *et al.* (1996)

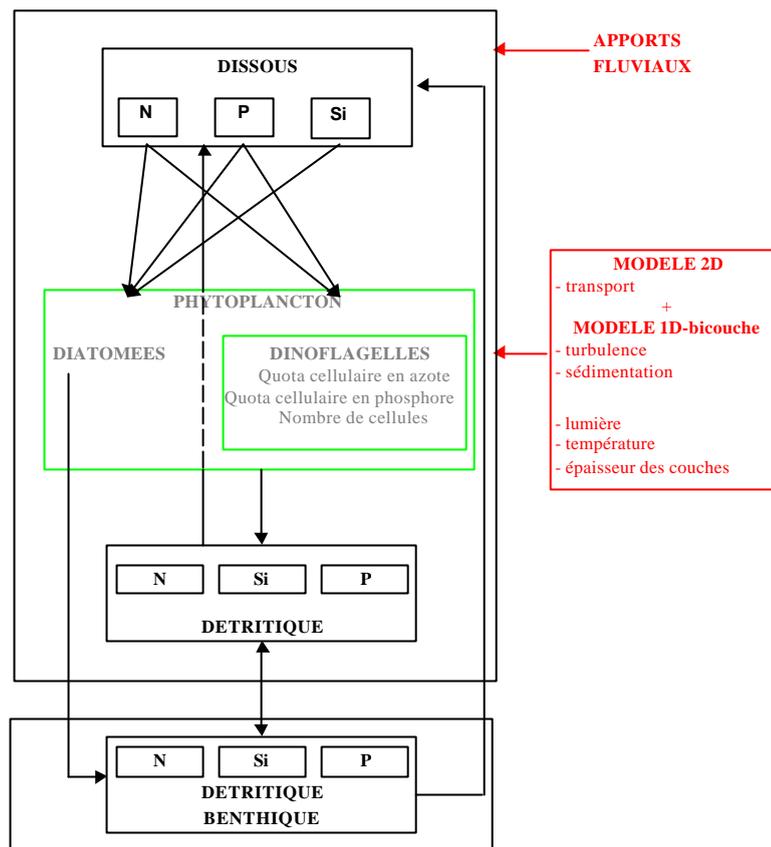


Figure 1-42 : Schéma conceptuel du modèle de Hoch et Ménesguen (1997)

Modèle bicouche de Astrakhantsev *et al.* (1996) sur le lac Ladoga.

Le modèle écologique du lac Ladoga est couplé à un modèle de circulation tridimensionnelle développé antérieurement (figure 1-38c). Ce lac, situé au nord-est de S^t Petersburg, est le plus grand lac d'Europe. La zone d'étude possède un maillage fin, rendu nécessaire par les importantes variations spatiales des variables biologiques. Par contre, le modèle ne possède que deux couches sur la verticale, une couche de surface et une couche de fond.

Le modèle physique permet de simuler l'évolution thermique du lac ainsi que l'advection-dispersion des constituants.

Les variables biologiques sont donc soumises aux mélanges horizontaux et verticaux régis par l'hydrodynamique et aux processus biologiques pris en compte dans l'écosystème. Elles sont constituées du phosphore et de l'azote inorganique dissous, du phytoplancton, du zooplancton, et du phosphore et de l'azote organique détritique.

L'objectif de cette approche est de décrire les processus d'eutrophisation du lac et d'évaluer l'influence des variabilités climatiques sur le développement du phytoplancton et du zooplancton durant la période productive, c'est-à-dire de mai à juillet. Ce modèle a aussi un but prédictif et doit permettre d'estimer l'effet d'une éventuelle limitation de l'apport en phosphore par les rivières.

Pour cela deux types de simulations sont effectuées caractérisant soit un été chaud, soit un été froid. Dans chaque cas, trois scénarios d'apports croissants en phosphore sont étudiés, sachant que l'enrichissement en phosphore provient des précipitations atmosphériques et des apports par les rivières.

Les processus pris en compte sont les suivants (figure 41) :

- les transports par les courants,
- le mélange par turbulence,
- la sédimentation des particules,
- l'évolution des deux variables planctoniques, le phytoplancton et le zooplancton,
- l'évolution des deux sels nutritifs dissous, le phosphore et l'azote,
- l'évolution des deux compartiments détritiques composé de l'azote organique et du phosphore organique.

La variable représentant le phytoplancton n'est pas détaillée et est régie par des processus simples de croissance, de mortalité et de broutage. Le taux de croissance est évalué par l'intermédiaire du taux de production primaire. Concernant le zooplancton, le broutage est séparé en deux, une partie étant directement réinvestie dans la croissance, l'autre partie étant perdue sous forme de pelotes fécales. La mortalité du zooplancton est due à la consommation par les poissons qui, par excrétion, réinjectent de la matière dans le compartiment dissous. La dynamique de l'azote et du phosphore organique dépend des processus de reminéralisation, de mortalité et de l'émission de pelotes fécales.

Bien que ce modèle repose sur un schéma conceptuel simple, les résultats des simulations mettent clairement en évidence l'effet des conditions climatiques, un été chaud correspondant à une concentration moyenne en phytoplancton plus élevée qu'un été froid. L'enrichissement croissant en phosphore entraîne une augmentation moyenne des concentrations en phytoplancton, et induit une concentration en zooplancton également croissante. Ce modèle simple fournit des résultats logiques et permet de comprendre facilement la dynamique du système.

Toutefois les auteurs signalent que les observations de terrain montrent en certains points du lac une anoxie en période de bloom et une succession phytoplanctonique variant selon le degré d'eutrophisation du lac, phénomènes qui ne sont actuellement pas reproduits par le modèle. Cette étude permet donc de présenter les processus majeurs régissant la dynamique planctonique mais, il apparaît nécessaire d'inclure l'oxygène dans les équations, et de diviser le compartiment phytoplanctonique en plusieurs espèces, afin de décrire plus précisément les processus d'eutrophisation.

Modèle bicouche de la Manche, Hoch et Ménesguen (1997).

Ce travail présente un modèle du cycle de la matière organique en Manche (figure 1-38-d), à travers les cycles de l'azote, du phosphore et du silicium. Ces éléments ont été choisis car ils limitent principalement la production primaire en Manche.

Dans un premier temps, un sous-modèle physique en boîtes a été retenu. Grâce au logiciel "ELISE", la Manche a été découpée en 71 boîtes, entre lesquelles les flux d'eau sont automatiquement calculés. A ce modèle de transport horizontal a été couplé un modèle thermo-halin vertical bicouche (Ménesguen et Hoch., 1997). Ce dernier simule la température

et la salinité dans une couche de surface et une couche de fond, séparées par une pycnocline d'épaisseur nulle. Il permet également le calcul des vitesses d'échange entre les deux couches.

Un couplage a été effectué entre ce modèle physique de la Manche et un modèle biogéochimique. Ce modèle considère les trois éléments précités sous les formes minérale, phytoplanctonique, détritique dans l'eau et organique benthique. Au sein du phytoplancton, deux catégories ont été distinguées : les diatomées et les dinoflagellés. Pour ces derniers, la croissance a été modélisée à l'aide d'une formulation à quotas, découplant l'absorption des sels nutritifs et la croissance des cellules (figure 42).

Les résultats mettent en évidence l'influence de la stratification, d'origine thermique en Manche Occidentale, et haline en Baie de Seine, sur la dynamique phytoplanctonique. La date d'apparition du bloom printanier dépend des critères de stratification de la colonne d'eau et de la limitation par la lumière. L'intensité du bloom est en revanche principalement dépendante de la richesse du milieu. On observe ainsi les plus fortes concentrations phytoplanctoniques au débouché de la Seine et le long de la côte française de Manche Orientale. La production primaire brute annuelle s'avère également très influencée par la structure verticale, mais de façon quasi-opposée au bloom printanier. Les plus fortes productions sont enregistrées au centre de la Manche Orientale, zones profondes brassées. Les régions côtières turbides ainsi que les zones stratifiées montrent des niveaux de production nettement plus faibles. Une séquence de quinze années a été simulée à l'aide de données météorologiques collectées entre 1978 et 1992. Ces simulations sur une longue période montrent la dépendance principale de l'écosystème vis-à-vis des conditions météorologiques (Hoch et Ménesguen, 1997). Elles déterminent non seulement la température et l'énergie solaire utilisable par le phytoplancton, mais également la structure verticale et la stratification éventuelle.

Dans un deuxième temps, le modèle biologique précédemment élaboré et calibré a été couplé à un modèle physique établi sur un maillage fin (Hoch et Garreau, 1998). Ce modèle est un "pseudo-3D", c'est-à-dire qu'un couplage a été effectué entre un modèle thermique unidimensionnel vertical et un schéma horizontal bi-dimensionnel d'advection-dispersion résiduelle. Les simulations de la dynamique de l'écosystème à l'aide d'un tel modèle montrent un raffinement des résultats, sur les dimensions horizontales et verticales, notamment dans les zones frontales.

La comparaison des résultats issus des modèles en boîtes et à maillage fin ne montre cependant que peu de différences fondamentales. Et la modélisation à l'aide d'une grille fine présente des temps de calcul beaucoup longs qui ne permettent pas de calibrer entièrement le

modèle écologique. Il est par ailleurs beaucoup plus complexe d'assimiler et de comprendre les résultats de simulations en trois dimensions et portant sur un grand nombre de variables.

Modèle NORWECOM de la mer du Nord, Skogen *et al.* (1995).

Il s'agit d'un modèle tridimensionnel appliqué à l'écosystème de la mer du Nord. Ce modèle a été développé dans le but de mieux comprendre l'effet d'une éventuelle diminution des apports anthropiques de nutriments en particuliers sur les blooms d'espèces toxiques de flagellés qui semblent en augmentation ces dernières années. Ces blooms se développent en zone côtière et touchent surtout le sud de la mer du Nord.

Les caractéristiques et l'ampleur du domaine d'étude diffèrent totalement de l'exemple précédent (figure 1-38-d). Du fait des stratifications thermohalines, l'hydrodynamique est plus complexe et implique une discrétisation plus fine sur la verticale. L'utilisation d'un modèle physique tridimensionnel sophistiqué facilitera donc l'obtention de résultats biologiques réalistes.

Ce modèle couplant physique, chimie et biologie simule la production primaire dans la totalité de la mer du Nord. L'espace est discrétisé en mailles de 20km sur 20km et en 11 couches sur la verticale.

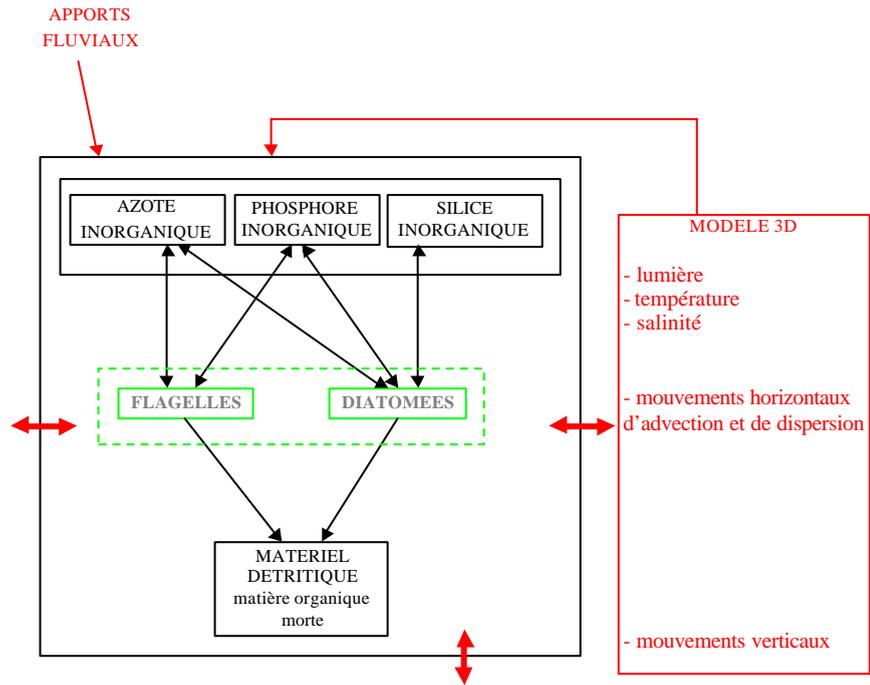


Figure 1-43 : Schéma conceptuel du modèle de Skogen *et al.* (1995)

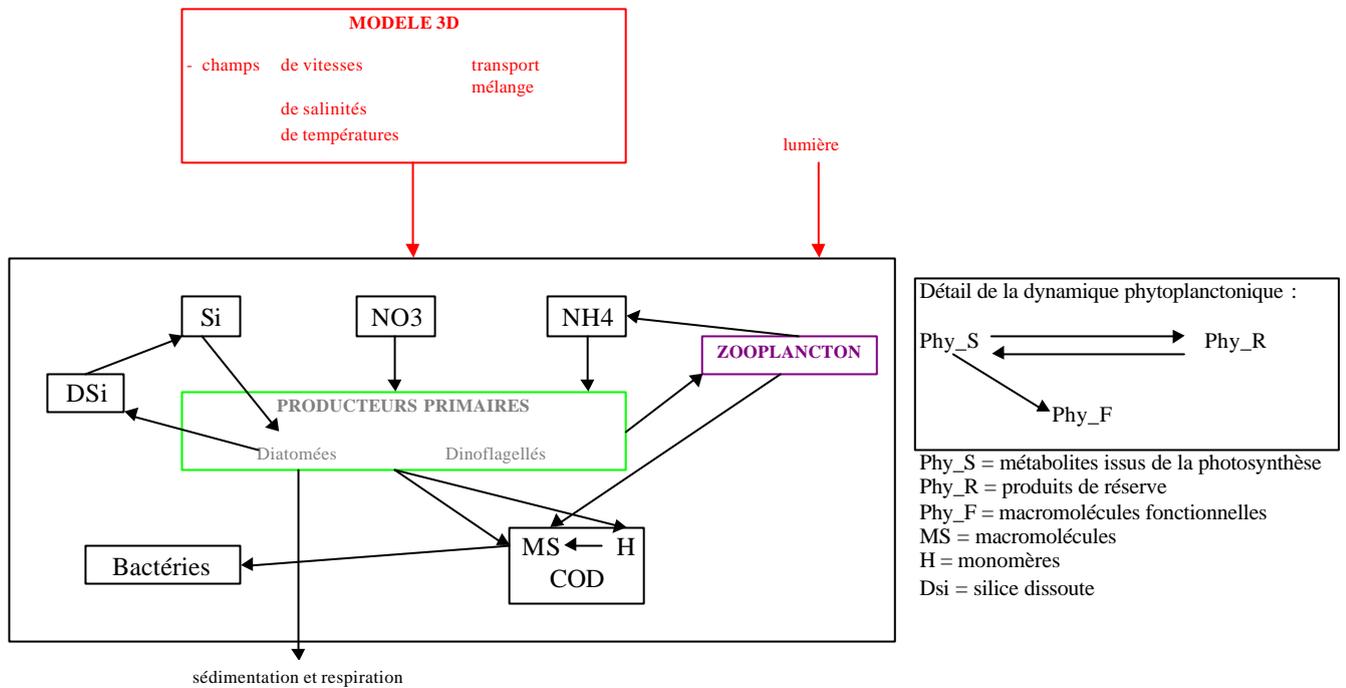


Figure 1-44 : Schéma conceptuel du modèle de Tusseau (1996)

Le système est choisi en coordonnées sigma (le nombre de couches reste constant, seule l'épaisseur des couches varie avec la hauteur de la colonne d'eau), aménagé de façon à permettre une résolution fine près de la surface.

Les variables d'état sont la température, la salinité, la hauteur de la colonne d'eau et l'énergie cinétique turbulente pour la partie hydrodynamique. Le modèle biologique prend en compte l'azote minéral, le phosphore minéral, la silice minérale, la matière organique dissoute, les diatomées et les flagellés. Les processus physiques qui influencent l'évolution des variables biologiques sont les mouvements horizontaux et verticaux, la lumière et la température (figure 1-43).

Le modèle ne considère ni le zooplancton ni les processus de sédimentation, et les auteurs estiment ne pas avoir une estimation correcte de la lumière disponible à cause de la non prise en compte des substances jaunes. Au niveau des zones côtières, la taille des mailles et l'absence d'échange entre le sédiment et la colonne d'eau limitent les estimations du modèle.

Les résultats montrent que la limitation par la silice est un processus majeur régulant l'équilibre diatomées/flagellés. Les diatomées se développent surtout dans la partie nord grâce aux apports de l'Atlantique. En zone côtière, la turbidité limite le développement des algues, et il en résulte un surplus de sels nutritifs non consommés.

Une diminution de 50% des apports en azote entraîne une réduction moyenne du phytoplancton de 5 à 10% sur toute la zone, mais cela peut atteindre 25% à proximité des estuaires.

Ce modèle est proche de notre étude. Il confirme, avec l'exemple précédent, les possibilités d'utilisation des modèles pour l'étude de l'effet des apports anthropiques sur l'eutrophisation. Le modèle développé sur la baie de Chesapeake (Cerco, 1995) porte aussi sur le même thème.

modèle 3D de la Chesapeake Bay, Cerco (1995).

Le développement d'un modèle tridimensionnel de la baie de Chesapeake a eu pour but d'étudier l'anoxie consécutive à l'eutrophisation. Si cette baie est l'un des plus grands estuaires des Etats-Unis, c'est surtout le plus productif. Néanmoins il se trouve soumis aux problèmes associés au développement de l'industrie, de l'agriculture et de la population.

Ce modèle a la particularité de présenter un maillage curvilinéaire (figure 1-38e) qui a été retenu étant donné la complexité géométrique de la baie ; ce type de maillage offre une

meilleure définition spatiale qu'un maillage rectiligne, et il permet de raffiner l'étude de certaines régions ; par contre il complexifie énormément les calculs de flux.

Le modèle écologique utilisé est l'association de trois modèles :

- un modèle physique,
- un modèle de qualité de l'eau,
- un modèle concernant les processus sédimentologiques.

Ce modèle complexe comporte 22 variables d'état, 140 paramètres et 5 cycles biologiques : le cycle de l'azote, du phosphore, du carbone, de la silice et de l'oxygène, qui tous prennent en compte les échanges avec le sédiment. Le modèle considère trois types d'algues : les diatomées, les algues bleues et les flagellés.

Les objectifs de cette modélisation sont de déterminer l'effet des poussées printanières sur les anoxies estivales, d'étudier la réponse de la baie aux aménagements et d'évaluer la fréquence des événements critiques pour la qualité de l'eau.

Des simulations ont été effectuées sur 10 ans afin d'obtenir le temps de réponse de la baie à une diminution des apports en nutriments. Le modèle a ainsi montré qu'une réduction des apports anthropiques en azote pouvait réduire les anoxies de 40%.

Les résultats de ce modèle ont conforté les connaissances acquises par l'observation sur les limitations en sels nutritifs dans la baie, et ont permis de distinguer les effets d'une diminution des apports en azote, d'une diminution des apports en phosphore.

Ce modèle a aussi mis en évidence que dans les limites actuelles de la technologie d'épuration, les anoxies ne peuvent pas être totalement éliminées ; elles persistent toujours les années humides où de fortes stratifications se mettent en place.

modèle 3D du Golfe du Lion, Tusseau (1996).

L'écosystème du Golfe du Lion a fait l'objet de nombreuses modélisations, souvent à une dimension verticale. Par contre, dans le cadre de l'étude de cette zone côtière, Tusseau (1996) a inséré un modèle écologique détaillé dans un modèle physique tridimensionnel afin de reproduire la variabilité spatio-temporelle du carbone et de l'azote, en réponse à différents forçages hydrologiques et climatiques. Le but final de l'étude est de mettre en place un outil permettant de quantifier les cycles biogéochimiques des principaux sels nutritifs dans le Golfe du Lion.

Le maillage sur l'horizontale est une grille de type C, dont les mailles mesurent 11km de côté, et sur la verticale, la colonne d'eau est divisée en 31 niveaux de hauteur variable. Le modèle hydrodynamique calcule les champs de vitesse, de température et de salinité.

Etant donné la complexité du modèle biologique, l'exploitation des deux sous modèles s'effectue de façon séparée. Le forçage dynamique est extrait du modèle physique et la simulation biogéochimique est ensuite réalisée en utilisant ces forçages dynamiques.

Le modèle écologique présente une grande complexité (figure 1-44). Il prend non seulement en compte la boucle microbienne mais aussi le métabolisme phytoplanctonique. Le phytoplancton est en lui même un sous-modèle dynamique, et il est divisé en trois parties : les petits métabolites issus de la photosynthèse, les produits de réserve et les macromolécules fonctionnelles. Cette dynamique particulière sépare la photosynthèse de l'assimilation des sels nutritifs et permet d'étudier avec précision les processus de production primaire.

Il faut toutefois souligner que cette complexité rend ce modèle difficile d'utilisation et fait intervenir des variables très délicates à gérer et à calibrer, telles que les petits métabolites.

Les cartes de représentation spatiale des concentrations illustrent les principales caractéristiques du cycle saisonnier en trois phases : la floraison printanière, le régime estival et la remise en suspension automnale et hivernale. Le modèle montre également une grande sensibilité à la limitation par la lumière. Il reproduit l'hétérogénéité spatio-temporelle engendrée par le couplage entre le modèle biogéochimique sensible à la lumière, et les mouvements verticaux décrits par le modèle de circulation.

Ce modèle permet de décrire le fonctionnement du Golfe du Lion grâce à l'estimation des flux au travers des différentes régions du domaine et quantifie l'importance respective des processus biologiques et physiques. Il a ainsi mis en évidence l'enrichissement après le mélange hivernal des régions du plateau, grâce aux advections horizontales.

Cette étude récente est comparable à celle que nous avons menée sur le plateau atlantique, car elle associe un modèle 3D existant à un modèle biologique détaillé. Elle permet aussi d'évaluer l'impact des apports continentaux sur la zone côtière et estime donc la contribution du Rhône à la production primaire.

2.2. Modèles sur le plateau continental, état de l'art

2.2.1. Modèles hydrodynamiques

Ce paragraphe présente les principaux modèles qui ont été développés durant les 10 dernières années dans le Golfe de Gascogne (depuis le sud du Portugal jusqu'à l'Irlande).

- Pingree et Le Cann (1989) ont élaboré un modèle barotrope afin d'étudier la réponse de la circulation océanique aux forçages météorologiques. Ce modèle couvre une zone géographique très importante allant de 40°N jusqu'à 64°N et de 13°E jusqu'à 23°W. L'intérêt n'est pas de représenter les variations verticales et saisonnières de la colonne d'eau, mais d'étudier les courants de pente et les courants résiduels sur le plateau. Il illustre une condition hivernale moyenne avec différentes composantes de vents de 10m.s⁻¹. Au delà du talus, le vent a peu d'influence sur la circulation résiduelle et le courant de pente est majoritairement dû aux gradients de pression issus des différences régionales de densité. L'effet maximal du vent est localisé sur le plateau armoricain pour des vents de secteur nord-ouest à sud-est induisant une circulation générale vers le sud atteignant 4 m.s⁻¹. La circulation vers le nord-ouest sur le plateau est, comme pour le courant de pente, majoritairement générée par une circulation de densité.
- Sur cette même zone, un modèle tridimensionnel a été développé durant le projet OMEX I (juin 1993 à mai 1997) (R. Neves). Il fournit une représentation détaillée de la marge océanique et utilise une discrétisation verticale spécifique afin de prendre conjointement en compte les couches de surface et la pente abrupte. Il fournit les champs de courants et de températures, et les simulations sont forcées par des mesures réalistes de vent issues des modèles météorologiques. Un deuxième modèle avec une résolution de 4km sur la zone ibérique a été élaboré afin de fournir une représentation détaillée des upwellings et des formations filamenteuses fréquemment observés dans cette zone. (projet MASTIII-OMEX II lancé en juin 1997).
- Durant le projet SEFOS, deux modèles ont été adaptés sur une zone qui s'étend de la Norvège au Golfe de Gascogne. Le premier est le modèle NORWECOM (Svendsen *et al.*, 1996) et le second le modèle HAMSON (HAMBurg Shelf Ocean Model) (Bartsh *et al.*, 1996).
 - NORWECOM est un modèle tridimensionnel avec comme variables forçantes, les champs de pression atmosphérique, les vents et les apports par les principales rivières de la côte nord et nord-ouest de l'Espagne, des côtes françaises et de la mer du Nord. Le maillage horizontal

est de 20 km avec 12 niveaux en coordonnées sigma sur la verticale. Les simulations couvrent une période de 19 ans (1976-1994) et ont mis en évidence une circulation générale depuis le sud de l'Irlande jusque la côte nord de l'Espagne et l'existence de deux cellules de circulation anticycloniques, liées à la topographie au large de l'Irlande (Porcupine Bank).

- Un premier modèle HAMSON a été développé pour la partie nord de la zone SEFOS. Puis un second modèle, fondé sur le modèle précédent, a été développé pour la zone sud du projet SEFOS. Le maillage horizontal est de 20km×20km pour le premier, et de 13 km×18km pour le second. Ces modèles ont permis d'étudier l'action du vent sur les champs de courants et d'en déduire la dispersion de larves d'espèces cibles. Les simulations s'étendent sur la période 1987-1994 et ont mis en évidence l'existence de tourbillons cycloniques récurrentes dans la partie sud du Golfe de Gascogne.

- Dans le cadre du projet MASTII-MORENA (1993-1995), des modèles ont été conçus afin de mieux comprendre la circulation océanique de cette zone et les processus d'échange dans la région du talus. Parmi ces modèles on peut citer :

- un modèle forcé par les vents, les flux de chaleur et les apports par les rivières, et qui s'étend du Golfe de Cadix à la mer celtique ; il est actuellement en cours d'amélioration à l'UEA (Univ. East Anglia, GB).

- le modèle multicouche développé par NERSC (Nansen Environm. Rem. Sensing Center, Oslo, Norvège) ; il simule la formation des filaments au niveau des instabilités des structures frontales.

- Enfin, un modèle MARS3D a été conçu à l'Ifremer pour le plateau continental atlantique français (Lazure *et al.*, 1998) ; la résolution horizontale est de 5km×5km et il comporte 10 couches sur la verticale en coordonnées sigma. Ce modèle reproduit l'extension des panaches des principales rivières de la côte atlantique française. C'est sur ce modèle qu'est basée notre étude.

2.2.2. Modèles écologiques

Par rapport à d'autres zones comme la Méditerranée ou la mer du Nord, il existe peu de modèles écologiques du Golfe de Gascogne. On peut néanmoins citer :

- le projet SEAMAR, qui fait suite au projet SEFOS, et qui concentre l'étude précédente sur le couplage entre un modèle physique et un modèle halieutique. Il simule le transport, la croissance et la mortalité des larves et des post-larves de maquereaux. Le modèle physique est le modèle HAMSON (Bartsch, 1997 ; Scheffer *et al.*, 1995).

- le modèle 0D de Taylor *et al.* (1993) décrit précédemment, qui concerne l'Atlantique nord et qui s'inscrit dans le programme JGOFS North Atlantic Experiment.
- le modèle 0D de Tyrrel et Taylor (1996) qui simule les blooms monospécifiques de coccolithophoridés (*Emiliana huxleyi*) survenant en juin et juillet dans la partie nord de l'Atlantique nord-est. Ce type de bloom se produit régulièrement le long du talus dans le Golfe de Gascogne et il serait intéressant de l'appliquer à cette zone.
- le modèle 1D développé par Druon *et al.* (1999) qui a pour objectif l'étude des écosystèmes pélagiques dans le proche Atlantique, et plus précisément des interactions entre les phénomènes physiques (flux thermiques, vents, ondes internes) et biologiques sur cette partie de l'Atlantique.
- quelques modèles ont été développés pour des études locales, tels que le modèle de la baie de Vilaine (Chapelle *et al.*, 1994), celui de la Rade de Brest (Le Pape et Ménesguen, 1997), ou le modèle relatif à l'étude de la dispersion des eaux de l'estuaire de la Gironde (Hermida *et al.*, 1998).
- dans le cadre du programme OMEX sur la zone sud ouest de l'Irlande (Goban Spur) un modèle biogéochimique a été couplé d'une part à un modèle 1D (Coelho, 1996) et d'autre part à un modèle 3D (Santos, 1995) où l'approche lagrangienne a été retenue. Ce modèle a permis de quantifier les échanges entre le plateau continental et l'océan profond (Neves *et al.*, soumis).
- le modèle développé dans le cadre de cette étude et qui semble être le premier modèle couplant physique et biologie appliqué à l'ensemble du plateau continental atlantique français.

3. **Données utilisées pour la calibration et la validation**

3.1. Les mesures du REPHY et du RNO

Une base de données, constituée par les observations du réseau REPHY, en place depuis 1984, est actuellement disponible. Elle rassemble les suivis des populations phytoplanctoniques à la côte et recense les phénomènes d'apparition d'eaux colorées. Les quelques bilans actuellement rédigés (ex.: Bardin *et al.*, 1994) permettent de définir les grandes caractéristiques des successions d'espèces phytoplanctoniques côtières.

Il existe deux niveaux de surveillance, un niveau régulier et un niveau d'alerte, avec une plus grande fréquence de prélèvements, déclenché en cas d'apparition d'espèces toxiques ou de

toxicité des coquillages. Les points de surveillance sont répartis sur tout le littoral atlantique, de Concarneau à la Tremblade.

Le Réseau National d'Observation (RNO) de la qualité du milieu marin a été mis en place à partir de juin 1974. La surveillance porte sur les masses d'eau des estuaires de la Loire et de la Gironde sur la façade atlantique. Les paramètres mesurés sont le nitrate+nitrite, l'ammonium, le phosphate, la température, la salinité, la chlorophylle *a* et les phéopigments. Le silicate est rarement mesuré. Ce suivi comporte en moyenne 2 à 5 mesures par an.

Les points de mesures qui n'ont pas été retenus pour comparer les résultats du modèle et les mesures sont :

- les points dont les prélèvements sont effectués dans un port depuis un quai ou une jetée,
- les points correspondants à des bancs découvrants pour lesquels la possible remise en suspension du microphytobenthos peut entraîner de très fortes valeurs en chlorophylle *a*,
- les points pour lesquels seule une flore partielle a été réalisée.

Les points de mesures retenus correspondent à des mesures en surface à la station RNO5 dans l'estuaire externe de la Loire, en baie de Vilaine, en baie de Quiberon et à Concarneau (cf. Annexe I).

3.2. Les images satellites de la couleur de l'eau

Depuis plus de 10 ans, l'imagerie satellitaire a pris une part importante dans l'étude des milieux océaniques. Elle permet d'obtenir des données à des échelles de temps et d'espace adéquates pour les études sur les phénomènes de grande ampleur. Ainsi, pour une zone aussi vaste que le golfe de Gascogne, les images satellitaires sont le seul moyen d'obtenir une vue synoptique à l'échelle de la zone d'étude. Avec les mesures de terrain, la couverture spatiale des phénomènes n'est pas réalisée dans des délais suffisamment courts pour que la donnée puisse être considérée comme synoptique ; les vues satellitaires deviennent alors nécessaires.

Nous nous sommes donc appuyés sur le travail réalisé par J.N. Druon lors de son post-doctorat, en collaboration avec Francis Gohin (DRO/OS), travail qui a permis d'acquérir des images couleur de l'eau. Le terme « couleur de l'eau », désigne l'étude du spectre visible (400-700 nm) de la réflectance de la surface de la mer.

En fait, les pics d'absorption sont spécifiques de certaines substances en suspension. Il existe 3 grandes catégories de substances modifiant la réflectance : le phytoplancton, les particules terrigènes charriées par les fleuves (prépondérantes dans les panaches fluviaux) et la matière organique dissoute (« substance jaune ») résultant de la décomposition de la matière organique végétale.

Une eau pure avec peu de chlorophylle présente un maximum de réflectance (rapport entre l'éclairement ascendant et l'éclairement descendant) dans le bleu (440nm) alors qu'une eau riche en chlorophylle présente une réflectance dans le bleu fortement diminuée. Pour la turbidité, la réflectance à 555 nm fournit une bonne idée de la répartition des particules terrigènes (Froidefond *et al.*, 1995).

Holligan *et al.* (1983) ont montré que les images CZCS (Coastal Zone Color Scanner) fournissent des informations valables sur la distribution de la chlorophylle en surface dans les eaux du large, et les cartes de répartition de la chlorophylle comparées aux cartes de répartition des températures de surface soulignent le lien entre les processus physiques et biologiques (Pingree *et al.*, 1982).

Le problème majeur vient du fait que dans les zones côtières, la couleur de l'eau n'est pas dominée par le phytoplancton. L'application des algorithmes standards de traitement des données du capteur SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor), tel OC4 utilisé par le logiciel SeaDAS (SeaWiFS Data Analysis System) de la NASA (National Aeronautics and Space Administration), développés pour les eaux claires du large, aboutit à une très forte surestimation de la concentration en chlorophylle à la côte. En effet, les particules d'origine terrestre non seulement miment les propriétés optiques de la chlorophylle mais aussi perturbent gravement la qualité des estimations de la part atmosphérique du signal en contaminant les canaux proche infra-rouge attribués aux effets des aérosols atmosphériques. Druon et Gohin ont ainsi développé un algorithme empirique à 5 canaux de façon à contrôler autant que possible les biais moyens à partir des radiances calculées par SeaDAS et aboutir à une série de cartes de la concentration en chlorophylle cohérentes tout au long de l'année (Gohin *et al.*, accepted ; Druon *et al.*, accepted). Ils ont introduit deux nouveaux canaux 412nm et 555nm ; le canal 555nm permet de révéler l'effet des matières en suspension tandis que le canal 412nm relate l'effet des substances jaunes. La paramétrisation de ce nouvel algorithme a été réalisée grâce à un ensemble de mesures sur la Baie de Seine et sur le plateau continental atlantique français (campagnes Biomet, Bio-Modycot et Ecoloire). Les images satellitaires présentées dans le chapitre III proviennent de ce nouvel algorithme.

3.3. Les campagnes Bio-Modycot

En 1999 et 2000, quatre campagnes ont été réalisées en collaboration avec le SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine) sur un réseau de 50 stations avec une distance moyenne de 20 milles marins entre deux points de prélèvement. Ces campagnes ont eu lieu grâce aux moyens nautiques mis à disposition par le SHOM et s'insèrent dans le

programme Modycot défini en juillet 97 entre le service DEL/AO (Ifremer/ Brest) et le CMO (SHOM). Ces campagnes réalisées en avril 99 (7-15), juin 99 (8-15), septembre 99 (7-14) et mars 00 (28/02-08/03) ont amélioré nos connaissances sur la répartition saisonnière des sels nutritifs sur le plateau continental atlantique français (cf. paragraphe I-1-4).

Même si de nombreux travaux et campagnes ont été consacrés au secteur nord de la mer celtique et à l'entrée de la Manche (Pingree *et al.*, 1982 ; Morin *et al.*, 1991 ; Le Cann et Pingree, 1995 ; Jegou et Lazure, 1995), ainsi qu'à la partie espagnole du golfe de Gascogne (Varela, 1996), un nombre restreint d'études a été consacré à la biologie du plateau atlantique. De plus, les études sur les variations annuelles des éléments nutritifs et du phytoplancton sur le plateau atlantique ne concernent généralement que la période printanière (Morin *et al.*, 1991) ou estivale (Pingree *et al.*, 1982).

3.4. Autres campagnes

Une campagne Ifremer (Ecoloire) géographiquement restreinte à la zone côtière Loire-Vilaine a eu lieu du 27 au 31 juillet 1999. Elle a comporté 5 radiales, couvrant les panaches de la Loire et de la Vilaine, et avait pour but d'étudier la distribution estivale des paramètres physico-chimiques du milieu (figure 1-45).

Enfin deux autres campagnes en 1998 (BIOMET2 et BIOMET3 - BIOlogie et METaux) ont été réalisées en 1998 dans le cadre du PNOC Atlantique.

Ces campagnes ont permis d'apporter des données supplémentaires pour calibrer et valider le modèle, et d'apprécier les conditions in-situ en fin d'hiver. Les mesures ont eu lieu dans le panache de la Gironde, du 8 au 21 janvier 1998 et du 25 février au 11 mars 1998. Les cartes nous ont été fournies par Labry et Herbland (comm. pers.).

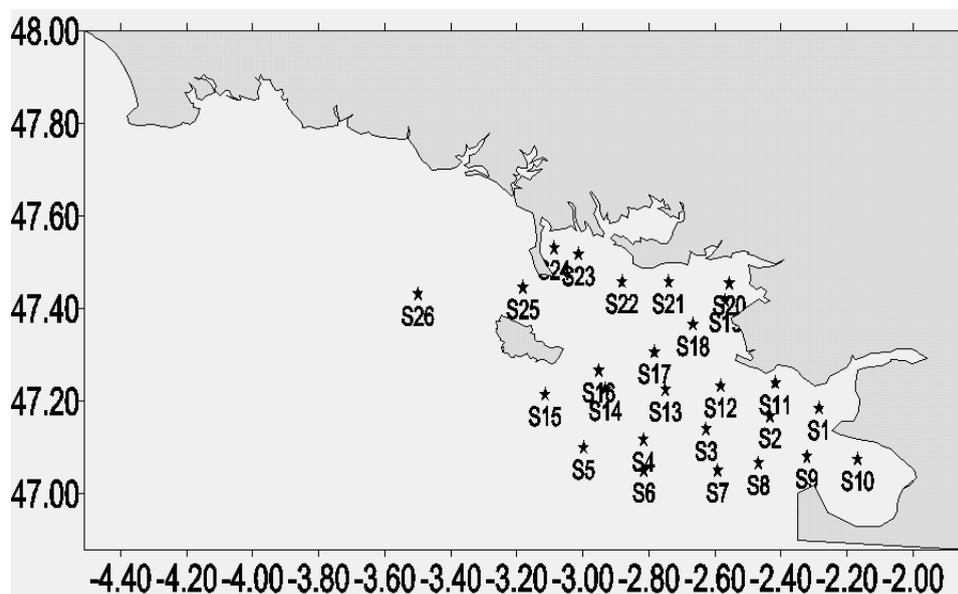


Figure 1-458 : Stations échantillonnées durant la campagne ECOLOIRE (juillet 1999).

CHAPITRE II

Modèle 3D du Golfe de Gascogne

II MODELE 3D DU GOLFE DE GASCOGNE

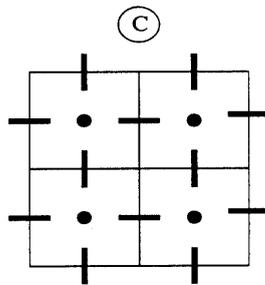
1. Le modèle hydrodynamique

Le modèle physique est tridimensionnel et barocline. Le calcul de la température et de la salinité prend en compte l'advection et la diffusion induites par la marée, le vent et les courants de densité.

1.1. Le maillage

1.1.1. Le maillage horizontal

Le maillage horizontal utilisé est un maillage rectiligne à maille régulière carrée, dont le côté a une largeur de 5km. La discrétisation des équations s'opère suivant une grille de type C (figure 2-1, Arakawa et Lamb, 1977).



- ξ Point de calcul de l'élévation de la surface
- U Point de calcul de la composante W-E du courant
- | V Point de calcul de la composante S-N du courant

2-1 : Grille C de la classification d'Arakawa

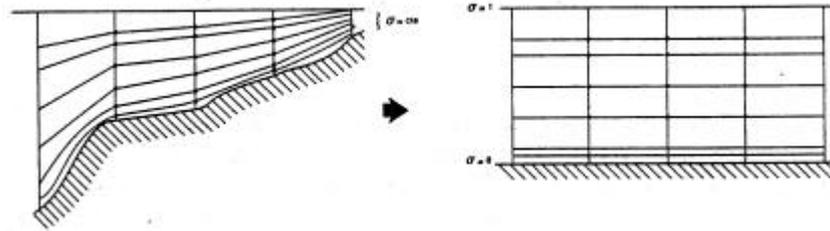
La bathymétrie est obtenue à partir des fichiers de données des cartes marines digitalisées.

1.1.2. Discretisation verticale

L'axe des coordonnées verticales est dirigé vers le haut. Le niveau de référence correspond au zéro des cartes marines (soit la cote du fond par une basse mer théorique de coefficient 120).

La profondeur de la colonne d'eau instantanée en un point est égale à la somme de H_0 (profondeur au centre de la maille) et de ξ (élévation de la surface libre).

Un changement de coordonnées sur la verticale est effectué de manière à normaliser la profondeur et à conserver un nombre constant de mailles sur la verticale. La nouvelle coordonnée, appelée également coordonnée sigma, s'exprime par : $\sigma = \frac{H+z}{H+Z}$ (figure 2-2).



2-2 : Schéma de la transformation en coordonnées réduites (Salomon et Lazure, 1988)

La discrétisation des équations sur la verticale s'effectue également selon une grille décalée de type C. Les niveaux sigma sont variables pour pouvoir raffiner les couches limites de surface et de fond.

1.2. Principe de résolution

Comme la plupart des modèles côtiers 3D actuels, ce modèle est construit sur une séparation des modes internes et externes (figure 2-3). Le mode externe consiste à calculer l'évolution de la surface libre et des courants moyens alors que le mode interne opère une résolution complète du champ de courants et des traceurs considérés dans les 3 dimensions.

Les conditions aux limites du modèle 3D du plateau sont fournies par un modèle 2D de plus grande emprise, qui calcule aux frontières du modèle de plateau les variations du niveau induites par la marée et les effets du vent (figure 2-4).

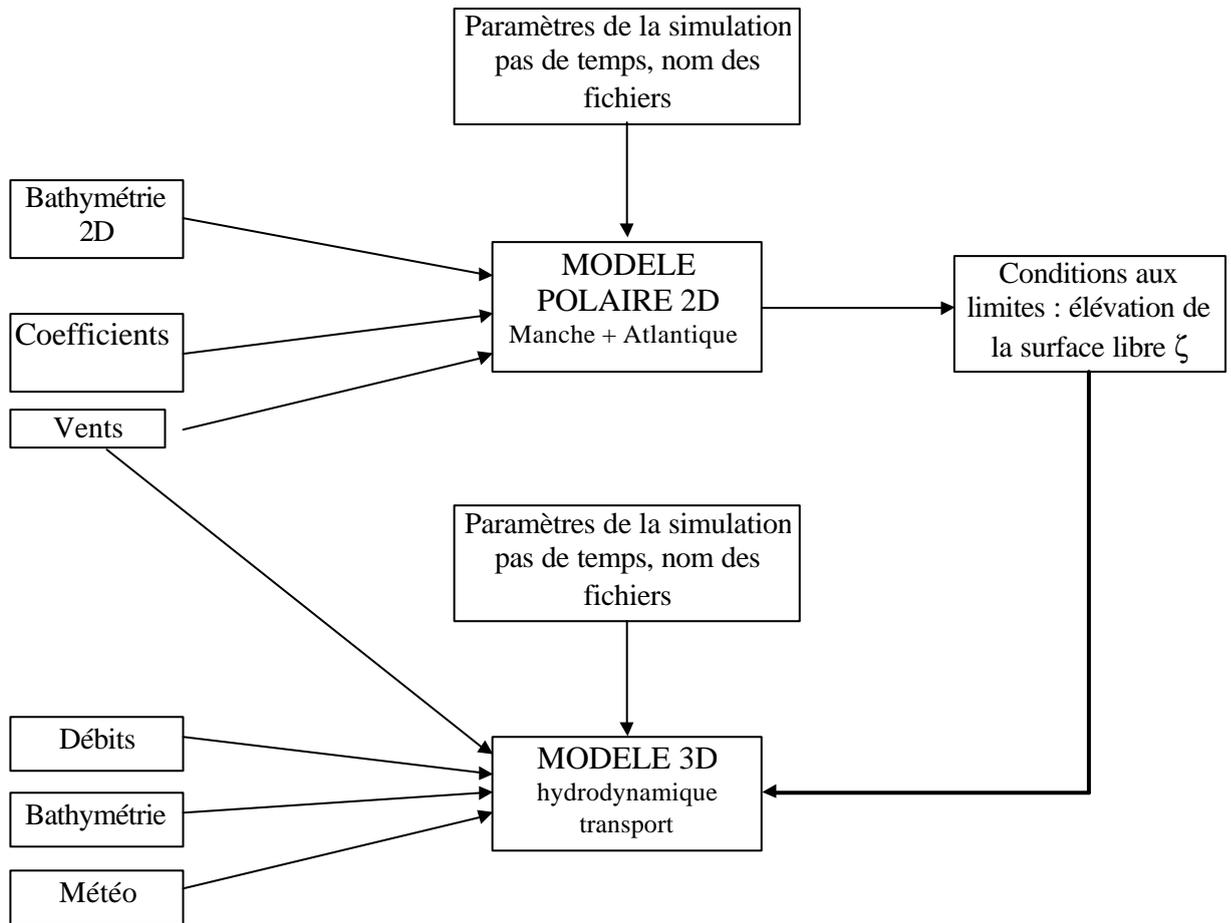


Figure 2-3 : Structure du modèle hydrodynamique

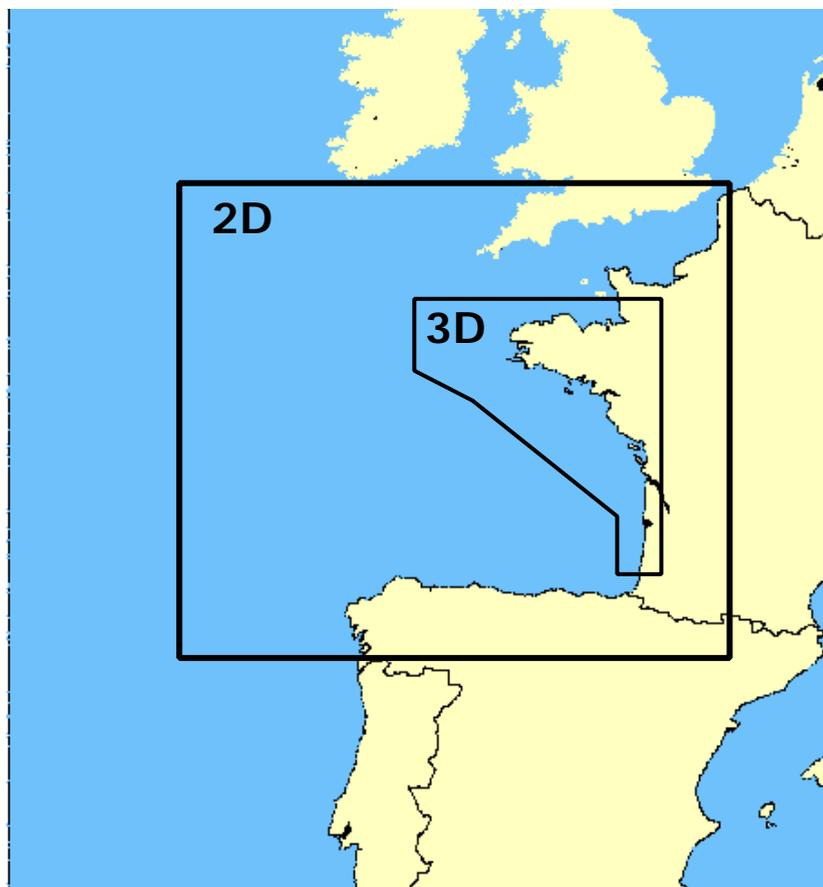


Figure 2-4 : Emprise du modèle

1.3. Les équations résolues

1.3.1. Equations du mouvement

Les équations de base du modèle 3D sont les équations classiques de Navier et Stokes et l'équation de continuité. La pression est considérée comme étant hydrostatique, la pression en un point est égale au poids de la colonne d'eau située au dessus.

$$(1) \underbrace{\frac{\partial u}{\partial t}}_1 + \underbrace{L(u)}_2 - fv = - \underbrace{\frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial x}}_3 + \underbrace{\frac{N_z}{\rho} \frac{\partial u}{\partial z}}_4 + N_H \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) + \underbrace{F_x}_5$$

$$\text{avec } L(u) = u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z}$$

$$(2) \frac{\partial v}{\partial t} + L(v) + fu = - \frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial y} + \frac{N_z}{\rho} \frac{\partial v}{\partial z} + N_H \left(\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} \right) + F_y$$

$$\text{avec } L(v) = u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial z}$$

$$(3) \frac{\partial P}{\partial t} = -\rho g$$

Ainsi que l'équation de continuité :

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0$$

- avec u, v, w les trois composantes de la vitesse dans les trois dimensions de l'espace (x, y, z),
- g l'accélération de la gravité,
- f le paramètre de la force de Coriolis,
- ρ la masse volumique de l'eau,
- N_z la viscosité turbulente sur la verticale.

Le terme 1 représente l'advection de la quantité de mouvement, le terme 2 correspond à l'effet de la force de Coriolis, le terme 3 correspond à l'effet du gradient de pression, les termes du

membre 4 correspondent aux termes de diffusion et le terme 5 regroupe les tensions de frottement et les flux verticaux sont calculés de façon implicite centrée pour que le raffinement sur la verticale des couches limites ne pénalise pas le pas de temps.

Le terme 3, $\frac{\partial P}{\partial x}$ fait apparaître l'effet des gradients de pressions horizontaux dus aux différences de densité et à la marée. Lorsqu'on intègre l'équation (3) de la profondeur z jusqu'à la surface libre, on obtient $P = g \int_z^z \rho dz + P_a$, soit $\frac{\partial P}{\partial x} = \frac{\partial P_a}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \int_z^z \rho g dz$.

1.3.2. Equation de la chaleur

$$\frac{\partial HT}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} \left(uT - K_x \frac{\partial T}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(vT - K_y \frac{\partial T}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial s} \left(wT - K_z \frac{\partial T}{\partial s} \right) = \frac{1}{r_0 C_p} \times S, \text{ où } S \text{ est le}$$

terme source correspondant au flux radiatif net incident. Les pertes sont intégrées dans la condition limite en surface.

1.3.3. Equation de la salinité

$$\frac{\partial HS}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} \left(uS - K_x \frac{\partial S}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(vS - K_y \frac{\partial S}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial s} \left(wS - K_z \frac{\partial S}{\partial s} \right) = 0$$

1.3.4. Equation de transport d'un traceur

Une fois les courants calculés, on calcule les flux advectifs et dispersifs dans chaque maille et l'équation d'un constituant dissous est de la forme :

$$\frac{\partial HC}{\partial t} + \frac{\partial F_x}{\partial x} + \frac{\partial F_y}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial s} \left(wC - K_z \frac{\partial C}{\partial s} \right) = P - S, \text{ où } S \text{ est un terme source et } P \text{ un terme puits.}$$

$$F_x = H \left(uC - K_x \frac{\partial C}{\partial x} \right), \text{ flux horizontal en } x$$

$$\underbrace{\quad}_{(1)} \quad \underbrace{\quad}_{(2)}$$

Le terme souligné en (1) représente le flux advectif et le terme souligné en (2) correspond au flux diffusif.

$$F_y = H(vC - K_y \frac{\partial C}{\partial y}), \text{ flux horizontal en y}$$

Les flux horizontaux sont calculés suivant la méthode de Quick (Léonard, 1978).

1.3.5. Modèle de turbulence

Les termes de viscosité et de diffusivité turbulente sur la verticale sont déterminés au moyen d'un modèle de turbulence à une équation. Sur la verticale, $K_x = K_y$ et est égal à une constante.

Le calcul de la viscosité (N_z) et de la diffusivité turbulente s'effectue par la résolution de l'équation de l'énergie cinétique turbulente. Le modèle utilise une formulation de la turbulence à une équation, l'équation d'évolution de l'énergie cinétique turbulente (E) (Luyten *et al.*, 1996).

$$\frac{\partial E}{\partial t} = \frac{\partial N_z}{\partial z} \frac{\partial E}{\partial z} + P + G - e$$

$$\frac{\partial N_z}{\partial z} \frac{\partial E}{\partial z} = \text{diffusion sur la verticale et l'horizontale}$$

N_z = viscosité turbulente ; ce premier terme correspond à la diffusion de l'énergie cinétique (E). N_z et K_z sont proportionnels à la racine carrée de l'énergie cinétique turbulente que multiplie la longueur de mélange et que multiplie une fonction d'amortissement.

La longueur de mélange est prescrite de manière algébrique par la formule :

$$l = 0,4 \times z \times \sqrt{1 - 0,5 \times (s_k + s_{k+1})} \text{ où } z \text{ est égal à la cote par rapport au fond.}$$

P = terme de production et **G** terme de destruction d'énergie cinétique;

$$P = K_M \times \left(\left(\frac{\partial u}{\partial z} \right)^2 + \left(\frac{\partial v}{\partial z} \right)^2 \right) \text{ et } G = -g \frac{\partial \rho}{\partial z}.$$

e = terme de dissipation de l'énergie cinétique turbulente.

L'advection de la turbulence en x et y n'est pas prise en compte car à l'échelle d'une maille, l'échelle de temps concernant l'évolution de l'équilibre (P-ε) est plus rapide que l'advection d'un tourbillon.

Les conditions limites correspondent à la valeur de ε en surface et au fond, c'est-à-dire aux tensions de frottements des courants créées en surface par le vent et au fond, principalement par les courants de marée.

1.4. Variables forçantes et conditions aux limites

Les variables forçantes sont constituées des variables citées dans le calcul du bilan de chaleur, de la direction et de la vitesse des vents, du débit des fleuves et du coefficient de marée. Pour la Vilaine, les données de débit ont été obtenues auprès de la DIREN (Direction Régionale de l'ENvironnement) de Nantes ; ce sont des débits journaliers mesurés à la station Rieux en aval de Redon. Pour la Loire, les débits journaliers ont été mesurés par l' AELB (Agence de l'Eau Loire Bretagne) à la station la Possonière. Pour la Gironde, les mesures de débits ont été fournies par l'Agence de l'Eau Adour Garonne, pour les quatre affluents, la Dordogne (station Pessac), la Garonne (station la Réole), l'Isle et la Dronne.

1.4.1. Conditions limites en surface

❖ calcul du bilan de chaleur pour la température :

Dans le modèle, la température est une variable d'état non conservative du fait des échanges thermiques à l'interface air-mer. Le calcul du bilan énergétique à l'interface air-mer est régi par deux types d'échanges, les échanges par rayonnement et les échanges par turbulence. Il inclut donc :

- le rayonnement solaire, calculé à partir de l'intensité lumineuse, qui dépend de la latitude, de la déclinaison du lieu, de la nébulosité et des date et heure du point de calcul.
- le rayonnement atmosphérique qui prend en compte la nébulosité et la température de l'air dans les phénomènes d'échange
- le rayonnement de l'eau
- les pertes par évaporation
- les pertes par convection.

$$\rho_0 C_p \times K_z \frac{\partial T}{\partial z} = F_{latente} + F_{sensible} + F_{IR}$$

Actuellement, la nébulosité est représentée avec une sinusoïde annuelle et ne prend pas en compte les variabilités interannuelles.

❖ Pour le sel :

Le flux est nul en surface.

❖ Pour la quantité de mouvement :

Le vent apporte une quantité de mouvement par frottement sur la surface de l'eau. La tension de frottement en surface due au vent est égale à : $\mathbf{r}_a \times c_d \times \|\mathbf{w}\|(w_x, w_y)$

avec ρ_a la densité de l'air ($1,25 \text{ kg.m}^{-3}$) et C_d le coefficient de traction ($0,016 \text{ s.u.}$).

Le forçage par le vent est issu de données mesurées à Chassiron et fournies par Météo France.

Les mesures sont trihoraires et portent sur la direction et la vitesse des vents.

1.4.2. Conditions limites au fond

Au niveau du fond, la perte de quantité de mouvement dépend de la tension de frottement des courants sur le fond.

Pour la chaleur et le sel, les flux au fond sont nuls.

1.4.3. Conditions aux limites ouvertes

Le plateau atlantique possède trois limites ouvertes, une limite au nord avec la Manche et deux limites, une au sud et une à l'ouest avec l'océan Atlantique. Les conditions aux limites avec l'océan consistent à imposer l'élévation de surface sous l'effet de la propagation de l'onde de marée sur le plateau.

1.4.4. Conditions limites à la côte

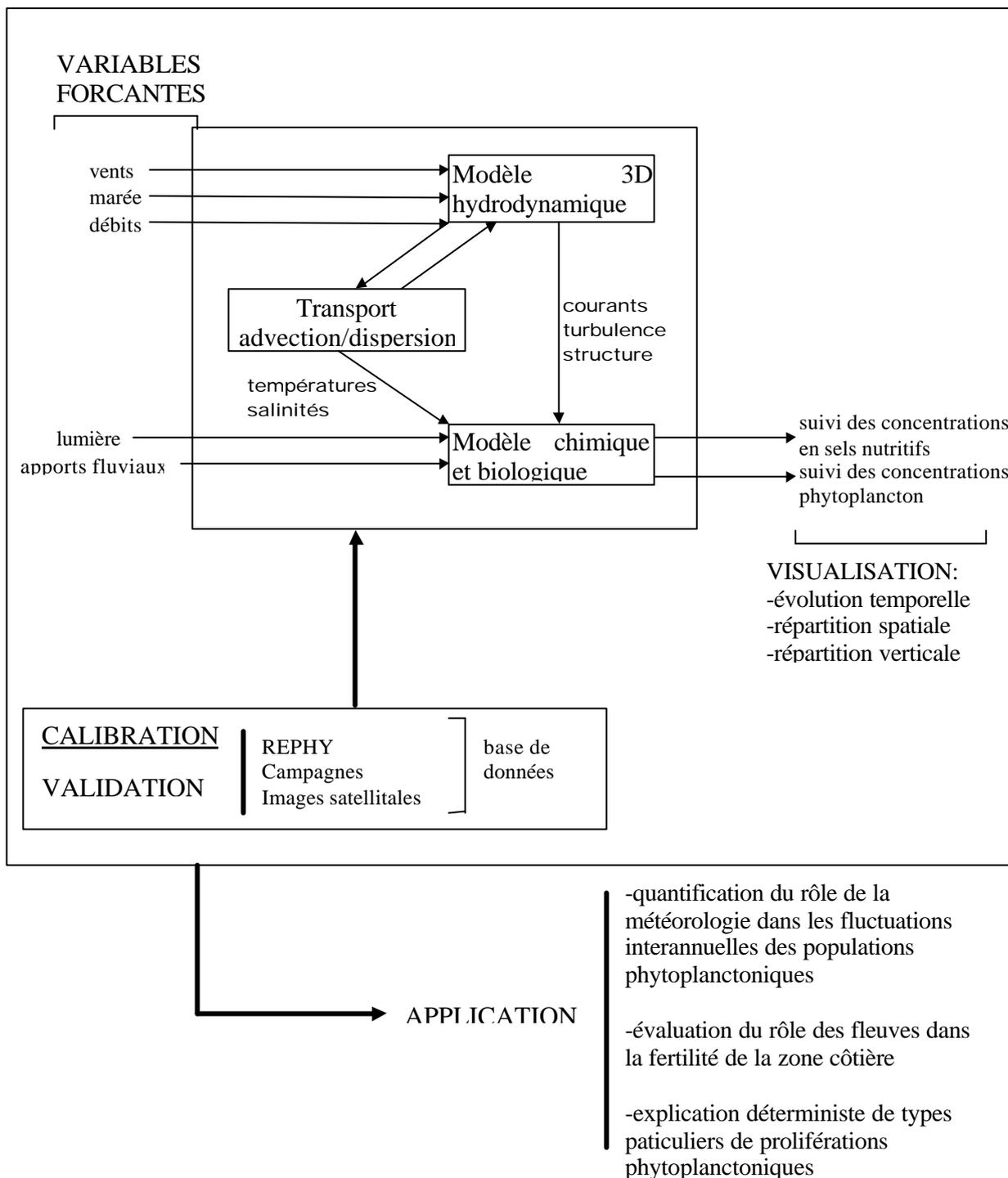
Aux limites terrestres, les composantes normales de la vitesse sont nulles.

En ce qui concerne les fleuves, une quantité d'eau douce correspondant au débit est imposée à chaque pas de temps dans les mailles correspondant aux limites fluviales. Cette quantité d'eau douce est intégrée au modèle grâce à un flux vertical $\Phi = w_z \times H \times C$, avec w_z sur la verticale (s^{-1} en coordonnées σ), H la hauteur d'eau et C la concentration de la rivière, en l'occurrence 0 dans le cas de la salinité. La valeur du débit est intégrée dans le calcul des vitesses horizontales u_z et v_z qui prennent en compte l'élévation de niveau due à l'apport d'eau par le haut. Le calcul de w_z permet de rééquilibrer les flux.

Faute de données, on a considéré que la température des fleuves varie sur un cycle annuel suivant une sinusoïde.

2. Le modèle biologique

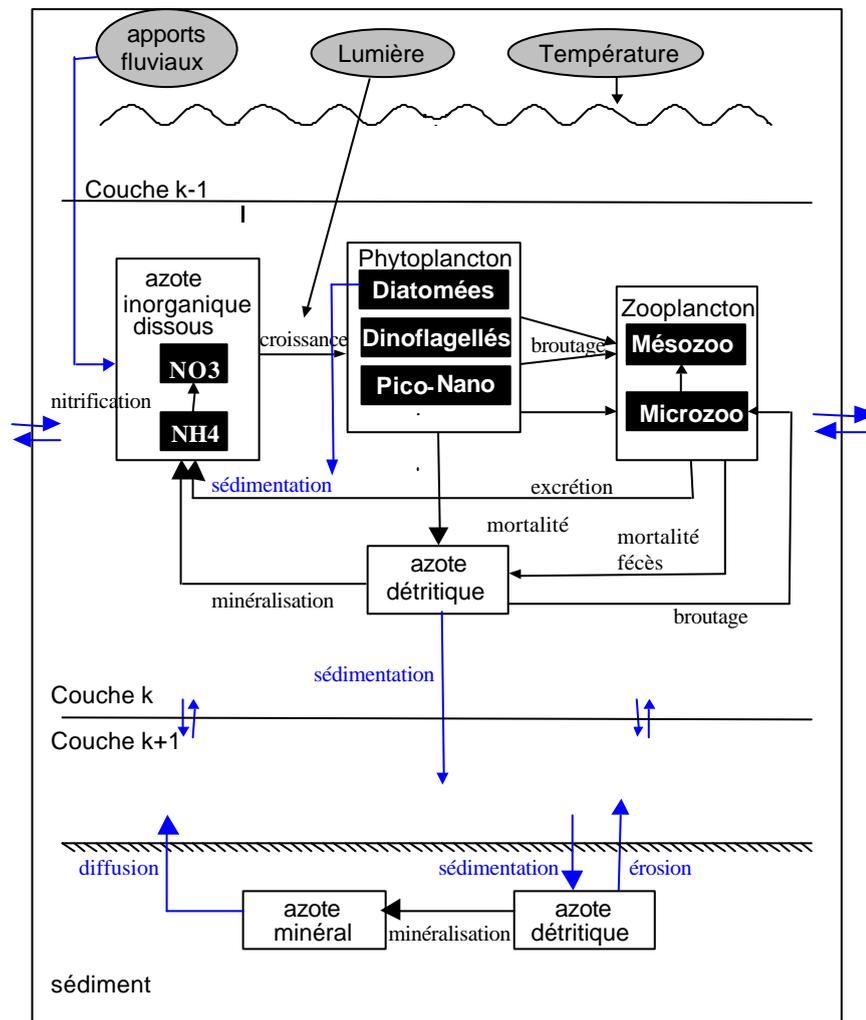
2.1. Présentation du schéma conceptuel



2-5 : schéma du couplage entre le modèle physique et le modèle biologique

Le couplage entre le modèle biologique et le modèle physique se fait par l'intermédiaire de la diffusion, de l'advection et des flux de chaleur (figure 2-5).

Le sous-modèle biologique décrit les cycles de l'azote, du phosphore et de la silice au travers du réseau trophique.



2-6 : Schéma conceptuel du modèle biologique pour l'azote

La figure 2-6 résume le cycle de l'azote pris en compte dans le modèle. Pour des raisons de clarté, seul le cycle de l'azote est représenté, sachant que pour les autres nutriments les processus sont similaires, à l'exception du silicate qui n'est pas consommé par les flagellés. Les processus seront décrits dans le chapitre suivant lors de la présentation des équations.

Dans la colonne d'eau, les compartiments retenus sont :

- les trois éléments nutritifs (N, P, Si)
- le microphytoplancton différencié en diatomées et dinoflagellés
- le nano-picophytoplancton
- le mésozooplancton

- le microzooplancton

Dans le sédiment, on retrouve :

- les éléments sous forme inorganique dissoute
- les éléments sous forme organique détritique

Le paragraphe suivant (paragraphe 2-2) présente les équations biologiques du modèle nominal dans lequel a été inséré le modèle spécifique de *Gymnodinium* (paragraphe 2-3). L'intégralité de l'étude bibliographique réalisée sur cette espèce se trouve dans le chapitre I qui regroupe l'étude complète sur les blooms estivaux de *Gymnodinium mikimotoi*.

2.1. Structure du modèle biologique nominal

Le modèle porte à la fois sur l'eau et les sédiments, et comprend quatre groupes de variables : les nutriments minéraux dissous, les éléments détritiques particuliers, les microalgues, et le zooplancton.

Les variables simulées sont listées dans le tableau 2-1.

Les lois utilisées sont basées sur des modèles existants et les fonctions qui sous-tendent les flèches (figure 2-6) décrivent les principaux processus de la dynamique planctonique et des sels nutritifs. Ces lois varient en fonction de certains paramètres qui dépendent du milieu. Ces paramètres ont été ajustés manuellement dans les gammes de variations observées dans la littérature afin de décrire au mieux les structures spatiales et les successions temporelles observées sur le plateau continental atlantique. En ce qui concerne les paramètres des équations de processus biologiques, la première étape de calibration du modèle a porté sur le démarrage du bloom de diatomées ; leur taux de croissance ($\mu_{\max\text{diat}0}$), et le coefficient de la loi d'Ahrrenius pour la température, ont permis d'ajuster au mieux le démarrage et l'intensité du bloom printanier. Les coefficients de reminéralisation du compartiment benthique ont été ajustés de façon à reproduire les teneurs estivales en sels nutritifs observées dans les mesures in-situ (campagne Ecoloire de juillet 1999 et campagne Modycot99-3 de septembre 1999). Ce compartiment benthique, même s'il est décrit de façon très schématique permet d'éviter l'accumulation de la matière dans la couche de fond. Par ailleurs, quelques autres paramètres ont été directement tirés de la bibliographie sans avoir été réajustés ; ces paramètres concernent surtout les coefficients en relation avec le compartiment zooplanctonique, ainsi que les rapports entre les éléments (Si/N, P/N, N/chla).

variable	définition	unité
N1	nitrate	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
N2	ammonium	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
N3	silice dissoute	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de silicium
N4	phosphate	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de phosphore
D1	azote détritique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
D2	silice détritique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de silicium
D3	phosphore détritique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de phosphore
P1	azote des diatomées	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
P2	azote des dinoflagellés	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
P3	azote du pico-nanophytoplancton	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
Z1	azote du mésozooplancton	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
Z2	azote du microzooplancton	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
BP1	azote détritique benthique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
BP2	silice détritique benthique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de silicium
BP3	phosphore détritique benthique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de phosphore
BP4	azote dissous benthique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote
BP5	silice dissoute benthique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de silice
BP6	phosphore dissous benthique	$\mu\text{mol.l}^{-1}$ de phosphore

Tableau 2-1 : Liste des variables

2.2.1. Le phytoplancton

Trois groupes phytoplanctoniques sont pris en considération :

- les diatomées, qui vont consommer les trois éléments nutritifs (azote, phosphore et silicium),
- les dinoflagellés, non siliceux, qui consomment uniquement de l'azote et du phosphore
- le phytoplancton de petite taille regroupé sous le terme pico-nanophytoplancton, également non siliceux.

Ces trois groupes permettent de reproduire les successions phytoplanctoniques observées dans le milieu.

Le fait de regrouper de façon arbitraire plusieurs classes algales impose de prendre des caractéristiques assez générales pour chaque groupe. Parmi ces trois grands groupes

phytoplanctoniques, seules les diatomées présentent une vitesse de chute. Les deux autres groupes possèdent des flagelles et nous considérerons qu'ils sont à même de se maintenir au sein de la colonne d'eau. L'intérêt d'insérer une classe de petite taille dans le modèle est de mieux illustrer le système oligotrophique des eaux du large et permet aussi de mieux représenter la consommation et la régénération de l'ammonium après un bloom de microphytoplancton ; en effet deux grandes voies de transfert de la matière assurent une grande part de la production primaire (Legendre et Lefèvre, 1989 ; Dauchez *et al.*, 1996) :

- les cellules de grandes tailles rapidement limitées en sels nutritifs. Ces cellules sont à l'origine du transfert de matière vers les maillons trophiques supérieurs et seront consommées par le mésozooplancton dans le modèle. Elles sont également responsables du flux de matière (via la sédimentation des diatomées) vers les couches profondes.
- les cellules de petites tailles (<20µm) plutôt caractéristiques des milieux pauvres en sels nutritifs. Dans le modèle, ces cellules ont un développement rapide et sont consommées par le microzooplancton, ce qui entraîne un renouvellement rapide de la matière au sein de la colonne d'eau.

Les équations d'évolution locale (c'est à dire en dehors des équations d'advection, dispersion et sédimentation) de ces trois variables comprennent les termes de croissance ($\mathbf{m}_1, \mathbf{m}_2, \mathbf{m}_3$) et les pertes par mortalité (m_1, m_2, m_3) et par broutage :

Evolution des diatomées P1 (µmol/l de N) :

$$\frac{dP1}{dt} = (\mathbf{m}_1 - m_1) \times P1 - b_1 \times Z1 \quad (1)$$

Evolution des dinoflagellés P2 (µmol/l de N) :

$$\frac{dP2}{dt} = (\mathbf{m}_2 - m_2) \times P2 - b_2 \times Z1 \quad (2)$$

Evolution du pico-nanophytoplancton P3 (µmol/l de N) :

$$\frac{dP3}{dt} = (\mathbf{m}_3 - m_3) \times P3 - b_3 \times Z2 \quad (3)$$

Les taux de croissance du phytoplancton, $\mathbf{m}_1, \mathbf{m}_2, \mathbf{m}_3$, sont égaux au produit d'une vitesse spécifique maximale de croissance ramenée à 0°C $\mathbf{m}_1^0, \mathbf{m}_2^0, \mathbf{m}_3^0$, par un terme de limitation (la lumière ou les sels nutritifs suivant la loi de Liebig), et par l'effet de la température.

Soit :

$$m_1 = m_1^0 \times f(T) \times \min(f_N, f_{Si}, f_P, f_{lum})$$

$$m_2 = m_2^0 \times f(T) \times \min(f_N, f_P, f_{lum})$$

$$m_3 = m_3^0 \times f(T) \times \min(f_N, f_P, f_{lum})$$

Description des termes de limitation :

❖ l'influence de la température , $f(T)$:

La température agit sur la croissance et la mortalité, et Eppley (1972) a montré que la vitesse de croissance spécifique augmente exponentiellement avec la température, avec un $Q_{10} = 1,88$. Cela revient à dire que le taux de croissance spécifique (m_i^0) est multiplié par 1,88 tous les 10°C. Même si cette expression peut ne pas être correcte pour les températures élevées, dans l'intervalle observé sur la zone d'étude (10-23°C), les phénomènes d'inhibition aux fortes températures sont négligés.

Dans le modèle, pour les diatomées et le pico-nanophytoplancton, la température agit de façon exponentielle sur la croissance suivant la loi d'Arrhenius, avec un Q_{10} pour le pico-nanophytoplancton légèrement supérieur à celui des diatomées. Cette hypothèse est fondée sur les travaux de Kremer et Nixon (1978) et Andersson *et al.* (1994) ainsi que ceux de Andersen et Nival (1989) et Aksnes et Lie (1990) qui appliquent des lois différentes pour les deux groupes phytoplanctoniques avec une meilleure adaptation des flagellés aux fortes températures. Ce phénomène a aussi été observé par Cloern (1977).

L'effet de la température (T en °C) est donc représenté par la fonction :

$f(T) = \exp(a \times T)$, avec $a=0,052$ pour les diatomées et $a=0,07$ pour le pico-nanophytoplancton.

Pour les dinoflagellés, plusieurs expériences sur différentes espèces ont mis en évidence l'existence d'un optimum de température pour la croissance (Eppley, 1972 ; Nielsen, 1996 ; Grzebyk et Berland, 1996 ; Chang et Carpenter, 1985 ; Morton et Norris, 1990). La formule empirique retenue durant la phase de calibration du modèle confère à ce groupe un optimum

de croissance à 20°C avec un intervalle de croissance compris entre 15 et 25°C. L'effet température suit une loi unimodale et varie entre 0 et 1 (avec $f(T) = 1$ pour $T = 20^\circ\text{C}$). Cette formulation rend la croissance des dinoflagellés très sensible à l'élévation des températures et inhibe leur croissance pour les températures inférieures à 15°C. Elle a permis de reproduire les pics estivaux observés en août et septembre en zone côtière alors qu'avec une loi de Q_{10} classique, les pics se trouvaient décalés en octobre.

Le terme de mortalité du microphytoplancton est fonction de la température suivant la loi d'Arrhénius avec un $Q_{10} = 2$. Etant donné que pour le pico-nanophytoplancton, il est encore plus délicat que pour les deux autres groupes algaux de trouver dans la littérature des mesures correspondant à ce paramètre, nous avons simplifié le taux de mortalité à une constante.

❖ l'influence des sels nutritifs, f_N, f_{Si}, f_P :

La fonction de limitation par le phosphore et la silice est de type Michaelis-Menten :

$$f_s = \frac{S}{K_s + S}$$

S = concentration en phosphore ou en silice

K_s = constante d'affinité du groupe phytoplanctonique vis-à-vis du sel nutritif considéré.

