

66642

N6002200-ETU-E

AGENCE DE L'EAU LOIRE BRETAGNE

Convention 7.98.9476

Rapport Scientifique

- 2000 -

Étude des causes de prolifération de microalgues toxiques en mer :

Cas d'*Alexandrium*

par

P. Morin*, É. Érard-Le Denn**, J.F. Maguer*, C. Madec*,

C. Videau*, J. Le Grand** et É. Macé*

* *Laboratoire de Chimie Marine*
et

** *Département Environnement et Littoral*
Écologie Côtière / Proliférations Phytoplanctoniques

UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

IFREMER - Centre de Brest

IFREMER Bibliothèque de BREST



OEL09022

Responsable Scientifique : P. Le Corre

AGENCE DE L'EAU LOIRE BRETAGNE

Convention 7.98.9476

Rapport Scientifique

Étude des causes de prolifération de microalgues toxiques en mer :

Cas d'*Alexandrium*

par

P. Morin*, É. Érard-Le Denn, J.F. Maguer*, C. Madec*,**

C. Videau*, J. Le Grand et É. Macé***

** Laboratoire de Chimie Marine*

et

*** Département Environnement et Littoral
Écologie Côtière / Proliférations Phytoplanctoniques*

UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

IFREMER - Centre de Brest

Responsable Scientifique : P. Le Corre

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
I - MATÉRIEL ET MÉTHODES :	2
A - Chronologie des travaux à la mer - Stratégie de prélèvement :	2
B - Techniques de prélèvement :	4
C - Techniques de mesures :	5
II - ÉTAT DES CONNAISSANCES :	8
A - État des connaissances sur <i>A. minutum</i> :	8
1 - Origines - descriptions de l'espèce :	8
2 - Cycle biologique - les différentes séquences :	10
3 - Répartition géographique - Causes d'introduction :	12
4 - Toxines et productions de toxines - fermeture des sites en Baie de Morlaix	12
B - État des connaissances sur la Baie de Morlaix :	13
III - CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES DU DÉVELOPPEMENT D'<i>ALEXANDRIUM MINUTUM</i> DANS L'ESTUAIRE DE LA PENZÉ :	16
A - Conditions environnementales en mai - juin 1997 :	16
1 - Conditions initiales (mai 1997) :	16
2 - Conditions hydrologiques durant le bloom d' <i>Alexandrium minutum</i> (12 juin 1997) :	22
3 - Conditions hydrologiques après le bloom d' <i>Alexandrium minutum</i> (19 juin 1997) :	27
4 - Discussion	29
B - Conditions environnementales en mai - juin 1998 :	30
1 - Conditions initiales (mai 1998) :	30
2 - Conditions hydrologiques pendant le maximum d' <i>Alexandrium minutum</i> (3 juin 1998) :	36
3 - Évolution temporelle des conditions environnementales au niveau du maximum d'abondance de cellules d' <i>Alexandrium minutum</i> dans l'estuaire :	43
4 - Discussion	46
C - Conditions environnementales en mai - juin 1999 :	48
1 - Conditions initiales (mai 1999) :	48
2 - Conditions hydrologiques pendant le maximum d' <i>Alexandrium minutum</i> :	54
3 - Évolution temporelle des conditions environnementales au niveau du maximum d'abondance de cellules d' <i>Alexandrium minutum</i> dans l'estuaire :	60
4 - Discussion	64
IV - REPARTITION DES KYSTES D'<i>ALEXANDRIUM MINUTUM</i> ET SUCCESSION DES ESPECES PHYTOPLANCTONIQUES DANS L'ESTUAIRE DE LA PENZE :	65
A - Répartition géographique des kystes dans l'estuaire :	65
1 - Répartition des kystes en 1997 :	65
2 - Répartition des kystes en 1998 :	66
3 - Répartition des kystes en 1999 :	66
B - Succession des espèces phytoplanctoniques dans l'estuaire de la Penzé :	67
1 - Succession des espèces phytoplanctoniques en 1997 :	69
2 - Succession des espèces phytoplanctoniques en 1998 :	73
3 - Succession des espèces phytoplanctoniques en 1999 :	73
4 - Discussion :	89

V - FLUX D'AZOTE ASSOCIÉS A UNE EFFLORESCENCE D'<i>A. MINUTUM</i> DANS L'ESTUAIRE DE LA RIVIÈRE PENZÉ :	91
A - Variations des teneurs en chlorophylle <i>a</i> et succession des espèces phytoplanctoniques dans l'estuaire de la rivière Penzé :	92
B - Absorption de l'azote inorganique par la communauté phytoplanctonique totale – Contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée du phytoplancton :	93
1 - <i>Absorption du nitrate :</i>	93
2 - <i>Absorption de l'ammonium :</i>	94
3 - <i>Contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée du phytoplancton :</i>	95
C - Absorption du nitrate et de l'ammonium dans trois classes de taille du phytoplancton :	97
1 - <i>Absorption du nitrate :</i>	99
2 - <i>Absorption de l'ammonium :</i>	99
D - Nutrition azotée d'<i>A. minutum</i> dans l'estuaire de la rivière Penzé :	100
1 - <i>Contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée d'<i>A. minutum</i> :</i>	100
2 - <i>Détermination de la quantité d'azote nécessaire au développement d'<i>A. minutum</i> dans l'estuaire de la rivière Penzé :</i>	101
VI - FLUX D'ABSORPTION DU PHOSPHORE ASSOCIÉS A UNE EFFLORESCENCE D'<i>A. MINUTUM</i> DANS L'ESTUAIRE DE LA RIVIÈRE PENZÉ :	103
A - Absorption du phosphore en 1998 :	103
B - Absorption du phosphore en 1999 :	103
1 - <i>Évolution de l'absorption du phosphore par le phytoplancton sur les différentes radiales :</i>	103
2 - <i>Évolution de l'absorption du phosphore en fonction du temps à différentes salinités :</i>	105
VII - CONDITIONS DE DÉVELOPPEMENT D'<i>A. MINUTUM</i> DANS L'ESTUAIRE DE LA RIVIÈRE PENZÉ :	113
CONCLUSION	121
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	122

INTRODUCTION

- Différentes espèces phytoplanctoniques ont été à l'origine d'efflorescences toxiques sur l'ensemble du littoral français ces dernières années. Parmi celles-ci, les efflorescences de l'espèce *Alexandrium minutum* s'avèrent comme particulièrement dangereuses. Cette espèce produit des toxines paralysantes responsables chez l'homme du syndrome PSP ("Paralytic Shellfish Poisoning"). Les incidences des eaux colorées pour les activités économiques se traduisent par des interdictions préfectorales de commercialisation et de ramassage des mollusques filtreurs pouvant entraîner des pertes financières non négligeables pour les professionnels (ostréiculteurs, mytiliculteurs, ...) ainsi qu'un préjudice sur l'image de marque des zones contaminées pour la fréquentation touristique.

La présence en France d'*Alexandrium minutum* dans les eaux côtières n'a été signalée que très récemment : elle a été observée pour la première fois en rivière de Penzé en juin 1988 puis dans les abers (Aber Wrac'h et Aber Benoit) en août 1988. L'espèce tend à se disséminer et sa présence a été relevée ces dernières années en Baie de Lannion, dans la Rance et en Baie de Vilaine. Récemment, sa présence a également été signalée dans le bassin de Marennes-Oléron et dans la Rade de Toulon. Les conditions de prolifération de l'espèce demeurent encore très mal connues. Son développement sur les côtes bretonnes semble restreint aux estuaires et aux baies aquacoles soumis à des apports anthropiques accentués ; l'enrichissement des eaux côtières en éléments nutritifs (azote, phosphore) voire en d'autres espèces chimiques (métaux, matières organiques, ...) pourraient favoriser son développement jusqu'au stade d'eaux colorées toxiques. Cependant, l'incidence exacte de ces apports sur le développement de cette algue n'est qu'imparfaitement connue : ainsi dans l'Étang de Thau, malgré une politique de réduction importante des apports anthropiques, une espèce « analogue » (*Alexandrium tamarense*) est apparue en fortes concentrations en 1998.

