

MODELISATION ECOLOGIQUE
DE LA BAIE DE LA VILAINE

Rapport annuel

A. CHAPELLE



MODELISATION ECOLOGIQUE
DE LA BAIE DE LA VILAINE

Rapport annuel

A.CHAPELLE

S O M M A I R E

INTRODUCTION.....	1
I. MODELE.....	3
1. Modèle biologique.....	3
a) Variables	
b) Equations	
c) Calibration	
2. Modèle physique.....	6
a) Discrétisation spatiale	
b) Hydrodynamisme	
3. Modèle informatique.....	8
II. SIMULATIONS.....	9
1. Simulation de référence.....	9
2. Analyse de sensibilité pour l'oxygène.....	10
3. Application aux événements anoxiques de 1982.....	12
a) Historique	
b) Données contemporaines	
c) Application	
III. PERSPECTIVES.....	14
1. Améliorations du modèle.....	14
- Couplage avec un modèle physique 3D	
- Ajustement des conditions aux limites	
- Calibration des variables détritiques et benthiques	
2. Modèle et eutrophisation.....	15
3. Modèle et efflorescences phytoplanctoniques toxiques.....	16
CONCLUSION.....	17
ANNEXES	
A. Système d'équations différentielles	
B. Missions en Baie de Vilaine 1988-1989	

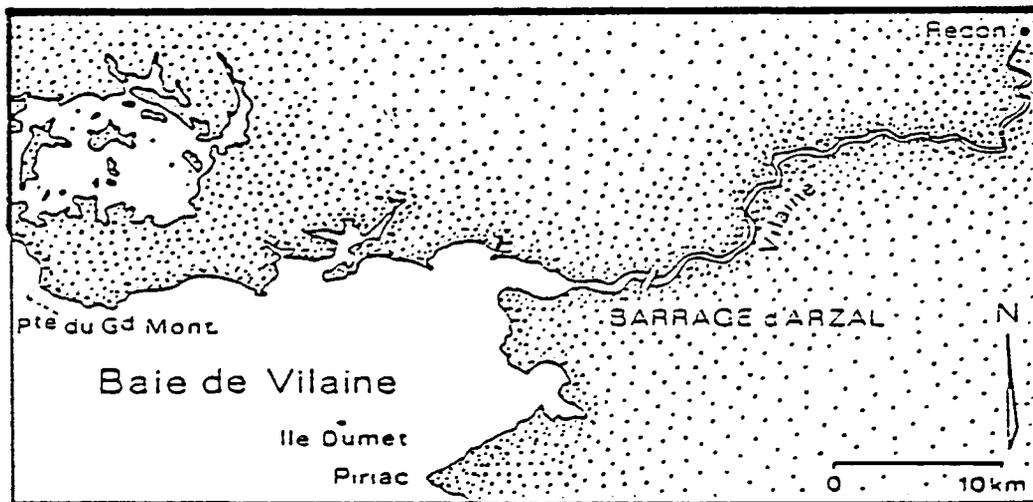
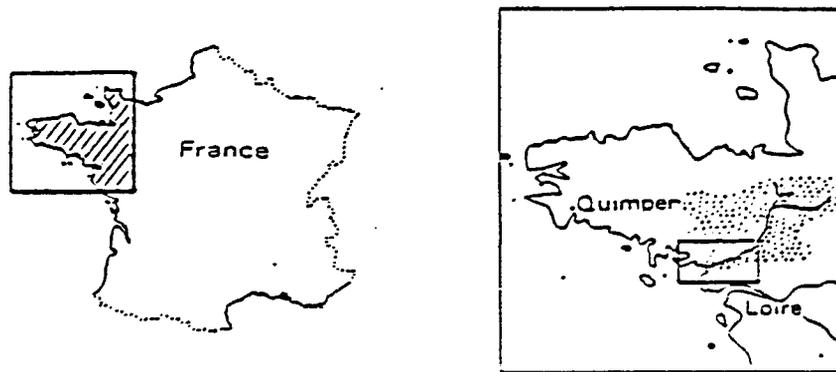


Figure 1 : Situation géographique de la baie de Vilaine.

INTRODUCTION.

La baie de Vilaine, d'une superficie de 200 km², est située au sud de la Bretagne (fig. 1). Son bassin versant (10 400 km²) s'étend sur un tiers de la Bretagne ; il est drainé principalement par le fleuve Vilaine et son affluent l'Oust. L'importance des activités agricoles, et l'agglomération de Rennes sont responsables de teneurs élevées en azote et phosphore dans le fleuve Vilaine, le situant à la limite supérieure de l'eutrophie (QUEGUINER, 1988 a). La construction du barrage d'Arzal (1970), prévu pour assécher la zone marécageuse autour de Redon et établir une réserve d'eau potable à Férel, a réduit l'estuaire de la Vilaine d'une quarantaine de kilomètres. Il en résulte un déplacement des fonctions de dégradation de la matière organique vers la baie (MERCERON, 1986), ainsi qu'une stratification plus importante de l'estuaire. La faiblesse des courants de marée dans la baie favorise la stratification thermique et haline, les temps de résidence y sont élevés ; la circulation est principalement dépendante des vents (SALOMON et LAZURE, 1988).

Ces caractéristiques écologiques particulières rendent l'écosystème de la baie fragile. En sont témoins les différentes manifestations d'eutrophisation côtière (eaux colorées très fréquentes et hypoxies chroniques des eaux de fond qui y sont liées en été, proliférations d'algues vertes, ...) ainsi que l'augmentation des cas d'intoxication par ingestion de coquillages rendus toxiques par le développement de Dinophysis sacculus (dinoflagellé).

Un événement plus grave est survenu en juillet 1982 : des mortalités massives de poissons et de crustacés, causées par une baisse drastique de l'oxygène dissous au fond (MERCERON, 1987). Une commission fut alors constituée, chargée de l'étude des causes de ces troubles et de la recherche de solutions concrètes pour restaurer la qualité des eaux d'une région où la pêche, la conchyliculture et le tourisme sont un enjeu économique important. Les résultats acquis de 1982 à 1988 ont mis en évidence le rôle majeur des croissances excessives de phytoplancton, liées à la fertilisation du milieu par le fleuve Vilaine, et à des conditions hydrodynamiques spécifiques (QUEGUINER, 1988 a). Des actions sont envisagées pour limiter la production primaire (QUEGUINER, 1988 b), mais leur efficacité est difficile à apprécier du fait de la complexité de ce milieu estuarien et côtier.

La représentation dynamique de l'écosystème "baie de Vilaine" au moyen d'un modèle numérique permettrait d'améliorer la compréhension des flux de matière (azote, oxygène, phosphore) qui y circulent, de vérifier les hypothèses formulées et de quantifier l'impact des opérations proposées.

La simulation du cycle de l'azote et de l'oxygène en différents secteurs de la baie s'attache, dans un premier temps, à reproduire l'évolution des différents stocks d'azote et de l'oxygène observée, ainsi qu'à mettre en évidence les processus majeurs responsables des hypoxies. Le perfectionnement de l'outil, l'introduction du cycle du phosphore et de Dinophysis représentent les prochaines étapes d'exploitation du modèle.

CHAPITRE I : MODELE

1. Modèle biologique

- a) Variables
- b) Equations
- c) Calibration.

2. Modèle physique

- a) Discrétisation spatiale
- b) Hydrodynamisme

3. Modèle informatique

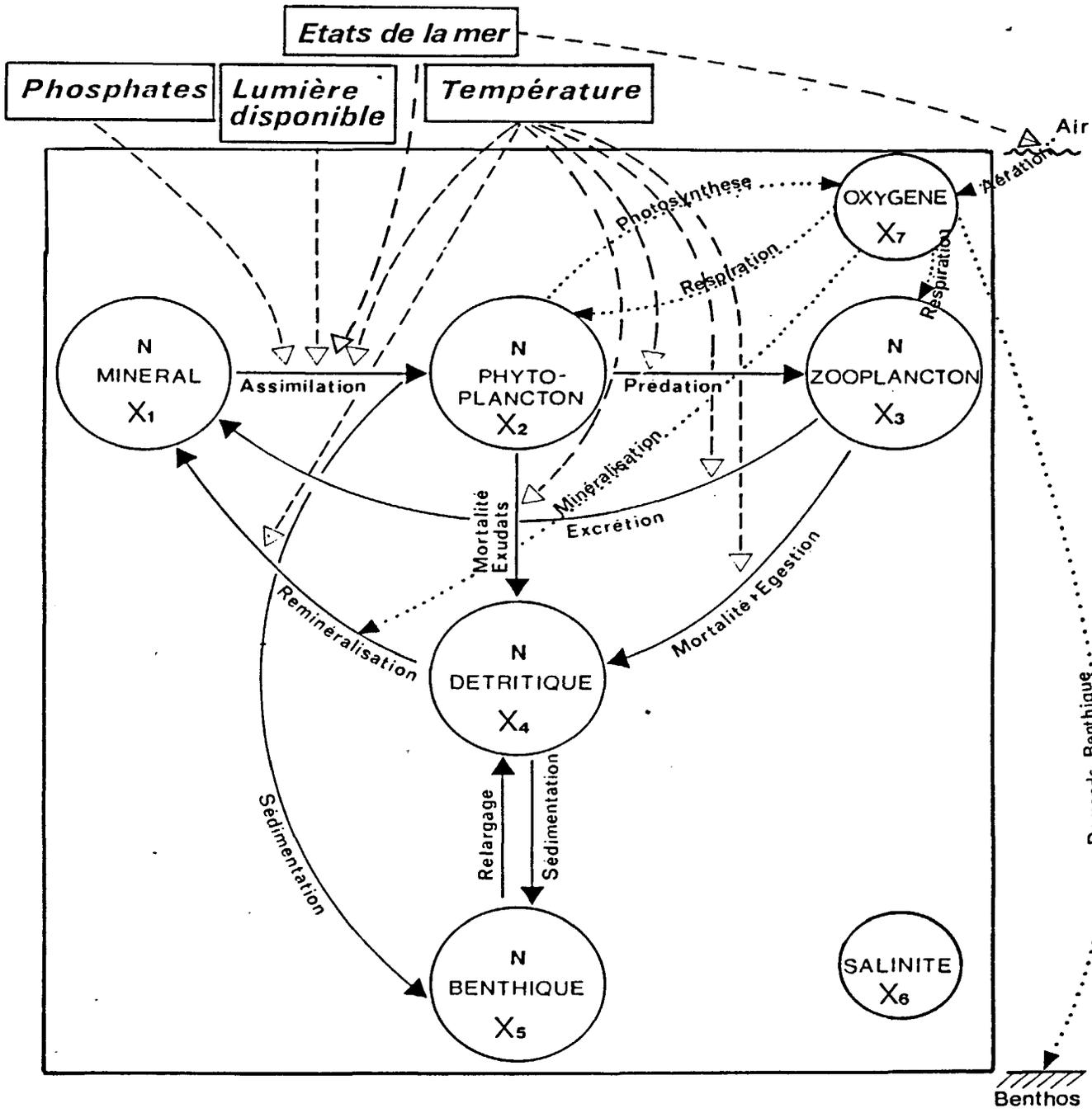


Figure 2 : Schéma conceptuel

(X_i) variable d'état
 [] variable forçante

—> flux d'azote ($\mu\text{mol N} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$)
> flux d'oxygène ($\text{mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$)
 - - -> forçage du système.

I. LE MODELE.

1. Modèle biologique.

Il est construit autour du phytoplancton, maillon central des problèmes écologiques observés dans la baie.

a) Variables :

Le modèle est composé de sept variables d'état (fig. 2) :

- cinq formes de l'azote ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) décrivent le cycle de l'azote en milieu côtier.
- la salinité (‰) est un traceur conservatif utilisé pour calibrer les flux d'eau dans le modèle physique.
- l'oxygène dissous (mg.l^{-1}) est un élément-clé pour l'étude de la qualité des eaux.

Par ailleurs, le système est forcé (fig. 3) par la température (mesures de MAGGI et al., 1986), la lumière (flux en W.m^{-2} calculé par la méthode de BROCK (1981) d'après les données d'insolation de la station météorologique de Lorient) et les phosphates (MAGGI et al., 1986). La silice n'étant pas limitante pour le phytoplancton (QUEGUINER, 1986), elle n'est pas modélisée. L'état de la mer (station météorologique de Belle-Ile) est aussi introduit en tant que variable forçante. L'agitation de la mer induit une remise en suspension des sédiments en milieu peu profond, qui modifie la pénétration de la lumière, donc la photosynthèse ; elle modifie en outre la réaération de l'eau.

b) Equations :

L'évolution des variables d'état dans le temps est décrite par une somme de processus élémentaires :

Azote minéral (X_1) :

$$dX_1/dt = \text{minéralisation} + \text{zoo-excrétion} - \text{phyto-assimilation}$$

Phytoplancton (X_2) :

$$dX_2/dt = \text{phyto-croissance} - \text{phyto-mortalité} - \text{phyto-sédimentation} - \text{broutage}$$

Zooplancton (X_3) :

$$dX_3/dt = \text{zoo-croissance} - \text{zoo-excrétion} - \text{zoo-mortalité}$$

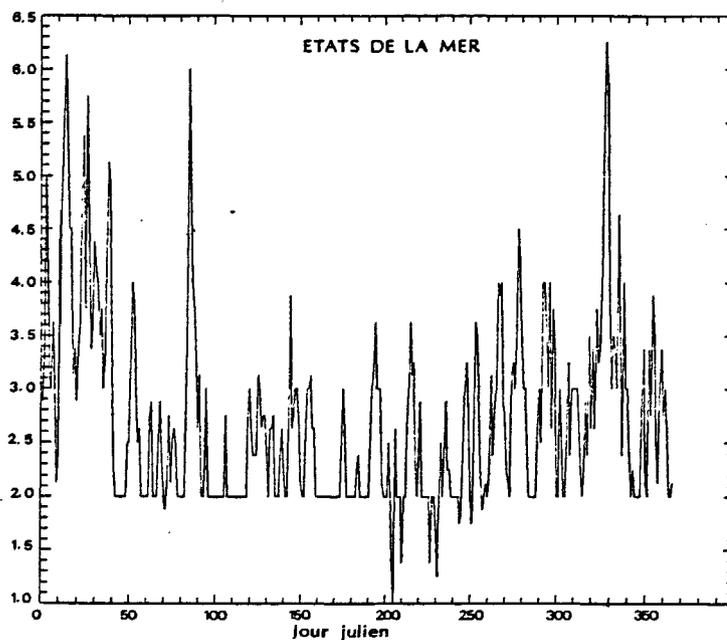
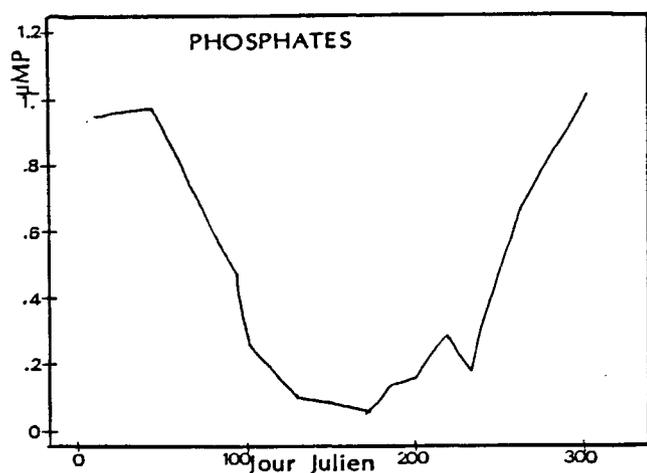
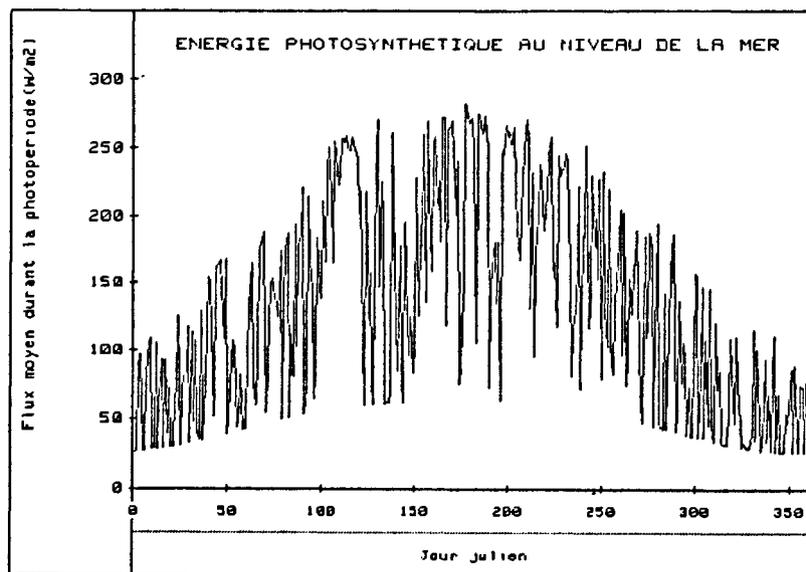
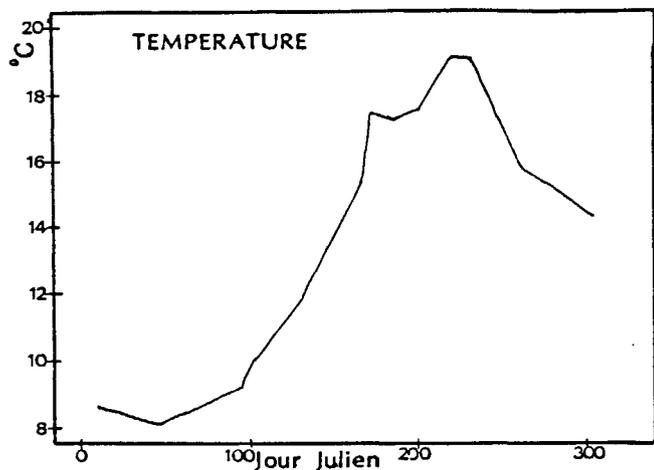


Figure 3 : Evolution des variables forçantes pour l'année 1984.
 Phosphates et température : données de MAGGI et al., 1986.
 Etats de la mer : station météorologique de Belle-Ile.
 Energie lumineuse : calculée à partir de l'ensoleillement
 (aéroport de Lorient), selon la méthode de BROCK, 1981.