La formulation pour l'absorption de l'azote sous ses deux formes (nitrate et ammonium) implique une inhibition de la consommation du nitrate par l'ammonium (Fasham *et al.*, 1990 ; Goeyens *et al.*, 1995). Ce processus est dû au fait que l'ammonium, contrairement au nitrate, présente l'avantage d'être sous une forme directement utilisable par les cellules phytoplanctoniques. Le phytoplancton absorbe donc l'ammonium de façon passive alors que la prise de nitrate demande de l'énergie pour sa réduction.

Plusieurs modèles incluent un terme de limitation de l'absorption du nitrate par l'ammonium (Goeyens *et al.*, 1995 ; Fasham *et al.*, 1990 ; Fasham, 1995 ; Moloney et Field, 1991 ; O'Neill *et al.*, 1989 ; Hofmann et Ambler, 1988 ; Mc Gillicuddy *et al.*, 1995). Deux types de formulation sont couramment rencontrés :

- Wroblewski (1977) propose comme paramétrisation $f(N) = \frac{N1e^{-\psi N2}}{K^{N1} + N1} + \frac{N2}{K^{N2} + N2}$ avec

la constante ψ ($(\mu\text{molN.l}^{-1})^{-1}$) qui permet d'ajuster l'intensité de l'effet inhibiteur de l'ammonium sur la consommation du nitrate.

- O'Neill *et al.* (1989) proposent un modèle substitutif repris par Fasham (1995). Ce modèle présente l'avantage de ne pas introduire de terme supplémentaire ψ et d'avoir une valeur maximale de 1 quelle que soit la valeur de K_{N1} et K_{N2} ; le rapport K_{N2}/K_{N1} exprime le degré de substitution de l'ammonium par le nitrate :

$$f(N) = \frac{N2 \times K^{N1} + N1 \times K^{N2}}{K^{N1} \times K^{N2} + K^{N2} \times N1 + K^{N1} \times N2}.$$

C'est cette formule qui est utilisée dans le modèle sous la forme

$$f(N) = \frac{N1/K^{N1} + N2/K^{N2}}{1 + N1/K^{N1} + N2/K^{N2}}.$$

Pour les différentes classes phytoplanctoniques on a :

f_{N1}/f_N = fraction du nitrate prélevée par le phytoplancton et f_{N2}/f_N = fraction d'ammonium prélevée par le phytoplancton.

Soit pour une espèce i de phytoplancton :

$$f_i^N = f_i^{N1} + f_i^{N2}$$

$$f_i^{N1} = \frac{N1}{N1 + K^{N1} + N2 \times \frac{K^{N1}}{K^{N2}}} \quad \text{et} \quad f_i^{N2} = \frac{N2}{N2 + K^{N2} + N1 \times \frac{K^{N2}}{K^{N1}}}$$

Les valeurs de K_S sont des caractéristiques importantes pour les cellules vivant dans les milieux limités en sels nutritifs (Eppley *et al.*, 1969). *Syneccochus*, qui est le nanoflagellé majoritairement rencontré dans le Golfe de Gascogne (Lampert, comm. pers.) est connu pour être capable de croître à des concentrations en azote faibles. D'une manière générale, les K_S auront tendance à diminuer avec la taille des cellules alors que les taux de croissance augmentent. Le rapport surface sur volume plus important pour le picophytoplancton confère à ces organismes une bonne adaptation aux faibles concentrations en nutriments et leurs constantes de demi-saturation sont faibles (Andersson *et al.*, 1994).

❖ l'influence de la lumière, f_{lum} :

- pour le microphytoplancton la limitation par la lumière est obtenue par la fonction de

$$\text{Steele} : \iint \left(\frac{I_{z,t}}{I_{opt}} \right) \cdot \exp \left(1 - \frac{I_{z,t}}{I_{opt}} \right) \cdot dz \cdot dt$$

On évalue l'effet limitant moyen de la lumière sur une tranche d'eau $[z_{inf}, z_{sup}]$ en considérant que seuls 50% de la lumière solaire incidente sont disponibles dans la bande 400-700nm (P.A.R.); à une date t donnée et dans la couche comprise entre z_{inf} et z_{sup} :

$$f_{lum} = \frac{1}{z_{inf} - z_{sup}} * \int_{z_{sup}}^{z_{inf}} \frac{I_z/2}{I_{opt}} * \exp\left(1 - \frac{I_z/2}{I_{opt}}\right) dz,$$

Avec :

I_{opt} = intensité lumineuse optimale pour la croissance des algues, ($I_{optdiat}$ pour les diatomées et $I_{optdino}$ pour les dinoflagellés).

$I_{z,t}$ = intensité lumineuse à la profondeur $z = I_{0,t} \cdot \exp(-k_L \cdot z)$.

Avec k_L = coefficient d'extinction lumineuse ; il comprend une composante minérale et une composante chlorophyllienne.

$k_L = k_{NC} + 0.04 * (P1 + P2)^{0.6}$, selon Prieur et Sathyendranath (1981).

k_{NC} = coefficient d'extinction non chlorophyllien = 0,075 (Le Cann, 1979).

- pour le pico-nanoplancton nous avons ramené l'équation générale à une fonction de Michaelis-Menten en supposant que d'une manière générale, il était capable de s'adapter aux faibles intensités lumineuses, sans présenter de photoinhibition. Varela *et al.* (1992) ont également intégré une petite classe de taille de phytoplancton utilisant cette formulation.

Il existe un très grand nombre de classes algales parmi le picophytoplancton et les nanoflagellés ; certaines de ces classes comme les Prasinophytes et les prochlorophycées sont adaptées aux faibles intensités lumineuses et présentent plus de pigments photosynthétiques par unité de masse (Gibb *et al.*, 2001 ; Platt *et al.*, 1983 ; Morris *et al.*, 1981) ; d'autres au contraire sont adaptées aux fortes intensités lumineuses grâce aux pigments photoprotecteurs et sont donc capables de se développer en surface ; c'est le cas par exemple des cyanobactéries. Enfin certaines espèces s'adaptent en fonction des conditions climatiques et sont capables de modifier très rapidement leur pool pigmentaire (Everitt *et al.*, 1990 ; Schluter *et al.*, 2000).

Les termes de broutage par le zooplancton seront décrits dans le paragraphe 2-1-3.

Nom du coefficient	détermination	valeur	unité	source
- pour les diatomées				
m_1^{20}	taux de croissance spécifique à 20°C	2,3	jour ⁻¹	calibration
m_1^{20}	taux de mortalité spécifique à 20°C	0,14	jour ⁻¹	Fasham, 1995
K_l^{N1}	demi-saturation pour le nitrate	2	μmol/l	Andersen et Nival, 1989
K_l^{N2}	demi-saturation pour l'ammonium	1,5	μmol/l	Fisher <i>et al.</i> , 1988
K_l^{N3}	demi-saturation pour la silice	1,0	μmol/l	Aksnes et Lie, 1990
K_l^{N4}	demi-saturation pour le phosphore	0,08	μmol/l	calibration (*)
Iopt ₁	intensité lumineuse optimale	100	W/m ²	Andersen, 1985

- pour les dinoflagellés

m_2^{20}	taux de croissance maximal à 20°C	1,9	jour ⁻¹	calibration
m_2^{20}	taux de mortalité spécifique à 20°C	0,08	jour ⁻¹	Cugier, 1999
K_2^{N1}	demi-saturation pour le nitrate	4,0	μmol/l	Ménesguen <i>et al.</i> , 1995
K_2^{N2}	demi-saturation pour l'ammonium	0,9	μmol/l	calibration
K_2^{N4}	demi-saturation pour le phosphore	0,06	μmol/l	calibration (*)
Iopt ₂	intensité lumineuse optimale	160	W/m ²	calibration

(*) d'après la gamme de variation établie par Thomas et Dodson, 1968

- pour le pico-nanophytoplancton

m_3^{20}	taux de croissance spécifique à 20°C	4,5	jour ⁻¹	calibration
m_3^{20}	taux de mortalité spécifique à 20°C	1,13	jour ⁻¹	Tyrrel et Taylor, 1996
K_3^{N1}	demi-saturation pour le nitrate	0,08	μmol/l	calibration
K_3^{N2}	demi-saturation pour l'ammonium	0,05	μmol/l	calibration (°)
K_3^{N4}	demi-saturation pour le phosphore	0,05	μmol/l	Tyrrel et Taylor, 1996
K _{lum}	demi-saturation pour la lumière	20	W/m ²	calibration

(°) d'après la gamme de variation établie par Caperon et Meyer, 1972

Tableau 2-2 : Liste des paramètres du phytoplancton

2.2.2. Le compartiment inorganique dissous

Les équations d'évolution locale de ces quatre variables comprennent les termes de gain par reminéralisation du compartiment détritique (r_{N2} , r_{N3} , r_{N4}), ainsi que l'excrétion des deux classes de zooplancton pour l'ammonium et le phosphate (e_{z1} , e_{z2}), et les pertes liées à consommation par le phytoplancton (m_1 , m_2 , m_3). Pour le nitrate, le gain est issu de la nitrification de l'ammonium (r_{N1}).

Evolution du nitrate N1 ($\mu\text{mol/l}$ de N) :

$$\frac{dN1}{dt} = -\mathbf{m}_1 \times \frac{f_{N1}^1}{f_N^1} \times P1 - \mathbf{m}_2 \times \frac{f_{N1}^2}{f_N^2} \times P2 - \mathbf{m}_3 \times \frac{f_{N1}^3}{f_N^3} \times P3 + r_{N1} \times N2 \quad (4)$$

Evolution de l'ammonium N2 ($\mu\text{mol/l}$ de N) :

$$\frac{dN2}{dt} = -\mathbf{m}_1 \times \frac{f_{N2}^1}{f_N^1} \times P1 - \mathbf{m}_2 \times \frac{f_{N2}^2}{f_N^2} \times P2 - \mathbf{m}_3 \times \frac{f_{N2}^3}{f_N^3} \times P3 - r_{N1} \times N2 + r_{N2} \times D1 + e_{Z1} \times Z1 + e_{Z2} \times Z2 \quad (5)$$

Evolution de la silice dissoute N3 ($\mu\text{mol/l}$ de Si) :

$$\frac{dN3}{dt} = r_{N3} \times D2 - (\mathbf{m}_1 * P1) * rap_{Si/N} \quad (6)$$

Evolution du phosphate N4 ($\mu\text{mol/l}$ de P) :

$$\frac{dN4}{dt} = -(\mathbf{m}_1 \times P1 + \mathbf{m}_2 \times P2 + \mathbf{m}_3 \times P3) \times rap_{P/N} + r_{N4} \times D3 + (e_{Z1} \times Z1 + e_{Z2} \times Z2) \times rap_{P/N} \quad (7)$$

L'ammonium est oxydé en nitrate par les bactéries nitrifiantes. Dans le modèle ce taux se résume à une simple fonction de la température où $r_{N1} = \min(0,06; 0,02 \times f(T))$; aucune limitation par la lumière n'est prise en compte alors qu'en réalité, les forts éclaircissements inhibent la nitrification (Olson, 1981 ; Wada et Hattori, 1991).

Nom du coefficient	détermination	valeur	unité	source
$rap_{Si/N}$	rapport silice/azote	1,0	mol.mol^{-1}	Brzezinski <i>et al.</i> , 1985
$rap_{P/N}$	rapport phosphore/azote	1/16	mol.mol^{-1}	Redfield <i>et al.</i> , 1963
$rap_{N/Chloro}$	rapport azote/chlorophylle	1,0	mol/gchloro	Antia <i>et al.</i> , 1963

Tableau 2-3 : Liste des rapports entre les éléments

2.2.3. Le zooplancton

Steele et Henderson (1992) ont souligné l'importance du zooplancton dans la simulation des cycles phytoplanctoniques. Sautour *et al.* (1996) ont estimé la part de prédation du mésozooplancton sur le microphytoplancton entre 35 et 68%. Dans le modèle, les principaux facteurs contrôlant les niveaux en chlorophylle sont la mortalité naturelle, la pression exercée par le broutage et les limitations par les sels nutritifs. De plus, l'excrétion du zooplancton, en particulier celle du microzooplancton qui suit un cycle rapide, permet de remettre rapidement de l'ammonium à disposition des cellules phytoplanctoniques dans la colonne d'eau et retarde les flux de matière vers le fond. Ce processus peut d'ailleurs être une source importante d'azote régénéré en zone côtière (La Roche, 1983). Holligan *et al.* (1984) ont montré que tant dans les zones stratifiées que dans les régions frontales de la Manche, l'ammonium provenait majoritairement de l'excrétion du microzooplancton.

Le modèle de zooplancton considéré est issu du modèle de Hoch (1998). A l'image des deux classes de tailles de phytoplancton, deux catégories zooplanctoniques sont retenues :

- le mésozooplancton (Z1) qui broute les diatomées, les dinoflagellés et les microhétérotrophes,
- le microzooplancton (Z2) qui réunit les hétérotrophes inférieurs à 200µm et qui ingère les cellules phytoplanctoniques de petite taille (pico-nanophytoplancton) et du matériel détritique particulaire. Le broutage du matériel détritique par le microzooplancton schématise les relations spatiales au niveau du réseau microbien. Il représente le broutage des bactéries, associées aux particules détritiques, par les protozoaires.

Les taux de broutage sont basés sur la fonction d'Ivlev pour le mésozooplancton et sur l'hyperbole de Michaëlis-Menten pour le microzooplancton.

Les équations d'évolution locale de ces quatre variables comprennent les termes de gain par broutage (μ_{Z1} , μ_{Z2}) et les pertes par excrétion (e_{Z1} , e_{Z2}) et par mortalité (m_{Z1} , m_{Z2}).

Evolution du mésozooplancton Z1 ($\mu\text{mol/l de N}$) :

$$\frac{dZ1}{dt} = (m_{Z1} - e_{Z1} - m_{Z1}) \times Z1 \quad (8)$$

Evolution du microzooplancton Z2 ($\mu\text{mol/l de N}$) :

$$\frac{dZ2}{dt} = (m_{Z2} - e_{Z2} - m_{Z2}) \times Z2 - b_4 \times Z1 \quad (9)$$

Les taux de broutage du zooplancton, μ_{Z1} et μ_{Z2} , correspondent au produit d'un taux maximum de croissance (m_z^0), d'un terme de limitation par la disponibilité en nourriture $f(P)$ et d'un terme de rendement correspondant à la partie réellement assimilée par le zooplancton (δ). e_{Z1} et e_{Z2} représentent les taux d'excrétion.

❖ Pour le mésozooplancton :

Ce qui est mangé est représenté par les termes suivants :

Si $P \leq P_0$, $m_{Z1} = m_{Z1}^0 \times f(P) \times d_{Z1}$

Si $P > P_0$, $m_{Z1} = 0$

Avec

- P_0 : le seuil d'échappement à la prédation
- m_{Z1}^0 : le taux maximum de croissance ramené à 0°C
- $f(P) = 1 - \exp(-k \times (P - P_0))$: le terme de limitation du broutage où P correspond à la disponibilité en ressources, et $P = p_1 \times P1 + p_2 \times P2 + p_3 \times Z2$. p_1 , p_2 et p_3 sont respectivement, les coefficients de préférence pour les diatomées, les dinoflagellés et le microzooplancton.
- $d_{Z1} = 0,3 \times (3 - 0,67 \times r_{Z1})$ est le coefficient d'assimilation. D'après Hofmann et Ambler (1988), le taux d'assimilation dépend de la ration ingérée, et il est d'autant plus fort que cette ration est faible ; il varie entre 0,7 et 0,9 selon l'efficacité de broutage $r_{Z1} = \frac{m_{Z1}}{m_{Z1}^0}$.

Les termes puits sont :

- $e_{Z1} = f(T) \times e_{Z1}^0 \times r_{Z1}$ est le taux d'excrétion. Ce taux varie également avec la ration ingérée.
- $m_{Z1} = f(T) \times m_{Z1}^0$ est le taux de mortalité du mésozooplancton, et $f(T)$ suit une loi de $Q_{10}=2$.

Dans le paragraphe précédent, on a introduit les termes de broutage correspondant à la fraction de chaque espèce phytoplanctonique prélevée le zooplancton. Les termes correspondent aux fractions de biomasse de chaque proie broutée par le mésozooplancton sont définis de la façon suivante :

- pour les diatomées : $b_1 = v_{z1} * p_1 \times P1$ (la partie siliceuse n'est pas assimilée par le zooplancton)
- pour les dinoflagellés : $b_2 = v_{z1} * p_2 \times P2$
- pour le microzooplancton : $b_4 = v_{z1} * p_3 \times Z2$, avec $v_{z1} = \frac{m_{z1}}{P}$ correspondant au volume exploré par unité de temps et de proie et $m_{z1} = b_1 + b_2 + b_4$.

❖ Pour le microzooplancton

$$m_{z2} = m_{z2}^0 \times f(P) \times d_{z2}$$

- m_{z2}^0 est le taux maximum de croissance ramené à 0°C
- $f(P) = \frac{P}{P + K_P}$ est le terme de limitation du broutage où $P = p_4 \times P3 + p_5 \times D1$ est la disponibilité en ressource ; p_4 et p_5 sont respectivement, les coefficients de préférence pour le pico-nanoplancton et le matériel détritique.
- $d_{z2} = 0,3 \times (3 - 0,67 \times r_{z2})$ est le coefficient d'assimilation qui varie selon l'efficacité de broutage : $r_{z2} = \frac{m_{z2}}{m_{z2}^0}$

Les termes puits sont :

- $e_{z2} = f(T) \times e_{z2}^0 \times r_{z2}$
- $m_{z2} = f(T) \times m_{z2}^0$ est le taux de mortalité du microzooplancton, et $f(T)$ suit une loi de $Q_{10}=2$.

Les termes de broutage du microzooplancton sur leurs différentes proies sont :

- pour le matériel détritique : $b_5 = v_{z2} * p_5 \times D1$ est la fraction du matériel détritique broutée par le microzooplancton.
- pour le pico-nanophytoplancton : $b_3 = v_{z2} * p_4 \times P3$ est la fraction du pico-nanophytoplancton broutée par le microzooplancton, avec $v_{z2} = \frac{m_{z2}}{P}$.

Nom du coefficient	détermination	valeur	unité	source
- pour le mésozooplancton				
m_{Z1}^{20}	taux de croissance spécifique ramené à 20°C	1,2	jour ⁻¹	Hoch, 1998
m_{Z1}^{20}	taux de mortalité spécifique ramené à 20°C	0,4	jour ⁻¹	Hoch, 1998
e_{Z1}^{20}	taux d'excrétion spécifique ramené à 20°C	0,12	jour ⁻¹	Hoch, 1998
k	coefficient d'Ivlev	0,4	($\mu\text{mol/l}$) ⁻¹	Chen <i>et al.</i> , 1997
P ₀	seuil d'échappement à la prédation	0,5	$\mu\text{mol/l}$	Hoch, 1998
P ₁	coeff de préférence pour les diatomées	1	s.u.	Hoch, 1998
P ₂	coeff de préférence pour les dinoflagellés	0,1	s.u.	Hoch, 1998
P ₃	coeff de préférence pour le microzoo	0,7	s.u.	Hoch, 1998
- pour le microzooplancton				
m_{Z2}^{20}	taux de croissance spécifique ramené à 20°C	3,2	jour ⁻¹	calibration
m_{Z2}^{20}	taux de mortalité spécifique ramené à 20°C	0,2	jour ⁻¹	Hoch, 1998
e_{Z2}^{20}	taux d'excrétion spécifique ramené à 20°C	2	jour ⁻¹	Hoch, 1998
K _p	coefficient de demi-saturation	1,5	$\mu\text{mol/l}$	Hoch, 1998
P ₄	coeff de préférence pour le pico-nano	0,08	s.u.	Hoch, 1998
P ₅	coeff de préférence pour la MOD	100	s.u.	Hoch, 1998

Tableau 2-4 : Liste des paramètres du zooplancton

2.2.4. Le compartiment organique détritique

Le matériel détritique est alimenté par les individus phytoplanctoniques et zooplanctoniques morts et les pelotes fécales issues de l'égestion du zooplancton correspondant au terme $(1-d_z) \times m_z \times Z$. Les pertes sont issues de la reminéralisation du matériel détritique en matière inorganique dissoute et du broutage par le microzooplancton.

Evolution de l'azote détritique D1 ($\mu\text{mol/l}$ de N) :

$$\begin{aligned} \frac{dD1}{dt} = & m_1 \times P1 + m_2 \times P2 + m_3 \times P3 - r_{N2} \times D1 + (1-d_{Z1}) \times m_{Z1} \times Z1 \\ & + (1-d_{Z2}) \times m_{Z2} \times Z2 + m_{Z1} \times Z1 + m_{Z2} \times Z2 - b_5 \times Z2 \end{aligned} \quad (10)$$

Evolution de la silice détritique D2 ($\mu\text{mol/l}$ de Si) :

$$\frac{dD2}{dt} = rap_{Si/N} \times (m_1 \times P1) - r_{N3} \times D2 + rap_{Si/N} \times b_1 \times Z1 \quad (11)$$

Evolution du phosphore détritique D3 ($\mu\text{mol/l}$ de P) :

$$\frac{dD3}{dt} = rap_{P/N} \times (m_1 \times P1 + m_2 \times P2 + m_3 \times P3) - r_{N4} \times D3 + rap_{P/N} \times \left(\begin{array}{l} (1-d_{Z1}) \times m_{Z1} \times Z1 + (1-d_{Z2}) \times m_{Z2} \times Z2 + m_{Z1} \times Z1 + m_{Z2} \\ \times Z2 - b_5 \times Z2 \end{array} \right) \quad (12)$$

Les coefficients de reminéralisation, r_{N2} , r_{N3} et r_{N4} , sont le produit d'un taux de reminéralisation ramené à 0°C et d'une fonction de la température suivant une loi de $Q_{10}=2$.

Nom du coefficient	détermination	valeur	unité	source
r_{N2}	taux de reminéralisation spécifique de l'azote détritique	0,075	jour ⁻¹	calibration
r_{N3}	taux de reminéralisation spécifique du silicium détritique	0,09	jour ⁻¹	calibration
r_{N4}	taux de reminéralisation spécifique du phosphore détritique	0,15	jour ⁻¹	calibration

Tableau 2-5 : Liste des paramètres du matériel détritique

2.2.5. La prise en compte du compartiment benthique

Le matériel particulaire, qui sédimente dans la colonne d'eau, arrive à l'interface eau-sédiment. Cette matière organique est soumise aux processus biologiques (minéralisation et consommation par les macrophages) et physiques (transport par les courants ou accumulation dans le sédiment). L'eau interstitielle du sédiment contient les éléments dissous provenant des processus de reminéralisation de la matière organique et/ou des processus de diffusion à l'interface eau-sédiment.

Dans le modèle, un compartiment benthique très schématique a été introduit ; il permet de simuler le stockage d'une partie du matériel détritique et de reproduire un réapprovisionnement différé de la colonne d'eau en éléments nutritifs. La non prise en compte de ce compartiment entraîne un surplus de sels nutritifs dans la colonne d'eau pour les mailles de faible profondeur.

Ce compartiment est simulé en tant que couche supplémentaire pour chaque maille ; son épaisseur est fixée à 10 cm, en considérant que seule cette épaisseur peut entretenir des échanges avec la colonne d'eau. L'azote inorganique dissous dans le benthos n'est représenté que par l'ammonium qui est la forme majeure de l'azote dans l'eau interstitielle (Chapelle *et al.*, 2000).

Les processus d'échange pris en compte dans le modèle entre l'eau et le sédiment sont :

- la remise en suspension sous l'action des courants de marée sur le fond (modèle de Hoch, 1995),
- la diffusion moléculaire suivant le gradient de concentration entre le compartiment benthique et la couche d'eau de fond. L'effet de la diffusion est décrit par la seconde loi de Fick (Libes, 1993) : $\frac{\partial C}{\partial t} = D_z \times \frac{\partial^2 C}{\partial z^2}$, où D_z est le coefficient de diffusion vertical.
- la bioturbation, qui correspond au brassage des premiers centimètres du sédiment par les organismes benthiques, influence les conditions d'échange entre la phase solide et la phase dissoute dans le sédiment (Svensson *et al.*, 2000), et entraîne un enrichissement de la colonne d'eau en sels nutritifs. Cet effet n'est pas négligeable ; d'après Holdren et Armstrong (1980), l'effet de la bioturbation est plus important que celui de la température et du pH sur la libération du phosphore sédimentaire. Mais il est très délicat à modéliser ; il dépend notamment de la nature du sédiment, et de l'abondance et du type de faune benthique. L'effet de la bioturbation est intégré au niveau du taux de reminéralisation ($remin_i$).

Evolution de l'azote détritique benthique BP1 ($\mu\text{mol/l}$ de N) :

$$\frac{dBP1}{dt} = -(trel + r_{BP4}) \times BP1 \times ic(k) \quad (13)$$

Evolution du silicium détritique benthique BP2 ($\mu\text{mol/l}$ de Si) :

$$\frac{dBP2}{dt} = -(trel + r_{BP5}) \times BP2 \times ic(k) \quad (14)$$

Evolution du phosphore détritique benthique BP3 ($\mu\text{mol/l}$ de P) :

$$\frac{dBP3}{dt} = -(trel + r_{BP6}) \times BP3 \times ic(k) \quad (15)$$

Evolution de l'ammonium benthique BP4 ($\mu\text{mol/l}$ de N) :

$$\frac{dBP4}{dt} = r_{BP4} \times BP1 \times ic(k) \quad (16)$$

Evolution du silicate dissous benthique BP5 ($\mu\text{mol/l}$ de Si) :

$$\frac{dBP5}{dt} = r_{BP5} \times BP2 \times ic(k) \quad (17)$$

Evolution du phosphate dissous benthique BP6 (μ moles de P/l) :

$$\frac{dBP6}{dt} = r_{BP6} \times BP3 \times ic(k) \quad (18)$$

$ic(k)$ est l'indice de couche qui vaut 1 pour la couche de fond et 0 pour les autres couches.

$trel = a \times (u_c)^2$ est la tension relative de frottement sur le fond, a étant une constante de calibration.

$$u_c = \sqrt{c_d \times (u^2 + v^2)} \text{ est la vitesse de frottement sur le fond, où } c_d = \left(\frac{C_k}{\log\left(\frac{z}{z_0}\right)} \right)^2 \text{ est le}$$

coefficient de frottement ; C_k est la constante de Karman fixée à 0,4 ; z est la hauteur du premier point de calcul au dessus du fond et z_0 est la rugosité du fond = 7.10^{-3} m.

La quantité de matériel détritique remis en suspension ($trel \times BP$) alimente le compartiment détritique de la maille de la colonne d'eau située juste au dessus du fond.

Pour des raisons de stabilité, les échanges par diffusion entre le compartiment benthique dissous et le compartiment pélagique dissous sont résolus de façon implicite dans les couches de fond de chaque maille. Cette méthode permet de ne pas diminuer le pas de temps de calcul, surtout par petits fonds.

Les échanges par diffusion sont calculés de la façon suivante :

- Pour l'ammonium :

$$\frac{dN2}{dt} = Ndiffus \times \frac{1}{h}$$

$$\frac{dBP4}{dt} = -Ndiffus \times \frac{1}{h_{sed}}$$

Avec $Ndiffus = Dz \times \frac{1}{d} \times (BP4 - N2)$, d étant la distance entre le point de calcul de la couche de fond et la mi-profondeur du sédiment.

- Pour le silicate dissous :

$$\frac{dN3}{dt} = Sidiffus \times \frac{1}{h}$$

$$\frac{dBP5}{dt} = -Sidiffus \times \frac{1}{h_{sed}}$$

$$\text{Avec } Sidiffus = D_z \times \frac{1}{d} \times (BP5 - N3)$$

- Pour le phosphate :

$$\frac{dN4}{dt} = Pdiffus \times \frac{1}{h}$$

$$\frac{dBP6}{dt} = -Pdiffus \times \frac{1}{h_{sed}}$$

$$\text{Avec } Pdiffus = D_z \times \frac{1}{d} \times (BP4 - N4)$$

Nom du coefficient	détermination	valeur	unité	source
r_{BP4}	taux de reminéralisation spécifique de l'azote détritique	0,075	jour ⁻¹	calibration
r_{BP5}	taux de dissolution spécifique du silicium détritique	0,09	jour ⁻¹	calibration
r_{BP6}	taux de reminéralisation spécifique du phosphore détritique	0,15	jour ⁻¹	calibration
D_z	coefficient de diffusion verticale	$1,5 \cdot 10^{-9}$	m ² .s ⁻¹	Mann et Lazier, 1996
a	constante de calibration du relargage	30	j ⁻¹ .s ⁻² .m ⁻²	calibration

Tableau 2-5 : Liste des paramètres du compartiment benthique

2.3. Modèle spécifique de *Gymnodinium mikimotoi*

2.3.1. Le taux de croissance

La croissance de *Gymnodinium* est représentée comme le produit d'une fonction température f(T), par un terme de limitation par les sels nutritifs f(N) et un terme de limitation par la lumière f(IL).

$$\mu = f(T) * f(IL) * f(N).$$

❖ Effet de la température

Les maximums de croissance dans la littérature varient très largement, entre 0,06 et 1,2 j⁻¹. Le maximum de 1,2 j⁻¹ a été mesuré par Yamaguchi et Honjo (1989) en conditions optimales de culture. Nielsen (1992) trouve quant à lui un maximum de croissance de 0,4j⁻¹ pour un éclaircissement optimal de 150µmol.m⁻² s⁻¹. Le minimum (0,06j⁻¹) mesuré par Dixon et Holligan (1989) pour des populations naturelles in situ au niveau du front de Ouessant correspond sans doute à une population en phase sénescence. Videau, qui a également évalué un taux de croissance in situ sur le front de Ouessant, l'estime à 0,15 j⁻¹. En Suède, Brockmann (1985) mesure un taux de croissance in situ de 0,3 j⁻¹.

L'influence de la température sur la croissance est représentée par une fonction polynomiale de degré 3. Les coefficients de cette fonction sont issus de la calibration et ont été ajustés afin de suivre au mieux les résultats rassemblés dans la littérature. Le taux de croissance utilisé dans le modèle varie, sous l'effet de la température, entre 0,05 et 0,65 j⁻¹. Le maximum se situe à 16°C, conformément aux travaux de Videau (1989) qui situait ce maximum entre 15 et 20°C. Toujours selon les travaux de Videau (1989) la croissance est inférieure à 0,1 j⁻¹ pour les températures inférieures à 12°C. Le taux de croissance décroît au delà de l'optimum et est égal à 0,3 j⁻¹ à 20°C ; Videau (1989) avait en effet mesuré un taux de 0.28 j⁻¹ à 20°C avec la souche originaire de la rade de Brest ; le taux de croissance devient très faible pour des températures supérieures à 23°C (Gentien et Youenou, 1998, non publié).

❖ Effet des sels nutritifs

On suppose que la limitation par les sels nutritifs suit la loi de Michaëlis Menten. La croissance est limitée conjointement par l'ammonium, le nitrate et le phosphore. Comme pour les classes phytoplanctoniques décrites précédemment (cf. paragraphe II-2-1) l'absorption du nitrate diminue lorsque la concentration en ammonium augmente. L'effet limitant de l'azote suit la même formulation que pour les autres groupes algaux:

$$f(N) = \frac{N1}{N1 + K^{N1} + \frac{K^{N1}}{K^{N2}} \times N2} + \frac{N2_4}{N2 + K^{N2} + \frac{K^{N2}}{K^{N1}} \times N1}$$

$$f(P) = \frac{N4}{N4 + K^{N4}}$$

N1, N2 et N4 représentent les concentrations en nitrate, en ammonium et en phosphate et K^{N1} , K^{N2} et K^{N3} les constantes de demi-saturation pour l'absorption.

$$KNO3 = 5 \mu\text{mol.l}^{-1}$$

$$KNH4 = 0,01 \mu\text{mol.l}^{-1}$$

$$KPO4 = 0,05 \mu\text{mol.l}^{-1}$$

Afin de prendre en compte le fait que *Gymnodinium mikimotoi* survient après la floraison printanière de diverses espèces de diatomées quand le milieu est appauvri en éléments nutritifs (Holligan et Harbour, 1977) et afin de simuler une nutrition essentiellement basée sur l'ammonium, telle que constatée par Le Corre *et al.* (1993), la constante d'affinité de *Gymnodinium* pour l'ammonium est très faible, comparativement à celle du nitrate; ceci permet de schématiser la capacité qu'a cette espèce de croître dans les environnements pauvres en azote. Les constantes ont été choisies pour garder une cohérence dans la formulation du modèle, mais elles sont telles que le nitrate ne participe à la croissance que de façon marginale. De même la constante d'affinité pour le phosphore, même faible, permet d'intégrer une éventuelle limitation de *Gymnodinium* au large, où les concentrations en phosphore peuvent être très basses.

❖ Effet de la lumière

Les expérimentations réalisées à l'aide des cultures ont mis en évidence un ralentissement significatif de la croissance à partir de $30 \mu \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; par contre aucune photoinhibition n'est prise en compte et la littérature montre que cette hypothèse est sujette à controverse.

L'effet lumière varie entre 0 et 1 selon la loi de Michaëlis Menten :

$$f(I_L) = \frac{I}{I + K_I}$$

D'après les cultures (cf. paragraphe 2.3.1), $K_I = 4,8 \mu\text{molm}^{-2}.\text{s}^{-1}$ soit $1,15 \text{ W.m}^{-2}$ conformément aux unités utilisées dans le modèle.

2.3.2. La mortalité

Le modèle classique présenté précédemment introduit des facteurs de ralentissement de la croissance tel que le grazing mais aussi un facteur de mortalité naturelle. Le taux de mortalité utilisé ici est proportionnel à la densité cellulaire et fonction de la turbulence. Ceci est principalement lié à la physiologie de l'espèce qui supporte très mal les milieux turbulents. En présence d'un fort mélange, la fréquence de collision entre les cellules augmente et l'excrétion d'un mucus en réponse au stress provoque l'agglutination de ces cellules. (cf. P. Gentien, comm. pers.). Ce mucus est composé de polysaccharides et d'exotoxines lipidiques.

❖ Présentation du modèle de turbulence

Afin d'intégrer la turbulence dans le processus de mortalité, il convient de rappeler certaines de ses caractéristiques.

La turbulence est créée par le cisaillement vertical de courant $\frac{\partial u}{\partial z}$ qui est important dans les couches limites, c'est-à-dire en surface et au fond. La turbulence est donc principalement générée par la tension du vent sur la surface de l'eau, et par la tension du frottement créée par le courant de marée sur le fond. Mais elle peut être générée par d'autres phénomènes baroclines tels que la circulation estuarienne ou les ondes internes.

L'énergie cinétique turbulente se propage verticalement au travers d'une cascade de tourbillons de taille et de vitesse décroissante jusqu'à l'échelle de dissipation qui correspond à l'échelle de Kolmogorov, taille du plus petit tourbillon après lequel le milieu devient trop visqueux.

❖ Interactions avec la biologie et application au taux de mortalité

Les forçages physiques (advection, upwellings, diffusion turbulente) ne se limitent pas à la structuration à méso-échelle de l'écosystème mais ils interviennent à des échelles de temps et d'espace plus fine. Ainsi, les processus turbulents à petite échelle peuvent affecter les processus biologiques de façon directe ou indirecte : effets sur la consommation des sels nutritifs, perturbation mécanique pouvant entraîner une rupture des cellules, modification du comportement migratoire (Estrada et Berdalet, 1998). Lazier et Mann (1989) ont montré que, pour les organismes inférieurs à 100 μ m de diamètre, un milieu très turbulent n'a pas d'effet sur la diffusion des sels nutritifs au travers de la paroi des cellules. Ces auteurs considèrent

qu'en pratique, en mer, l'échelle de Kolmogorov varie entre 1 et 6 mm. Berdalet et Estrada (1993) ont par contre mis en évidence un effet inhibiteur de la turbulence sur le taux de croissance de quelques espèces de dinoflagellés (altération du processus de division, altération du comportement migratoire). Cet effet varie selon les espèces et Thomas et Gibson (1990) ont mis en évidence que l'inhibition de la croissance de *Gonyaulax polyedra*, sous l'effet de la turbulence, survient pour des contraintes de cisaillement d'un ordre de grandeur comparable à celui de la contrainte engendrée par les vents faibles. Les vents forts inhiberaient alors totalement les marées rouges.

L'un des premiers modèles sur les interactions entre la turbulence à petite échelle et la biologie a été réalisé par Rothshild et Osborn (1988).

Sur *Gymnodinium mikimotoi*, aucune étude de relation avec la turbulence n'a été réalisée jusqu'à présent. Il faut toutefois signaler qu'un système expérimental ne pourrait pas prendre en compte le facteur d'intermittence qui existe dans l'océan et qui est très mal qualifié *in-situ*. L'impact de la turbulence sur la physiologie de l'espèce, appliqué dans le modèle, ne prend donc en compte qu'un effet hypothétique sur la mortalité.

La mortalité m s'exprime donc de la façon suivante :

$$m = K \times c^2 \times a \times m_0 \times 86400$$

La formulation du taux de mortalité selon les collisions entre les cellules (Gentien, comm. pers.) est dérivée de la formulation du noyau de collisions de particules en milieu marin décrit par Jackson (1990). Trois mécanismes sont utilisés pour décrire les collisions de particules en milieux aquatiques : $K = K_B + K_{SH} + K_{sed}$.

- le mouvement Brownien (K_B) qui correspond au mouvement aléatoire des particules les unes par rapport aux autres. Le déplacement des cellules de *Gymnodinium* (de l'ordre de 200 μ m/s) peut se traiter comme un mouvement brownien. Mais en réalité, les cellules ne rentrent pas en collision d'elles mêmes (sinon les cultures en ballon ne seraient pas viables); elles possèdent donc un dispositif d'évitement qui nous amène à négliger ce mécanisme dans cette étude.
- le mécanisme de collision (K_{SH}) lié au cisaillement où deux particules transportées par le fluide peuvent se rencontrer à cause des différences de vitesse dans le fluide.
- la sédimentation différentielle (K_{sed}) qui correspond au fait que les particules les plus grandes sédimentent rapidement et peuvent entrer en collision avec les particules de taille inférieure qui sédimentent moins vite. Ce mécanisme peut s'adapter aux amas de cellules

qui, dans leur chute, peuvent entraîner d'autres cellules ; mais ce mécanisme n'est pas retenu ici car la collision entraîne une lyse des cellules qui produit des colloïdes dont le taux de sédimentation est nul.

Seule la probabilité de collision entre les cellules en fonction du cisaillement est retenue ici. Le mouvement turbulent est caractérisé par son taux de dissipation (ϵ en $m^2.s^{-3}$) et par la viscosité cinématique du fluide (ν en $m^2.s$). La contrainte de cisaillement utilisée dans le modèle, et formulée par Houm et Lueck (1985) est égale à la racine carrée du rapport entre le taux de dissipation et la viscosité cinématique : $g = \sqrt{\frac{\epsilon}{7,5\nu}}$ où g est exprimé en s^{-1} .

$$K_{SH} = g.$$

Les différents paramètres du taux de mortalité sont donc les suivants :

g (s^{-1}) représente la contrainte de cisaillement dont le calcul a été décrit précédemment.

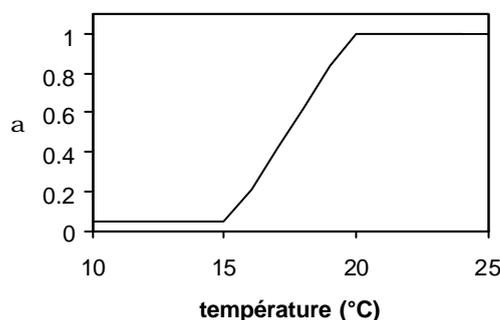
m_0 ($c.l^{-1}$)⁻¹ est un coefficient de mortalité qui a été fixé à $3,18.10^{-9}$ lors de la calibration. Le taux de mortalité est donc multiplié par une constante égale au produit $86400 * m_0$; cette constante permet d'exprimer le taux de mortalité en j^{-1} et de le calibrer.

Le terme c^2 représente le taux de rencontre entre les cellules ($(cell.l^{-1})^2$).

a (s.u.) représente le coefficient de collage. C'est la probabilité pour que deux cellules qui entrent en collision restent ensemble le temps nécessaire à leur lyse ou à leur sédimentation sous l'effet de l'excrétion de mucus. Cette probabilité illustre un processus physiologique des algues dépendant de la température. Jenkinson et Arzul (1999) ont ainsi mis en évidence l'augmentation des sécrétions de polysaccharides et donc de la viscosité de l'eau avec l'augmentation des températures des cultures de 15 à 20°C. Dans notre étude nous avons imposé deux seuils ; l'un à 20°C, température pour laquelle la probabilité pour deux cellules de rester agglutinées vaut α_{max} et l'autre à 15°C, où $\alpha = \alpha_{min}$. Cette probabilité varie ensuite linéairement entre α_{min} et α_{max} . Ce paramètre fait varier le taux de mortalité en fonction de la température.

$$\alpha_{min} = 0,05 \text{ (calibration)}$$

$$\alpha_{max} = 1$$



La prise en compte de ce processus nécessiterait des études expérimentales complémentaires car le paramètre α joue un rôle important dans la calibration.

Aucun terme de broutage n'est pris en compte car des observations réalisées par Gentien (1998) ont montré que le broutage par les copépodes sur *Gymnodinium* n'est pas efficace or les copépodes représentent 70 à 95% de la biomasse zooplanctonique.

2.3.3. Facteur de conversion

Un facteur de conversion moyen, entre le nombre de cellules par litre et la concentration en chlorophylle, a été calculé à partir des concentrations en chlorophylle mesurées lors des cultures (cf. chapitre IV), au cours et en fin de phase exponentielle. La formulation utilisée pour la mortalité nécessite d'exprimer les concentrations en *Gymnodinium* en densité cellulaire. Ce facteur est une approximation car en réalité la quantité de chlorophylle par cellule n'est pas constante ; mais dans un premier temps, il a été choisi constant.

$$1\mu\text{g}.\Gamma^1 \text{ chl } a = 100000 \text{ cellules}.\Gamma^1.$$

Si l'on tient compte du résultat de Partensky (1989) qui avait mesuré, pour cette espèce, 2,912pg de chlorophylle *a* par unité de volume ($1000\mu\text{m}^3$) ce taux de conversion correspond à diamètre moyen des cellules de $19\mu\text{m}$, ce qui est un diamètre réaliste.

2.3.4. Résolution numérique

Afin d'éviter les dérives numériques liées à la présence du terme c^2 , nous avons intégré l'équation de manière semi-implicite en résolvant l'équation suivante :

$$\frac{C_2 - C_1}{\Delta t} = m \times \left(\frac{C_2 + C_1}{2} \right) - m \times C_1 \times C_2$$

avec C_1 , la concentration au temps t , et C_2 la concentration au temps $t+1$.

2.3.5. Schéma d'intégration

Les deux schémas suivants (figure 2-13 et 2-14) résument les processus impliqués lors de l'insertion de *Gymnodinium* dans le modèle et les relations entre ceux-ci.

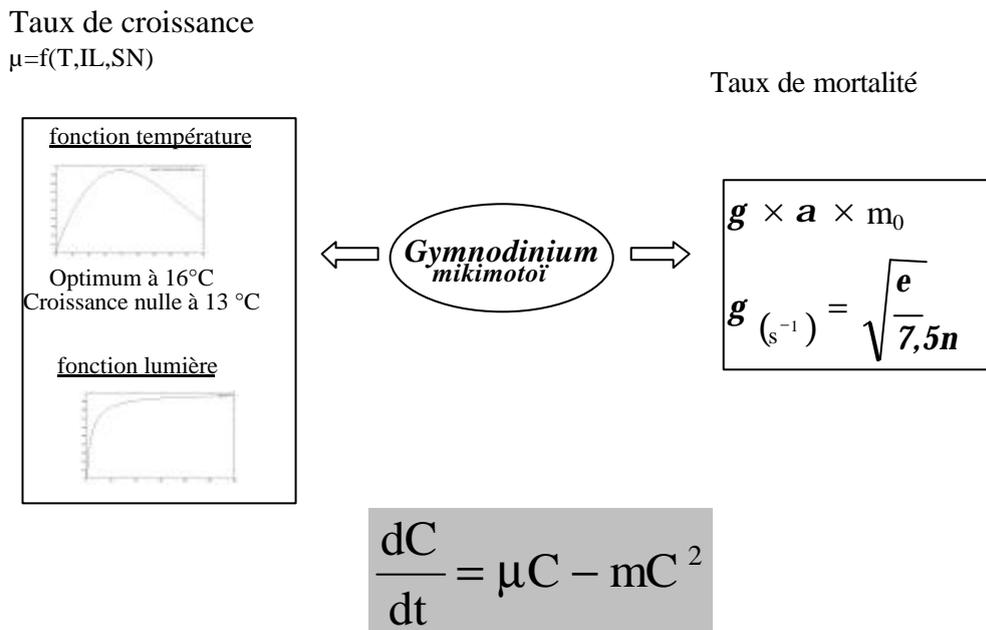


Figure 2-7: Schéma du modèle de *Gymnodinium*

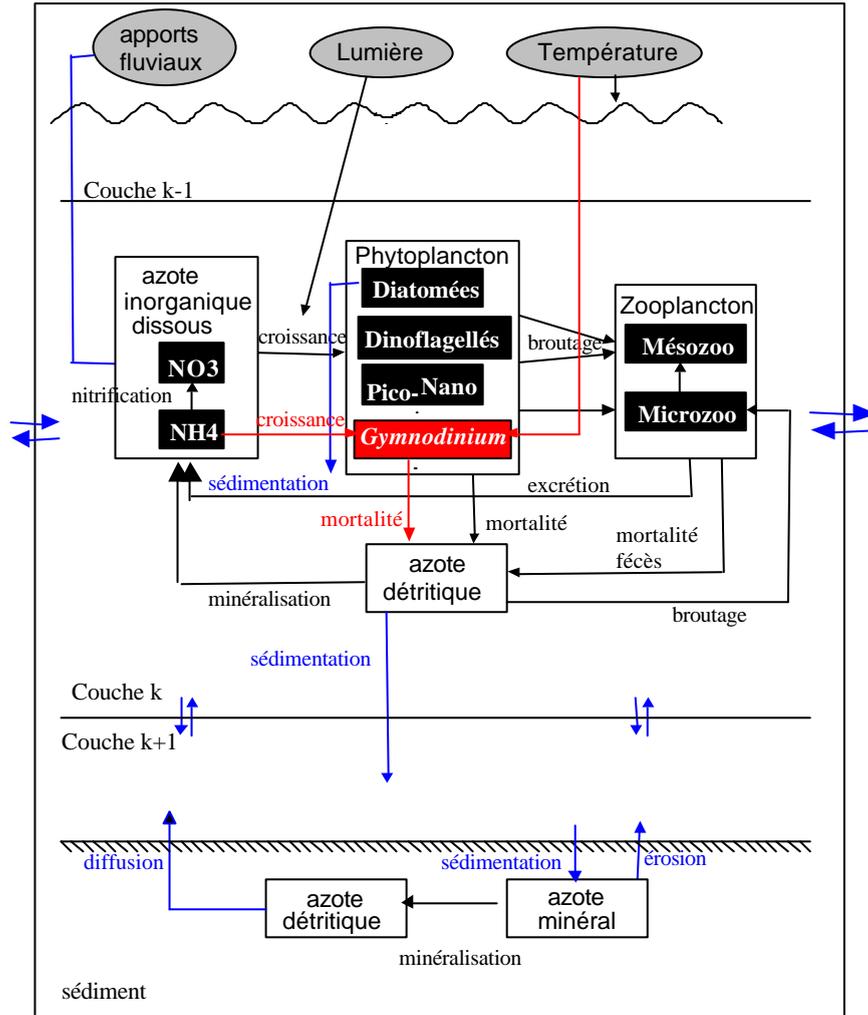


Figure 2-8 : Schéma du cycle de l'azote incluant *Gymnodinium mikimotoï*.

2.4. Le couplage avec le modèle hydrodynamique et le pas de temps du calcul

A l'équation générale d'évolution spatio-temporelle d'un constituant C, s'ajoutent des termes source et puits correspondant aux processus biologiques.

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial F_x}{\partial x} + \frac{\partial F_y}{\partial y} + \frac{\partial H(w_c - K_z \frac{\partial C}{\partial \sigma})}{\partial \sigma} = [\text{source} - \text{puits}]$$

$$F_x = H(uC - K_x \frac{\mathcal{I}C}{\mathcal{I}x}), \text{ flux horizontal en x}$$

$$F_y = H(vC - K_y \frac{\mathcal{I}C}{\mathcal{I}y}), \text{ flux horizontal en y}$$

Pour le phytoplancton, les processus considérés sont la croissance (source) et la mortalité (puits).

Pour les variables biologiques particulières on traite dans un deuxième temps la sédimentation, en résolvant l'équation $\frac{\partial HC}{\partial t} + \frac{\partial Hw_{chute}}{\partial s} = 0$.

Les transferts de matière par sédimentation représentent des flux linéaires unidirectionnels et l'équation est résolue de façon explicite avec une méthode décentrée amont.

❖ la sédimentation des diatomées

La vitesse de sédimentation des diatomées dépend de leur état nutritionnel car il a été observé que leur sédimentation augmentait lorsque les concentrations en sels nutritifs diminuaient (Eppley *et al.*, 1967 ; Videau 1996). Le taux de sédimentation est donc relié de façon empirique à l'effet le plus limitant parmi les sels nutritifs (effetSN) (Ménèsquen *et al.*, 1995) :

$w = w_{min} * (effetSN)^2 + w_{max} (1 - (effetSN)^2)$, avec w_{min} la vitesse de chute minimale du phytoplancton et w_{max} la vitesse de chute maximale.

$$w_{max} = 1,8 \text{ m/j} \quad (\text{Andersen et Nival, 1989})$$

$$w_{min} = 0,5 \text{ m/j} \quad (\text{Andersen et Nival, 1989})$$

❖ la sédimentation du matériel détritique

Les vitesses de sédimentation varient énormément selon l'origine du matériel détritique. La vitesse de chute du phytoplancton mort est comprise en moyenne entre 1,5 et 8 m.j^{-1} (Andersen et Nival, 1988 ; Fortier *et al.*, 1994) alors que les vitesses de chute des pelotes fécales varient entre 36 m.j^{-1} (Smayda, 1970) et 220 m.j^{-1} (Honjo et Roman, 1978) ; les vitesses de chute des carcasses zooplanctoniques sont de l'ordre de 120 m.j^{-1} (Andersen *et al.*, 1987). Afin de minimiser les erreurs en ne prenant qu'une vitesse de chute globale pour l'ensemble du matériel détritique, il a été choisi de la calculer proportionnellement au stock de matériel détritique phytoplanctonique (Q_{phyto}) et zooplanctonique (Q_{zoo}).

$$r = \frac{Q_{phyto}}{Q_{zoo}} = \frac{m_{diat} \times P1 + m_{dino} \times P2 + m_{nano} \times P3}{((1 - d_m) \times m_{mz} + m_{mz}) \times Z1 + ((1 - d_m) \times m_{mz} + m_{mz}) \times Z2}$$

La vitesse de chute du matériel détritique est égale à $w_{\text{det}} = w_{\text{zoo}} \times \frac{1}{r+1} + w_{\text{phyto}} \times \left(1 - \frac{1}{r+1}\right)$,

avec w_{zoo} = vitesse de chute du matériel détritique zooplanctonique et w_{phyto} = vitesse de chute du matériel détritique phytoplanctonique.

w_{zoo} a été calibrée à 200 m.j^{-1}

La vitesse de chute w_{phyto} suit la loi de Stokes qui conduit à une sédimentation différentielle fonction du gradient de densité : plus l'eau est dense, plus la vitesse de sédimentation diminue ; la chute du matériel est donc légèrement ralentie lorsqu'il pénètre dans la cline, et il peut en résulter une légère accumulation à ce niveau. Ce processus n'a pas été appliqué aux vitesses de sédimentation du phytoplancton vivant car certains processus comme la flottabilité active par le contrôle de la densité cellulaire (Bienfang et Szyper, 1982 ; Bienfang, 1982) sont probablement prédominants sur ce phénomène physique passif.

La vitesse de sédimentation w_i dépend non seulement de la différence de densité entre la cellule et le milieu environnant mais aussi de la viscosité de l'eau :

$$w_i = \frac{1}{18} \times g \times r^2 \times \frac{\rho_{\text{part}} - \rho_{\text{eau}}}{\eta}, \text{ (Yamamoto, 1983).}$$

g = accélération gravitationnelle (m.s^{-2})

r = rayon de la particule en m

$\eta = \nu \times \rho_{\text{eau}}$, ν étant la viscosité moléculaire égale à $10^{-6} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$

ρ_{part} est la densité de la particule en kg.m^{-3} et ρ_{eau} la densité de l'eau en kg.m^{-3}

Pour le phytoplancton, $r = 15.10^{-6} \text{ m}$ et $\rho_{\text{part}} = 1500 \text{ kg m}^{-3}$

Soit, pour une température de 15°C , et une salinité de 35 :

$$w_{\text{phyto}} = 4,1 \text{ m.j}^{-1}$$

❖ Le pas de temps du calcul est imposé par le modèle physique. Il est initialement fixé à 621 secondes mais il évolue au cours du temps. Le pas de temps varie entre 621 et 1800

secondes selon le critère de stabilité suivant : $dt \leq \frac{dx}{U_{\text{max}}}$.

2.5. Conditions aux limites et conditions initiales

❖ Conditions à la limite ouest

Les échanges à la frontière ouest du modèle sont gouvernés par la présence du talus. Druon (1998) a montré que les ondes internes de marée, qui ont une amplitude maximale au sommet du talus, induisent un flux vertical de sels nutritifs vers les couches de surface. La création d'un fichier de conditions limites aurait nécessité non seulement d'obtenir des mesures de sels nutritifs sur un cycle annuel au delà du talus, depuis le Cap Breton jusqu'à la mer celtique, mais aussi d'intégrer les processus d'échange au niveau du talus. Etant donné qu'un tel ensemble de données n'existe pas, une condition limite arbitraire a été imposée. Nous considérons que lorsque les courants entraînent une entrée d'eau du large sur le talus, ils provoquent une dilution pour chaque variable avec des concentrations égales à la concentration des mailles limitrophes divisées par 2. L'influence d'une telle condition sur les résultats obtenus sur le domaine a été testée par la suite (cf. paragraphe III-4-3).

❖ Les conditions aux limites fluviales :

Les apports en éléments nutritifs par les fleuves déterminant en partie la production phytoplanctonique des zones côtières, il est nécessaire de fournir au modèle des valeurs réalistes des concentrations en azote, phosphore et silicium dans les trois principaux fleuves de l'aire d'étude qui sont la Vilaine, la Loire et la Gironde. Le bassin versant de la Vilaine est de 10000 km² et englobe l'agglomération de Rennes. Celui de la Loire a une superficie de 115000 km² et comprend comme principales agglomérations St Nazaire, Nantes, Angers, Tours, Orléans... Le bassin versant de la Gironde draine une superficie de 80000 km² et collecte les rejets de quelques grandes villes comme, Rodez, Toulouse, Agen et Bordeaux.

A l'exception de la Gironde, les concentrations en nitrate, essentiellement d'origine agricole, sont très fortement corrélées aux débits et suivent une relation de type logarithmique.

Le phosphate a pour origine principale les rejets urbains et les rejets industriels, le lessivage des sols agricoles étant une source secondaire d'apport.

Les données aux limites fluviales ont été obtenues de la façon suivante :

* pour la Vilaine :

- les mesures concernant les apports azotés ont été fournies par l'IAV (Institut de l'Aménagement de la Vilaine) et sont évaluées à l'usine de traitement d'eau de Férel (en amont du barrage d'Arzal).

La concentration moyenne en azote inorganique dans la Vilaine est de l'ordre de 420 $\mu\text{mol/l}$.

- les données en phosphore et en silicium ont été obtenues auprès de la CISE de la Baule (compagnie de traitement des eaux), qui effectue les mesures une fois par mois.

Les teneurs en phosphore inorganique à l'aval de Rennes sont en moyenne de 3,9 $\mu\text{mol/l}$, avec un pic en période estivale pouvant dépasser 6 $\mu\text{mol/l}$.

* pour la Loire :

Les mesures en azote, phosphore et silicium sont fournies par l'AELB (Agence de l'Eau Loire Bretagne). Elles sont réalisées à une station de salinité nulle (la Possonnière), en limite amont de la marée dynamique, de façon bimensuelle, sauf pour le silicium où très peu de données sont disponibles.

Afin de compenser le manque d'informations sur le silicium, une relation de forme sigmoïde entre les concentrations en silicium et les débits a été établie à partir des données disponibles. Cette fonction a ensuite été appliquée pour évaluer les concentrations en silicium pour les années simulées.

Etant donné que les mesures proviennent d'un point très en amont de l'agglomération Nantes/S^t Nazaire, une deuxième source d'apports a donc été ajoutée en condition limite pour le phosphore inorganique. Elle prend en compte les apports urbains de ces villes et a été calculée à partir du flux de phosphate rejeté par les stations d'épuration. En effet, même si les flux amont sont la principale composante des flux de phosphore dans l'estuaire, les apports par les villes peuvent atteindre 40% des flux en période d'étiage. Ces flux urbains sont quasi constants toute l'année.

* pour la Gironde :

Les mesures en phosphore, azote et silicium sont aussi fournies par l'Agence de l'Eau Adour Garonne et sont réalisées une fois par mois.

Les deux sources d'apports majeurs sont la Garonne et la Dordogne. Afin d'évaluer les concentrations finales en Gironde, les flux ont été calculés pour chaque affluent et leur somme a été divisée par le débit global de la Gironde.

Concernant les apports en azote, les concentrations sont quasi constantes durant l'année et sont en moyennes de $150\mu\text{mol/l}$ ce qui est très faible comparé aux valeurs mesurées en Vilaine et dans l'estuaire de la Loire.

Pour le phosphore, l'analyse des données fournies donne des résultats surprenants, totalement discordants avec les études précédemment menées sur la Gironde; les concentrations mesurées par Maurice (1993) sont nettement plus faibles que celles obtenues par les mesures de l'Agence de l'Eau. On a donc choisi d'appliquer une fonction établie par Maurice (1993) à partir de 16 années de mesures consécutives (1984 à 1991) pour la Dordogne et la Garonne.

Les mesures utilisées par Maurice (1993) ayant été réalisées en amont de Bordeaux, un flux de phosphate correspondant aux rejets des stations d'épuration a donc été ajouté. Il apparaît que la part des rejets d'origine anthropique est importante pour le phosphore.

Pour les autres variables, les conditions aux limites terrestres sont nulles.

❖ Conditions initiales

Les simulations démarrent au 1^{er} janvier de chaque année. Les fichiers de conditions initiales en température et en salinité sont issus de résultats établis après avoir fait tourner le modèle hydrodynamique seul, de 1990 à 1999. Afin d'avoir une condition initiale réaliste en sels nutritifs, les concentrations en azote, phosphore et silice ont été calculées en fonction de la salinité selon un schéma de dilution moyen obtenu à partir de l'ensemble des mesures réalisées dans le cadre du RNO. Pour les salinités supérieures à 35, les concentrations sont imposées à $3,0\mu\text{mol.l}^{-1}$ pour le nitrate, $1,5\mu\text{mol.l}^{-1}$ pour le silicate et $0,15\mu\text{mol.l}^{-1}$ pour le phosphate. Elles ont été établies à partir des mesures de Tréguer et Le Corre (1979). Enfin, les concentrations initiales en diatomées, dinoflagellés et pico-nanophytoplancton sont imposées homogènes sur l'ensemble du domaine et sont respectivement égales à $0,5\mu\text{mol.l}^{-1}$, $0,1\mu\text{mol.l}^{-1}$ et $0,1\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote phytoplanctonique. Pour le zooplancton, la condition initiale est établie à une valeur seuil de $0,05\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote. Pour *Gymnodinium*, la condition initiale est de 5000 cell.l^{-1} . Gentien *et al.* (1997) pensent que des cellules inoculées le long d'un transect depuis la pointe de Penmarc'h pouvaient être responsables de bloom sur l'ensemble du plateau sous l'effet du transport. Néanmoins, aucune mesure en conditions hivernales n'a été réalisée et il est délicat de définir si oui ou non des cellules de *Gymnodinium* sont présentes sur l'ensemble du plateau en hiver ; à défaut de données, *Gymnodinium* a été inoculé sur l'ensemble de la zone de façon homogène, comme pour les autres classes algales.

Bilan :

Ce modèle est basé sur une approche générale des milieux côtiers enrichis en nutriments, dont le but principal est de reproduire les structures spatiales et les cycles saisonniers des sels nutritifs et du phytoplancton ; l'accent a donc surtout été mis sur l'ajustement des niveaux en chlorophylle. Cependant certains compartiments ont été ajoutés afin de préciser certaines variations saisonnières ou particularités du milieu. C'est le cas du compartiment zooplanctonique et du compartiment benthique qui interviennent dans le cycle des sels nutritifs et des microalgues. Ils ne sont ici reproduits que de façon schématique, et le modèle ne prétend pas fournir des résultats détaillés concernant le zooplancton ou le benthos dans le Golfe de Gascogne. Par ailleurs, le manque de données concernant le compartiment benthique et le zooplancton à l'échelle du plateau continental français rend cette approche des compartiments hétérotrophes difficile.

CHAPITRE III

Résultats et exploitation du modèle

III RESULTATS ET EXPLOITATION DU MODELE

1. Calibration et validation

La calibration a été effectuée à l'aide des mesures de l'année 1996, par ajustage successif des paramètres. Le but était de reproduire les 4 composantes du cycle saisonnier :

-L'hiver, période pendant laquelle la croissance algale est fortement limitée par le faible niveau d'éclairement et par les températures froides, tandis que les crues hivernales enrichissent le milieu en éléments nutritifs.

-Le printemps, période durant laquelle la stratification haline de la colonne d'eau et l'augmentation de l'éclairement favorisent l'apparition des premiers blooms phytoplanctoniques. Les premiers éléments nutritifs à devenir limitants sont le phosphate et la silice.

-L'été, qui se caractérise par de très faibles teneurs en nitrate et en phosphate. La production est alors principalement basée sur les sels nutritifs issus de la régénération. Le microphytoplancton, grâce à la régénération parvient à se maintenir en zone côtière.

-L'automne, où la dégradation des conditions météorologiques provoque une forte remise à disposition des sels nutritifs régénérés dans la couche de fond, et qui se traduit par une augmentation des concentrations en nitrate, phosphate et silice.

Les simulations sont réalisées avec les forçages réels des années étudiées (vents, marée, débits, apports des rivières).

1.1. Cycles des nutriments

1.1.1. Utilisation des mesures du RNO

Les figures 3-1 à 3-3 représentent les comparaisons modèle-mesures pour le nitrate et le phosphate, à la station RNO 5 correspondant à l'embouchure de l'estuaire externe de la Loire.

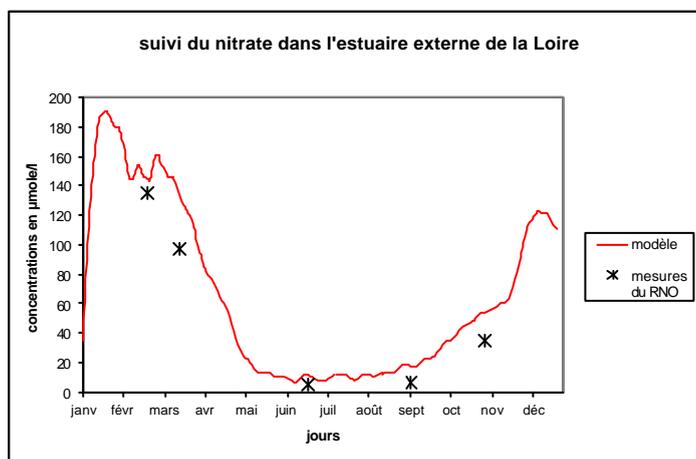


Figure 3-1-a : Evolution du nitrate dans l'estuaire externe de la Loire en 1996.

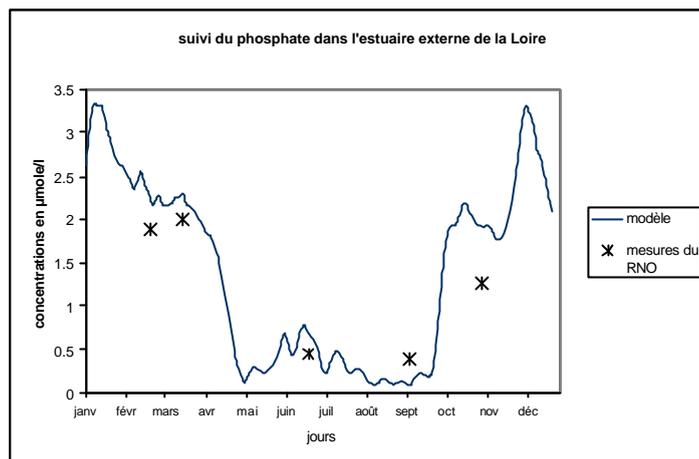


Figure 3-1-b : Evolution du phosphate dans l'estuaire externe de la Loire en 1996.

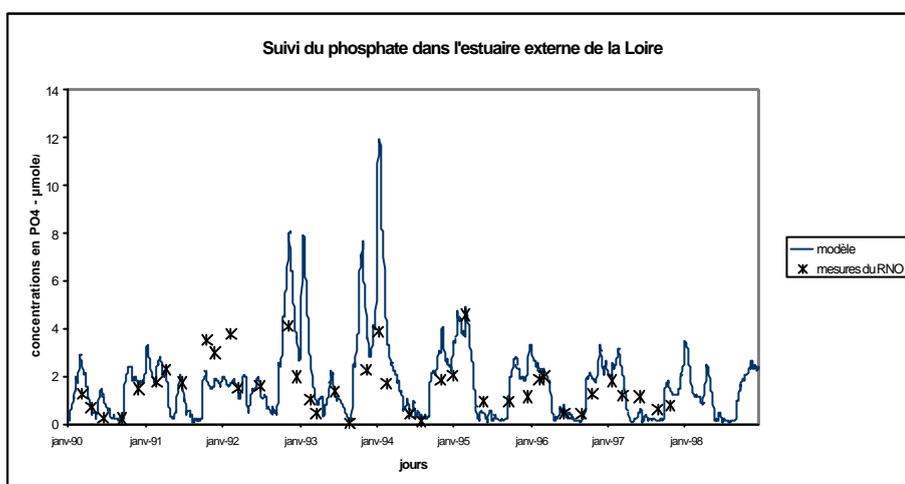


Figure 3-2 : Evolution du phosphate dans l'estuaire externe de la Loire de 1990 à 1998.

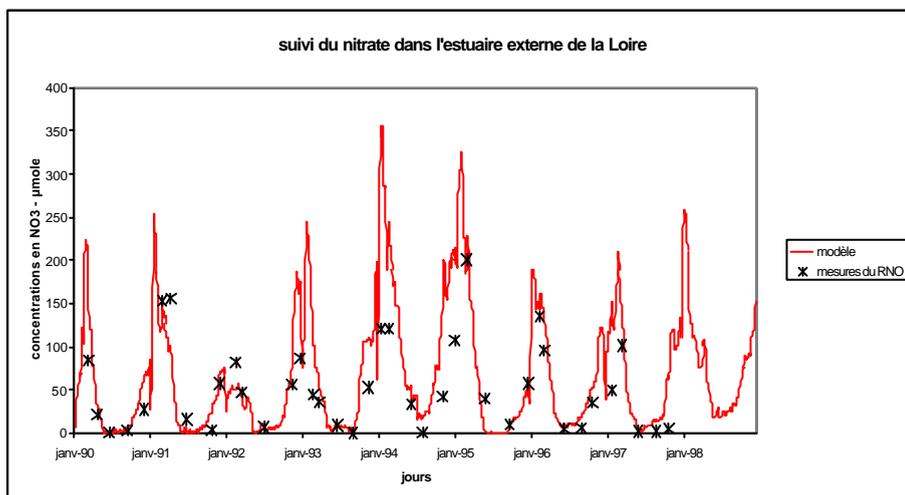


Figure 3-3 : Evolution du nitrate dans l'estuaire externe de la Loire de 1990 à 1998.

Les teneurs en nitrate à l'embouchure de l'estuaire de la Loire sont caractérisées par une forte variabilité saisonnière. Les concentrations hivernales sont élevées (>100 µmol/l d'azote) à cause de l'apport massif de sels nutritifs par les crues de la Loire. Au printemps, la consommation par le phytoplancton entraîne une chute de ces concentrations. Elles restent

faibles en été, généralement inférieures à 5 $\mu\text{mol/l}$ d'azote. En début de période automnale, la diminution de la consommation algale et la reprise des apports entraînent une augmentation des teneurs en nitrate.

Les concentrations en phosphate suivent le même schéma et les rapports N/P calculés par le modèle dans l'estuaire externe de la Loire (point RNO5) durant la période hivernale sont supérieures à 40, ce qui reflète le fort déséquilibre dans les concentrations fluviales entre le nitrate et le phosphate.

Pour les années 1990 à 1998, le modèle présente une bonne adéquation avec les mesures; il reproduit les grandes tendances saisonnières ainsi que les ordres de grandeur observés en nitrate et en phosphate. Néanmoins pour l'année 1994, le modèle présente une surestimation des concentrations estivales en azote qui se prolonge durant la période automnale.

1.1.2. Comparaison avec les résultats des campagnes

La suite des comparaisons modèle/mesures consiste à valider le capacité du modèle à reproduire les différentes structures spatiales observées lors de différentes campagnes en mer. Les figures 3-4 à 3-29 comparent les résultats du modèle aux mesures de sels nutritifs réalisées pendant les campagnes Biomet 1 et 2 (année 1998), les campagnes Bio-Modycot 99-1, 99-2 et 99-3 (année 1999) et la campagne côtière Ecoloire (année 1999).

❖ Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMET 2 (du 9 au 12 janvier 1998)

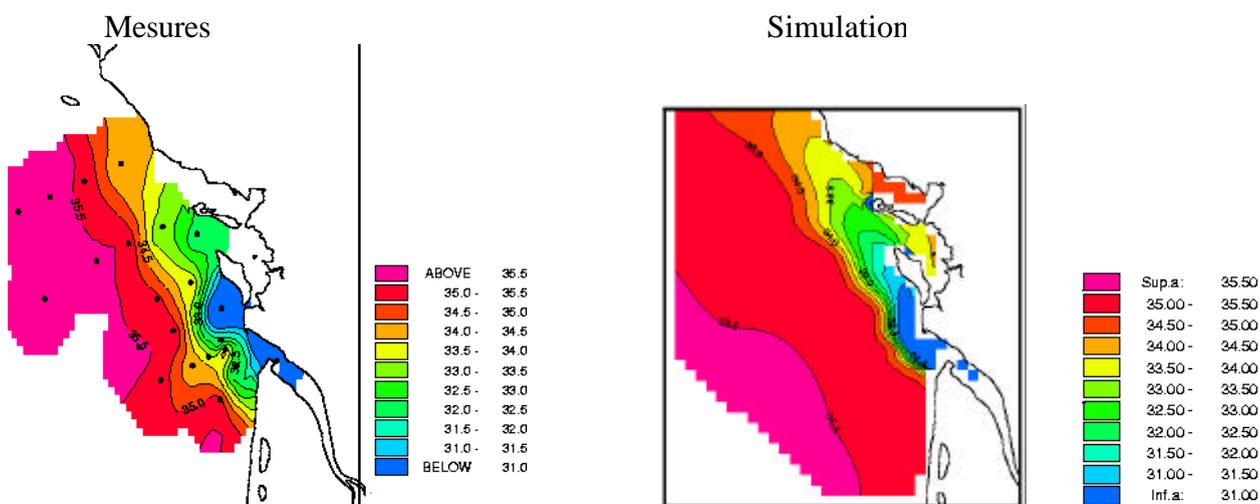


Figure 3-4 : Comparaison des données de salinités (Biomet 2 : 9-12 janvier).

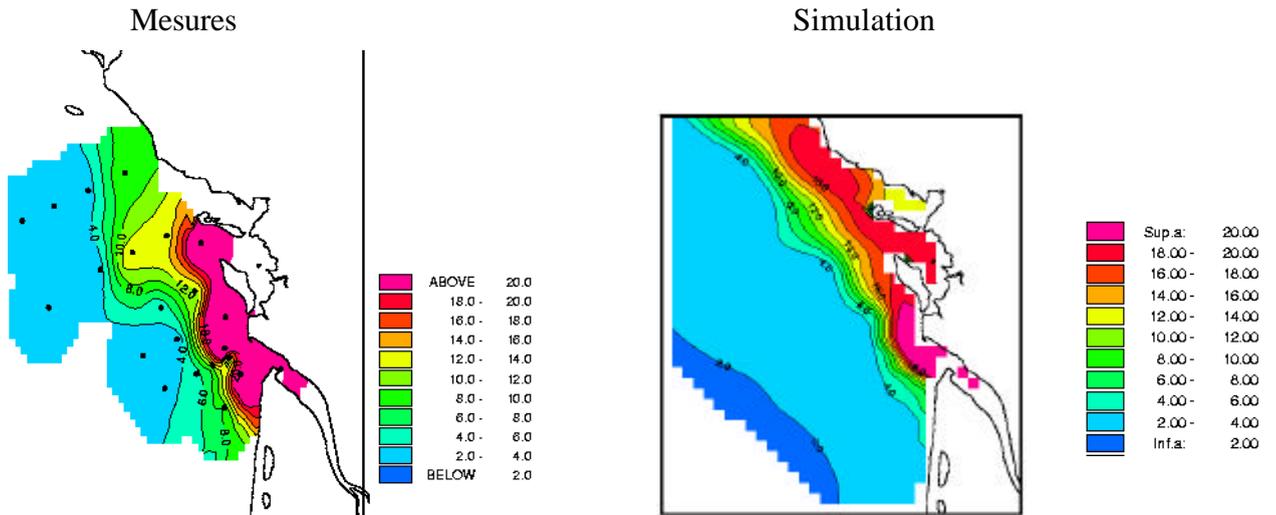


Figure 3-5 : Comparaison des données de nitrate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomet 2 : 9-12 janvier).