La Baie de Morlaix, réceptacle de rejets agricoles et urbains importants, apparaît actuellement comme un site fortement colonisé par *Alexandrium minutum*. Des efflorescences sont relevées régulièrement chaque année dans l'estuaire de la Penzé et de la Rivière de Morlaix. La présence de formes de résistance de l'espèce dans le sédiment a été établie ; si la répartition des kystes et leur confinement dans l'estuaire sont bien documentés (Érard-Le Denn *et al.*, 1993), les facteurs qui déclenchent leur germination *in situ* restent par contre pour le moment mal définis. La prolifération de l'espèce dans la colonne d'eau suppose l'établissement de conditions favorables qu'il est nécessaire de cerner avant d'envisager une prévention et une meilleure gestion des épisodes toxiques. Le développement d'*Alexandrium minutum* (comme pour toute espèce phytoplanctonique) est lié à des facteurs physiques (température, salinité, lumière) et à des facteurs nutritionnels (azote, phosphore, métaux traces, matière organique, ...). L'accumulation des cellules créant des eaux colorées en surface (figure 1) dépend également de la croissance nette de la population et du comportement des cellules. Cette algue croît dans un contexte biologique qu'il est aussi nécessaire d'étudier, en particulier en ce qui concerne les espèces accompagnatrices. Comme le développement de l'espèce est restreint à des systèmes nettement perturbés par les apports anthropiques, l'hypothèse d'une modification des facteurs nutritionnels favorisant la floraison d'*Alexandrium minutum* doit être examinée. -

Les lacunes actuelles dans les connaissances tiennent à l'apparition récente de l'espèce et aussi au caractère imprévisible et limité dans le temps des efflorescences. Elles proviennent également de la difficulté de choisir une période et/ou un secteur pour mener à bien les travaux de terrain avant même que ne se déclenche le processus qui aboutit aux phénomènes d'eaux colorées et à la contamination des espèces aquacoles.

Les travaux ont été menés dans les estuaires de la Baie de Morlaix (Rivière de Morlaix, Penzé) où des développements importants d'*Alexandrium minutum* ont été observés régulièrement ces dernières années. Ils ont eu comme objectifs :

- de cerner les caractéristiques physiques (température, salinité) et chimiques (concentrations en ammonium, nitrates, phosphates) des masses d'eaux avant, pendant et après les périodes de développement de l'espèce ;
- de déterminer la densité et la répartition géographique des kystes dans l'estuaire ;
- de dénombrer les cellules phytoplanctoniques accompagnatrices d'*Alexandrium minutum* afin de connaître ses compétiteurs en azote et en phosphore ;

- d'examiner l'importance de l'azote sous ses principales formes (ammonium, nitrates) dans la prolifération de l'espèce ;
- d'étudier en parallèle le rôle du phosphore (utilisation du ^{33}P pour mesurer les flux d'absorption) ;



Figure 1. Eau colorée à *Alexandrium minutum* dans l'estuaire de la Penzé en 1999 (Photo G. Arzul, IFREMER).

I - MATÉRIEL ET MÉTHODES :

A - Chronologie des travaux à la mer - Stratégie de prélèvement :

Les travaux à la mer ont été réalisés entre 1997 et 1999 aux périodes pendant lesquelles *A. minutum* se développe habituellement (entre mai et juillet) dans les estuaires de la Penzé et de la Rivière de Morlaix. 20 radiales composées de plusieurs stations hydrologiques (de 5 à 9 selon les cas) ont été échantillonnées principalement dans l'estuaire de la Penzé (aucune efflorescence toxique à *A. minutum* n'ayant eu lieu ces trois dernières années dans la Rivière de Morlaix). Le tableau 1 regroupe les dates de prélèvements, la localisation et le nombre de stations échantillonnées. Les travaux ont été réalisés sur le navire océanographique "Obelia" de la Station Biologique de Roscoff.

Les prélèvements d'eau de mer ont été réalisés à des stations hydrologiques réparties dans l'estuaire selon un gradient décroissant de salinité des eaux côtières en aval ($\approx 33-34$) vers l'amont de la rivière ($\approx 14-16$). Lors de chaque radiale, 5 à 9 stations ont été échantillonnées en prenant un écart de salinité ≈ 3 entre chaque station. L'ensemble des stations hydrologiques occupées dans l'estuaire de la Penzé au cours des 3 années de travaux est présentée sur la figure 2. Chaque localisation géographique des stations occupées a été repérée par une lettre selon un ordre décroissant de l'aval vers l'amont. La localisation géographique des stations et la correspondance avec les points occupés pour l'ensemble des radiales sont donnés dans le tableau de la figure 2.

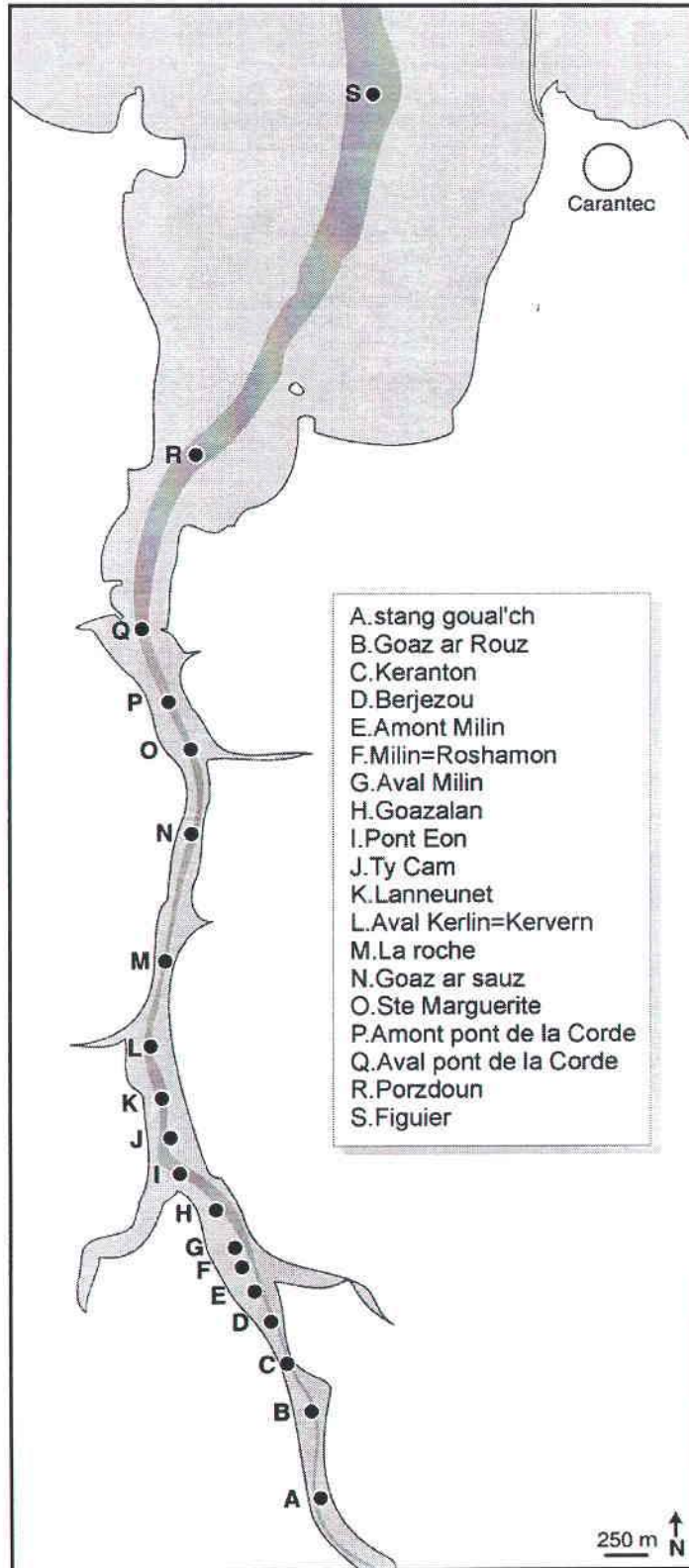


Figure 2. Postions des stations occupées dans l'estuaire de la Penzé lors des campagnes 1997 - 1999.

Tableau 1. Dates de prélèvement, localisation et nombre de stations échantillonnées.