Azote benthique (X_5) :

$$dX_5/dt = \text{phyto-sédimentation} + \text{sédimentation-détritique} - \text{relargage}$$

Azote détritique (X_4) :

$$dX_4/dt = -dX_1/dt - dX_2/dt - dX_3/dt - dX_5/dt$$

Salinité (X_6) :

$$dX_6/dt = 0$$

Oxygène (X_7) :

$$dX_7/dt = \text{aération} + \text{photosynthèse} - \text{phyto-respiration} - \text{zoo-respiration} \\ - \text{minéralisation} - \text{demande-benthique}$$

L'écriture détaillée est donnée en annexe A, les valeurs des paramètres sont dans le tableau 1.

La croissance du phytoplancton est accélérée par la température (T) et limitée par la lumière (fonction de STEELE : f_L) et par les sels nutritifs (fonction de MICHAELIS : f_{SN}) :

$$\text{phyto-croissance} = p_6 \cdot e^{P3T} \cdot f_L \cdot f_{SN}$$

$$f_{SN} = \min \left(\frac{X1}{X1+P8}, \frac{P}{P+P9} \right)$$

P : phosphates.

$$f_L = \iint \frac{I_{z,t}}{P7} \cdot e^{(1 - \frac{I_{z,t}}{P7})} \cdot dz \cdot dt$$

Intégrale sur le temps d'éclairement et sur la profondeur.

$$I_{z,t} = I_{0,t} \cdot e^{-kz}$$

$I_{z,t}$: intensité lumineuse à la profondeur z et au temps t ($W m^{-2}$).

$I_{0,t}$: intensité lumineuse en surface au temps t.

$k = k_{NC} + 0,054 \cdot X_2^{2/3} + 0,0088 \cdot X_2$ k : coefficient d'extinction lumineuse (m^{-1}), somme de l'extinction des matières non chlorophylliennes (k_{NC}) et de l'effet auto-ombrant de la chlorophylle selon la méthode de Riley (RILEY et al., 1956). L'extinction non chlorophyllienne dépend de la remise en suspension des sédiments, soit $k_{NC} = \text{état mer} * p_{26}$ pour les stations côtières, et pour les autres si les états d'agitation sont supérieurs à 3, $k_{NC} = p_{26}$ dans les autres cas.

Tableau 1: Calibration des paramètres

p	définition	unité	valeur	référence
1	taux de reminéralisation de N organique à 0°C	1/j	0,02	
2	demande benthique	gO2/m2/j	1	Merceron,86 - Thouvenin,84
3	taux d'augmentation des vitesses selon la température	1/j	0,07	
4	respiration de maintenance du phytoplancton	1/j		
5	respiration du phytoplancton	%	0,08	Ryther,54 - Falkowski et Owens,78- McAllister,84
6	taux maximum de croissance brute du phyto à 0°C	1/j	0,45	
7	flux lumineux optimal	W/m2	70	Mortain-Bertrand,88
8	constante de Michaelis pour N	µmolN/l	4	Eppley et Thomas,69 McIsaac et Dugdale,69
9	constante de Michaelis pour P	µmolP/l	0,5	
10	assimilation du phytoplancton	%	0,8	Falkowski et al,80
11	rapport O/N pour la reminéralisation	mgO2/µmolN	0,064	
12	rapport N/chlorophylle		1	
13	rapport O/N pour la photosynthèse ou la respiration du phytoplancton	mgO2/µmolN	0,5	
14	seuil d'échappement à la prédation	µmolN/l	0,1	
15	taux de mortalité du phytoplancton à 0°C	1/j	0,005	
16	ration relative max du zooplancton à 0°C	1/j	0,25	
17	delta d'Ivlev du zooplancton	1/µmolN	0,02	
18	taux d'assimilation du zooplancton	%	0,6	
19	respiration du zooplancton	mgO2/j/µmolN	0,0084	Mayzaud,73
20	taux d'excrétion du zooplancton à 0°C	1/j	0,01	Mayzaud,73
21	taux de mortalité du zooplancton à 0°C	1/j	0,005	Mayzaud,73
22	réaération	1/j	0,3	
23	vitesse de sédimentation de la matière organique	m/j	1	
24	vitesse de sédimentation du phytoplancton	m/j	0,5	Smayda et Bienfang,83 Vinogradova,77
25	taux de relargage de N benthique	1/j	0,07	
26	coefficient d'extinction	1/m	0,2	

paramètres pour le calcul de densité

o1=-173,4292 / o2=249,6339 / o3=143,3483 / o4=-21,8492
p1=-0,033096 / p2=0,0142529 / p3=-0,0017

paramètres pour le calcul de l'oxygène à saturation

a0=0,9998395 / a1=6,7914.10-5 / a2=-9,0894.10-6 / a3=1,0171.10-7
a4=-1,2846.10-9 / a5=1,1592.10-11 / a6=-5,0125.10-14
b0=8,25917.10-4 / b1=-4,4490.10-6 / b3=-1,258.10-9 / b4=3,315.10-12
c0=-6,33761.10-6 / c1=2,8441.10-7 / c3=2,83258.10-10
d0=5,4705.10-7 / d1=-1,97975.10-8 / d2=1,6641.10-9 / d3=-3,1203.10-11

Le broutage par le zooplancton, accéléré par la température, dépend de la biomasse phytoplanctonique selon une formule d'IVLEV avec seuil : $\text{broutage} = p_{16} \cdot e^{p_{3T}} \cdot (1 - e^{p_{17} \cdot \max(0, (X_2 - p_{14}))})$.

Mortalité, excrétion et minéralisation sont fonction de la température, sédimentation et relargage sont constants.

Pour établir le bilan d'oxygène, il est nécessaire de calculer la concentration à saturation, d'après l'équation de Weiss (dans AMINOT et al., 1980) :

$$O_2 \text{ sat} = 1,429 \cdot e^{[A1 + A2 \cdot 100/T + A3 \cdot \text{Log}(T/100) + A4 \cdot T/100 + X_6 \cdot (B1 + B2 \cdot T/100 + B3 \cdot (T/100)^2)]}$$

T = température en Kelvins

X₆ = salinité.

Les échanges d'oxygène à travers la surface de l'eau sont proportionnels à l'écart à la saturation :

$$\text{aération} = k_{\text{air}} \cdot (O_2 \text{ sat} - X_7)$$

k_{air} est le coefficient de réaération (j⁻¹). Il dépend de l'agitation en surface (WILSON et MAC LEOD, 1974) : $k_{\text{air}} = p_{12} \cdot \text{état mer}$.

La production d'oxygène par photosynthèse est reliée à la croissance par le rapport O/N (p₁₃) déduit de l'équation :



La respiration phytoplanctonique représente 5 à 10 % (p₅) de la photosynthèse maximale (RYTHER, 1954 ; MAC ALLISTER, 1964), soit phytorespiration = p₅ · p₆ · e^{p_{3T}} · p₁₃ avec p₅ · e^{p_{3T}} croissance maximale du phytoplancton à la température T et p₁₃ le facteur de conversion O/N. Pour le zooplancton une simple constante est choisie.

La minéralisation des composés organiques consomme de l'oxygène selon le rapport O/N déduit de :



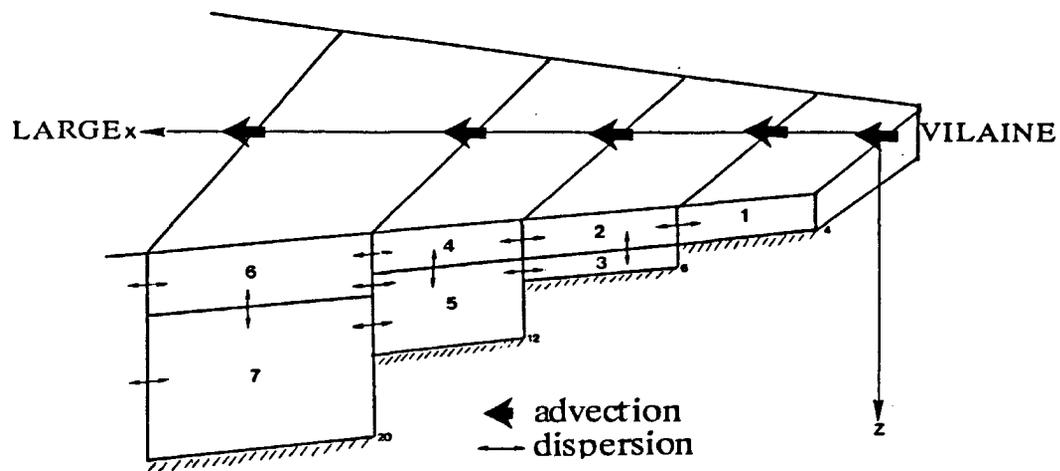
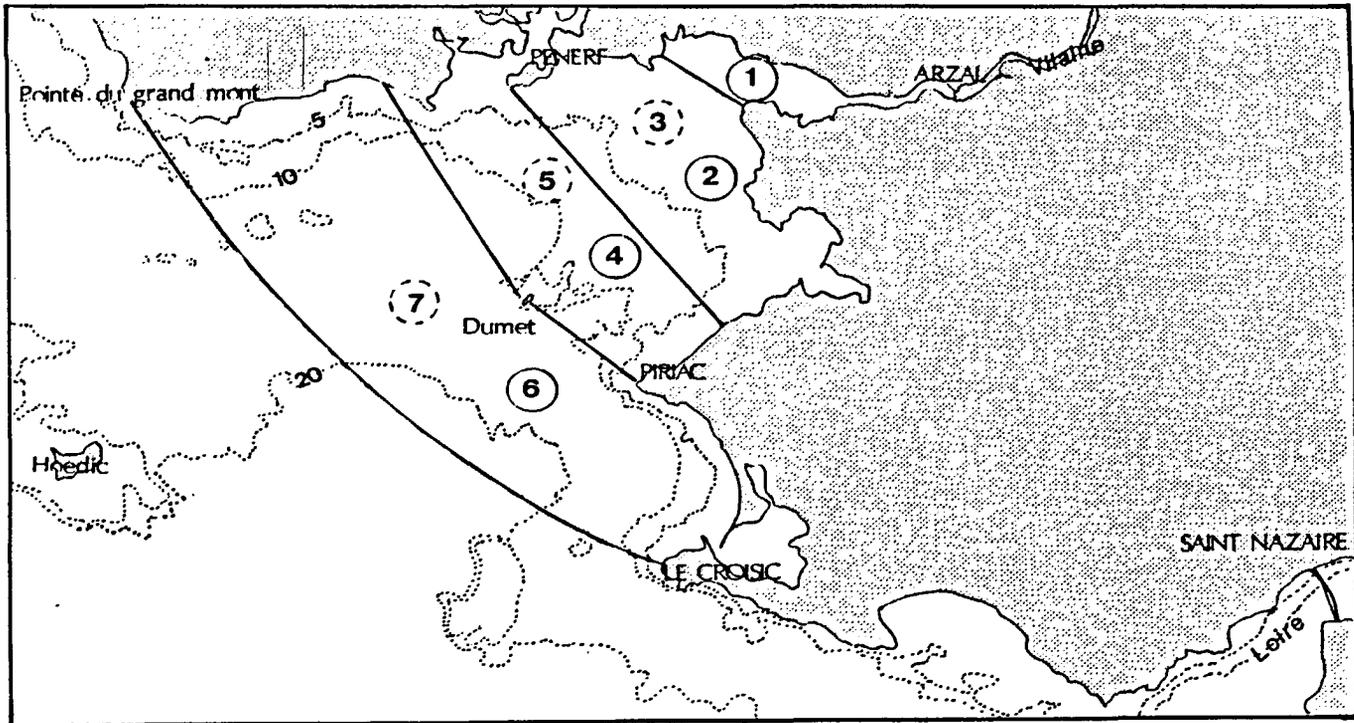


Figure 4 : Modèle physique

haut : situation des boites dans la baie
 bas : boites et flux d'eau

○ boîte de surface
 ⊙ boîte de fond.

Enfin le benthos constitue un puits d'oxygène, regroupant respiration, minéralisation et oxydation des sédiments. Cette hétérogénéité de réactions biochimiques impose une simplification de représentation : demande-benthique = p_2 .

c) Calibration :

Le choix des valeurs pour les paramètres se fait par recherche bibliographique et par comparaison des simulations aux données. Certains sont calibrés à partir de mesures in situ.

La constante de réaération est déduite de la formule de O'CONNOR et DOBBINS (1958) :

$$p_{22} = 3,93 \cdot u^{0,5} \cdot h^{-1,5} \quad (j^{-1})$$

u : courant en surface ($m.s^{-1}$), la moyenne pour la Vilaine en négligeant l'action du vent est de $0,2 m.s^{-1}$ (SALOMON et LAZURE, 1988).

h : hauteur de la couche de mélange (m) (4 à 6 m). Soit $p_{22} = 0,3 j^{-1}$.

La calibration du coefficient d'extinction lumineuse prend en considération les données acquises en 1988 et 1989 en Vilaine (annexe B). Celles-ci font apparaître une gradation côte-large causée par les apports de la Vilaine et par la bathymétrie, ainsi qu'une influence de l'agitation par le vent sur la pénétration de la lumière (situation d'octobre 1988). La constante non chlorophyllienne est déduite des mesures de coefficient total et de chlorophylle.

Les valeurs forçant le système, ainsi que les conditions initiales correspondent aux observations de l'année 1984 (année comprenant le plus de mesures).

2. Modèle physique.

a) Discrétisation spatiale :

Le modèle écologique est couplé à un modèle en boîtes de la baie (fig. 4) défini par le gradient de dilution (côte → large) et la stratification verticale. Le découpage spatial est indépendant du temps. Dans chaque boîte la distribution des variables est homogène.

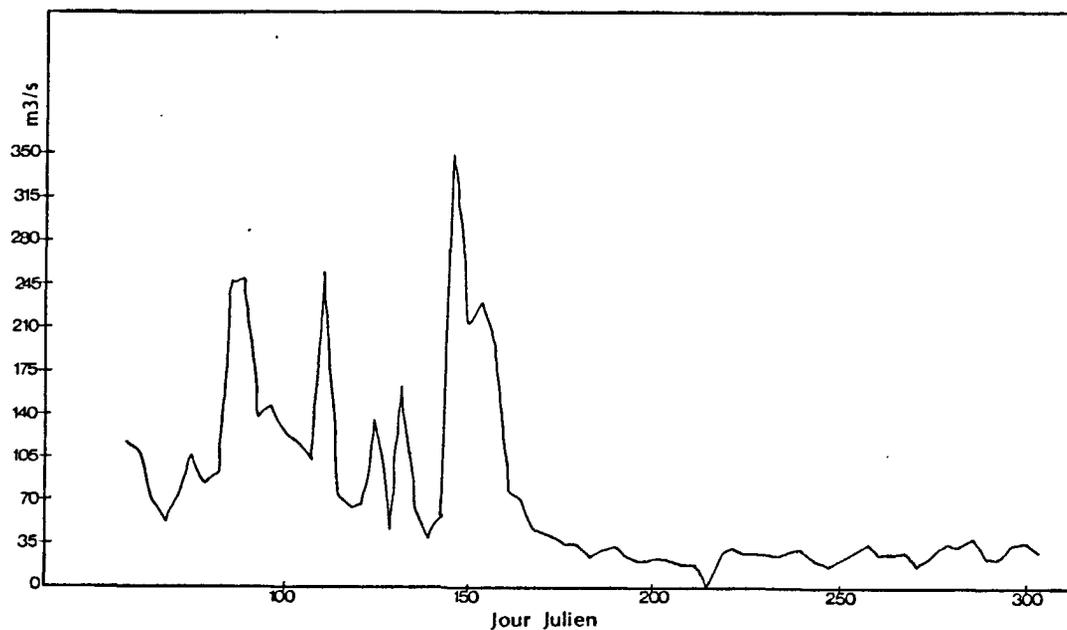


Figure 5 : Débits de la Vilaine en 1984 (d'après CLEMENT, 1985).

Tableau 2 : Calibration des flux dispersifs.

Pour les échanges avec les limites, le flux dispersif en $m^3 \cdot s^{-1}$ est retenu.

K : coefficient dispersion $m^2 \cdot s^{-1}$	Kx en surface				Kx au fond				Kz vertical		
	1-2	2-4	4-6	6-limite	3-5	6-5	7-5	7-limite	2-3	4-5	6-7
01.01 - 31.03	300	600	700	800	600	600	600	900	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}
01.04 - 19.06	120	300	300	600	300	300	300	700	$5 \cdot 10^{-6}$	10^{-6}	10^{-6}
20.06 - 07.09	60	120	120	500	300	300	300	500	10^{-5}	10^{-5}	10^{-5}
08.09 - 31.12	120	300	300	600	600	600	600	700	$5 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-4}$

Les limites sont le fleuve Vilaine (barrage d'Arzal), la côte et le plateau continental breton (LE CORRE & TREGUER, 1976) pour le large. La construction de boîtes tampons (6/7) entre système simulé et océan permet de s'affranchir de la connaissance insuffisante des conditions du large.

b) Hydrodynamisme :

Les flux advectifs introduits dans le modèle correspondent aux apports d'eau douce de la Vilaine (débits mesurés à Arzal, fig. 5) et sont limités aux boîtes de surface. Les courants résiduels de marée de faible importance (de NADAILLAC et BRETON, 1985 ; SALOMON et LAZURE, 1988) sont négligés. Il en est de même pour l'influence de la Loire, les eaux ligériennes ne pénétrant dans la baie que pour des configurations particulières de vent, marée et débit.