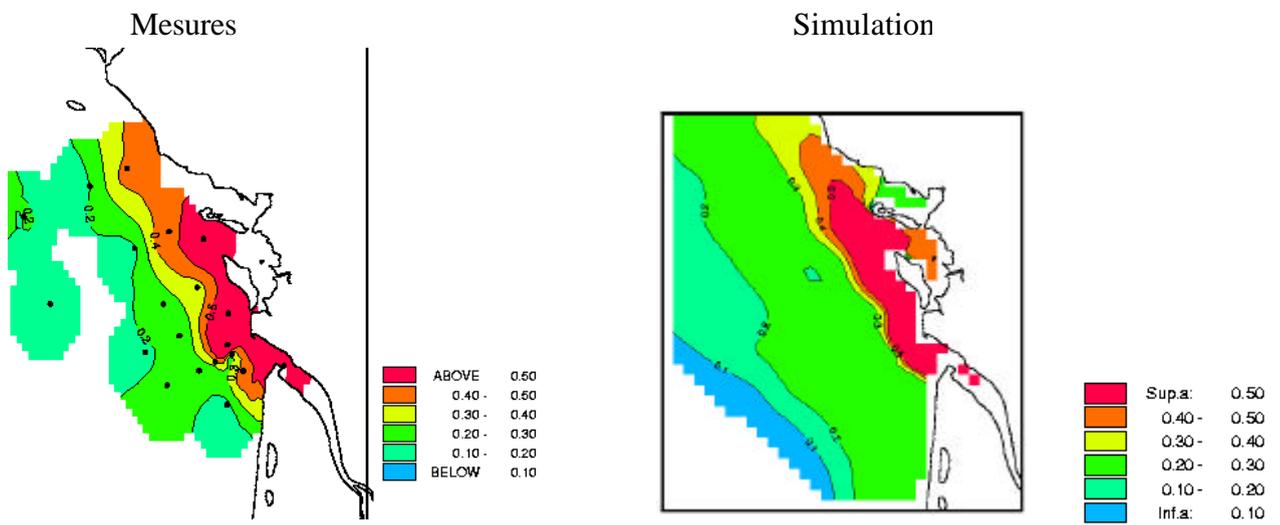


Figure 3-6 : Comparaison des données de phosphate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomet 2 : 9-12 janvier).

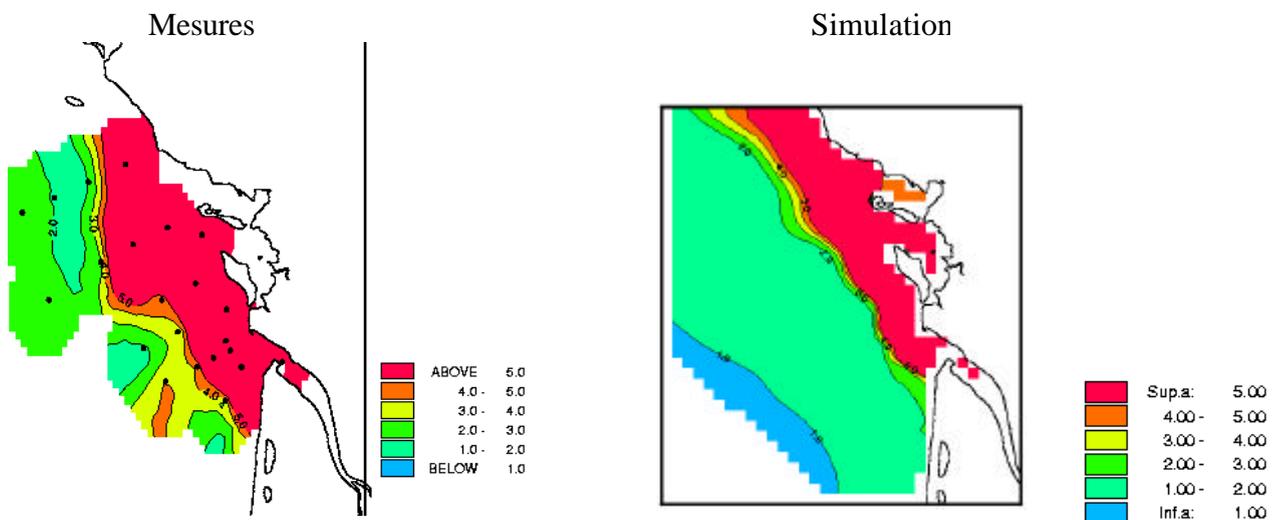


Figure 3-7 : Comparaison des données de silice ($\mu\text{mol/l}$), (Biomet 2 : 9-12 janvier).

❖ Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMET 3 (du 3 au 6 mars 1998)

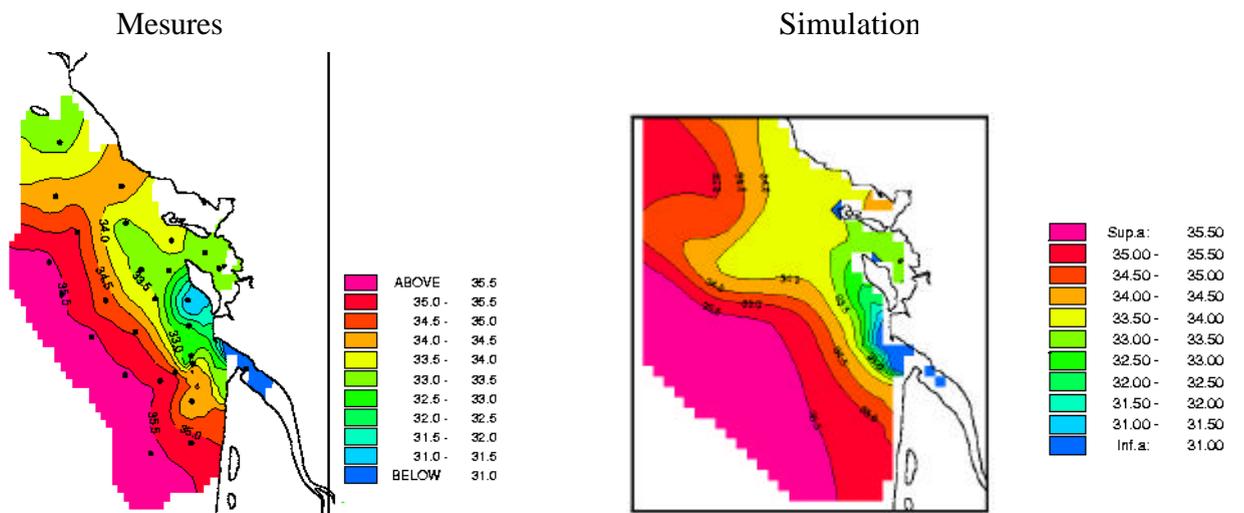


Figure 3-8 : Comparaison des données de salinité (Biomet 3 : 3-6mars).

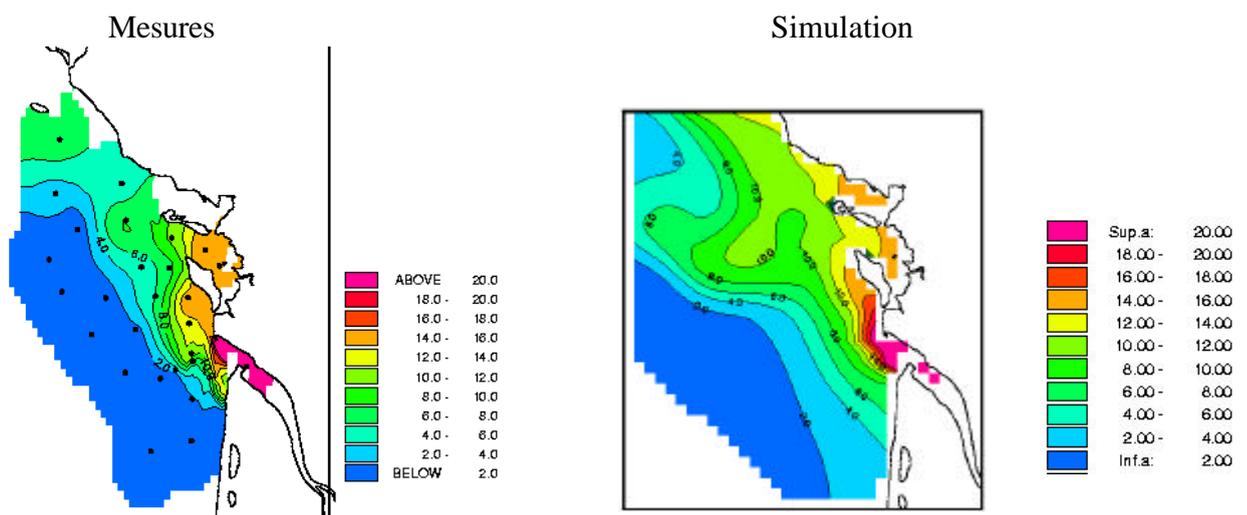


Figure 3-9 : Comparaison des données de nitrate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomet 3 : 3-6mars).

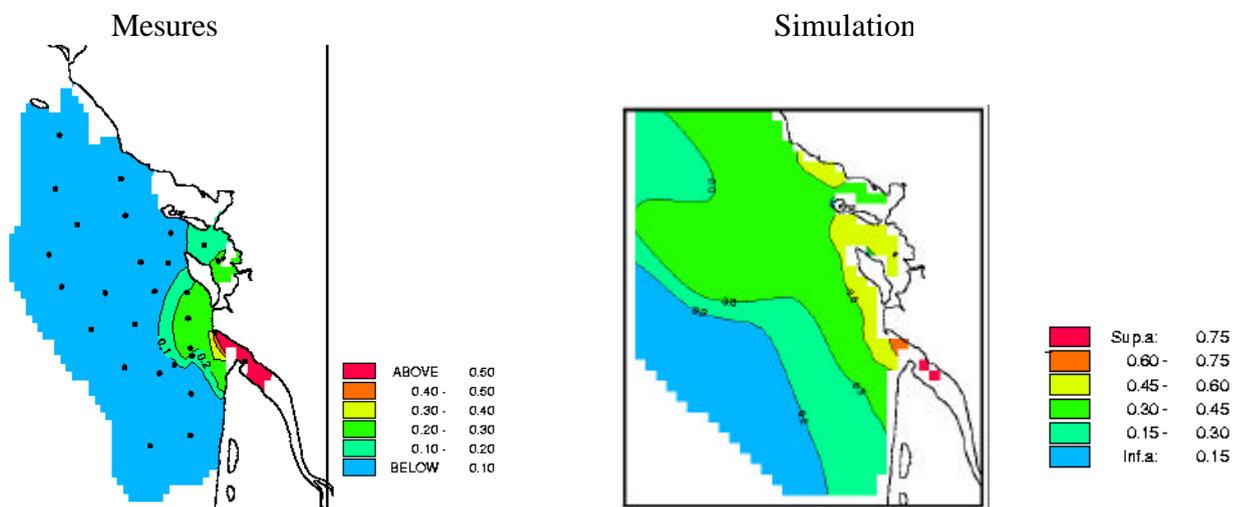


Figure 3-10 : Comparaison des données de phosphate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomet 3 : 3-6mars).

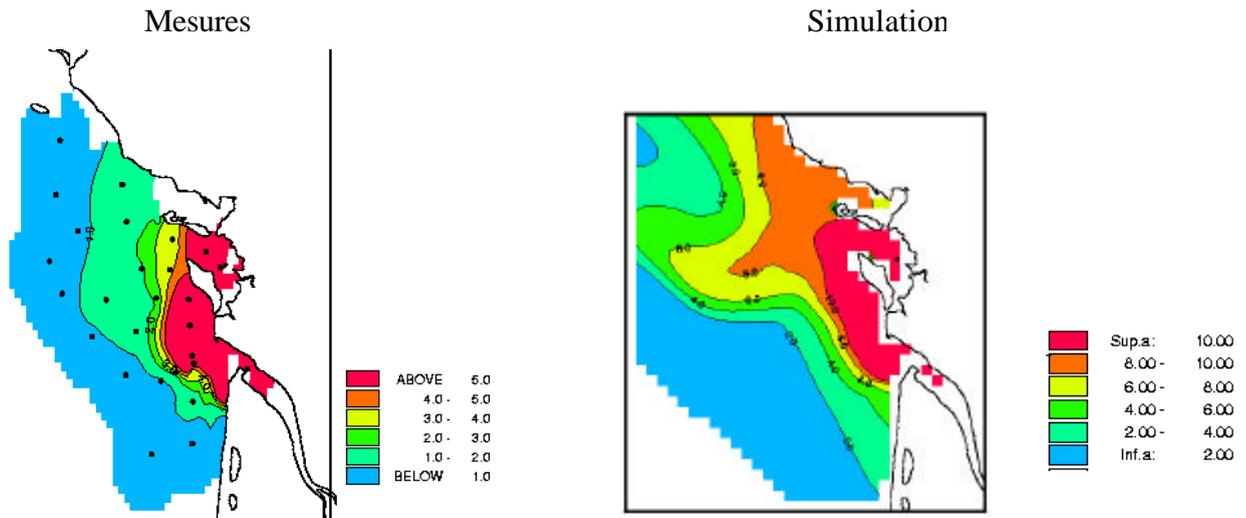


Figure 3-11 : Comparaison des données de silice ($\mu\text{mol/l}$), (Biomet 3 : 3-6mars).

1-1-2-1 Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMET 2 (du 9 au 12 janvier 1998)

L'extension des panaches de dilution et l'ordre de grandeur des gradients en sels nutritifs simulés durant l'hiver 1998 (janvier - Biomet 2) sont comparables avec les mesures in situ. Sous l'action des vents dominants (sud-ouest) et de la force de Coriolis, le panache de la Gironde se dirige vers le nord et reste limité à une étroite bande côtière.

Les courbes de dilution (figure 3-12) illustrent la bonne adéquation entre le modèle et les mesures. Comme pour la Loire, les teneurs en nitrate en Gironde sont nettement supérieures aux teneurs en phosphate. Les concentrations initiales de début de modélisation en nitrate, phosphate et silice, semblent correctes; en effet, dans les eaux à salinité supérieure à 35 les valeurs calculées sont similaires aux valeurs mesurées, et sont respectivement inférieures à $4\mu\text{mole/l}$ d'azote, à $0.3\mu\text{mole/l}$ de phosphore et à $2\mu\text{mole/l}$ de silice.

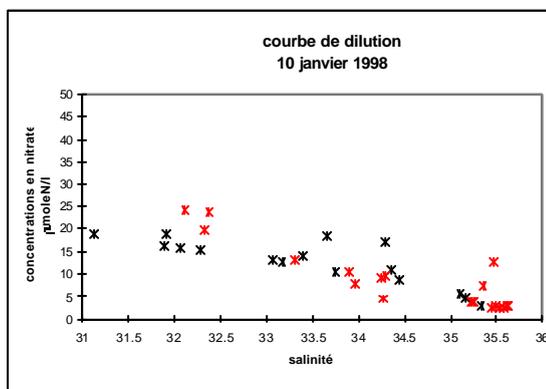


Figure 3-12-a : Dilution du nitrate janvier 1998

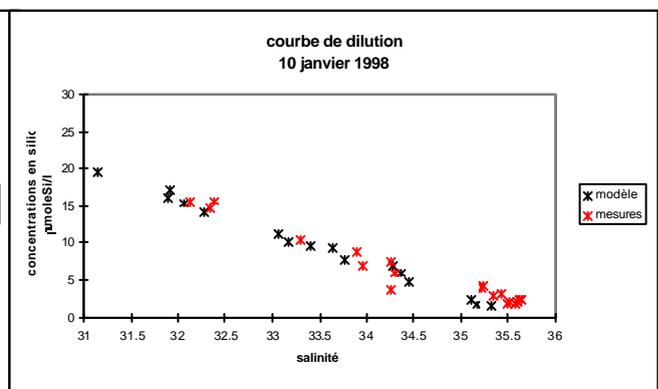


Figure 3-12-b : Dilution de la silice janvier 1998

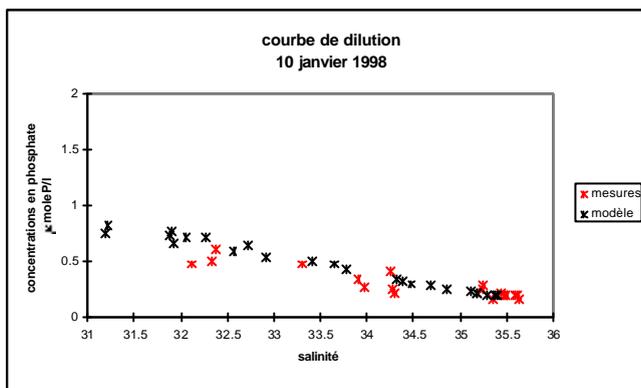


Figure 3-12-a : Dilution du phosphate janvier 1998

1-1-2-2 Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMET 3 (du 3 au 6 mars 1998)

Concernant la fin de l'hiver (mars - Biomet 3), la comparaison avec les mesures in situ restent relativement satisfaisante pour les concentrations en nitrate. Mais le modèle montre une nette surestimation des concentrations en phosphate et en silice. Les courbes de dilution (figure 3-13) permettent de localiser cette surestimation aux eaux dont la salinité est comprise entre 33 et 35. En effet, les mesures in situ ont mis en évidence l'existence de blooms hivernaux précoces dans les eaux sous influence de la Gironde, que le modèle ne permet pas de reproduire. Cette sous-estimation du niveau de production primaire en fin d'hiver a probablement pour origine une paramétrisation non appropriée à certaines espèces hivernales de ce secteur, capables de croître même aux faibles éclaircissements. Sur les cartes 3-9 à 3-11.

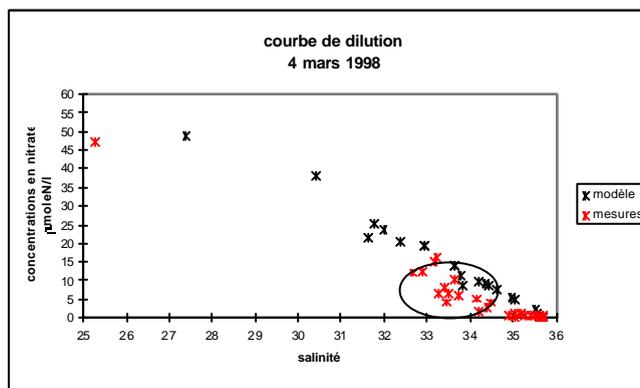


Figure 3-13-a : Dilution du nitrate mars 1998

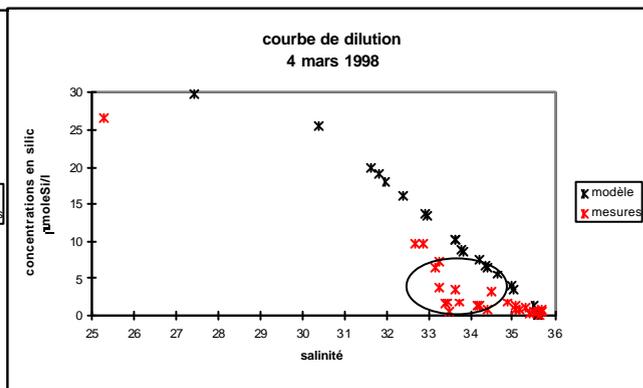


Figure 3-13-b : Dilution de la silice mars 1998

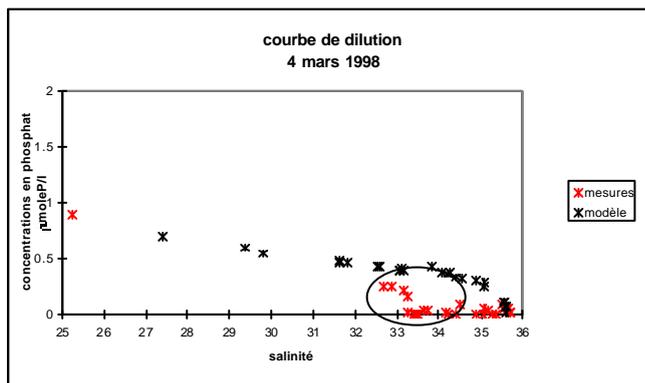


Figure 3-13-c : Dilution du phosphate mars 1998

1-1-2-3 Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMODYCOT 1 (du 6 au 15 avril 1999)

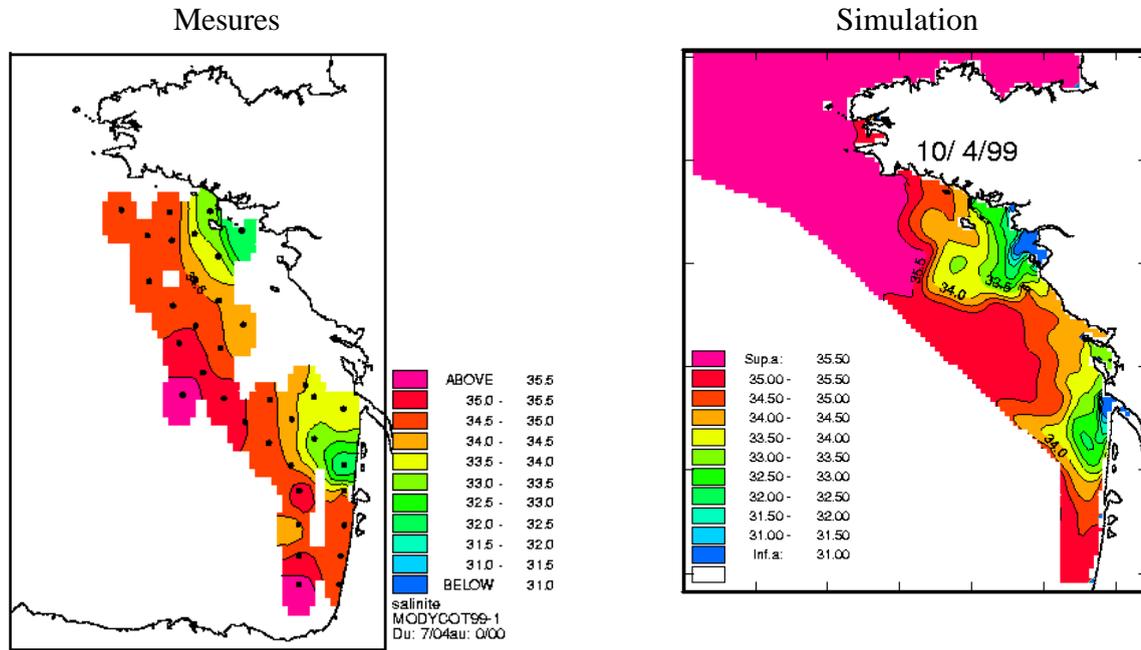


Figure 3-14 : Comparaison des données de salinité, (Biomodycot 1 : 6-15 avril 1999).

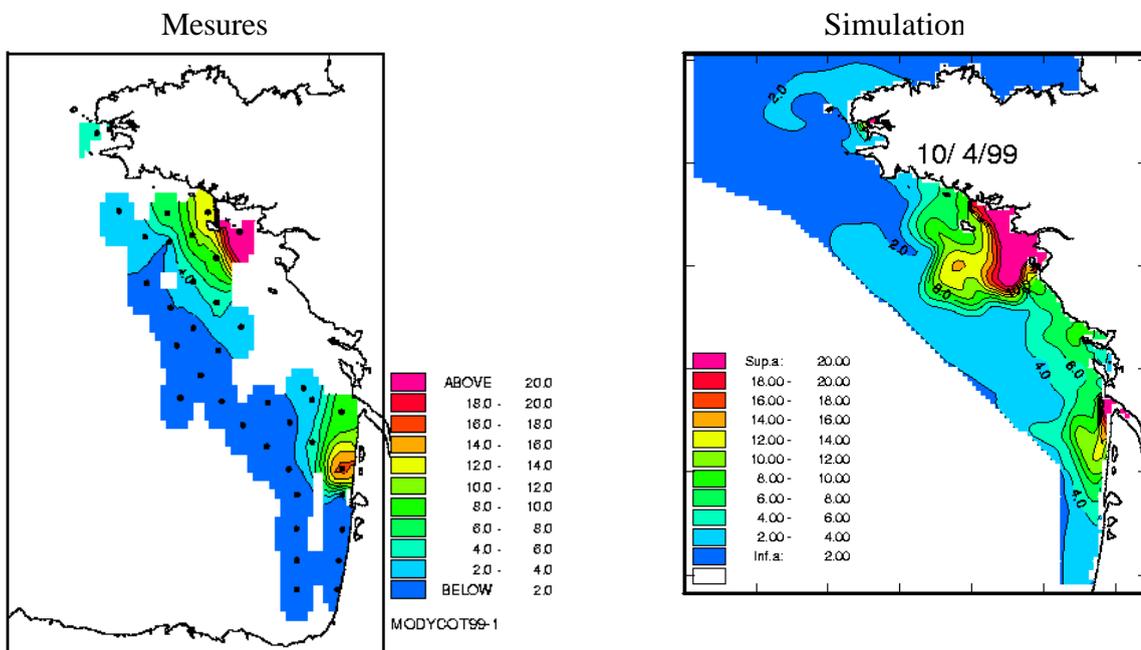


Figure 3-15 : Comparaison des données de nitrate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 1 : 6-15 avril 1999).

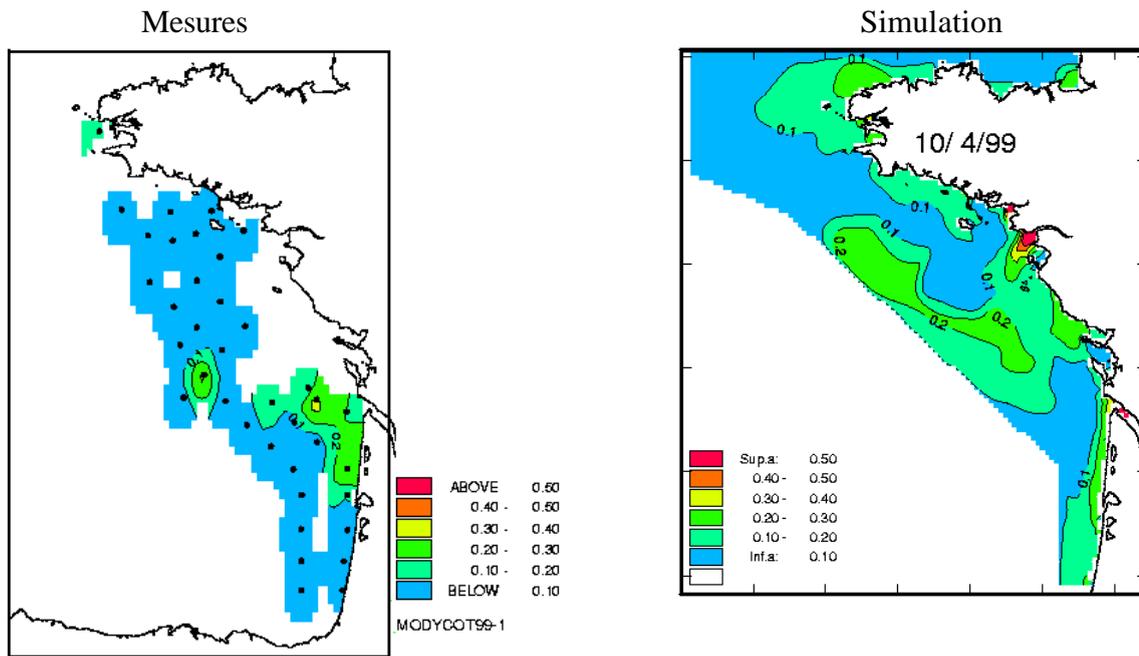


Figure 3-16 : Comparaison des données de phosphate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 1 : 6-15 avril 1999).

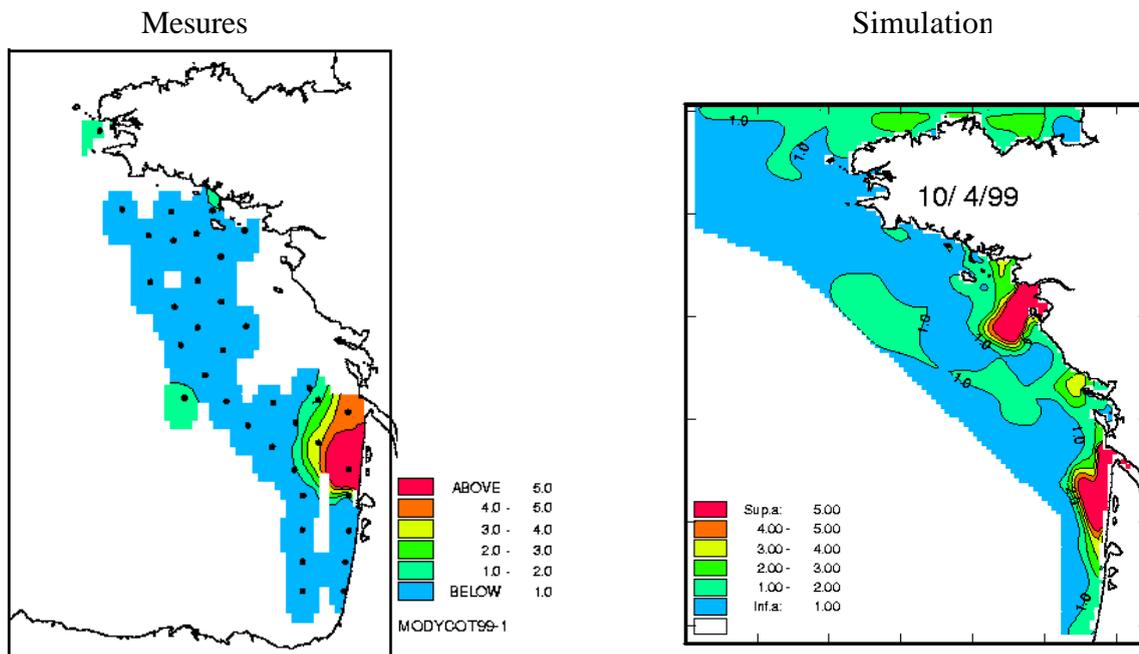


Figure 3-17 : Comparaison des données de silice ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 1 : 6-15 avril 1999).

Sous l'influence des vents de secteur ouest à nord-ouest durant les 15 premiers jours d'avril les eaux dessalées sont advectées vers le sud et les panaches ont tendance à être décollés de la côte.

Le modèle reproduit de façon satisfaisante la répartition spatiale du nitrate. Concernant le phosphate, l'ordre de grandeur des concentrations calculées par le modèle est également satisfaisant même si le modèle montre une légère surestimation des concentrations au large. Les teneurs en phosphate sont faibles, comprises entre 0,05 et 0,2 $\mu\text{moleP/l}$. Le modèle met en évidence l'épuisement rapide du phosphate dans les zones de fronts halins (devant l'estuaire de la Gironde et au nord de l'estuaire de la Loire) comme cela a été décrit au chapitre I. Le long de la limite ouest, le bloom printanier atteint son maximum à la fin du mois d'avril en 1999 et l'épuisement complet du phosphate ne survient, dans le modèle, que 15 jours plus tard.

Le gradient côte-large en silice devant la Gironde présente une bonne adéquation avec les mesures. Devant la Loire, le manque de données de terrain ne permet pas de confirmer une éventuelle surestimation des teneurs en silice dans le panache de la Loire.

1-1-2-4 Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMODYCOT 2 (du 8 au 14 juin 1999)

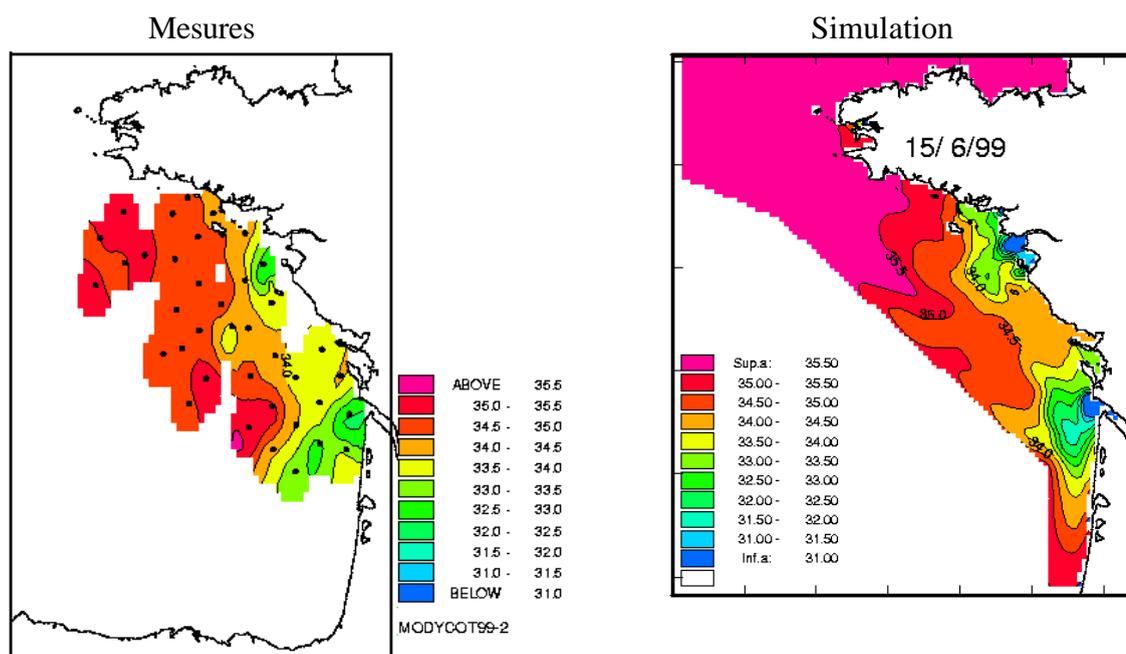


Figure 3-18 : Comparaison des données de salinité, (Biomodycot 2: 8-14 avril).

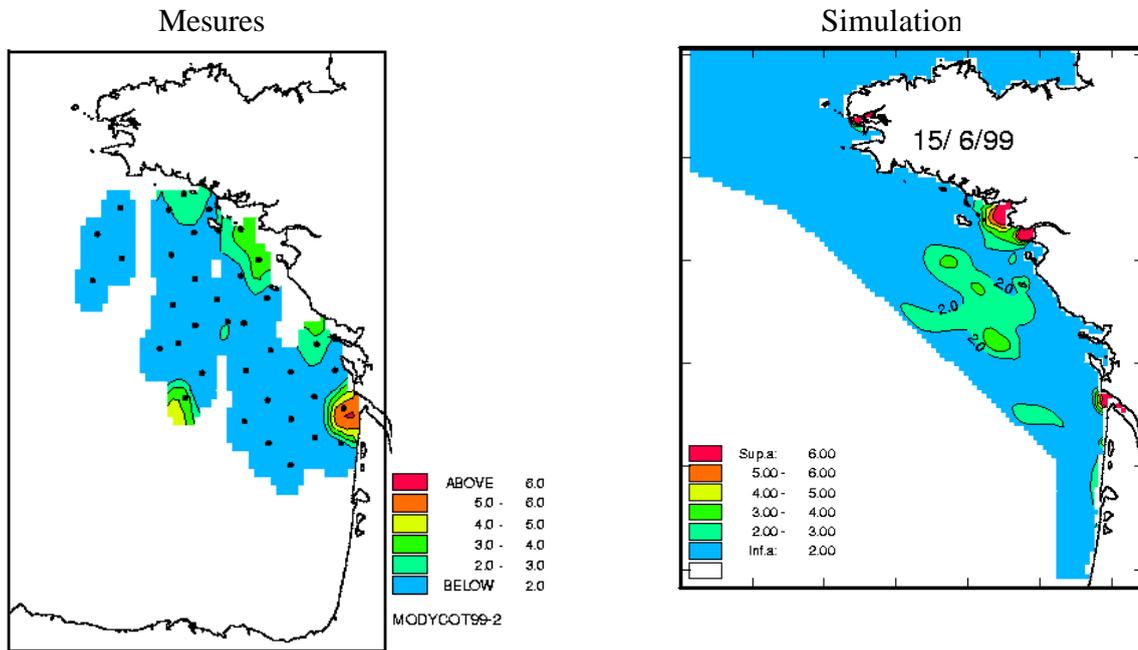


Figure 3-19 : Comparaison des données de nitrate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 2: 8-14 avril).

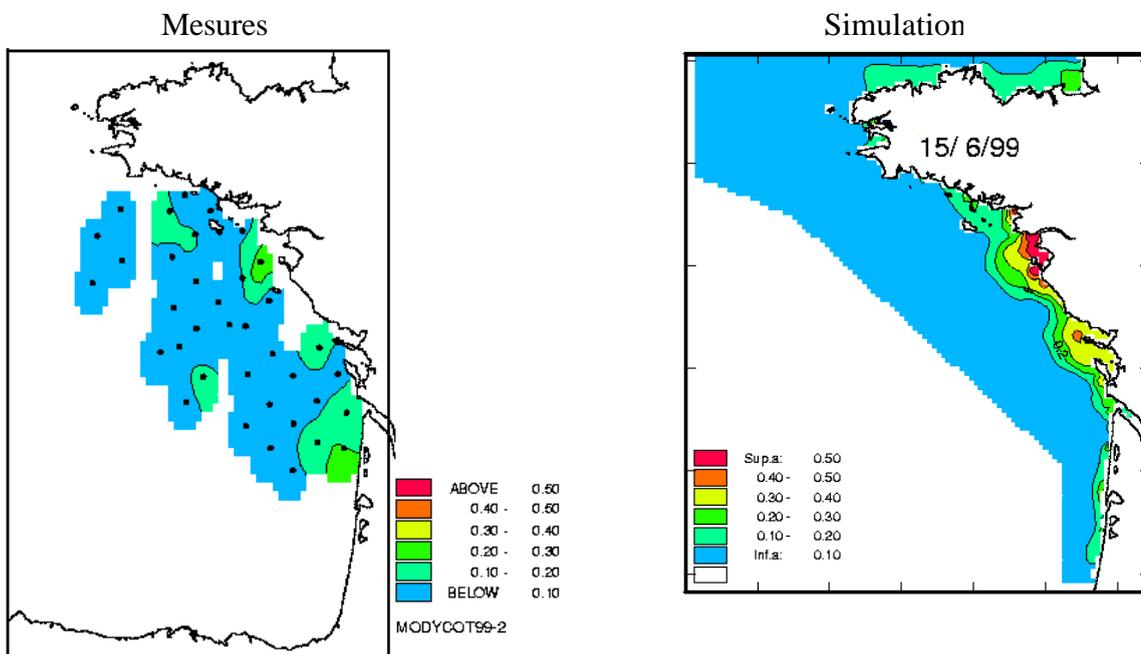


Figure 3-20 : Comparaison des données de phosphate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 2: 8-14 avril).

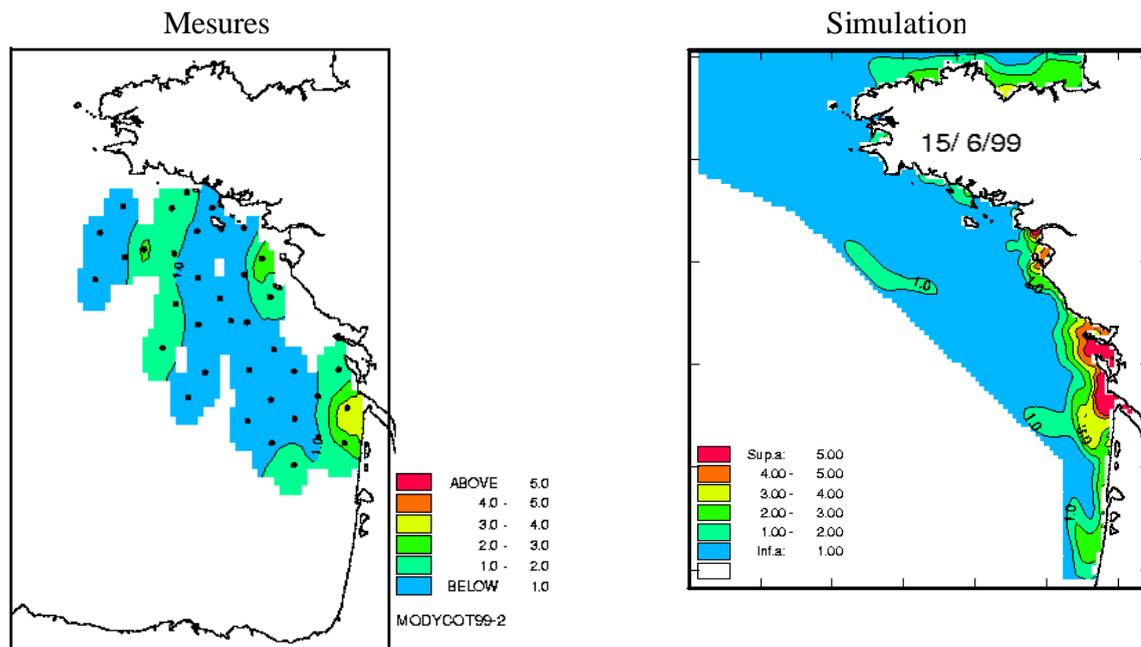


Figure 3-21 : Comparaison des données de silice ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 2: 8-14 avril 1999).

Les eaux dessalées ont toujours tendance à s'étendre vers le sud sous l'effet des vents de secteur nord, mais le modèle sous-estime le niveau de dessalure le long des côtes vendéennes. Devant les estuaires, la position des isohalines simulées montre une bonne adéquation avec les mesures.

Le modèle reproduit la chute brutale des teneurs en nitrate par rapport à la situation du mois d'avril. Il reste néanmoins un excédent en nitrate qui persiste au large.

La production primaire est entretenue grâce à un taux de reminéralisation élevé du phosphate détritique, et le stock de nitrate en provenance des fleuves a pu être presque intégralement consommé. Néanmoins, la modélisation très schématique du compartiment microbien peut entraîner une surestimation de la limitation par le phosphore.

Les concentrations du large en phosphate sont faibles, et seule une étroite bande côtière présente des teneurs supérieures à $0,1 \mu\text{mol/l}$.

Le modèle reproduit la diminution des concentrations en silice entre le mois d'avril et le mois de juin, les concentrations au large restant toujours inférieures à $1 \mu\text{mol/l}$.

1-1-2-5 Comparaison avec les données de surface de la campagne ECOLOIRE (du 27 au 31 juillet 1999).

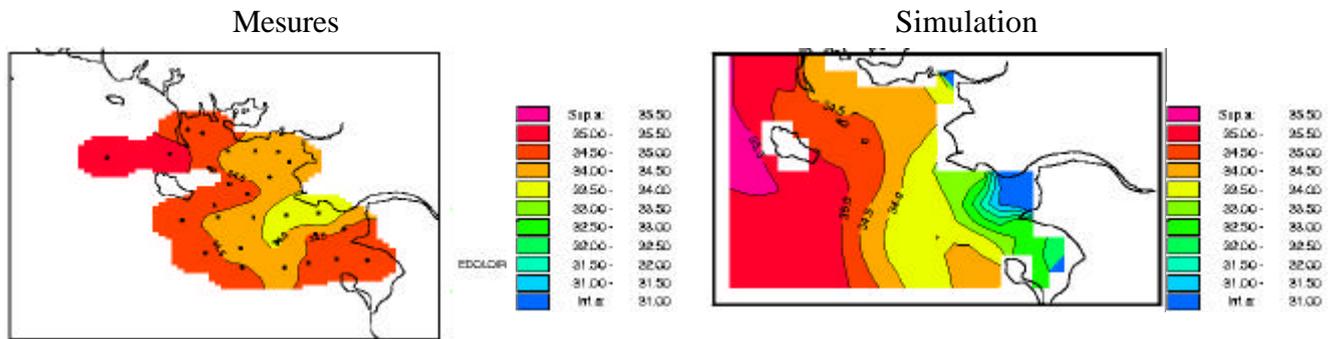


Figure 3-22 : Comparaison des données de salinité (Ecoloire : 27-31 juillet 1999).

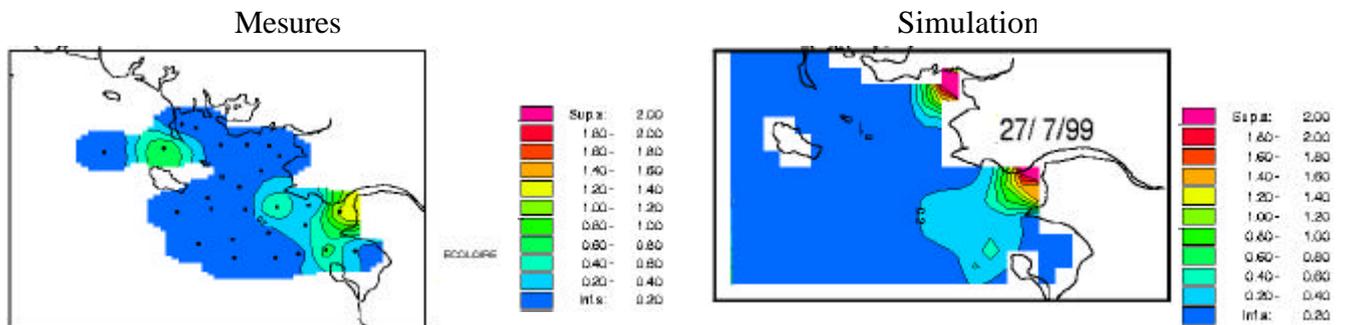


Figure 3-23 : Comparaison des données de nitrate ($\mu\text{mol/l}$), (Ecoloire : 27-31 juillet 1999).

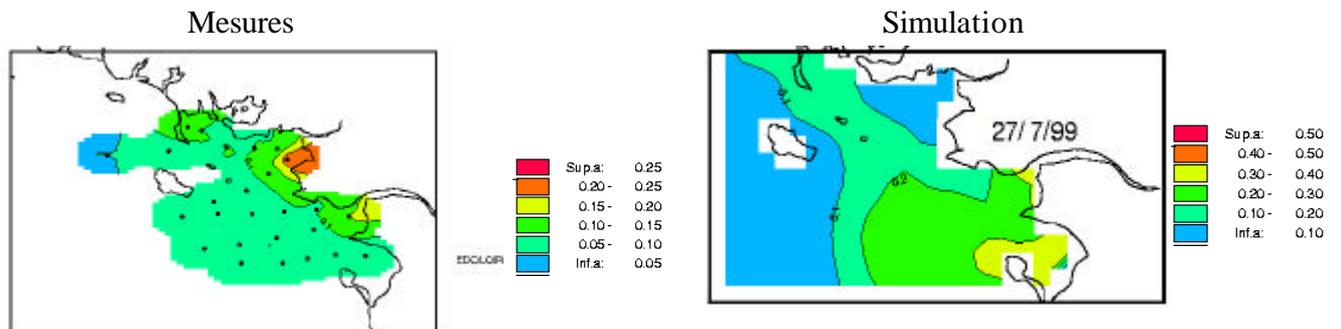


Figure 3-24 : Comparaison des données de phosphate ($\mu\text{mol/l}$), (Ecoloire : 27-31 juillet 1999).

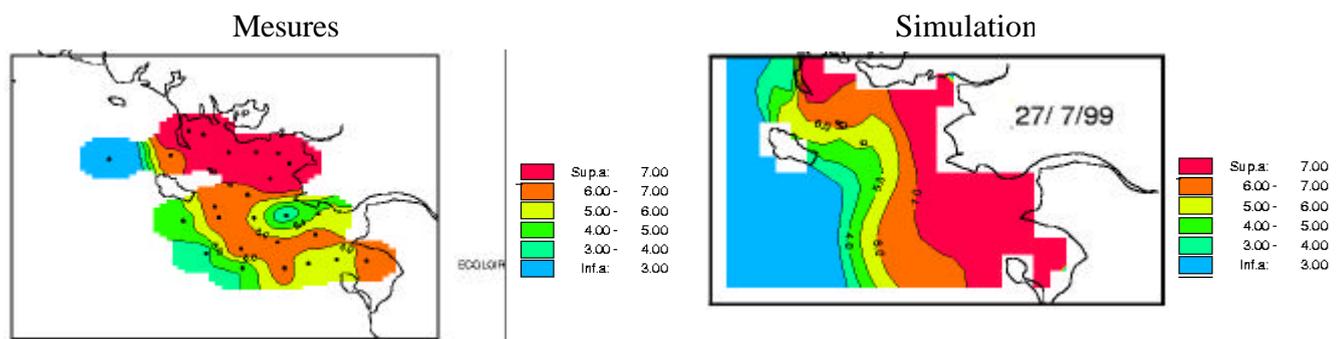


Figure 3-25 : Comparaison des données de silice ($\mu\text{mol/l}$), (Ecoloire : 27-31 juillet 1999).

Les dessalures dans l'embouchure de la Loire semblent être un peu fortes vis-à-vis des mesures et les dessalures calculées en baie de Bourgneuf ne sont pas confirmées par les mesures in situ. Ceci peut provenir de la position adoptée dans le modèle pour le rejet d'eau douce en Loire, trop proche de l'embouchure en période d'étiage, car à ce moment-là, les salinités nulles sont en réalité beaucoup plus en amont. La position du rejet dans le modèle correspondrait mieux avec la période de crue durant laquelle les forts débits déplacent le front de salinité (salinité 0,5) en aval. De ce fait, les concentrations en sels nutritifs en entrée du modèle sont appliquées à une maille, qui en réalité, n'est pas à salinité nulle. Ceci pourrait expliquer les moins bonnes comparaisons avec les mesures en sels nutritifs dans le champ proche du rejet de la Loire.

1-1-2-6 Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMODYCOT 3 (du 7 au 14 septembre 1999).

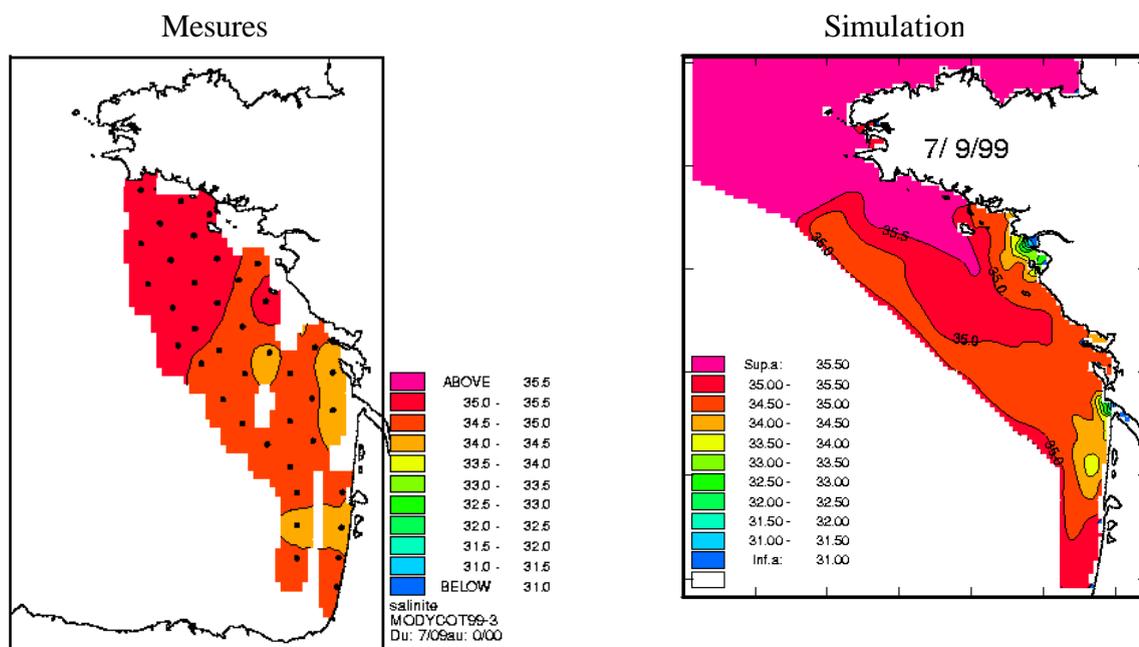


Figure 3-26 : Comparaison des données de salinité, (Biomodycot 3: 7-14 Septembre 1999).

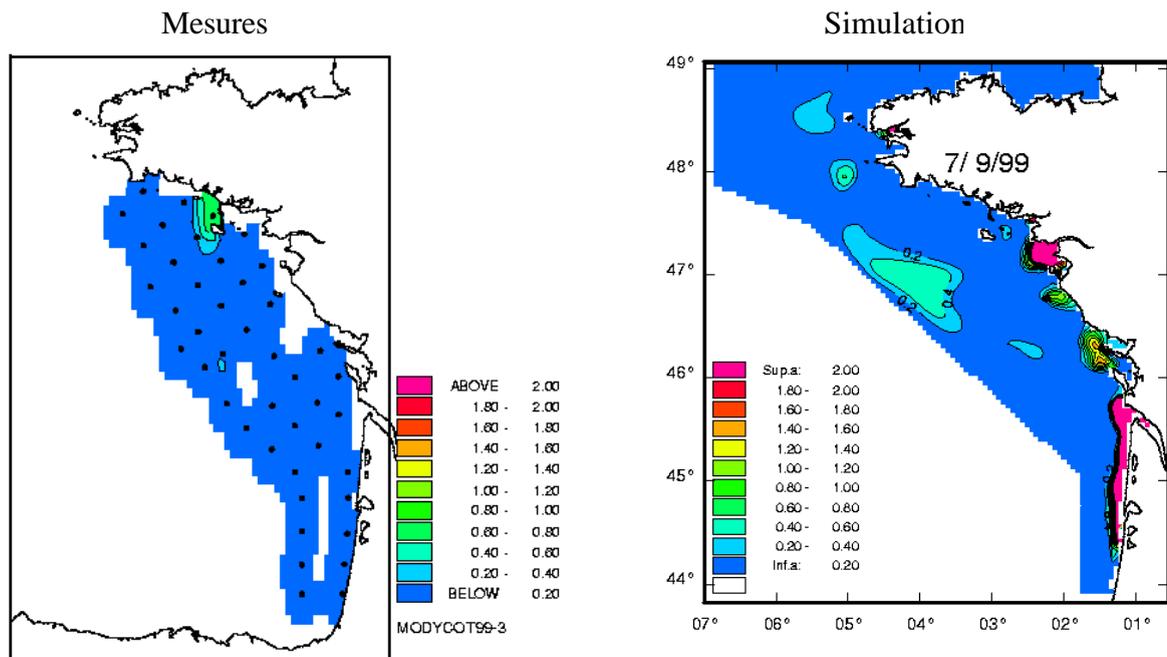


Figure 3-27 : Comparaison des données de nitrate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 3: 7-14 Septembre 1999).

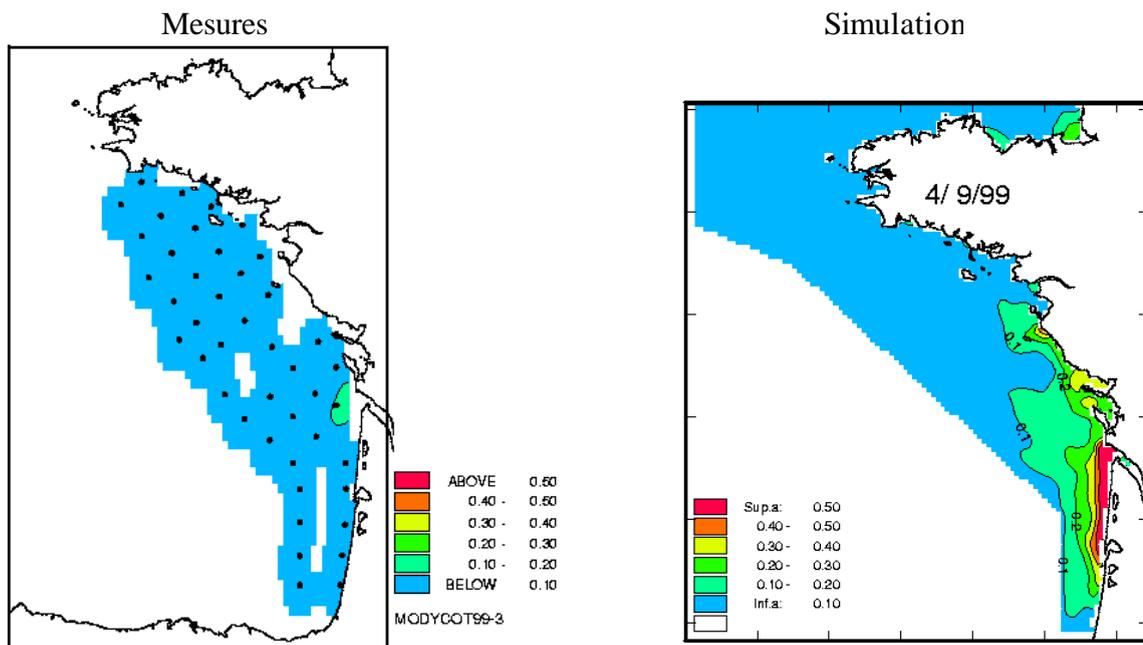


Figure 3-28 : Comparaison des données de phosphate ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 3: 7-14 Septembre 1999).

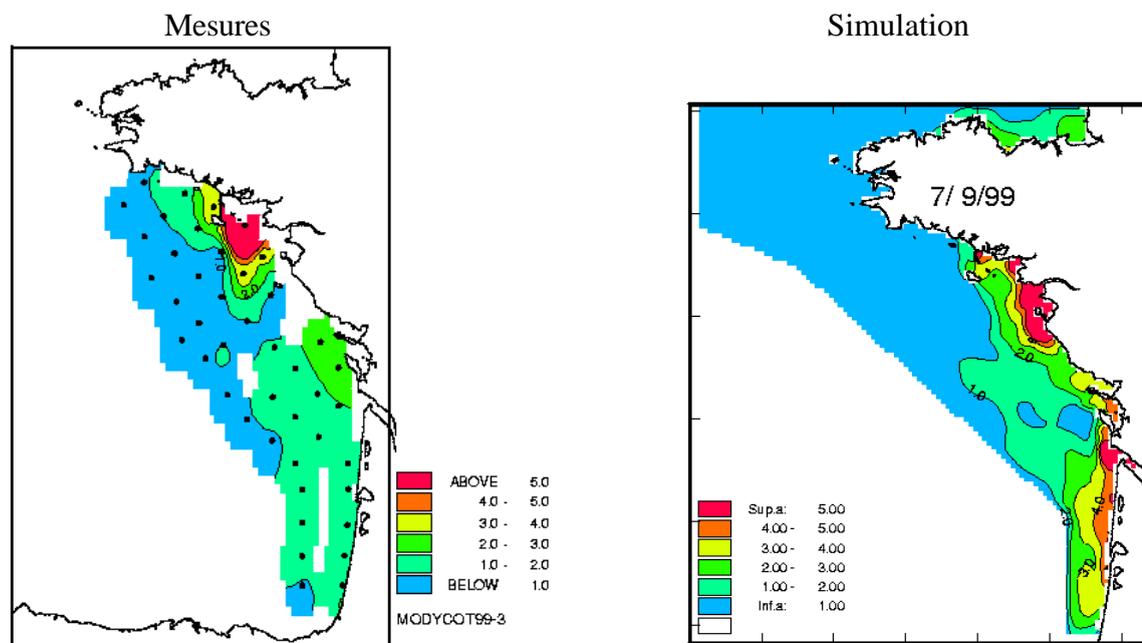


Figure 3-29 : Comparaison des données de silice ($\mu\text{mol/l}$), (Biomodycot 3: 7-14 Septembre 1999).

En période d'étiage, les salinités sont homogènes et supérieures à 34,5 sur la majeure partie de la zone. Les dessalures ne concernent que l'embouchure des estuaires. Seul le panache de la Gironde entraîne une légère dessalure le long de la côte des Landes et jusque devant le bassin d'Arcachon.

Les mesures et le modèle montrent un épuisement complet des concentrations en nitrate en surface. Les concentrations sont inférieures à $0,2 \mu\text{mol/l}$, sauf à l'embouchure des estuaires et le long de la côte des Landes.

Le modèle reproduit correctement les faibles concentrations en phosphate dans la partie nord, mais il les surestime dans la partie sud. Durant l'été, les teneurs en silice ont augmenté de façon significative grâce aux processus de régénération. Ces teneurs en silice sont également surestimées le long de la côte des Landes.

Concernant les concentrations en phosphate, il existe des processus d'adsorption et de désorption qui ne sont pas pris en compte dans le modèle. Lorsque que la concentration en phosphate dans l'eau est supérieure à la concentration d'équilibre, le phosphate est adsorbé sur les particules en suspension (Andrieux et Aminot, 1997). Ces processus sont importants dans les zones côtières turbides et la partie sud du plateau continental présente des fonds sablo-vaseux où les courants et la houle remettent en suspension du sédiment. La non-prise en compte de ces phénomènes d'adsorption et de désorption peut donc en partie expliquer la surestimation des concentrations en phosphate dans la colonne d'eau. S'ajoute à cela la présence d'un upwelling le long de la côte des Landes. La remontée en surface des eaux de fond plus riches en éléments nutritifs peut provoquer, dans le modèle, une surestimation des

concentrations si les teneurs en sels nutritifs dans les couches de fond sont déjà elles mêmes surestimées.

Bilan :

Les concentrations en sels nutritifs sont liées aux apports durant la partie hivernale du cycle et dépendent par la suite du niveau de consommation par les algues. Le modèle reproduit de façon satisfaisante l'extension des panaches en nitrate. Le taux de reminéralisation joue un rôle important pour le phosphate en période printanière et seul un taux de reminéralisation assez fort, permettant d'entretenir la croissance phytoplanctonique, a rendu possible l'épuisement du nitrate apporté par les fleuves. Le taux de reminéralisation benthique joue également un rôle sensible dans la zone côtière. Il a été ajusté de façon à reproduire au mieux les faibles teneurs en nitrate et phosphate en zone côtière en période estivale. Néanmoins, ce processus a rendu des résultats moins satisfaisants en Gironde qu'en Loire.

1.2. Chlorophylle

L'unité de chlorophylle pour les mesures est le mg/m³ de chlorophylle; le modèle utilise un taux de conversion de 1 entre les µmol/l d'azote et les µg/l de chlorophylle, les résultats sont donc directement comparables.

1.2.1. Utilisation des mesures du REPHY

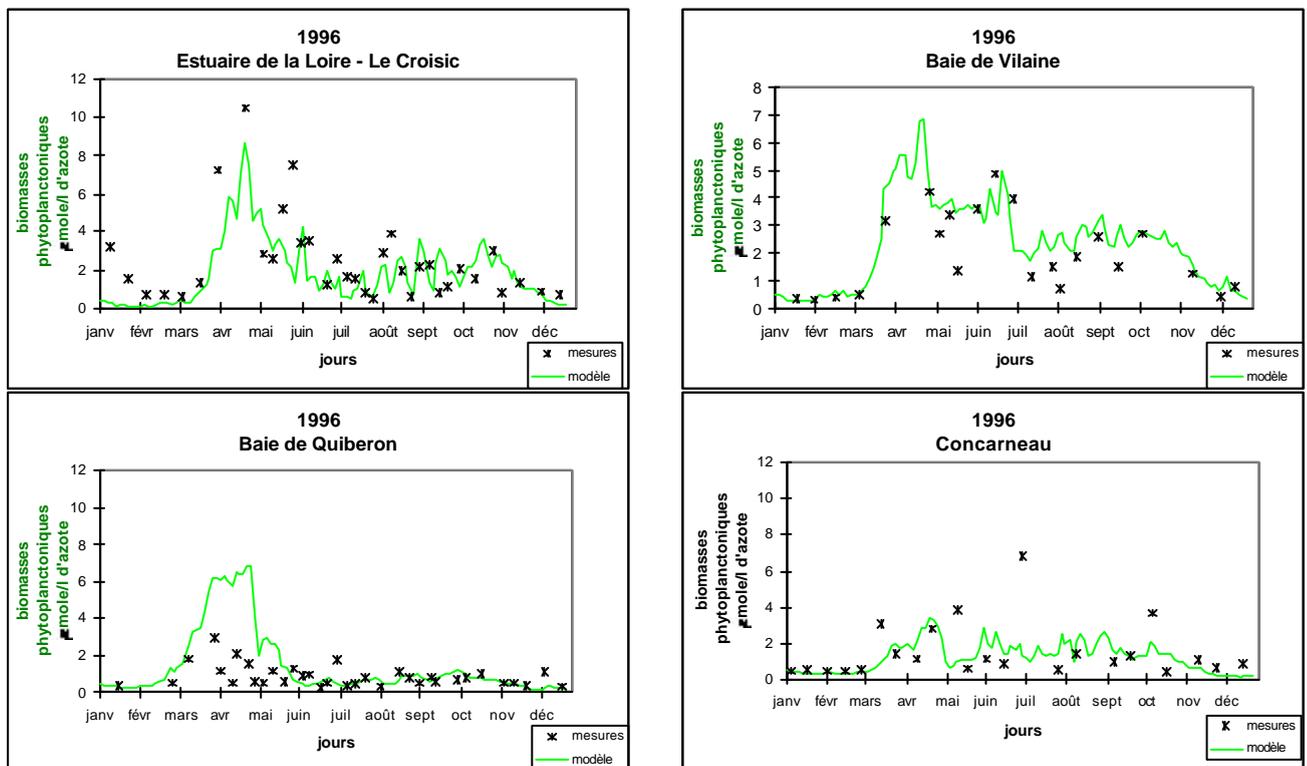


Figure 3-31 : Evolution de la chlorophylle en zone côtière en 1996
a- en Loire, **b-** en baie de Vilaine, **c-** en baie de Quiberon et **d-** à Concarneau.

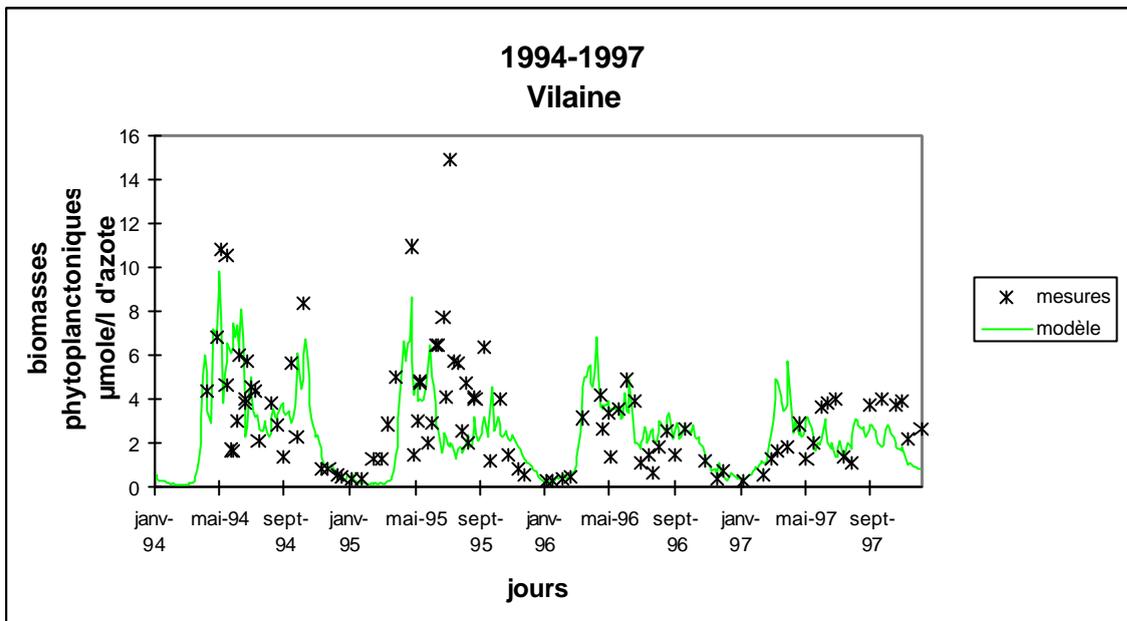


Figure 3-32 : Evolution de la chlorophylle en baie de Vilaine, de 1994 à 1997

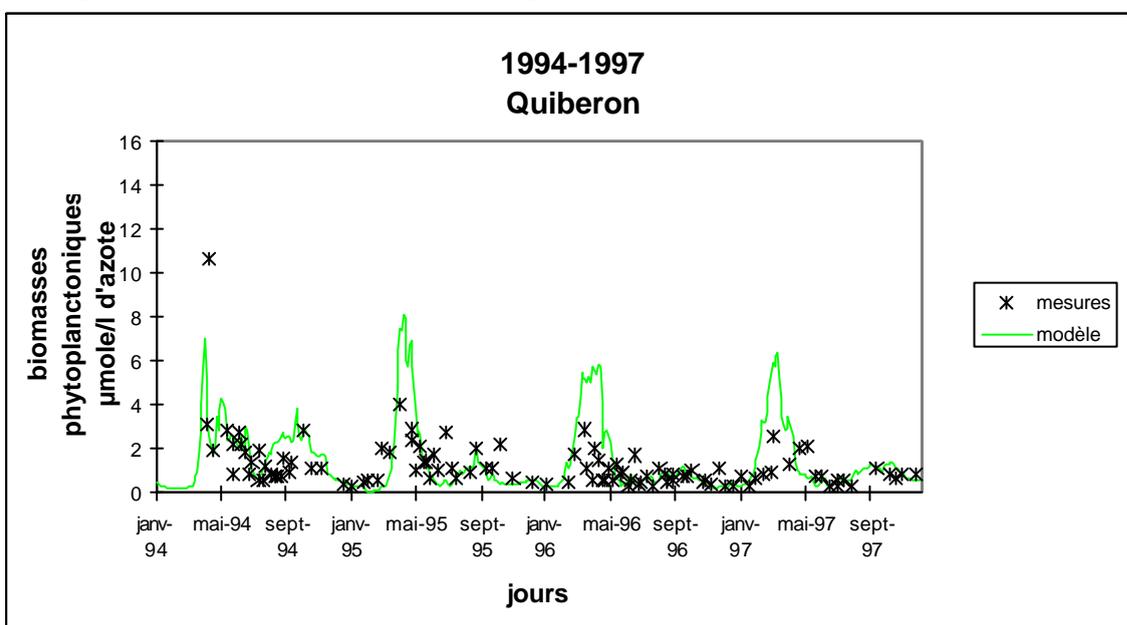


Figure 3-33 : Evolution de la chlorophylle en baie de Quiberon, de 1994 à 1997

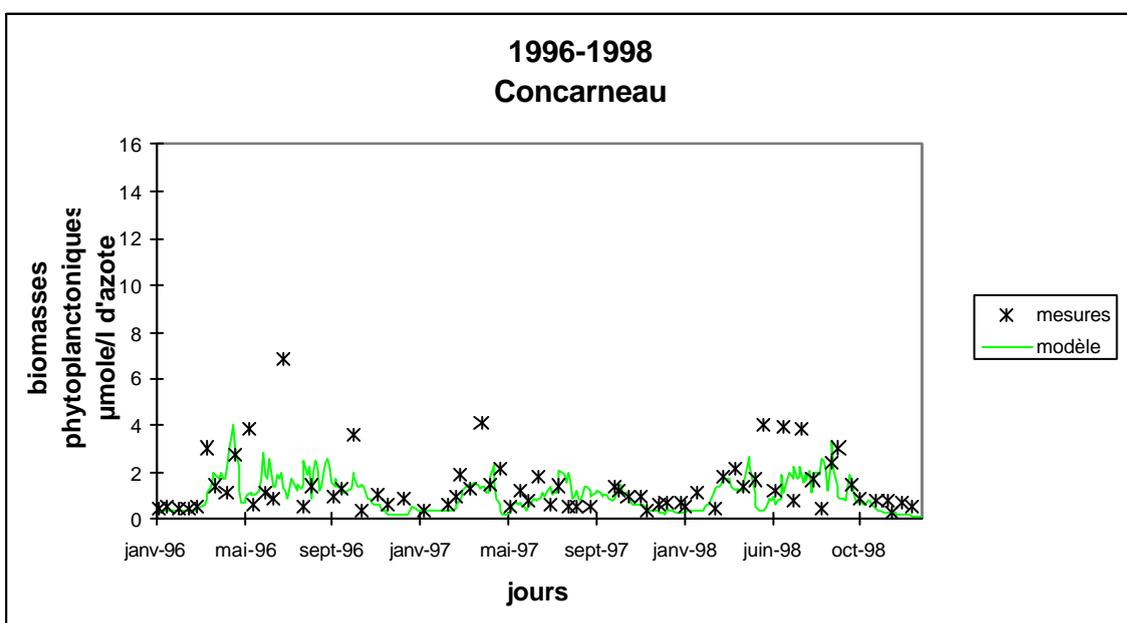


Figure 3-34 : Evolution de la chlorophylle à Concarneau, de 1996 à 1998

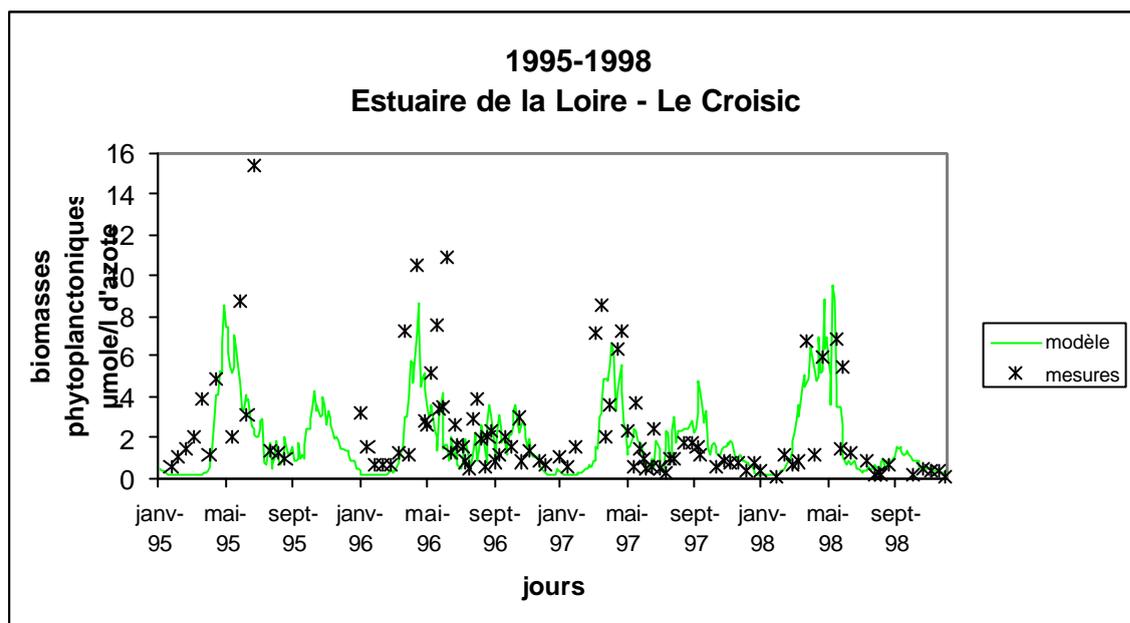


Figure 3-35 : Evolution de la chlorophylle dans l'estuaire de la Loire, de 1995 à 1998

Pour l'année 1996 (figure 3-31) le modèle présente une bonne adéquation avec les données du REPHY. L'amplitude et la période d'apparition des blooms sont correctement représentées sauf pour la baie de Quiberon, où malgré la prise en compte de la prédation par les huîtres, le calcul surestime l'ampleur du bloom printanier. La forte valeur en juillet à Concarneau n'est pas non plus simulée; elle correspond à un bloom monospécifique d'une petite espèce de diatomées que le modèle ne parvient pas à représenter avec le jeu de paramètres actuels.