Année	Date de prélèvement	Localisation	Nombre de stations
1997	14/05/1997	Estuaire de Penzé	9
	12/06/1997	Estuaire de Penzé	8
	19/06/1997	Estuaire de Penzé	8
	17/07/1997	Rivière de Morlaix	6
1998	18/05/1998	Estuaire de Penzé	8
	25/05/1998	Estuaire de Penzé	6
	03/06/1998	Estuaire de Penzé	7
	09/06/1998	Estuaire de Penzé	5
	17/06/1998	Estuaire de Penzé	7
1999	10/05/1999	Estuaire de Penzé	8
	26/05/1999	Estuaire de Penzé	6
	03/06/1999	Estuaire de Penzé	6
	09/06/1999	Estuaire de Penzé	6
	14/06/1999	Estuaire de Penzé	5
	18/06/1999	Estuaire de Penzé	5
	22/06/1999	Estuaire de Penzé	6
	24/06/1999	Estuaire de Penzé	5
	30/06/1999	Estuaire de Penzé	5
	05/07/1999	Estuaire de Penzé	5

B - Techniques de prélèvement :

Éléments nutritifs :

- Nitrates, nitrites, phosphates, silicates :

Les échantillons d'eau pour l'analyse des éléments nutritifs ont été prélevés dans des flacons en polyéthylène de 125 ml et congelés à -20°C immédiatement après le retour au laboratoire. Ils ont été ensuite dosés au laboratoire quelques semaines après le prélèvement.

- Ammonium :

Les échantillons d'eau pour l'analyse de l'ammonium ont été prélevés dans des flacons en verre de 125 ml. Deux réactifs R1 (solution de phénol et de nitroprussiate de sodium) et R2 (solution de citrate trisodique) sont ajoutés immédiatement après le prélèvement à l'aide de dispensettes automatiques. Les flacons sont ensuite stockés à l'obscurité à température ambiante. L'analyse est effectuée quelques heures après le prélèvement.

Oxygène dissous :

Les échantillons pour l'analyse des teneurs en oxygène dissous ont été prélevés immédiatement après la remontée des bouteilles Niskin. Deux réactifs R1 (solution de Mn II) et R2 (NaI, NaOH) sont ajoutés immédiatement après le prélèvement à l'aide de dispensettes automatiques. Les flacons sont ensuite immergés (afin d'éviter toute contamination par l'air) jusqu'à l'analyse qui a été effectuée quelques jours après le prélèvement.

Salinité :

Les échantillons sont prélevés dans des canettes étanches de 125 ml et stockés à température ambiante pour un dosage ultérieur au laboratoire quelques jours à quelques semaines après le prélèvement.

Chlorophylle a et phéopigments :

Les échantillons d'eau de mer (de 0.5 à 1 litre en fonction de la charge en particules) sont préfiltrés à 200µ et filtrés sur des filtres en fibre de verre de type Whatman GF/F (diamètre 47mm, porosité 0.7µ) pour concentrer et recueillir les pigments chlorophylliens. Un faible vide est appliqué lors de la filtration afin d'éviter la lyse des cellules phytoplanctoniques. Les filtres sont ensuite stockés dans des tubes à hémolyse en polypropylène et congelés à -20°C jusqu'à l'analyse quelques jours à quelques semaines après le prélèvement.

Matière Organique Particulaire (Azote et Carbone) :

La matière organique particulaire (NOP, COP) présente dans les échantillons d'eau (de 0.5 à 1 litre selon la charge en particules) est préfiltrée à 200 μm et concentrée par filtration sous faible vide sur des filtres en fibre de verre de type Whatman GF/F (diamètre 47mm, porosité 0.7 μ) préalablement traités au four (4h à 350°C) afin d'éliminer toute trace organique. Les filtres sont ensuite congelés à -20°C dans des piluliers en verre jusqu'à l'analyse au laboratoire quelques jours à quelques semaines après le prélèvement.

Numérations phytoplanctoniques et des kystes d'A. minutum :

Les espèces phytoplanctoniques présentes dans les échantillons d'eau sont fixées par addition de lugol alcalin puis stockées à l'obscurité dans des piluliers en polypropylène jusqu'à la numération au laboratoire quelques jours à quelques semaines après le prélèvement.

Les prélèvements de sédiment pour la numération des kystes *d'A. minutum* ont été effectuées à l'aide d'une benne légère de type Ekman (figure 3) puis stockés à 4°C à l'obscurité jusqu'à l'analyse.



Figure 3. Benne légère Ekman pour prélèvements des kystes *d'A. minutum* dans le sédiment (Photo G. Arzul, IFREMER).

Flux d'azote et de phosphore :

Les prises d'eau à chaque point ont été effectuées au moyen de bouteilles de prélèvement de type Niskin de 5l de contenance. L'eau prélevée a été préfiltrée à travers un filet à plancton de maille 200 μm pour éliminer le zooplancton de grande taille et stockée dans des flacons opaques de 60 L jusqu'au retour au laboratoire pour le début des expérimentations.

C - Techniques de mesures :

Températures :

Les températures ont été mesurées à l'aide de thermomètres à renversement de type Richter et Wiese (précision de lecture $\pm 0.01^\circ\text{C}$) fixés sur les bouteilles de prélèvement. Les températures ont été corrigées selon les courbes de calibration des certificats d'étalonnage du constructeur. Des profils verticaux continus en température ont également été obtenus à l'aide d'une bathysonde CTD Seabird SBE19 (précision $\pm 0.001^\circ\text{C}$).

Salinités :

Les salinités ont été mesurées par conductimétrie avec un salinomètre Guildline Portasal. Les mesures ont été réalisées avec une précision de ± 0.01 . Des profils verticaux continus en salinité ont également été obtenus à l'aide d'une bathysonde CTD Seabird SBE19 (précision ± 0.001).

Oxygène dissous :

Les teneurs en oxygène dissous ont été mesurées par titrimétrie à l'aide d'une burette automatique Metrohm selon la méthode chimique de Winckler et en prenant en compte les modifications apportées par Carritt et Carpenter (1966). La précision des mesures obtenue est de ± 0.02 ml/l. Les saturations en oxygène dissous ont été calculées selon la formule de Weiss (1970).

Éléments nutritifs :

Les concentrations en éléments nutritifs (NO_2 , NO_3 , PO_4 , Si(OH)_4) ont été déterminées en analyse automatique à l'aide d'un système AutoAnalyser II Technicon (Bran et Luebbe) selon les méthodes décrites par Tréguer et Le Corre (1975), et celles de l'ammonium par la méthode manuelle à l'aide d'un spectrophotomètre Perkin Elmer Lambda 11.

● Nitrites :

Le dosage des nitrites est basé sur la méthode colorimétrique de Bendschneider et Robinson (1952). L'absorbance du complexe diazoïque formé est mesurée à 540 nm. La précision de la méthode est de ± 0.01 $\mu\text{mol NO}_2/\text{l}$.

● Nitrates :

Les nitrates dissous dans l'eau de mer sont réduits en nitrites quasi quantitativement par passage sur une colonne cadmium-cuivre (Wood et al., 1967) et les nitrites sont dosés comme précédemment. Les nitrates sont obtenus avec une précision de ± 0.1 $\mu\text{mol NO}_3/\text{l}$ (au niveau 10 μmol).

● Phosphates :

Les phosphates ont été mesurés selon la méthode de Murphy et Riley (1962). La densité optique du complexe phosphomolybdique formé est mesurée à 880 nm. La précision du dosage est de ± 0.02 $\mu\text{mol/l}$.

● Silicates :

La méthode développée par Mullin et Riley (1965) et modifiée par Fanning et Pilson (1973) a été utilisée pour le dosage du silicium dissous. L'intensité de coloration du complexe silicomolybdique formé a été mesurée à 660 nm. La précision du dosage est de ± 0.1 $\mu\text{mol/l}$.

● Ammonium :

Le dosage des ions ammonium est basé sur la réaction de Berthelot appliquée à l'eau de mer par Solozarno (1969) et Koroleff (1969). La densité optique du complexe coloré formé est mesurée à 630 nm. La précision des mesures est de ± 0.05 $\mu\text{mol/l}$.

Chlorophylle a :

La détermination de la chlorophylle *a* a été effectuée selon la méthode fluorimétrique de Yentsch et Menzel (1963) à l'aide d'un fluorimètre TurnerDesigns préalablement calibré avec de la chlorophylle *a* purifiée (Sigma Products). Les observations de Moëd et Hallegraef (1978) ont été prises en compte lors de l'évaluation des phéopigments. Les concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments ont été calculées en utilisant les équations établies par Lorenzen (1966).