L'effet instantané de la marée est pris en compte dans les termes dispersifs dont la calibration se fait par la comparaison des salinités observées et simulées. Ils varient avec les débits de la Vilaine, et l'agitation de la mer par le vent.

Quatre périodes peuvent être distinguées en 1984 :

- 01.01 au 31.03 : Vilaine en crue, halocline importante ; mer agitée.
- 01.04 au 19.06 : Vilaine en crue, halocline importante ; mer peu agitée.
- 20.06 au 31.08 : débit faible, thermocline ; mer peu agitée.
- 01.09 au 31.12 : débit faible à moyen ; mer agitée.

Les coefficients de dispersion sont proportionnels à l'état de la mer (THERRIAULT et al., 1978). La dispersion horizontale est augmentée pour de forts débits de la Vilaine (compensation des apports d'eau douce par de l'eau de mer, BARETTA et RUARDIG, 1988), mais la dispersion verticale est diminuée par la présence d'une halocline. La calibration de ces flux dispersifs est présentée, tableau 2.

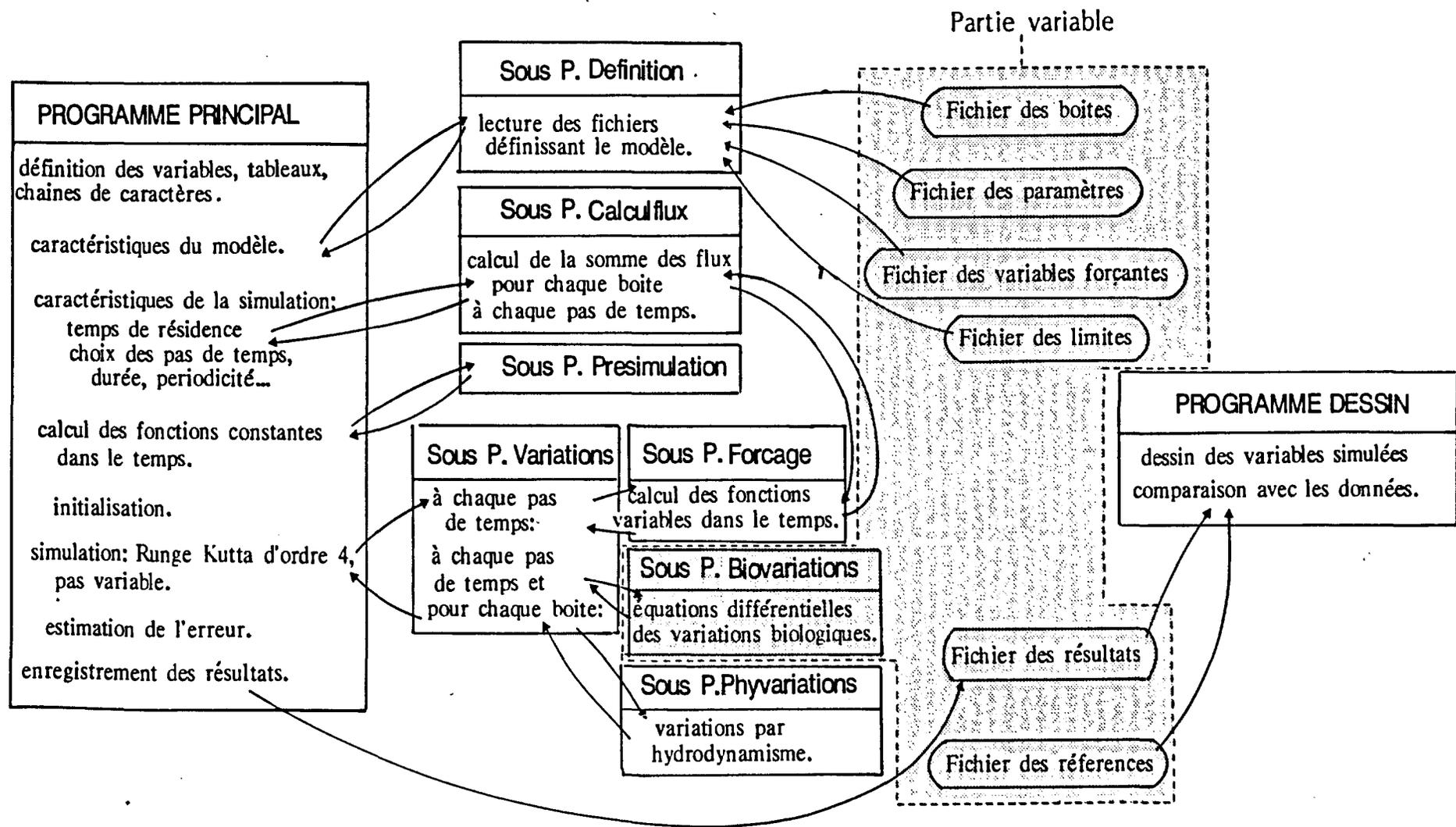


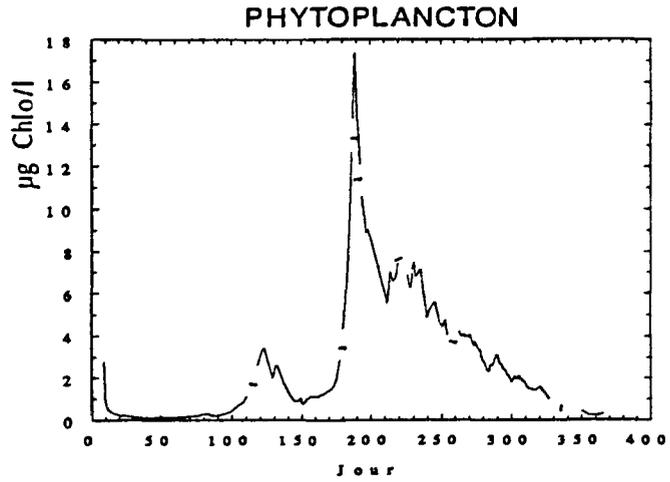
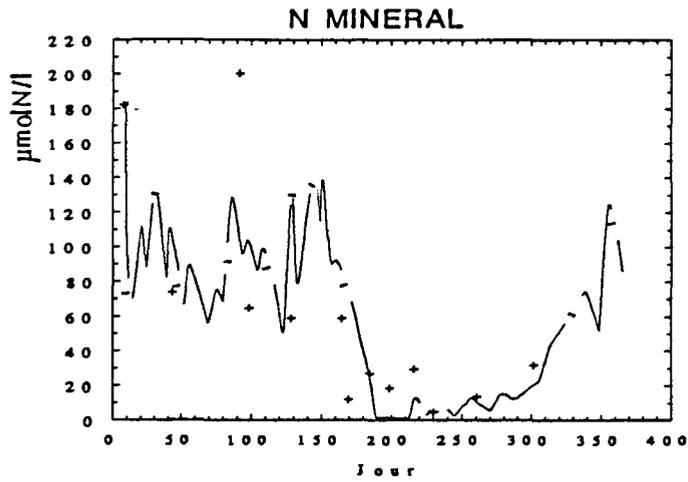
Figure 6 : Mise en oeuvre informatique. Les caractéristiques du modèle "Baie de Vilaine" sont introduites dans la partie grisée.

3. Modèle informatique.

Commençant la simulation au 10 janvier 1984 (premier jour des données), les équations sont intégrées par la méthode numérique de Runge Kutta d'ordre 4 à pas variable. Le logiciel de modélisation (fig. 6) est une adaptation du logiciel ELISE (MENESGUEN), compilé en Fortran 77 sur micro-ordinateur SUN (3/260 et 386i). Les sorties graphiques utilisent le logiciel GKS.

CHAPITRE II : SIMULATIONS

1. Simulation de référence
2. Analyse de sensibilité pour l'oxygène
3. Application aux événements anoxiques de 1982
 - a) Historique
 - b) Données contemporaines
 - c) Application



Boîte 1

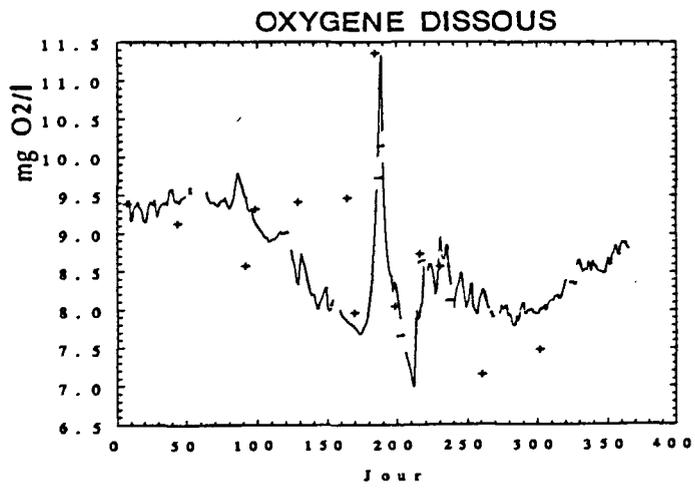
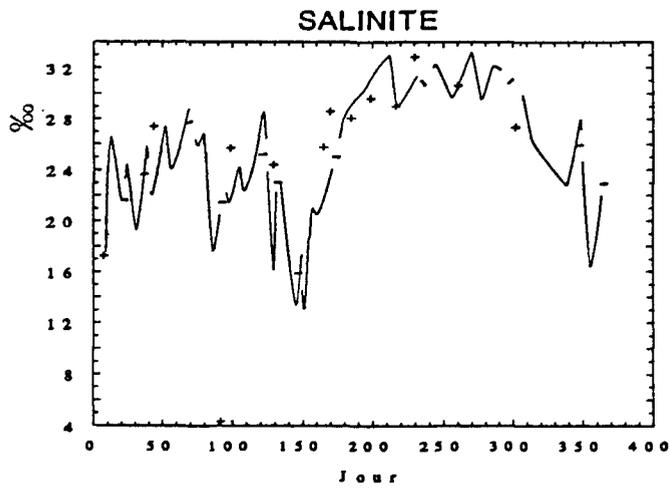


Figure 7a : Simulation de référence. Comparaison des variables simulées -i- (boîte i) et mesurées +. Les données sur la chlorophylle en estuaire ne distinguent pas la biomasse autochtone des apports par le fleuve pouvant représenter plus de 50 % (CLEMENT, 1986). Elles ne peuvent être comparées au phytoplancton simulé.

II. LES SIMULATIONS.

1. Simulation de référence.

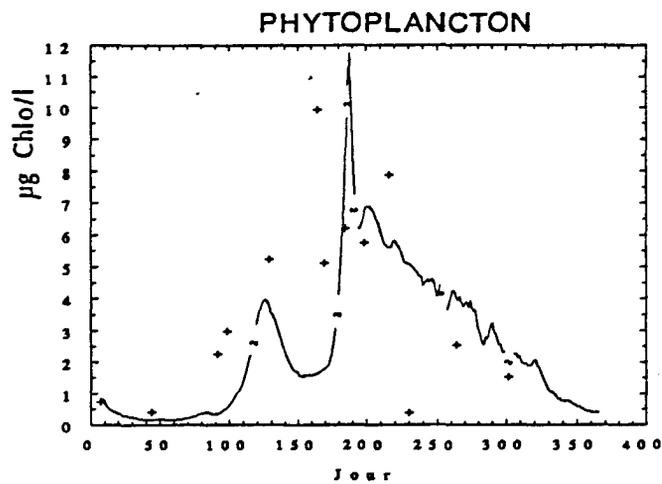
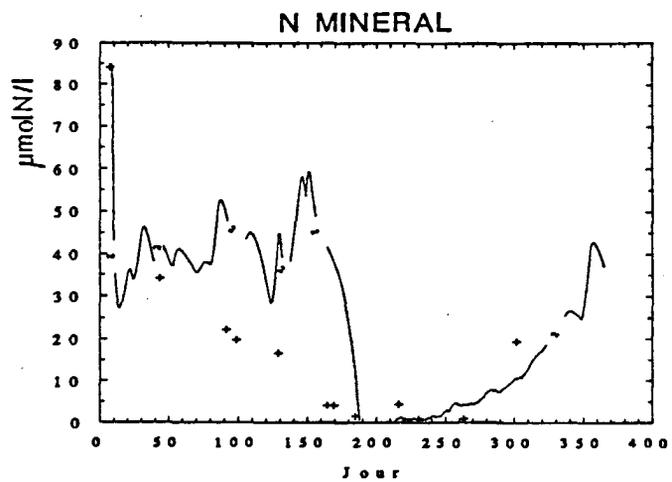
Elle est obtenue à partir des équations et des valeurs de paramètres décrites précédemment, et comparée aux données existant pour l'année 1984. Cette simulation (fig. 7) servira de témoin pour les modifications et applications ultérieures.

La baie de Vilaine est un écosystème fortement fertilisé par le fleuve Vilaine (bassin versant de 10 400 km², 1/3 Bretagne), les concentrations en azote minéral dépassent 150 µmol.l⁻¹ dans l'estuaire et décroissent ensuite vers le large. Ce stock hivernal est utilisé dès le printemps par le phytoplancton, qui atteint, dans cette situation d'eutrophisation, des biomasses de 15 µg chlo.l⁻¹.

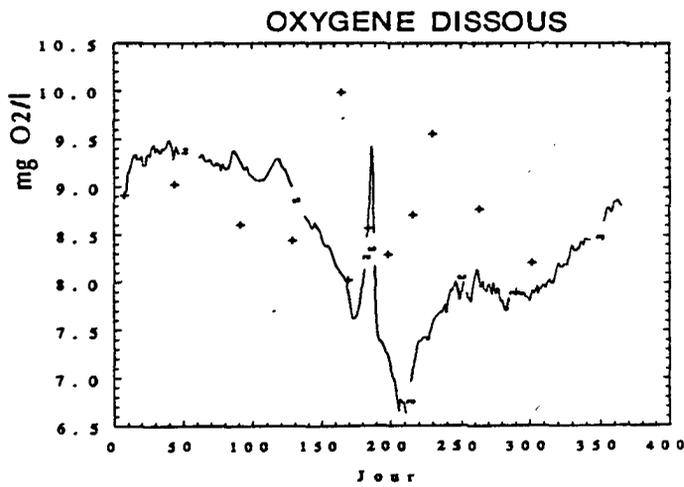
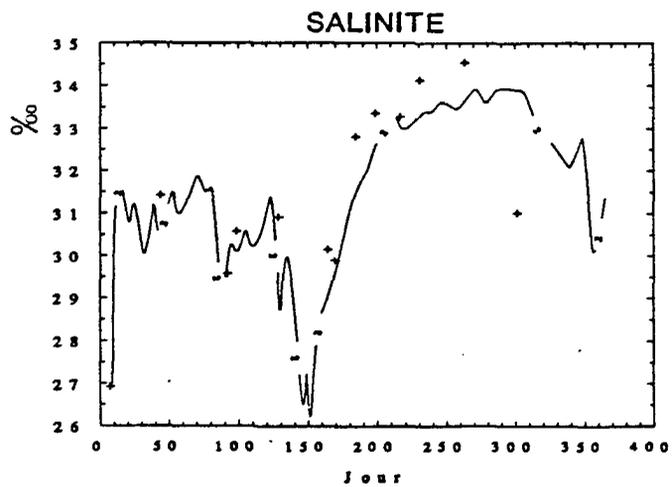
Dans l'estuaire, les fortes turbidités (10 - 30 NTU mesurées, annexe B - matières en suspension > 20 mg l⁻¹, CLEMENT 1985), sont causées par les apports particuliers du fleuve et par la remise en suspension des sédiments par agitation de la mer (vent). Elles réduisent la pénétration de la lumière ; la croissance phytoplanctonique est alors limitée, même en présence de sels nutritifs abondants. C'est une caractéristique des écosystèmes estuariens (CLOERN, 1987), elle explique le déclin brutal en automne du phytoplancton alors que la mer est agitée.

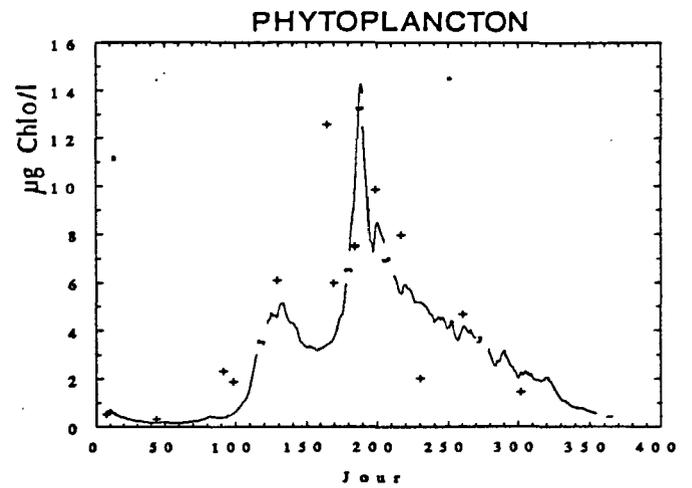
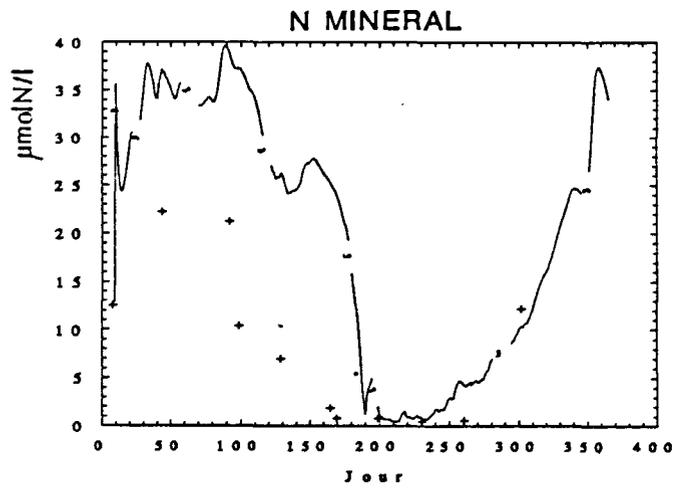
Pour les populations moins côtières, l'influence du vent sur la turbidité est moins grande, et la disparition du bloom simulé moins sévère, comparée aux mesures. D'autres hypothèses peuvent être évoquées, telles qu'un effet direct de la turbulence sur la mortalité (pour les dinoflagellés, dégradation mécanique des cellules ...), l'apparition de substances inhibitrices de croissance, apportées par le fleuve, ou émises par la dégradation de cellules algales ... Mais la conception volontairement simplifiée du maillon producteur dans le modèle ne permet pas d'intégrer de telles hypothèses.