Les suivis pluriannuels (figures 3-32 à 3-35) montrent que les variations saisonnières de la chlorophylle sont globalement bien reproduites. Les plus fortes concentrations mesurées en baie de Vilaine et dans l'estuaire de la Loire, comparativement aux niveaux atteints en baie de Quiberon et à Concarneau sont reproduites par le modèle.

Toutefois en baie de Vilaine, le modèle sous-estime en 1995 les concentrations estivales en phytoplancton. Cette période correspond au fort développement de *Gymnodinium mikimotoi* qui a atteint le stade d'eau colorée en surface et que le modèle ne parvient pas à reproduire dans l'estuaire de la Vilaine.

1.2.2. Comparaison avec les résultats des campagnes

Comme pour les sels nutritifs, la suite des comparaisons avec les mesures consiste à valider la capacité du modèle à reproduire les différentes structures spatiales observées durant l'année 1999.

- ❖ Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMODYCOT 1 (du 6 au 15 avril 1999).

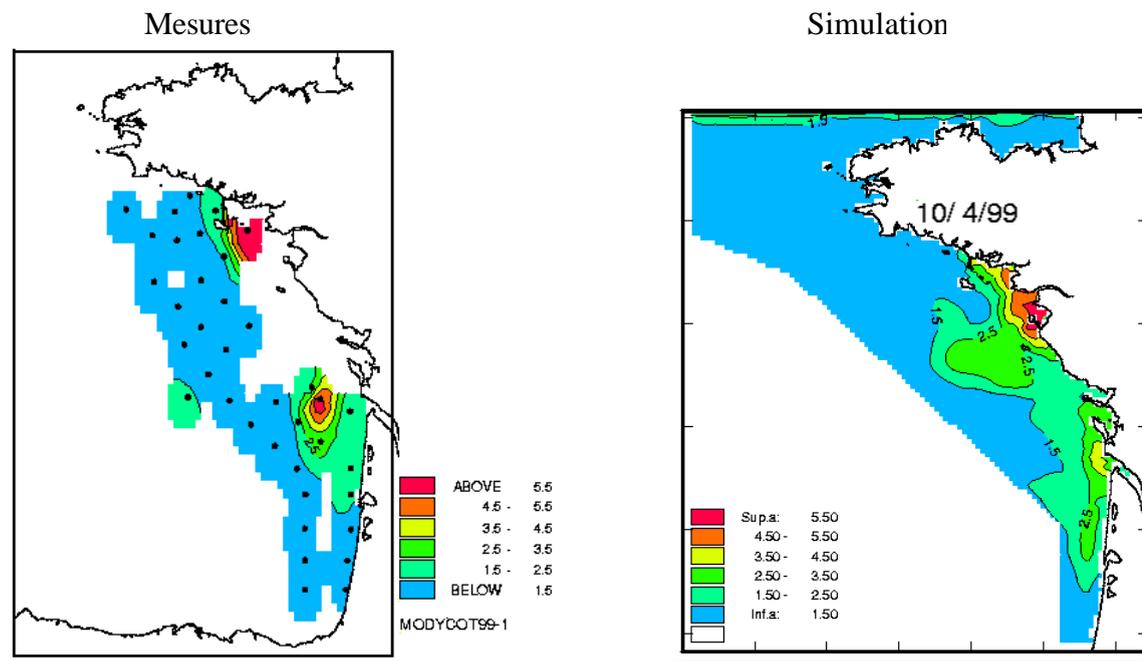


Figure 3-36 : Comparaison des données de chlorophylle en avril (mg/m^3), (Biomodycot 1 : 6-15 avril 1999)

- ❖ Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMODYCOT 2 (du 8 au 14 juin 1999)

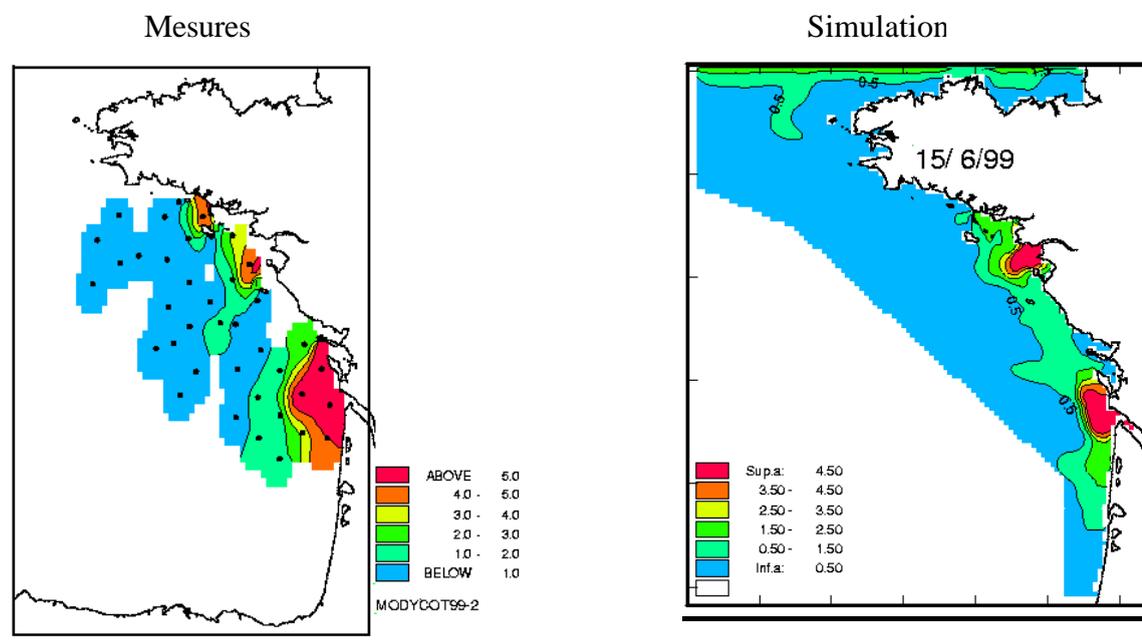


Figure 3-37 : Comparaison des données de chlorophylle en juin (mg/m^3), (Biomodycot 2 : 8-14 juin 1999)

- ❖ Comparaison avec les données de surface de la campagne ECOLOIRE (du 27 au 31 juillet 1999).

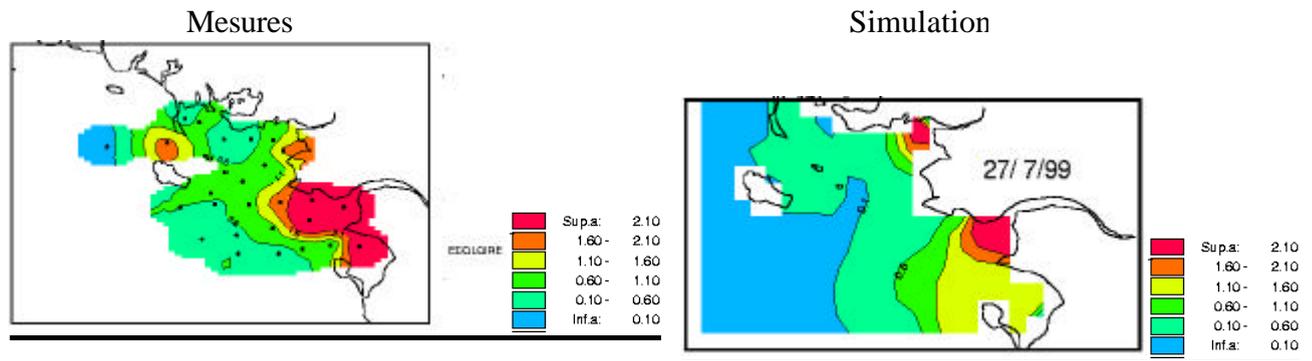


Figure 3-38 : Comparaison des données de chlorophylle (mg/m^3), (Ecoloire : 27-31 juillet 1999).

- ❖ Comparaison avec les données de surface de la campagne BIOMODYCOT 3 (du 7 au 14 septembre 1999).

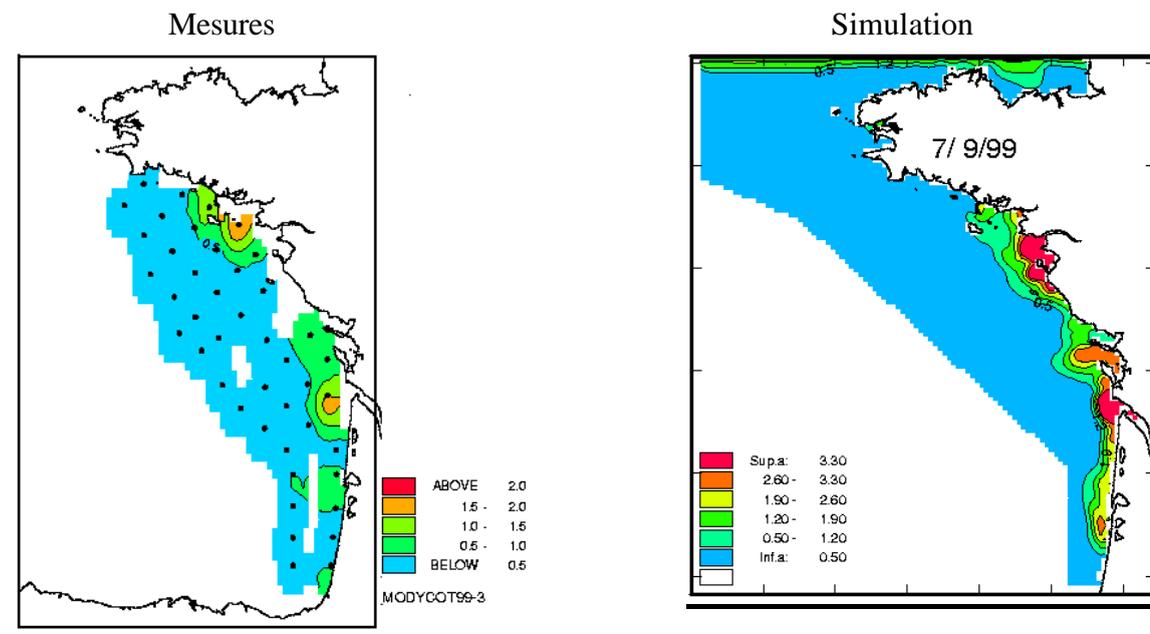


Figure 3-39 : Comparaison des données de chlorophylle en juin (mg/m^3), (Biomodycot 3 : 7-14 septembre 1999).

Les valeurs de chlorophylle simulée correspondent de façon satisfaisante aux mesures; le modèle reproduit les concentrations supérieures en chlorophylle devant l'estuaire de la Loire en avril, les faibles teneurs en chlorophylle au large et le maintien d'une étroite bande côtière productive durant l'été. Néanmoins, comme pour le phosphate à la même époque, même s'il reproduit l'ordre de grandeur des concentrations en chlorophylle observées devant la Gironde, il sous-estime l'extension vers le large du panache chlorophyllien.

1.2.3. Comparaison avec les images satellites de la couleur de l'eau (images fournies par Gohin et Druon).

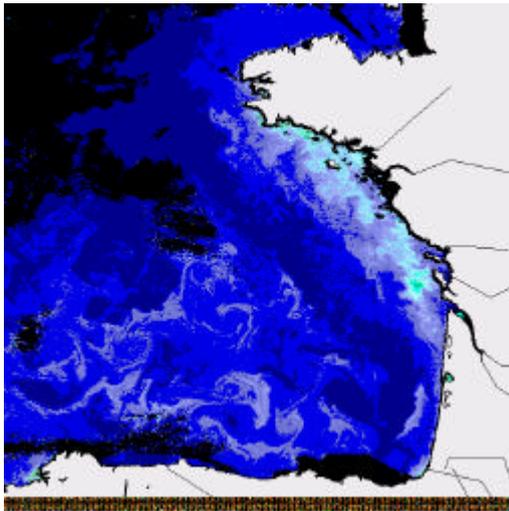
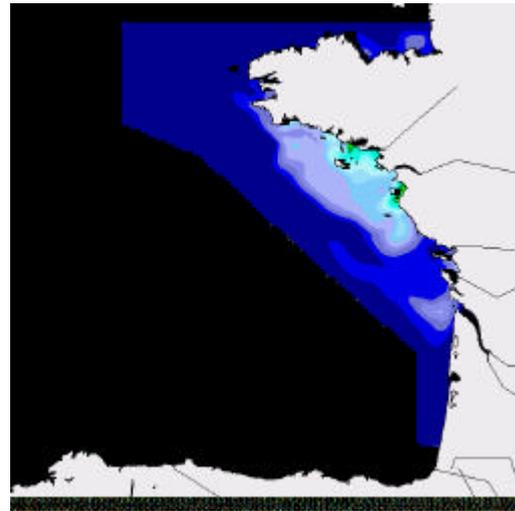


image du 23/03/1998



simulation du 25/03/98

Figure 3-40 : Comparaison des données de chlorophylle en mars 1998 (mg/m^3).

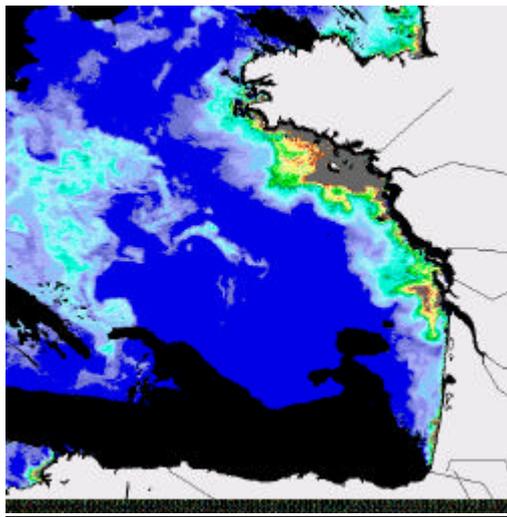
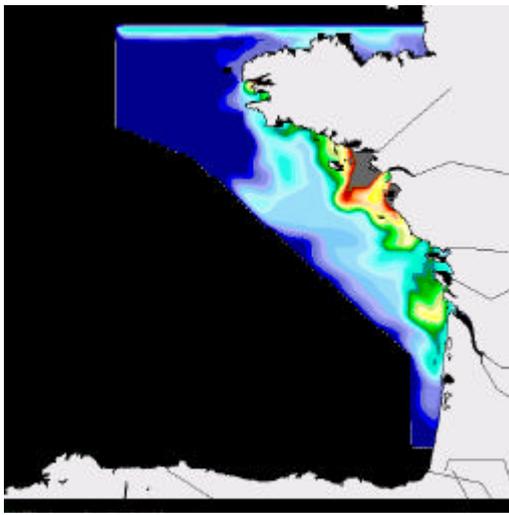
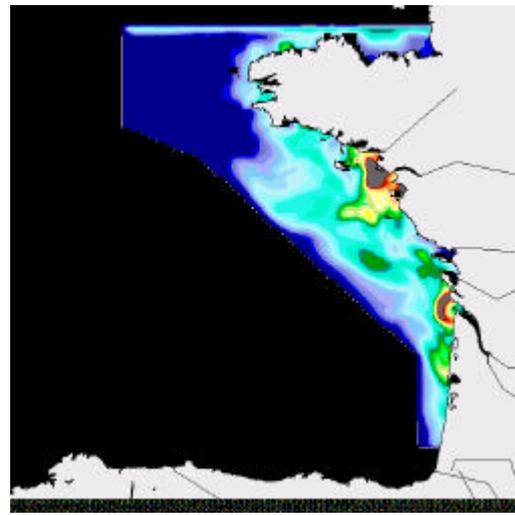


Image du 15/05/1998



simulation du 5/05/1998



simulation du 15/05/1998



Figure 3-41 : Comparaison des données de chlorophylle en mai 1998 (mg/m^3).

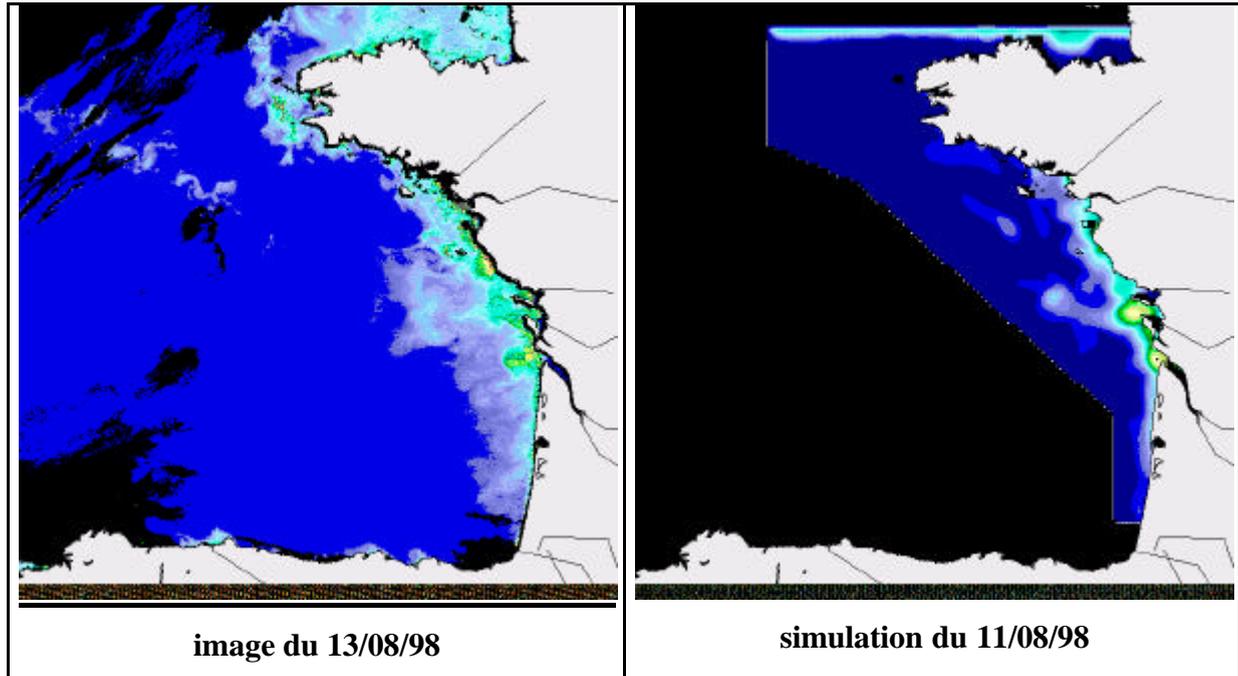


Figure 3-42 : Comparaison des données de chlorophylle en août 1998 (mg/m^3).



Cette partie concernant la comparaison entre le modèle et les mesures se termine avec une tentative d'application purement qualitative des images satellitaires de la couleur de l'eau. Au mois de mars, le modèle reproduit le démarrage précoce de la production phytoplanctonique le long de la côte sud Bretagne avec un ordre de grandeur comparable à celui de l'observation satellite. Toutefois, comme signalé dans le paragraphe 1.1.2 lors de la comparaison avec les campagnes Biomet, le modèle ne reproduit pas le bloom hivernal dans les eaux du panache girondin.

En mai, le modèle est capable de reproduire les plus fortes concentrations observées devant l'estuaire de la Loire mais le maximum simulé survient 10 jours plus tôt que dans la réalité.

En été, comme pour l'année 1999, les concentrations en chlorophylle supérieures à $1\text{mg}/\text{m}^3$ sont localisées au niveau de la zone côtière.

2. Evolution temporelle de l'écosystème

2.1. Analyse du cycle annuel sur une année type : 1998

2.1.1. La floraison printanière

❖ En zone côtière :

Le modèle montre que le développement phytoplanctonique débute dans le nord du plateau continental, dans la zone des fronts halins, dès la fin du mois de mars (figure 3-43). La stratification de la colonne d'eau et l'énergie lumineuse sont les deux principaux facteurs conditionnant la date de début du bloom.

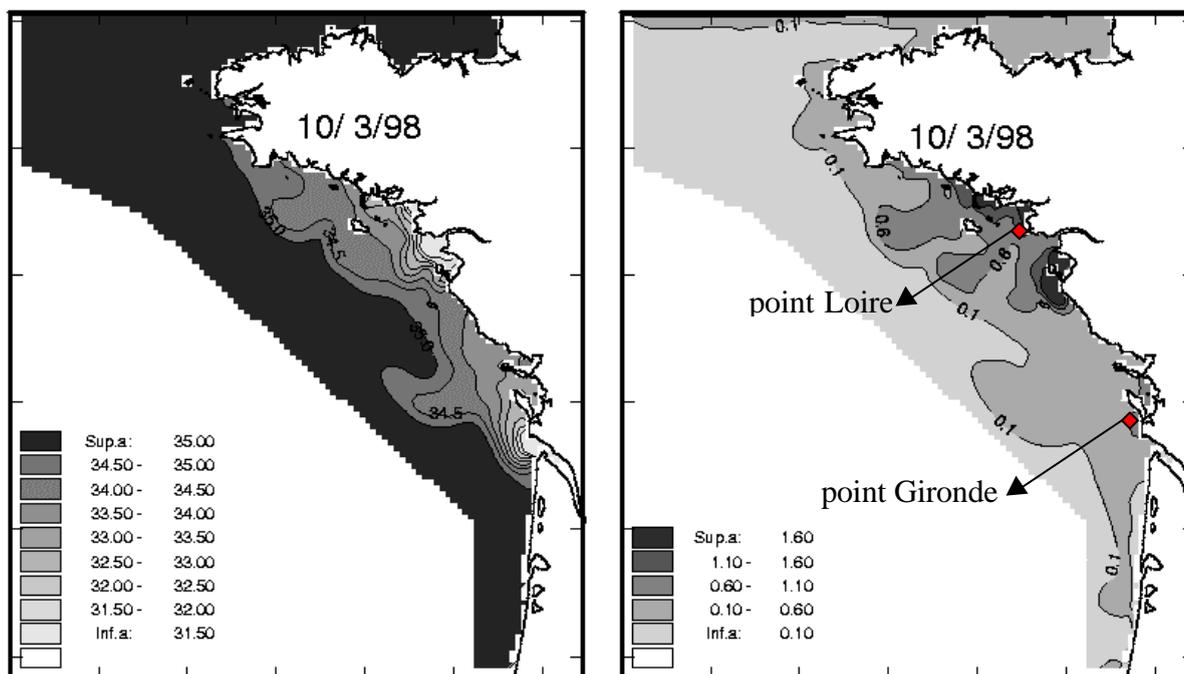


Figure 3-43-a : Répartition des salinités en surface
Figure 3-43-b : Biomasse phytoplanctonique en surface ($\mu\text{mol/l}$ d'azote)

Les apports fluviaux en eau douce individualisent une couche de surface de faible profondeur où la lumière est moins limitante que sur l'ensemble de la colonne d'eau. Le bloom est alors majoritairement composé de diatomées et se localise dans les 5 premiers mètres.

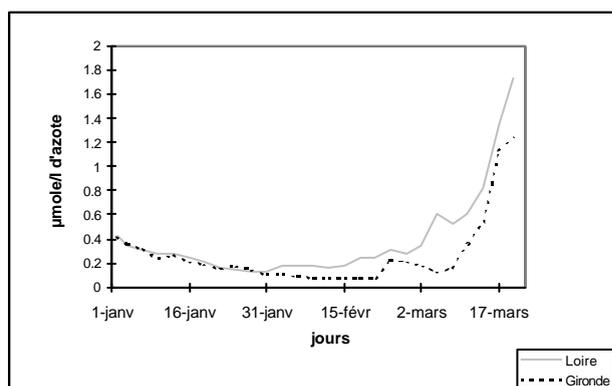


Figure 3-44 : Biomasse phytoplanctonique en surface
 (au niveau des 2 points Loire et Gironde signalés sur la figure 3-43-b)

Les figures 3-43 et 3-44 montrent qu'à la même époque, les concentrations phytoplanctoniques en surface sont plus faibles en Gironde qu'en Loire. Néanmoins la production printanière débute simultanément dans les deux estuaires, en limite de panache turbide. Cette différence dans les niveaux de production entre la Loire et la Gironde est liée aux turbidités d'origine non chlorophyllienne, plus importantes en Gironde. L'effet limitant de la lumière engendré par cette turbidité (figure 3-45) maintient une production en Gironde plus faible qu'en Loire jusqu'au 15 mars (figure 3-46). Cet effet varie entre 0 et 1 (0=limitation totale, 1=aucun effet limitant).

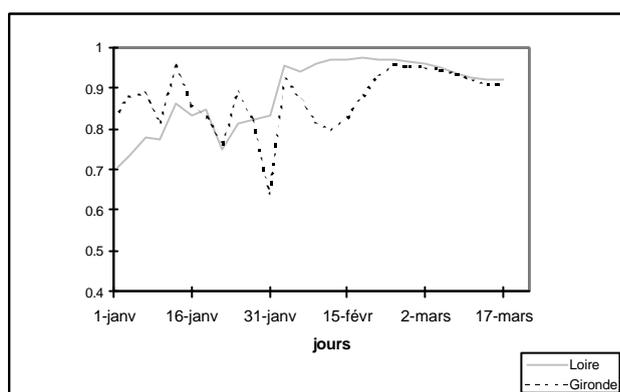


Figure 3-45 : Effet limitant de la lumière moyenné sur les 5 premiers mètres.

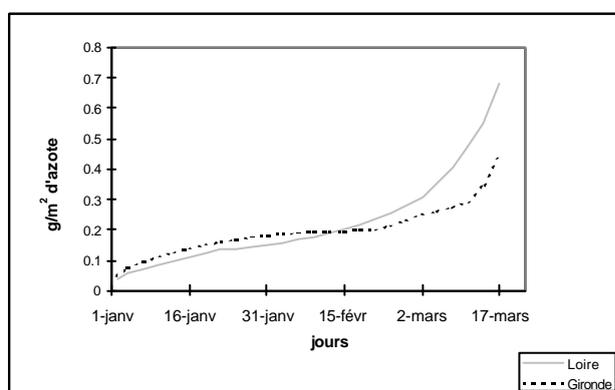


Figure 3-46 : Production cumulée des diatomées dans les 5 premiers mètres

Dans les zones côtières et devant les estuaires, l'influence des fleuves prolonge le bloom printanier et à chaque période de dessalure correspond généralement un pic de chlorophylle. En baie de Quiberon (figure 3-47), le premier pic de chlorophylle en mars correspond à la dessalure engendrée par les crues hivernales. Il est limité en importance par les basses températures et par les faibles luminosités. Le pic de plus forte ampleur, en mai, correspond à l'arrivée des eaux de la Loire et de la Vilaine pendant la crue printanière et le phytoplancton bénéficie de nouveaux apports de sels nutritifs d'origine fluviale. En été, l'absence de nouvel apport de nutriment limite les concentrations phytoplanctoniques entre 1 et 2 $\mu\text{mol/l}$ d'azote.

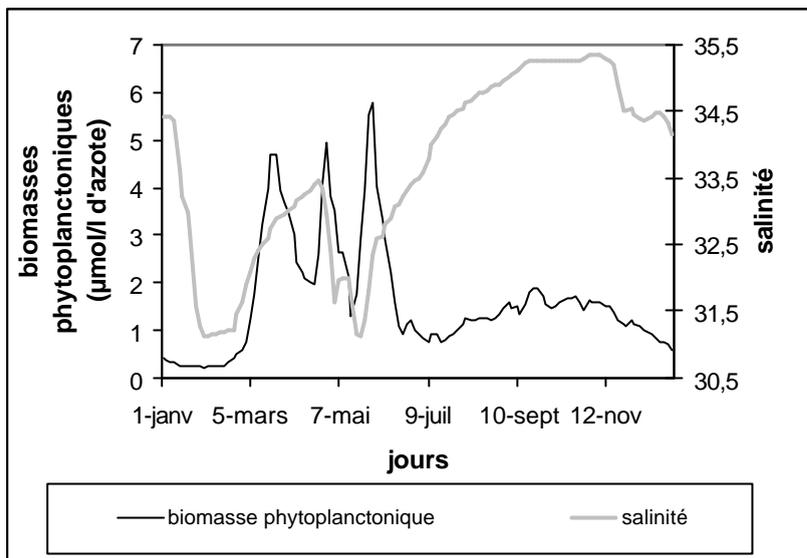
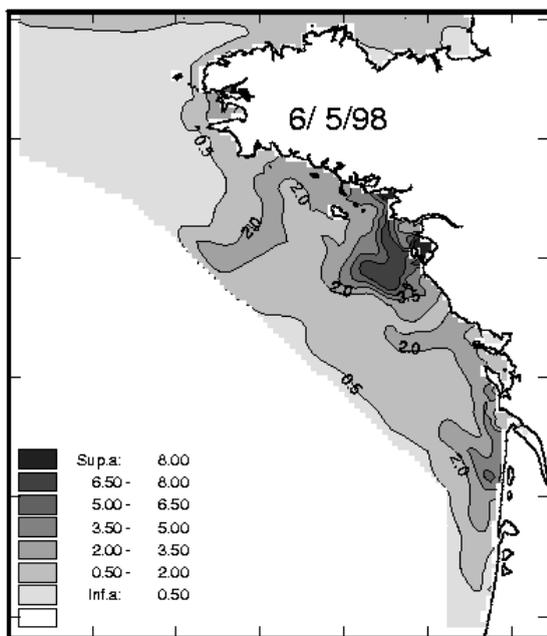


Figure 3-47 : Evolution des biomasses phytoplanctoniques et des salinités en surface en Baie de Quiberon

- ❖ A l'échelle du plateau, la crue ligérienne du mois de mai renforce les concentrations phytoplanctoniques devant l'estuaire. Avec les vents, le panache chlorophyllien se décolle de la côte et la zone productive s'étend vers le large (figure 3-48-a). Les biomasses phytoplanctoniques en surface sont beaucoup plus importantes devant la Loire que devant la Gironde et la zone d'influence des eaux de la Loire est plus étendue que celle de la Gironde. A l'embouchure de l'estuaire, les turbidités plus importantes après la crue retardent de quelques jours la production primaire (figure 3-48-b).



Biomasse phytoplanctonique en surface ($\mu\text{mol/l}$ d'azote)

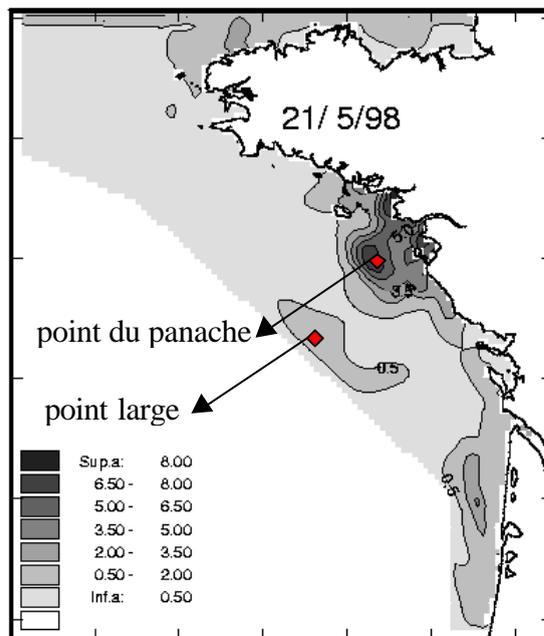


Figure 3-48-a : début mai 1998

Figure 3-48-b : fin mai 1998

❖ Dans les eaux centrales du plateau :

On assiste à un décalage d'environ 2 mois entre l'apparition du bloom dans les zones de fronts halins côtiers et les eaux centrales du plateau. Il faut attendre le début du mois de mai pour que les concentrations phytoplanctoniques en surface dépassent la valeur 0,5 $\mu\text{mol/l}$ d'azote (figure 3-49).

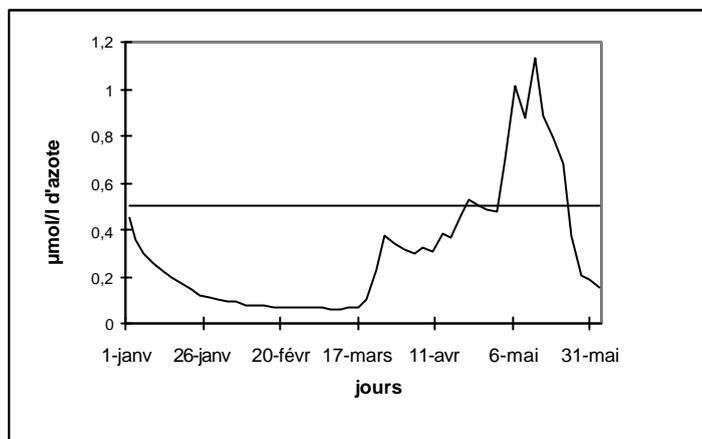


Figure 3-49 : Biomasse phytoplanctonique en surface (au niveau du point au large signalé sur la figure 3-48-b)

L'hétérogénéité spatio-temporelle de la floraison printanière est engendrée par la structure physique de la colonne d'eau. En dehors des fronts halins, la colonne d'eau est soumise à un mélange vertical important qui homogénéise les concentrations en sels nutritifs et retarde le développement phytoplanctonique. Les quantités de phytoplancton produites en surface se retrouvent rapidement mélangées aux couches profondes pauvres en lumière. L'appauvrissement fort du nitrate durant le mois d'avril (figure 3-50) est le signe que la production phytoplanctonique a commencé à puiser dans le stock hivernal de sels nutritifs. Cependant, il faut attendre que la colonne d'eau soit stabilisée pour que l'on observe un développement algal maximal en surface (figures 3-51 a et 3-51 b).

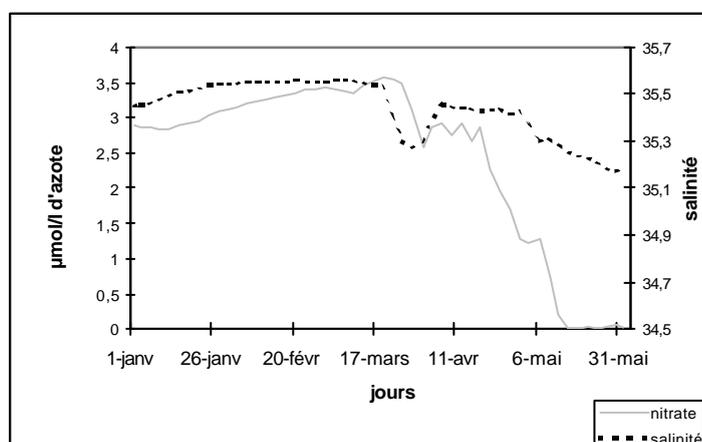


Figure 3-50 : Suivi du nitrate et de la salinité en surface au large (cf. figure 3-48-b)

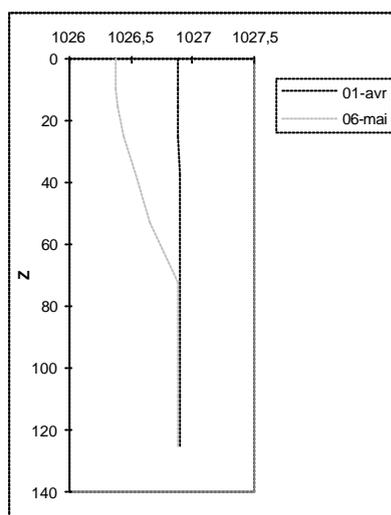


Figure 3-51-a : Profils de densité

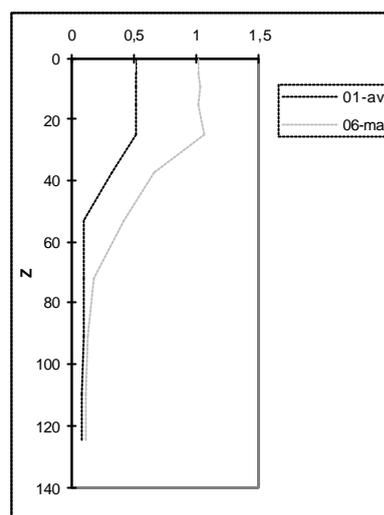


Figure 3-51-b : Répartition verticale de la biomasse algale ($\mu\text{mol/l}$ d'azote)

(au niveau du point au large signalé sur la figure 3-48-b)

L'image du mois de mai (figure 3-48-a) montre que le domaine où s'effectue la floraison phytoplanctonique s'est étendu vers le large, mais les concentrations restent relativement faibles comparativement aux biomasses trouvées en zone côtière. Dans la partie centrale du plateau (au-delà de l'isobathe 100 mètres), le développement phytoplanctonique printanier concerne les eaux superficielles et se répartit sur les 20 premiers mètres. Ce développement algal est rapide et les concentrations en phytoplancton chutent dès la fin du mois de mai (figure 3-48-b). La floraison printanière au large se traduit rapidement par un épuisement des couches de surface en éléments nutritifs.

Fin mai, les eaux superficielles sont épuisées en sels nutritifs ($\text{NO}_3 < 1 \mu\text{mol/l}$, $\text{P} < 0,1 \mu\text{mol/l}$ et $\text{Si} < 1 \mu\text{mol/l}$), sauf dans le domaine d'extension des eaux de la Loire et de la Gironde où les teneurs en nitrate et silice restent élevées (figures 3-52).

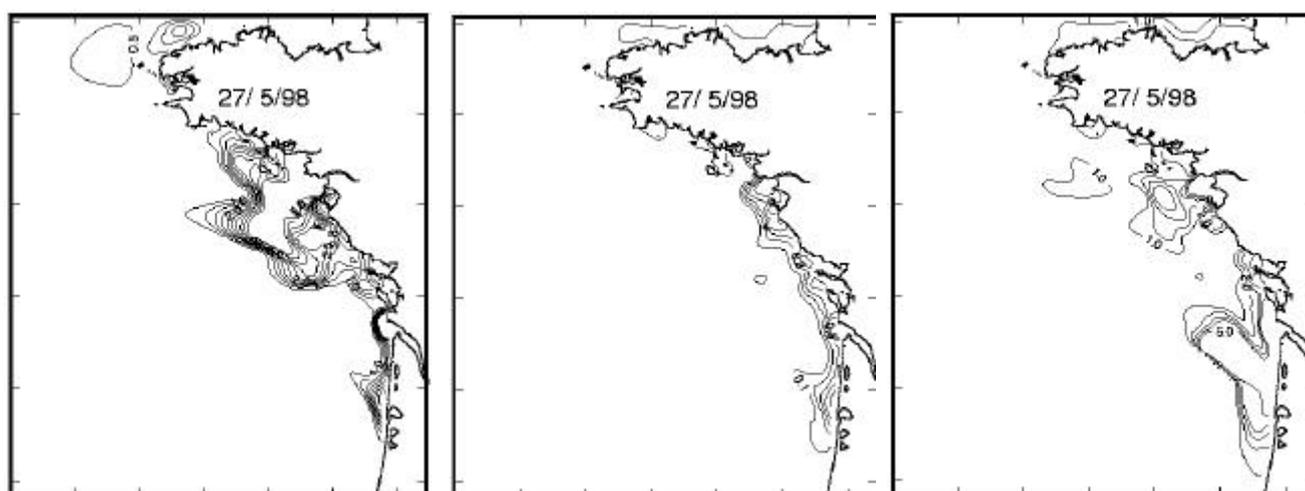


Figure 3-52 : Concentrations ($\mu\text{mol/l}$) des nutriments en surface à la fin du mois de mai

a : nitrate

b : phosphate

c : silicate

- ❖ Evolution des facteurs nutritifs limitants dans le panache de la Loire et au large de ce panache (cf. points signalés sur la figure 47-b):

Les figures qui suivent représentent les effets limitants pris en compte dans le modèle pour les diatomées. Cet effet varie entre 0 et 1 (0=limitation totale et arrêt de la croissance, 1=aucun effet limitant).

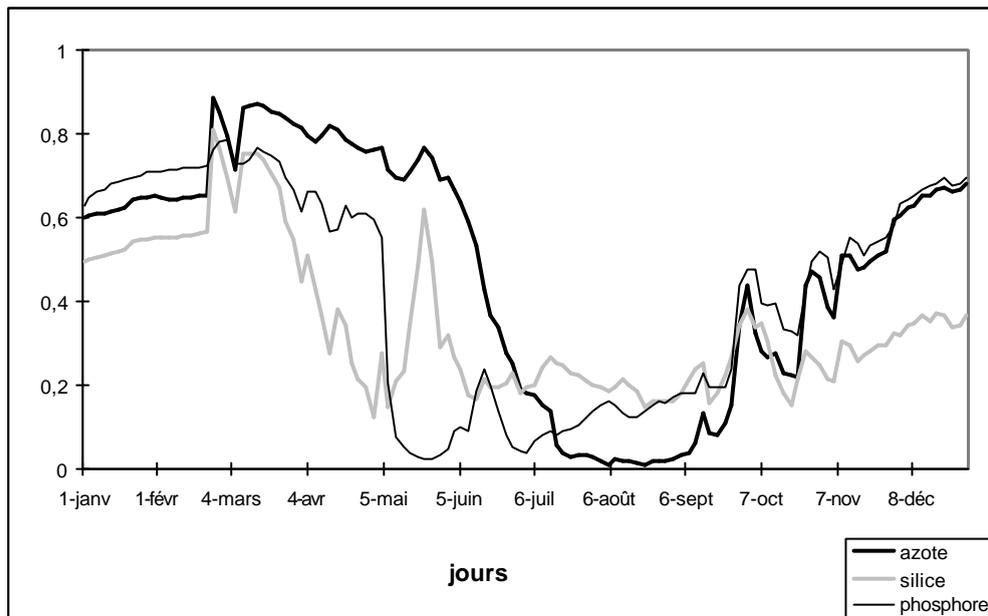


Figure 3-53 : Evolution des facteurs limitants dans le panache de la Loire

Pour les diatomées (figure 3-53), la silice est le premier sel nutritif à devenir limitant dans la zone de panache. Cette limitation est rapidement relayée par une limitation printanière forte par le phosphate. Durant l'été, l'azote devient à son tour limitant.

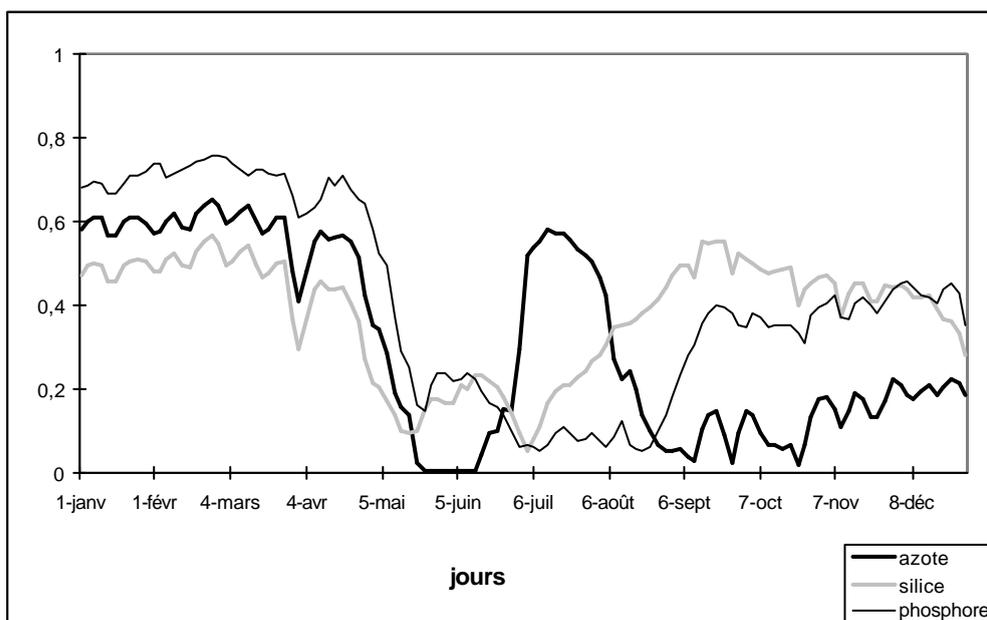


Figure 3-54 : Evolution des facteurs limitant au large du panache de la Loire

Plus au large (figure 3-54), la silice est elle aussi le premier élément à devenir limitant, mais cette fois l'azote montre dès le printemps un très fort effet limitant, ce qui n'est pas observé au niveau des panaches. Les forts débits durant le mois de mai 1998, couplés aux vents de secteur nord ont exceptionnellement advecté, tard dans le printemps, des masses d'eau dessalée jusqu'au talus. Cette extension du panache de la Loire, enrichi en sels nutritifs et notamment en nitrate, est à l'origine de la diminution de l'effet limitant de l'azote en juin.

Ainsi, dans le panache de la Loire, le phosphate joue un rôle majeur dans la limitation du bloom printanier à diatomées tandis que plus au large, c'est l'azote qui devient le principal élément limitant.

On retrouve ici les conclusions obtenues dans le chapitre I lors de l'étude sur la répartition des sels nutritifs sur le plateau continental atlantique. La limitation par l'azote du phytoplancton en eau marine est un phénomène connu depuis longtemps (Goldman *et al.*, 1981 ; Ryther 1971 ; Bauerfeind *et al.*, 1990 ; Pennock et Sharp, 1994) mais les études récentes sur l'effet des apports fluviaux ont mis en évidence le rôle majeur de la silice et du phosphate dans la limitation du bloom printanier en zone côtière (Del Amo *et al.*, 1997 ; Conley et Malone, 1992 ; Herbland *et al.*, 1998 ; Videau 1995 ; Cugier, 1999 ; Guillaud *et al.*, 2000).

2.1.2. La succession diatomées/flagellés

Les mesures du REPHY montrent que les deux principaux groupes d'espèces phytoplanctoniques rencontrées en zone côtière sont les diatomées, abondantes au printemps et en automne, et les dinoflagellés, majoritaires en période estivale.

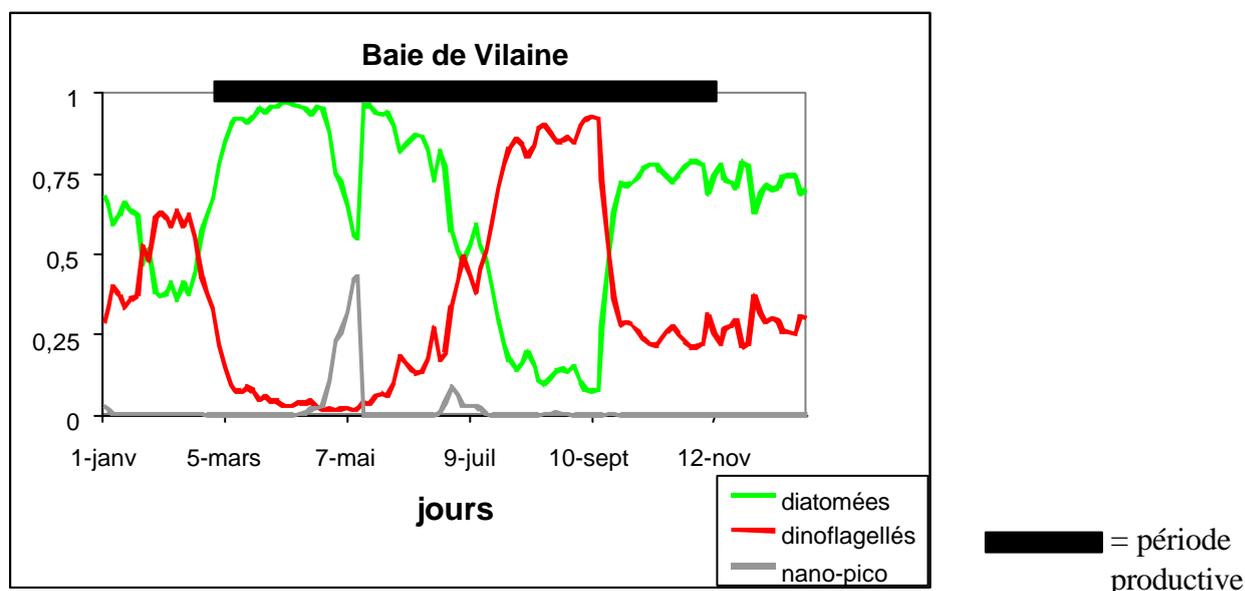


Figure 3-55 : Part relative des différents groupes simulés en Baie de Vilaine.

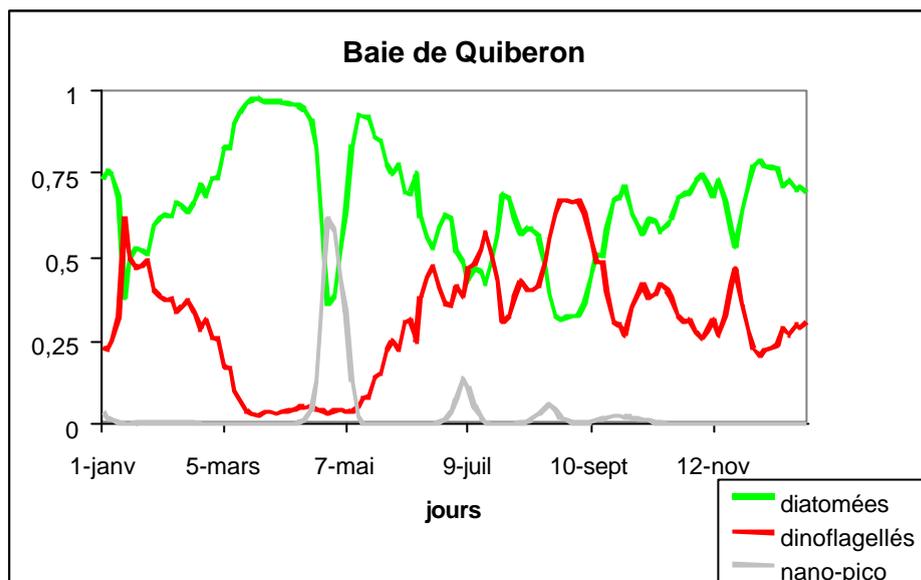


Figure 3-56 : Part relative des différents groupes simulés en Baie de Quiberon.

- ❖ En zone côtière (figure 3-55 et 3-56), les diatomées dominent la floraison printanière et automnale. Ce bloom est suivi par un bloom faible et rapide du pico-nanophytoplancton en mai. La formation de ce bloom est conduite par l'ammonium généré durant le bloom printanier à diatomées. Ce résultat est très similaire à celui de Gregoire *et al.* (1998) en mer Noire. En été, l'écosystème se structure autour des deux grands groupes de microphytoplancton : diatomées et dinoflagellés. Les dinoflagellés apparaissent en début de période estivale. Ils dominent pendant une courte période, de la fin de mois d'août jusqu'au début du mois de septembre. Leur développement est légèrement plus important en baie de Vilaine qu'en baie de Quiberon. Ces résultats sont conformes aux observations du REPHY (figure 3-57 a et b), et peuvent s'expliquer par le rôle joué par la lumière, les nutriments et la sédimentation.

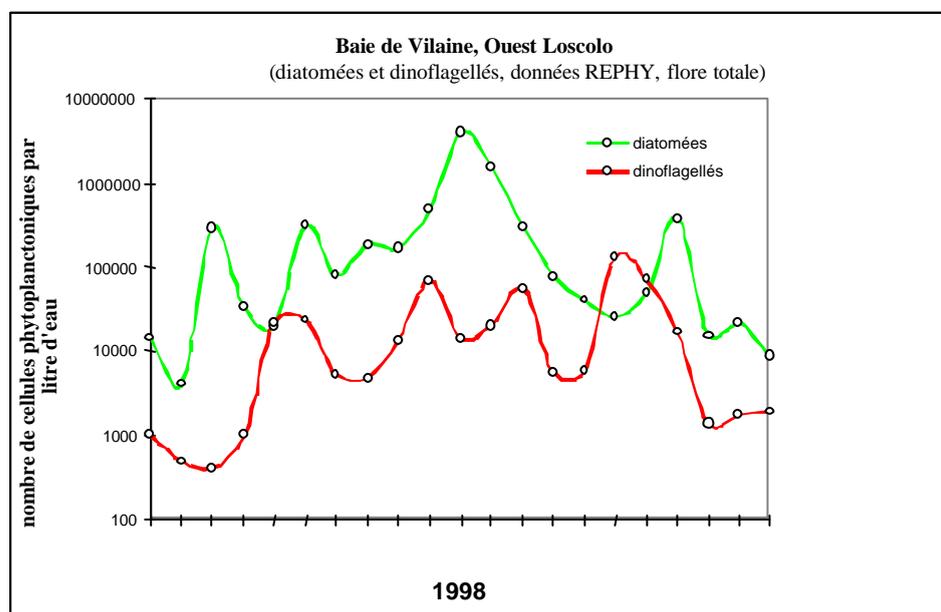
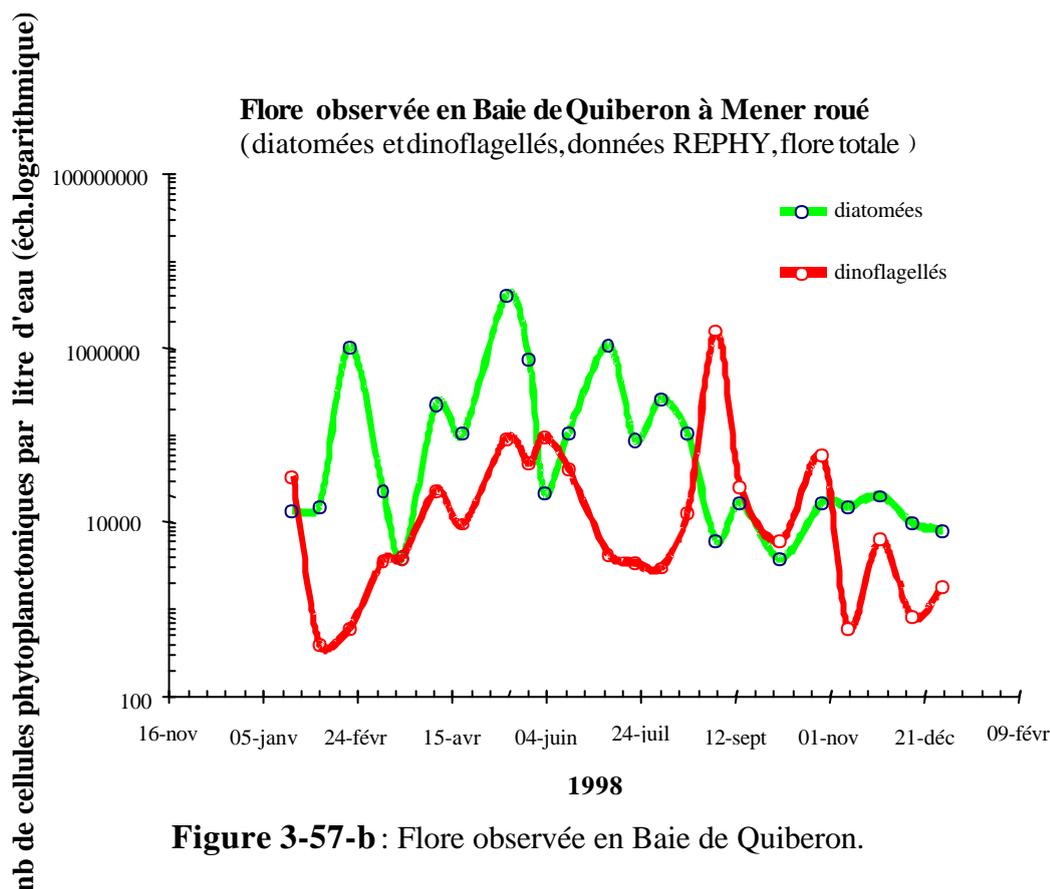


Figure 3-57-a : Flore observée en Baie de Vilaine.



❖ Le rôle de la lumière :

En période printanière le facteur lumière contribue à la dominance des diatomées, qui sont plus efficaces que les dinoflagellés aux faibles éclaircissements.

❖ Le rôle des sels nutritifs :

Par la suite, la limitation par les sels nutritifs est l'un des principaux facteurs de différenciation entre les deux groupes de microphytoplancton. Suite à la consommation de la silice pendant la période de croissance des diatomées, les concentrations en silice diminuent et deviennent limitantes, favorisant ainsi le développement des espèces non siliceuses. De plus les dinoflagellés sont favorisés par rapport aux diatomées du fait de leur affinité pour l'ammonium. La figure 3-58 montre les effets limitants de l'azote sur ces deux groupes. Durant la période printanière l'azote disponible pour la croissance algale est majoritairement composé de nitrate d'origine fluviale. Mais en période estivale, le stock de nitrate hivernal est presque intégralement épuisé et l'azote présent sous forme d'ammonium dans la colonne d'eau est issu de la régénération. Les diatomées, qui ont une constante de Michaëlis-Menten légèrement supérieure aux dinoflagellés pour l'ammonium se trouvent donc un peu plus limitées par l'azote.

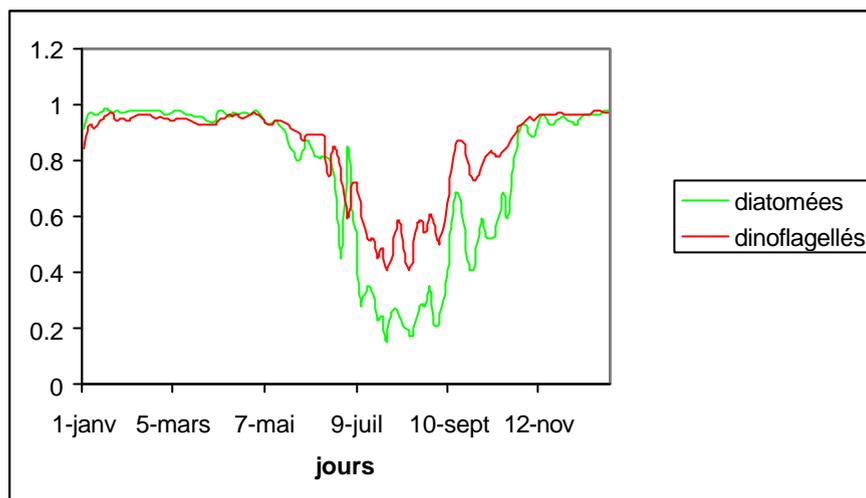


Figure 3-58 : Evolution de l'effet limitant de l'azote sur les diatomées et les dinoflagellés.

❖ Le rôle de la sédimentation :

Les vitesses de sédimentation attribuées aux diatomées favorisent également le déclin de ce groupe dans les couches de surface, au profit des dinoflagellés. Cette vitesse de sédimentation est liée à l'état nutritif des cellules ; en période estivale, les diatomées sont fortement limitées par l'azote et ont donc une vitesse de sédimentation plus élevée.

Sur le graphique suivant (figure 3-59) on distingue les concentrations maximales en diatomées, ainsi que la position sur la verticale de ce maximum. En période de bloom printanier, la floraison des diatomées a lieu en surface. Les diatomées se maintiennent courant juin et juillet en profondeur (aux alentours de 8 mètres) par sédimentation et accumulation et elles chutent sur le fond en période estivale, pendant le développement des dinoflagellés en surface.

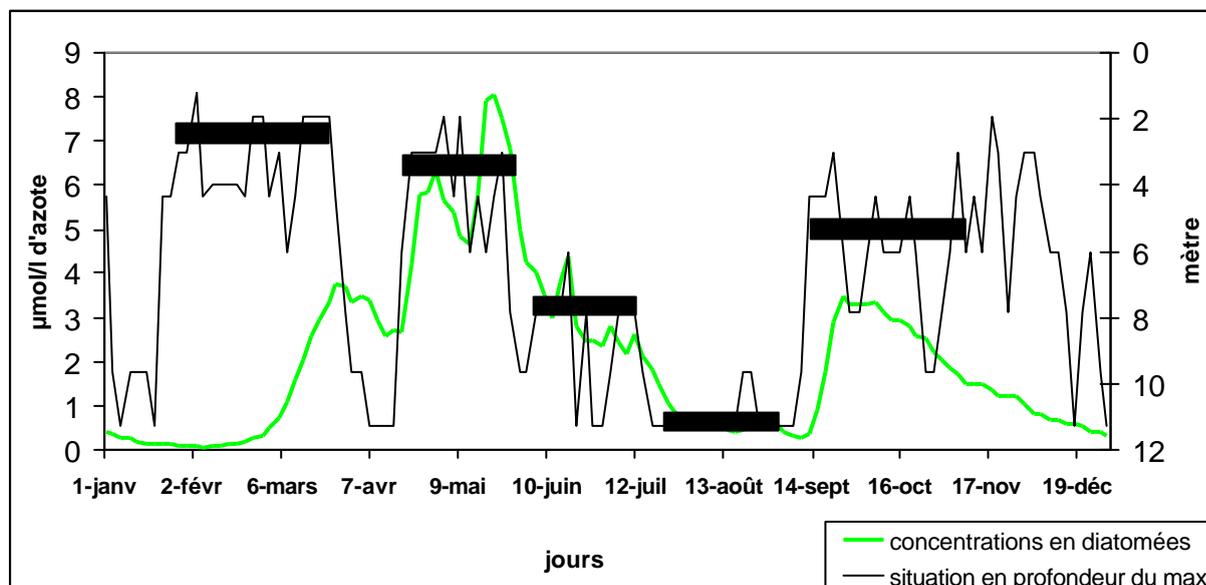


Figure 3-59 : Evolution des biomasses maximales des diatomées dans la colonne d'eau.

- ❖ Au large (figure 3-60), on observe également une dominance du groupe des diatomées au printemps, rapidement suivie par une dominance du nano-picoplancton qui succède à la chute du bloom printanier à diatomées. En période estivale, les dinoflagellés, composés uniquement du groupe *Gymnodinium mikimotoi* (dont le modèle est décrit dans le dernier chapitre) deviennent dominants .

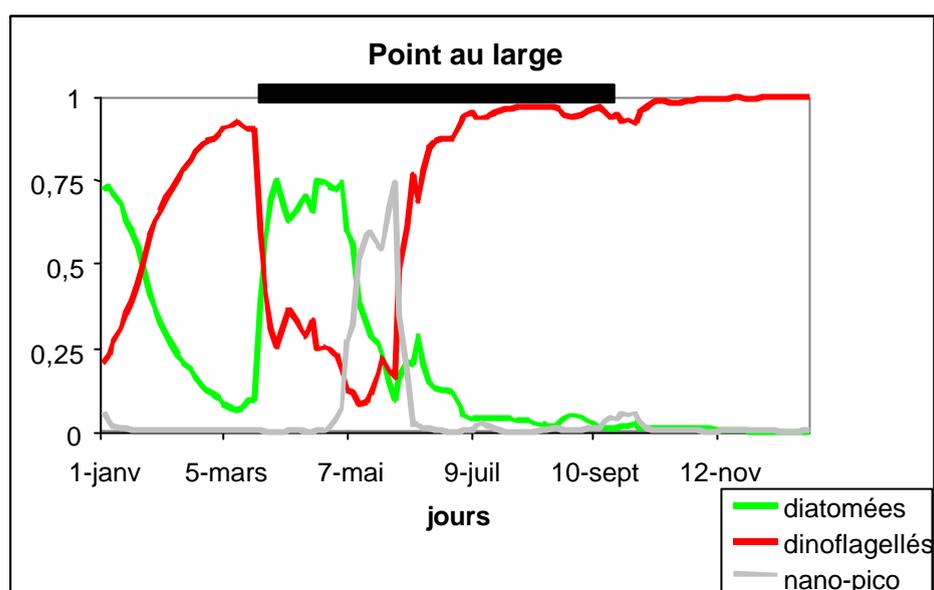


Figure 3-60 : Part relative des différents groupes simulés au large. = période productive

La courte période de dominance des diatomées est conforme à ce qui est connu en Mer Celtique. Joint *et al.* (1986) ont montré que le microphytoplancton n'est dominant que durant le bloom printanier à diatomées. Après ce bloom, le nanophytoplancton devient le groupe dominant comme l'indique le modèle. De nombreuses études ont montré que la part relative du pico et du nanophytoplancton, par rapport au microphytoplancton, restait importante durant la période estivale (Gilmartin et Revelante ; 1979, Bautista *et al.*, 1994 ; Ypma et Thronsen, 1996 ; Joint *et al.*, 1986). La prédominance du microphytoplancton dans les environnements riches en sels nutritifs, ainsi que celle du nanophytoplancton dans les eaux oligotrophes est un phénomène connu. Or le modèle montre une nette dominance de l'espèce *Gymnodinium mikimotoi* en période estivale. Le modèle sous-estime donc l'importance du groupe pico-nanophytoplancton. Ceci peut provenir d'un taux de mortalité (mortalité naturelle et broutage) trop élevé qui, malgré un fort taux de croissance, ne permet pas à l'espèce de se maintenir à des concentrations significatives dans le milieu.

Toutefois, l'abondance de *Gymnodinium mikimotoi* en fin de période printanière à cette endroit est en accord avec les comptages réalisés durant la campagne Bio-Modycot 99-2

réalisée en juin 1999. Lampert (comm. pers.) a constaté qu'entre 60 et 90% de la population microphytoplanctonique à cette époque était composée de dinoflagellés représentés majoritairement par *Gymnodinium mikimotoi*. la dominance de cette espèce a également été trouvée en Manche, en zone stratifiée par Holligan *et al.* (1984) durant la période estivale en subsurface.

2.1.3. Evolution de la structure verticale de la colonne d'eau

La radiale choisie (figure 3-61) s'étend de la Loire vers le large (sur des fonds compris entre 20 et 120 mètres). Les résultats sont présentés en février, avril, juin et septembre afin d'illustrer l'évolution saisonnière de la stratification verticale de la colonne d'eau et de la nutricline.

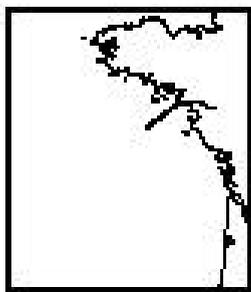


Figure 3-61 : schéma de la radiale

❖ Résultats le 15 février 1999 : situation hivernale.

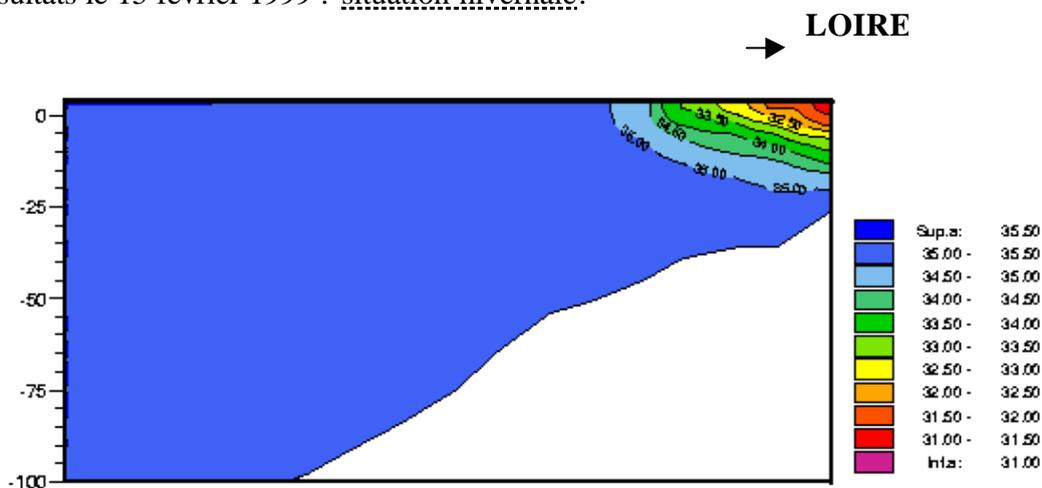


Figure 3-62 : Distribution verticale de la salinité (15/02/99)

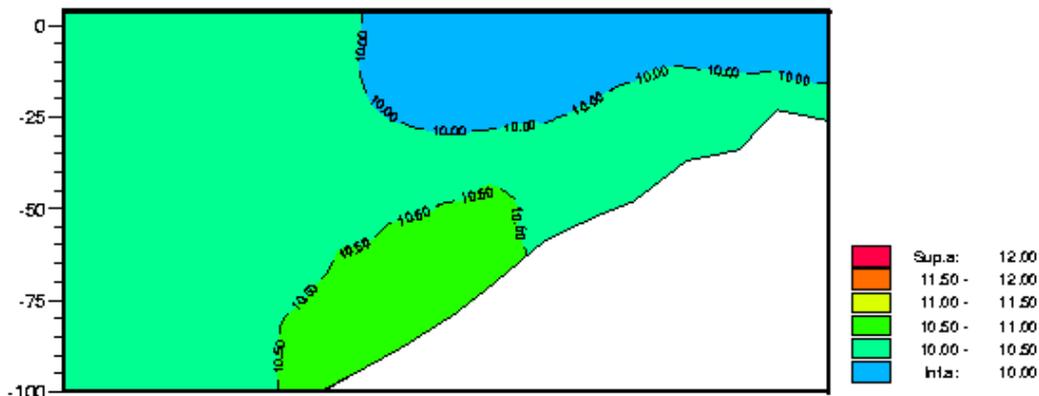


Figure 3-63 : Distribution verticale de la température (15/02/99)

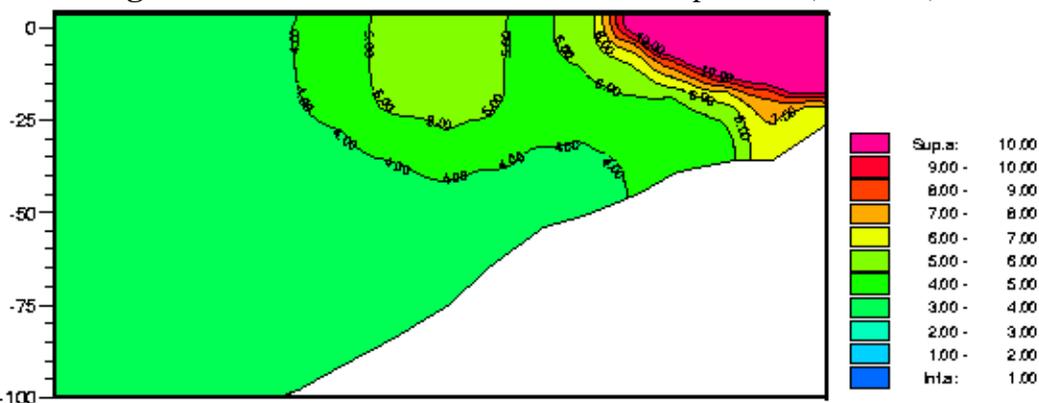


Figure 3-64 : Distribution verticale des concentrations en nitrate ($\mu\text{mol/l}$) (15/099)

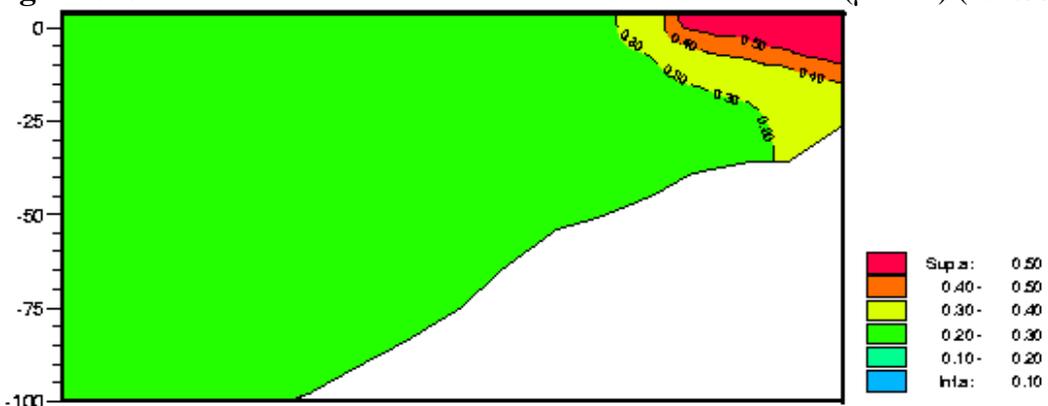


Figure 3-65 : Distribution verticale des concentrations en phosphate ($\mu\text{mol/l}$) (15/02/99)

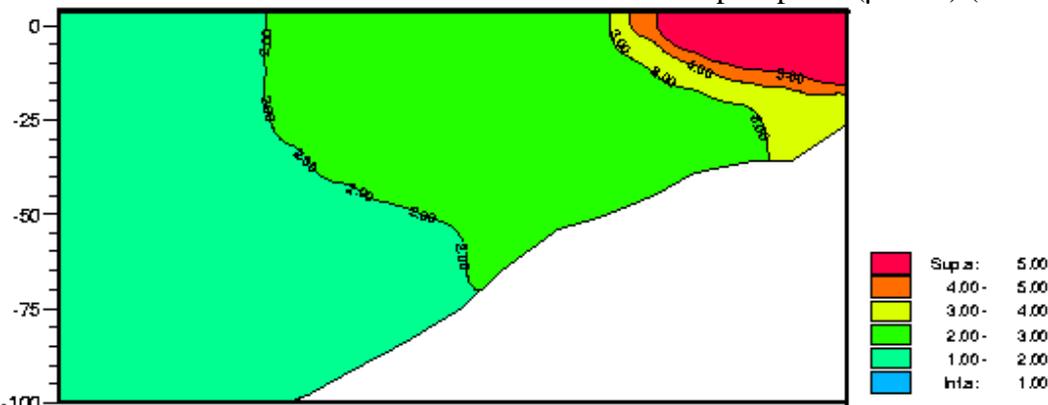


Figure 3-66 : Distribution verticale des concentrations en silice ($\mu\text{mol/l}$) (15/02/99)

La distribution de la salinité montre la présence d'un front halin devant l'estuaire de la Loire. L'extension vers le large des eaux douces reste faible, le panache ne dépasse pas l'isobathes 50 mètres. Sur les fonds supérieurs à 50 mètres, la structure verticale de la colonne d'eau est homogène avec une salinité supérieure à 35,0 et une température inférieure à 10,5°C. Les eaux les plus froides (<10°C) correspondent au panache.