Numération des espèces phytoplanctoniques :

Les échantillons fixés sont répartis dans une ou plusieurs cuves à sédimenter en fonction de leur turbidité (méthode Utermohl, 1958). Après décantation, les comptages sont effectués en contraste de phase au microscope inversé (Zeiss Axiovert) aux grossissements 200 ou 400.

Numération des kystes dans le sédiment :

L'analyse quantitative comprend : l'estimation de la teneur en eau du sédiment, la séparation de la fraction fine sédimentaire et la fixation et la coloration des kystes.

L'estimation de la teneur en eau du sédiment est réalisée par dessiccation à l'étuve à 60 °C pendant deux jours et pesées.

La séparation de la fraction fine sédimentaire est réalisée par la méthode de centrifugation au Ludox CLX. (Erard-le Denn & Boulay, 1993), elle permet par l'utilisation d'un fluorochrome (la primuline) la détection des kystes sous microscopie à épifluorescence (Erard-Le Denn *et al.*, 1998).

En épifluorescence le matériel minéral et les débris organiques, excepté quelques débris de végétaux supérieurs, n'apparaissent pas, seuls les kystes de dinoflagellés fluorescent en vert-jaune. Pour confirmation de l'identification, une observation sous lumière photonique, sans contraste de phase, est nécessaire (figure 4). Dans certains cas, il est indispensable de retourner les kystes à l'aide d'une très fine aiguille. D'autres dinoflagellés peuvent être également colorés par la primuline, mais ils

sont facilement distinguables. Les résultats sont exprimés en nombre de kystes observés par gramme de sédiment sec.

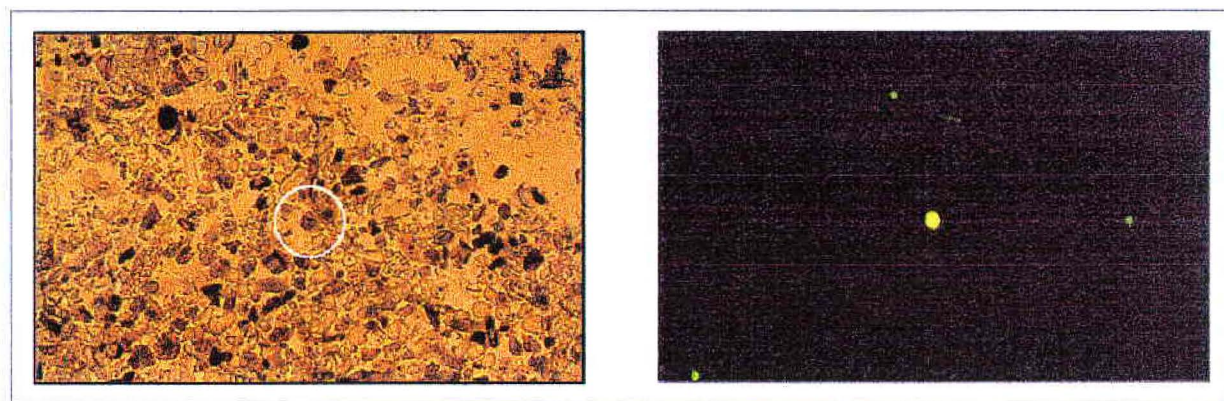


Figure 4. Kystes d'*A. minutum* observés en lumière photonique et en épifluorescence (Photo J. Legrand, IFREMER).

Flux d'absorption et de régénération de l'azote :

Les flux d'absorption du nitrate et de l'ammonium ont été déterminés en appliquant la méthode du traceur azote 15 (Dugdale et Goering, 1967) et les flux de régénération de l'ammonium par la technique de dilution isotopique (Harrison, 1978). Les échantillons ont été enrichis par de l'azote marqué sous la forme de nitrate ($^{15}\text{NO}_3\text{Na}$, 97.4%) ou d'ammonium ($^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$, 99.0%) à des teneurs voisines de 10 % de celles de ces mêmes composés non marqués dans l'eau de mer, mais jamais inférieures à $0.05 \mu\text{mol L}^{-1}$. La moitié de chaque échantillon a été filtrée immédiatement après inoculation de manière à acquérir des valeurs de référence pour les enrichissements en azote 15 de la matière particulaire et des composés en phase dissoute. Les échantillons ont été incubés en *in situ* simulé dans des flacons en polycarbonate durant 2 à 3 heures. Les conditions d'éclairement ont été simulées en couvrant les incubateurs de filtres calibrés en nickel ; la température a été maintenue constante par un écoulement continu d'eau de mer de surface. A la fin de l'incubation, certains échantillons ont été filtrés sur des filtres à plancton de taille $30 \mu\text{m}$ et $15 \mu\text{m}$ afin d'étudier le rôle respectif des différents groupes planctoniques dans l'absorption des composés azotés. Ce fractionnement a été choisi car il permet de séparer au mieux les différents groupes planctoniques et d'isoler *A. minutum* dont la taille classiquement connue est de 16 à $27 \mu\text{m}$ (Erard Le Denn, 1991). L'ensemble des échantillons est ensuite filtré sur filtre GF/F sous une dépression inférieure à 150 mm Hg . Les filtres sont séchés à l'étuve et conservés en présence d'un déshydratant jusqu'aux analyses isotopiques. Les filtrats ont été récupérés dans des flacons en verre ; une partie a été utilisée pour le dosage de l'ammonium (dosage en triplicata), le reste est congelé pour la détermination ultérieure de l'enrichissement de l'ammonium en azote-15.

Au laboratoire, l'azote contenu dans les échantillons (l'azote organique particulaire retenu sur le filtre et l'ammonium présent dans le filtrat) a été transformé en azote gazeux par la méthode de Dumas (oxydation à 500°C en présence d'oxyde de cuivre). L'azote organique a été directement converti en azote gazeux ; l'ammonium présent dans le filtrat a été préalablement extrait de l'eau de mer par une méthode de diffusion en milieu basique (Kristiansen et Pääsche, 1989). L'enrichissement en ^{15}N des échantillons a été déterminé par spectrométrie d'émission (marque Sopra, modèle GS1 à réseau concave fixe) (Guiraud et Fardeau, 1980).

Les taux d'absorption du nitrate et de l'ammonium ont été calculés en appliquant les équations de Dugdale et Wilkerson, 1986 qui prennent en compte la concentration en PON au début de l'incubation. Les taux de régénération de l'ammonium ont été obtenus à partir des équations de Glibert (1982) lorsque la concentration en ammonium est constante au cours de l'incubation et selon celles de Laws (1984) lorsqu'elle varie.

Flux d'absorption du phosphore :

Après le prélèvement et le retour au laboratoire, les échantillons ont été immédiatement traités. Pour chaque prélèvement correspondant aux différentes salinités, deux types de mesures ont été effectuées :

- 100 mL de suspension algale sont directement inoculés avec du ^{33}P , fourni sous forme d'acide orthophosphorique (Amersham) à raison de $1 \mu\text{Ci/L}$. La concentration de phosphate dans le milieu correspond aux concentrations naturelles. Le taux d'absorption V_{min} mesuré dans ces conditions est un taux minimal.

- Avant l'apport de ^{33}P , 100 mL de la même suspension algale sont enrichis en orthophosphate NaH_2PO_4 à raison de $32 \mu\text{mol/L}$. Dans ces conditions, le substrat étant saturant, le taux d'absorption V_{max} mesuré est maximal. Si le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ est voisin de 1, les conditions naturelles sont proches des conditions saturantes; plus il diminue, plus le milieu est limité.

Au temps t_0 , $3 \times 100 \mu\text{L}$ de suspension marquée sont prélevés et transférés dans des fioles à scintillation contenant 5 mL de liquide scintillant (ACS, Amersham), pour mesurer la radioactivité ajoutée. Les suspensions algales marquées au ^{33}P sont placées en incubation sous un éclairage artificiel ($100 \mu\text{moles de photons/cm}^2/\text{s}$) dans une chambre thermostatée à la température de l'eau dans la rivière. Le temps d'incubation varie de 4 à 5h. Au terme de l'incubation, $2 \times 5 \text{ mL}$ de suspension algale sont prélevés et filtrés immédiatement sur des membranes Nuclepore soit de $0,6 \mu\text{m}$ de porosité (mesure de l'absorption par le phytoplancton total), soit de $10 \mu\text{m}$ de porosité (mesure de l'absorption par le microphytoplancton). Les filtres sont rincés deux fois avec 5 mL d'une solution de tampon phosphate selon la méthode de Grillo et Gibson (1979) et placés dans des fioles à scintillation contenant 5 mL de liquide scintillant. La mesure de la radioactivité des différents échantillons est faite sur un compteur à scintillation Tricarb 1600 TR (Packard).