Un autre point délicat concerne l'apparition du bloom printanier au large. Il coïncide avec une baisse de salinité des eaux de surface (fig. 8, MAGGI et al., 1986) causée vraisemblablement par l'intrusion d'eaux ligériennes dans la baie. La stratification haline qui en résulte,



Boite 2





Boite 3

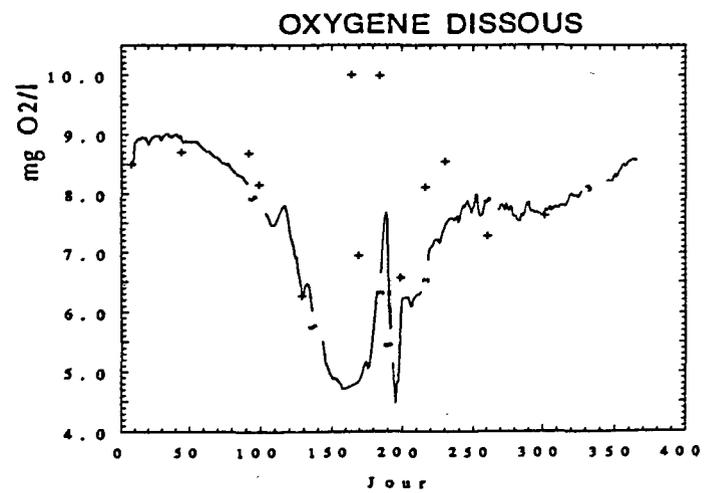
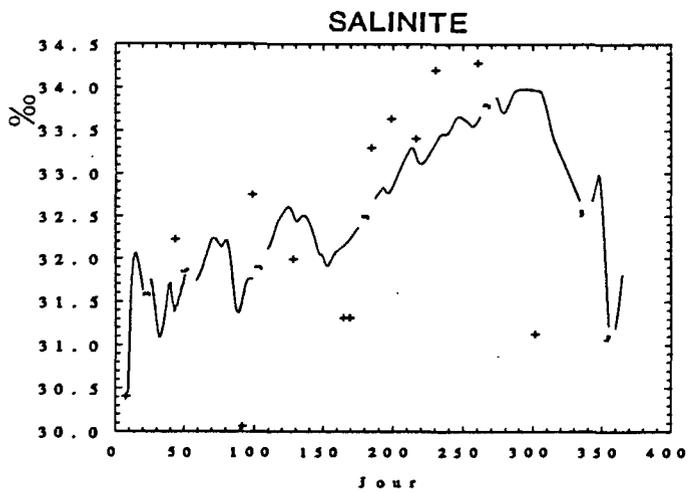
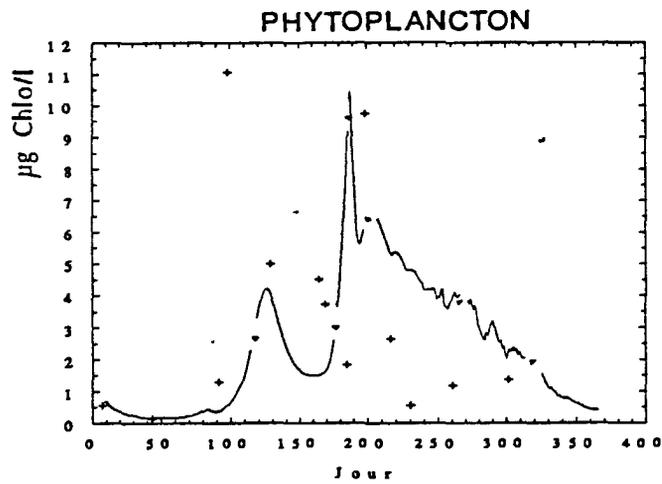
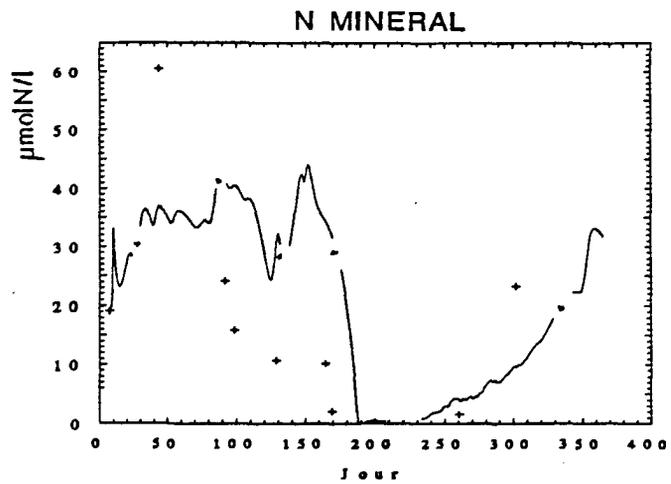
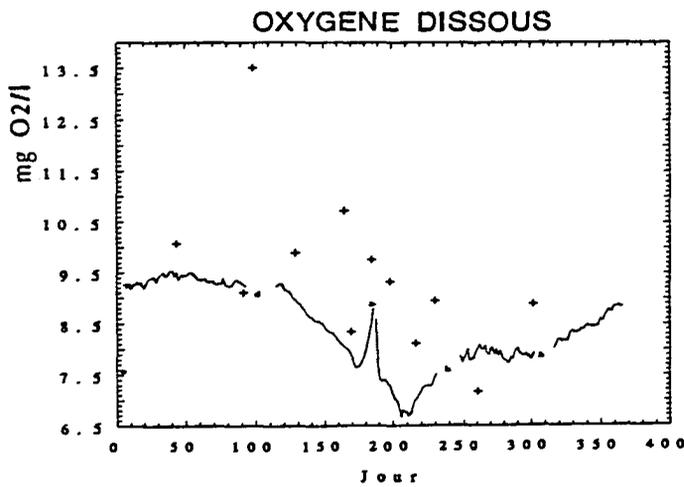
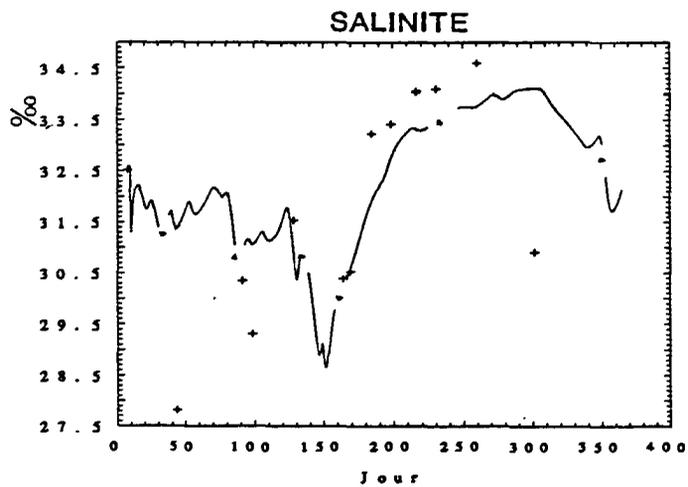
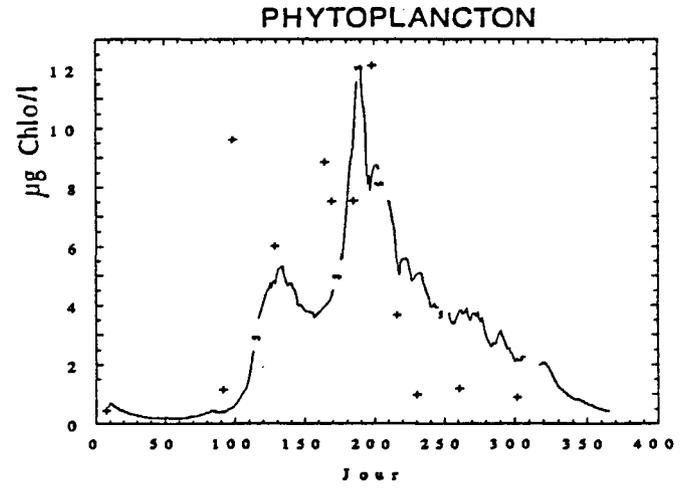
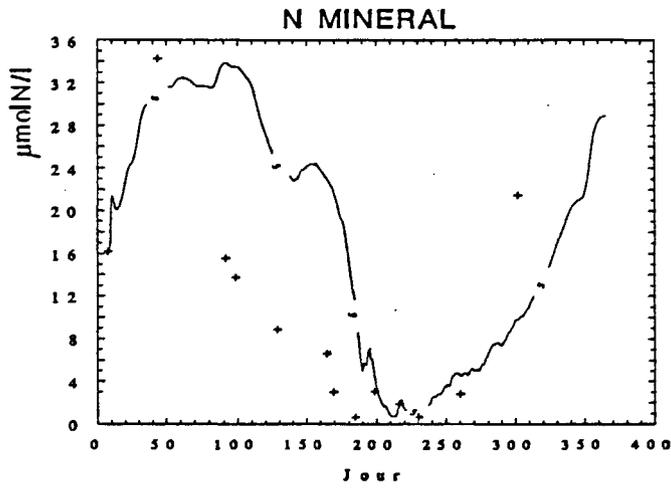


Figure 7a : Simulation de référence. Comparaison des variables simulées -i- et mesurées +.



Boite 4





Boite 5

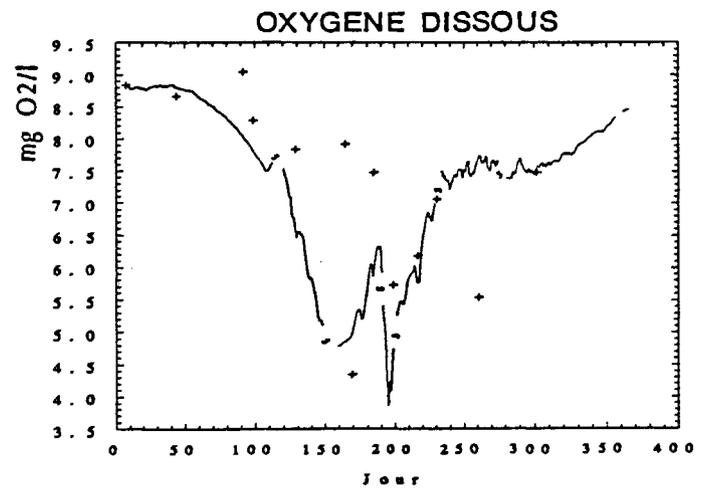
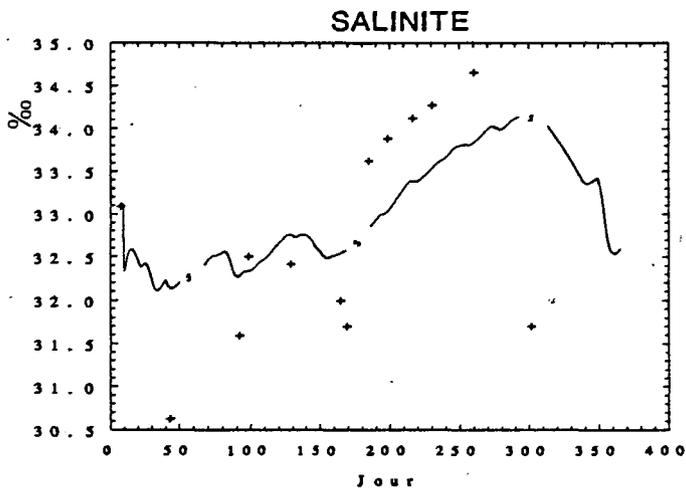


Figure 7a : Simulation de référence. Comparaison des variables simulées -i- (boite i) et mesurées +.

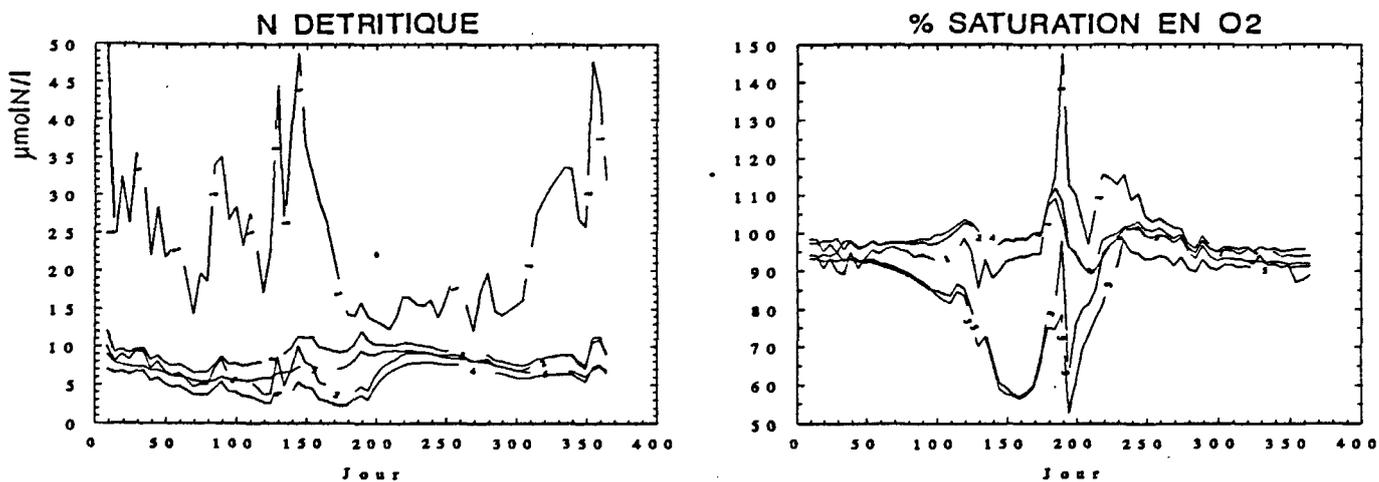


Figure 7b : Evolution de l'azote détritique et du % de saturation d'oxygène dans les 5 boîtes du système : -i- boîte i.

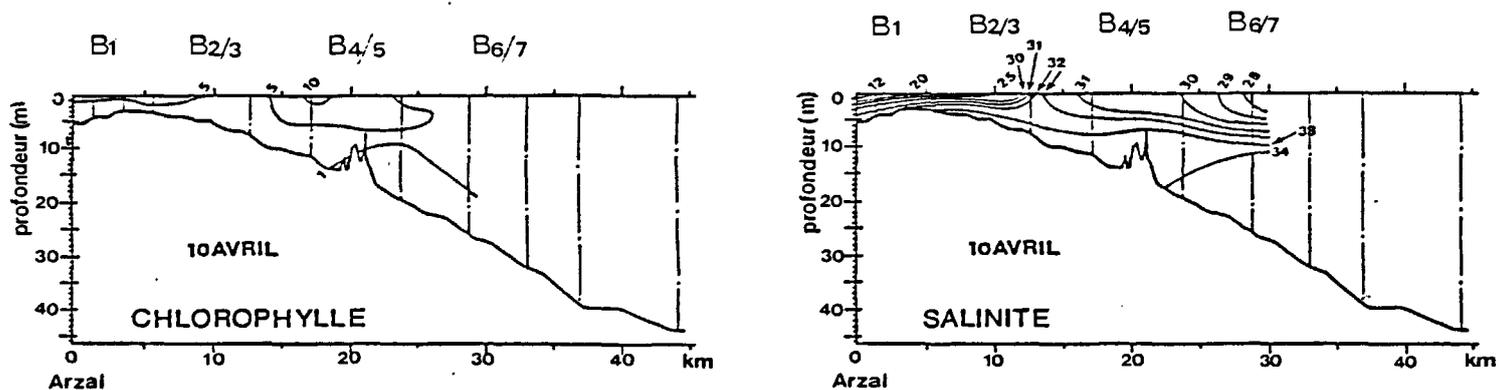


Figure 8 : Situation au 10 avril de la salinité et de la concentration en chlorophylle, selon une coupe NE-SW à partir du barrage d'Arzal (MAGGI et al., 1986).

conjointement à une période de calme, favorise l'initiation du bloom. Mais le modèle, négligeant l'influence de la Loire, ne simule pas correctement la stratification (salinité surestimée) et le phytoplancton.

L'évolution de l'oxygène dissous présente un contraste remarquable entre les boîtes de surface où se produisent des sursaturations de 150 % (180 % observé par MAGGI et al., 1986), et les boîtes de fond sous-saturées au printemps et en été (50 % simulé et observé). Cette opposition est renforcée au printemps et en été quand la mer est calme (diffusion verticale faible). Les pics d'oxygène simulés coïncident avec ceux du phytoplancton, en photosynthèse active, alors que les hypoxies apparaissent après les blooms, les cellules algales étant sénescents, ou en voie de dégradation. Ces baisses de concentration en oxygène affectent le recrutement et la croissance des poissons (PERSON-LE RUYET, 1986) dès $4,5 \text{ mg.l}^{-1}$. Des réductions plus dramatiques peuvent entraîner la mort par asphyxie, comme l'ont montré les événements de juillet 1982 (MERCERON, 1987).