Les distributions des sels nutritifs et de la salinité sont étroitement liées. L'entrée d'eau douce d'origine fluviale induit un enrichissement des eaux côtières superficielles, tandis qu'au large, les processus de mélange homogénéisent la distribution verticale des sels nutritifs.

❖ Résultats le 15 avril 1999 : situation printanière.

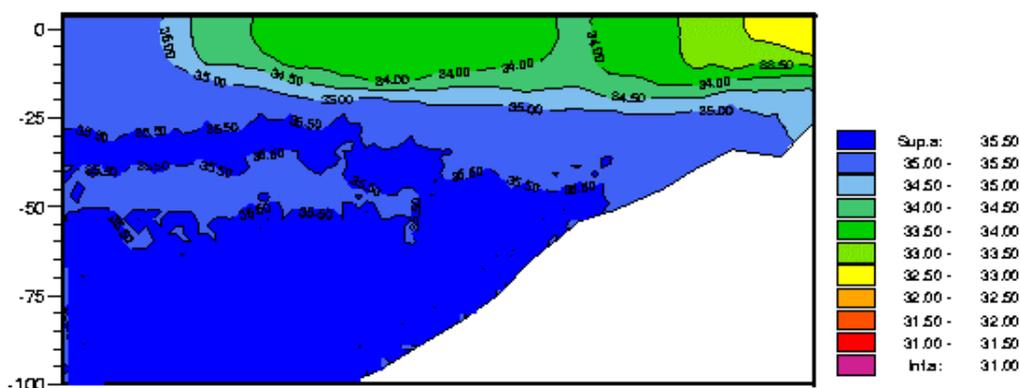


Figure 3-67 : Distribution verticale de la salinité (15/04/99)

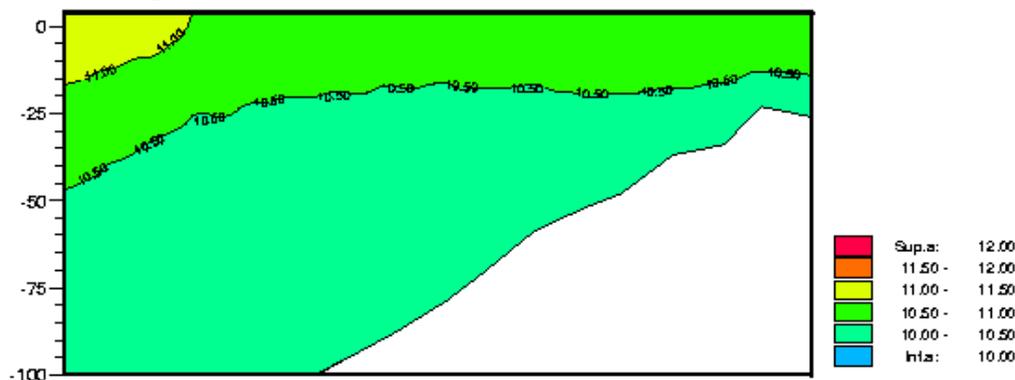


Figure 3-68 : Distribution verticale de la température (15/04/99)

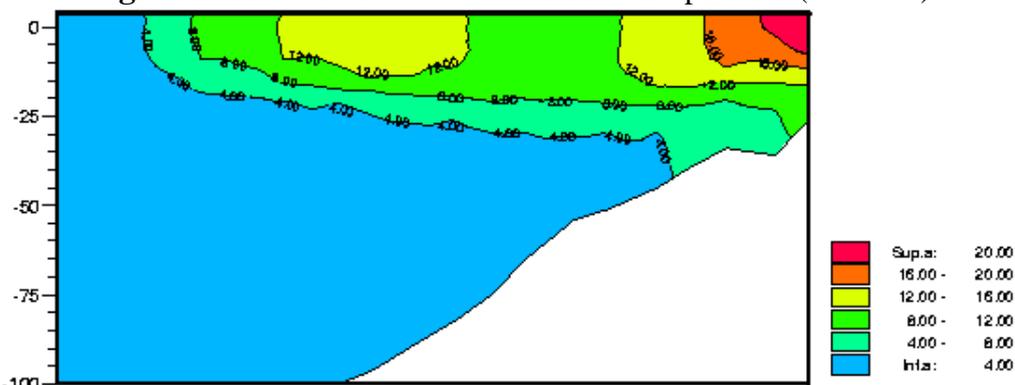


Figure 3-69 : Distribution verticale des concentrations en nitrate ($\mu\text{mol/l}$) (15/04/99)

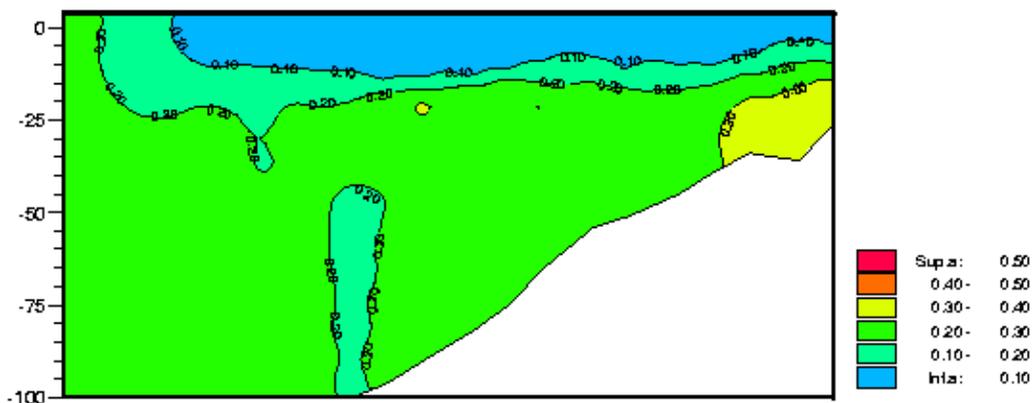


Figure 3-70 : Distribution verticale des concentrations en phosphate ($\mu\text{mol/l}$) (15/04/99)

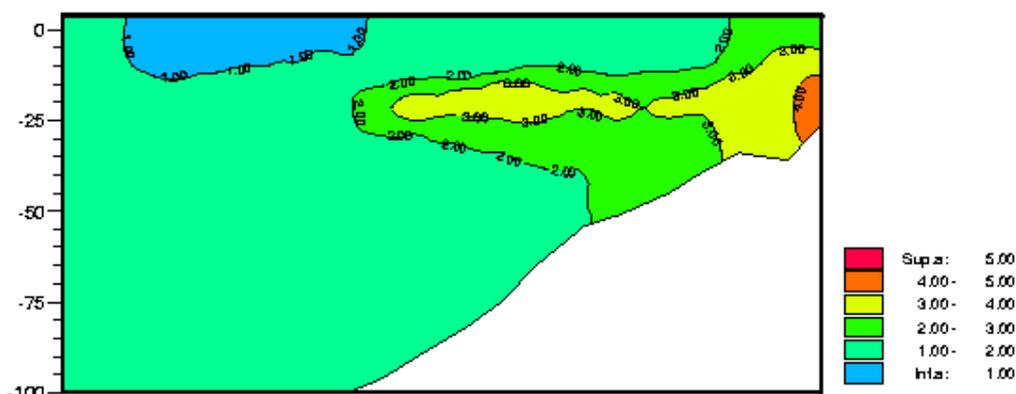


Figure 3-71 : Distribution verticale des concentrations en silice ($\mu\text{mol/l}$) (15/04/99)

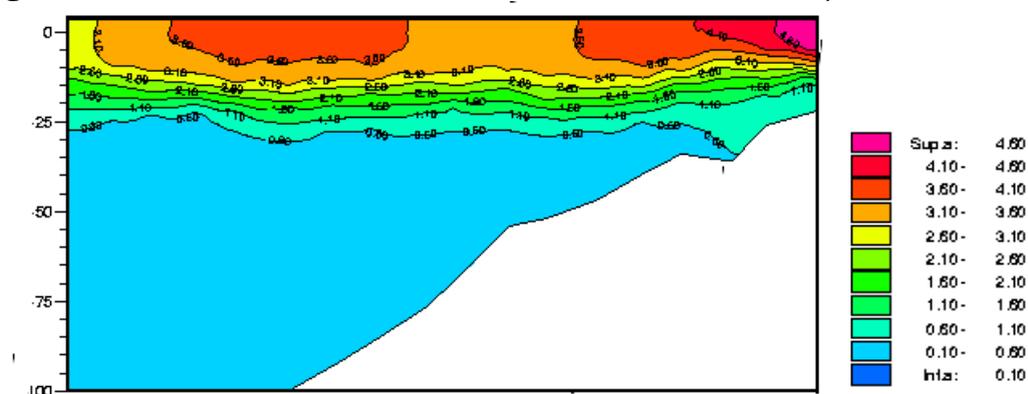


Figure 3-72 : Distribution verticale des concentrations en chlorophylle ($\mu\text{mol/l d'azote}$) (15/04/99)

Le front halin en surface est toujours présent mais il est moins marqué que dans la situation hivernale. L'influence des eaux d'origine fluviale s'est étendue vers le large ; l'isohaline 34,0 s'étend au delà de l'isobathe 100 mètres. Sur la verticale, les eaux dessalées sont localisées sur les 20 premiers mètres. Les températures ont peu augmenté depuis le mois de février.

Les concentrations en nitrate en surface ont augmenté au large avec l'extension de l'influence des eaux de la Loire. Leur distribution est toujours étroitement liée à la distribution de la salinité. La nutricline est localisée aux alentours de 20 mètres.

Le développement phytoplanctonique en surface induit un épuisement en phosphate des eaux au dessus de cette nutricline. Les concentrations en silice ont également nettement diminué dans la zone côtière. Il existe un maximum de subsurface en silice, correspondant à l'emplacement de l'halocline. Ce maximum se situe à l'aplomb du maximum de chlorophylle et peut s'expliquer par la redissolution des détritux siliceux accumulés au niveau de la cline après la mort des diatomées. Cette accumulation est induite par la loi de Stokes imposée aux vitesses de chute, qui favorise l'accumulation du matériel détritique en présence d'un gradient de densité.

❖ Résultats le 15 juin 1999 : situation de fin de période printanière.

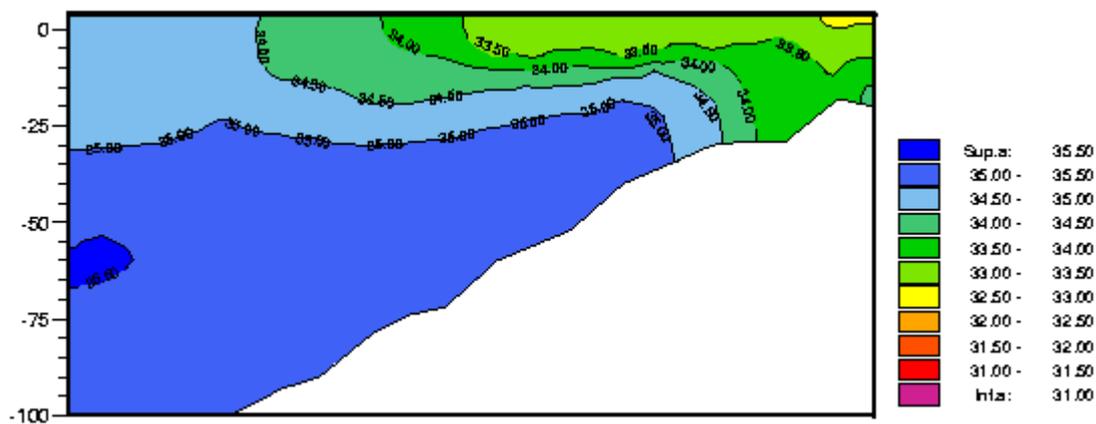


Figure 3-73 : Distribution verticale de la salinité (15/06/99)

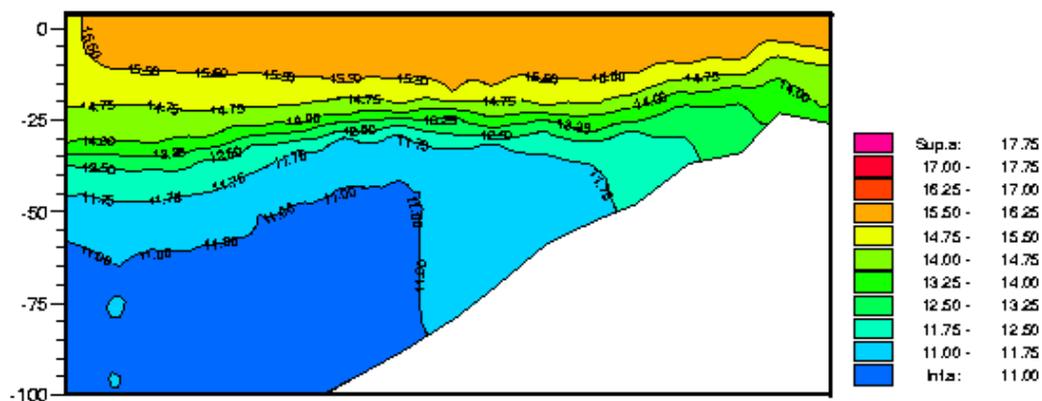


Figure 3-74 : Distribution verticale de la température (15/06/99)

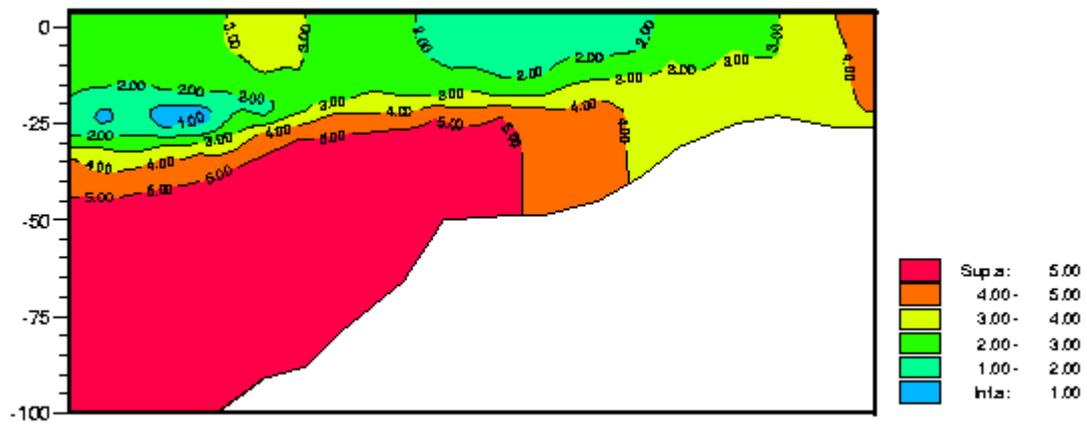


Figure 3-75 : Distribution verticale des concentrations en nitrate ($\mu\text{mol/l}$) (15/06/99)

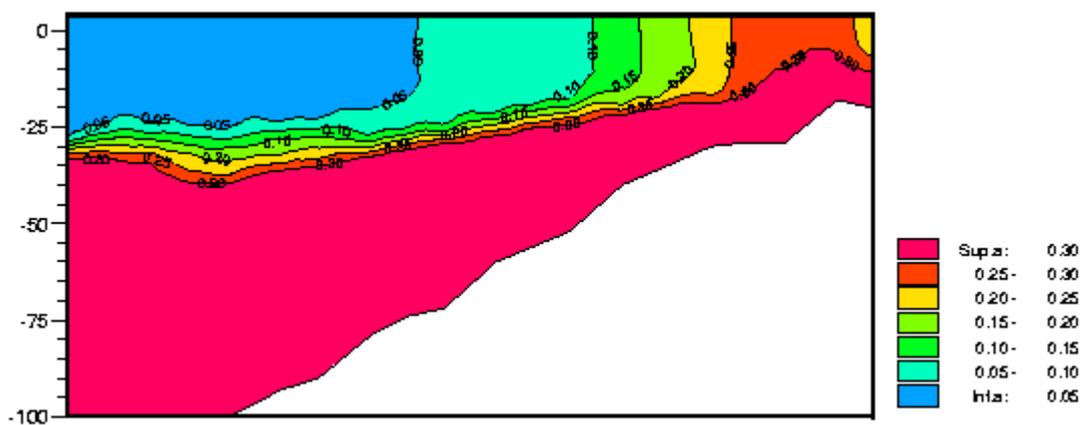


Figure 3-76 : Distribution verticale des concentrations en phosphate ($\mu\text{mol/l}$) (15/06/99)

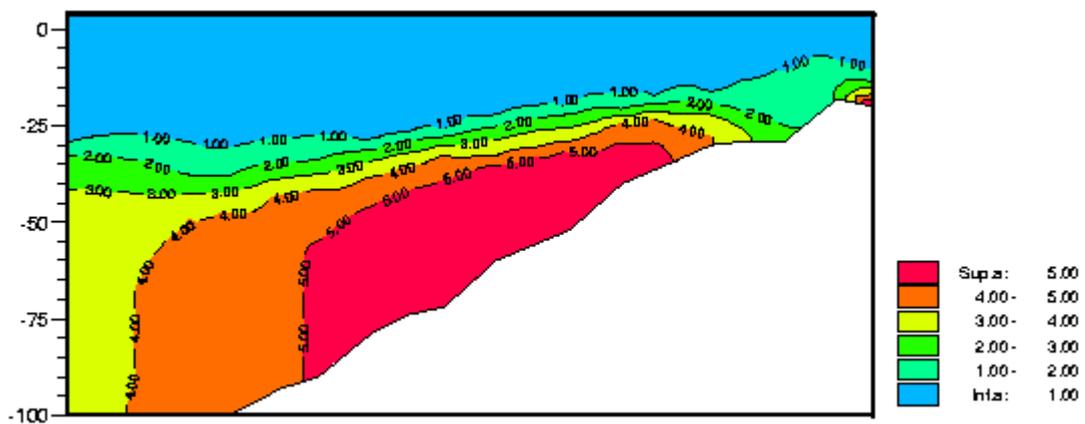


Figure 3-77 : Distribution verticale des concentrations en silice ($\mu\text{mol/l}$) (15/06/99)

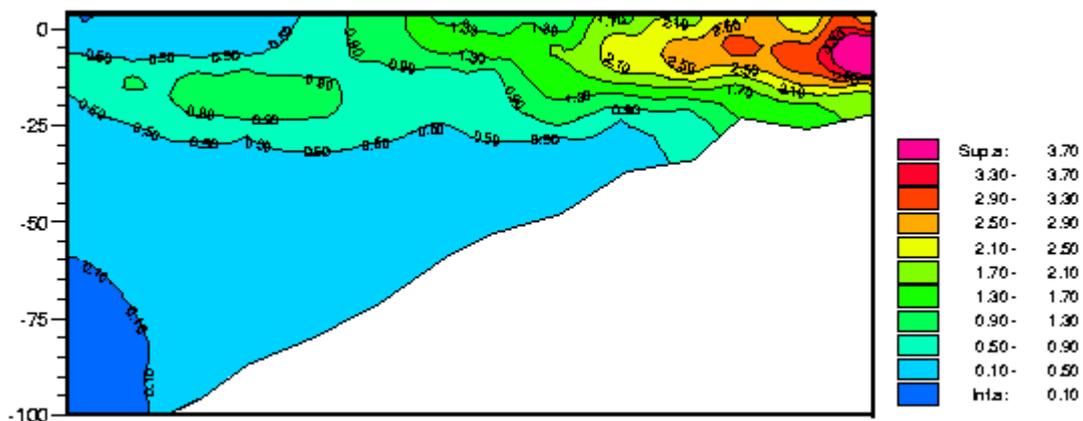


Figure 3-78 : Distribution verticale des concentrations en chlorophylle ($\mu\text{mol/l}$) (15/06/99)

La stratification haline est en cours de régression. Une augmentation nette des températures est observée dans les eaux superficielles, elle correspond à la mise en place de la stratification thermique. Les concentrations en sels nutritifs dans les eaux superficielles sont relativement faibles tandis que les eaux situées sous l'halocline sont riches en nitrate ($>5,0 \mu\text{mol/l}$), en phosphate ($>0,3 \mu\text{mol/l}$) et en silice ($>5\mu\text{mol/l}$).

Le maximum de chlorophylle est toujours localisé dans la zone côtière, sur des fonds inférieurs à 30 mètres. Au large, les concentrations en chlorophylle sont faibles et localisées en subsurface aux alentours de l'isobathe 20 mètres.

❖ Résultats le 15 septembre 1999 : situation estivale.

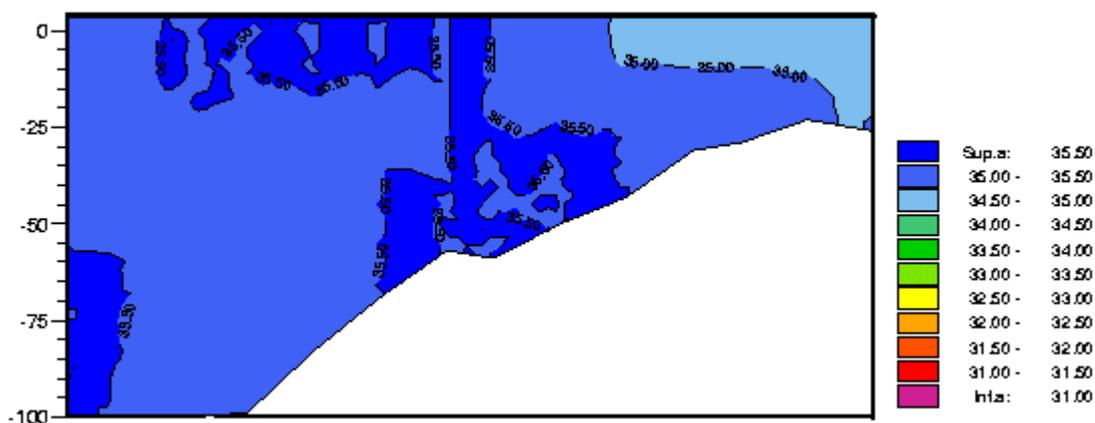


Figure 3-79 : Distribution verticale de la salinité (15/09/99)

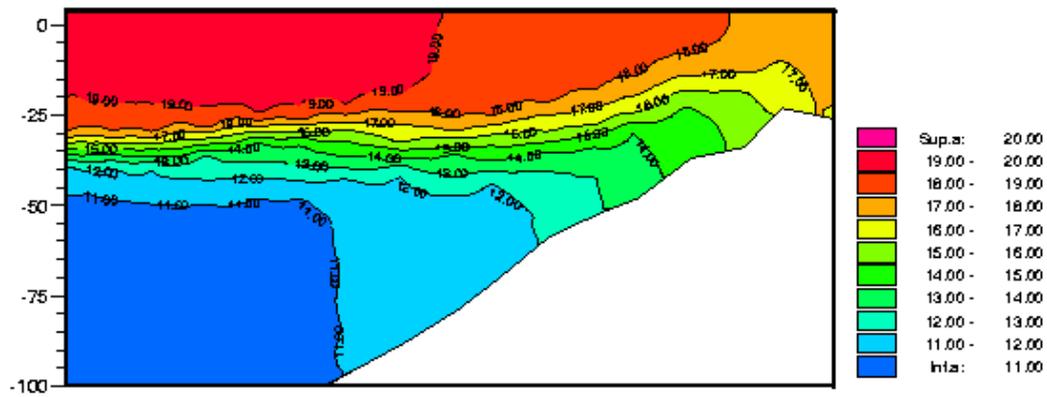


Figure 3-80 : Distribution verticale de la température (15/09/99)

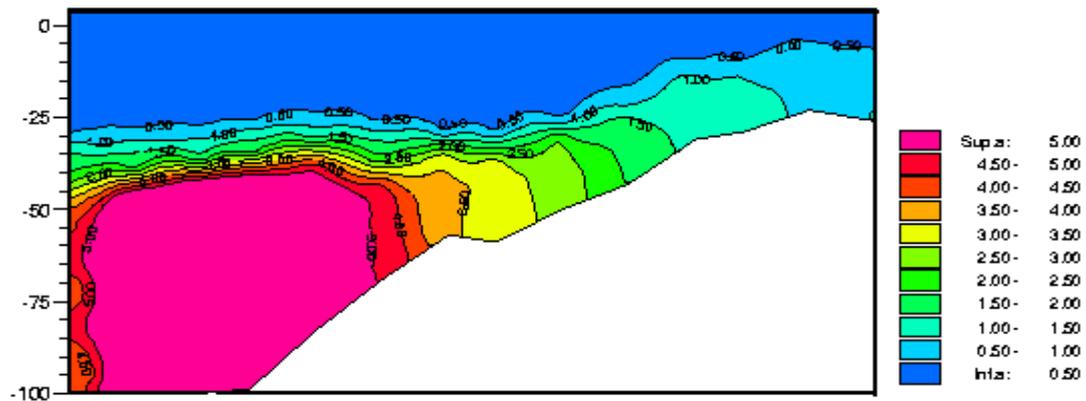


Figure 3-81 : Distribution verticale des concentrations en nitrate ($\mu\text{molN/l}$) (15/09/99)

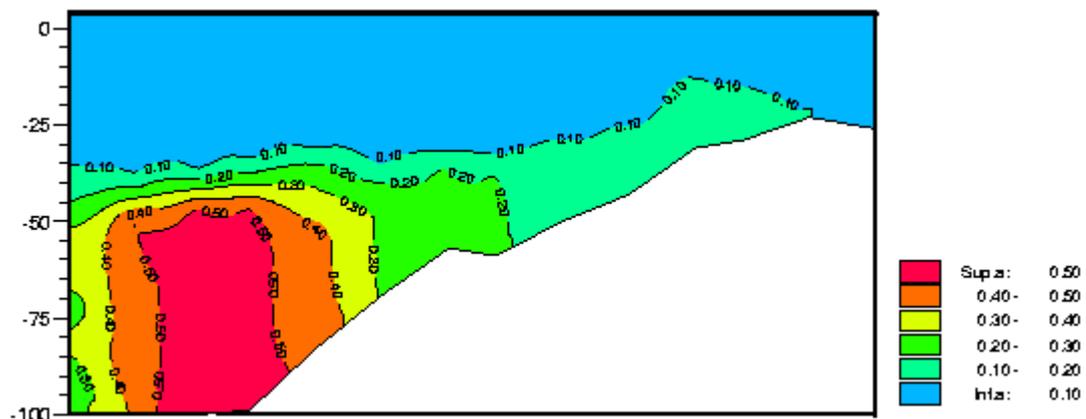


Figure 3-82 : Distribution verticale des concentrations en phosphate ($\mu\text{molP/l}$) (15/09/99)

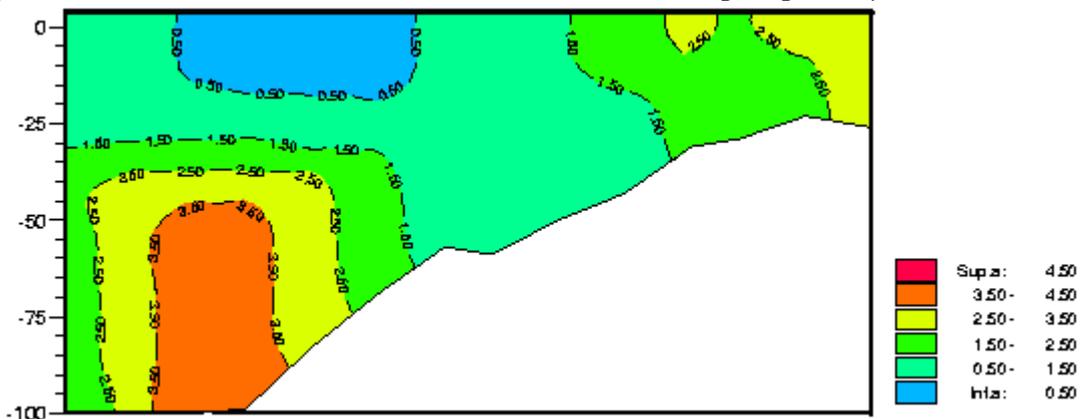


Figure 3-83 : Distribution verticale des concentrations en silice ($\mu\text{molSi/l}$) (15/09/99)

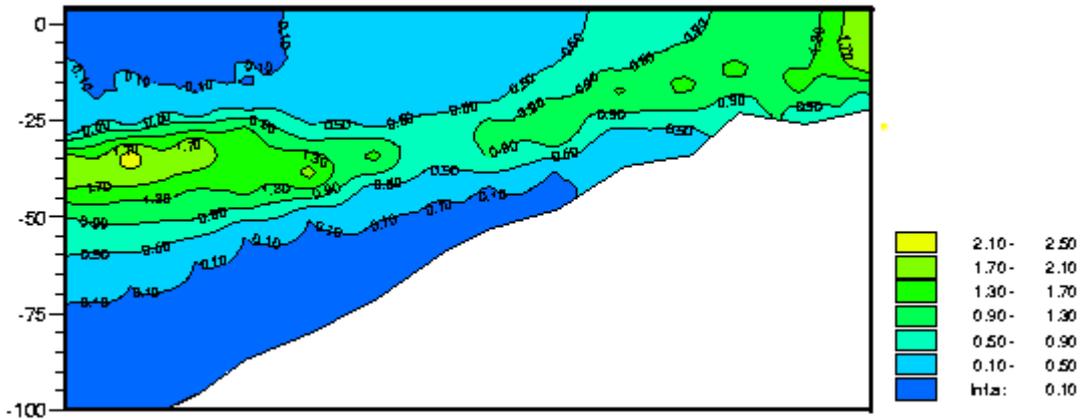


Figure 3-84 : Distribution verticale des concentrations en chlorophylle ($\mu\text{molN/l}$) (15/09/99)

Le gradient de salinité a disparu et la stratification thermique s'est renforcée pendant l'été. Pour les fonds inférieurs à 25 mètres, le modèle ne parvient pas à simuler une stratification thermique verticale. Les teneurs en nitrate et en phosphate dans les eaux superficielles sont respectivement inférieures à $0,5 \mu\text{mol/l}$ et $0,1 \mu\text{mol/l}$ sur l'ensemble de la radiale. Sur les figures 3-81 à 3-83, la brusque diminution des concentrations sur le bord est un artéfact de la condition limite.

Les plus fortes teneurs en chlorophylle sont situées en subsurface, à proximité de la nutricline. Elles sont comprises entre $0,5$ et $2,0 \mu\text{mol/l}$ d'azote.

2.2. Evolution interannuelle de la production primaire de 1990 à 1998.

La production totale annuelle est calculée en faisant la somme sur la verticale des productions de chaque groupe phytoplanctonique (diatomées, dinoflagellés, pico-nanoplancton et *Gymnodinium mikimotoi*) ; elle est exprimée en g/m^2 d'azote, en chaque point du maillage.

2.2.1 Cartographie de la production totale sur l'ensemble de la zone.

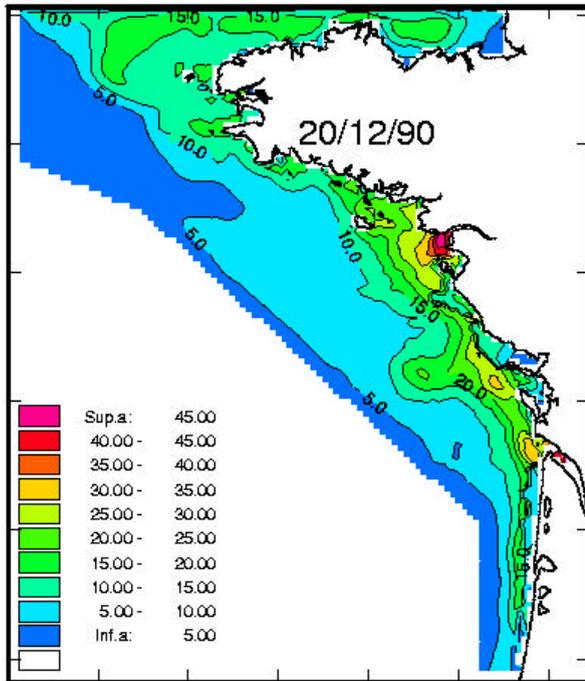


Figure 3-85 : Production phytoplanctonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1990.

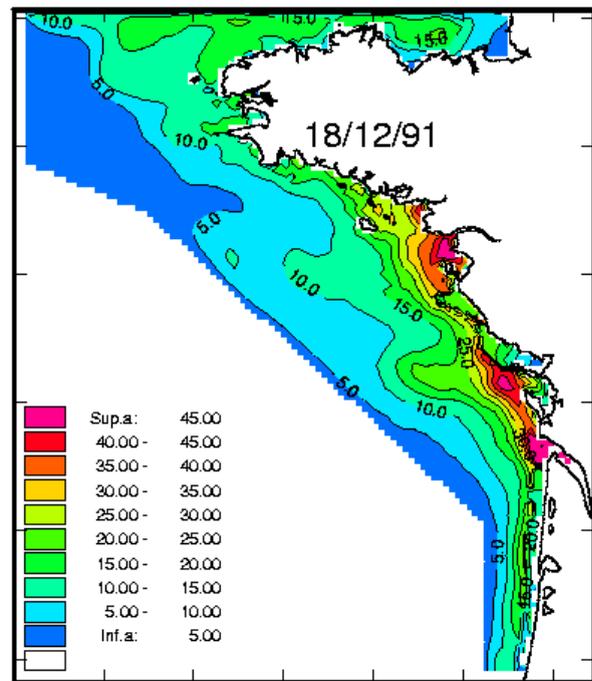


Figure 3-86 : Production phytoplanctonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1991.

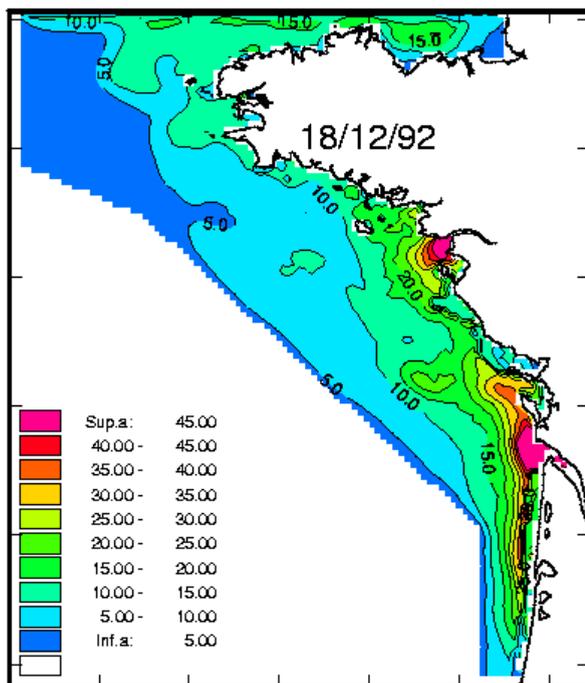


Figure 3-87 : Production phytoplanctonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1992.

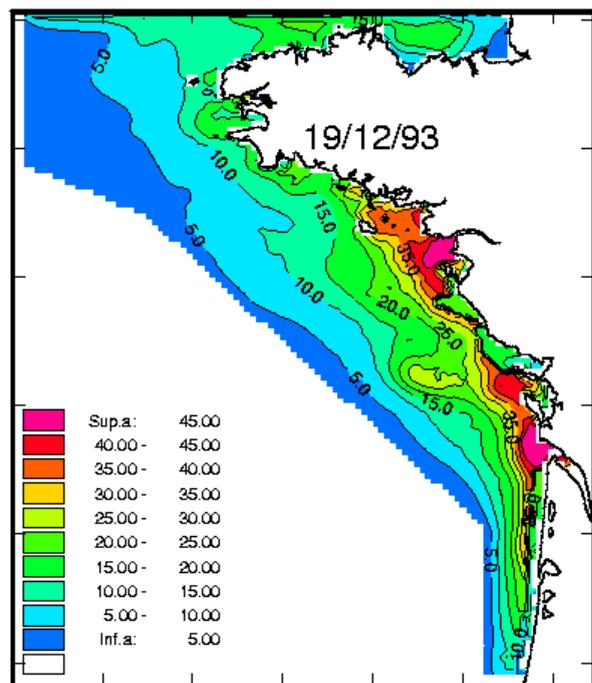


Figure 3-88 : Production phytoplanctonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1993.

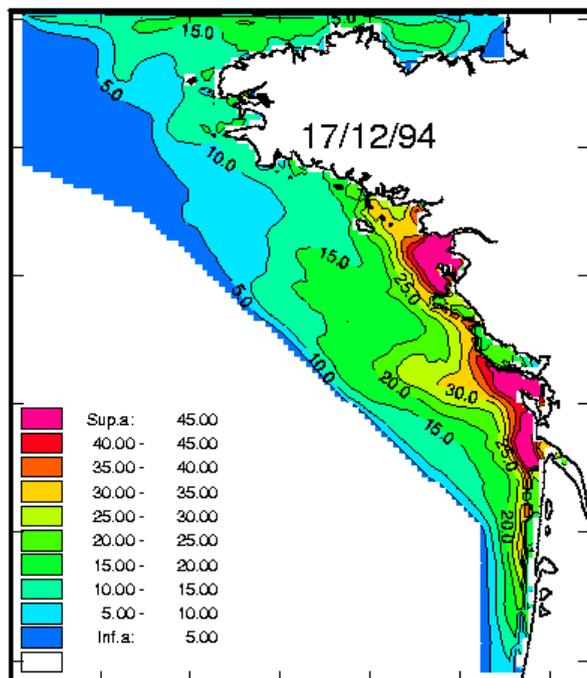


Figure 3-89 : Production phytoplanktonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1994.

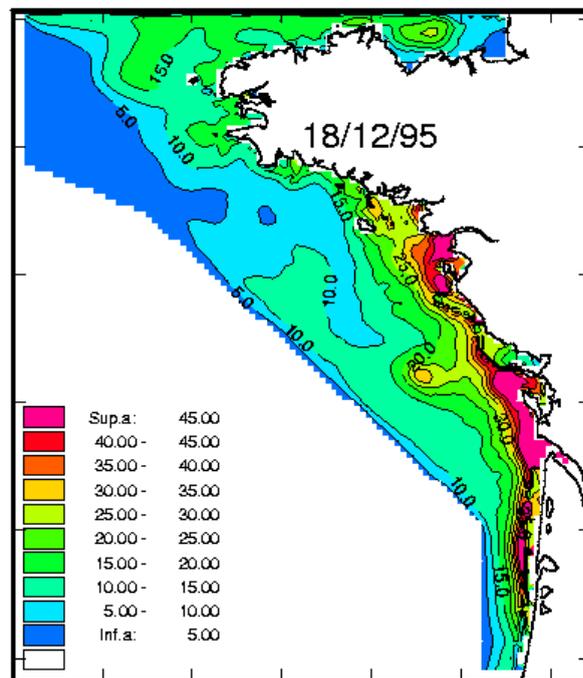


Figure 3-90 : Production phytoplanktonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1995.

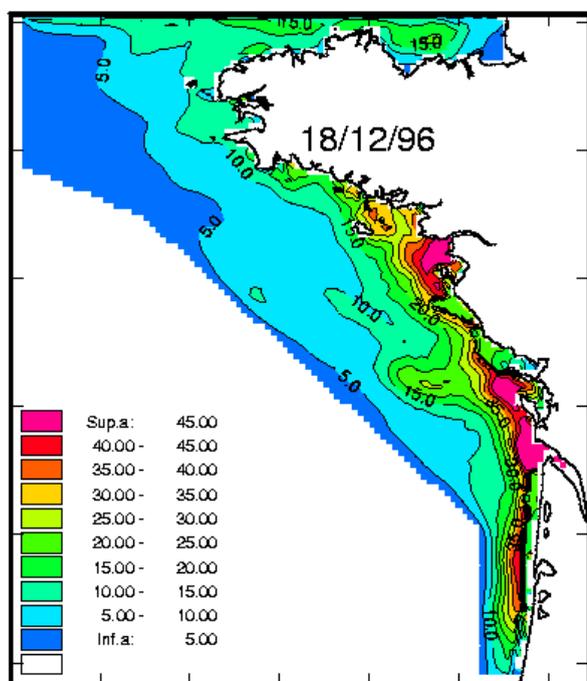


Figure 3-91 : Production phytoplanktonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1996.

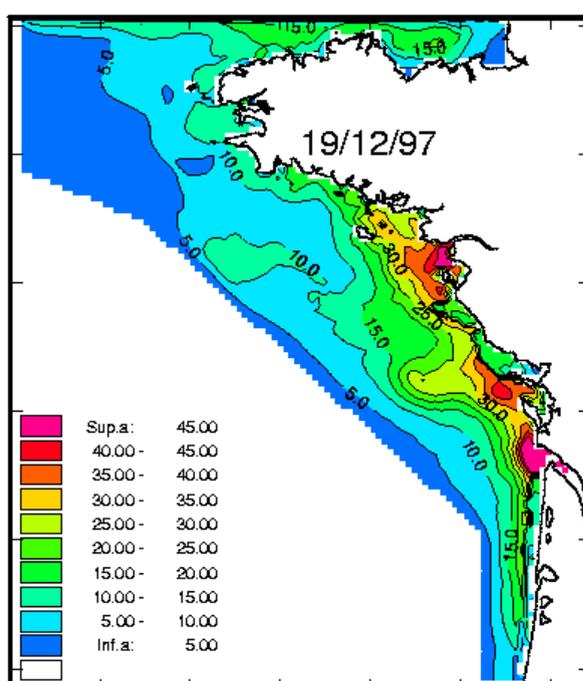


Figure 3-92 : Production phytoplanktonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1997.

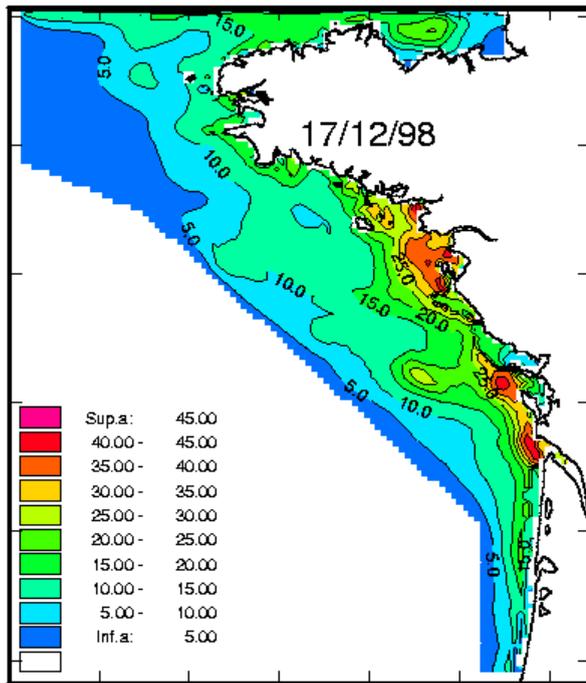


Figure 3-93-a : Production phytoplanctonique annuelle (g/m^2 d'azote) en 1998.

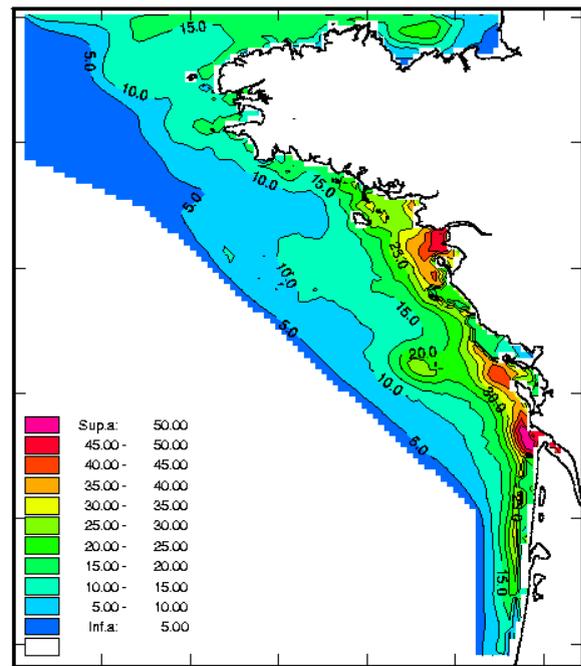


Figure 3-93-a : Synthèse de la production phytoplanctonique annuelle moyenne (g/m^2 d'azote) 1990-1998.

La production annuelle totale, intégrée sur la verticale, montre d'importantes différences régionales (figures 3-85 à 3-93). Cette production varie de 5 g/m^2 d'azote, pour les zones les moins productives du large, jusqu'à 65 g/m^2 d'azote aux embouchures d'estuaires. La production en zone côtière est plus importante car les sels nutritifs apportés par les rivières se répartissent et sont consommés le long d'une bande côtière, qui s'étend de la Pointe de Penmarch à Archachon; à cela s'ajoute une production issue de la régénération des nutriments dans le compartiment benthique, plus efficace dans les zones de faible profondeur. Les cartes de production font apparaître peu de variations au-delà de l'isobathe 50 mètres. D'une manière générale, la zone soumise uniquement à la stratification thermique est faiblement productive. La croissance phytoplanctonique épuise rapidement les sels nutritifs présents dans la couche de surface, isolée des eaux de fond par la stratification thermique. La chute des diatomées et du matériel détritique contribue à l'appauvrissement rapide de cette fine couche de surface (cf. paragraphe III-2-1-3). L'extension vers le large de l'isoligne de production 10 g/m^2 d'azote est favorisée par les forts débits et les vents de secteur nord qui approvisionnent le large en sels nutritifs d'origine fluviale. Les niveaux de production au large, généralement inférieurs à 15 g/m^2 , sont caractéristiques des eaux océaniques oligotrophiques où des valeurs comprises entre $3,9 \text{ g/m}^2$ d'azote (Hung *et al.*, 2000) et 15 g/m^2 d'azote à proximité d'un talus (Gong *et al.*, 1999, Druon, 1998) ont été relevées.

Les productions calculées devant les embouchures sont les plus importantes. Elles sont supérieures à $35 \text{ g/m}^2\text{.an}$ d'azote, soit supérieures à $230 \text{ g/m}^2\text{.an}$ de carbone. Le maximum peut atteindre, dans les mailles les plus productives, $65 \text{ g/m}^2\text{.an}$ d'azote ($430 \text{ g/m}^2\text{.an}$ de carbone) comme en 1994 dans l'estuaire de la Loire, et en 1995 et 1996 dans l'estuaire de la Gironde. Ces fortes valeurs sont du même ordre de grandeur que celles rencontrées dans d'autres zones eutrophisées ; ainsi Moll et Delhez (1998) trouvent des niveaux de production compris entre 92 g/m^2 de carbone et 345 g/m^2 de carbone (52 g/m^2 d'azote) pour les zones à proximité d'un apport fluvial le long des côtes germaniques. Cugier (1999) trouve dans le panache de la Seine des valeurs comprises entre 300 et 450 g/m^2 de carbone. En mer de Chine, Xin *et al.* (1997) estiment la production primaire à 158 g/m^2 de carbone (24 g/m^2 d'azote) dans baie de Rushan, soumise à des apports fluviaux. Et Gowen *et al.* (2000) mesurent $182 \text{ gC/m}^2\text{.an}$ dans la baie de Liverpool enrichie par les apports fluviaux et $97 \text{ gC/m}^2\text{.an}$ le long de la côte d'Irlande.

Dans le panache de la Loire, les productions supérieures à $35 \text{ g/m}^2\text{/an}$ d'azote restent confinées dans l'estuaire externe durant les années 1990, 1992 et 1995. A l'opposé, les années 1993, 1994 (figure 3-88 et 3-89) montrent une extension des forts niveaux de production jusqu'à l'isobathe 30 mètres. En général, la zone productive devant l'estuaire de la Loire a tendance à s'étendre vers le sud et à régulièrement dépasser la presqu'île de Noirmoutier (figures 3-86, 3-88, 3-89, 3-91 et 3-93).

L'estuaire de la Gironde montre aussi une forte variabilité. Les années 1990 et 1998 (figures 3-85 et 3-93) sont faiblement productives comparées aux années 1994, 1995 et 1996 (figures 3-89, 3-90 et 3-91). Les fortes productions devant l'estuaire de la Gironde ont plutôt tendance à s'étendre vers le nord, au delà de l'île d'Oléron.

La carte 3-93-b synthétise la production sur les 9 années de simulations. Elle fait apparaître les structures régulièrement plus productives.

Elle met en évidence une étroite bande côtière sous influence des apports fluviaux et du compartiment benthique qui soutient une croissance faible mais continue en été. Les maximas sont observés dans les estuaires où les apports par les fleuves engendrent un bloom printanier important. La zone au large du pertuis d'Antioche (cf. Annexe I) présente un fort mélange vertical lié aux courants de marée qui accélèrent au niveau du rétrécissement à l'entrée du pertuis. Ce phénomène existe aussi à l'entrée de la baie de Bourgneuf. Ce mélange vertical entraîne les nutriments régénérés des couches de fonds dans la zone euphotique. Enfin, la structure phytoplanctonique au large de l'île de Ré correspond au hauts fonds connus sous le

nom de plateau de Rochebonne. Cette structure présente une relative variabilité interannuelle ; certaines années (exemple 1993, 1995, 1998) une bulle plus riche se dessine très nettement. Cette zone de production plus forte est contrôlée par le mélange vertical, plus important sur les petits fonds.

Ce mélange sur la vertical est visible sur les images satellites AVHRR ; la figure 3-94 représente la température de l'eau en surface, le plateau de Rochebonne est marqué par une tâche plus froide qui montre le mélange entre les eaux de fonds et les eaux superficielles.

La zone du plateau de Rochebonne est réputée pour être une zone de pêche intense. Cette structure biologique peut avoir un rôle direct sur les larves de poissons et sur le recrutement de certaines espèces de poissons et donc être indirectement liée à la structuration des populations d'adultes.

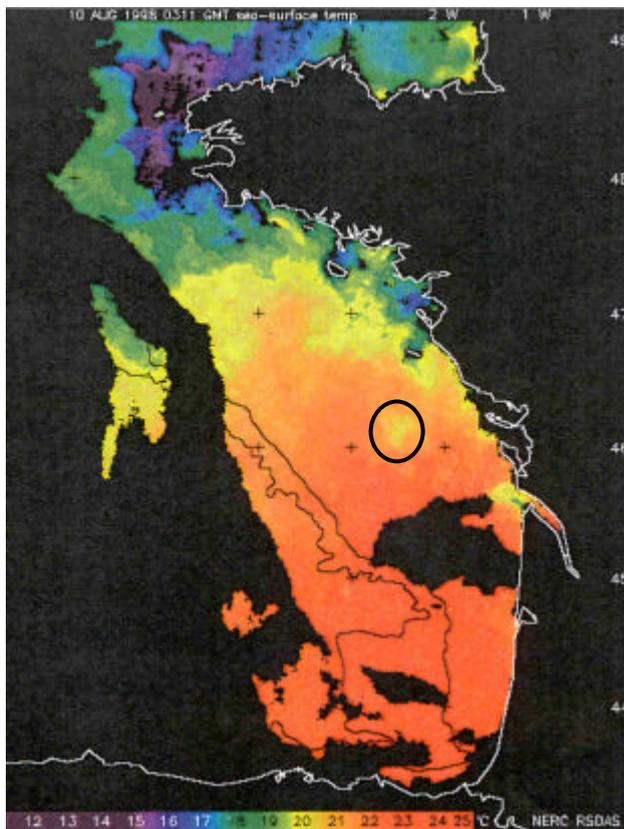


Figure 3-94 : Image AVHRR (température de l'eau) du 10 août 1998. Image SeaWiFS traitée par RSDAS, Remote Sensing Group, Plymouth Marine Laboratory.

2.2.2 Suivi des productions annuelles par zones.

Afin d'analyser les variabilités interannuelles, le plateau continental a été découpé en quatre zones atelier (figure 3-95) ; les productions annuelles totales par unité de surface ont été moyennées dans chacune de ces zones.

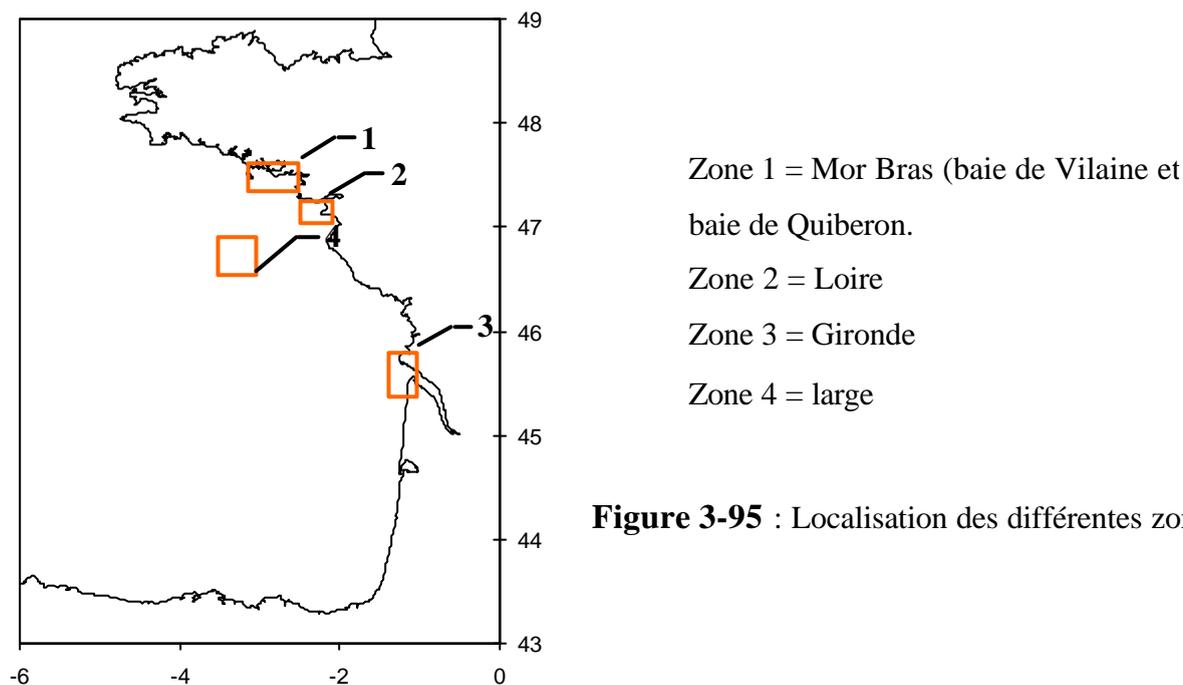


Figure 3-95 : Localisation des différentes zones.

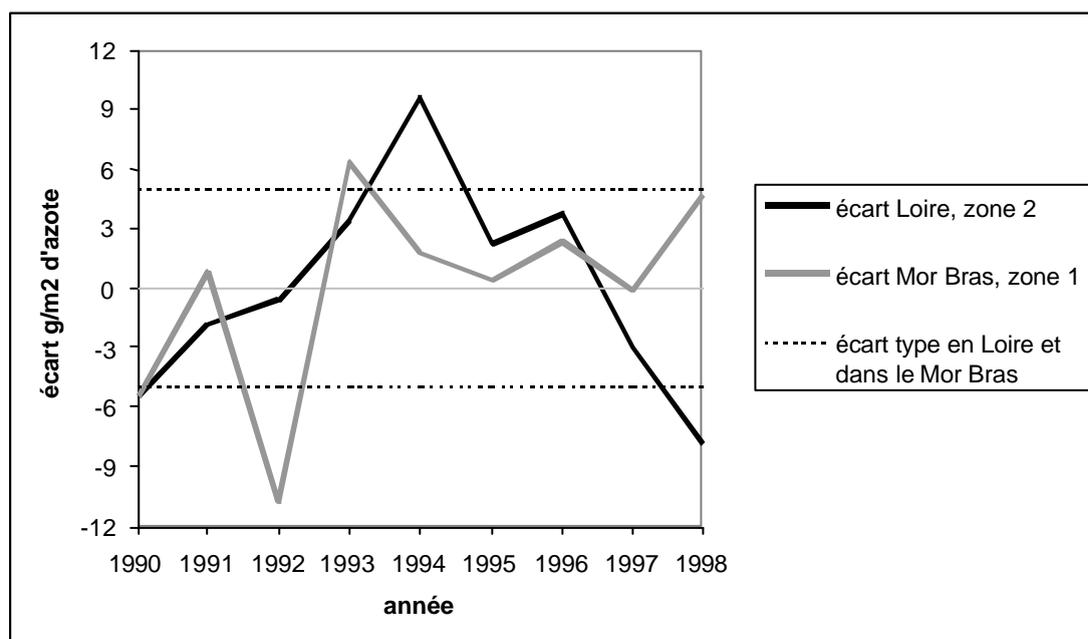


Figure 3-96 : Evolution des écarts de la production phytoplanctonique annuelle par rapport à la valeur moyenne (+/- un écart type) pour les zones 1 et 2 de 1990 à 1998.

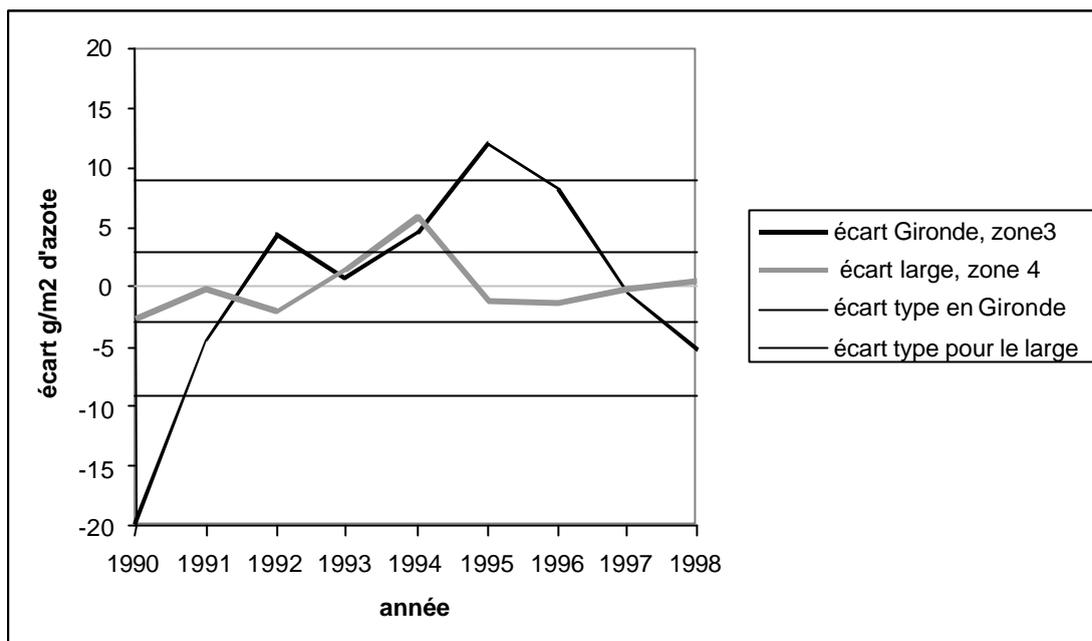


Figure 3-97 : Evolution des écarts de la production phytoplanctonique annuelle par rapport à la valeur moyenne (+/- un écart type) pour les zones 3 et 4 de 1990 à 1998.

Mis à part la zone du large qui a une production relativement stable sur les neuf années (sauf en 1994), les fluctuations interannuelles des niveaux de production dans les zones côtières (zones 1, 2 et 3) sont plus fortes et varient indépendamment les unes des autres. Les années de forte production en Gironde ne correspondent pas systématiquement aux années de forte production en Loire ou dans le Mor Bras (exemple en 1995). Ces variabilités interannuelles sont d'ailleurs relativement peu importantes puisqu'en Loire comme en Gironde, respectivement 66% et 77% des résultats sont compris dans l'intervalle borné par l'écart type. Ces trois zones étant soumises à d'importants apports fluviaux, l'on pourrait s'attendre à trouver une relation entre les flux annuels de nutriments et les niveaux de production dans les estuaires (figures 3-98 et 3-99). Les années les plus pluvieuses entraînent des flux supérieurs à ceux observés durant les années sèches. A titre d'exemple nous avons calculé le flux d'azote et la production phytoplanctonique dans les deux principaux estuaires de 1990 à 1998.

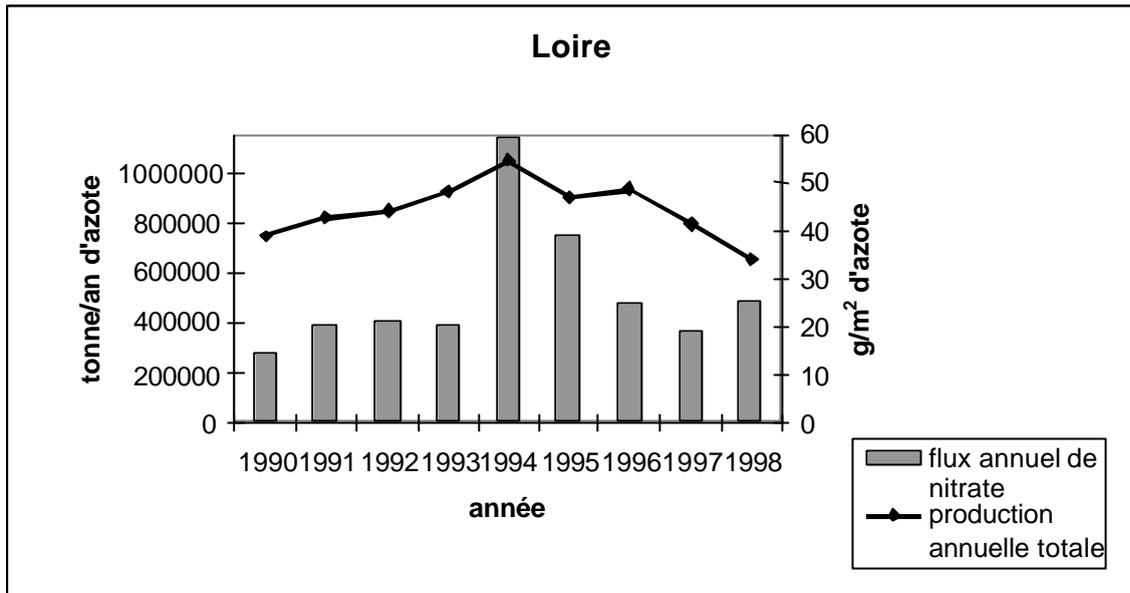


Figure 3-98 : Evolution des productions annuelles totales et des flux de nitrate en Loire.

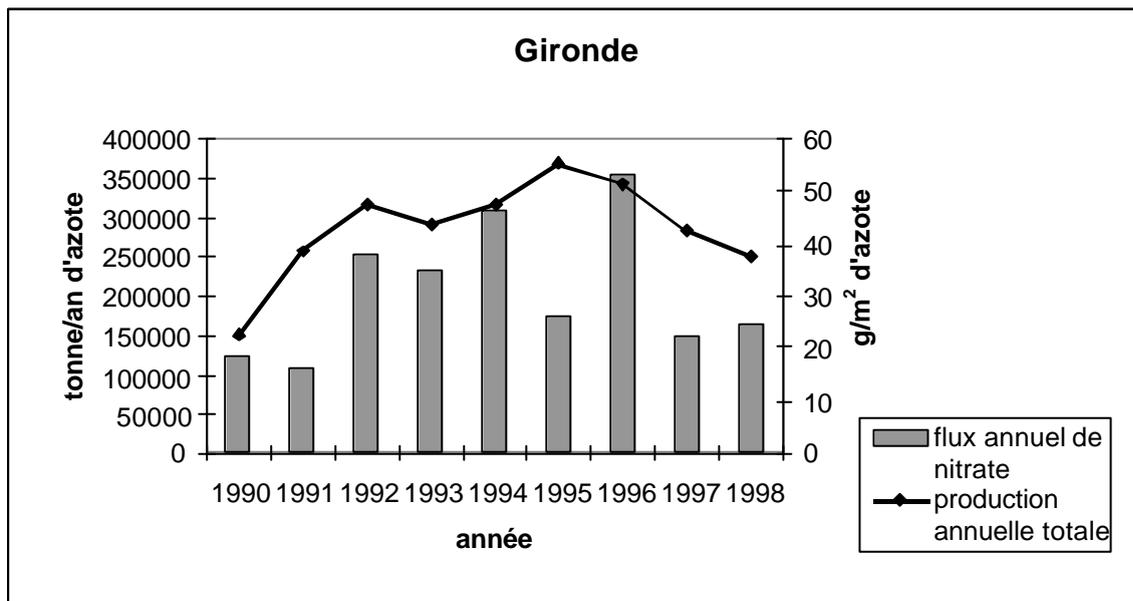


Figure 3-99 : Evolution des productions annuelles totales et des flux de nitrate en Gironde.

Les flux en nitrate les plus importants sont observés respectivement pour la Loire et le Gironde en 1994 et en 1996 ; ces deux années correspondent aux deux maxima de production. Toutefois, le flux annuel ne permet pas d'expliquer la totalité de la variabilité observée dans les niveaux de production ; pour les années 1990 et 1991, 1994 et 1995 ainsi que 1997 et 1998 en Gironde, les niveaux de production et les flux azotés ont un comportement inverse. De plus, les flux de nitrate en Loire et en Gironde ont un coefficient de variation respectivement

de 52% et 42% contre 12% et 22% pour la production primaire. Les fortes variations dans les flux ne se répercutent pas avec la même intensité sur la production primaire dans l'estuaire de la Loire et de la Gironde.

D'autres facteurs comme les flux de sels nutritifs non azotés, les apports marins et les vents jouent très certainement un rôle important et pondèrent l'influence des apports en nutriment sur les niveaux de production. Cette interaction entre plusieurs processus favorables ou défavorables au développement phytoplanctonique est illustré dans l'estuaire de la Loire.

❖ Résultats pour l'estuaire externe de la Loire (zone 2).

Dans le tableau suivant (tableau 3-1), on a résumé six facteurs susceptibles d'avoir une influence sur la production primaire totale dans le modèle :

- 1) les flux hivernaux en nutriments entre le 01/01 et le 31/03 (en tonnes d'azote, de phosphore et de silice)
- 2) les flux printaniers en nutriments entre le 01/04 et le 31/05 (en tonnes d'azote, de phosphore et de silice)

Les années avec un débit hivernal important ne correspondent pas toujours aux années de forts débits printaniers. Or les apports fluviaux pendant l'hiver, quand les phénomènes de transport sont dominants, et les apports fluviaux au printemps, en période productive, n'ont pas à priori les mêmes effets sur les niveaux de production dans l'estuaire externe. Dans le premier cas, les sels nutritifs auront tendance à être rapidement advectés et donc à influencer une partie importante du domaine d'étude. Dans le deuxième cas, les nutriments apportés auront tendance à être rapidement consommés, donc à influencer fortement la production locale ; par contre leur influence sera moins étendue vers le large. Ce schéma reste théorique car les vents jouent aussi un rôle important sur l'advection des masses d'eau.

- 3) la fréquence de vents forts, >10 m/s entre le 01/01 et le 30/04.

Le calcul de la fréquence des vents forts est effectué sur la période où l'apport en sel nutritif est le plus important et où la possibilité d'avoir des vents forts est dominante, c'est à dire en hiver et à la transition entre l'hiver et le printemps.

On a attribué arbitrairement à chaque facteur un coefficient entre 1 et 3 selon le niveau relatif du débit ou du flux d'une année donnée par rapport à l'ensemble des neuf années (1=facteur peu favorable, 3=facteur très favorable).

Exemple du calcul pour le débit hivernal:

- minimum observé entre 1990 et 1998 : 355 m³/s

- maximum observé entre 1990 et 1998 : 2862 m³/s
- écart = 2497.
- Si le débit est compris entre 355 et 1187 (dans le 1^{er} tiers) l'année est considérée comme relativement faible au niveau du débit hivernal et donc peu favorable, le coefficient est de à 1.
- Si le débit est compris entre 1187 et 2020 (dans le 2^{ème} tiers), l'année est considérée comme moyennement favorable et le coefficient est égal à 2.
- Si le débit est compris entre 2020 et 2862 (dans le dernier tiers), l'année est considérée comme relativement favorable comparativement à l'ensemble des années simulées et le coefficient est égal à 3.

Selon ce raisonnement, les débits élevés, les flux de matière importants et la faible fréquence de vents forts sont considérés comme favorable pour la production primaire.

	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Flux hivernal en nitrate min : 38343 t, max : 548786 t	1	2	<u>1</u>	1	<u>3</u>	3	2	1	2
Flux printanier en nitrate min : 10689 t, max : 76183 t	<u>1</u>	1	1	1	<u>3</u>	3	1	1	3
Flux hivernal en phosphate min : 1275 t max : 10509 t	1	1	<u>1</u>	1	3	<u>3</u>	1	1	3
Flux printanier en phosphate min : 293, t max : 1607 t	1	1	2	1	3	2	1	<u>1</u>	<u>3</u>
Flux hivernal en silice min : 20237 t, max : 299816 t	1	1	<u>2</u>	3	3	<u>3</u>	2	1	1
Flux printanier en silice min : 10595 t, max : 83227 t	1	1	1	1	3	2	1	<u>1</u>	<u>3</u>
Fréquence de vents forts min :10%, max :28%	1	1	3	<u>3</u>	2	<u>1</u>	3	3	2
Niveau de production primaire (g/m ² d'azote) Min : 34, max : 54	1	2	2	2	3	2	3	1	1

Tableau 3-1 : Evolution comparative entre 1990 et 1998 des facteurs chimiques et climatiques et des niveaux de production primaire. (le coefficient souligné correspond au maximum (3) et au minimum (1) pour chaque facteur).

Mis à part 1998, les années les moins favorables en ce qui concerne les flux de sels nutritifs (1990 et 1997) ont les niveaux de production les plus faibles.

Les années 1992 et 1993, malgré des flux de nitrate faibles, ne sont pas les années les moins productives ; leurs niveaux de production sont intermédiaires avec celui des années les moins

productives (1990, 1997, 1998) et ceux des années les plus productives (1994 et 1996). Ceci semble s'expliquer par des flux de phosphate printanier moyens pour l'année 1992, par des flux de silice hivernaux relativement élevés et par la faible occurrence de vents forts.

L'année 1994 cumule de forts débits et des flux de sels nutritifs importants, qui compensent la fréquence moyenne de vents supérieurs à 10m/s.

Ce résultat global permet surtout d'identifier une année atypique : l'année 1995. Le niveau relativement faible de production en 1995 est surprenant eu égard aux forts débits et aux flux importants de sels nutritifs cette année là. Les résultats du modèle montrent que l'année 1995 est aussi productive que l'année 1996, bien que celle ci présente des débits et des flux de matière bien moins élevés. Or il s'avère que l'occurrence de vents forts en 1995 est nettement plus importante qu'en 1996. Ces vents peuvent être à l'origine d'une stratification moins importante de la colonne d'eau et d'une forte exportation vers le large des sels nutritifs, induisant une chute des niveaux de production dans l'estuaire.

Nous nous sommes donc attachés à effectuer une analyse détaillée et une comparaison des vents en 1995 et 1996 afin de vérifier l'hypothèse du transport des masses d'eau vers le large en 1995.

❖ Comparaison entre l'intensité des vents et leur direction de janvier à mai 1995 et 1996.

Chaque graphe représente, pour une direction donnée, le produit de la fréquence des vents par la vitesse moyenne du vent dans cette direction. La flèche superposée au graphe représente le flux d'eau moyen résultant de l'ensemble des vents dominants. Le flux d'eau résultant d'un coup de vent est dirigé à 90° de la direction dans laquelle souffle le vent selon la théorie d'Ekman ; ainsi les vents de nord-ouest induisent une circulation de sud-ouest et favorisent le mélange des eaux dessalées et enrichies avec les eaux du large (cf. paragraphe I-1-2 sur la circulation induite par les vents sur les panaches de fleuves).

Sur la rose des vents, la zone grisée indique la direction dans laquelle les vents viennent et les flèches indique la direction dans laquelle les courants portent.