Le ^{33}P étant un traceur de l'incorporation du phosphore dans les cellules, les calculs du taux d'absorption des phosphates se font en tenant compte de la radioactivité ajoutée dans la suspension algale et des concentrations de phosphates dans le milieu naturel ou enrichi.

II - ÉTAT DES CONNAISSANCES :

A - État des connaissances sur *A. minutum* :

I - Origines - descriptions de l'espèce :

Alexandrium minutum (Halim) est un petit dinoflagellé à thèque cellulosique observé pour la première fois par Halim, 1960 lors d'une "eau rouge" dans le port d'Alexandrie (Egypte) en 1958. Comme sa description était soumise à litige, l'espèce a été de nouveau décrite par Balech en 1990.

Comme la plupart des dinoflagellés, *A. minutum* possède un cycle biologique complexe, car il comporte des stades morphologiques différents. Ainsi la cellule peut se présenter :

- dans l'eau sous forme de cellules végétatives qui se divisent et conduisent à des événements toxiques.
- dans les sédiments sous forme de kystes de résistance quand les conditions d'environnement deviennent défavorables à la croissance.

L'espèce sous sa forme végétative :

A. minutum est une petite cellule arrondie dont les deux flagelles assurent la mobilité de la cellule dans la colonne d'eau (figures 5 et 6). Sans corne ni épine, quelquefois irrégulièrement ovale elle présente rarement des variations de forme, mais les variations de taille sont importantes, de 17 à $29 \mu\text{m}$, le plus souvent 24 à $28 \mu\text{m}$. Le protoplasme est sombre et l'abondance de réserves cytoplasmiques rend difficile l'observation du noyau transversal (Erard-Le Denn, 1991).

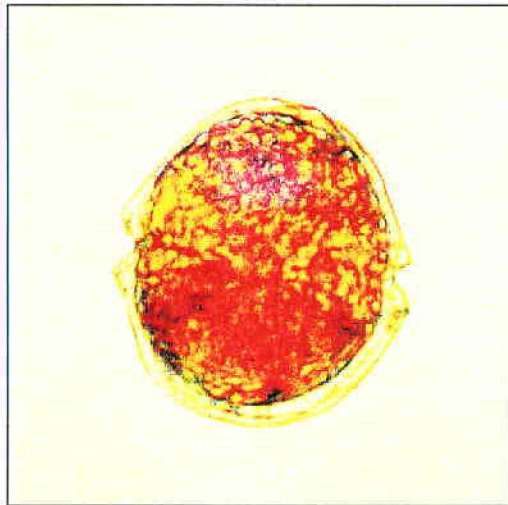


Figure 5. Cellule végétative d'A. minutum en microscopie optique (Photo É. Érard-Le Denn, IFREMER).

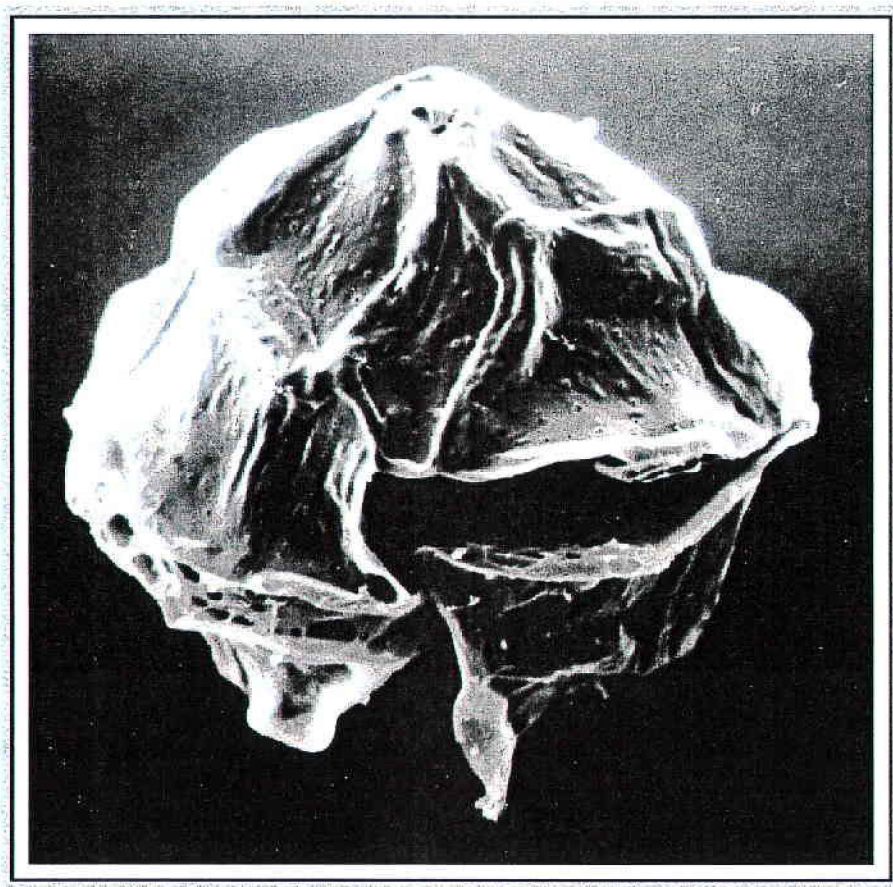


Figure 6. Cellule végétative d'A. minutum en microscopie électronique (Photo É. Érard-Le Denn, IFREMER).

L'espèce sous sa forme enkystée :

Le kyste de résistance d'*A. minutum* (figure 7) est de petite taille par rapport aux autres kystes de dinoflagellés observés dans les sédiments. De 20 à 25 μm de diamètre, il est de forme arrondie en vue apicale et réniforme à ovoïde en vue latérale. Sa surface membranaire est lisse, et légèrement décollée du contenu cellulaire dense et granuleux.

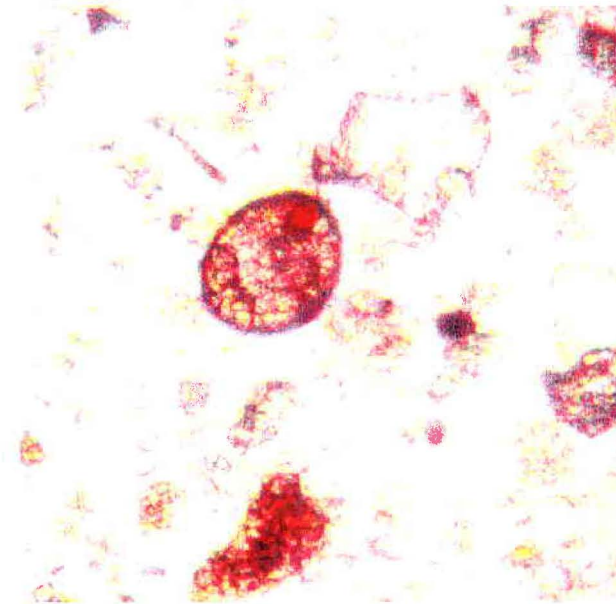


Figure 7. Cellule enkystée d'*Alexandrium minutum* en lumière photonique (Photo É. Erard-Le Denn, IFREMER).

2 - Cycle biologique - les différentes séquences :

La figure 8 représente les différents stades du cycle, dont certains correspondent à des formes mobiles (2, 3, 4, 5 et 6) et d'autres à des formes immobiles (7, 8, 1 et 3a)

Les cellules se désenkystent au stade hypnozygote diploïde sous le contrôle de facteurs environnementaux (1) (2). Le passage au stade végétatif se fait par division méiotique. Les cellules-filles sont donc haploïdes et se divisent par reproduction asexuée (3). Le temps moyen de doublement de la population a été estimé, en culture, à 2,2 à 3,3 jours en conditions optimales (Cannon, 1993, Erard-Le Denn, 1997).