Une analyse des différents mécanismes intervenant dans le bilan d'oxygène, au moyen de simulations, pourra fournir de précieux renseignements sur les principaux facteurs mis en cause dans les hypoxies/anoxies.

2. Analyse de sensibilité de l'oxygène.

Chaque processus consommateur d'oxygène est annulé, tour à tour, et les hypoxies simulées au fond (boîtes 3 et 5) sont comparées à celles du modèle de référence (fig. 9).

Parmi les mécanismes d'importance négligeable se trouvent la respiration du zooplancton (ce qui confirme l'hypothèse de MERCERON, 1987), et la minéralisation. Toutefois, ne connaissant pas la quantité d'azote détritique dans la baie, la calibration n'a pu être faite, et la minéralisation, dépendant de cette biomasse est peut-être sous-estimée. A l'opposé, un phénomène domine : la respiration du phytoplancton.

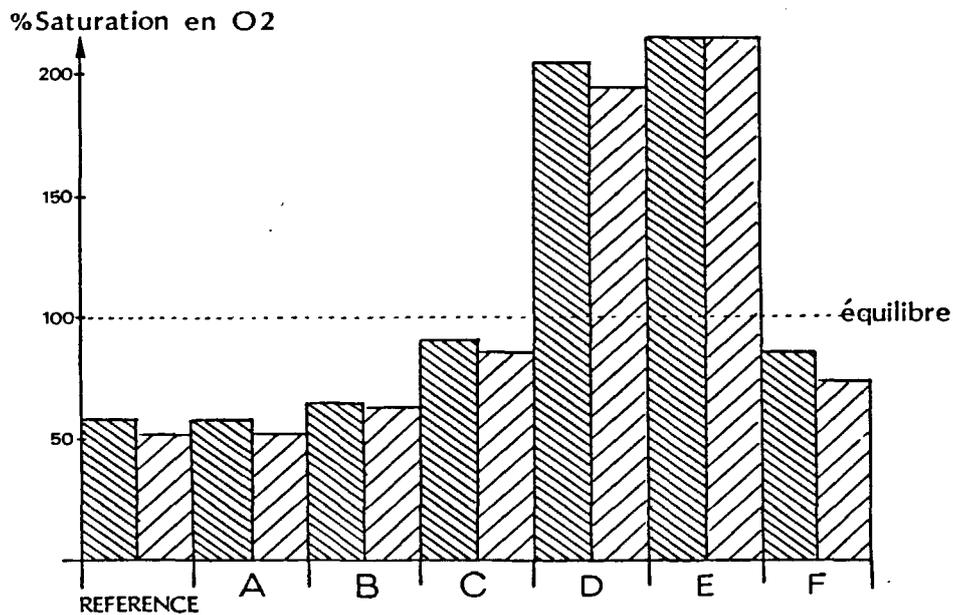


Figure 9 : % minimum de saturation en oxygène des boîtes du fond (////// boîte 3 ; ///// boîte 5) pour la simulation de référence, et pour chaque test.

A : respiration du zooplancton négligée.

B : consommation d'oxygène par minéralisation négligée.

C : demande benthique négligée.

D : respiration du phytoplancton négligée.

E : consommation d'oxygène dans l'eau (respiration + minéralisation) négligée.

F : dispersion verticale constante $10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$.

Le bilan de saturation s'inverse lorsque la respiration algale est annulée, de fortes sursaturations apparaissent au fond. Le modèle étant très sensible à ce processus, il est nécessaire de le calibrer le plus justement. La relation choisie est simple, la respiration correspondant à 8 % (p_5) de la photosynthèse maximale, mais les concentrations simulées n'atteignent pas les sursaturations mesurées dans les boîtes 3, 4, 5. Pour de meilleurs résultats le paramètre p_5 peut être diminué dans la limite donnée par RYTHER de 5 % - 10 % (RYTHER, 1954), soit $p_5 = 0,06$ pour la figure 10.

Il serait même plus juste d'employer un taux de respiration variable. En effet, une partie des molécules d'ATP et NADPH requises pour le métabolisme sont produites par la photosynthèse, en phase de croissance la contribution de la respiration est alors diminuée (RAVEN et BEARDALL, 1981).

Cette analyse permet aussi de conclure sur le rôle dominant joué par la consommation de l'eau dans les hypoxies, par rapport à la demande benthique. Même si cette dernière est augmentée par la température, les minima d'oxygène varient peu.

Par conséquent le principal facteur impliqué dans la qualité des eaux du Mor-Bras est le phytoplancton, dont les fortes concentrations engendrent des déséquilibres dans le bilan d'oxygène. Ces déséquilibres sont d'autant plus grands que les processus physiques de réaération en surface et de mélange vertical sont faibles. Ce sont des mécanismes modérateurs. L'intervention de la réaération est clairement démontrée (fig. 11) dans le rétablissement du bilan d'oxygène en automne. La stratification réduisant les échanges verticaux est corrélée aux épisodes hypoxiques (THOUVENIN, 1984), mais n'en est pas la cause principale. Un mélange actif pendant le printemps et l'été diminuent les hypoxies (fig. 9) sans les éviter.

A la suite de ces résultats, il est possible d'envisager de reproduire les problèmes apparus en juillet 1982, qui furent à l'origine du programme de recherche mené dans le Mor-Bras.

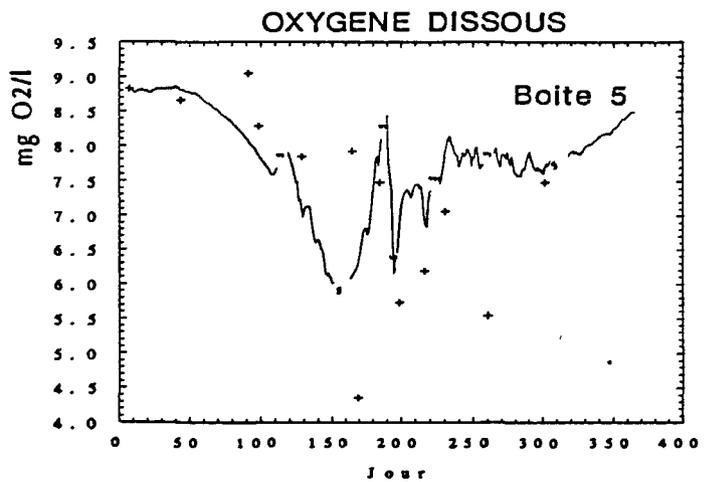
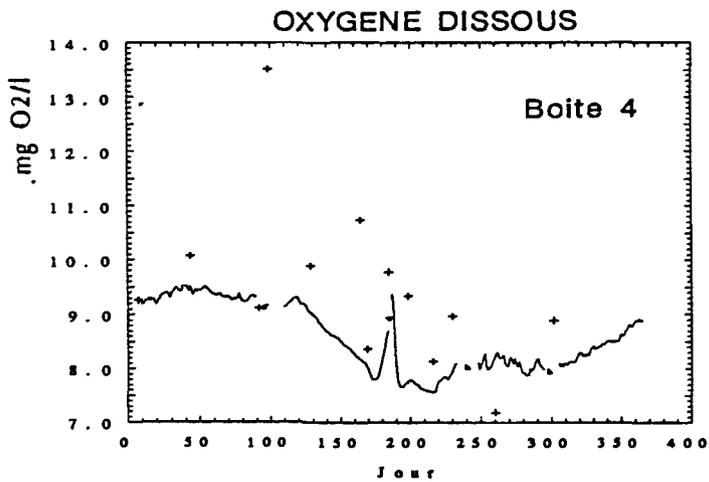
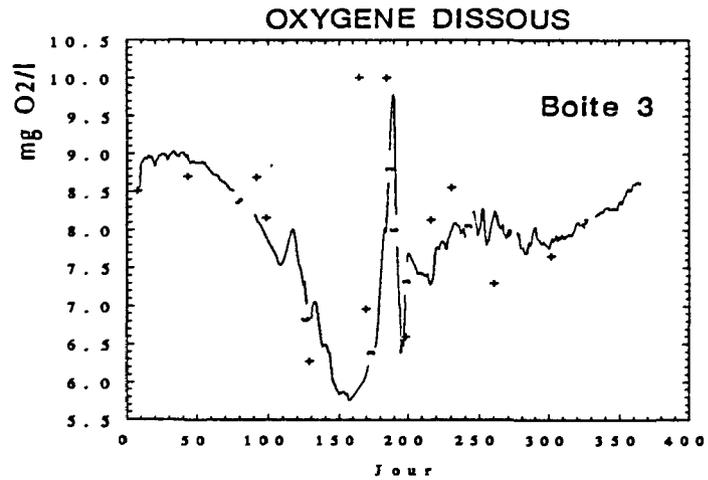
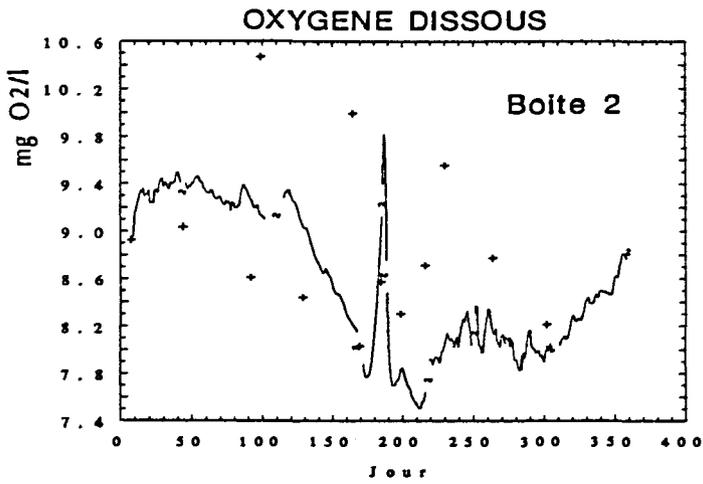
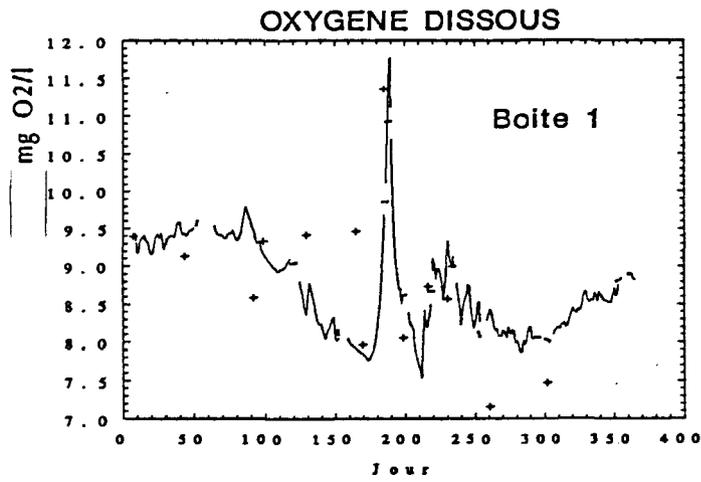


Figure 10 : Simulation de l'oxygène, pour une valeur du paramètre p22 (respiration du phytoplancton en % photosynthèse maximale) de 0.06. - - simulation de la boîte i ; + référence.

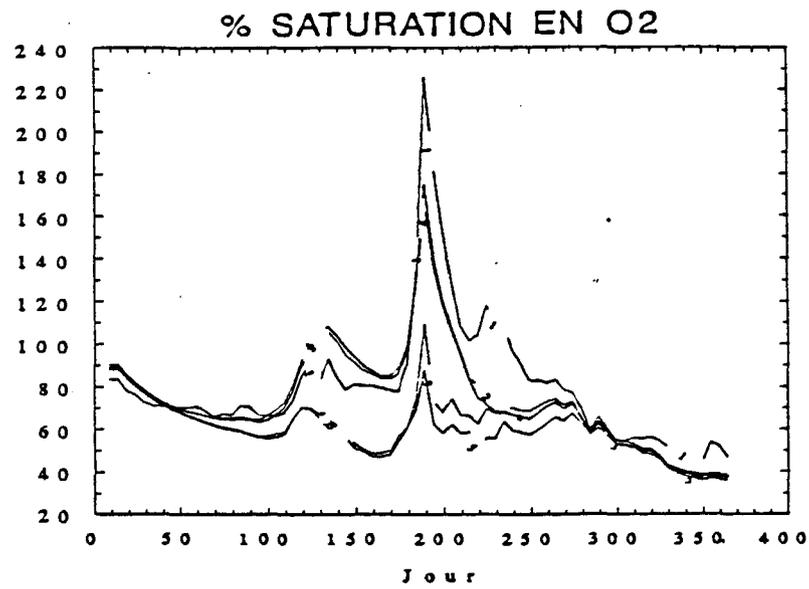
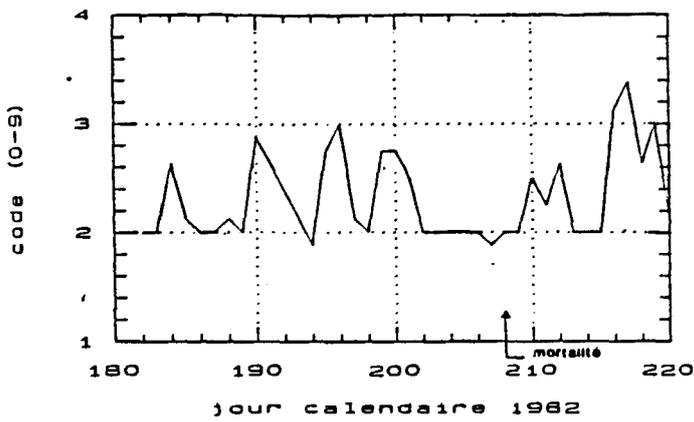


Figure 11 : Simulation du % de saturation en oxygène pour toutes les boîtes, le mécanisme de réaération étant négligé.
-i- boîte n° i.

ETAT DE LA MER - MOYENNE JOURNALIERE
Belle-Ile du 1.7.82 au 8.8.82 (0 - 9)



DEBIT DE LA VILAINE A ARZAL
du 1.7.82 au 8.8.82 (m³/s)

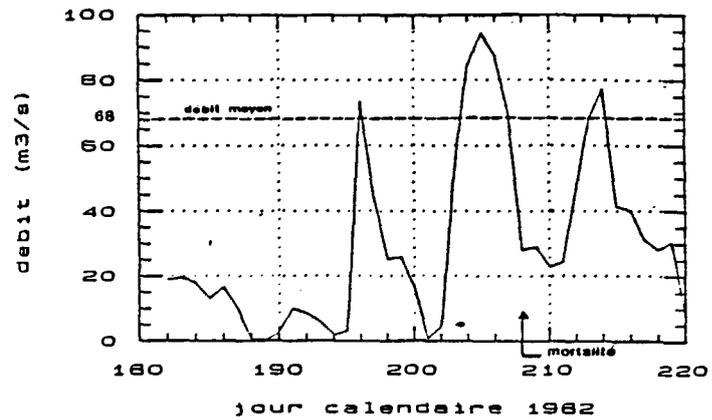


Figure 12 : Données météorologiques, contemporaines des mortalités de poissons d'après MERCERON (1987).

ANOXIE EN BAIE DE VILAINE - JUILLET 1982

Scenario le plus probable

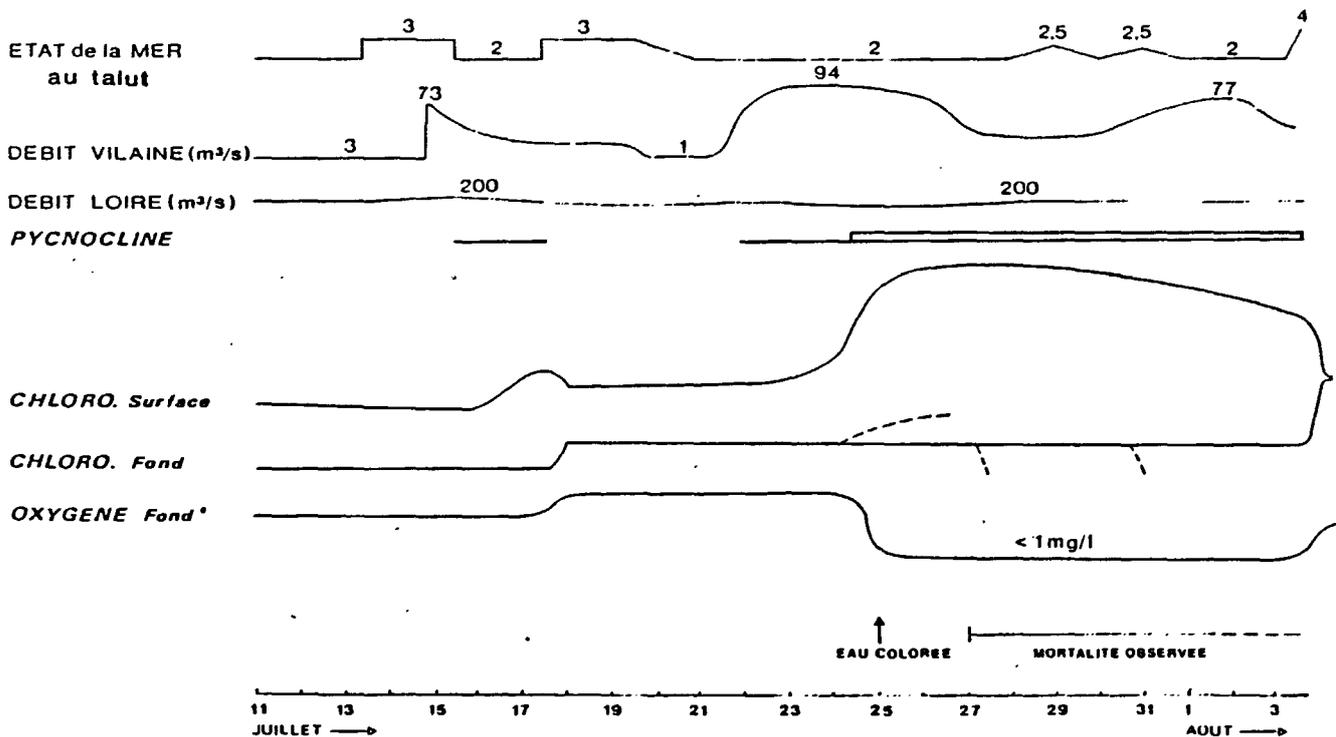


Figure 13 : Scénario des événements anoxiques de juillet 1982 (d'après MERCERON, 1987). Un premier bloom chlorophyllien aurait eu lieu le 15 juillet, favorisé par les apports de la Vilaine et la stratification (halocline et mer calme). L'agitation de la mer aurait ensuite mélangé la colonne d'eau et entraîné le phytoplancton au fond. La nouvelle augmentation des débits le 22 juillet, associée à un épisode de calme, aurait provoqué un bloom intense en surface se manifestant par des eaux colorées, diminuant la pénétration de la lumière. Le phytoplancton du fond aurait alors rapidement consommé l'oxygène par respiration.