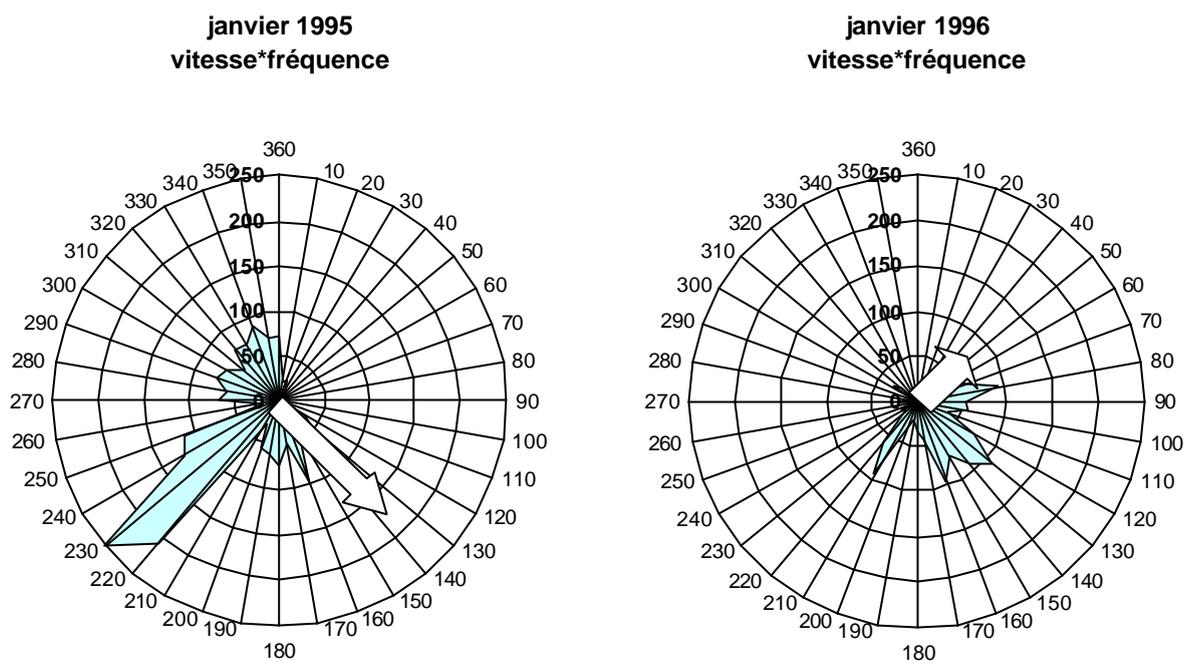


Figure 3-100 : diagramme des vents en janvier 1995 et 1996

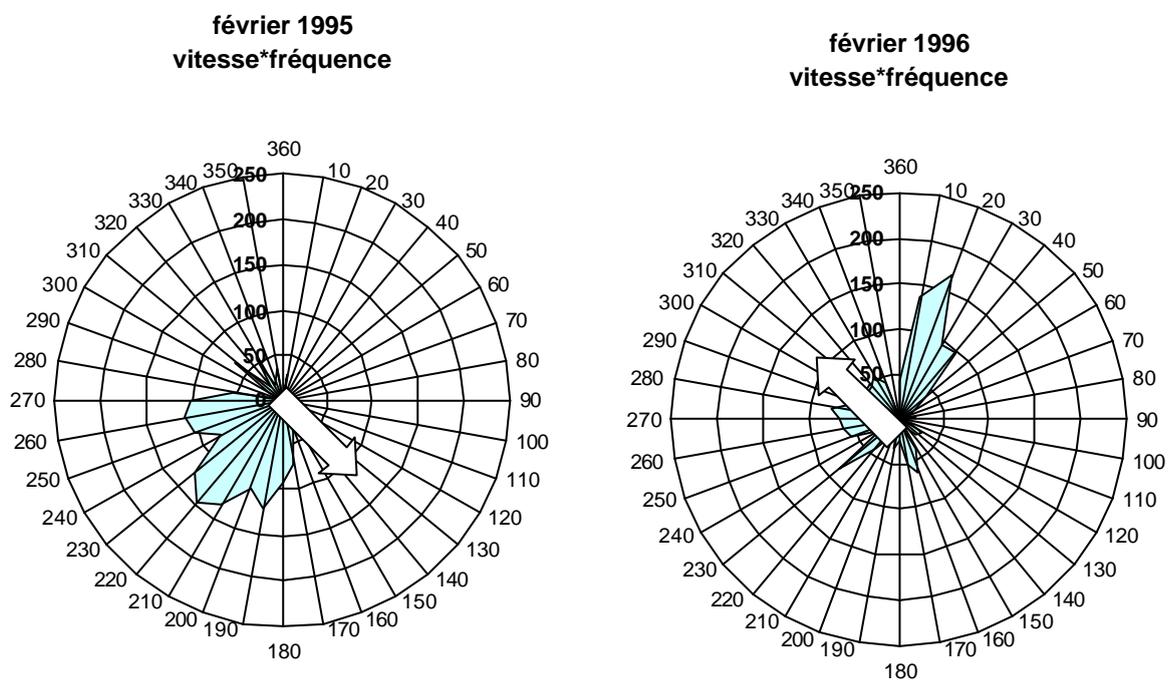


Figure 3-101 : diagramme des vents en février 1995 et 1996

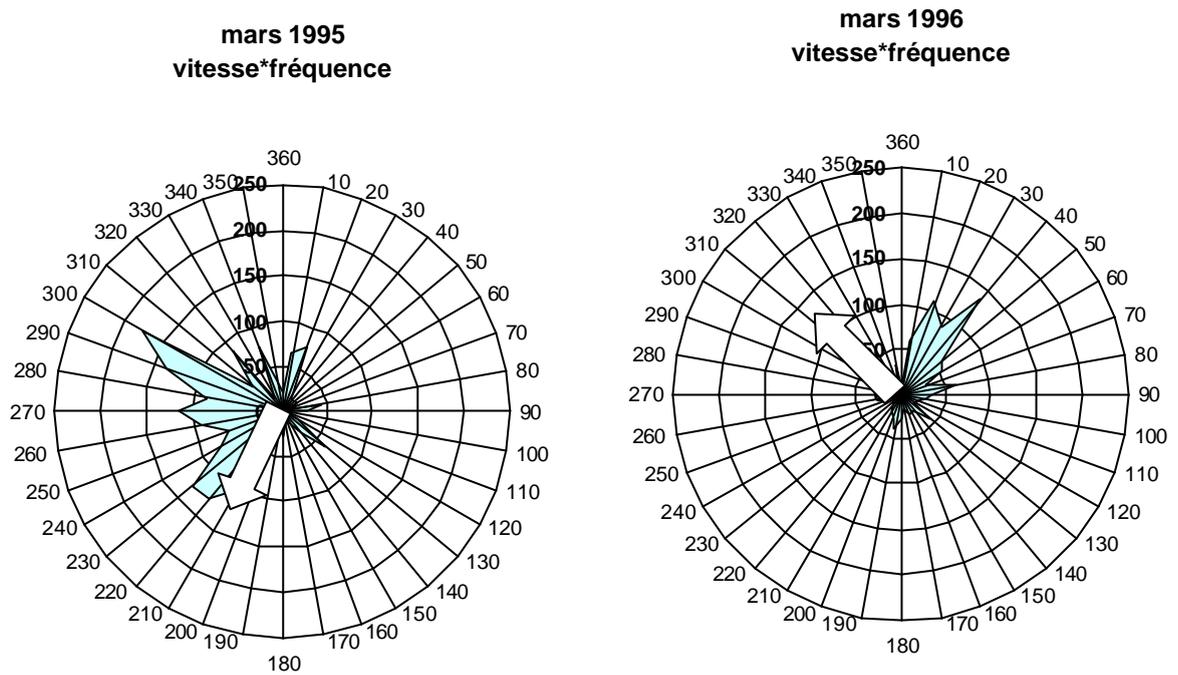


Figure 3-102 : diagramme des vents en mars 1995 et 1996

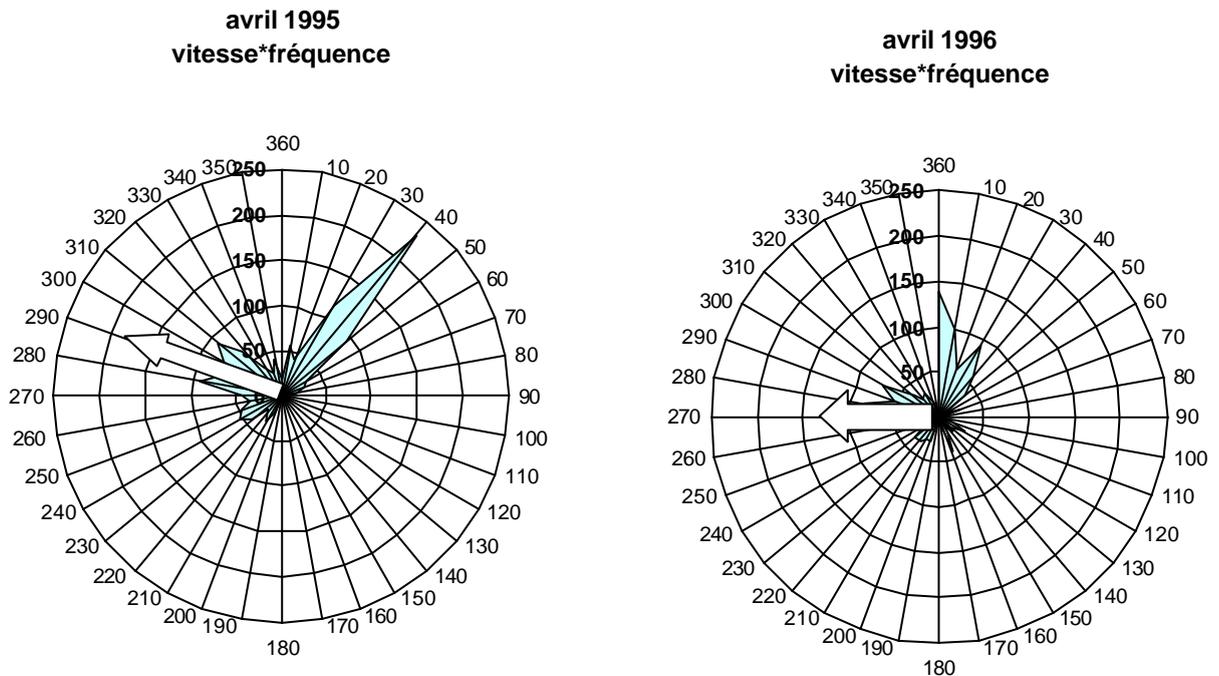


Figure 3-103 : diagramme des vents en avril 1995 et 1996

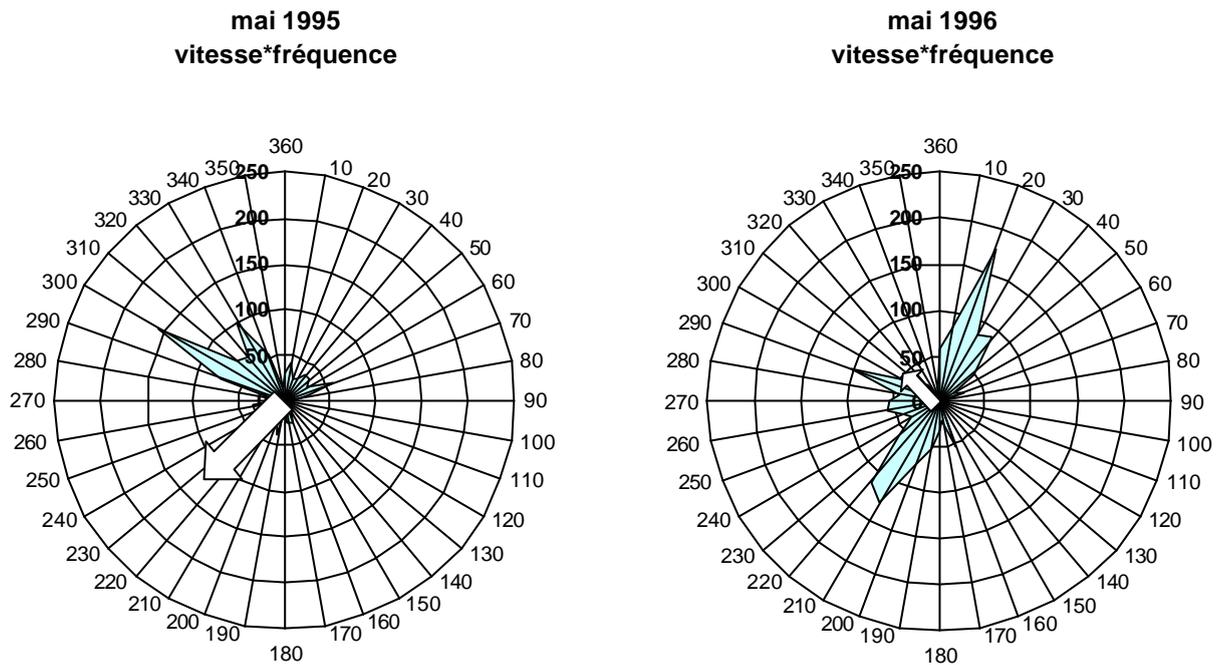


Figure 3-104 : diagramme des vents en mai 1995 et 1996

L'analyse détaillée des vents montre que les vents de secteur nord-ouest en mars 1995 peuvent être à l'origine du transport vers le large des eaux dessalées, surtout si chronologiquement ils sont combinés à une augmentation des débits. La figure 3-105 représente la succession durant l'hiver 1995 des vents et des débits ; elle met en évidence la concordance entre l'augmentation des débits, qui entraîne une intensification de la circulation de densité, et les coups de vents de secteur nord, notamment durant la crue du début du mois de février.

Les vents d'avril et mai 1995 ont aussi été en général défavorables au maintien dans la zone littorale des eaux au sein desquelles le bloom printanier peut se développer.

En 1996, les vents hivernaux sont faibles comparés à l'année 1995 et ont donc eu peu d'influence sur le mélange des eaux, ce qui a contribué à maintenir les eaux dessalées en zone côtière. Au mois de mai 1996, les vents de secteur variable (sud-ouest et nord-est) ont contribué à maintenir cette situation.

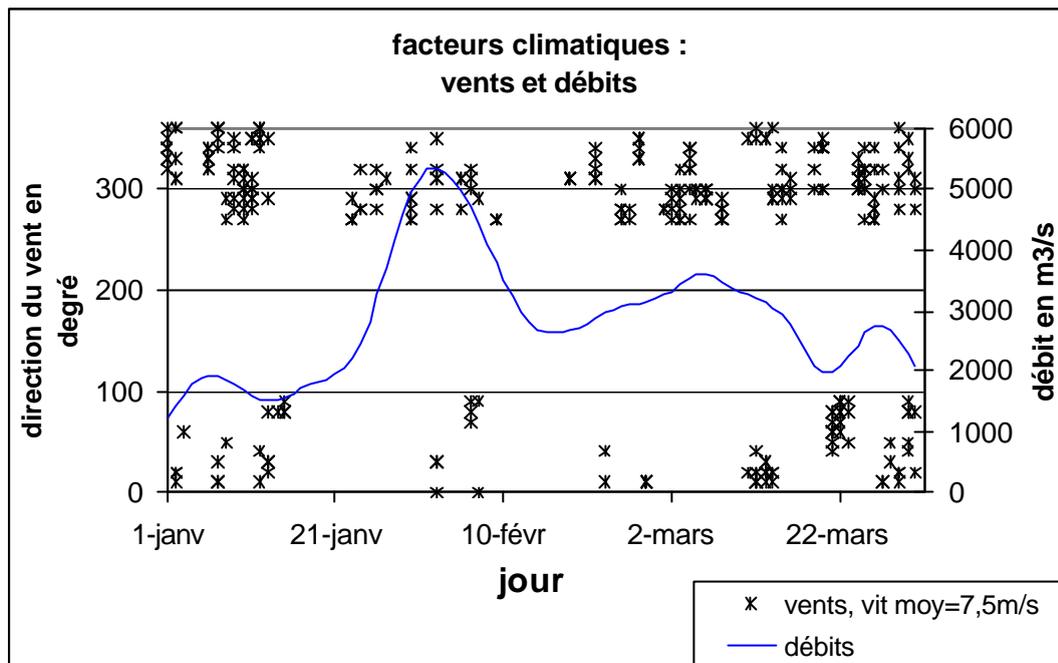


Figure 3-105 : Chronologie des vents de secteur nord et des débits en 1995 ; pour des raisons de clarté, seuls les vents de secteur nord-ouest à nord sont représentés.

Bilan :

Ce résultat montre la part importante des fluctuations météorologiques sur la dynamique de l'écosystème. Les niveaux de production sont gouvernés par l'interaction entre les apports en sels nutritifs et les conditions météorologiques (vents et débits). Ridderinkhof (1992) a montré que les événements à court-terme que constituent les coup de vents ont une répercussion sur le long terme par l'intermédiaire de la stratification de la colonne d'eau et des circulations qu'ils induisent. Le modèle biologique est sensible à cet effet à long terme. Il est donc capital d'utiliser des fichiers de vents réels avec un pas de temps d'échantillonnage aussi court que possible si l'on veut simuler des cycles de production primaire réalistes.

Un des points faibles du modèle réside dans la non prise en compte des flux solaires réels. Le modèle utilise une fonction sinusoïdale moyenne identique pour toutes les années (cf. chapitre II-1-3). Toutefois, son influence sur la production primaire semble être moins importante que celle du vent. Hoch (1995) a calculé en Manche un coefficient de corrélation entre les flux de chaleur et les productions phytoplanctoniques relativement faible ($r=0,4$). Lacroix *et al.* (1998) ont également montré sur un modèle 1D en mer Ligurie que l'impact de variation des vents sur la production primaire est environ 3 fois plus important que celui des radiations solaires. Néanmoins, la prise en compte de flux solaires issus de données météorologiques réelles constituera une amélioration sensible du modèle dans un étape future.

3. Evolution temporelle et spatiale du développement de *Gymnodinium mikimotoi*

3.1. Simulation sur l'année 1995

Dans un premier temps, nous avons testé la réponse du modèle *Gymnodinium* sur l'année 1995 qui a vu se développer un bloom particulièrement important.

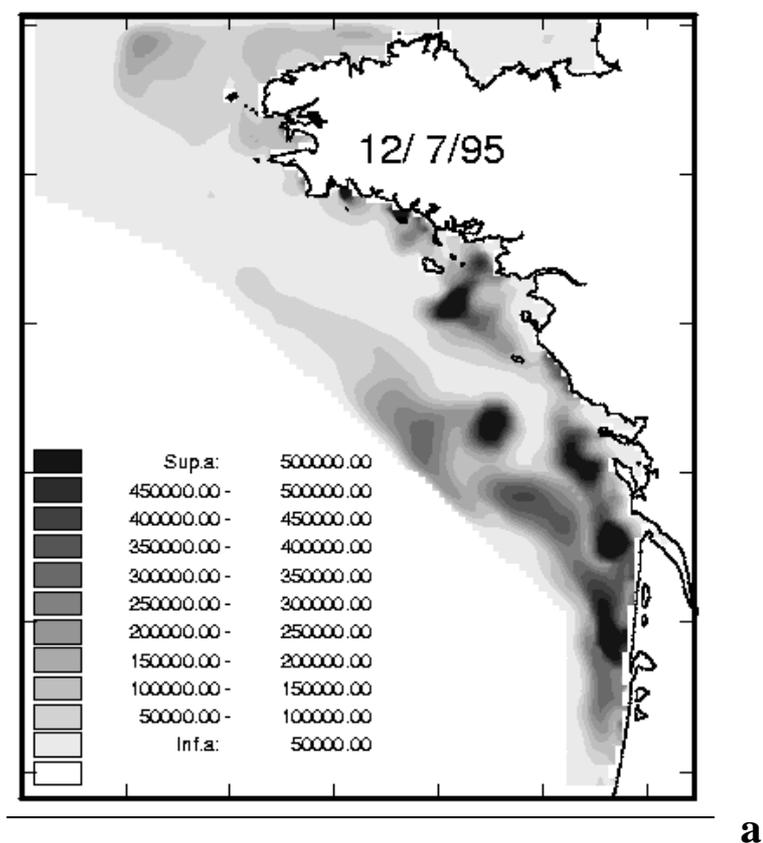


Figure 3-106 a : Distribution spatiale des maximums des concentrations cellulaires (nbre cell/l) dans la colonne d'eau, en juillet 1995.

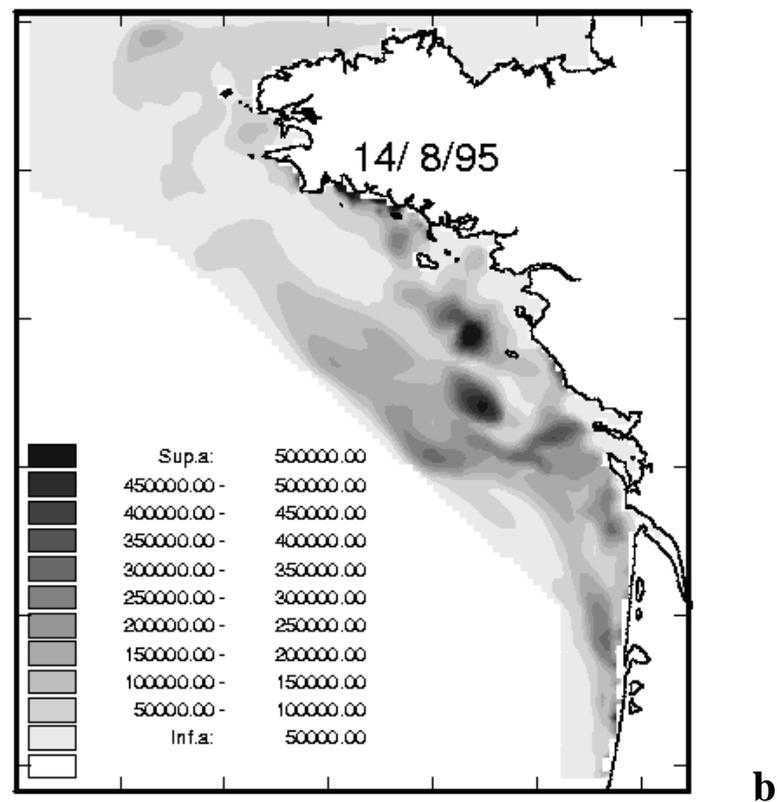


Figure 3-106 b : Distribution spatiale des maximums des concentrations cellulaires (nbre cell/l) dans la colonne d'eau, en août 1995.

Les figures 3-106 a et b montrent les maximums de densités cellulaires de *Gymnodinium mikimotoi* dans la colonne d'eau.

Le développement de *Gymnodinium* est maximum le long de la côte sud Bretagne (développement très côtier), le long de la côte des Landes (partie sud du domaine) et au dessus du plateau de Rochebonne. Etant donné la proximité de la frontière, il faut rester prudent sur l'interprétation des blooms dans la partie sud du modèle car on ne possède aucune information sur un éventuel courant de pente dans cette zone et sur la répartition des concentrations en *Gymnodinium* à la frontière.

Pour une comparaison avec les mesures in-situ, il faut se rapporter à la figure 3-107 qui est une synthèse nationale des résultats de surveillance du REHY relatifs à l'espèce *Gymnodinium mikimotoi* et qui fournit les maximums annuels observés en 1995. L'absence d'épisodes à *Gymnodinium* dans le sud de la zone correspond en fait à l'absence de points de surveillance REPHY dans le sud du Golfe de Gascogne (le seul point existant après les pertuis est localisé dans le bassin d'Arcachon).

A l'échelle du modèle, la rade de Brest ainsi que les pertuis breton et charentais sont mal représentés, et le modèle ne reproduit pas les concentrations en *Gymnodinium* qui y sont

observées. Néanmoins, la distribution spatiale est réaliste, même si la tache localisée devant le système Loire-Vilaine se situe plus au large.

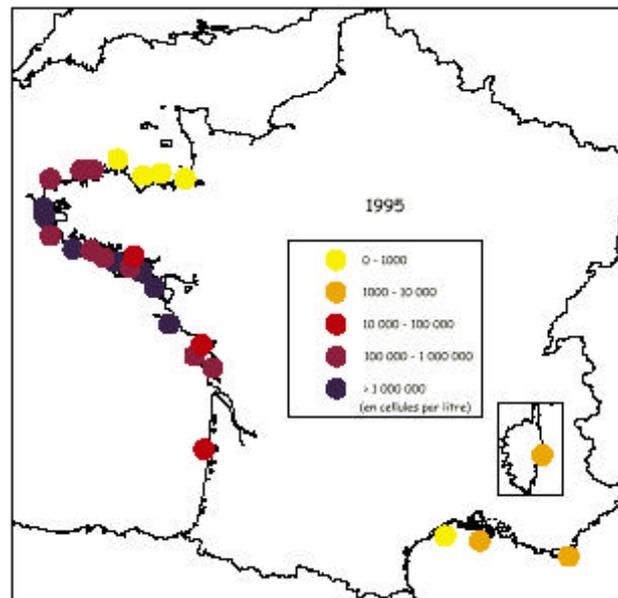


Figure 3-107 : Concentrations maximales par site de *Gymnodinium mikimotoi* carte issue de Belin et Raffin (1998).

Les trois plus importantes taches situées au nord et au sud de la Gironde correspondent à des zones riches qui présentent régulièrement une remontée des eaux de fond en surface (cf. paragraphe III-3-2).

Concernant les concentrations au large au delà de l'isobathe 50 mètres, la présence de dinoflagellés en subsurface a été observée durant la campagne Modycot de juin 1999 aux stations 11, 12, 37, 36, 38, 40, 51 (cf. carte des stations, paragraphe I-1-4). Chacune de ces stations correspond à une zone de patch plus forte concentration dans le modèle. La description taxonomique réalisée lors du dépouillement des données s'est cependant limitée au genre *Gymnodinium* ; seule le typage génétique aurait permis de définir si l'espèce *mikimotoi* était bien présente.

Dans l'ensemble, le modèle a tendance à sous-estimer les biomasses de *Gymnodinium* sachant que le taux de croissance dépend de la combinaison entre les conditions de moindre turbulence (au niveau de la pycnocline) et la disponibilité en ammonium dans le milieu, seule une bonne adéquation entre ces deux principaux processus permet à l'espèce d'avoir un taux de survie élevé. Cette sous-estimation peut donc être causée par un taux de croissance trop faible ne tenant pas compte des éventuelles adaptations des espèces selon leur site (côtier ou large), ou par un taux de mortalité trop élevé si l'on surestime la contrainte de cisaillement. La

discrétisation verticale est une des limites du modèle. On ne prend pas en compte les changements de propriétés de l'eau de mer sur des couches inférieures à celles décrites dans le modèle et il se pose ici la question de la validité de l'estimation de la turbulence par le modèle.

Les figures suivantes (3-108 a et b) montrent l'évolution temporelle des concentrations cellulaires au niveau des deux taches situées devant le système Loire-Vilaine. La figure a est représentative de la tache la plus au large, devant la Loire, et la figure b illustre l'évolution des concentrations dans la tache la plus côtière au nord de la Loire.

Le modèle reproduit le développement estival de cette espèce et les dates de maximums sont en bonne adéquation avec les observations *in-situ*.

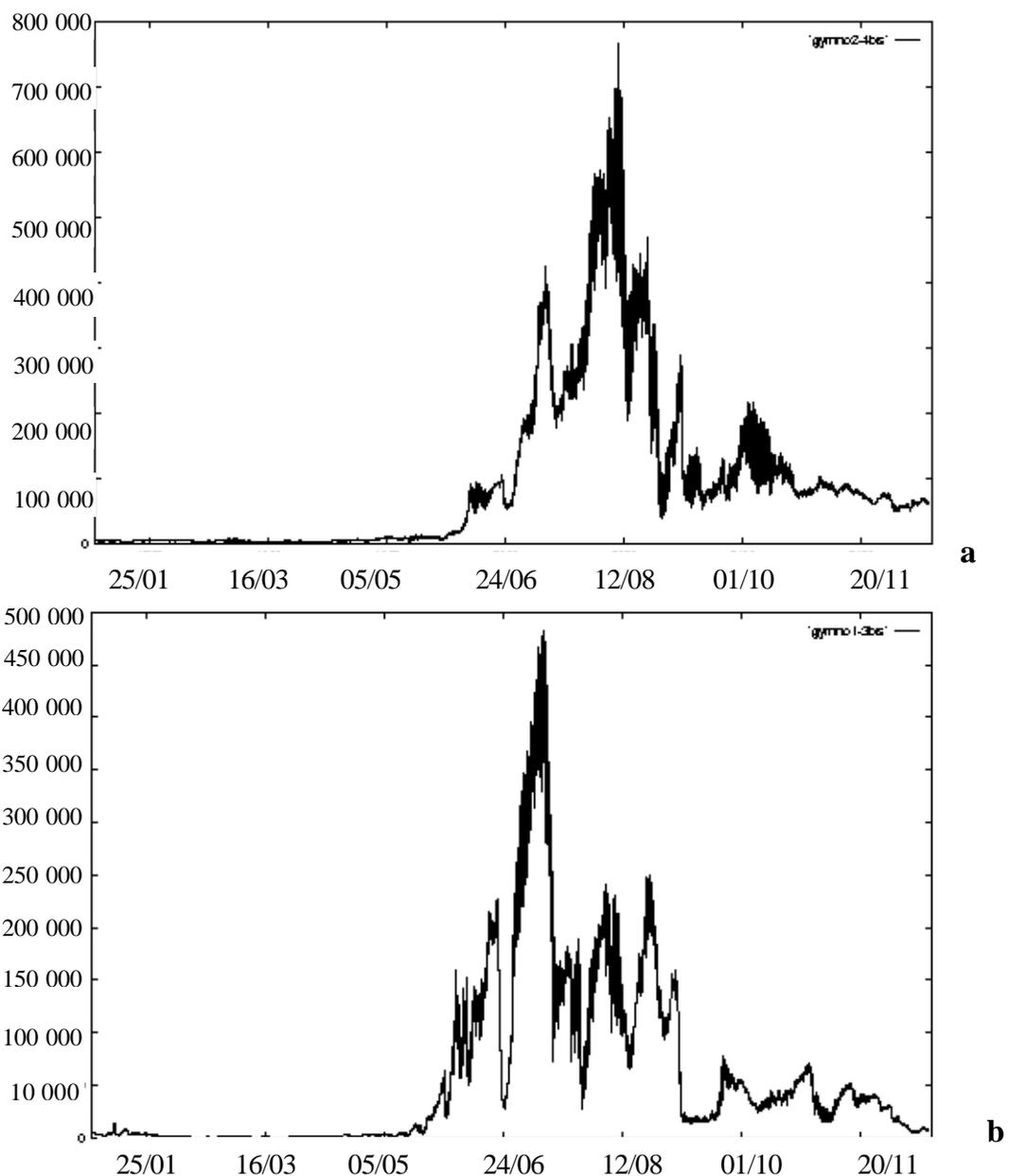


Figure 3-108 : Evolution temporelle des concentrations cellulaires (nbre cell/l)
 a- devant la Loire
 b- devant la Vilaine (tache la plus côtière au nord de la Loire)

Les figures 3-109 a, b, c, d montrent la répartition verticale des paramètres physiques et des concentrations en *Gymnodinium* au mois de juillet pour le point au nord de la Loire (figure 3-108-b) et au mois d'août pour le point le plus au large (figure 3-108-a).

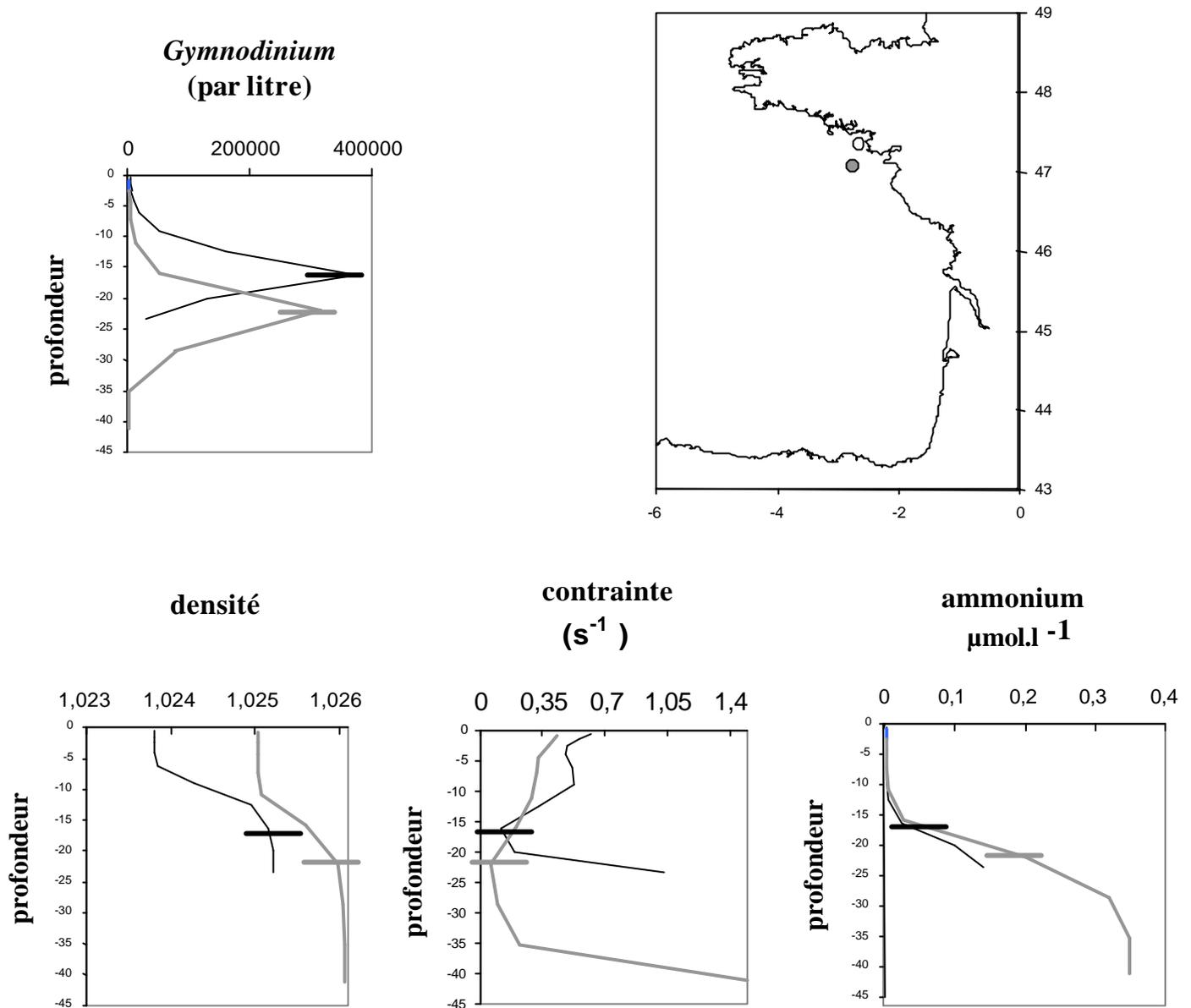


Figure 3-109: Répartition verticale

- a- de la salinité,
- b- de la température,
- c- du taux de contrainte,
- d- des concentrations en *Gymnodinium* au niveau des deux points Loire et Vilaine décrits précédemment.

(trait fin = large de la Vilaine ; trait épais = large de la Loire)

Le maximum de densité cellulaire est localisé au niveau inférieur de la thermocline et de l'halocline, qui correspond à la zone de moindre turbulence. La formulation utilisée pour modéliser *Gymnodinium* permet donc de reproduire le confinement dans la pycnocline ; la comparaison entre les mesures réalisées par Holligan et Harbour (1977) en Manche occidentale (figure 3-110), et les résultats du modèle sur une coupe verticale au niveau du front de Ouessant (figure 3-111 et 3-112) montre que la localisation estivale sur la verticale du maximum de densité est réaliste.

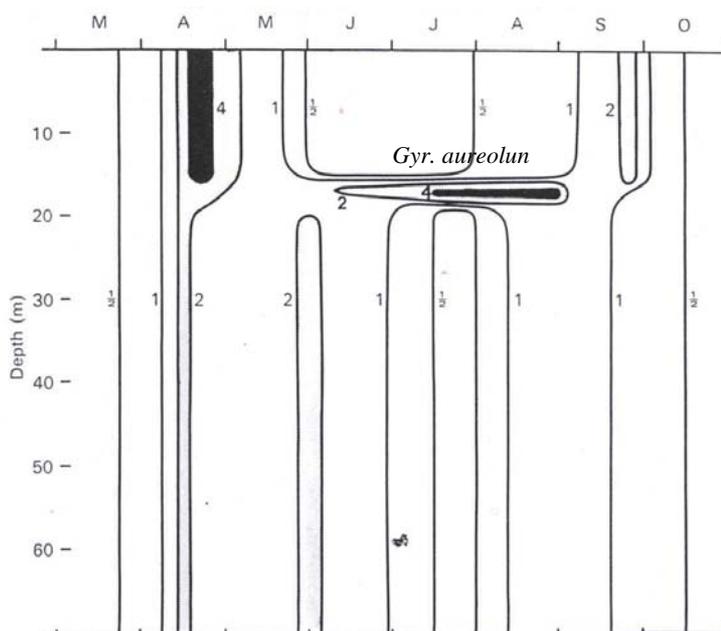


Figure 3-110 : Distribution de la chlorophylle *a* (µg/l) à la station E1 en Manche occidentale entre mars et octobre d'après Holligan et Harbour (1977).

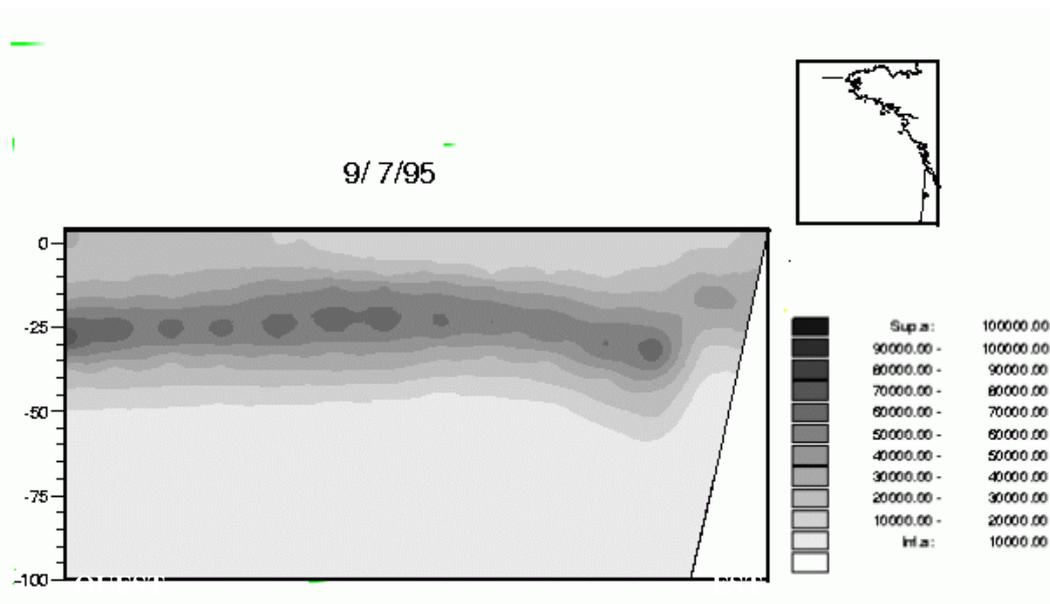


Figure 3-111 : Coupe verticale au niveau de Ouessant, distribution des concentrations cellulaires (nbre de cell/l) en *Gymnodinium* en juillet 1995.

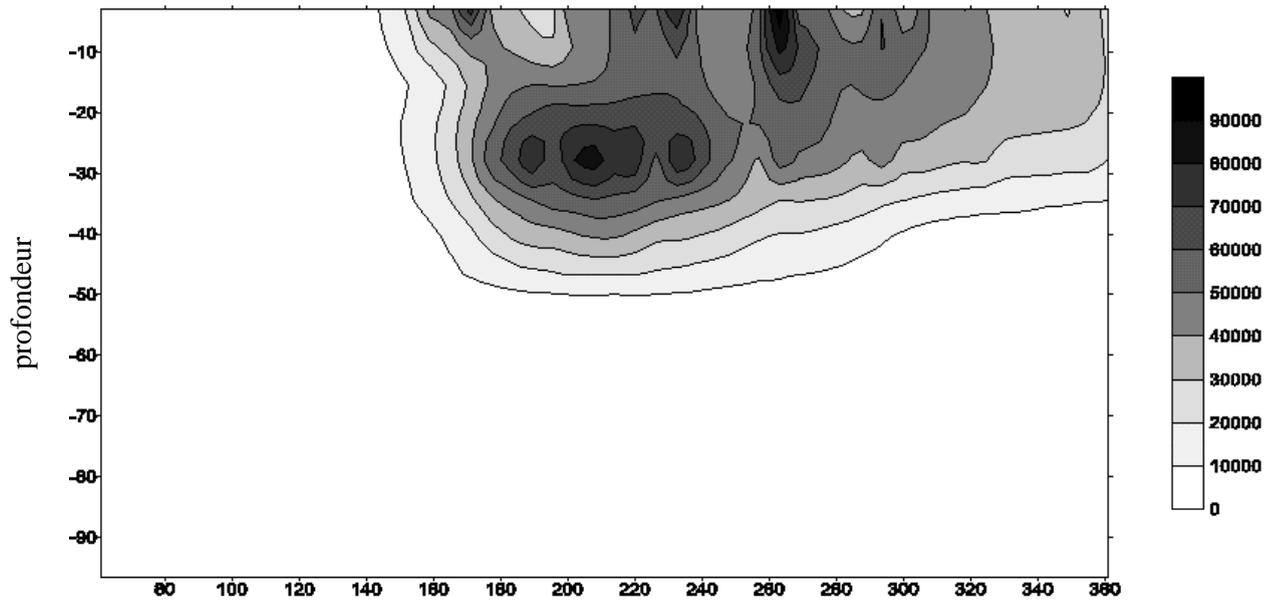


Figure 3-112 : Distribution des concentrations cellulaires (nbre de cell/l) en *Gymnodinium* dans le système frontal d'Ouessant de mars à décembre 1995.

3.2. Simulation sur la période 1990-1995

Nous avons simulé la période allant de 1990 à 1995 et comparé les 6 situations estivales afin de valider la capacité du modèle à reproduire la variabilité interannuelle des blooms de *Gymnodinium mikimotoi*.

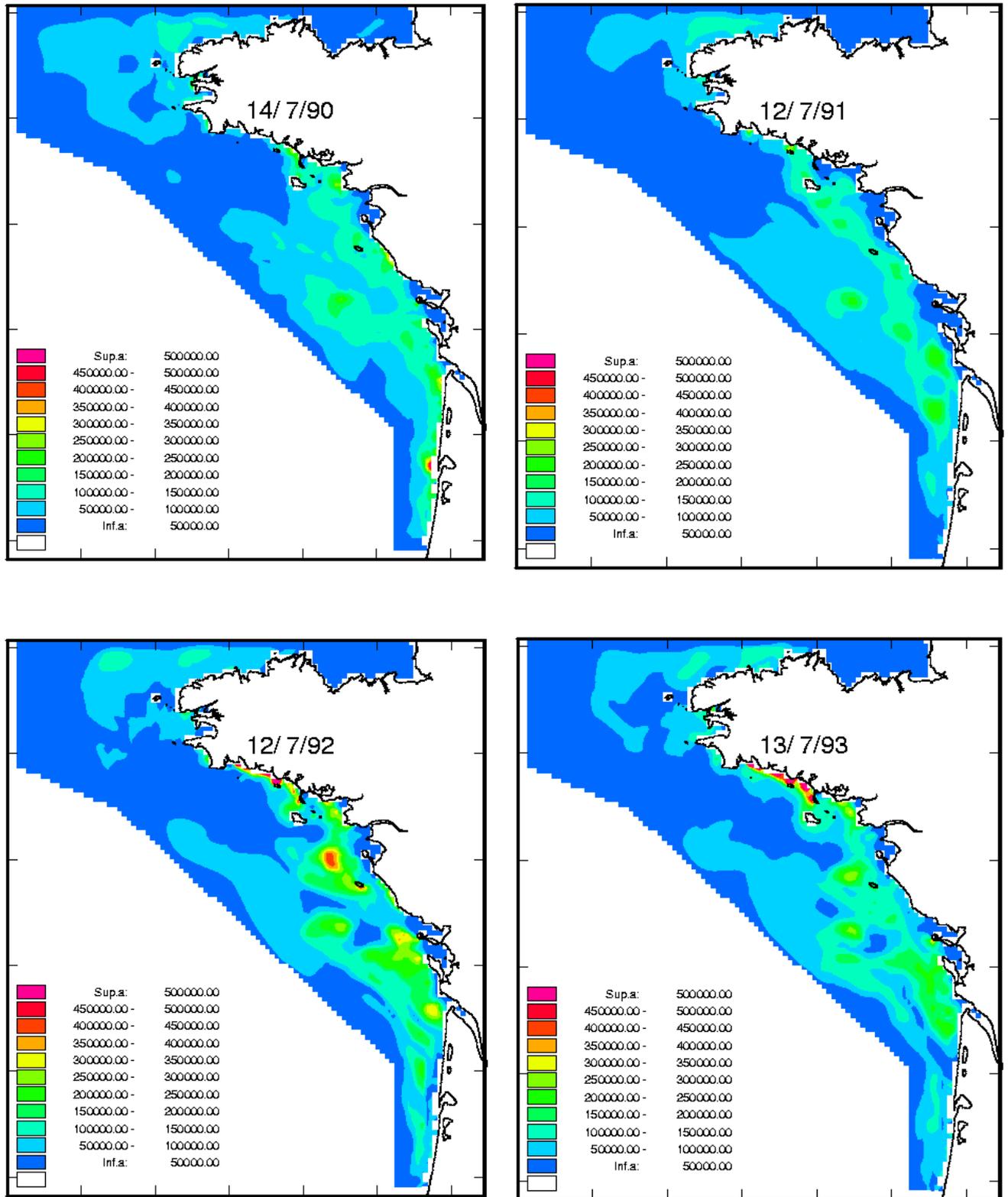


Figure 3-113-a : Distribution spatiale des maximums des concentrations cellulaires (nbre cell/l) dans la colonne d'eau en juillet, de 1990 à 1993.

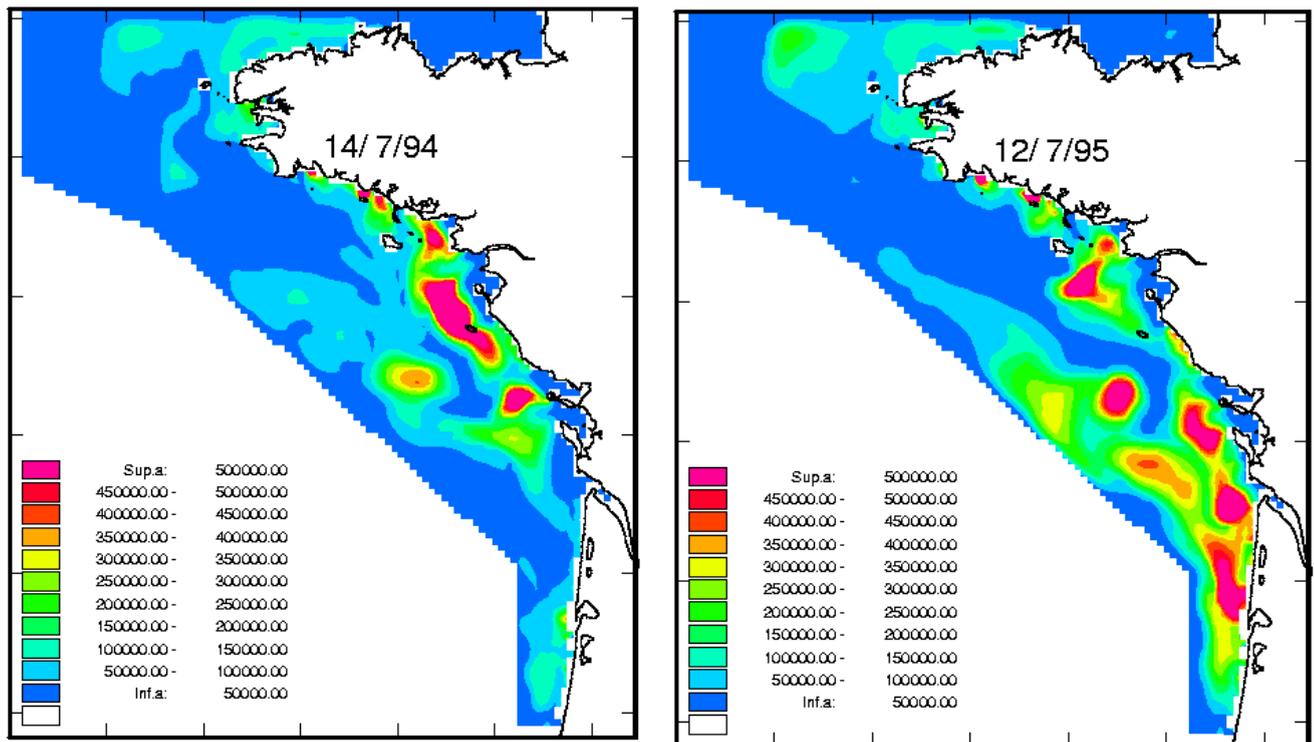


Figure 3-113-b : Distribution spatiale des maximums des concentrations cellulaires (nbre cell/l) dans la colonne d'eau en juillet, de 1994 à 1995.

Si l'on suit année par année les résultats du modèle, il apparaît que :

- les années 1990 et 1991 sont les moins riches en *Gymnodinium mikimotoi*, conformément aux observations du REPHY (figure 3-113 et 3-114),
- en 1992 et 1993, les concentrations maximales en *Gymnodinium* sont observées le long de la côte sud-Bretagne, avec en 1992, un foyer complémentaire de développement au large de la Loire ; cette année 1992 apparaît aussi, au niveau des observations REPHY, plus riche que 1993.
- l'année 1995 se distingue par le fort développement de *Gymnodinium* qui, d'après les observations *in situ*, et les résultats du modèle s'étend plus largement vers le sud. En effet cette année là, des cellules de *Gymnodinium* sont dénombrées en fortes concentrations dans le bassin d'Arcachon.
- 1994 est l'année la plus mal représentée car le modèle montre un bloom très important depuis la côte sud-Bretagne jusqu'au nord des pertuis ; or ce bloom ne correspond pas aux observations *in situ*.

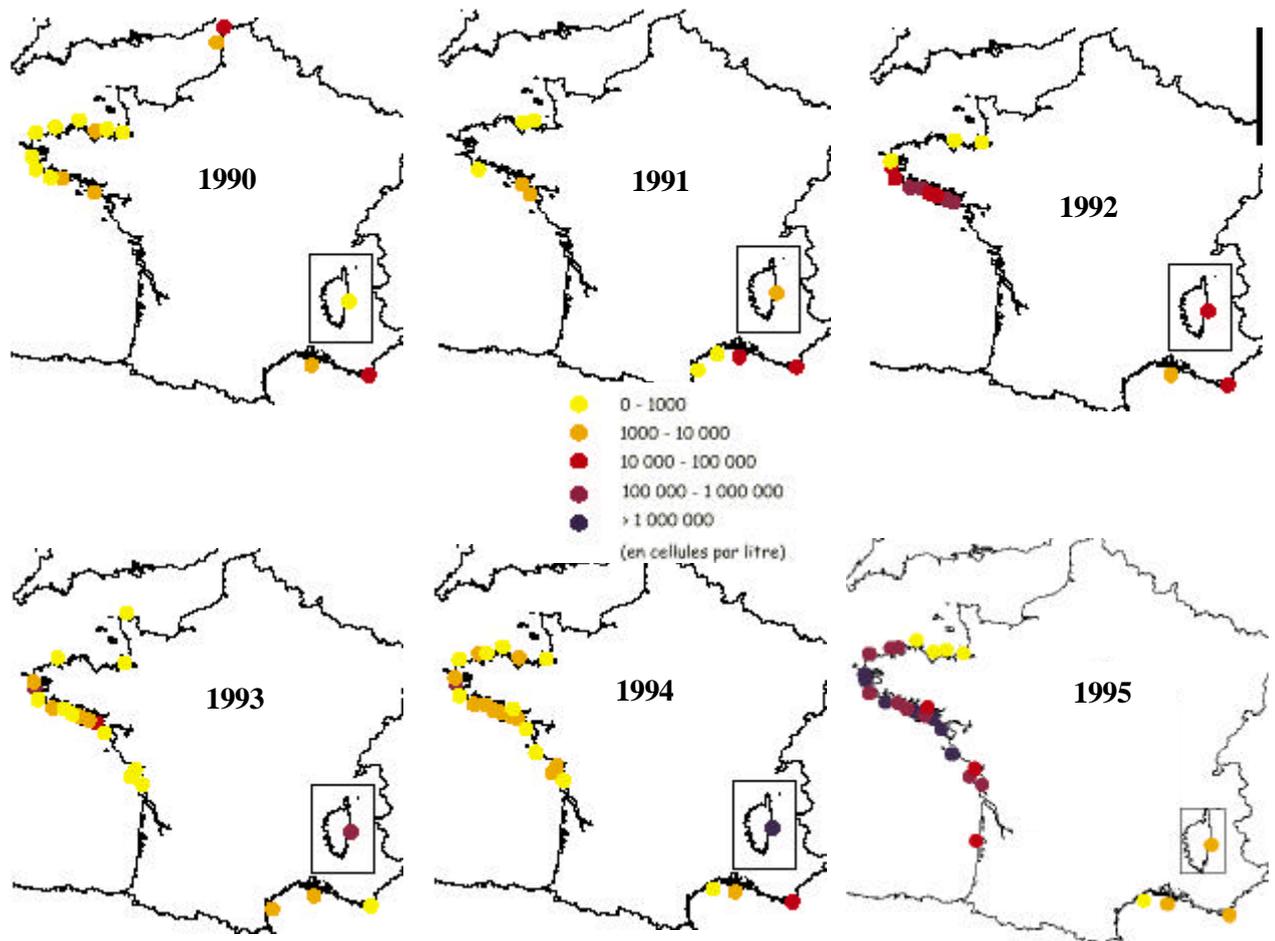


Figure 3-114 : Concentrations maximales par site de *Gymnodinium mikimotoi* de 1990 à 1995, cartes issues de Belin et Raffin (1998).

Bilan :

Le modèle, qui prend en compte les principales caractéristiques de *Gymnodinium* résumées dans l'étude bibliographique (cf. paragraphe I-1-4), simule un déclenchement régulier des blooms, lié à la diminution de la turbulence et à l'augmentation des températures et de l'éclairement en été. Inversement en automne, la chute des températures et l'augmentation de la turbulence entraînent la fin du bloom. Le modèle simule bien la localisation des blooms en subsurface mais la prise en compte de la densité cellulaire, élevée au carré, dans le terme de mortalité provoque des chutes brutales observées dans la figure 3-108. Or, il est connu qu'en fin de floraisons, les cellules de *Gymnodinium* remontent en surface et peuvent y former des eaux colorées ; ce processus, qui semble être lié à la sénescence du bloom de sub-surface, n'est pas introduit dans le modèle.

A l'exception de l'année 1994, le modèle reproduit les fluctuations interannuelles, mais il ne respecte pas les ordres de grandeur observés ; il a tendance à les sous estimer en période de blooms et à les surestimer dans les périodes de plus faibles développements.

Néanmoins, la reproduction partielle par le modèle du bloom de l'année 1995 et des faibles développements en 1990 et 1991, montrent que ces fluctuations ne sont pas complètement aléatoires mais sont probablement favorisées par des processus déterministes.

Les flux de nitrate et de phosphate hivernaux et printaniers sont maximums en 1994 et 1995 (cf. paragraphe III-2-2), ce qui correspond aux deux années présentant, dans le modèle, les plus fortes concentrations en *Gymnodinium*. De plus, l'étude du devenir du nitrate d'origine fluviale (cf. paragraphe suivant) met en évidence le comportement particulier des eaux dessalées sous l'effet des vents en 1995 ; les panaches fluviaux se sont exceptionnellement étalés largement vers le sud et les apports ligériens d'azote étaient à l'origine de 20% de l'azote présent devant la Gironde en mars 1995. Ceci qui a pu favoriser le développement de *Gymnodinium* vers le sud cette année là.

Si l'on calcule la fréquence des vents forts ($> 10 \text{ m.s}^{-1}$) en juin et en juillet, de 1990 à 1995, les années présentant les fréquences les plus élevées sont 1991, 1993 et 1990, ce qui correspond aux années les moins riches en *Gymnodinium*.

L'année 1994 présente conjointement des vents très faibles en juillet (60% des vents sont inférieurs à 5 m.s^{-1}) et des flux de nutriments fluviaux élevés. Cette interaction entre débits élevés et vents faibles est à l'origine des fortes croissances calculées en 1994 alors qu'aucun bloom important n'a été observé par le REPHY ; des processus supplémentaires doivent donc être introduits pour simuler de façon plus satisfaisante la présence de *Gymnodinium* sur le plateau continental atlantique français. Certains processus peuvent en effet devenir importants lorsqu'on étudie la dynamique d'une espèce particulière, comme par exemple : le comportement différent entre les cellules situées au large et celles situées à la côte, les interactions trophiques interspécifiques et la mortalité induite par les virus (Suttle *et al.*, 1990).

Yanagi *et al.* (1995) ont également développé un modèle simulant la formation d'eaux colorées à *Gymnodinium mikimotoi*. Leur optique était différente de la notre dans la mesure où leur étude était restreinte au suivi d'un bloom estival ponctuel en 1985 dans une baie au sud-ouest du Japon. Leur modèle fonctionne avec une assimilation de données à intervalles de temps réguliers et nécessite un important jeu de mesures physiques en température et salinité. Aucun processus chimiques n'est pris en compte et le modèle biologique de *Gymnodinium* est forcé avec des mesures *in-situ* en sels nutritifs interpolées spatialement et temporellement. La

durée de leur simulation est limitée à 17 jours ce qui rend les résultats très dépendants des conditions initiales et nécessite là encore un investissement important dans l'acquisition de mesures *in-situ*. Néanmoins, un des avantages de leur modèle est l'utilisation d'un modèle de Droop (1970) qui permet de prendre en compte les compartiments internes des cellules en azote et dont les paramètres sont ajustés par mesures expérimentales. Toutefois, la difficulté de mesures de ces constantes écophysologiques de cette espèce est principalement due à l'extrême sensibilité des cellules à l'homogénéisation des cultures qui occasionne la lyse des cellules et libère le contenu intracellulaire d'une fraction de la population avec une libération d'ammonium entre autre. La formulation selon le modèle de Droop peut s'avérer pertinente si l'on considère que l'espèce est capable d'assimiler l'ammonium durant la nuit. De plus le phénomène d'assimilation d'ammonium est un processus passif qui se fait par diffusion et la formulation suivant la loi de Michaëlis Menten n'est pas la mieux appropriée. Une meilleure formulation de ce processus dans notre modèle aurait probablement permis d'éviter de baisser artificiellement les constantes de Michaëlis-Menten pour prévenir l'arrêt de la croissance lorsque le milieu est épuisé en sels nutritifs. De plus, leur modèle est basé sur un calcul lagrangien de déplacement des particules ce qui est intéressant lorsque l'on souhaite tracer l'historiques des trajectoires des cellules et discuter les inoculations possibles de certaines zones selon les vents et le courant résiduel de marée. Néanmoins, Yanagi *et al.* (1995) se limitent à un transport lagrangien en 2D sans tenir compte du déplacement vertical; les auteurs n'ont d'ailleurs pas abordé la notion d'hétérogénéité verticale dans la distribution de cette espèce.

Le modèle présente actuellement des résultats encourageants mais reste encore très schématique. Il a principalement permis d'identifier le rôle des processus physiques dans le contrôle des distributions verticales de cette espèce. Sa principale robustesse réside dans sa simplicité. L'insertion d'un modèle de mortalité fonction de la turbulence a permis de reproduire la formation des blooms de subsurface, sans faire l'hypothèse d'un tropisme particulier souvent difficile à identifier.

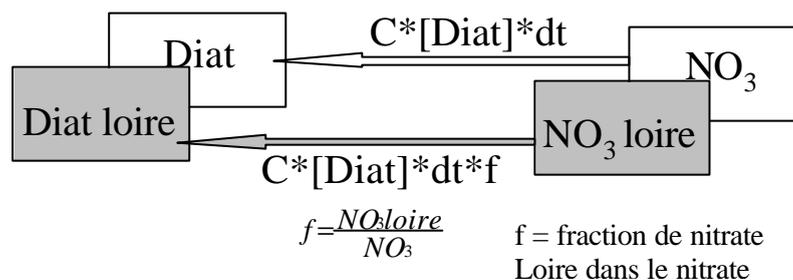
4. Devenir du nitrate d'origine fluviale et marine

4.1. Cartographie du pourcentage annuel de production primaire due aux trois fleuves

4.1.1. Principe du calcul, exemple de la Loire

A chaque variable d'état azotée du modèle on associe une variable traceur représentant la quantité d'azote imputable aux apports de la Loire. On suit ainsi la répartition de l'azote fluvial au sein de l'écosystème, au travers :

- de la sédimentation,
- des phénomènes de transports physiques (advection et dispersion) et
- des échanges entre les compartiments chimiques et biologiques.



C : taux de croissance

[Diat] : concentration en diatomées

dt : pas de temps

Le jeu de variables supplémentaires est donc composé de :

- nitrate Loire
- ammonium Loire
- azote-diatomées Loire
- azote-dinoflagellés Loire
- azote-pico-nanoplancton Loire
- azote détritique Loire
- azote-mésozooplancton Loire
- azote-microzooplancton Loire
- azote-*Gymnodinium mikimotoi* Loire

- azote détritique benthique Loire
- ammonium benthique Loire

Chacune de ces variables est initialisée à 0 sur l'ensemble des mailles de la zone. Les seuls apports proviennent des flux en nitrate de la Loire entrés en condition limite. Le nitrate apporté par la Loire se répartit au sein de l'écosystème au travers des flux de matière entre les différents compartiments chimiques et biologiques.

La présence du traceur ne modifie pas l'environnement chimique et biologique ; il n'a donc pas de répercussion sur les processus et sur le modèle nominal (sans le traceur). Le transfert d'azote traceur du compartiment 1 vers le compartiment 2 s'effectue en parallèle du calcul classique, proportionnellement à la quantité d'azote traceur présente dans le compartiment 1.

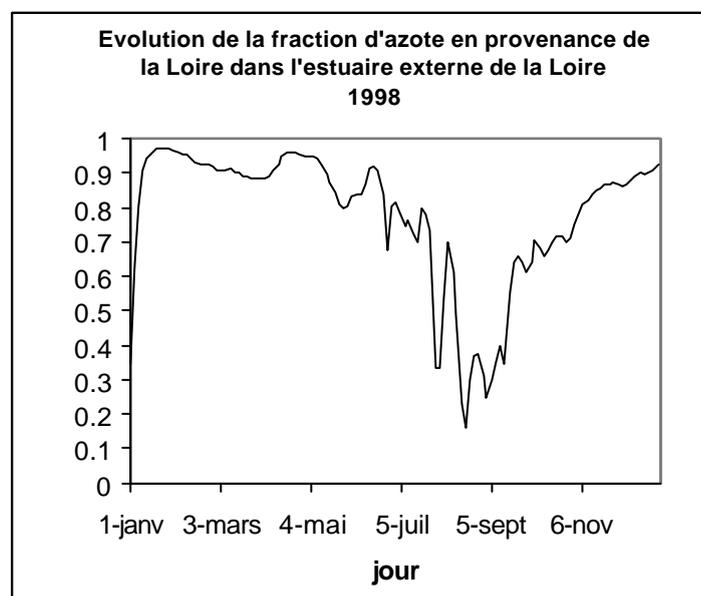
Le schéma qui suit illustre la méthode de calcul :

Dans cette illustration, les diatomées absorbent, selon leur masse, une fraction de nitrate issue de la Loire.

Par la suite, les variables "marquées" sont soumises au même champ de courant que les variables classiques.

Ce calcul permet de mieux connaître la zone spécifique d'influence du fleuve, en estimant la part de la production primaire liée à la présence des apports anthropiques de la Loire et de souligner l'importance respective des deux sources de sels nutritifs : les rivières et les eaux du large dans les blooms. Sur le terrain, il est impossible d'estimer ce paramètre à partir des mesures *in-situ*; seul un modèle numérique, prenant en compte simultanément les processus physiques et biologiques, peut en fournir une estimation.

4.1.2. Résultats



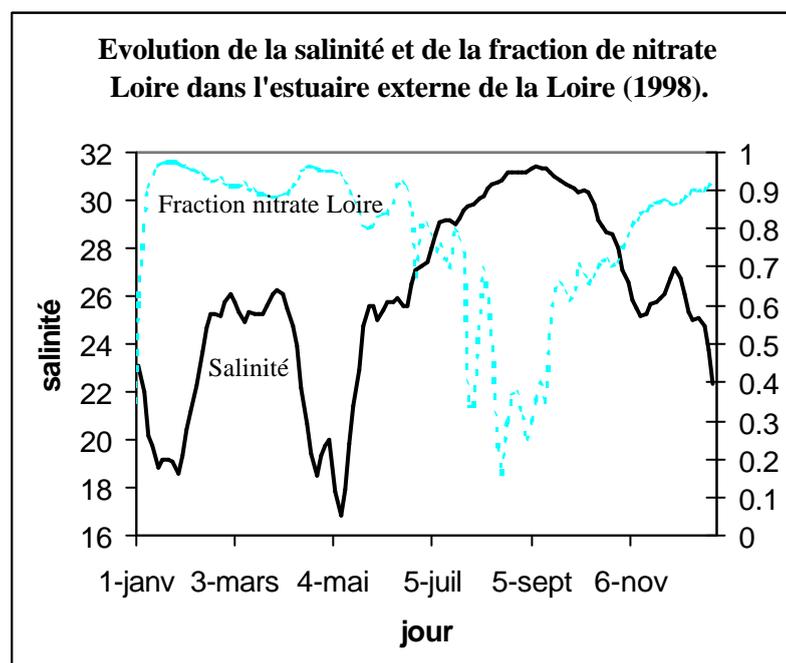
3-115 : Suivi du traceur en Loire durant l'année 1998.

Durant la période hivernale et printanière, la majorité du nitrate présent en surface dans l'estuaire externe de la Loire est issue des apports (entre 80 et 90%). En été, en période d'étiage, l'apport direct de nitrate issu de la Loire diminue fortement et entraîne une baisse jusqu'à 20% du nitrate total. La majeure partie du nitrate à cette période provient :

- d'azote reminéralisé (majoritairement en provenance du compartiment benthique).

La matière organique qui est reminéralisée dans le compartiment benthique est issue non seulement des apports en nitrate fluvial depuis le début de l'année simulée, mais aussi du stock initial et des apports de nitrate par le large. Cette quantité de matière, cumulée sur l'ensemble de la zone et sur toutes les mailles, représente une masse très importante qui entraîne une dilution de l'azote fluvial de l'année en cours dans le compartiment benthique.

- d'azote issu des masses d'eau du large advectées par les courants dus au vent et aux marées. Le panache d'azote est restreint en étiage et l'influence de l'azote du large devient plus prépondérante. La figure 3-116 montre que la chute de la fraction azotée correspond à une augmentation des salinités qui illustre l'influence croissante des eaux du large.



3-116 : Evolution de la salinité en Loire en 1998.

❖ Cartographie de la répartition du nitrate fluvial en fin d'hiver : comparaison entre deux années : 1995 et 1998.

La majeure partie des apports en nitrate a lieu durant les trois premiers mois de l'année ; il est donc intéressant d'évaluer la répartition du nitrate fluvial hivernal avant le démarrage de la production phytoplanktonique ; cette cartographie fournit une estimation du pourcentage de nitrate lié uniquement aux apports ligériens en début d'année.

A l'échelle du plateau continental atlantique français, la zone sous influence de la Loire en début de période productive durant l'année 1995 s'étend largement vers le sud (figure 3-117 a) ; l'isoligne correspondant à 50% d'azote d'origine fluviale dépasse les Sables d'Olonnes. Le même calcul effectué pour la Gironde montre que son aire d'influence est beaucoup plus restreinte, et ne concerne que les eaux situées à proximité de l'embouchure. Durant l'année 1998 l'influence de la Loire s'étend plus vers le nord ; jusqu'à 20% du nitrate devant la pointe de Penmarch est d'origine ligérienne (figure 3-118). La zone d'influence de la Gironde est là encore plus restreinte, et est limitée au nord par l'île de Ré, et au sud par Lacanau.

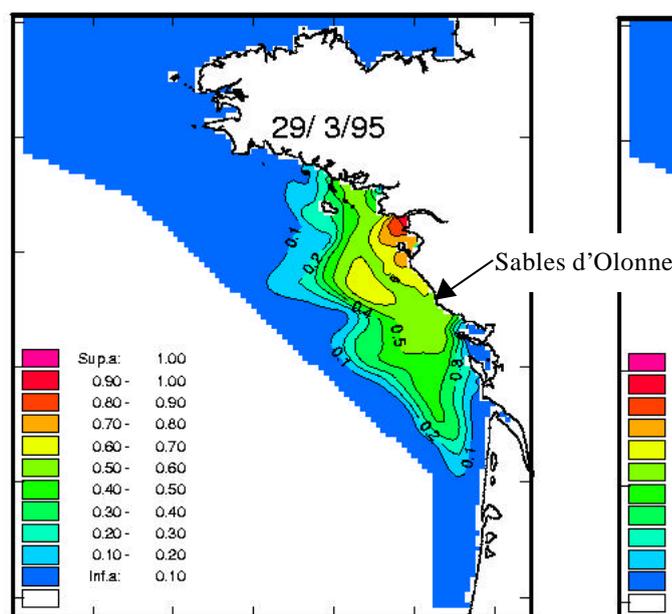


Figure 3-117 a : Fraction du nitrate issu de la Loire.

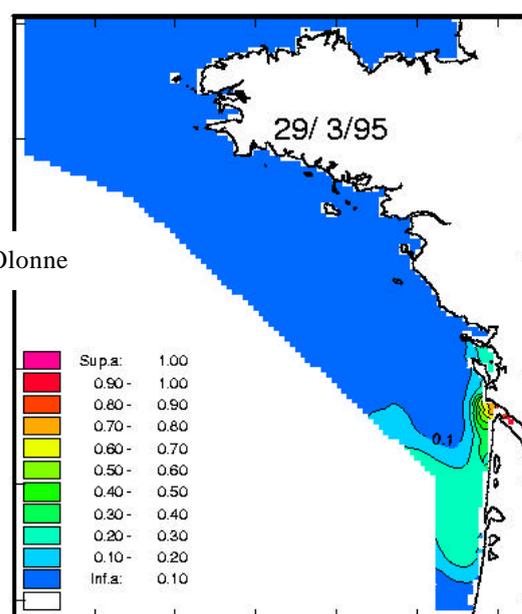


Figure 3-117 b : Fraction du nitrate issu de la Gironde.

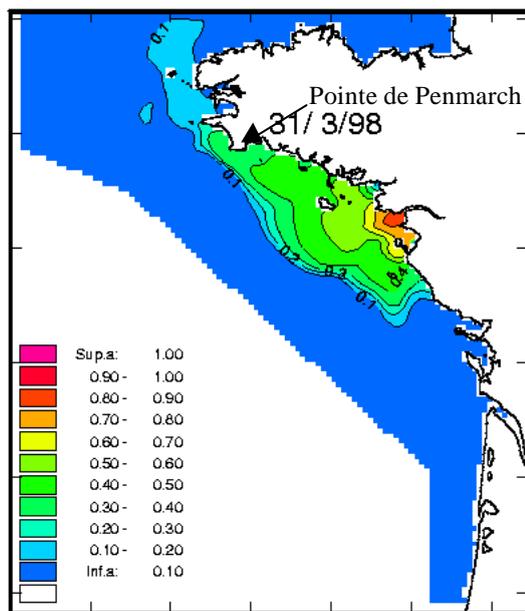


Figure 3-118 a : Fraction du nitrate issu de la Loire.

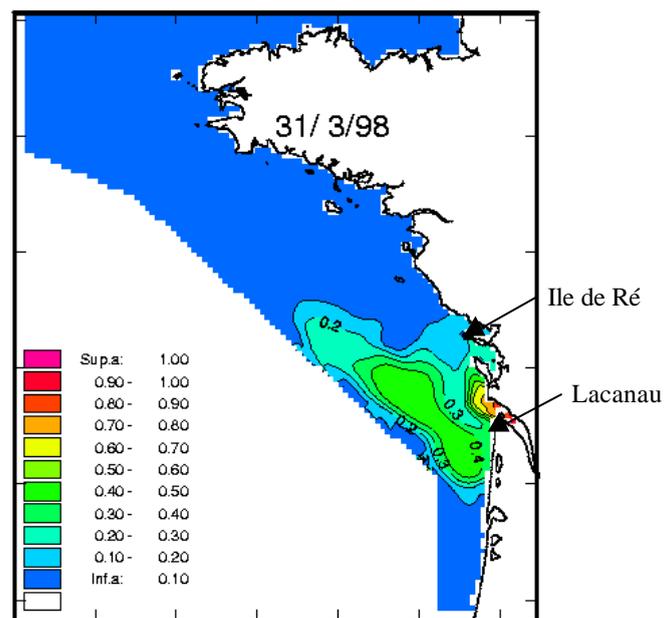


Figure 3-118 b : Fraction du nitrate issu de la Gironde.

Ces observations confirment le comportement particulier des eaux dessalées durant l'année 1995 sous l'effet des vents (cf. paragraphe III-2-2) ; habituellement, les panaches ont plutôt tendance à s'étaler vers le nord, comme en 1998.

En 1995, les flux azotés ligériens sont suffisamment importants pour représenter plus de 20% du nitrate au large de la Gironde. Les flux azotés girondins sont plus limités à cause, à la fois des plus faibles concentrations en nitrate et des plus faibles débits, comparativement à la Loire en 1995. Le flux de nitrate en Gironde en 1995 est approximativement 4,5 moins important qu'en Loire.