En cas de stress ces cellules peuvent donner des kystes temporaires (3a), appelés également kystes pelliculaires car la membrane cellulaire se modifie fortement (Doucette *et al.*, 1989). Sous certaines conditions, le taux de croissance élevé induit un stress nutritif intracellulaire, en dépit de la disponibilité nutritive élevée dans l'eau. Dans ces conditions les stades végétatifs se différencient en gamètes (4) (gamétogenèse) (Probert *et al.*, 1997) et la reproduction sexuée s'effectue par fusion de deux gamètes (5) qui forment un planozygote diploïde mobile (6). Cette cellule se caractérise par un volume plus important, une pigmentation plus sombre et deux flagelles. Après quelques jours passés en milieu pélagique le planozygote perd ses flagelles et se transforme en forme immobile appelée kyste ou hypnozygote, à paroi cellulaire épaisse et résistante. Il faut noter que toutes les cellules végétatives ne produisent pas des kystes et que le rapport kystes/stades mobiles peut varier de 0,5 à 1/500 suivant les conditions physiologiques de l'espèce et de l'environnement. Formé à la fin de l'efflorescence le jeune kyste immature (7) sédimente, à ce stade il est non revivifiable et une période de dormance variant de 2 à 5 mois lui est nécessaire pour devenir un kyste de résistance (8), viable pendant environ 7-10 ans dans le sédiment.

Les kystes sont présents à des profondeurs d'enfouissement différentes, avec une répartition étroitement liée à la nature du substrat sédimentaire (Erard-Le Denn *et al.*, 1993). En général, ils se

retrouvent en plus grand nombre dans des sédiments de nature vaseuse, avec une forte teneur en eau et en matière organique. On sait également qu'ils se comportent comme des particules sédimentaires et que leur répartition est liée aux courants de marée et aux conditions météorologiques. En période d'étiage, sous l'action du débit fluvial et des courants de marée, ils sont transportés en suspension avec les silts en amont de l'estuaire. Lors de fortes crues, ils sont remis en suspension, triés dynamiquement sous l'action des courants, et se concentrent dans la zone aval de l'estuaire (Erard-Le Denn *et al.*, 1996). Ainsi les kystes d'*A. minutum* se comportent comme les particules inertes des sédiments auxquels ils sont agrégés. Leur remise en suspension au printemps, associée au retour à des conditions de croissance favorables, déclenche la germination et le repeuplement de l'eau en donnant de nouvelles cellules végétatives susceptibles de former des eaux colorées.

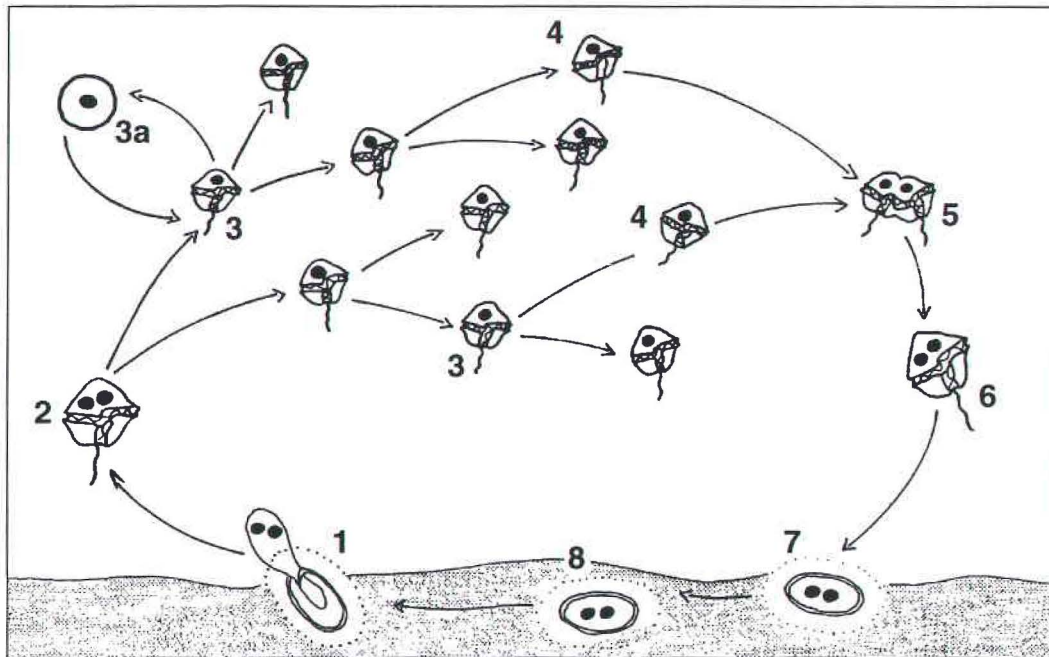


Figure 8. Cycle biologique d'*Alexandrium minutum* d'après Wyatt et Jenkinson (1997). 1) germination du kyste à la surface du sédiment. 2) planomeiocyte. 3) cellules végétatives en division. 3a) kyste temporaire. 4) gamètes. 5) fusion de gamètes. 6) planozygote. 7) kyste immature. 8) kyste mature dit de résistance ou hypnozygote.

Des expériences réalisées en laboratoire sur des kystes isolés des sédiments (Endo et Nagata, 1984; Anderson & Keafer, 1987; Blanco, 1990; Cannon, 1993) ou sur des kystes maintenus dans leur matériel sédimentaire (Erard-Le Denn, 1997), ont montré l'importance de certains paramètres tels que la température et la salinité, comme agents stimulateurs de leur germination. Au bout d'un jour quelles que soient la température et la salinité, aucun kyste ne se revivifie. Après 2 jours, à une température minimale de 16°C et une salinité inférieure à 32, 15 % des kystes germent. Au-delà du troisième jour, le processus de division des cellules issues de la germination des kystes est en cours et interfère sur le taux de germination.

Ces informations expérimentales sont intéressantes, d'une part, parce qu'elles confirment les valeurs de taux de doublement cellulaire, à savoir qu'il faut au minimum 2 jours dans les meilleures conditions pour avoir une nouvelle cellule, et d'autre part, parce qu'elles viennent à l'appui des observations relevées en milieu naturel lors de l'initiation des bloom en baie de Morlaix (température supérieure à 16°C et "faible" salinité).

3 - Répartition géographique - Causes d'introduction :

Répartition au niveau mondial :

A notre connaissance, l'espèce *Alexandrium minutum* est exclusivement marine avec un léger préférendum pour les eaux tempérées ou chaudes, puisqu'elle a été signalée dans le port d'Alexandrie en Egypte (Halim, 1960), dans le port d'Izmir en Turquie (Koray & Buyukisik, 1988), le long des côtes ouest d'Espagne (Fraga, 1988) et du Portugal (Balech, 1985), dans le Golfe de Naples, en mer Adriatique, dans une lagune de Sicile en Italie (Montresor *et al.*, 1990; Honsell, 1993; Giacobbe & Maimone, 1994), dans le port d'Adélaïde en Australie (Cannon, 1989; Hallegraef *et al.*, 1988) en Nouvelle Zélande (Mackenzie, 1993; Chang *et al.*, 1995) en Argentine (Carreto *et al.*, 2000) et à Taiwan (Hwang, 2000).

Néanmoins, *A. minutum* a été également observée dans des eaux moins clémentes comme en mer Baltique (Nehring, 1994), dans le port de Cork en Irlande (Gross, 1988) et le long des côtes de France (Belin *et al.*, 1989; Nézan & Le Doux, 1989).

Répartition au niveau régional :

Une cartographie sédimentaire réalisée en 1996 le long des côtes de la Bretagne (Erard-Le Denn, 1997) a montré que sur 32 sites échantillonnés, 8 s'avéraient être "sensibilisés" car contaminés par les kystes viables d'*Alexandrium minutum* : la Rance, le Trieux, le Jaudy, la baie de Lannion, la rivière de Morlaix, la rivière de Penzé, l'aber Wrac'h et l'aber Benoît. A ce jour des efflorescences ont été observées seulement en Rance, baie de Morlaix (incluant la Penzé) et dans les Abers, mais tout porte à croire que les zones "sensibilisées" doivent être considérées comme à risque pour l'avenir.