3. Application aux événements anoxiques de 1982.

a) Historique :

Le 26 juillet 1982, des poissons et des crevettes moribonds sont capturés dans la baie, puis du 27 juillet au 05 août plusieurs tonnes de poissons morts s'échouent. Les poissons moribonds, après stabulation dans des bassins oxygénés, retrouvèrent un comportement actif. La cause première d'un tel phénomène semble être la déoxygénation des eaux du fond (MERCERON, 1987), phénomène que l'on retrouve dans d'autres sites côtiers (New York Bight (USA), Mobile Bay (USA), Laholm Bay (DK), Chesapeake Bay (USA) ...).

b) Données contemporaines :

Seules sont disponibles pour cette période les données météorologiques et les débits relâchés à Arzal (fig. 12).

Après l'apparition des poissons morts, des mesures ont été réalisées les 04 et 06 août dans l'estuaire et dans la baie (ROSSIGNOL-STRICK, 1985) concernant température, salinité et oxygène dissous. Les nitrates et phosphates ont été dosés le 04 août au barrage d'Arzal. A partir de ces résultats, et de ceux obtenus lors de campagnes ultérieures (1983, 1984, 1985), MERCERON (1987) a proposé un scénario expliquant l'apparition des anoxies au fond de la baie (fig. 13).

c) Application :

Ne connaissant pas les conditions initiales, la simulation est lancée une première fois au 01.01.82. Les valeurs des variables simulées du 01.07 serviront ensuite de départ, pour simuler sur la période 01.07 au 08.08 où se sont manifestées les mortalités de poissons. Les données de 1984 sont utilisées par défaut lorsque celles de 1982 sont absentes.

La simulation de l'oxygène dissous au fond (fig. 14) témoigne d'une situation d'hypoxie grave ($< 1 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$) reproduisant celle dont les conséquences sur la faune benthique et les poissons furent dramatiques, fin juillet 1982. Cette baisse d'oxygène apparaît après une forte croissance algale, favorisée par les crues des 15 et 22 juillet (enrichissement

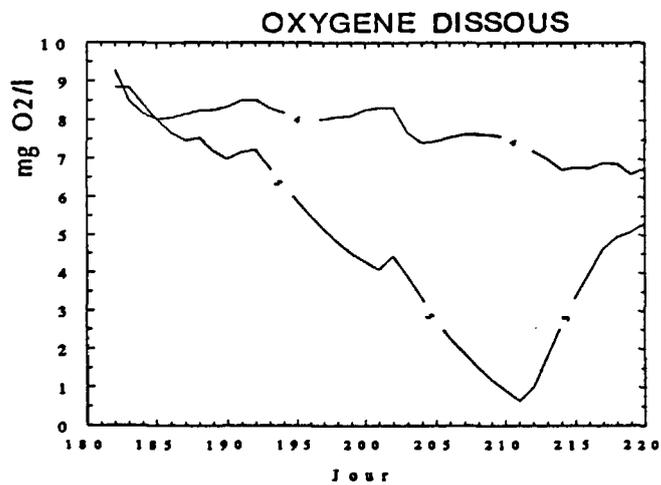
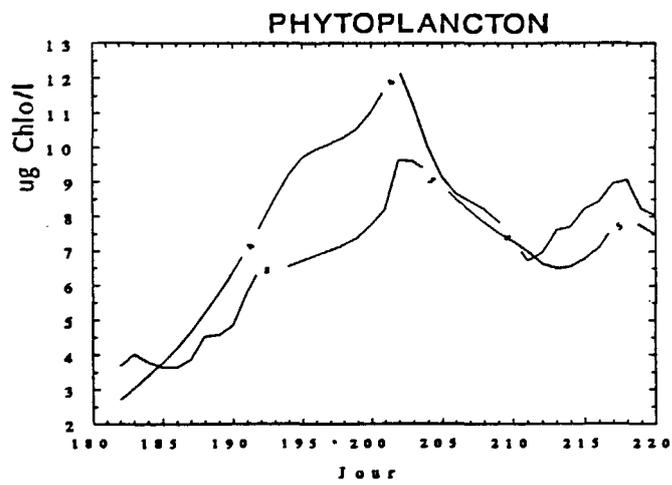
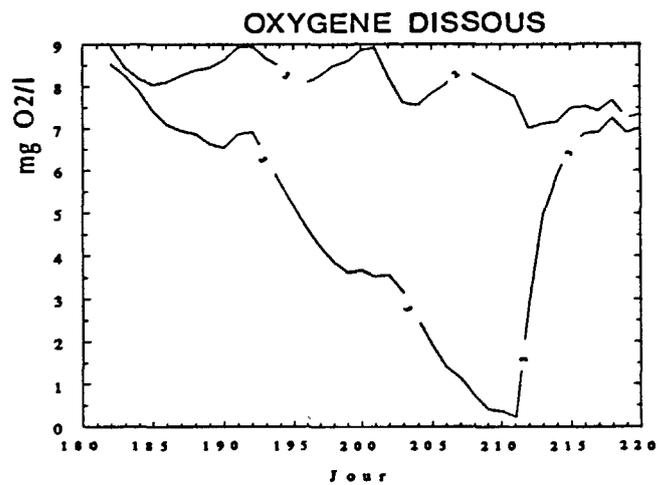
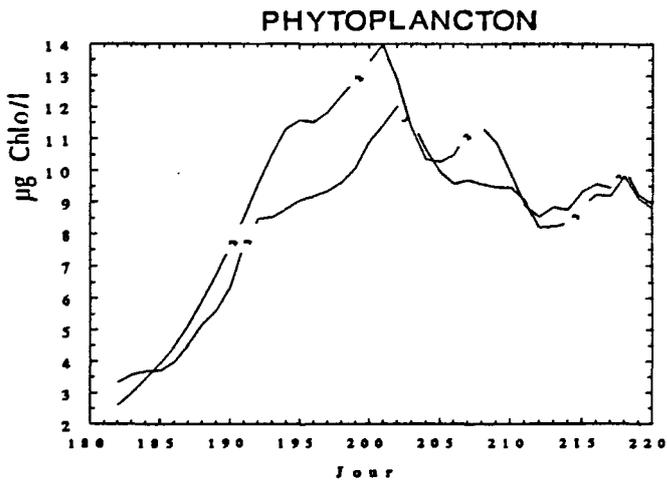
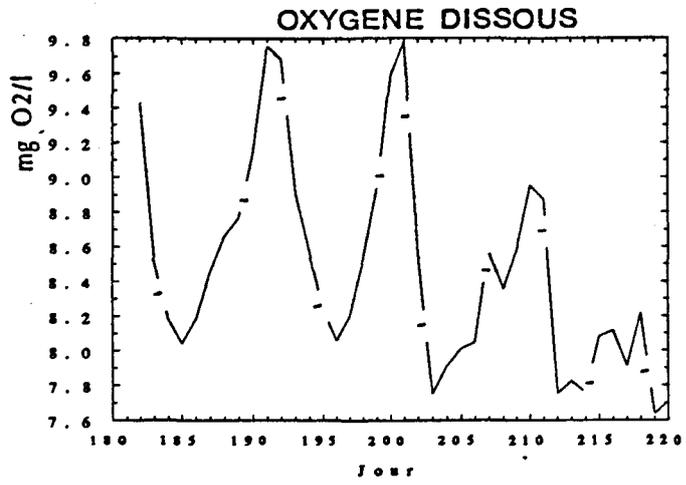
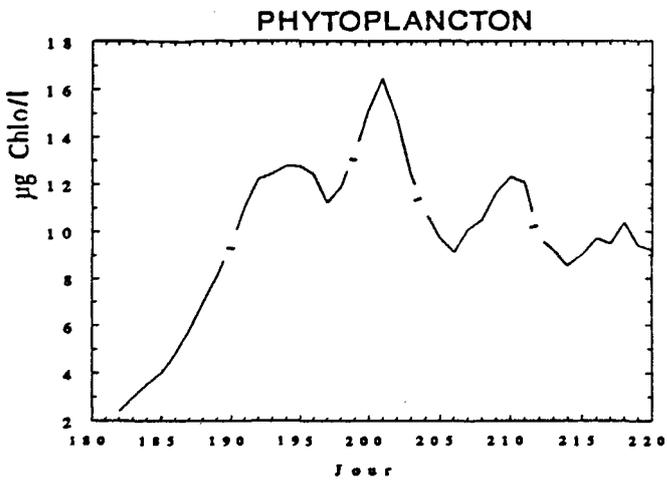


Figure 14 : Evolution du phytoplancton et de l'oxygène du 01.07.82 au 08.08.82 dans les conditions météorologiques de 1982. -i- boîte i.

en sels nutritifs et stratification haline). Le phytoplancton sédimente dans la couche de fond où la faible pénétration de la lumière augmente le rapport respiration / photosynthèse, ce qui entraîne une consommation massive d'oxygène. Sa concentration réaugmente vers le 01.08 par mélange dispersif vertical avec la couche oxygénée de surface.

Stratification / mélange sont les principaux acteurs dans cette situation. S'il n'y avait pas eu conjointement des crues et une mer calme, les hypoxies auraient été beaucoup plus faibles (fig. 15).

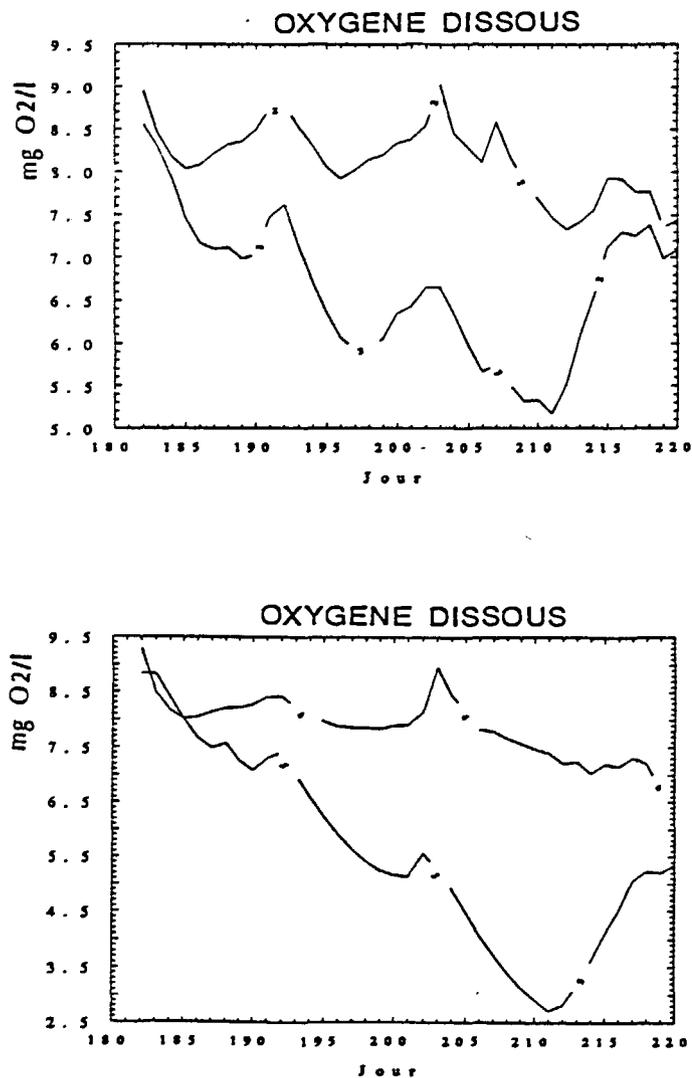


Figure 15 : Evolution du phytoplancton et de l'oxygène, en considérant un mélange vertical plus grand (mer agitée ou Vilaine en étiage).
-i- boîte i.

CHAPITRE III : PERSPECTIVES

1. Améliorations du modèle

- a) Couplage avec un modèle physique 3D
- b) Ajustement des conditions aux limites
- c) Calibration des variables détritiques et benthiques.

2. Modèle et eutrophisation

3. Modèle et efflorescences phytoplanctoniques toxiques

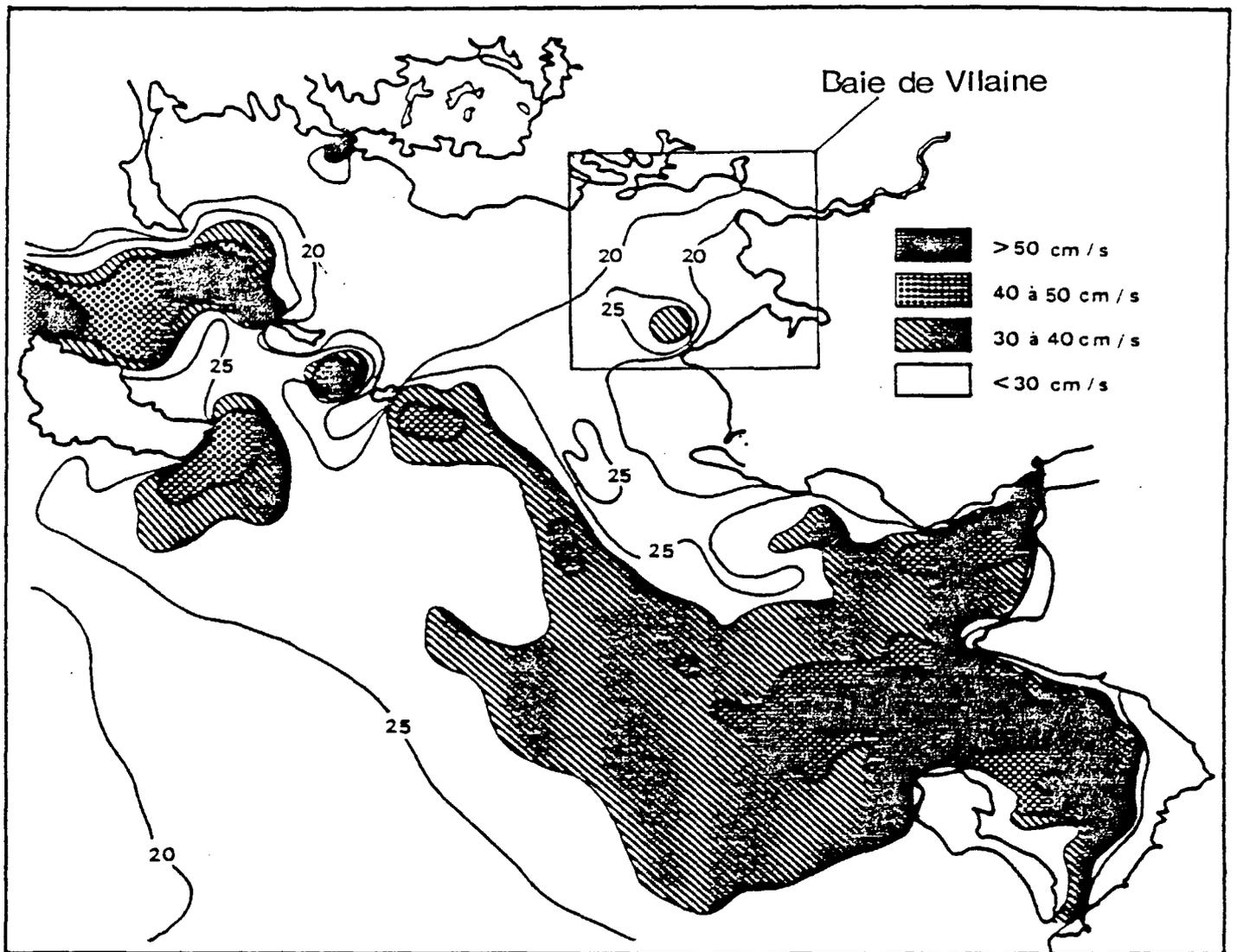


Figure 16 : Carte de distribution de la vitesse maximale des courants de marée dans le secteur Loire-Vilaine, en condition de marée moyenne (coefficient 70) (d'après Salomon et Lazure, 1988).

III. PERSPECTIVES.

Ce premier essai d'application du modèle (chapitre précédent) aux événements de l'été 1982 soulève les critiques suivantes :

- la partie physique est trop grossière
- les conditions aux limites sont mal exprimées
- certaines relations sont trop arbitraires et ne représentent pas les liens réels entre causes et phénomènes.

Par ailleurs les problèmes d'eutrophisation et de plancton toxique ne peuvent être traités avec les seules variables choisies. Pour remédier à ces difficultés, les modifications suivantes sont envisagées.