Cartographie de la part de la production primaire liée aux fleuves.

La majorité de la production correspond au bloom printanier à diatomées qui consomme l'azote fluvial (figure 3-119-a) et la distribution de la production phytoplanctonique ayant pour origine l'azote ligérien suit la répartition du nitrate en fin d'hiver (figure 3-119-b).

Le rejet de nitrate girondin joue un rôle extrêmement limité au delà de l'embouchure de la Gironde (~10%). La part relative de la production primaire liée à l'azote ligérien est plus importante que celle liée aux apports girondins dans la partie sud de la zone.

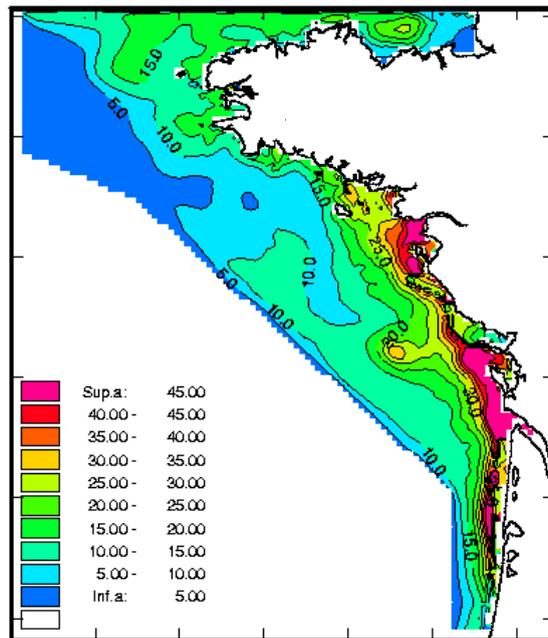


Figure 3-119-a : Production phytoplanctonique totale en 1995 (g/m² d'azote).

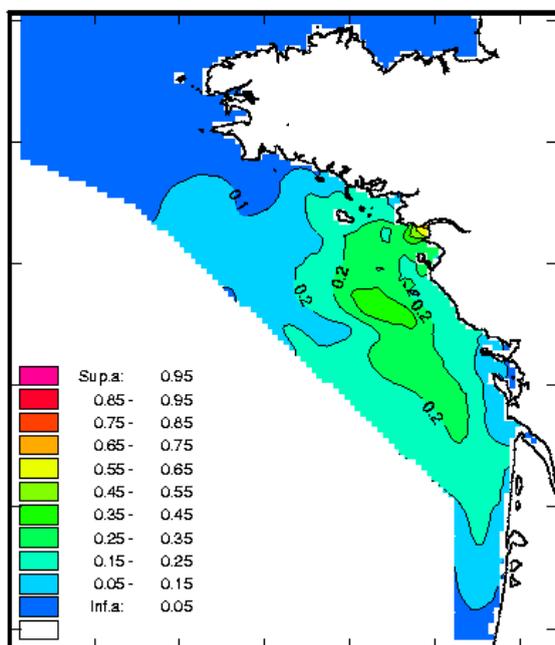


Figure 3-119-b : Part de la production annuelle liée à la Loire en 1995 (fraction entre 0 et 1).

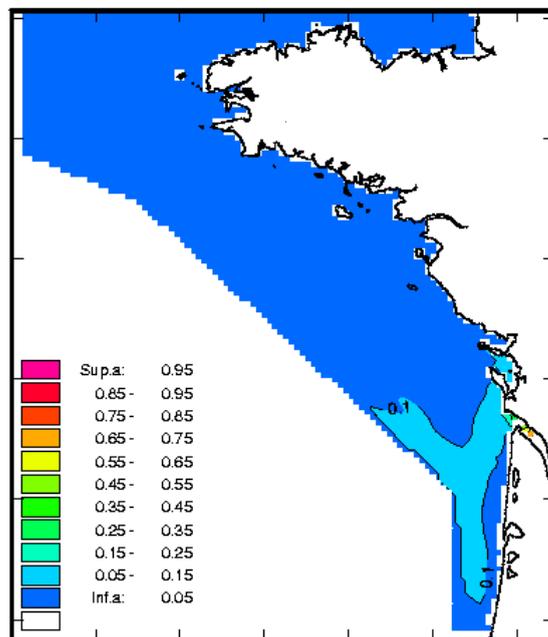


Figure 3-119-c : Part de la production annuelle liée à la Gironde en 1995 (fraction entre 0 et 1).

Le résultat en 1998 est similaire à celui de 1995, et la répartition de l'azote fluvial en fin d'hiver conditionne fortement la part relative des fleuves dans la production primaire.

L'influence de la Gironde en 1998 est toutefois moins limitée qu'en 1995. Mais seule la Loire a une influence qui s'étend très loin au large de l'embouchure du fleuve.

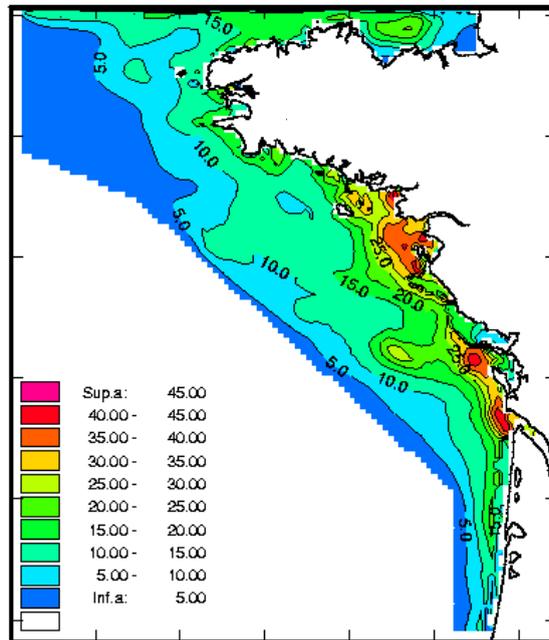


Figure 3-120-a : Production phytoplanctonique totale en 1998 (g/m² d'azote).

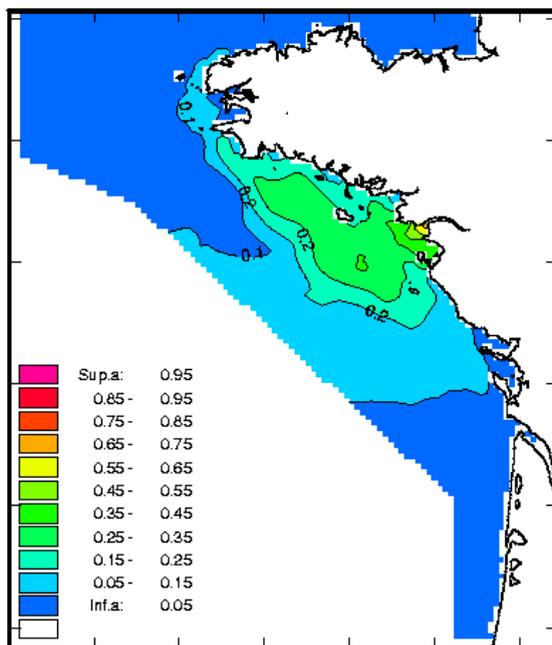


Figure 3-120-b : Part de la production annuelle liée à la Loire en 1998 (fraction entre 0 et 1).

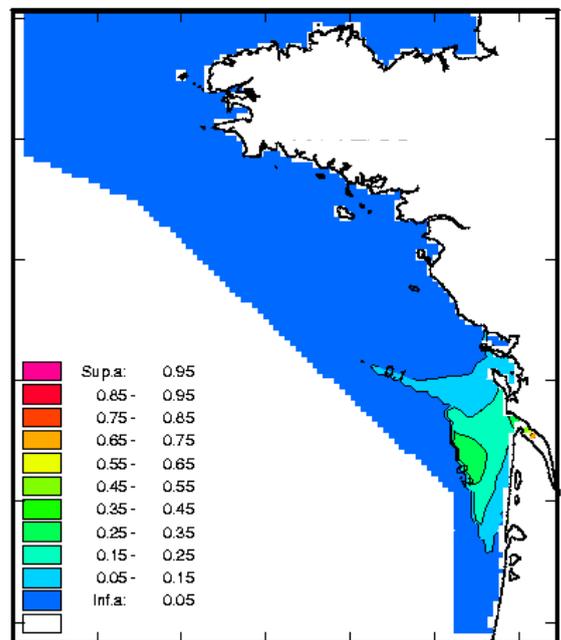


Figure 3-120-c : Part de la production annuelle liée à la Gironde en 1998 (fraction entre 0 et 1).

4.2. Cartographie du rapport f.

Le rapport f est défini comme étant le rapport entre production nouvelle et production totale (nouvelle plus régénérée). La distinction entre les deux types de production est basée sur l'origine du nutriment azoté consommé par le phytoplancton (Dugdale et Goering, 1967) ; la production nouvelle est issue de la consommation du nitrate tandis que la consommation en ammonium illustre la production régénérée (figure 3-121). Les principales sources pour la production nouvelle sont les apports fluviaux en nutriments et les flux de sels nutritifs des couches profondes vers la zone euphotique par l'intermédiaire des upwellings et des processus de diffusion.

L'évolution du rapport f montre la variabilité spatio-temporelle de la consommation en nitrate et apporte des précisions sur la production de l'écosystème. La production nouvelle joue un rôle sur la production régénérée car cette dernière s'appuie sur le stock d'ammonium dont la majorité partie provient de la reminéralisation de la production nouvelle. Ce rapport varie de 0,05, dans les eaux oligotrophiques océaniques, jusqu'à des valeurs supérieures à 0,5 dans les eaux côtières productives (Platt et Harrison, 1985).

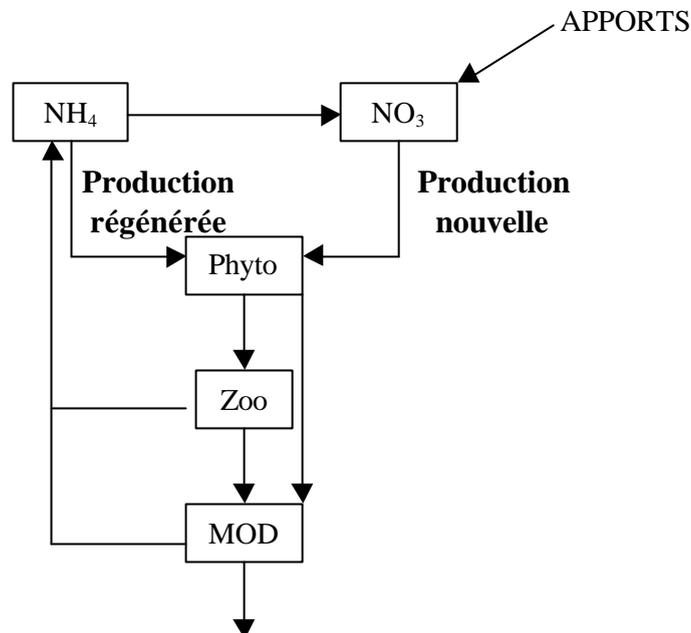


Figure 3-121: Schéma du système de production, illustrant les concepts de production nouvelle et régénérée, (d'après Eppley et Peterson, 1979).

❖ Evolution temporelle du rapport f dans les zones soumises aux apports fluviaux.

Les trois zones choisies sont l’embouchure de la Loire, l’embouchure de la Gironde et le Mor-Bras.

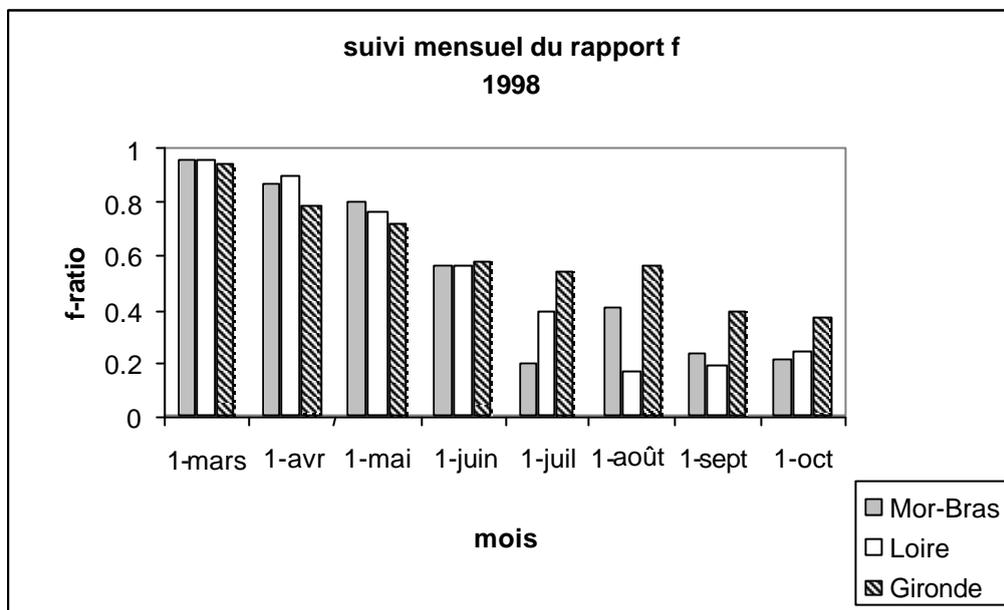


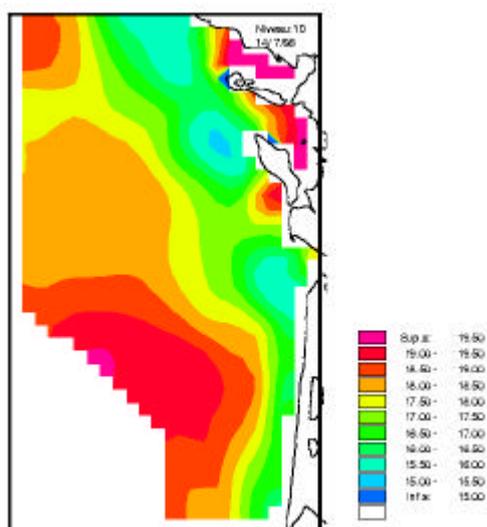
Figure 3-122 : Evolution du rapport f [consommation NO_3 / (consommation NO_3 + NH_4)] moyenné pour chaque mois en période productive et intégré sur la hauteur

De mars à mai, la quasi totalité de la production est assurée par le stock initial de nitrate issu des apports massifs par les crues hivernales. Au cours du mois de juin, la majeure partie du stock hivernal en nutriments est consommée et le bloom printanier se termine. La disponibilité en ammonium (résultant des processus de régénération) augmente considérablement avec le déclin du bloom phytoplanctonique ; elle correspond à la chute du rapport f qui devient minimal pendant l’été. Dans le Mor-Bras et en Loire, à partir du mois de juillet, plus de la moitié de la production primaire est basée sur la régénération. La production régénérée est typique du régime estival en zone côtière; elle résulte de l’accumulation dans le compartiment benthique de matière détritique issue de la production printanière. La chute estivale du rapport f est moins forte en Gironde et indique une part relative de la production régénérée un peu moins importante qu’en Loire.

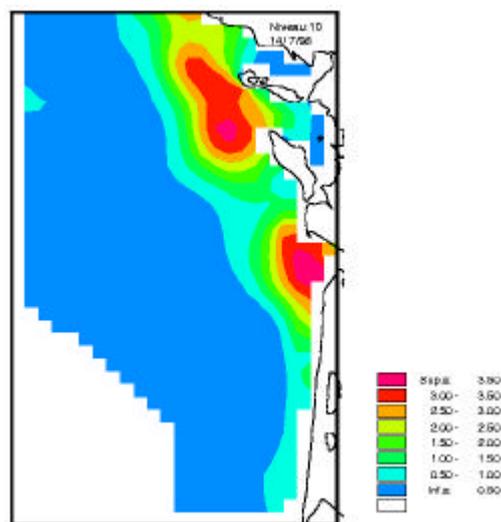
Le modèle souligne la prédominance des processus de relargage de nutriments par les sédiments durant l’été ainsi que des processus de minéralisation de la matière organique détritique dans la colonne d’eau. A l’inverse, durant le printemps et l’automne, la croissance

phytoplanctonique est essentiellement due aux apports du bassin versant qui rendent le système très productif.

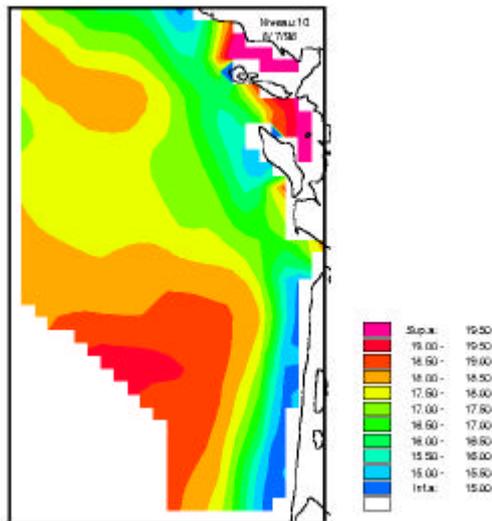
La part relative du nitrate dans la production phytoplanctonique est liée en été, dans la partie sud de la zone à l'influence des upwellings. Les figures 3-123 a et b montrent les températures et la chlorophylle en surface. Cette situation résulte de la formation d'un upwelling quelques jours plus tôt sous l'effet des vents de secteur nord à nord-ouest (figure 3-124) qui provoque une remontée du nitrate stocké dans les couches de fond (figure 3-125). Sous l'effet conjoint du trait de côte et de la bathymétrie, le front présente dans sa partie nord un bombement qui a tendance à entraîner l'isolement d'une bulle d'eau plus froide lorsque la vitesse des vents chute et que la circulation de densité domine. Au niveau de l'île d'Oléron et de l'île de Ré, la tache d'eau froide en surface est provoquée par l'accélération des courants de marée qui induisent un mélange vertical important (cf. Paragraphe III-2-2-1).



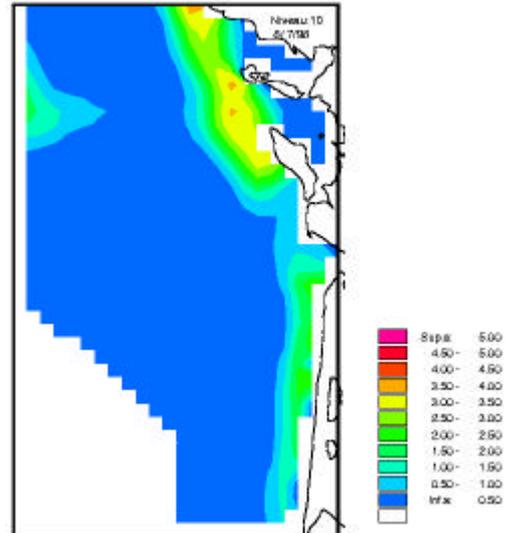
3-123-a : Répartition des températures (°C) en surface le 14 juillet 1998



3-123-b : Répartition de la chlorophylle (µmole/l d'azote) en surface le 14 juillet 1998



3-124 : Répartition des températures (°C) en surface le 8 juillet 1998



3-125 : Répartition du nitrate ($\mu\text{mole/l}$ d'azote) en surface le 8 juillet 1998

Le rapport f augmente asymptotiquement avec la concentration en nitrate (figure 3-126). Cette relation a déjà été démontrée par Harrison *et al.* (1987) (figure 3-127). Cette relation exponentielle est supposée être valable dans tous les cas, excepté dans les régions océaniques non limitées par le nitrate.

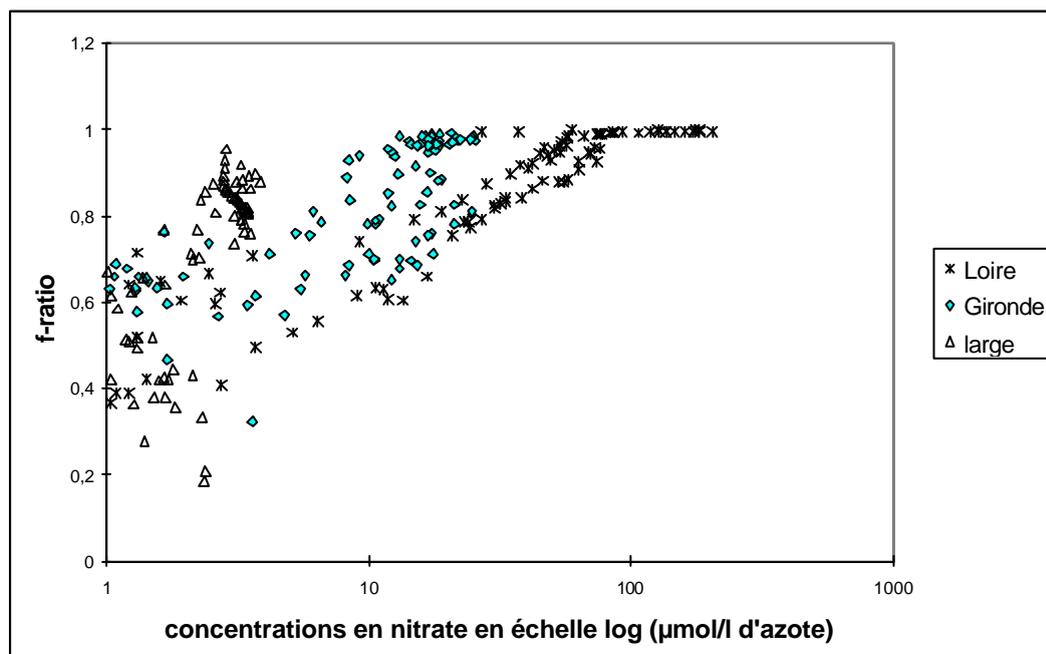


Figure 3-126 : Relation entre le f -ratio et les concentrations en nitrate en Loire (zone 1), en Gironde (zone 3) et au large (zone 4), en surface (pour les zones : cf. paragraphe III-2-2).

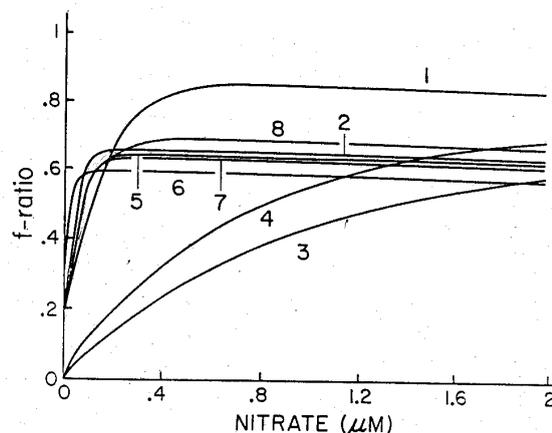


Figure 3-127 : Relation entre le f-ratio et les concentrations en nitrate générés par la fonction exponentielle : $f=f_{\max}(1-e^{-(m\text{NO}_3/f_{\max})})$, Harrison *et al.* (1987) à partir de mesures de terrain issues de huit zones côtières distinctes.

La pente de la relation exponentielle est plus forte en Gironde qu'en Loire ; ceci montre que pour des concentrations en nitrate inférieures à 20 $\mu\text{mol/l}$, la part relative de la production nouvelle dans la production primaire est plus importante en Gironde qu'en Loire. Ce résultat peut s'expliquer par des concentrations en ammonium plus faibles en Gironde qu'en Loire et donc une production régénérée moins forte en Gironde. C'est pour le point le plus au large que cette pente est la plus importante.

Les pentes peuvent donc illustrer la disponibilité en ammonium dans le milieu. Harrison *et al.* (1987) ont ainsi montré qu'en zone côtière, la pente diminue lorsque les concentrations en ammonium augmentent. L'ammonium joue un rôle important sur le rapport f car il a un effet inhibiteur sur la consommation du nitrate (Elskens *et al.*, 1999). C'est dans les zones côtières de faibles profondeurs que les teneurs en ammonium sont les plus fortes. Cet ammonium provient de la régénération dans le compartiment benthique et deux raisons majeures expliquent les plus fortes concentrations en ammonium en zone côtière :

- le mélange vertical est plus important sur les faibles fonds et l'ammonium régénéré est plus rapidement mis à disposition des couches euphotiques
- les forts niveaux de production primaire au printemps entraînent un stock de matière organique biodégradable plus important, et donc des flux diffusifs plus élevés.

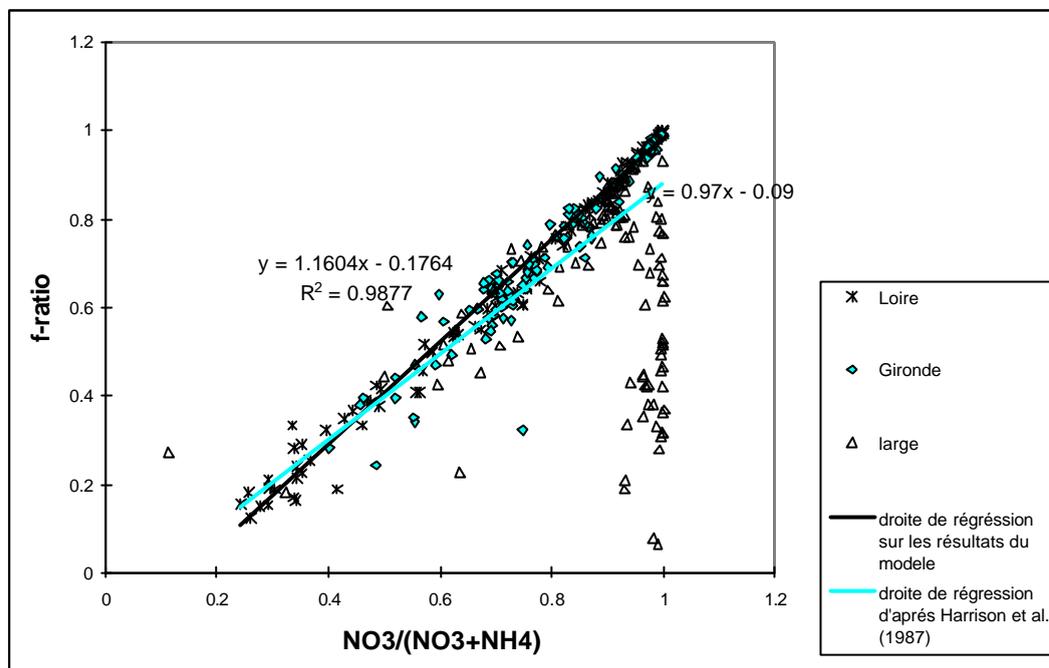


Figure 3-128: Relation entre le f-ratio et le rapport des concentrations en azote $\text{NO}_3/(\text{NO}_3+\text{NH}_4)$.

La préférence du phytoplancton pour le nitrate lorsque celui-ci est en fortes concentrations, se retrouve dans la relation entre le f-ratio et la proportion de nitrate dans l'eau (rapport en azote). Cette relation est linéaire et identique en Loire et en Gironde. Mais au large, la relation est beaucoup plus diffuse. Les points en dehors de la droite de régression peuvent être associés à la présence du dinoflagellé *Gymnodinium* qui prélève préférentiellement l'ammonium, même si celui-ci est en concentration très faible. La part de production relative à cette espèce est beaucoup moins forte dans les embouchures d'estuaires (cf. paragraphe III-2-1) et n'a pas de répercussion sur le calcul du f-ratio.

❖ Illustration du rapport f au niveau du front de Ouessant.

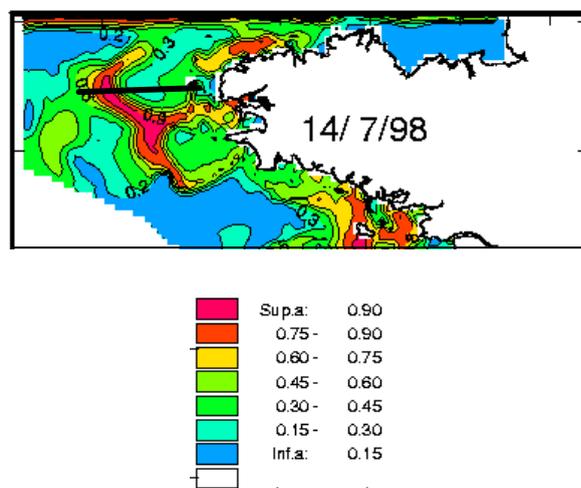


Figure 3-129 Cartographie du rapport f en juillet 1998.

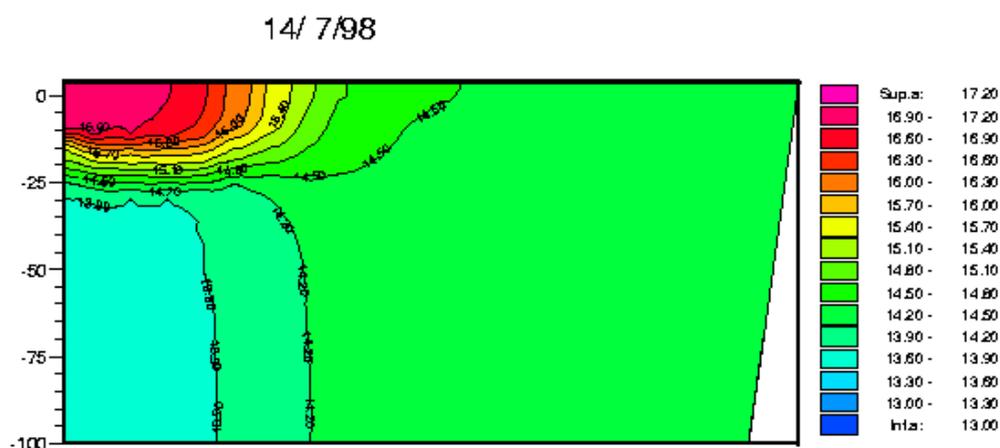


Figure 3-130 : Répartition verticale (cf. transect de la figure 3-129) des températures le 14 juillet 1998.

La carte du mois de juillet montre que la production nouvelle est plus importante au niveau du front de Ouessant. La coupe verticale des températures à la même date (figure 3-130) révèle que cette production nouvelle est localisée en surface au niveau du front thermique.

Les observations satellitales de Le Fèvre *et al.* (1983) et Viollier *et al.* (1987) confirment la présence d'un réseau trophique actif au niveau du front thermique de Ouessant, pouvant entraîner l'apparition de fortes biomasses phytoplanctoniques. Sournia *et al.* (1990) et Morin *et al.* (1985) ont mis en évidence un transfert ascendant de nitrate au niveau du front à mesure

qu'augmente l'amplitude de marée (Sournia *et al.* 1990 ; Morin *et al.*, 1985). Dans le modèle, la production nouvelle au niveau du front est alimentée par la dispersion verticale du nitrate en vives eaux. Dans la partie stratifiée, les courants de marée ne sont pas assez forts pour permettre une remontée de nutriments des couches profondes vers la surface ; mais en bordure du bourrelet froid, les sels nutritifs stockés dans les couches profondes peuvent diffuser dans la zone homogène.

Le transfert ascendant mis en évidence par Morin *et al.* (1985) peut aussi avoir pour origine les mouvements de convergence associés au front de marée (Pingree *et al.*, 1978 ; Yanagi *et al.*, 1995). Cependant à l'échelle du modèle (maille de 25km²), cette mécanique frontale, qui a pour ordre de grandeur le kilomètre, est mal représentée et elle ne peut être responsable de la remontée de nitrate en surface.

4.3 Simulation de scénarios de réduction d'apports en nitrate ligérien et girondin.

L'étude précédente a montré que l'influence de la Gironde est relativement faible par rapport à la Loire mais elle ne peut néanmoins pas être négligée. L'influence de la réduction des apports fluviaux en nitrate, en Loire et en Gironde, sur la production phytoplanctonique a été quantifiée en simulant quatre cas hypothétiques :

- une réduction de 50% des apports en nitrate ligérien
- une réduction de 100% des apports en nitrate ligérien
- une réduction de 50% des apports en nitrate girondin
- et une réduction de 100% des apports en nitrate girondin.

Les résultats des scénarios de réduction en Loire sont suivis sur trois zones, à l'embouchure du fleuve, dans le Mor Bras, au large de la Loire (cf. zone 4, paragraphe III-2-2).

Les résultats des scénarios de réduction en Gironde sont quant à eux visualisés sur deux zones, à l'embouchure du fleuve et au niveau du plateau de Rochebonne.

Les figures suivantes (3-131 à 3-136) résument la variation de paramètres globaux tels que la production totale, les concentrations maximales en phytoplancton et la part relative des dinoflagellés dans la production.

- Influence des apports sur les niveaux de production

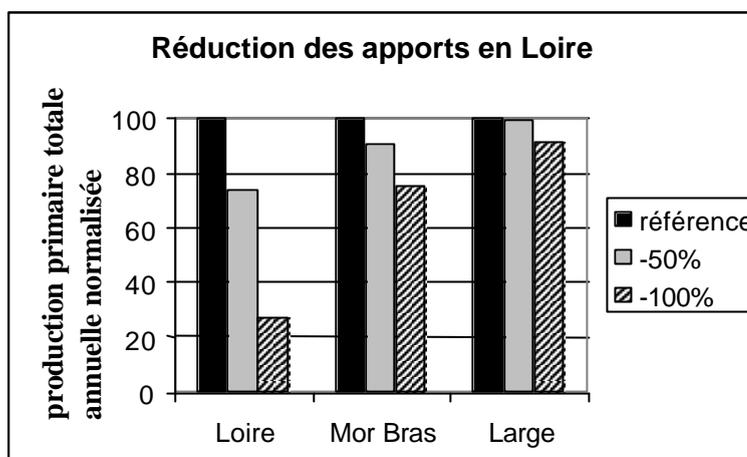


Figure 3-131-a : Effet des réductions des apports en nitrate de la Loire sur le niveau de production primaire relatif à la situation de référence.

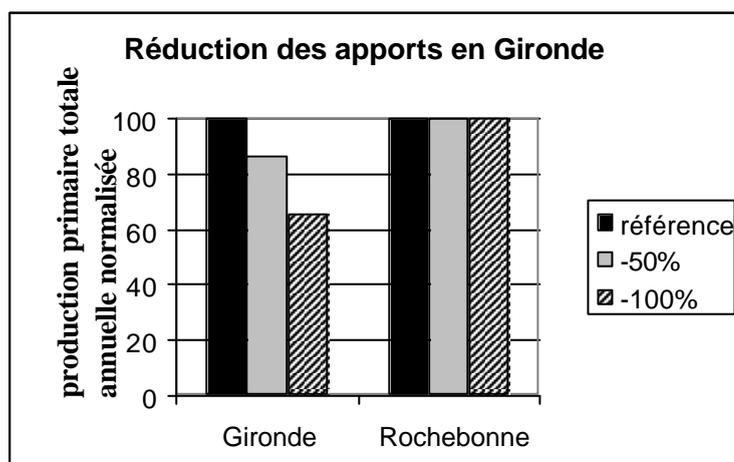


Figure 3-131-b: Effet des réductions des apports en nitrate de la Gironde sur le niveau de production primaire relatif à la situation de référence.

Les productions annuelles au niveau des embouchures d’estuaire sont sensibles à la réduction des apports azotés. La chute des niveaux de production n’est pas fonction linéaire de la réduction des apports. Outre l’effet direct d’un apport sur l’augmentation de la quantité d’azote disponible pour la biomasse algale, cet apport induit une hausse des niveaux de production et dynamise l’écosystème qui devient plus productif. Le passage en Loire d’une réduction de 0 à 50% provoque une chute de 26% de la production, alors que le passage de 50 à 100% de réduction provoque une chute supplémentaire de 47%.

La diminution de la production sous l'effet de la réduction des apports est moins marquée en Gironde. Ce résultat concorde avec ceux obtenus lors du suivi du traceur en azote fluvial : les apports par le large en Gironde constituent une source plus importante de sels nutritifs et contribuent à la majorité de la production. La part de production relative aux apports de la Gironde, sans réduction, n'est que de 16% à l'embouchure du fleuve, contre 50% en Loire.

Le modèle montre aussi que les apports fluviaux de la Loire enrichissent en partie le Mor-Bras. Toutefois la réponse de ce système à une réduction de 50% reste relativement faible (inférieure à 10%).

Les productions phytoplanctoniques au large de la Loire et au niveau du plateau de Rochebonne sont peu sensibles aux apports fluviaux.

- Influence des apports sur les concentrations maximales en chlorophylle

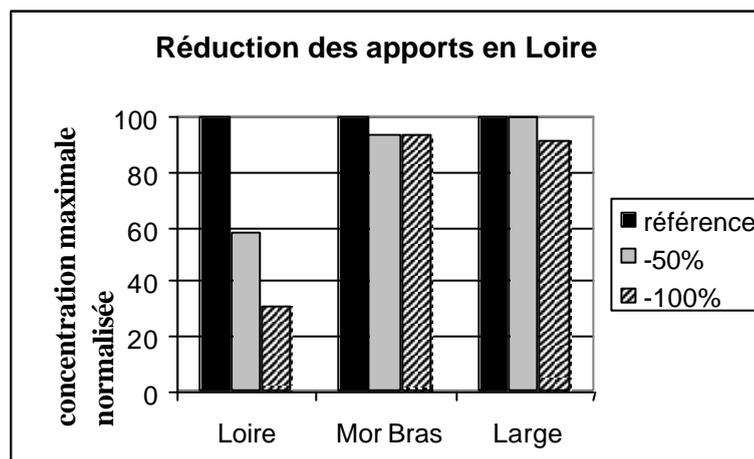


Figure 3-132: Effet des réductions des apports en nitrate de la Loire sur la concentration maximale en chlorophylle.

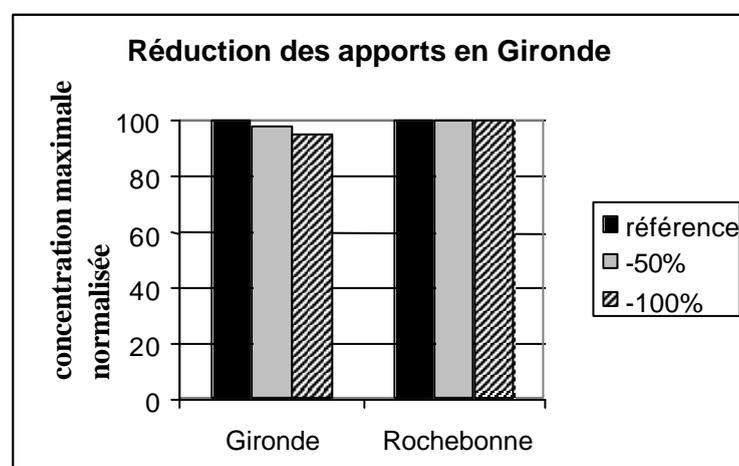


Figure 3-133: Effet des réductions des apports en nitrate de la Gironde sur la concentration maximale en chlorophylle.

En Gironde, les concentrations maximales en chlorophylle *a* sont moins sensibles aux réductions que la production totale. Le comportement en Loire est inverse, les concentrations maximales subissent une baisse de 43% pour une réduction de 50% des apports en nitrate alors que la production annuelle ne chute que de 26%.

Le maximum de chlorophylle en Loire est obtenu durant la période de production printanière, il est donc directement affecté par une chute des apports hivernaux et printaniers en nitrate fluvial. En Gironde, ce maximum est moins important qu'en Loire et se situe au début du mois de juillet, en début de période d'étiage. C'est à cette époque que l'influence des apports du large devient prépondérante, le maximum est donc peu affecté par la chute des apports fluviaux. L'étude des f-ratio en Loire et en Gironde (paragraphe précédent) avait déjà souligné le comportement différent des deux systèmes en été. La part de production régénérée en Gironde était apparue moins importante qu'en Loire.

- Influence des apports sur la part relative des dinoflagellés

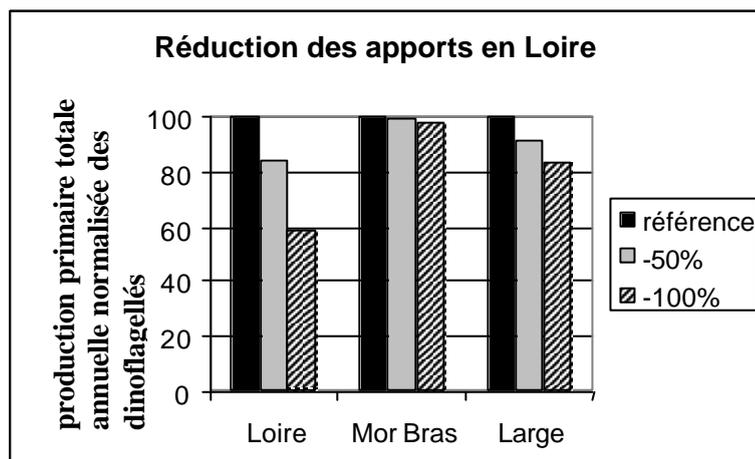


Figure 3-134: Effet des réductions des apports en nitrate de la Loire sur la production des dinoflagellés.

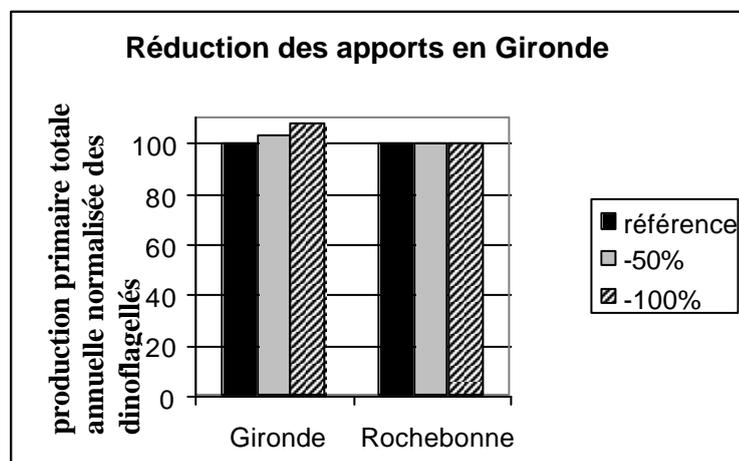


Figure 3-135: Effet des réductions des apports en nitrate de la Gironde sur la production des dinoflagellés.

Comme pour les concentrations maximales en chlorophylle *a*, les productions en dinoflagellés dans le Mor-Bras, au large de la Loire, en Gironde et au niveau de Rochebonne sont peu sensibles aux réductions en azote. Selon le modèle, seule la réduction des apports de la Loire montre une diminution significative des productions en dinoflagellés.

Le résultat en Gironde est surprenant, la production des dinoflagellés semble légèrement favorisée par la réduction des apports. La figure 3-136 montre qu'en Gironde, *Gymnodinium mikimotoi* représente la quasi-totalité des dinoflagellés dans le milieu. Cette espèce qui est capable de se maintenir en subsurface au niveau d'une nutricline est peu influencée par les apports fluviaux. La compétition entre les espèces tourne à l'avantage de *Gymnodinium* quand le milieu devient limitant en azote. Le développement de cette espèce se fait au détriment des diatomées.

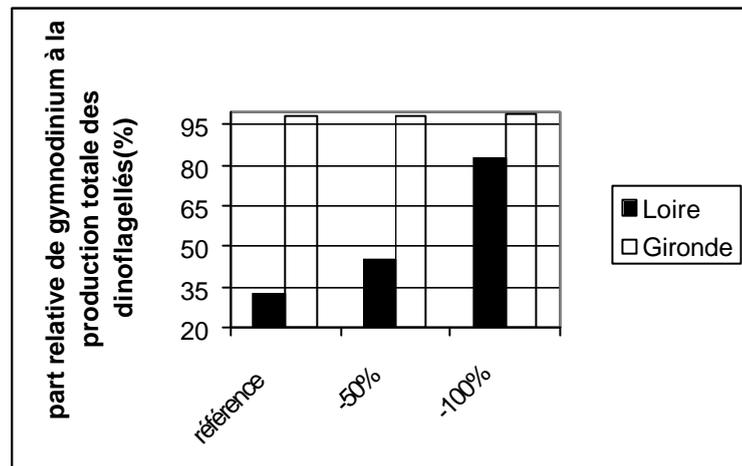


Figure 3-136 : Evolution de la part relative de *Gymnodinium* sur la production totale des dinoflagellés en fonction de la réduction des apports.

5. Analyse de sensibilité du modèle à quelques paramètres : les limites du modèle.

Afin de mieux connaître les limites du modèle, premier de ce type à avoir été développé sur la zone, il est nécessaire de réaliser une étude de sensibilité sur les paramètres. Une analyse sur l'ensemble des paramètres et des variables forçantes est très longue à réaliser et coûteuse en temps de calcul ; nous avons donc décidé de cibler l'analyse de sensibilité d'une part sur les paramètres ayant une influence significative sur les processus de reminéralisation du matériel détritique benthique qui jouent un rôle important en zone côtière, et d'autre part sur les

vitesses de chute qui sont responsables de l'exportation plus ou moins rapide du matériel organique vers le fond, et donc de l'appauvrissement des couches de surface.

Les paramètres testés ont été modifiés de +50% et -50% sur l'année 1998. L'impact de chaque variation est estimé au travers d'un coefficient de sensibilité (IS) calculé dans les quatre zones décrites dans le paragraphe II-2-3, en surface et au fond, sur les variables directement soumises à l'influence du paramètre en moyennant l'ensemble des écarts relatifs entre les valeurs nominales et les nouvelles valeurs sur l'année :

$$IS = \frac{1}{n} \times \sum_{i=1}^n \frac{|X_i - X_i^{ref}|}{X_i^{ref}}$$

Avec X_i la nouvelle valeur de la variable, X_i^{ref} sa valeur dans la simulation de référence, et n le nombre de jours simulés. Pour les résultats sur les variables d'état, IS est simplement calculé en une maille au centre de chaque zone. Pour la production primaire le calcul de IS porte sur la production de l'ensemble de la zone, cumulée de la surface jusqu'au fond, et intégrée sur l'année.

Il est également important de cerner l'influence des conditions aux limites qui ont été choisies de façon arbitraire à cause du manque de connaissance non seulement sur l'écosystème au delà du plateau, mais aussi du rôle du talus et des ondes internes dans les échange entre le large et le plateau.

5.1. Influence des vitesses de chute.

5.1.1. Influence d'une variation de plus ou moins 50% de la vitesse de chute du phytoplancton

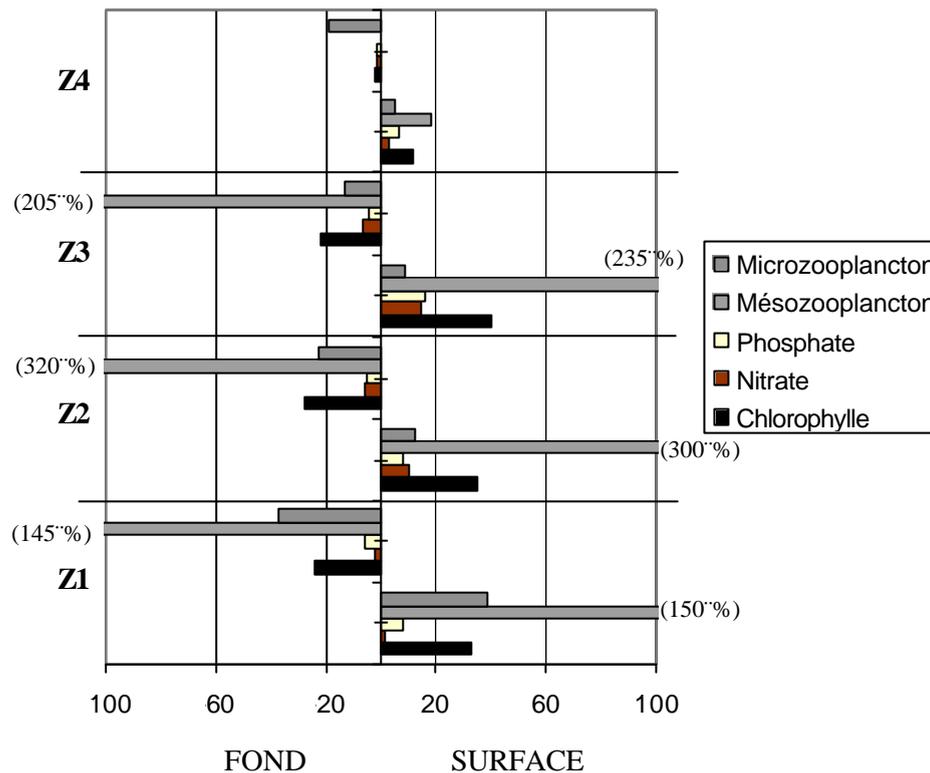


Figure 3-137 : Valeur du coefficient de sensibilité (en pourcentage).

Le mésozooplancton se distingue par sa forte réponse aux variations de la vitesse de chute du phytoplancton. Sa sensibilité face à ce paramètre est supérieure à celle du phytoplancton qui est pourtant plus directement concerné. L'augmentation des vitesses de chute diminue la quantité de chlorophylle dans la colonne d'eau et provoque une chute drastique du zooplancton ; cet effet résulte probablement de la présence d'un seuil dans le coefficient de broutage du mésozooplancton et de la formulation exponentielle du processus de croissance.

Une analyse sur l'ensemble des paramètres permettrait d'identifier la part relative des principaux processus contrôlant l'évolution de la variable mésozooplancton et donc de préciser les mesures ou les expériences indispensables à l'amélioration du modèle. Actuellement, cette variable, qui n'est contrôlée par aucune niveau trophique supérieur, est mal représentée.

La zone du large est la moins sensible à la vitesse de chute des diatomées. Les trois zones côtières, quant à elles, montrent des réponses en chlorophylle similaires, proches de 30% de variation. La répercussion sur les sels nutritifs est plus modérée et découle des modifications des niveaux de production primaire avec les vitesses de chute.

5.1.2. Influence d'une variation de plus ou moins 50% de la vitesse de chute du matériel détritique.

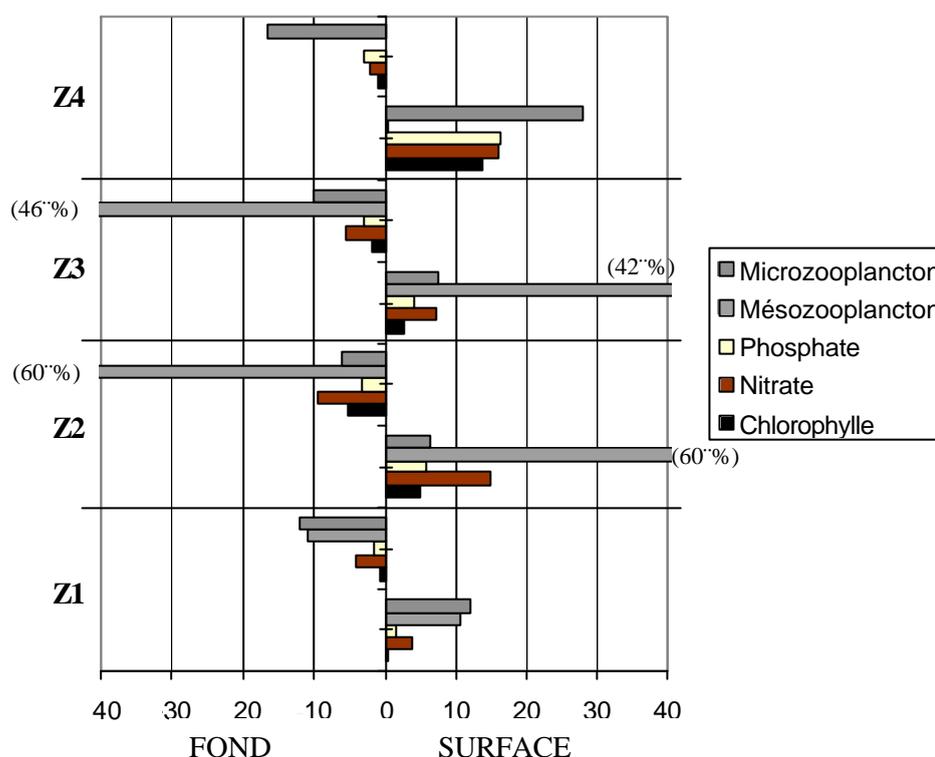


Figure 3-138 : Valeur du coefficient de sensibilité (en pourcentage).

Le test souligne la forte sensibilité du mésozooplancton aux vitesses de chute du matériel détritique. A l'opposé du test précédent, la zone du large est la plus sensible car elle présente une stratification thermique importante dès la fin du printemps et son niveau de production dépend de la quantité de matière reminéralisée dans la couche euphotique durant le bloom printanier ; plus la vitesse de chute augmente plus cette quantité est faible et plus la couche de surface est rapidement appauvrie. Les zones côtières moins profondes sont moins sensibles à

ce phénomène car le matériel détritique stocké dans le sédiment est plus facilement remis à disposition par la reminéralisation.

5.2. Influence des taux de reminéralisation dans le compartiment benthique.

5.2.1. Influence d'une variation de plus ou moins 50% du taux de reminéralisation de l'azote détritique benthique

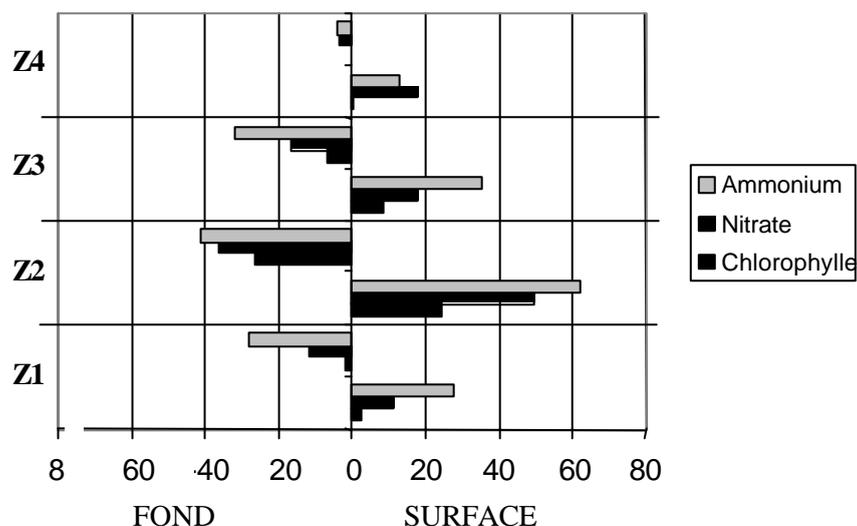


Figure 3-139 : Valeur du coefficient de sensibilité (en pourcentage).

L'impact maximum d'une variation de ce paramètre concerne les concentrations en ammonium et en nitrate, car il intervient directement sur leurs évolutions. Mis à part dans la zone 2, (Mor Bras) ce paramètre a très peu d'influence sur les concentrations en chlorophylle. C'est au large, en zone profonde (zone 4) que ce paramètre a le moins d'influence.

La plus forte sensibilité du Mor Bras au taux de reminéralisation de l'azote benthique peut s'expliquer par l'influence moins importante des apports fluviaux, comparativement aux zones Loire et Gironde. L'intégralité de l'azote d'origine fluviale est consommé durant le bloom printanier et aucun nouvel apport ne vient enrichir la zone par la suite ; la production primaire se poursuit donc en été grâce à la reminéralisation du matériel détritique issu du bloom printanier.

5.2.2. Influence d'une variation de plus ou moins 50% du taux de reminéralisation de phosphore détritique benthique

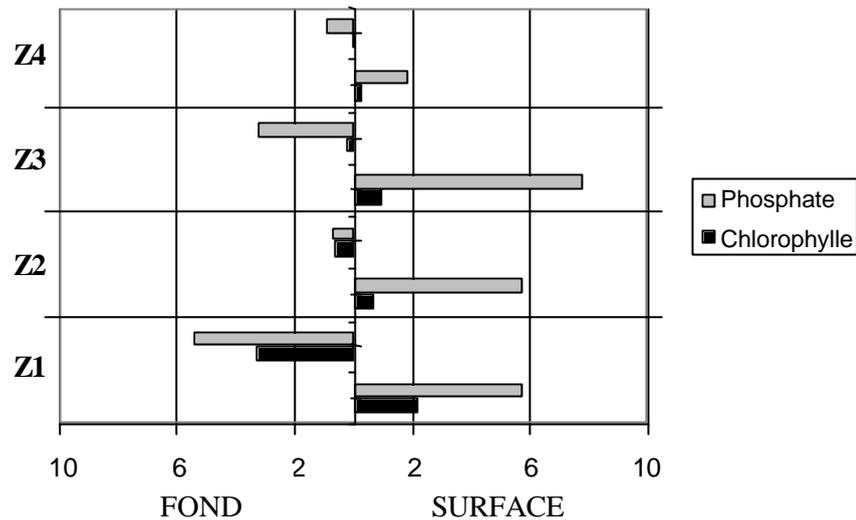


Figure 3-140 : Valeur du coefficient de sensibilité (en pourcentage).

Le taux de reminéralisation du phosphore benthique a moins d'impact sur la chlorophylle que le taux de reminéralisation de l'azote benthique. En effet, le rôle de la reminéralisation est dominant en période estivale mais, à cette époque, le modèle montre une limitation par l'azote plus importante que celle par le phosphore.

Bilan :

La paramétrisation des vitesses de chute est la seule, parmi les quatre paramètres testés, à avoir un effet sensible sur les concentrations en chlorophylle (excepté dans le Mor Bras où le taux de reminéralisation de l'azote benthique entraîne une variation de la chlorophylle supérieure à 20%). Par ailleurs cette analyse fait ressortir l'extrême sensibilité du zooplancton aux vitesses de chute, qui peut résulter d'une formulation trop frustrée des processus afférents à ce compartiment planctonique.

En ce qui concerne la production primaire (cf. figure 3-141), l'impact des fluctuations de plus ou moins 50% des paramètres de reminéralisation est relativement faible car la majorité de cette production a lieu au printemps.

Cette analyse illustre toutefois l'importance de la prise en compte du relargage de sels nutritifs par le compartiment benthique dans le Mor Bras, et de la vitesse de chute du matériel détritique au large.

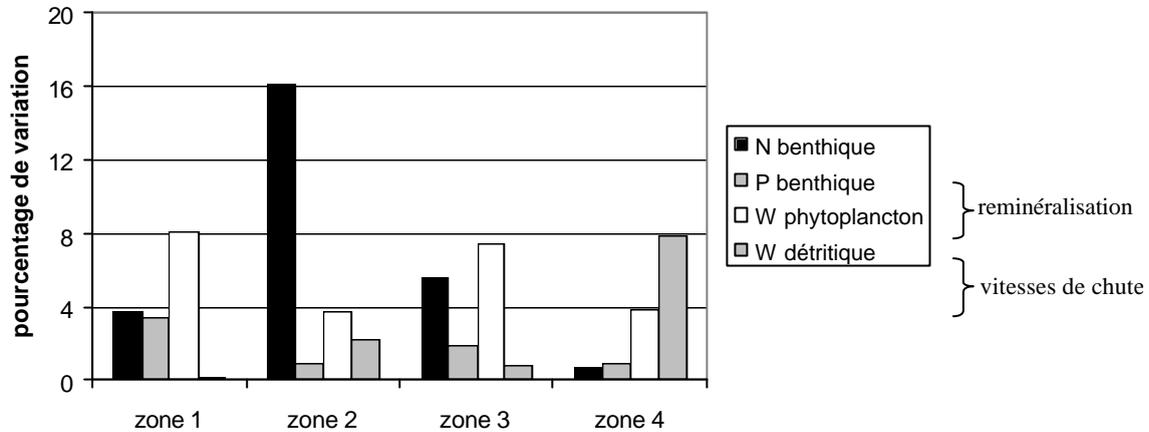


Figure 3-141 : Impact sur le production primaire de la paramétrisation des vitesses de chute et de reminéralisation.

Seule une analyse de sensibilité faisant varier l'ensemble des paramètres, et suivant une gamme de variation plus grande, permettrait d'affiner notre connaissance complète du modèle. Les temps de calcul importants dans le cas de notre modèle ne nous ont pas permis de réaliser une telle étude durant ce travail ; elle devra être envisagée lors de travaux ultérieurs car l'amélioration du modèle ne peut pas se faire sans une connaissance plus approfondie de l'influence des différents processus sur le modèle.

5.3. Influence des conditions à la limite ouest du modèle.

L'importance de l'approximation réalisée en ne décrivant pas explicitement les échanges au niveau du talus a été évaluée en calculant la propagation d'un traceur passif lâché à la frontière ouest du plateau, et emporté par les courants de marée et les courants induits par les vents.

Pour ce faire, on impose de façon constante, à la frontière ouest, une concentration homogène sur la verticale, égale à 10 (unité arbitraire). Ce traceur est par ailleurs initialisé à 0 sur l'ensemble de la zone et en limite fluviale. Le suivi de l'incursion de ce traceur sur le plateau permet de donner une idée de l'importance de cette condition limite une fois pris en compte les processus de dispersion et de dilution.

Un seuil fixé à $1/10^{\text{ième}}$ de la concentration initiale du traceur a été retenu et nous avons déterminé le laps de temps nécessaire (en jours) pour que chaque zone définie dans le paragraphe III-2-2 atteigne ce seuil.

	Zone 1 (Mor Bras)	Zone 2 (Loire)	Zone 3 (Gironde)	Zone 4 (large)	Zone 5 (large Iroise)
Surface	190	220	200	195	60
Fond	180	215	170	270	50

La zone 5 située en mer d'Iroise subit une influence assez rapide des eaux du large, car il faut moins de 2 mois pour que la concentration du traceur en un point situé derrière la zone de Ouessant atteigne le seuil. La condition limite retenue dans le modèle (cf. paragraphe II-2-5) provoque une dilution dans cette zone et les résultats qui y sont obtenus seront donc très largement sous-estimés par rapport à la réalité. Les autres zones montrent des résultats du même ordre de grandeur, soit plus de 6 mois pour que le traceur dépasse le dixième de la concentration imposée en limite.

Si nous considérons que notre condition limite est faussée par les échanges au niveau du talus, sous l'effet des ondes internes, les sels nutritifs remis à disposition et susceptibles de pénétrer à la frontière, seront consommés durant ce laps de temps. Par ailleurs, la proximité de la limite fluviale, pour les zones 1, 2 et 3, est beaucoup plus proche, donc plus influente au niveau des concentrations en sels nutritifs que la limite ouest. Ceci montre qu'il y a peu de risque que les résultats obtenus dans ces zones soient significativement perturbés par la condition limite au large. De plus ce test provoque des phénomènes de diffusion élevés, par rapport à une répartition réaliste des sels nutritifs, du fait de l'écart important entre la condition limite et la valeur nulle imposée sur l'ensemble de la zone.

Bilan :

Le test réalisé avec le traceur passif montre que les eaux situées à l'ouest de la Bretagne sont fortement influencées par les eaux océaniques mais que, par contre, la zone côtière est bien individualisée. Ce résultat est appuyé par les travaux de Hénaff (1973) qui avait mis en évidence la séparation des eaux de part et d'autre du $47^{\text{ième}}$ parallèle (ligne partant de la pointe de Penmarc'h et dirigée perpendiculairement à l'isobathe 200 mètres), et ce grâce au mouvement anticyclonique situé au dessus du bourrelet froid qui dévie les eaux océaniques vers le nord-ouest, parallèlement à l'isobathe 200 mètres.

CONCLUSION GENERALE

L'environnement physique, chimique et biologique présente une grande variabilité sur le plateau continental atlantique français où les panaches fluviaux exercent une forte contrainte environnementale. Afin de mieux comprendre les mécanismes qui contrôlent cette variabilité, un modèle tridimensionnel prenant en compte les processus hydrodynamiques et les processus chimiques et biologiques au sein de la colonne d'eau a été développé. Grâce au couplage avec le modèle hydrodynamique 3D qui simule de façon réaliste l'extension des dessalures générées par la Vilaine, la Loire et la Gironde, le modèle biologique a permis d'appréhender le rôle sur la production primaire des apports fluviaux, évalués grâce à des chroniques mesurées de débits et de concentrations en nutriments. Ce travail a en outre pu bénéficier d'un jeu de données varié pour la validation avec :

- les mesures des réseaux de surveillance REPHY et RNO (suivi temporel)
- la mise en place de quatre campagnes couvrant l'ensemble du plateau continental
- la contribution originale de l'imagerie satellitaire.

Il a abouti à la mise en place d'un outil numérique prenant en compte les principales caractéristiques des zones côtières (profondeur faible, hydrodynamique complexe, apports importants d'éléments nutritifs).

Les résultats de ce travail confirment donc l'intérêt du couplage entre les modèles physiques et biologiques.

❖ Caractéristiques majeures du cycle saisonnier des nutriments :

Les données acquises au cours des quatre campagnes Bio-Modycot ont été essentielles pour la validation du modèle et pour l'obtention d'une vision synoptique des conditions chimiques et biologiques du plateau continental atlantique français, étant donné qu'aucun travail de cette ampleur n'avait jamais encore été entrepris sur cette région. Trois de ces campagnes ont été réalisées la même année, ce qui a permis d'observer une continuité dans les événements. En complétant les travaux précédemment menés en Gironde et en Vilaine, cette étude montre que les panaches sont à l'origine d'un enrichissement nutritif important en zone côtière (notamment en nitrate) et qu'au printemps la production est déjà limitée en silice et en phosphore. La limitation en phosphore est surtout forte en zone côtière et survient dès la fin de l'hiver devant l'estuaire de la Gironde. Du fait des apports élevés en azote par les fleuves, le stock hivernal de nitrate n'est épuisé qu'en fin d'été, sa consommation se prolongeant au printemps malgré la limitation précoce par le phosphore. Il semble donc que des processus

importants de régénération du phosphate permettent l'épuisement complet du stock de nitrate ; ces concentrations en phosphate restent faibles et relativement constantes durant l'été. A l'inverse, les concentrations en silice montrent une augmentation nette durant l'été, témoignant également de l'importance des processus de régénération dans le compartiment benthique.

❖ Validité du modèle :

Le modèle parvient à reproduire les cycles saisonniers des trois sels nutritifs dont l'évolution est dominée par les apports fluviaux en période hivernale, par la consommation phytoplanctonique au printemps et par les processus de régénération en été. Les résultats obtenus par le modèle restent cohérents avec les résultats des campagnes de mesures. Le modèle souligne le rôle limitant de la silice et du phosphate dans le bloom printanier à diatomées.

Néanmoins, la schématisation trop simpliste des processus de reminéralisation dans la colonne d'eau et au sein du compartiment benthique induit quelques dysfonctionnements, notamment dans le cycle du phosphore. Les concentrations estivales en phosphate et en silicate sont surestimées, surtout dans la partie sud de la zone. Nous reviendrons dans le dernier paragraphe de cette conclusion sur les possibilités d'amélioration du cycle du phosphore.

Le modèle reproduit également les traits spatio-temporels majeurs de la production phytoplanctonique en respectant les ordres de grandeurs des observations *in situ*. Sa conception actuelle, utilisant la biomasse globale des grands groupes phytoplanctoniques, ne permet cependant pas de reproduire les variations rapides des concentrations en chlorophylle, souvent liées à des blooms monospécifiques à diatomées ou à dinoflagellés, ni les blooms hivernaux observés en Gironde, dans les eaux à salinités intermédiaires, entre les eaux turbides du panache (salinité < 33) et les eaux océaniques (salinité > 35). Ces blooms précoces ($2-3 \text{ mg.m}^{-3} \text{ chl } a$) épuisent le phosphate plus rapidement que dans le modèle. Ce décalage de 2 à 3 semaines dans le modèle est probablement lié à la limitation par la lumière dont les deux causes majeures sont : (1) la paramétrisation globale utilisée actuellement n'est pas appropriée à certaines espèces hivernales de ce secteur ; (2) et

l'existence de fenêtres anticycloniques certains hivers ne sont pas reproduites dans le cycle annuel moyen d'éclairement tel qu'il est pris en compte actuellement.

❖ La production phytoplanctonique sur la façade atlantique française :

Le plateau continental atlantique français est principalement soumis au cycle saisonnier classique des zones tempérées dont les deux principaux forçages sont l'éclairement solaire et le vent. La stratification de la colonne d'eau et l'énergie lumineuse sont les deux principaux facteurs qui conditionnent le début du bloom. Mais une des principales caractéristiques de cette façade atlantique est la présence de panaches fluviaux (Vilaine, Loire, Gironde) qui apportent des eaux dessalées riches en nutriments.

Le couplage avec le modèle physique 3D a donc permis de reproduire l'hétérogénéité spatio-temporelle de la production phytoplanctonique avec :

- la zone côtière où l'influence des fleuves prolonge le bloom printanier : à chaque nouvel apport correspond un nouveau pic de chlorophylle. Les niveaux de production primaire atteints classiquement dans les zones eutrophisées sont supérieurs à $200 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$; sur la façade atlantique française, ces fortes valeurs de production restent confinées dans les estuaires.
- les eaux centrales du plateau qui montrent un décalage de deux mois par rapport au démarrage des blooms dans les zones de fronts halins. Ces eaux peuvent être ponctuellement soumises aux apports fluviaux qui y soutiennent alors une production plus importante. Les panaches, et notamment le panache de la Loire, ont la particularité de s'étendre très largement sur le plateau ; cette extension géographique est conditionnée par les débits et par le vent. Ainsi selon les conditions météorologiques, les apports ligériens en nitrate de l'année peuvent être responsable de plus de 20% de la production phytoplanctonique dans les eaux centrales du plateau. Les apports girondins de nitrate sont, quant à eux, nettement moins importants que ceux de la Loire et leur rôle reste extrêmement limité au delà de l'embouchure de la Gironde.
- les structures hydrologiques localement favorables à la production phytoplanctonique, tels que les upwellings, les fronts et les hauts fonds (plateau de Rochebonne).

❖ Modélisation des blooms estivaux à *Gymnodinium mikimotoi*

Un modèle spécifique de *Gymnodinium mikimotoi* a été inséré dans un modèle global de biomasse afin de préciser le rôle des processus physiques et biologiques dans le contrôle des distributions spatiales de *Gymnodinium*. Ce modèle prend en compte l'influence de la turbulence sur le taux de mortalité, la capacité d'adaptation de cette espèce aux différentes conditions d'éclairements, et son aptitude à se maintenir dans des milieux relativement pauvres en éléments nutritifs.

Cette approche originale de l'étude des blooms de *Gymnodinium* a permis d'identifier le rôle des processus physiques et chimiques dans le contrôle des distributions verticales et horizontales. L'effet de la température sur le taux de croissance est prépondérant sur le déclenchement du bloom. Le taux de mortalité contrôle par la suite la distribution verticale et spatiale des efflorescences, qui restent très faibles aux large à cause des niveaux trop bas en sels nutritifs. *Gymnodinium* est également avantagé par rapport aux pico-nanophytoplancton par l'absence de broutage.

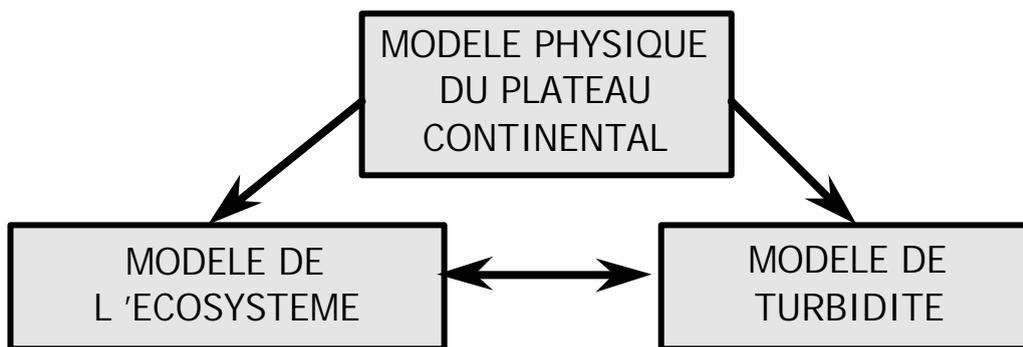
Ce modèle simple a également permis de reproduire, dans cinq années sur six, les fluctuations interannuelles et la formulation de la mortalité en fonction de la turbulence a permis de reproduire la formation des blooms en sub-surface, sans faire l'hypothèse d'un tropisme particulier souvent difficile à identifier. Les résultats du modèle sont conformes à l'hypothèse émise par le Corre et l'Helguen (1993) soulignant l'importance des vents et des processus de régénération, dans le compartiment benthique côtier et dans la colonne d'eau, dans le développement de cette espèce. Ce travail nécessite donc d'être complété par des simulations fondées sur différents scénarios de vents et une quantification des flux à l'interface eau-sédiment lors des périodes de bloom, afin de mieux cerner le rôle de chacun de ces processus.

❖ Améliorations envisageables du modèle :

- La turbidité

Afin de mieux prévoir la répartition des particules biogéniques et lithogéniques, le modèle devrait être complété par un sous-modèle prenant en compte le compartiment sédimentaire et intégrant les apports par les fleuves, la production de matière biogénique et la gestion d'un stock particulière au niveau de la couche de fond. Dans l'état actuel du modèle, les apports de matières en suspension par la Vilaine, la Loire et la Gironde ne sont pris en compte qu'au

travers d'une classe de particules très fines ; la distribution de ces particules apportées par les fleuves est ainsi décrite très schématiquement, d'autant plus que la remise en suspension n'est pas prise en compte. Or, après avoir été advectées et dispersées, ces matières en suspension se déposent sur le fond et elles subissent au sein du sédiment des processus de consolidation et d'érosion. Cette érosion, provoquée non seulement par les courants de marée mais surtout par la houle, est d'autant plus forte que l'on se situe en milieu côtier peu profond. La prise en compte de l'érosion permettrait d'améliorer l'estimation de la production primaire dans les zones très côtières, car la remise en suspension des particules contribue à une augmentation de la turbidité, et limite ainsi la disponibilité en énergie lumineuse nécessaire à la photosynthèse. Un couplage avec un modèle de transport sédimentaire constituerait ainsi une amélioration majeure du modèle actuel, et permettrait de simuler de façon plus réaliste la turbidité de l'eau en intégrant les apports terrigènes, les phénomènes de remise en suspension (par les courants et par la houle) et la production de particules biogéniques par le phytoplancton.