4 - Toxines et productions de toxines - fermeture des sites en Baie de Morlaix

L'espèce *Alexandrium minutum* entre dans la catégorie des espèces capables de synthétiser des toxines paralysantes (Paralytic Shellfish Poisoning, PSP) pour l'homme. Ces toxines sont des gonyautoxines GTX2 et GTX3 (Le Doux *et al.*, 1990 et 1991) qui sont des dérivés de base purique et dont le noyau commun est la saxitoxine.

Ces toxines sont présentes aussi bien dans le plancton que dans les bivalves contaminés. La toxine GTX3, connue pour son pouvoir létal élevé, contribue à raison de 40% à la toxicité des coquillages bretons. Les dosages effectués dans les huîtres lors de bloom ont montré des valeurs toxiques parfois supérieures à 1000 µg de STX (la saxitoxine est l'équivalent standard de P.S.P.) pour 100g de chair. Ces valeurs sont supérieures aux limites sanitaires, qui sont de 80 µg équivalent de saxitoxine.

Ces toxines ont des effets neuro-musculaires très importants : en bloquant le transfert des ions sodium au travers des membranes des cellules nerveuses et musculaires, elles provoquent le blocage des influx nerveux au niveau des muscles provoquant la paralysie. L'apparition des symptômes suit assez rapidement l'ingestion de coquillages contaminés par la toxine produite par *A. minutum* (de l'ordre de 5 à 30 minutes). Le stade bénin d'intoxication se traduit par des fourmillements et engourdissements des lèvres pouvant s'étendre au visage et au cou, des picotements au bout des doigts et orteils et de maux de tête accompagnés de vertiges et nausées. Le stage sévère se manifeste par de légères difficultés respiratoires, une incohérence de la parole, une accélération du pouls et une rigidité et incoordination des membres. Le stade extrême se traduit par une paralysie musculaire, des difficultés respiratoires importantes et une sensation d'étouffement. Les symptômes d'une intoxication paralytique PSP s'apparentent à ceux des polyneuropathies, des intoxications neurotoxiques dues aux fruits de mer, des intoxications par les pesticides organo-phosphorés, des intoxications ciguatériques et des intoxications par tétrodontoxine.

Le rôle des toxines n'a pas encore été élucidé. Le métabolisme des toxines est un processus dynamique, mais nous ignorons encore si ces toxines ont un rôle biochimique précis. Selon certains auteurs, elles pourraient constituer des moyens de défense contre les prédateurs herbivores et les compétiteurs nutritionnels. Certains émettent aussi la possibilité d'un moyen de stockage de l'azote ou d'agir comme phéromones. Les toxines bioaccumulables (Lassus *et al.*, 1994) peuvent contaminer tout type de coquillages filtreurs. Des exemples de contamination de crustacés, de certains gastéropodes et

de certains poissons sont également connus pour le PSP ainsi qu'une bioaccumulation de la chaîne alimentaire (oiseaux et mammifères marins).

En France, jusqu'à présent, aucun décès dû à une intoxication par la PSP n'a été constaté suite à la consommation de coquillages. Ceci peut s'expliquer par les interdictions préventives de ramassage, expédition et commercialisation des coquillages et les interdictions de pêche à pied prises de manière précoce par arrêtés préfectoraux. Il faut signaler le rôle préventif fondamental mené par le Réseau de surveillance du Phytoplancton et des phycotoxines (REPHY) qui suit de manière systématique, et en particulier dans les zones à risques, le développement des différentes espèces phytoplanctoniques en consacrant un intérêt tout particulier aux espèces toxiques. Dans la région Nord Finistère, 15 points de prélèvements sont régulièrement échantillonnés (8 en rivièrre de Morlaix et en Penzé, 7 dans les abers Wrach et Benoît).

En France, les premières interdictions dues à la présence d'*Alexandrium minutum* ont été prises en 1988 dans les abers et en 1989 en Baie de Morlaix (estuaires de la Penzé et de la Rivière de Morlaix). Depuis, des interdictions temporaires ont été prises chaque année (sauf en 1991 et en 1998) en Baie de Morlaix et occasionnellement (en 1995 et 1999) dans les abers (tableau 2). Les conséquences économiques pour les professionnels de l'aquaculture (ostréiculteurs, mytiliculteurs, ...) sont importantes à cause des interdictions de commercialisations des coquillages et nuisent aussi fortement à l'image de qualité du produit à une période de l'année où les touristes sont particulièrement nombreux dans la région.

Tableau 2. Dates et durées de fermeture des sites conchylicoles touchés par les efflorescences d'*Alexandrium minutum* en Baie de Morlaix (données REPHY, réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines).

Année	Date de fermeture	Levée d'interdiction	Nbre de jours D'interdiction	Nbre maximum/L D'A. minutum
1988			0	87 900
1989	13/07	26/07	13	75 000
1990	26/06	05/07	9	133 400
1991				39 400
1992	24/07	31/07	7	81 100
1993	24/06	28/07	34	5 012 000
1994	07/07	29/07	22	22 800 000
1995	22/06	13/07	21	4 505 000
1996	21/06	05/07	15	12 000 000
1997	13/06	30/06	17	19 360 000
1998			0	499 000
1999	30/06	13/07	13	21 800 000

B - État des connaissances sur la Baie de Morlaix :

La Baie de Morlaix, située entre les latitudes 48°35'N et 48°45'N et les longitudes 3°49'W et 3°59'W, est un système côtier original fortement influencé par un régime mégatidal de marée qui se traduit par un brassage accentué des masses d'eaux sur l'ensemble de la colonne d'eau et l'absence de stratification thermique saisonnière comme habituellement observé dans les systèmes côtiers du reste de l'océan mondial. Elle est alimentée en eaux douces par deux rivières principales : la Penzé et la Rivière de Morlaix. Les estuaires de ces deux rivières sont des zones à forte activité conchylicole (6700t d'huîtres creuses produites en 1998 sur 692 ha de concessions, données SRC Bretagne Nord, figure 9). Les activités sur les bassins versants de ces deux rivières sont principalement de type agricole (cultures légumières, élevages de bovins et de volailles, piscicultures avec 27 établissements répertoriés), agro-alimentaires (abattoirs, salaisons, ...) et touristique (avec pratiquement le doublement de la population en période estivale).

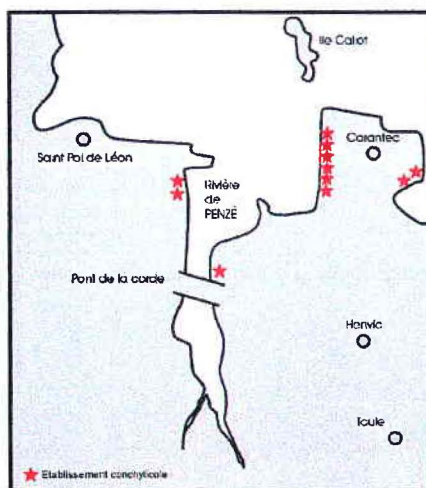


Figure 9. Localisation des parcs conchylicoles en Penzé.

Climatologie de la zone :

La Baie de Morlaix est soumise à un régime de vents dominants d'Ouest (50%) avec des vents de secteurs Est moins fréquents (25%) (figure 10).

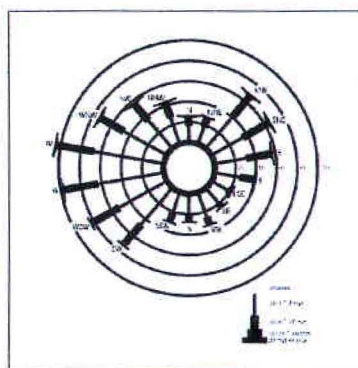


Figure 10. Rose des vents au sémaphore de l'île de Batz (période 1951-1980).

Les températures moyennes mensuelles de l'air montrent le caractère océanique du climat avec des amplitudes très faibles entre les valeurs minimales (5.2°C en février) et maximales (18.8°C en août, tableau 3).

Tableau 3. Températures (°C) moyennes mensuelles 1961-1990 (Site d'observation : Ile de Batz).