1. Amélioration du modèle de base.

a) Couplage du modèle écologique à un modèle physique 3D :

Un modèle de circulation marine en trois dimensions a été réalisé par SALOMON et LAZURE (1988) pour la zone de Quiberon-Noirmoutier. Son application, limitée à la baie de Vilaine, suppose les mêmes simplifications qu'auparavant (influences de la marée et de la Loire négligeables, fig. 15). Les deux phénomènes traités sont le panache de la Vilaine et l'action du vent. La simulation se fera sur un mois, calibrée en été 1984 puis appliquée à l'été 1982. Les calculs de flux sont réalisés sur un maillage horizontal de 2 km/2 km et sur dix couches verticales ; ils seront regroupés en boîtes plus grandes pour la simulation des variables écologiques.

b) Ajustement des conditions aux limites :

La zone choisie est encore sous l'effet des fleuves Vilaine et Loire, et ne correspond pas aux données du plateau continental breton (LE CORRE et TREGUER, 1976). Une solution est d'agrandir le modèle vers le large afin qu'il soit en contact avec le domaine océanique. L'autre solution serait de conserver le découpage spatial mais d'introduire l'influence des fleuves dans les conditions aux limites : leur évolution temporelle doit alors être connue. Il faudra alors se méfier de la fonction forçante jouée par de telles limites sur le système simulé.

c) Calibration des variables détritiques, benthiques :

La calibration difficile, par manque de données, de l'azote détritique et benthique est une source d'erreur pour les processus qui en dépendent (minéralisation - relargage - sédimentation). C'est pourquoi certains mécanismes ont été introduits directement dans le modèle par une constante (demande benthique) ou une relation empirique (coefficient d'extinction non chlorophyllien et état de la mer). Il serait toutefois plus juste de relier ces processus aux variables auxquelles ils sont liés. Une recherche bibliographique pour la mise en équations de ces relations et des mesures in situ des variables détritiques et benthiques fourniront les données recherchées.

2. Modèle et eutrophisation.

L'eutrophisation de la baie de la Vilaine présente certes des inconvénients (marées vertes et tourisme, hypoxies chroniques et pêche) mais surtout, elle fragilise l'écosystème. Celui-ci peut alors réagir de façon catastrophique lors de la conjonction de facteurs climatiques tels que ceux de juillet 1982. Même si la probabilité de fréquence d'apparition d'un tel phénomène est faible (tous les 30 ans, SRAE, 1984) elle n'exclut pas sa reproduction dès que seront à nouveau réunies les mêmes conditions météorologiques et hydrologiques.

La restauration de la qualité des eaux côtières (et fluviales) s'impose alors, et passe par la limitation de la production primaire, seul phénomène contrôlable à l'inverse des manifestations climatiques. Le problème étant posé, il faut pour optimiser les interventions, connaître quel est le facteur limitant la croissance algale pendant la période de risque (juin-septembre). D'après QUEGUINER (1988 a), le phosphore serait l'élément principal régulant la biomasse phytoplanctonique aussi bien au printemps qu'en été, l'azote étant déversé en grande quantité par le fleuve. Les actions en cours correspondent à la réduction des rejets de phosphore industriels et urbains, à une limitation des apports agricoles d'azote et de phosphore et à un contrôle du relargage du phosphore dans la retenue d'Arzal par aération des eaux profondes.

Par le biais de la modélisation, l'efficacité d'un tel programme pourra être testée et d'autres solutions pourront aussi être proposées. Au préalable, le cycle du phosphore sera introduit dans le modèle en parallèle à celui de l'azote pour simuler sa dynamique estuarienne et côtière. En raison de l'importance du compartiment sédimentaire relargable, un échantillonnage in situ est prévu en 1989 (annexe B).

Une analyse de sensibilité du phytoplancton aux sels nutritifs permettra, dans un premier temps, de conclure sur la prépondérance du phosphore ou de l'azote en tant qu'élément limitant la photosynthèse, compte tenu des hypothèses posées par le modèle. Par la suite divers schémas de dépollution du fleuve (introduits par la variation des concentrations au niveau du barrage d'Arzal) seront simulés. Ils pourront être couplés aux scénarii de déphosphatation des eaux fluviales simulés par un modèle du cours terrestre de la Vilaine (BETURE-SETAME, 1988). Les résultats pourront être présentés sous forme d'abaques, reliant réduction des apports par la fleuve en azote ou phosphore, et biomasse phytoplanctonique ou pourcentage de saturation en oxygène au fond.

3. Modèle et efflorescences phytoplanctoniques toxiques.

Depuis quelques années, des intoxications diarrhéiques à la suite de la consommation de coquillages ont été recensées en baie de Vilaine. L'agent responsable est un dinoflagellé Dinophysis sacculus, ne provoquant pas d'eaux colorées et dont le seuil de toxicité se situe à environ 200 cellules l^{-1} (LASSUS et al., 1987).

La relation entre eutrophisation et extension de cette algue n'est pas démontrée, à cause des difficultés posées par sa culture et par conséquence du manque de connaissances sur sa physiologie. Néanmoins un premier modèle élaboré par MENESGUEN (1989) et adapté à la baie de Vilaine a mis en évidence l'importance de la stratification et de la migration verticale dans l'établissement des blooms et leur limitation par l'agitation de l'eau et les sels nutritifs (phosphore au printemps, azote en été). L'introduction de la variable Dinophysis dans le modèle devrait permettre d'affiner ces résultats, par la simulation des interactions dynamiques entre cette algue, la chlorophylle et les différentes formes d'azote et de phosphore.

CONCLUSION.

La méthodologie appliquée et les résultats acquis aujourd'hui présentent un intérêt d'ordre fondamental. Ils font la synthèse des connaissances au sujet de la Vilaine et mettent l'accent sur les mécanismes majeurs impliqués dans les déséquilibres écologiques observés (stratification, enrichissement en sels nutritifs ...) et les lacunes qu'il faudra combler (stocks benthiques, matières en suspension et compartiments détritiques ...). Par ses différentes applications proposées, le modèle constitue un outil d'analyse et de gestion des problèmes d'eutrophisation, d'anoxies et de proliférations toxiques que connaît la baie de Vilaine.

Il reste cependant limité par les hypothèses inhérentes à sa conception, et ne pourra être utilisé sans précaution pour des prévisions à moyen ou long terme.

Le modèle "baie de Vilaine" est une illustration de l'utilisation d'un modèle général d'écosystème pour l'étude et le contrôle de différentes perturbations de l'environnement côtier. Cette démarche originale est à rapprocher de celles utilisées par d'autres pays face à des problèmes similaires, New York Bight (MALONE et al., 1988), Chesapeake Bay (D'ELIA et SANDERS, 1987), estuaire de l'Ems (BARETTA et RUARDIG, 1988) ...

BIBLIOGRAPHIE.

- AMINOT A. et al., 1983.
Manuel des méthodes d'analyses chimiques (RNO). 395 p.
- AZAM F. et al., 1983.
The ecological role of water-column microbes in the sea. Marine Ecology Progress Series 10, p. 257-263.
- BARETTA J. et P. RUARDIG, 1988.
Tidal Flat Estuaries. Simulation and Analysis of the Ems Estuary. Ecological Studies 71, 344 p.
- BETURE-SETAME, 1988.
Plan de lutte contre la limitation des flux de nutriments en aval de la Vilaine. Rapport final, 110 p.
- BROCK T.D., 1981.
Calculating solar radiation for ecological studies. Ecological Modelling 14, p. 1-19.
- CLEMENT J.C., 1986.
Hydrologie et production primaire en baie de Vilaine en 1984 : conditions nutritionnelles et évolution de la productivité de l'écosystème.
- CLEMENT J.C., 1987.
Impact des conditions hydrologiques et nutritionnelles sur l'évolution de la production primaire en baie de Vilaine. Synthèse des données acquises sur la période 1982-1985. Cahiers du Mor-Bras 21, 268 p.
- CLEMENT J.C. et F. BOUSQUET, 1985.
Estimation des flux de nutriments et de matières organiques rejetés par la Vilaine dans le Mor-Bras. Cahiers du Mor-Bras 9, 79 p.
- CLOERN J.E., 1987.
Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. Continental Shelf Research 7, p. 1367-1381.
- EPPLEY R.W. et W.H. THOMAS, 1969.
Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. Phycol. 5, p. 375-379.
- FALKOWSKI P.G. et al., 1980.
An analysis of factors affecting oxygen depletion in the New-York Bight. J. Mar. Res. 38, p. 479-505.
- LASSUS P., C. MARCAILLOU-LEBAUT et P. MAGGI, 1987.
Analyse des conditions ayant provoqué une efflorescence de Dinophysis sp. en baie de Vilaine (été 1983 - France). Rapp. P.-V. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 187, p. 74-82.
- LE BRIS H., 1986.
Evolution de la macrofaune benthique en baie de Vilaine et en rade du Croisic (U.B.O.). Cahiers du Mor-Bras 13, 48 p.

LE CORRE P. et P. TREGUER, 1976.

Contribution à l'étude de la matière organique dissoute et des sels nutritifs dans l'eau de mer. Caractéristiques chimiques du golfe de Gascogne et des upwellings côtiers de l'Afrique du Nord-Ouest. Thèse d'état es-sciences, UBO, 490 p.

LE FEVRE-LEHOËRFF G., 1982.

Zooplancton et noctiluques (dinoflagellés). in : Etude de surveillance écologique n° 2, juin 1979-octobre 1980, du site de Gravelines: CNEXO/COB/ELGM pour EDF, p. 119-167.

LEHMAN J.M., D.B. BOTKIN et G.E. LIKENS, 1975.

The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. Limnology and Oceanography 20, p. 343-364.

MAC ALLISTER, 1964.

MAC ISAAC J.J. et R.C. DUGDALE, 1969.

The kinetics of nitrate and ammonium uptake by natural populations of marine phytoplankton. Deep Sea Research 16, p. 45-57.

MAGGI P. et al., 1986.

Facteurs hydroclimatiques et apparitions d'eaux colorées en baie de Vilaine, durant l'année 1984. Rapport IFREMER DERO-86.06-MR, 65 p.

MALONE T.C. et al., 1988.

Influences of river flow on the dynamics of phytoplankton production in partially stratified estuary. Marine Ecology Progress Series 48, p. 235-249.

MAYZAUD P., 1973.

Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. Marine Biology 21, p. 19-28.

MENESGUEN A., P. LASSUS, F. de CREMOUX et L. BOUTIBONNES, 1989.

Modelling the Dinophysis blooms : a first approach.

MERCERON M., 1986.

Etude de la matière organique et demande en oxygène des sédiments en baie de Vilaine. Rapport final. Rapport IFREMER DERO-86.20-EL, 40 p.

MERCERON M., 1987.

Mortalités de poissons en baie de Vilaine (Juillet 1982). Causes. Mécanismes. Propositions d'action. Rapport IFREMER DERO-87.14-EL, 100 p.

de NADAILLAC G. et M. BRETON, 1986.

Les courants en baie de Vilaine. Synthèse des résultats. Rapport IFREMER DERO-86.02-EL, 34 p.

- O'CONNOR D.J. et W.G. DOBBINS, 1958.
Mechanism of reaeration in natural streams. Trans. Amer. Soc. Civ. Engrs. 123.
- PERSON-LE RUYET J., 1986.
Les besoins en oxygène des poissons marins et leur comportement en conditions hypoxiques. Revue bibliographique. Rapport IFREMER DRV-86.04, 22 p.
- QUEGUINER B., 1986.
Programme Pro-Bras : Mise en évidence des facteurs limitant la production du phytoplankton dans le Mor-Bras. Cahiers du Mor-Bras 17, 39 p.
- QUEGUINER B., 1988 a.
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. 134 p.
- QUEGUINER B., 1988 b.
Synthèse opérationnelle 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. 34 p.
- RAVEN J.A. et J. BEARDALL, 1981.
Respiration and photorespiration. In Physiological bases of phytoplankton ecology. Ed. Platt, p. 65-82. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences.
- RILEY G.A., 1975.
Transparency-chlorophyll relations. Limnology and Oceanography 20, p. 150-152.
- ROSSIGNOL-STRICK M., 1985.
A marine anoxic event on the Brittany coast, July 1982. Journal of Coastal Research 1, p. 11-20.
- RYTHER J.H., 1954.
The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effect upon the measurement of productivity. Deep-Sea Research 2, p. 134-139.
- SALOMON J.C. et P. LAZURE, 1988.
Etude par modèle mathématique de quelques aspects de la circulation marine entre Quiberon et Noirmoutier. Rapport IFREMER DERO-88.26-EL, 104 p.
- SHERR E.B., B.F. SHERR et G.A. PAFFENHÖFER, 1986.
Phagotrophic protozoa as food for metazoans : a "missing" trophic link in marine pelagic food webs. Marine Microbial Food Webs 1, p. 61-80.
- SMAYDA T.J. et P.K. BIENFANG, 1983.
Suspension properties of various phyletics groups of phytoplankton and tintinnids in an oligotrophic subtropical system. Marine Ecology 4, p. 289-300.

S.R.A.E., 19845.

Qualité des eaux dans la retenue d'Arzal en 1983. Cahiers du Mor-Bras 2, 34 p.

TAFT J.L., W.R. TAYLOR et J.J. Mc CARTHY, 1975.

Uptake and release of phosphorus by phytoplankton in the Chesapeake Bay Estuary, USA. Marine Biology 33, p. 21-32.

THERRIAULT J.C., D.J. LAWRENCE et T. PLATT, 1978.

Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. Limnology and Oceanography 23, p. 900-911.

THOUVENIN B., 1984.

Baie de Vilaine - Oxymor 1983. Modèle mathématique vertical. Evolution de l'oxygène au fond. Rapport IFREMER, 57 p.

VINOGRADOVA L.A., 1977.

Experimental determination of the gravitational sinking rate of marine phytoplankton algae. Oceanology 17, p. 458-461.

WILSON G.T. et N. Mc LEOD, 1974.

A critical appraisal of empirical equations and models for the prediction of the coefficient of reaeration of deoxygenated waters. Water Research 8, p. 341-366.

A N N E X E S

A. Système d'équations différentielles.

B. Missions 1988-1989 en baie de Vilaine.

Tableau 1: Calibration des paramètres

p	définition	unité	valeur	référence
1	taux de reminéralisation de N organique à 0°C	1/j	0,02	
2	demande benthique	gO2/m2/j	1	Merceron,86 - Thouvenin,84
3	taux d'augmentation des vitesses selon la température	1/j	0,07	
4	respiration de maintenance du phytoplancton	1/j		
5	respiration du phytoplancton	%	0,08	Ryther,54 - Falkowski et Owens,78- McAllister,84
6	taux maximum de croissance brute du phyto à 0°C	1/j	0,45	
7	flux lumineux optimal	W/m2	70	Mortain-Bertrand,88
8	constante de Michaelis pour N	µmolN/l	4	Eppley et Thomas,69 McIsaac et Dugdale,69
9	constante de Michaelis pour P	µmolP/l	0,5	
10	assimilation du phytoplancton	%	0,8	Falkowski et al,80
11	rapport O/N pour la reminéralisation	mgO2/µmolN	0,064	
12	rapport N/chlorophylle		1	
13	rapport O/N pour la photosynthèse ou la respiration du phytoplancton	mgO2/µmolN	0,5	
14	seuil d'échappement à la prédation	µmolN/l	0,1	
15	taux de mortalité du phytoplancton à 0°C	1/j	0,005	
16	ration relative max du zooplancton à 0°C	1/j	0,25	
17	delta d'Ivlev du zooplancton	1/µmolN	0,02	
18	taux d'assimilation du zooplancton	%	0,6	
19	respiration du zooplancton	mgO2/j/µmolN	0,0084	Mayzaud,73
20	taux d'excrétion du zooplancton à 0°C	1/j	0,01	Mayzaud,73
21	taux de mortalité du zooplancton à 0°C	1/j	0,005	Mayzaud,73
22	réaération	1/j	0,3	
23	vitesse de sédimentation de la matière organique	m/j	1	
24	vitesse de sédimentation du phytoplancton	m/j	0,5	Smayda et Bienfang,83 Vinogradova,77
25	taux de relargage de N benthique	1/j	0,07	
26	coefficient d'extinction	1/m	0,2	

paramètres pour le calcul de densité

o1=-173,4292 / o2=249,6339 / o3=143,3483 / o4=-21,8492
p1=-0,033096 / p2=0,0142529 / p3=-0,0017

paramètres pour le calcul de l'oxygène à saturation

a0=0,9998395 / a1=6,7914.10-5 / a2=-9,0894.10-6 / a3=1,0171.10-7
a4=-1,2846.10-9 / a5=1,1592.10-11 / a6=-5,0125.10-14
b0=8,25917.10-4 / b1=-4,4490.10-6 / b3=-1,258.10-9 / b4=3,315.10-12
c0=-6,33761.10-6 / c1=2,8441.10-7 / c3=2,83258.10-10
d0=5,4705.10-7 / d1=-1,97975.10-8 / d2=1,6641.10-9 / d3=-3,1203.10-11