Prise en compte de la distribution des MES
Meilleure gestion des échanges entre le
sédiment et la colonne d'eau

Schéma du couplage avec un modèle de gestion du fond sédimentaire.

- Les flux solaires

Comme cela a été souligné précédemment, la prise en compte des flux solaires issus de données météorologiques réelles constituerait une amélioration sensible du modèle. Etant

donné l'étendue de la zone d'étude et les variations de la couverture nuageuse du nord au sud, les données moyennes issues d'un seul sémaphore ne sont pas représentatives de tout le plateau atlantique. Il faudrait donc utiliser les données issues du modèle Arpège de Météo France, sachant qu'actuellement seules cinq années sont disponibles.

- Le cycle du phosphore

Le phosphore jouant un rôle important dans le contrôle des biomasses algales, la description du cycle de cet élément doit être affinée, en particulier pour mieux prendre en compte les processus de régénération dans la colonne d'eau et dans le sédiment. L'amélioration de la modélisation du cycle du phosphore passe par deux étapes : (1) une meilleure formalisation de la boucle microbienne, et (2) une amélioration de la prise en compte du sédiment. Le cycle du phosphore présente en effet, par rapport au cycle de l'azote, une phase sédimentaire et particulière dont le rôle est plus important. Dans le sédiment, le phosphore se répartit sous différentes formes, entre les phases liquides et solides, qui conditionnent sa biodisponibilité. La composition des sédiments influence également les processus d'échange car selon leur nature granulométrique, les sédiments ne retiennent pas le phosphore de la même façon. L'amélioration du cycle du phosphore demande donc de meilleures connaissances sur les ensembles sédimentaires du Golfe de Gascogne, et sur les flux à l'interface eau-sédiment, au sein de ces différentes structures.

- Les zooms en zones côtières

Le modèle de circulation générale utilisé ne permet pas de reproduire toutes les caractéristiques de la circulation côtière, en particulier les tourbillons de petite taille induits par l'interaction entre la marée, la bathymétrie et le trait de côte. Le maillage actuel lisse les structures relatives à l'existence de forts gradients horizontaux et à la géométrie complexe des zones côtières (îles, baies, ...). Or, ces structures tourbillonnaires peuvent créer des zones de confinement qui ne sont pas sans incidence sur la biologie du plancton. Il serait donc intéressant de développer un modèle avec une résolution plus fine, qui s'emboîte dans le modèle global actuel, et qui permette de détailler les simulations sur certains secteurs côtiers.

ANNEXES

ANNEXE I

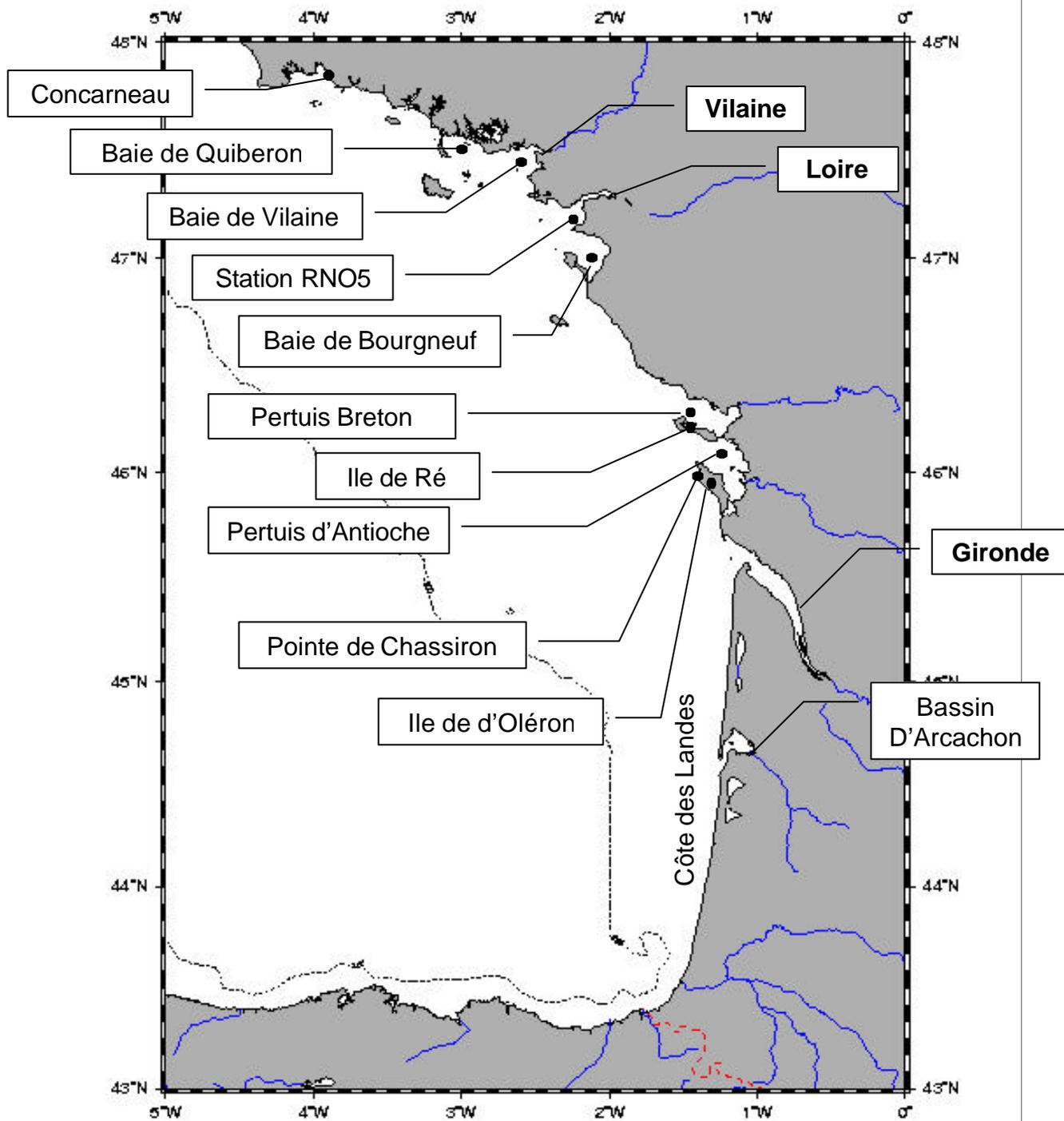


Figure I : Carte de la façade atlantique française

PROJET BIO-MODYCOT

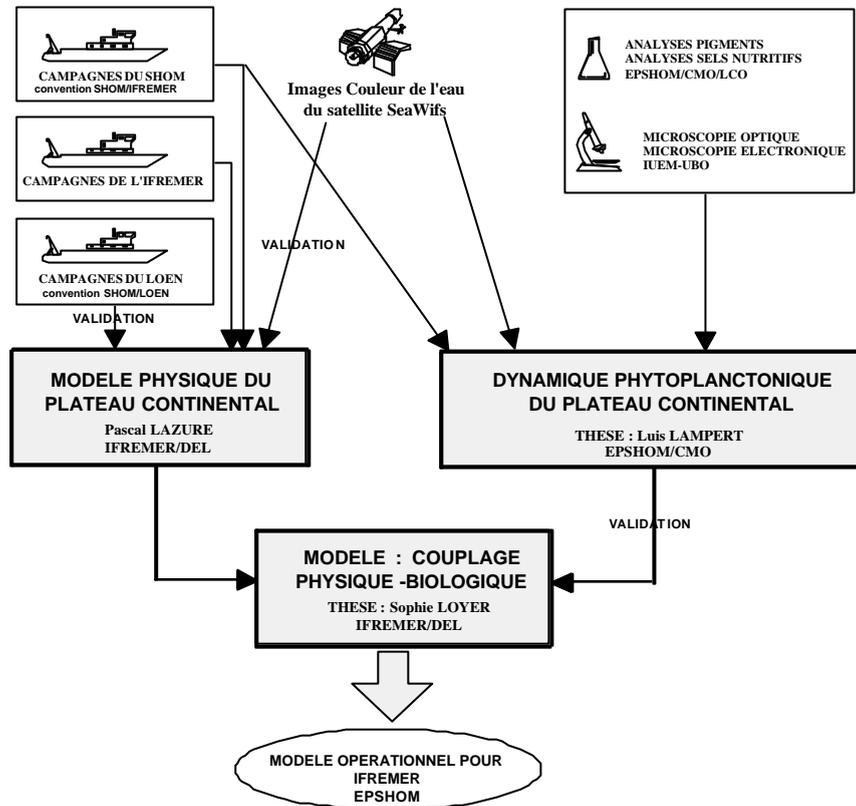


Figure II : Schéma de fonctionnement du Projet Modycot / Bio-Modycot tel qu'il a été défini dans la convention SHOM/IFREMER.

ANNEXE II
SYNTHESE DES CAMPAGNES BIO_MODYCOT

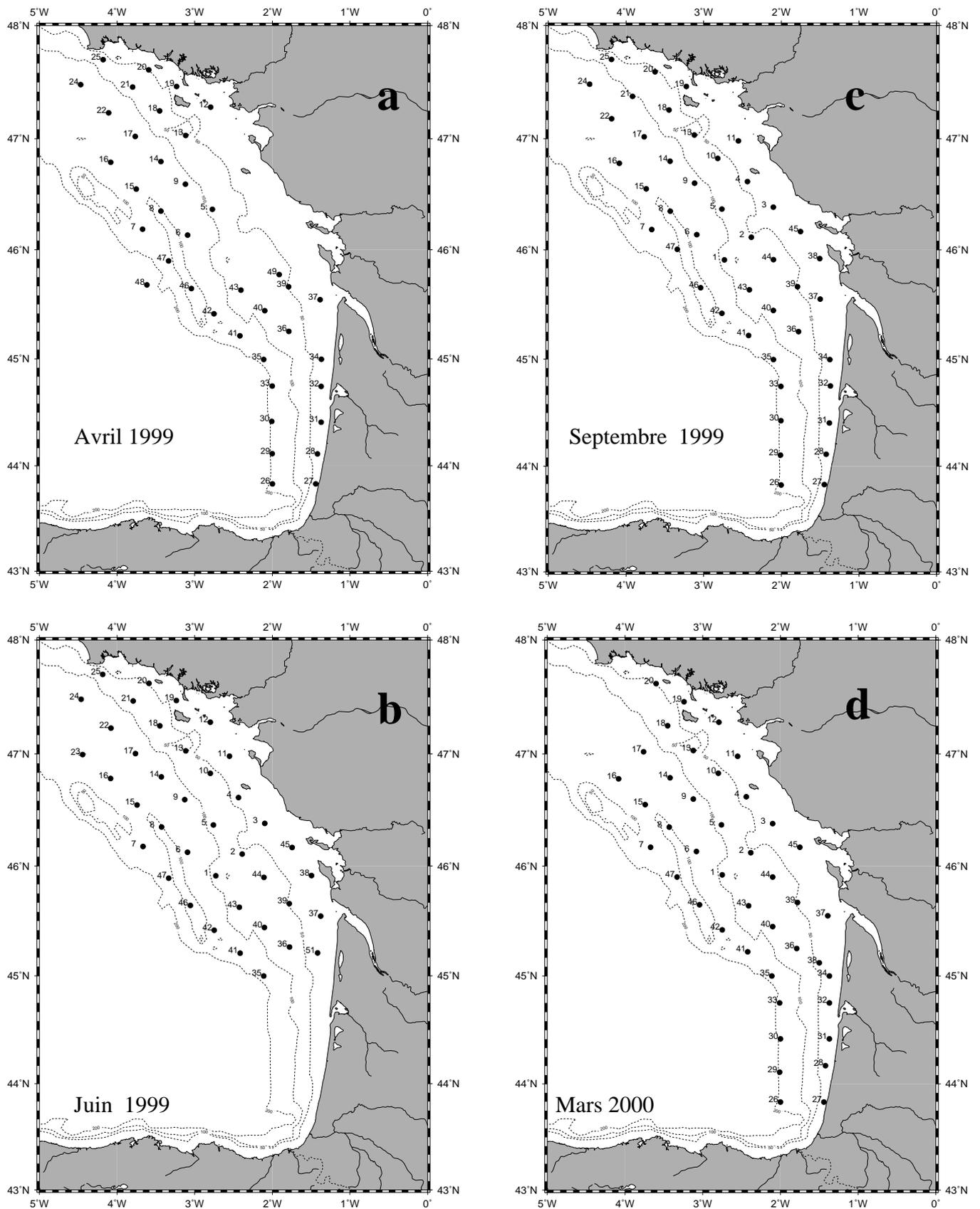


Figure III : Stations échantillonnées lors des campagnes Bio-Modycot. a) Bio-Modycot 99.1 ; b) Bio-Modycot 99.2 ; c) Bio-Modycot 99.3 ; d) Bio-Modycot 00.1.

ANNEXE II
SYNTHESE DES CAMPAGNES BIO_MODYCOT

MESURES	99.1	99.2	99.3	2000
Dates de campagnes	7 au 13 avril	7 au 15 juin	7 au 14 septembre	1 au 6 mars
N° de stations avec CTD	35	38	46	41
Transmissiomètre	X	X	X	X
Fluorimètre	X	X	X	X
Quantamètre	X	X	X	ND
Nombre de Bouées dérivantes	3	3	3	3
NH ₄ ⁺	IFR	IFR	IFR	LCO
NO ₃ ⁻ + NO ₂ ⁻	IFR	IFR	IFR	LCO
PO ₄ ⁻	IFR	IFR	IFR	LCO
Si(OH) ₄	LCO	LCO	LCO	LCO
Comptages microscopiques	X	X	X	ND
HPLC	LCO	LCO	LCO	LCO
Filtrations fractionnées	ND	LCO	LCO	ND
cytométrie de flux	Roscoff	ND	ND	ND
Turbidité néphélométrique	X	X	X	X
M.E.S.	ND	ND	ND	IFR
Radiomètre	IFR	IFR	ND	ND

ND : Pas de données ; X : mesures réalisés ; IFR : analyses effectués à l'IFREMER ; LCO : analyses effectués au LCO ; Roscoff : analyses effectués au laboratoire de Roscoff.

Tableau I : Ensemble des mesures effectuées à 5 mètres lors des campagnes Bio-Modycot.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- Agoumi A. (1985) Modélisation de l'écoystème pélagique en Manche. Etude de l'influence des phénomènes physiques sur le système planctonique. Université Pierre et Marie Curie. Thèse de doctorat d'état, 234 p.
- Aksnes D., Lie U. (1990) A coupled physical-biological pelagic model of a shallow sill fjord. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **31**, (4) 459-486.
- Allain G., Petitgas P., Lazure P. (1999) Environmental and stock effects on the recruitment of anchovy in the Bay of Biscay : a multivariate analysis. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, ICES-CM-1999/Y:22, 12.
- Alpine A., Cloern J. (1992) Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, (5) 946-955.
- Aminot A., Guillaud J., Andrieux F. (1993) Phosphorus speciation and inputs to the eastern bay of Seine. Channel symposium: fluxes and processes within a macrotidal sea., 16, 617-623.
- Aminot A., Guillaud J., Kerouel R. (1997) Hydrology, nutrients and chlorophyll in the Bay of Seine (1978-1994). n° 14, Reperes Ocean Plouzane France Ifremer, 148 p.
- Andersen V. (1985) Modélisation d'écosystèmes pélagiques. Etude de processus. Université Pierre et Marie Curie. thèse de doctorat, 135 p.
- Andersen V., Nival P. (1988) A pelagic ecosystem model simulating production and sedimentation of biogenic particles: Role of salps and copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **44**, (1) 37-50.
- Andersen V., Nival P. (1989) Modelling of phytoplankton population dynamics in an enclosed water column. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **69**, (3) 625-646.
- Andersen V., Nival P., Harris R. (1987) Modelling of a planktonic ecosystem in an enclosed water column. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **67**, (2) 407-430.
- Andersson A., Haecky P., Hagstroem A. (1994) Effect of temperature and light on the growth of micro- nano- and pico-plankton: Impact on algal succession. *Mar. Biol.*, **120**, (4) 511-520.
- Andrieux F., Aminot A. (1997) A two-year survey of phosphorous speciation in the sediments of the Bay of Seine (France). *Cont. Shelf Res.*, **17**, (10) 1229-1245.
- Antia N., McAllister C., Parsons T., Stephens K., Strickland J. (1963) Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, **8**, (2) 166-183.
- Arakawa A., Lamb V. R. (1977) Computational design of the basic dynamical process of the UCLA General Circulation Model. In: *Methods in Computational Physics*, A. Press. 173-265.
- Artigas L. F. (1997) Dynamique du compartiment microbien dans une aire néritique soumise à des apports continentaux importants (panache de dilution de la Gironde, sur le plateau continental aquitain). Université de Bordeaux I. Spécialité : Océanographie, 340 p.
- Arzul G., Belin C., Nézan E. (1995) Ichthyotoxic events associated with *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* on the Atlantic coast of France. *Harmful Algal News*, (12-13) 8-9.
- Arzul G., Bodennec G., Erard E., Gentien P. (1994) Fish kills and *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* in Corsica (France). *Harmful Algal News*, (8) 7.
- Arzul G., Erard-Le Denn E., Videau C., Jegou A., Gentien P. (1993) Diatom growth repressing factors during an offshore bloom of *Gyrodinium* cf. *aureolum*. In: *Toxic phytoplankton blooms in the seas.*, T. J. Smayda and Y. Shimizu (Eds.). Elsevier Science Publishers B.V., 719-724.

BIBLIOGRAPHIE

- Astrakhantsev G., Yegorova N., Menshutkin V., Pisulin I., Rukhovets L. (1996) Mathematical model for the ecosystem response of Lake Ladoga to phosphorus loading. Proceedings Of The First International Lake Ladoga Symposium: Ecological Problems Of Lake Ladoga Held In St. Petersburg, Russia, 322, 153-157.
- Bardin B., Baud D., Dumont F., Menanteau, Pezeron A. (1994) Bilan des observations phytoplanctoniques réalisées sur le littoral Loire-Atlantique et Vendée (1983-1992). Ifremer, Rapport interne, R.INT.DEL/94.16/NANTES.
- Baretta J. W., Ruardij P. (1988) Enhanced benthic-pelagic coupling in the Western Wadden Sea model. In: *The ecosystem of the Western Wadden Sea : field research and mathematical modelling*. Netherland Institute for the Sea Research, 105-111.
- Barthe X. (1987) Les suspensions dans les eaux continentales du Golfe de Gascogne. Université de Bordeaux I. 197 p.
- Bartsch J., Coombs S. (1997) A numerical model of the dispersion of blue whiting larvae, *Micromesistius poutassou* (Risso), in the eastern North Atlantic. *Fish. Oceanogr.*, **6**, (3) 141-154.
- Bartsch J., Lavin A., Motos L. (1996) A numerical model system of the region around the Iberian Peninsula : Model validation and application to hake larvae in the Bay of Biscay. Report ICES C.M. 1996: S:7.
- Bates S. S., Garrison D. L., Horner R. A. (1998) Blooms dynamics and physiology of domoic-acid-producing *Pseudo-nitzschia* species. In: *Physiological ecology of harmful algal blooms*, D. M. Anderson, A. D. Cembella and G. M. Hallegraeff (Eds.). Bermuda, 267-292.
- Bauerfeind E., Hickel W., Niermann U., Westernhagen H. (1990) Phytoplankton biomass and potential nutrient limitation of phytoplankton development in the southeastern North Sea in spring 1985 and 1986. *Neth. J. Sea Res.*, **25**, (1-2) 131-142.
- Bautista B., Harris R., Rodriguez V., Guerrero F. (1994) Temporal variability in copepod fecundity during two different spring bloom periods in coastal waters off Plymouth (SW England). *J. Plankton Res.*, **16**, (10) 1367-1377.
- Belin C., Berthome J., Lassus P. (1989) Toxic dinoflagellates and discoloured waters along the French littoral: Evolution and trends between 1975 and 1988. *Hydroécologie Appliquée*, **1**, (2) 3-17.
- Belin C., Raffin B. (1998) Les espèces phytoplanctoniques toxiques et nuisibles sur le littoral français de 1984 à 1995, résultats du REPHY (réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines). Tomes 1 et 2. Ifremer, Report RST.DEL/MP-AO 98-16.
- Berdalet E., Estrada M. (1993) Effects of turbulence on several dinoflagellate species. In: *Toxic phytoplankton blooms in the sea*, T. J. Smayda and Y. Shimizu (Eds.). 737-740.
- Bienfang P., Szyper J. (1982) Effects of temperature and salinity on sinking rates of the centric diatom *Ditylum brightwelli*. *Biol. Oceanogr.*, **1**, (3) 211-223.
- Bienfang P. K. (1982) Phytoplankton sinking-rate dynamics in enclosed experimental ecosystem. In: *Marine Mesocosms. Biological and Chemical Research and Experimental Ecosystems*, G. D. Grice and M. R. Reeves (Eds.). Springer-Verlag, New-York, 261-274.
- Biggs D. C., Sanchez L. L. (1997) Nutrient enhanced primary productivity of the Texas-Louisiana continental shelf. *J. Mar. Syst.*, **11**, (3-4) 237-247.

BIBLIOGRAPHIE

- Billard C. (2000) Bilan de 10 années (1989-2000) de recherche et de surveillance d'espèces nouvelles potentiellement toxiques dans le cadre du PNEAT/PNEC. Compte rendu de la réunion PNEC/ART3, Banyuls.
- Birrien J., Wafar M., Le Corre P., Riso R. (1991) Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise Sea. *J. Plankton Res.*, **13**, (4) 721-742.
- Birrien J. L. (1987) Cycles de variation des éléments nutritifs et du phytoplancton en baie de Douarnenez et dans les secteurs adjacents : importance du front côtier de l'Iroise. Université de Bretagne Occidentale. 160 p.
- Bjoernsen P., Nielsen T. (1991) Decimeter scale heterogeneity in the plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**, (2-3) 263-267.
- Blasco D., Berard-Therriault L., Levasseur M., Vrieling E. (1996) Temporal and spatial distribution of the ichthyotoxic dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulbert in the St Lawrence, Canada. *J. Plankton Res.*, **18**, (10) 1917-1930.
- Borja A., Uriarte A., Valencia V., Motos L., Uriarte A. (1996) Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. *Sci. Mar. Barc.*, **60**, (Supplement n°2) 179-192.
- Braarud T., Heimdal B. R. (1970) Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966. *Nytt. Mag. Bot.*, **17**, 91-97.
- Braarud T., Nygaard I. (1978) Phytoplankton observations in offshore Norwegian coastal waters between 62-degree-N and 69-degree-N. I. Variation in time of the spring diatom maximum 1968-71. *Fiskeridir. Skr. Havunders.*, **16**, (12) 489-505.
- Brockmann U., Dahl E., Eberlein K. (1985) Nutrient dynamics during a *Gyrodinium aureolum* bloom. In: *Toxic dinoflagellates*, D. M. Anderson (Ed.). 239-244.
- Brzezinski M. (1985) The Si:C:N ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.*, **21**, (3) 347-357.
- Buestel D., Cochard J. C., Dao J. C., Gerard A. (1984) Artificial production of scallop spat *Pecten maximus* (L.). First results in Brest Harbour. *Can. Transl. Fish. Aquat. Sci.*, (5086) 15p.
- Campbell L., Vaultot D. (1993) Photosynthetic picoplankton community structure in the Subtropical North Pacific Ocean near Hawaii (station ALOHA). *Deep Sea Res.*, **40**, (10) 2043-2060.
- Cann C., Bordenave P., Saint-Cast P., Benoist J. (1999) Transfert and nutrients flux : importance of surface and shallow depth transports. Nonpoint source pollutions: from watershed to seashore, Saint Brieuc, Ploufragan, 125-140.
- Caperon J., Meyer J. (1972) Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton-II. Uptake kinetics and their role in nutrient limited growth of phytoplankton. *Deep-Sea Res.*, **19**, 619-632.
- Caraco N. J., Cole J., Likens G. E. (1990) A comparison of phosphorus immobilization in sediments of freshwater and coastal marine systems. *Biogeochemistry*, **9**, 277-290.
- Castaing P. (1981) Le transfert à l'océan des suspensions estuariennes : cas de la Gironde. Université de Bordeaux I. Doctorat d'Etat, 530 p.
- Cerco C. (1995) Response of Chesapeake Bay to nutrient load reductions. *J. Environ. Eng.*, **121**, (8) 549-557.
- Cerco C., Cole T. (1993) Three-dimensional eutrophication model of Chesapeake Bay. *J. Environ. Eng.*, **119**, (6) 1006-1025.

BIBLIOGRAPHIE

- Chang F. H. (1996) A review of knowledge of a group of closely related, economically important toxic *Gymnodinium*/*Gyrodinium* (Dinophyceae) species in New Zealand. *J. R. Soc. N. Z.*, **26**, (3) 381-394.
- Chang J., Carpenter E. (1985) Blooms of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in a Long Island estuary: Box model analysis of bloom maintenance. *Mar. Biol.*, **89**, (1) 83-93.
- Chapelle A., Lazure P., Menesguen A. (1994) Modelling eutrophication events in a coastal ecosystem. Sensitivity analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **39**, (6) 529-548.
- 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 and inputs from the watershed. *Ecol. Model.*, **127**, (2-3) 161-181.
- Chen C., Wiesenburg D., Xie L. (1997) Influences of river discharge on biological production in the inner shelf: A coupled biological and physical model of the Louisiana-Texas shelf. *J. Mar. Res.*, **55**, (2) 293-320.
- Clement J. C. (1987) Impact des conditions hydrologiques et nutritionnelles sur l'évolution de la production primaire en baie de Vilaine. Cahiers du Mor-Bras.
- Cloern J. (1977) Effects of light intensity and temperature on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyceae) growth and nutrient uptake rates. *J. Phycol.*, **13**, (4) 389-395.
- Cloern J. E. (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **210**, 223-253.
- Conkright M., Gregg W., Levitus S. (2000) Seasonal cycle of phosphate in the open ocean. *Deep Sea Res.*, **47**, (2) 159-175.
- Conley D., Malone T. (1992) Annual cycle of dissolved silicate in Chesapeake Bay: Implications for the production and fate of phytoplankton biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**, (2) 121-128.
- Cugier P. (1999) Modelling the fate in water and sediment of the main elements (N, P, Si) brought by the Seine river into the bay of Seine. Université de Caen. Spécialité Terre Enveloppe Fuide, 249 p.
- Cushing D. H. (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plankton Res.*, **11**, 1-13.
- Dahl E., Brockmann U. (1985) The growth of *Gyrodinium aureolum* Hulburt in situ experimental bags. In: *Toxic dinoflagellates*, D. M. Anderson, A. M. White and D. G. Baden (Eds.). 233-238.
- Dahl E., Danielssen D., Boehle B. (1982) Mass occurrence of *Gyrodinium aureolum* Hulburt and fish mortality along the southern coast of Norway in September-October 1981. Copenhagen Denmark Ices, Report ICES-CM-1982/L:56.
- Dauchez S., Legendre L., Fortier L., Levasseur M. (1996) Nitrate uptake by size-fractionated phytoplankton on the Scotian Shelf (Northwest Atlantic): Spatial and temporal variability. *J. Plankton Res.*, **18**, (4) 577-595.
- De Jonge V., Boynton W., D'Elia C., Elmgren R., Welsh R. (1994) Responses to developments in eutrophication in four different North Atlantic estuarine systems. In: *Changes in Fluxes in estuaries: implications from Science to Management*, K. R. Dyer and R. J. Orth (Eds.). Olsen & Olsen, Fredensborg, 179-196.

BIBLIOGRAPHIE

- Del Amo Y., Le Pape O., Treguer P., Queguiner B., Menesguen A., Aminot A. (1997) Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. 1. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **161**, 213-224.
- D'Elia C., Harding Jr. L., Leffler M., Mackiernan G. (1992) The role and control of nutrients in Chesapeake Bay. *Water Quality International*, **26**, 1-12.
- Delmas D., Herbland A., Maestrini S. (1992) Environmental conditions which lead to increase in cell density of the toxic dinoflagellates *Dinophysis spp.* in nutrient-rich and nutrient-poor waters of the French Atlantic coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **89**, (1) 53-61.
- Delmas D., Herbland A., Maestrini S. Y., Mornet F., Morand P., Spano A. M., Burgeot T., Margat S., Charpentier G., Fillon A., Leguay D., Thomas G., Bacher C., Heral M., Prou J. (1990) Conditions d'apparition de densités accrues de dinoflagellés *Dinophysis* dans le Pertuis d'Antioche et les eaux adjacentes. Campagnes DINOPERTUIS 89. Ifremer, Report 12-1990.
- Dennis J. E., Gay D. M., Welsh R. E. (1981) An adaptative nonlinear least-squares algorithm. *ACM Transactions on Mathematical Software*.
- Desaunay Y., Dorel D., Guerauld D. (submitted) Relation entre le débit fluvial et le recrutement de la sole (*Solea solea* L.) sur la nurserie de la baie de Vilaine (1981-1997). *Oceanol. Acta*.
- Desaunay Y., Perodou J., Beillois P. (1981) Study of the Fish Nurseries on the Coast of the Loire-Atlantique. *Sci. Peche.*, (319) 1-23.
- Dippner J. (1993) A frontal-resolving model for the German Bight. *Cont. Shelf Res.*, **13**, (1) 49-66.
- Dixon G., Holligan P. (1989) Studies on the growth and nitrogen assimilation of the bloom dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulburt. *J. Plankton Res.*, **11**, (1) 105-118.
- Dortch Q., Whittedge T. (1992) Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississippi River plume and nearby regions? *Cont. Shelf Res.*, **12**, (11) 1293-1309.
- Droop M. R. (1975) The nutrient status algal cells in batch culture. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **55**, 541-555.
- Druon J. (1998) Pelagic ecosystems modelling in the near Atlantic Ocean: interactions between physical and biological phenomena. Université de Paris VI. Spécialité : Océanographie Biologique, p.
- Druon J. N., Le-Fevre J. (1999) Sensitivity of a pelagic ecosystem model to variations of process parameters within a realistic range. *J. Mar. Syst.*, **19**, (1-3) 1-26.
- Druon J. N., Loyer S., Gohin F. (accepted) Contribution of ocean colour sensors to the scaling of pigment patterns in coastal waters : comparison with 3D ecosystem model. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*
- Dugdale R., Goering J. (1967) Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, (2) 196-206.
- Egge J., Aksnes D. (1992) Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **83**, (2-3) 281-289.
- Elbraechter M. (1996) Toxic algae in the North Sea. Actual problems of the marine environment Lectures at the Scientific Symposium, Hamburg, 37-44.
- Elbraechter M. (1999) Exotic flagellates of coastal North Sea waters. *Helgol Meeresunters*, **52**, (3-4) 235-242.

BIBLIOGRAPHIE

- Elskens M., Goeyens L., Dehairs F., Rees A., Joint I., Baeyens W. (1999) Improved estimation of f-ratio in natural phytoplankton assemblages. *Deep Sea Res.*, **46**, (10) 1793-1808.
- Eppley R. W. (1972) Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, **70**, 1063-1085.
- Eppley R. W., Holmes R. W., Strickland J. D. H. (1967) Sinking rate of marine phytoplankton measured with a fluorimeter. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **1**, 191-208.
- Eppley R. W., Peterson B. J. (1979) Particulate organic matter flux and new production in the deep ocean. *Nature*, **282**, 677-680.
- Eppley R. W., Rogers J. N., McCarthy J. J. (1969) Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 912-920.
- Erard-Le Denn E., Morlaix M., Dao J. (1990) Effects of *Gyrodinium cf. aureolum* on *Pecten maximus* (post larvae, juveniles and adults). In: *Toxic marine phytoplankton*, E. Graneli (Ed.). 132-136.
- Estrada M., Berdalet E. (1997) Phytoplankton in a turbulent world. *Sci. Mar. Barc.*, **61**, (supp) 125-140.
- Everitt D., Wright S., Volkman J., Thomas D., Lindstrom E. (1990) Phytoplankton community compositions in the western Equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep Sea Res.*, **37**, (6A) 975-997.
- Fasham M. (1995) Variations in the seasonal cycle of biological production in subarctic oceans: A model sensitivity analysis. *Deep Sea Res.*, **42**, (7) 1111-1149.
- Fasham M. J. R., Ducklow H. W., McKelvie S. M. (1990) A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.*, **48**, (3) 591-639.
- Fernandez E., Bode A. (1994) Succession of phytoplankton assemblages in relation to the hydrography in the southern Bay of Biscay: A multivariate approach. *Sci. Mar. Barc.*, **58**, (3) 191-205.
- Fisher T., Harding Jr L., Stanley D., Ward L. (1988) Phytoplankton, nutrients, and turbidity in the Chesapeake, Delaware, and Hudson estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **27**, (1) 61-93.
- Fisher T., Peele E., Ammerman J., Harding L. (1992) Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **82**, (1) 51-63.
- Fortier L., Le-Fevre J., Legendre L. (1994) Export of biogenic carbon to fish and to the deep ocean: The role of large plankton microphages. *J. Plankton Res.*, **16**, (7) 809-839.
- Fossat B., Porthe-Nibelle J., Sola P., Masoni A., Gentien P., Bodennec G. (1999) Toxicity of fatty acid 18 : 5n3 from *Gymnodinium cf. Mikimotoi* : II. Intracellular pH and KC uptake in isolated trout hepatocytes. *J. Appl. Toxicol.*, **19**, (4) 275-278.
- Gentien P. (1998) Bloom dynamics and ecophysiology of the *Gymnodinium mikimotoi* species complex. In: *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*, D. M. Anderson, A. D. Cembella and G. M. Hallegraeff (Eds.). Bermuda, 155-175.
- Gentien P., Marcaillou-Le-Baut C. (1994) Toxic algae in France. *Equinoxe*, (47-48) 61-66.
- Gibb S. W., Cummings D. G., Irigoien X., Barlow R. G., Fauzi R., Mantoura C. (2001) Phytoplankton pigment chemotaxonomy of the northeastern Atlantic. *Deep Sea Res.*, **48**, (4-5) 795-823.
- Gilmartin M., Revelante N. (1979) Nutrient input and the summer nanoplankton bloom in the Northern Adriatic Sea. *Mar. Ecol.*, **1**, (2) 169-180.

BIBLIOGRAPHIE

- Goeyens L., Treguer P., Baumann M., Baeyens W., Dehairs F. (1995) The leading role of ammonium in the nitrogen uptake regime of Southern Ocean marginal ice zones. *J. Mar. Sci.*, **6**, (4) 345-361.
- Gohin F., Druon J. N., Lampert L. (accepted) A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *Int. Jour. of Remote Sensing*.
- Goldman J. C., Dennett M. R., Riley C. B. (1981) Marine phytoplankton photosynthesis and transient ammonium availability. *Mar. Biol. Lett.*, **2**, (6) 323-331.
- Gong G. C., Chang J., Wen Y. H. (1999) Estimation of annual primary production in the Kuroshio waters northeast of Taiwan using a photosynthesis-irradiance model. *Deep Sea Res.*, **46**, (1) 93-108.
- Gowen R. J., Mills D. K., Trimmer M., Nedwell D. B. (2000) Production and its fate in two coastal regions of the Irish Sea: the influence of anthropogenic nutrients. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **208**, 51-64.
- Gregoire M., Beckers J., Nihoul J., Stanev E., Delhez E. (1998) Reconnaissance of the main Black Sea's ecohydrodynamics by means of a 3D interdisciplinary model. *J. Mar. Syst.*, **16**, (1-2) 85-105.
- Grzebyk D., Berland B. (1996) Influences of temperature, salinity and irradiance on growth of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) from the Mediterranean Sea. *J. Plankton Res.*, **18**, (10) 1837-1849.
- Guillard R. R. L., Ryther J. H. (1962) Studies of marine planktonic diatoms, I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula conferecacea* (Cleve) Gran. *Can. J. Microbiol.*, **8**, (2) 229-239.
- Guillaud J., Andrieux F., Menesguen A. (2000) Biogeochemical modelling in the Bay of Seine (France): an improvement by introducing phosphorus in nutrient cycles. *J. Mar. Syst.*, **25**, (3-4) 369-386.
- Guillaud J., Menesguen A. (1998) Modelling over twenty years (1976-1995) of the phytoplanktonic production in the Bay of Seine. *Oceanol. Acta*, **21**, (6) 887-906.
- Hagström A., Azam F., Andersen A., Wikener J., Rassoulzadegan F. (1988) Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem : possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **49**, 171-178.
- Hallegraeff G. M., Fraga S. (1998) Bloom dynamics of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*, with emphasis on Tasmanian and Spanish coastal waters. In: *Physiological ecology of harmful algal blooms*, D. M. Anderson, A. D. Cembella and G. M. Hallegraeff (Eds.). Bermuda, 59-80.
- Harding L., Perry E. (1997) Long-term increase of phytoplankton biomass in Chesapeake Bay, 1950-1994. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **157**, 39-52.
- Harrison W., Platt T., Lewis M. (1987) f-Ratio and its relationship to ambient nitrate concentration in coastal waters. *J. Plankton Res.*, **9**, (1) 235-248.
- Hayakawa Y., Takeuchi T., Yamamoto S., Ichihashi O. (1996) Simulation of the *Gymnodinium mikimotoi* bloom in Tanabe Bay 1990 based on a one-layer box model. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **62**, (4) 598-613.
- Heath M. (1992) Field investigations of the early life stages of marine fish. *Adv. Mar. Biol.*, **28**, 2-174.

BIBLIOGRAPHIE

- Henaff G. (1973) Contribution à l'étude de l'océanographie physique du secteur nord Gascogne. Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Physique, Report C020-HEN-C.
- Herbland A., Delmas D., Sautour B., Artigas F. (1998) Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay: early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanol. Acta*, **21**, (2) 279-291.
- Hermida J., Lazure P., Froidefond J., Jegou A., Castaing P. (1998) Seaward dispersion of Gironde estuarine waters on to Aquitanian continental shelf from hydrological satellite and numeric data. *Oceanol. Acta*, **21**, (2) 209-221.
- Hoch T. (1995) Modelling the biogeochemical cycle of the elements limiting the primary production in the English Channel (N, P, Si). Université de Paris VII. Spécialité : Biomathématiques, 213 p.
- Hoch T. (1998) Modelling pelagic food web and primary production in the English Channel. *Oceanol. Acta*, **21**, (6) 871-885.
- Hoch T., Garreau P. (1998) Phytoplankton dynamics in the English Channel: A simplified three-dimensional approach. *J. Mar. Syst.*, **16**, (1-2) 133-150.
- Hoch T., Menesguen A. (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. 2. Sensitivity analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **146**, (1-3) 189-205.
- Hofmann E., Ambler J. (1988) Plankton dynamics on the outer southeastern U.S. continental shelf. Part 2. A time-dependent biological model. *J. Mar. Res.*, **46**, (4) 883-917.
- Holligan P. (1981) Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf. *In: Circulation And Fronts In Continental Shelf Seas*. London Uk Royal Society, 547-562.
- Holligan P., Groom S. (1986) Phytoplankton distributions along the shelf break. *In: The oceanography of the rockall channel*, J. Mauchline (Ed.). 239-263.
- Holligan P., Harbour D. (1977) The vertical distribution and succession of phytoplankton in the western English Channel in 1975 and 1976. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **57**, (4) 1075-1093.
- Holligan P., Viollier M., Dupouy C., Aiken J. (1983) Satellite studies on the distributions of chlorophyll and dinoflagellate blooms in the western English Channel. *Cont. Shelf Res.*, **2**, (2-3) 81-96.
- Holligan P., Williams P., Purdie D., Harris R. (1984) Photosynthesis, respiration and nitrogen supply of plankton populations in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, (2) 201-213.
- Holligan P. M. (1979) Dinoflagellate bloom associated with tidal fronts around the British Isles. *In: Toxic dinoflagellate blooms*, D. L. Taylor and H. H. Seliger (Eds.). 249-256.
- Honjo S., Roman M. (1978) Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. *J. Mar. Res.*, **36**, (2) 45-57.
- Honjo T., Yamaguchi M., Nakamura O., Yamamoto S., Ouchi A., Ohwada K. (1991) A relationship between winter temperature and the timing of summer *Gymnodinium nagasakiense* red tides in Gokasho Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, (9) 1679-1682.
- Horiguchi T., Kawai H., Kubota M., Takahashi T., Watanabe M. (1999) Phototactic responses of four marine dinoflagellates with different types of eyespot and chloroplast. *Phycol. Res.*, **47**, (2) 101-107.

BIBLIOGRAPHIE

- Horner R. (1999) Harmful algal blooms in the USA: an update. Proceedings of the Sixth Canadian Workshop on Harmful Marine Algae, 10p.
- Hulburt E. (1957) The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biol. Bull.*, **112**, 196-219.
- Hung C. C., Wong G., Liu K. K., Shiah F. K., Gong G. C. (2000) The effects of light and nitrate levels on the relationship between nitrate reductase activity and super(15)NO sub(3) super(-) uptake: field observations in the East China Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, (4) 836-848.
- Ishikawa M., Nishimura H. (1989) Mathematical model of phosphate release rate from sediments considering the effect of dissolved oxygen in overlying water. *Wat. Res.*, **23**, (3) 351-359.
- Iwata Y., Sugahara I., Kimura T., Silipajarn K., Sano M., Mizuguchi T., Nishimura A., Inoue M., Takeuchi T. (1997) Growth potential of *Gymnodinium mikimotoi* in Gokasho Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **63**, (4) 578-584.
- Jackson, G.A. (1990) A model of the formation of marine algal flocs by physical coagulation processes. *Deep Sea Res.*, **37**, (8A) 1197-1211.
- Jegou A. M., Lazure P. (1995) Quelques aspects de la circulation sur le plateau atlantique. Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografia del Golfe de Vizcaya, Santander, 99-106.
- Jenkinson I., Arzul G. (1999) Rôles de la rhéologie et des effets liés à l'activité cytolytique dans la dynamique et l'action toxique de *Gymnodinium mikimotoi* et d'autres algues nuisibles. ACRO-Ifremer, Rapport final du PNEAT 1998-1999,
- Johnsen G., Sakshaug E. (1993) Bio-optical characteristics and photoadaptive responses in the toxic and bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium aureolum*, *Gymnodinium galatheanum*, and two strains of *Prorocentrum minimum*. *J. Phycol.*, **29**, (5) 627-642.
- Johnson B., Kim K., Heath R., Hsieh B., Butler H. (1993) Validation of three-dimensional hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *J. Hydraul. Eng.*, **119**, (1) 2-20.
- Joint I., Ownes N., Pomroy A. (1986) Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **28**, (3) 251-258.
- Joint I., Pomroy A. (1993) Phytoplankton biomass and production in the southern North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **99**, (1-2) 169-182.
- Jones K., Ayres P., Bullock A., Roberts R., Tett P. (1982) A red tide of *Gyrodinium aureolum* in sea lochs of the Firth of Clyde and associated mortality of pond-reared salmon. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **62**, (4) 771-782.
- Justic D., Rabalais N., Turner R. (1995) Stoichiometric nutrient balance and origin of coastal eutrophication. *Mar. Pollut. Bull.*, **30**, (1) 41-46.
- Kamatani A. (1982) Dissolution rates of silica from diatoms decomposing at various temperatures. *Mar. Biol.*, **68**, (1) 91-96.
- Kamykowski D. (1995) Trajectories of autotrophic marine dinoflagellates. *J. Phycol.*, **31**, (2) 200-208.
- Kilham P., Kilham S. S. (1980) The evolutionary ecology of phytoplankton. In: *The Physiological Ecology of phytoplankton*, Morris. I. (Ed.). Blackwell Scientific Publications, 571-597.
- Kim H.-G. (1997) Recent harmful algal blooms and mitigation strategies in Korea. *Ocean Res*, **19**, (2) 185-192.

BIBLIOGRAPHIE

- Kimura B., Kamizono M., Etoh T., Koizumi Y., Murakami M., Honjo T. (1999) Population development of the red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi* in inshore waters of Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **46**, (1) 37-47.
- Koutsikopoulos C., Le-Cann B. (1996) Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Sci. Mar. Barc.*, **60**, (Supplement n°2) 9-19.
- Kremer J. N., Nixon S. W. (1978) A coastal marine ecosystem: simulation and analysis. *Ecol. Stud.*, Editor (Ed.), Univ. Southern California, Los Angeles, 217.
- Laborde P. (1995) Grands cycles biogéochimiques et flux de contaminants. Chantier Atlantique. Rapport d'activité du PNOC,
- Labry C., Herbland A., Delmas D., Laborde P., Lazure P., Froidefond J. M., Jegou A. M., Sautour B. (2001) Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Bisay. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **212**, 117-130.
- Lacroix G., Nival P. (1998) Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/biological model. *J. Mar. Syst.*, **16**, (1-2) 23-50.
- Lampert L., Queguiner B., Labasque T., Pichon A., Lebreton N. (in press) Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998. *Cont. Shelf Res.*
- Lancelot C., Billen G., Sournia A., Weisse T., Colijn F., Veldhuis M., Davies A., Wassman P. (1987) *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio*, **16**, (1) 38-46.
- Lancelot C., Keller M. D., Rousseau V., Smith W. O., Mathot S. (1998) Autoecology of the marine haptophyte *Phaeocystis* sp. In: *Physiological ecology of harmful algal blooms*, D. M. Anderson, A. D. Cembella and H. G.M. (Eds.). Bermuda, 209-224.
- La-Roche J. (1983) Ammonium regeneration: Its contribution to phytoplankton nitrogen requirements in a eutrophic environment. *Mar. Biol.*, **75**, (2-3) 231-240.
- Lassus P. (1983) A review of discolored waters recorded on French coasts from 1975 to 1982. Ices Council Meeting. COLLECTED-PAPERS, COPENHAGEN-DENMARK, 11,
- Lassus P., Berthome J., Maggi P., Truquet P., Le-Dean L. (1988) Seasonal occurrence of *Dinophysis* sp. along the French coast between 1983 and 1987. *Aquat. Living Resour.*, **1**, (3) 155-164.
- Lazier J., Mann K. (1989) Turbulence and the diffusive layers around small organisms. *Deep Sea Res.*, **36**, (11A) 1721-1733.
- Lazure P., Jegou A. (1998) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanol. Acta*, **21**, (2) 165-177.
- Lazure P., Jegou A. M. (1996) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. V Colloque International d'Océanographie du Golfe de Gascogne, La Rochelle, France.
- Le Cann B. (1982) Evolution annuelle de la structure hydrologique du plateau continental au sud de la Bretagne. Modélisation numérique. Université de Bretagne Occidentale. Thèse de doctorat en Océanographie physique, 252 p.

BIBLIOGRAPHIE

- Le Cann B. (1990) Barotropic tidal dynamics of the Bay of Biscay shelf: Observations, numerical modelling and physical interpretation. *Cont. Shelf. Res.*, **10**, (8) 723-758.
- Le Cann B., Cabillic J. (1979) Contribution à l'étude de la structure hydrologique et hydrodynamique sur le plateau continental sud Bretagne. Université de Bretagne Occidentale, Rapport de DEA, 49p.
- Le Cann B., Pingree R. (1995) Circulation dans le Golfe de Gascogne : une revue de travaux récents. Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfe de Vizcaya, 217-234.
- Le Corre P., Birrien J. L. (1985) Conditions de formation des eaux colorées à *Gyrodinium aureolum*. Cas de la baie de Douarnenez. Université de Bretagne Occidentale, Contrat Ifremer, 84/3178.
- Le Corre P., L'Helguen S. (1993) Nitrogen source for uptake by *Gyrodinium cf. aureolum* in a tidal front. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, (2) 446-451.
- Le Corre P., L'Helguen S., Morin P., Birrien J. (1992) Instances of toxic red tide on the western English Channel continental shelf: Example of *Gyrodinium aureolum*. *Hydroecol. Appl.*, **4**, (2) 173-188.
- Le Corre P., Mariette V. (1985) Ushant thermal front in August and September 1982. Satir-Dynatlant Cruise. Campagnes Oceanogr. Fr., Ifremer. Brest France, 369p.
- Le Fèvre J. (1986) Aspects of the biology of the frontal systems. *Adv. Mar. Biol.*, **23**, 163-299.
- Le Fevre J., Viollier M., Le-Corre P., Dupouy C., Grall J. R. (1983) Remote sensing observations of biological material by LANDSAT along a tidal thermal front and their relevancy to the available field data. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **16**, (1) 37-50.
- Le Pape O., Del Amo Y., Cann P., Menesguen A., Aminot A., Queguiner B., Treguer P. (1995) Response of the Brest bay towards the increase of nutrients inputs. *Ing. Eau Agric. Territ.*, (special) 103-110.
- Le Pape O., Menesguen A. (1997) Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. *J. Mar. Syst.*, **12**, (1-4) 171-186.
- Legendre L., Le Fevre J. (1988) Hydrodynamical singularities as controls of recycled versus export production in oceans. In: *Productivity Of The Ocean: Present And Past. Report Of The Dahlem Workshop On Productivity Of The Ocean: Present And Past*, W. H. Berger, S. Smetacek and G. Wefer (Eds.). Chichester-UK Wiley-Interscience-Publ., Berlin, 49-63.
- Legovic T., Justic D. (1997) When do phytoplankton blooms cause the most intense hypoxia in the northern Adriatic Sea? In: *Long term changes in marine ecosystems. Les changements à long terme dans les écosystèmes marins*, J. Castel (Ed.). Authiers Villars, Paris France, 91-99.
- Libes S. (1993) An introduction to Marine Biogeochemistry. New York, 734p.
- Lindahl O. (1983) On the development of a *Gyrodinium aureolum* occurrence on the Swedish west coast in 1982. *Mar. Biol.*, **77**, (2) 143-150.
- Lindahl O. (1985) Blooms of *Gyrodinium aureolum* along the Skagerrak coast. A result of the concentration of offshore populations? In: *Toxic dinoflagellates*, D. M. Anderson (Ed.). 231-232.
- Lorenzen C. J. (1966) A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, **13**, (2) 223-227.

BIBLIOGRAPHIE

- Loyer S., Lampert L., Menesguen A., Cann P., Labasque T. (en prép.) Seasonal evolution of nutrient pattern on Biscay Bay continental shelf.
- Luyten P., Deleersnijder E., Ozer J., Ruddick K. (1996) Presentation of a family of turbulence closure models for stratified shallow water flows and preliminary application to the Rhine outflow region. *Cont. Shelf Res.*, **16**, (1) 101-130.
- Maestrini S., Graneli E. (1991) Environmental conditions and ecophysiological mechanisms which led to the 1988 *Chrysochromulina polylepis* bloom: An hypothesis. *Oceanol. Acta*, **14**, (4) 397-413.
- Maestrini S. Y. (1998) Bloom dynamics and ecophysiology of *Dinophysis* spp. In: *Physiological ecology of harmful algal blooms.*, D. M. Anderson, A. D. Cembella and G. M. Hallegraeff (Eds.). Bermuda, 243-266.
- Maggi P., Mastouri A., Lassus P., Soulard L., Cadiou Y., Le Paul C. (1986) Suivi des facteurs climatiques, susceptibles de jouer un rôle dans les eaux colorées en baie de Vilaine, durant l'année 1985. Ifremer, DEL-DRO, Report DERO-8603-MR.
- Mann K. H., Lazier J. R. N. (1996) Dynamics of marine ecosystems. Biological-Physical interactions in the oceans. Second edition. 394p.
- Marchand J., Goinard N., Sauriau P. G. (1996) Estuaire de la Loire. Ressources vivantes. Rapport de synthèse de l'APEEL (Association pour la protection de l'environnement de la Loire), 1984-1994, Nantes, 67p.
- Marchetti R., Provini A., Gaggino G. (1988) Eutrophication of inland and coastal waters in Italy. In: *Living in a chemical world: occupational and environmental significance of industrial carcinogens*, C. Maltoni (Ed.), 950-958.
- Margalef R. (1978) Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, **1**, 493-509.
- Matsuyama Y. U., Takuji H.T. (1999) Effects of harmful dinoflagellates, *Gymnodinium mikimotoi* and *Heterocapsa circularisquama*, red-tide on filtering rate of bivalve molluscs. *Fish Sci*, **65**, (2) 248-253.
- Maurice L. (1993) La qualité des eaux dans l'estuaire de la Gironde : synthèse. Contribution au livre blanc de la Gironde. Rapport interne, DEL/93.17.
- McGillicuddy D., McCarthy J., Robinson A. (1995) Coupled physical and biological modelling of the spring bloom in the North Atlantic (1): Model formulation and one dimensional bloom processes. *Deep Sea Res.*, **42**, (8) 1313-1357.
- McKelvie I., Hart B., Cardwell T., Cattrall R. (1995) Use of immobilized 3-phytase and flow injection for the determination of phosphorus species in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, **316**, (3) 277-289.
- McMahon T., Silke J., Cahill B. (1999) Irish coastal dinoflagellate blooms and shellfish toxicity. *J. Shellfish Res.*, **18**, (2) 722.
- McManus G., Dawson R. (1994) Phytoplankton pigments in the deep chlorophyll maximum of the Caribbean Sea and the western tropical Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **113**, (1-2) 199-206.
- Meksumpun S., Ichimi K., Tada K., Montani S. (1998) Relationships between biochemical composition of *Gymnodinium mikimotoi* and environmental conditions during a red tide. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, (2) 117-128.

BIBLIOGRAPHIE

- Menesguen A. (1992) Eutrophication in the coastal zone and its modelling. *Hydroecol. Appl.*, **4**, (2) 55-77.
- Ménesguen A., Guillaud J. F., Aminot A., Hoch T. (1995) Modelling the eutrophication process in a river plume : the Seine case study (France). *Ophelia*, **42**, 205-225.
- Menesguen A., Hoch T. (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. 1. Role of thermohaline stratification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **146**, (1-3) 173-188.
- Moll A. (1998) Regional distribution of primary production in the North Sea simulated by a three-dimensional model. *J. Mar. Syst.*, **16**, (1-2) 151-170.
- Moloney C., Field J. (1991) The size-based dynamics of plankton food webs. 1. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J. Plankton Res.*, **13**, (5) 1003-1038.
- Moreau S., Bertru G., Buson C. (1998) Seasonal and spatial trends of nitrogen and phosphorus loads to the upper catchment of the River Vilaine (Brittany): Relationships with land use. *Hydrobiologia*, **373**, 1-3.
- Morgan K. C., Kalff J. (1979) Effect of light and temperature interactions on growth of *Cryptomonas erosa* (Cryptophyceae). *J. Phycol.*, **15**, 127-134.
- Morin P., Corre P., Le; Marty Y., L'-Helguen S. (1991) Spring evolution of nutrients and phytoplankton on the Armorican shelf (North-West European shelf). *Oceanol. Acta*, **14**, (3) 263-279.
- Morin P., Le-Corre P., Le-Fevre J. (1985) Assimilation and regeneration of nutrients off the west coast of Brittany. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **65**, (3) 677-695.
- Morris I., Glover H. (1981) Physiology of Photosynthesis by Marine Coccoid Cyanobacteria. Some Ecological Implications. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, (5) 957-961.
- Morton S., Norris D. (1990) Role of temperature, salinity, and light on the seasonality of *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge. In: *Toxic marine phytoplankton*, E. Graneli (Ed.). 201-205.
- Motos L. (1996) Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar. Barc.*, **60**, (Supplement n°2) 195-207.
- Nakamura Y., Suzuki S. Y., Hiromi J. (1996) Development and collapse of a *Gymnodinium mikimotoi* red tide in the Seto Inland Sea. *Aquat. Microb. Ecol.*, **10**, (2) 131-137.
- Neves R., Wollast R., Santos A., Coelho H., Miranda R., Elskens M., Leitao P., Martins H. (submitted) Impact of hydrodynamics on fluxes and distributions along the European Ocean Margin. *Deep Sea Res.*
- Nézan E., Billard C., Piclet G. (1995) Une nouvelle algue toxique sur les côtes françaises. *La Recherche*, (273) 194-195.
- Nielsen M. (1992) Irradiance and daylength effects on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture. *J. Plankton Res.*, **14**, (6) 811-820.
- Nielsen M. (1996) Growth and chemical composition of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium galatheanum* in relation to irradiance, temperature and salinity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **136**, (1-3) 205-211.
- Nielsen M., Toenseth C. (1991) Temperature and salinity effect on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture. *J. Plankton Res.*, **13**, (2) 389-398.

BIBLIOGRAPHIE

- Odum E. P. (1971) Fundamentals of ecology, 3rd edition. Philadelphia
- Officer C., Ryther J. (1980) The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3**, (1) 83-91.
- Olson R. J. (1981) Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria : a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. *J. Mar. Res.*, **39**, 227.
- O'Neill R. V., DeAngelis D. L., Pastor J. J., Jackson B. J., Post W. M. (1989) Multiple nutrient limitations in ecological models. *Ecol. Model.*, **46**, 147-163.
- Partensky F. (1989) Stratégies de croissance et toxicité de deux dinoflagellés responsables d'eaux colorées : *Gyrodinium* cf. *aureolum* et *Gymnodinium mikimotoi*. Université de Pierre et Marie Curie. Spécialité : Océanologie Biologique, 165 p.
- Partensky F., Sournia A. (1986) Le dinoflagellé *Gyrodinium* cf. *aureolum* dans le plancton de l'Atlantique Nord : identification, écologie, toxicité. *Cryptogam. Ecol.*, **7**, 251-275.
- Pennock J., Sharp J. (1994) Temporal alternation between light- and nutrient-limitation of phytoplankton production in a coastal plain estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **111**, (3) 275-288.
- Peperzak L., Snoeijer G. J., Dijkema R., Gieskes W. W. C., Joordens J., Peeters J. C. H., Schol C., Vrieling E. G., Zevenboom W. (1996) Development of a *Dinophysis acuminata* bloom in the river Rhine plume (North Sea). In: *Harmful and Toxic Algal Blooms*, T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo (Eds.). 273-276.
- Pingree R., Griffiths D. K. (1978) Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. *J. geophys. Res.*, **83**, (C9) 4615-4622.
- Pingree R., Le Cann B. (1989) Celtic and Armorican slope and shelf residual currents. *Prog. Oceanogr.*, **23**, (4) 303-338.
- Pingree R., Mardell G., Holligan P., Griffiths D., Smithers J. (1982) Celtic Sea and Armorican Current structure and the vertical distributions of temperature and chlorophyll. *Cont. Shelf Res.*, **1**, (1) 99-116.
- Platt T., Harrison W. (1985) Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. *Nature*, **318**, (6041) 55-58.
- Platt T., Rao D., Irwin B. (1983) Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature*, **301**, (5902) 702-704.
- Prieur L., Sathyendranath S. (1981) An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specific spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter, and other particulate materials. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, (4) 671-689.
- Queguiner B. (1988) Synthèse scientifique du programme pluriannuel 1983-1988 de la commission quadripartite chargée de l'aménagement halieutique et de la protection hydrobiologique de la baie de Quiberon-Vilaine.
- Rabalais N., Wiseman Jr W., Turner R., Justic D., Sen-Gupta B., Dortch Q. (1996) Nutrient changes in the Mississippi River and system responses on the adjacent continental shelf. *Estuaries*, **19**, (2B) 386-407.
- Radach G. (1991) Ecosystem functioning in the German Bight under continental nutrient inputs by rivers. Couplings between watersheds and coastal waters. Fifth International Congress Of Ecology Intecol, Yokahama (Japan), 5. Int. Congr. of Ecology, 15, 477-496.

BIBLIOGRAPHIE

- Radach G., Berg J., Hagmeier E. (1990) Long-term changes of the annual cycles of meteorological, hydrographic nutrient and phytoplankton time series at Helgoland and at LV Elbe 1 in the German Bight. *Cont. Shelf Res.*, **10**, (4) 305-328.
- Ragueneau O., De-Blas-Varela E., Treguer P., Queguiner B., Del-Amo Y. (1994) Phytoplankton dynamics in relation to the biogeochemical cycle of silicon in a coastal ecosystem of western Europe. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **106**, (1-2) 157-172.
- Rahm L. C. D., Sanden P., Wulff F., Stalnacke P. (1996) Time series analysis of nutrient inputs to the Baltic Sea and changing DSi:DIN ratios. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **130**, (1-3) 221-228.
- Raine R., O'Boyle S., O'Higgins T., White M., Patching J., McMahon T., Cahill B. (1999) A satellite and field portrait of a *Gyrodinium aureolum* bloom off south-western Ireland; August 1998. *J. Shellfish Res.*, **18**, (2) 726.
- Raven J. A. (1986) Plasticity in algae. In: *Plasticity in plants*, D. H. Jennings and A. J. Trewavas (Eds.). The company of biologists Ltd., Cambridge, 347-372.
- Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A. (1963) The influence of organisms on the composition of seawater. In: *The sea*, M. N. Hill (Ed.). John Wiley & Sons, New York, 26-77.
- Reid P., Lancelot C., Gieskes W., Hagmeier E., Weichart G. (1990) Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: a review. *Neth. J. Sea Res.*, **26**, (2-4) 295-331.
- Richardson K., Beardall J., Raven J. (1983) Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytol.*, **93**, (2) 157-191.
- Ridderinkhof H. (1992) On the effects of variability in meteorological forcing on the vertical structure of a stratified watercolumn. 90. Proceedings of a workshop of the joint numerical sea-modelling group on mathematical model of the North Sea and surrounding continental shelf seas, 12, 25-36.
- Riegman R., Kuipers B. R., Noordeloos A. M., Witte H. J. (1993) Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. *Neth. J. Sea Res.*, **31**, (3) 255-265.
- Riegman R., Noordeloos A., De-Senerpont-Domis L., De-Boer M. (1997) Phytoplankton competition (BEON-GARDEN project). *Neth. Inst. Sea Res.*, Annu. Report.
- Rios A. F., Fraga F., Figueiras F. G., Perez F. F. (1995) New and regenerated production in relation to proliferations of diatoms and dinoflagellates in natural conditions. In: *Harmful marine algal blooms*, P. Lassus, G. Arzul, E. Erard-Le Denn, P. Gentien and C. Marcaillou-Le Baut (Eds.). Lavoisier Publ., 663-668.
- Rivkin R., Seliger H., Swift E., Biggley W. (1982) Light-shade adaptation by the oceanic dinoflagellates *Pyrocystis noctiluca* and *P. fusiformis*. *Mar. Biol.*, **68**, (2) 181-191.
- Rothschild B., Osborn T. (1988) Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, **10**, (3) 465-474.
- Ryther J. H., Dunstan W. M. (1971) Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, **171**, 1008-1013.
- Salomon J. C., Lazure P. (1988) Etude par modèle mathématique de quelques aspects de la circulation marine entre Quiberon et Noirmoutier. Rapport IFREMER/DERO, 88.26-EL.
- Sauriau P. G., Guillaud J. F., Thouvenin B. (1996) Estuaire de la Loire. Qualité des eaux. Rapport de synthèse de l'APEEL (Association pour la protection de l'environnement de la Loire), 1984-1994.

BIBLIOGRAPHIE

- Sautour B., Artigas F., Herbland A., Laborde P. (1996) Zooplankton grazing impact in the plume of dilution of the Gironde Estuary (France) prior to the spring bloom. *J. Plankton Res.*, **18**, (5) 835-853.
- Scheffer M., Bavoco J., DeAngelis D., Rose K., Van-Nes E. (1995) Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. *Ecol. Model.*, **80**, (2-3) 161-170.
- Schelske C. L., Stoermer E. F. (1971) Eutrophication, silica depletion and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 1529-1538.
- Schelske C. L., Stoermer E. F. (1972) Phosphorus, silica and eutrophication in Lake Michigan. Nutrients and eutrophication. Special Symposia, American Society for Limnology and Oceanography, Lawrence K.S., 1, 157-171.
- Schluter L., Mohlenberg F., Havskum H., Larsen S. (2000) The use of phytoplankton pigments for identifying and quantifying phytoplankton groups in coastal areas: testing the influence of light and nutrients on pigment/chlorophyll a ratios. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **192**, 49-63.
- Sinclair M., Iles T. (1988) Population richness of marine fish species. *Aquat. Living Resour.*, **1**, (1) 71-83.
- Skogen M. (1998) Optimizing nutrient reduction strategies in the marine environment. A simplified example from the North Sea. *Fisken Havet*, 13p.
- Skogen M., Svendsen E., Berntsen J., Aksnes D., Ulvestad K. (1995) Modelling the primary production in the North Sea using a coupled three-dimensional physical-chemical-biological ocean model. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **41**, (5) 545-565.
- Smayda T., White A. (1990) Has there been a global expansion of algal blooms. If so, is there a connection with human activities? Woods Hole Oceanographic Inst., USA, Report PB92-166982/GAR.
- Smayda T. J. (1970) The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review*, **8**, 353-414.
- Smayda T. J. (1989) Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: a linkage ? In: *Novel phytoplankton blooms*, E. M. Coper, V. M. Bricelj and E. J. Carpenter (Eds.). Springer, New York, 449-483.
- Smayda T. J. (1998) Ecophysiology and bloom dynamics of *Heterosigma akashiwo* (Radiophyceae). In: *Physiological ecology of harmful algal blooms*, D. M. Anderson, A. D. Cembella and G. M. Hallegraeff (Eds.). Bermuda, 113-132.
- Sola F., Masoni A., Fossat B., Porthe-Nibelle J., Gentien P., Bodennec G. (1999) Toxicity of fatty acid 18 : 5n3 from *Gymnodinium* cf. *Mikimotoi* : I. Morphological and biochemical aspects on *Dicentrarchus labrax* gills and intestine. *J. Appl. Toxicol.* **19**, (4) 279-284.
- Solorzano L. (1978) Soluble fractions of phosphorus compounds and alkaline phosphatase activity in loch Creran and loch Aive, Scotland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **34**, 227-232.
- Sournia A. (1995) Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: An inquiry into biodiversity. In: *Harmful marine algal blooms*, P. Lassus, G. Arzul, E. Erard-Le Denn, P. Gentien and C. Marcaillou-Le Baut (Eds.). 103-112.
- Sournia A., Brylinski J., Dallot S., Le-Corre P., Leveau M., Prieur L., Froget C. (1990) Hydrological fronts off the coasts of France: a review. *Oceanol. Acta*, **13**, (4) 413-438.

BIBLIOGRAPHIE

- Steele J., Henderson E. (1992) The role of predation in plankton models. *J. Plankton Res.*, **14**, (1) 157-172.
- Steele J. H. (1962) Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **7**, (2) 137-150.
- Suttle C., Chan A., Cottrell M. (1990) Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, **347**, (6292) 467-469.
- Svendsen E., Berntsen J., Skogen M., Aadlandsvik B., Martinsen E. (1996) Model simulation of the Skagerrak circulation and hydrography during Skagex. *J. Mar. Syst.*, **8**, (3-4) 219-236.
- Svensson J. M., Carrer G. M., Bocci M. (2000) Nitrogen cycling in sediments of the Lagoon of Venice, Italy. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **199**, 1-11.
- Takeuchi T. K. T. U. T. (1997) Environmental features of the area where *Gymnodinium mikimotoi* appeared and conditions for occurrences of the red tide in Tanabe Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **63**, (2) 184-193.
- Tangen K. (1979) Dinoflagellate blooms in norwegian waters. *In: Toxic dinoflagellate blooms.*, D. L. Taylor and H. H. Seliger (Eds.). 179-182.
- Taylor A., Harbour D., Harris R., Burkill P., Edwards E. (1993) Seasonal succession in the pelagic ecosystem of the North Atlantic and the utilization of nitrogen. *J. Plankton Res.*, **15**, (8) 875-891.
- Taylor A., Joint I. (1990) A steady-state analysis of the "microbial loop" in stratified systems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **59**, (1-2) 1-17.
- Tester P., Steidinger K. (1997) *Gymnodinium breve* red tide blooms: Initiation, transport, and consequences of surface circulation. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, (5) 1039-1051.
- Thomas W., Gibson C. (1990) Quantified small-scale turbulence inhibits a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* Stein. *Deep Sea Res.*, **37**, (10A) 1583-1593.
- Thomas W. H., Dodson A. N. (1968) Effects of phosphate concentrations on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom. *Biol. Bull.*, **134**, 199-208.
- Thornton D., Santillo D., Thake B. (1999) Prediction of sporadic mucilaginous algal blooms in the Northern Adriatic Sea. *Mar. Poll. Bull.*, **38**, (10) 891-898.
- Treguer P., Le Corre P., Grall J. R. (1979) The seasonal variations of nutrients in the upper waters of the Bay of Biscay region and their relation to phytoplankton growth. *Deep-Sea Res.*, **26A**, 1121-1152.
- Turner R. E., Rabalais N. N. (1991) Changes in Mississippi River water quality this century. Implications for coastal food webs. *BioScience*, **41**, 140-147.
- Tusseau M. H. (1996) Modélisation des variations saisonnières des cycles biogéochimiques du Golfe du Lion. Université Pierre et Marie Curie. Spécialité : Océanographie, 283 p.
- Tyrrell T., Taylor A. (1996) A modelling study of *Emiliania huxleyi* in the NE Atlantic. *J. Mar. Syst.*, **9**, (1-2) 83-112.
- Uchida T., Toda S., Nakamura O., Abo K., Matsuyama Y., Honjo T. (1998) Initial site of *Gymnodinium mikimotoi* blooms in relation to the seawater exchange rate in Gokasho Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, (2) 129-137.

BIBLIOGRAPHIE

- van-der Veer H., van Raaphorst W., Bergman M. (1989) Eutrophication of the Dutch Wadden Sea: External nutrient loadings of the Marsdiep and Vliestroom basin. *Helgol. Meeresunters.*, **43**, (3-4) 501-515.
- Varela M. (1996) Phytoplankton ecology in the Bay of Biscay. *Sci. Mar. Barc.*, **60**, (Supplement n°2) 45-53.
- Varela R., Cruzado A., Tintore J., Garcia-Ladona E. (1992) Modelling the deep-chlorophyll maximum: a coupled physical-biological approach. *J. Mar. Res.*, **50**, (3) 441-463.
- Videau C. (1987) Primary production and physiological state of phytoplankton at the Ushant tidal front (west coast of Brittany, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **35**, (1-2) 141-151.
- Videau C. (1989) Facteurs écologiques influençant la croissance de *Gyrodinium cf. aureolum* : température et éclaircissement. Faculté des sciences et techniques, Laboratoire de Physiologie Végétale, Report Programme national "Efflorescences algales marines",
- Videau C. (1995) Facteurs nutritifs limitant la production primaire en baie de Seine. Synthèse des résultats des campagnes BIOSEINE et NUTRISEINE (1993-1994). Université de Bretagne Occidentale, Contrat universitaire, CR9 94 2 43 24 05 DEL/CMCN, 58p.
- Videau C. (1996) Vitesse de sédimentation et quota cellulaire de populations naturelles de diatomées. Ifremer, Université de Bretagne Occidentale, Report CR9 96 2 43, 21p.
- Viollier M., Sournia A., Birrien J., Morin P. (1985) Remote sensing of phytoplankton blooms at hydrobiological boundaries off Brittany. Oceanography From Space. Proceedings Of The Atp Symposium On Remote Sensing., Brest, France, HS, 51-56.
- Voisin C. (1987) Premiers résultats biologiques d'une campagne pluridisciplinaire en Mer Celtique. Université de Bretagne Occidentale. Rapport de DEA d'Océanographie Biologique, Aquaculture et Pêche, 24 p.
- Wada E., Hattori A. (1991) Nitrogen in the sea : forms, abundance and rate processes. 208p.
- Woodward E., Owens N. (1990) Nutrient depletion studies in offshore North Sea areas. *Neth. J. Sea Res.*, **25**, (1-2) 57-63.
- Wroblewski J. (1977) A simulation of the distribution of *Acartia clausii* during Oregon upwelling August 1973. *J. Plankton Res.*, **2**, 43-68.
- Xin F. Ma Shaosai C. Y., Chen B., Chen J., Zhou S. (1997) Distribution of chlorophyll-*a* content and estimation of the primary productivity in Rushan Bay from June to September. *Mar. Fish. Res.*, **18**, (2) 32-38.
- Yamaguchi M. (1994) Physiological ecology of the red tide dinoflagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae)- Mechanism of the red tide occurrence and its prediction. *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.*, (27) 251-394.
- Yamaguchi M., Honjo T. (1989) Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the noxious red tide flagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **55**, (11) 2029-2036.
- Yamaguchi M., Itakura S. (1999) Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or Phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. *Fish Sci.*, **65**, (3) 367-373.
- Yamamoto S. (1983) Settling velocity and accumulation of silt-sized quartz grains in water column of deep sea: a computational approach. *Bull. Coll. Sci. Univ.*, (36) 117-128.

BIBLIOGRAPHIE

- Yanagi T., Asai Y., Koizumi Y. (1992) Physical conditions for red tide outbreak of *Gymnodinium mikimotoi*. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, **56**, (2) 107-112.
- Yanagi T., Ishikawa K., Inoue K. I., Susami S. (1995a) Convergence, divergence and vertical velocity at a tidal front in Hiuchi-Nada, Japan. *J. Oceanogr.*, **51**, (2) 225-238.
- Yanagi T., Yamamoto T., Koizumi Y., Ikeda T., Kamizono M., Tamori H. (1995b) A numerical simulation of red tide formation. *J. Mar. Syst.*, **6**, (3) 269-285.
- Yoshida Y., Kodama K., Sakai Y., Tsujino K., Nakajima i., Yamamoto K., Hori Y., Nishikawa T., Miyahara K., Nagai S. (1998) Relationship between the bloom of *Gymnodinium mikimotoi* and water quality or meteorological factors in Osaka Bay and Harima-nada. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **64**, (6) 1006-1012.
- Ypma J., Throndsen J. (1996) Seasonal dynamics of bacteria, autotrophic picoplankton and small nanoplankton in the inner Oslofjord and the Skagerrak in 1993. *Sarsia*, **81**, (1) 57-66.