A N N E X E A

Système d'équations différentielles

Pour une boîte allant de la surface au fond :

$$dX_1/dt = p_1 \cdot f_T \cdot X_4 + p_{20} \cdot f_T \cdot X_3 - p_6 \cdot f_T \cdot f_{SN} \cdot f_L \cdot X_2$$

$$dX_2/dt = (p_{10} \cdot p_6 \cdot f_T \cdot f_{SN} \cdot f_L - p_{15} \cdot f_T - p_{24}) \cdot X_2 - p_{16} \cdot f_T \cdot f_I \cdot X_3$$

$$dX_3/dt = (p_{18} \cdot p_{16} \cdot f_T \cdot f_I - p_{20} \cdot f_T - p_{21} \cdot f_T) \cdot X_3$$

$$dX_5/dt = p_{24} \cdot X_2 + p_{23} \cdot X_4 - p_{25} \cdot X_5$$

$$dX_4/dt = - dX_1/dt - dX_2/dt - dX_3/dt - dX_5/dt$$

$$dX_6/dt = 0$$

$$dX_7/dt = p_{22} \cdot (O_{sat} - X_7) + p_{13} \cdot p_6 \cdot f_T \cdot f_{SN} \cdot f_L \cdot X_2 - p_{13} \cdot (p_4 + p_5 \cdot (1 - f_L \cdot f_{SN})) \cdot X_2 - p_{19} \cdot X_3 - p_2 \cdot f_T - p_{11} \cdot p_1 \cdot f_T \cdot X_4$$

$$f_T = e^{P/3T}$$

$$f_{SN} = \min \left(\frac{X_2}{X_2 + p_8}, \frac{P}{P + p_9} \right)$$

$$f_L = \iint \frac{I_{z,t}}{P_7} \cdot e^{\frac{(1-I_{z,t})}{P_7}} dt \cdot dz$$

- | | | |
|---|---|--------------------|
| X ₁ : N minéral (NO ₃ , NO ₂ , NH ₄) | } | μM |
| X ₂ : N phytoplancton | | |
| X ₃ : N zooplancton | | |
| X ₄ : N détritique | | |
| X ₅ : N benthique | | |
| X ₆ : Salinité | | ‰ |
| X ₇ : Oxygène dissous | | mg.l ⁻¹ |
| T : Température | | °C |
| P : Phosphates | | μM |

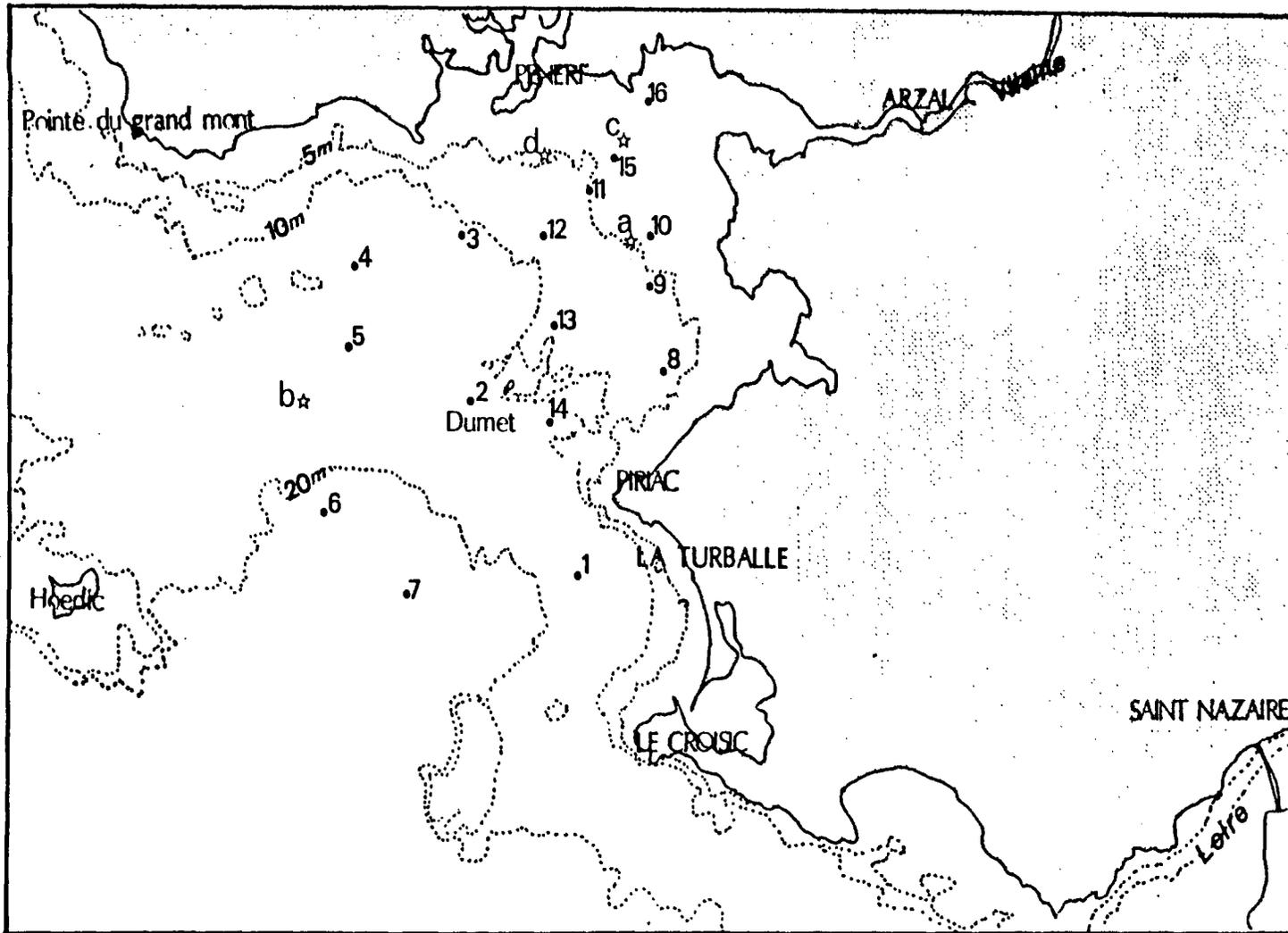


Figure B1 : Stations échantillonnées en 1988 (☆) et en 1989 (●) . .

A N N E X E B

Missions en Baie de Vilaine 1988-1989

a) Méthodologie :

En 1988, trois campagnes de prélèvements ont été réalisées à bord du chalutier "Soleil Royal", les 26.04, 05.07 et 14.10, afin de quantifier la biomasse zooplanctonique inconnue jusqu'alors et de mesurer le coefficient d'extinction de la lumière en différents points. Deux stations (a, côtière et b, au large, fig. B1) sont échantillonnées ainsi que deux supplémentaires lors de la troisième sortie. Ces mêmes missions sont prévues pour 1989.

Le zooplancton est récolté au moyen d'un filet simple WP2, par trait vertical fond-surface. Un échantillon est formolé pour le comptage et trois replicats destinés à la mesure de la biomasse sont filtrés puis congelés. Au laboratoire les filtres sont pesés (poids secs) puis la matière sèche brûlée et analysée (analyseur CHN).

Le phytoplancton (évaluation du grazing et phénomène d'auto-ombrage) est prélevé en sub-surface et au fond par une bouteille Niskin et filtré sur Whatman GF/F. La chlorophylle est dosée par spectrophotométrie, selon la méthode de LORENZEN.

Turbidité et matières en suspension (MES) sont aussi dosées sur ces prélèvements d'eau.

Une sonde T/S enregistre le profil de température, salinité. Le coefficient d'extinction lumineuse est mesuré à la fois par le disque de Secchi, et par une sonde reliée à un quantamètre Li 1000.

Un nouvel objectif, le dosage du phosphore relargable dans les sédiments, conduit à effectuer deux campagnes supplémentaires en 1989 à bord du navire océanographique "Thalía". Il apparaît en effet nécessaire de connaître l'ordre de grandeur des stocks sédimentaires de phosphore dans la

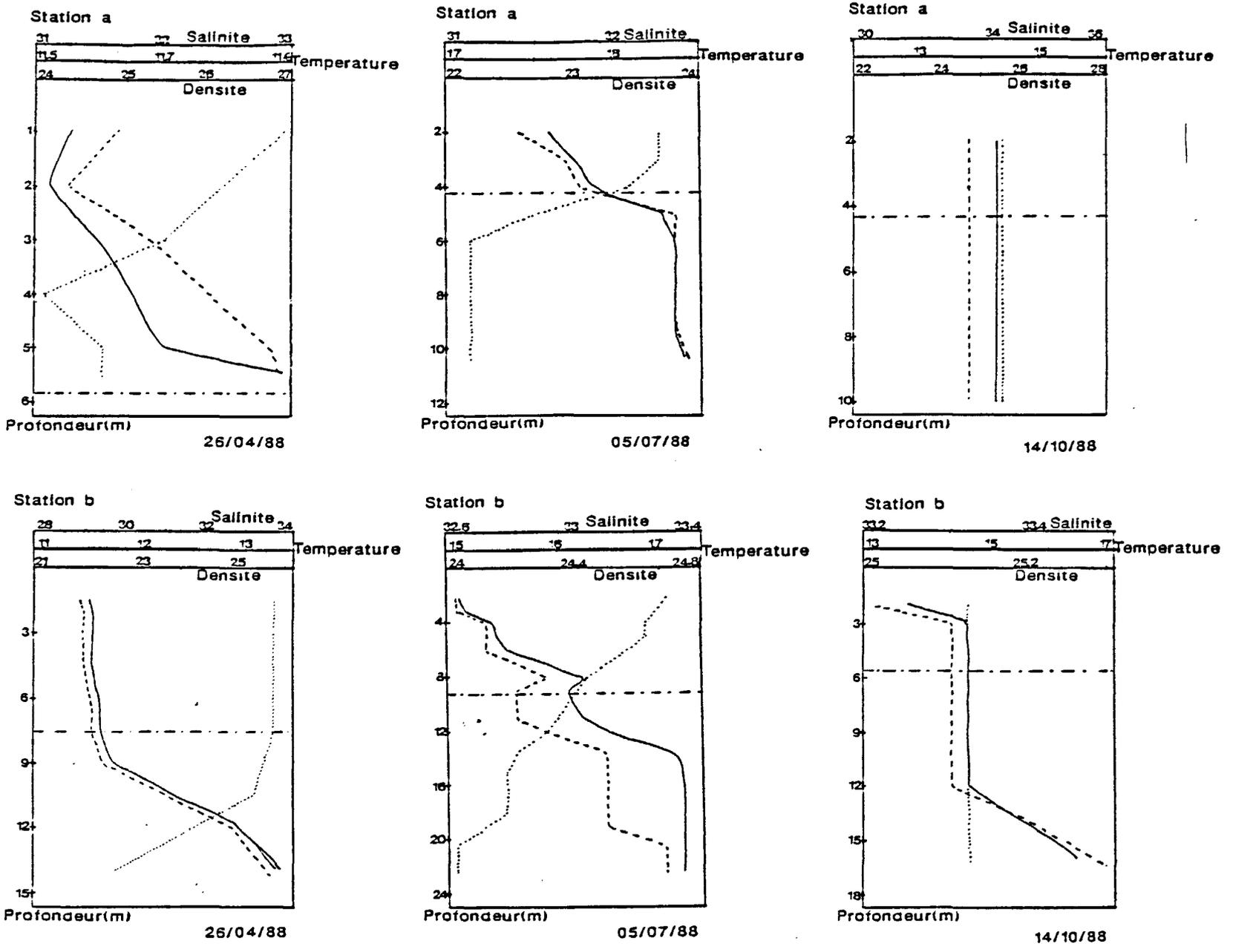


Figure B2 : Profils de température, salinité, densité lors des trois missions 1988. (.....) (---) (—) (---) profondeur de compensation

baie, pour prévoir les effets d'une déphosphatation éventuelle du fleuve Vilaine. La première mission a eu lieu les 28, 29, 30 mars, la deuxième se fera en été. Deux stations par type de sédiments (LE BRIS, 1986) sont échantillonnées, au moyen d'un carottier-boite. Ces sédiments sont congelés et seront analysés en laboratoire.

b) Résultats - Discussion :

Les données hydrologiques sont caractéristiques de trois situations différentes dont la connaissance est nécessaire pour expliquer les différences observées dans la mesure des paramètres écologiques (zooplancton, chlorophylle ...).

Le 26.04, la station du large est beaucoup plus stratifiée que la zone côtière, la pycnocline est forte et se situe vers 9 m. L'apparition d'eau plus dessalée au large correspond à l'intrusion de la Loire dans la baie (cette explication peut être vérifiée en consultant les débits de la Loire les jours précédents). Ceci est très favorable au développement d'un bloom phytoplanctonique (20 mg m^{-3} , tableau B2).

Le 05.07, les eaux chaudes et dessalées de la Vilaine stratifient la zone côtière.

Enfin le 14.10, les profils de densité sont tout à fait différents, la colonne d'eau est homogène. Cette sortie a eu lieu après une semaine de vents forts qui ont brassé le milieu, les débits de la Vilaine étant faibles (pas de stratification haline). Cette situation est peu favorable à la croissance des producteurs primaires.

Les estimations de la biomasse zooplanctonique (tableau B2) apportent quelques indications quantitatives sur le deuxième niveau trophique. La population côtière est plus abondante, mais les maxima ont certainement été ignorés en raison de la faible densité des mesures. Alors que le phytoplancton est considérablement réduit en automne, le zooplancton se maintient ; il exerce alors une pression de broutage non négligeable, empêchant l'apparition de nouveaux blooms.

Tableau B1 : Coordonnées des stations échantillonnées.

	Latitude	Longitude	Profondeur BM	Type de sédiment
a	47° 27' 35"	2° 32' 38"	4	Vases molles Vases consolidées Vases molles Sables hétérogènes Vases sableuses Sables hétérogènes Vases sableuses Sables hétérogènes Gravelles Sables fins envasés Vases de l'estuaire
b	47° 24' 17"	2° 42' 35"	17	
c	47° 29' 30"	2° 32' 35"	2.5	
d	47° 29' 6"	2° 35'	4	
1	47° 21' 20"	2° 35'	17.5	
2	47° 24' 20"	2° 40'	16	
3	47° 27' 10"	2° 38' 45"	11	
4	47° 27'	2° 42' 20"	13	
5	47° 25' 30"	2° 43' 10"	16	
6	47° 22' 15"	2° 45'	21	
7	47° 20' 45"	2° 41' 30"	25	
8	47° 24' 50"	2° 32'	6.5	
9	47° 26' 40"	2° 32' 10"	5.2	
10	47° 27' 30"	2° 32' 45"	4	
11	47° 28' 30"	2° 34' 10"	5	
12	47° 27' 35"	2° 35' 50"	8.5	
13	47° 26' 10"	2° 35'	7.5	
14	47° 24' 15"	2° 35'	14	
15	47° 29' 25"	2° 34'	4	
16	47° 30' 20"	2° 32' 15"	2	

Tableau B2 : Résultats des missions organisées en 1988 en baie de Vilaine, concernant le zooplancton.

Stations	26.04.88		05.07.88		14.10.88	
	a	b	a	b	a	b
Poids sec mg m ⁻³	146.4	38.8	28.7	17.9	102.3	33.6
Carbone mg m ⁻³	69.4	25.1	26.4	15.4	50.0	29.9
Azote μmol.l ⁻¹	1.0	0.5	0.3	0.2	0.55	0.35
Chlorophylle mg.h ⁻³	10.54	19.8	6.4	2.86	0.94	0.81
Particularités	présence de noctiluques		60 000 cell.l ⁻¹			

La prolifération des noctiluques (Dinoflagellés hétérotrophes), remarquable le 05.07 à la côte, coïncide avec la présence d'une eau stratifiée, chaude en surface (fig. B2), phénomène déjà rencontré sur d'autres sites (LE FEVRE-LEHOËRFF, 1982).

En utilisant une maille de 200 µm pour la récolte des organismes pélagiques, le microzooplancton est négligé, or celui-ci forme un lien important entre production primaire et hétérotrophes de plus grande taille (AZAM et al., 1983 ; SHEPHERD et al., 1986). Ce choix délibéré correspond toutefois à la volonté de simplifier le modèle, et d'éviter la profusion de variables non connues dans la baie.

Pour mesurer le coefficient d'extinction lumineuse (K, m^{-1}), deux méthodes ont été employées :

- profondeur de Secchi z_s $\rightarrow K = \frac{1.7}{z_s}$

- mesure de l'intensité lumineuse I_z à différentes profondeurs z , et en surface I_0 : $I_z = I_0 e^{-Kz} \rightarrow K$: pente de la régression linéaire $\text{Log} \left(\frac{I_z}{I_0} \right)$ en fonction de z .

La corrélation entre les deux est bonne (0,98 pour 17 mesures). D'après RILEY (1956), le coefficient se décompose en une partie non chlorophyllienne (K_{NC}) et une partie liée à la concentration en chlorophylle (phénomène d'auto-ombrage), selon la formule :

$$K = K_{NC} + 0,054 \cdot \text{chloro}^{2/3} + 0,0088 \cdot \text{chloro}$$

K , et chlorophylle sont connus, K_{NC} (m^{-1}) est déduit de cette relation et utilisé dans le modèle (tableau B3).

Ces deux coefficients présentent une décroissance de la côte vers le large, correspondant aux apports du fleuve Vilaine (particules, colloïdes et solutés) ; et à l'augmentation de la profondeur. Les variations temporelles sont liées aux variations des matières en suspension

Tableau B3 : Mesures et estimations des coefficients d'extinction lumineuse en baie de Vilaine (1988).

Stations	26.04.88		05.07.88		14.10.88			
	a	b	a	b	c	d	a	b
Coefficient d'extinction lumineuse K (m^{-1})	0.68	0.56	1.2	0.37	3.8	0.85	1.1	0.6
Chlorophylle $mg.m^{-3}$	10.54	19.8	6.4	2.86	0.75	0.7	0.94	0.81
% intervention de la chlorophylle dans K	51	98	20	19	1	6	2	8
Coefficient d'extinction non chlorophyllien KNC (m^{-1})	0.33	0.01	0.96	0.3	3.75	0.8	0.94	0.81

dans l'eau : l'augmentation du coefficient non chlorophyllien en automne suit le coup de vent qui a remis en suspension une partie des sédiments (turbidité de 27 NTU) ; le bloom phytoplanctonique d'avril est responsable des valeurs élevées du coefficient total trouvées au large ($K = 0,56 \text{ m}^{-1}$) par rapport à l'été.

Des mesures complémentaires en 1989 permettent de valider les différentes relations entre K , K_{NC} , chlorophylle, turbidité et MES.