	Janv	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc
T°C mini	5.3	5.2	6.0	7.3	9.4	11.7	13.5	13.7	12.9	10.9	8.0	6.4
T°C maxi	9.3	9.3	10.4	11.7	14.2	16.5	18.5	18.8	17.7	15.5	12.1	10.3

La pluviométrie annuelle est forte avec une moyenne mensuelle maximum en hiver (112 mm en janvier) et une moyenne mensuelle minimum en été (36 mm en juillet, tableau 4).

Tableau 4. Pluviométrie moyenne (mm) mensuelle 1961-1990 (Site d'observation : Ile de Batz).

	Janv	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc
Hauteur (mm)	112	83	79	56	56	42	36	43	59	81	102	107

Les insolation moyennes varient entre 10 000 et 60 000 J/cm² avec un maximum d'insolation moyenne en juillet (59 424 J/cm²) et un minimum en janvier (10 181 J/cm², tableau 5).

Tableau 5. Insolation moyenne (J/cm²) mensuelle 1990-avril 2000 (Site d'observation : Sibiril).

	Janv	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc
Insolation	10181	16129	30255	42869	57359	56934	59424	52128	37392	23245	21942	17994

Depuis l'apparition d'*A. minutum* en 1988 en Baie de Morlaix, l'espèce a été répertoriée dans mes deux estuaires de la baie. Depuis 1997, les épisodes de blooms toxiques n'ont été observés que dans l'estuaire de la Penzé.

Estuaire de la Rivière de Morlaix :

La Rivière de Morlaix est constituée par la confluence de deux rivières à Morlaix : le Jarlot et le Queffleuth auxquels s'ajoutent en aval deux affluents : la Pennelée à l'ouest et le Dourduff à l'est. La longueur de l'estuaire est de 10.5 kms avec une largeur variant de 10 à 100m. Le débit moyen annuel est de 3.0 m³/s avec une période d'étiage en août et septembre. Le bassin versant drainé par ces 4 rivières a une superficie de l'ordre de 300 km². De nombreuses études ont été consacrées à la Baie de Morlaix et à la partie aval de l'estuaire de la rivière de Morlaix. Parmi ces travaux, on peut citer ceux de Grall (1972), Riaux (1977), Martin-Jézéquel (1981) et Wafar (1981).

Estuaire de la Penzé :

La Penzé est une rivière qui prend sa source aux pieds des Monts d'Arrée et de 28 kms de longueur. Elle possède quelques affluents dont le Coat Toulzac'h, l'Éon et le Traon Gall. Le bassin versant drainé par la Penzé est de 151 km². Le débit moyen annuel de la rivière est de 2.75 m³/s avec des débits minimums (0.64 m³/s) observés en août et des débits maximums (6.43 m³/s) en février (tableau 6). La longueur de l'estuaire de la Penzé est de 9.5 kms et il a été classé par Riaux (1977) dans la catégorie des estuaires modérément stratifiés (Pritchard, 1967) également définis par les termes de "two layer flow with vertical mixing" (Bowden, 1967). Cet estuaire présente, comme beaucoup d'estuaires sur les côtes de Bretagne Nord, une géomorphologie de ria (Auffret, 1968) avec une pénétration des influences marines profondément dans les terres. Les estuaires de Bretagne Nord constituent des milieux originaux parmi les systèmes côtiers de l'océan mondial par l'influence très marquée des marées de grande amplitude pouvant atteindre jusqu'à 10m de marnage.

Tableau 6. Débits mensuels de la Penzé.

Débits m ³ /s	Janv	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc
Moyenne sur 30 ans	5.94	6.43	4.38	3.40	2.07	1.36	0.87	0.64	0.71	1.44	2.52	4.27
1997	1.35	3.99	3.05	1.24	1.04	1.17	0.86	0.62	0.48	0.94	1.84	4.13
1998	8.32	2.67	2.24	5.76	2.79	1.69	1.07	0.72	1.10	3.36	5.47	5.50
1999	10.0	5.90	5.32	5.23	3.67	2.30						

La pente du chenal de la Penzé est très faible en amont du pont de la Corde et s'accroît en aval de celui-ci. L'élargissement de l'estuaire intervient au niveau de cette rupture de pente. Cette morphologie de l'estuaire permet une intrusion massive et rapide des eaux marines jusque en amont de la rupture de pente. Une dissymétrie entre le flot et le jusant a également été observée (Riaux et Grall, 1982) avec une augmentation rapide du niveau de l'eau et des courants d'intensité plus élevée en période de flot qu'en période de jusant. La plupart des études qui ont été menées dans cet estuaire ont été consacrées à la partie située en aval du Pont de la Corde (Martin et al., 1977, Riaux et Douvillé, 1980, Riaux et Grall, 1982). Peu ou pas de travaux avaient été consacrés à la partie amont de l'estuaire où sont le plus fréquemment observés les développements d'*Alexandrium minutum*.

III - CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES DU DEVELOPPEMENT D'*ALEXANDRIUM MINUTUM* DANS L'ESTUAIRE DE LA PENZE :

Les caractéristiques chimiques (concentrations en éléments nutritifs : ammonium, nitrates, nitrites, phosphates, silicates), physiques (températures, salinités) et biologiques (concentrations en chlorophylle a, numération des cellules d'*Alexandrium minutum* et autres espèces phytoplanctoniques associées) des masses d'eaux de l'estuaire de la Penzé ont été étudiées avant, pendant et après les périodes de développement de l'espèce en 1997, 1998 et 1999. Un ensemble de radiales comprenant plusieurs stations hydrologiques a été échantillonné dans la zone probable d'apparition de l'espèce ainsi que dans les zones amont (partie rivière) et aval (partie marine) afin de pouvoir définir les limites d'extension géographique et les conditions hydrologiques lors du développement de cette espèce phytoplanctonique toxique. Les conditions environnementales dans lesquelles cette espèce se développe restaient pour le moment très mal connues et l'objectif de ces travaux est de cerner les caractéristiques chimiques et physiques des masses d'eaux dans lesquelles cette espèce prolifère.

A - Conditions environnementales en mai - juin 1997 :

Trois radiales comprenant plusieurs stations hydrologiques ont été occupées en 1997. Les radiales ont été échantillonnées 1 mois avant, pendant le maximum de développement et 1 semaine après le développement d'*Alexandrium minutum*. L'objectif de ces travaux était de définir les conditions environnementales à ces 3 périodes caractéristiques du cycle de développement de cette espèce.

1 - Conditions initiales (mai 1997) :

Neuf stations ont été échantillonnées entre les points compris entre la Bouée du Figuier et Lanneunet en amont de la rivière (figure 2 et tableau 1 en annexe donnant la correspondance numéros de station et localisation géographique). L'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre 2 et 8m.

Distribution des températures :

Les températures dans l'estuaire de la Penzé sont comprises entre 12.80 et 15.20°C (figure 11) avec une température moyenne de $14.04 \pm 0.71^\circ\text{C}$. Les plus faibles températures sont observées en profondeur dans la partie aval de l'estuaire (station 7) et les plus fortes en surface dans la partie amont (stations 1 et 2). Une légère stratification thermique est mise en évidence ($\Delta T \sim 1^\circ\text{C}$) pour l'ensemble des stations. Les gradients horizontaux tant en surface ($\Delta T = 1.45^\circ\text{C}$) qu'en profondeur ($\Delta T = 0.90^\circ\text{C}$) sont relativement peu marqués.

Distribution des salinités :

Les salinités aux stations échantillonnées sont comprises entre 26.356 en amont de l'estuaire (station 2, figure 11) et 34.685 en profondeur à la bouée du Figuier (station 9, figure 11). Contrairement à la distribution des températures, un gradient décroissant bien marqué est mis en évidence entre les stations amont et aval de la rivière. La stratification haline est bien marquée aux stations situées en amont (stations 1 à 6). Aux stations situées en aval (stations 8 et 9), la colonne d'eau présente peu de variations sur la verticale : ces stations présentent des caractéristiques très proches de celles observées dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix et de la Manche Occidentale où le mélange vertical sous l'action des courants de marée est particulièrement efficace dans l'homogénéisation des masses d'eaux sur la verticale.

Distribution en oxygène dissous :

Les teneurs en oxygène dissous ont des valeurs comprises entre 7.00 et 8.20 ml/l correspondant à des sursaturations comprises entre 118 et 143% (figure 12). A l'exception de la valeur maximale observée en surface à la station 8, les teneurs sont relativement homogènes. Les eaux de

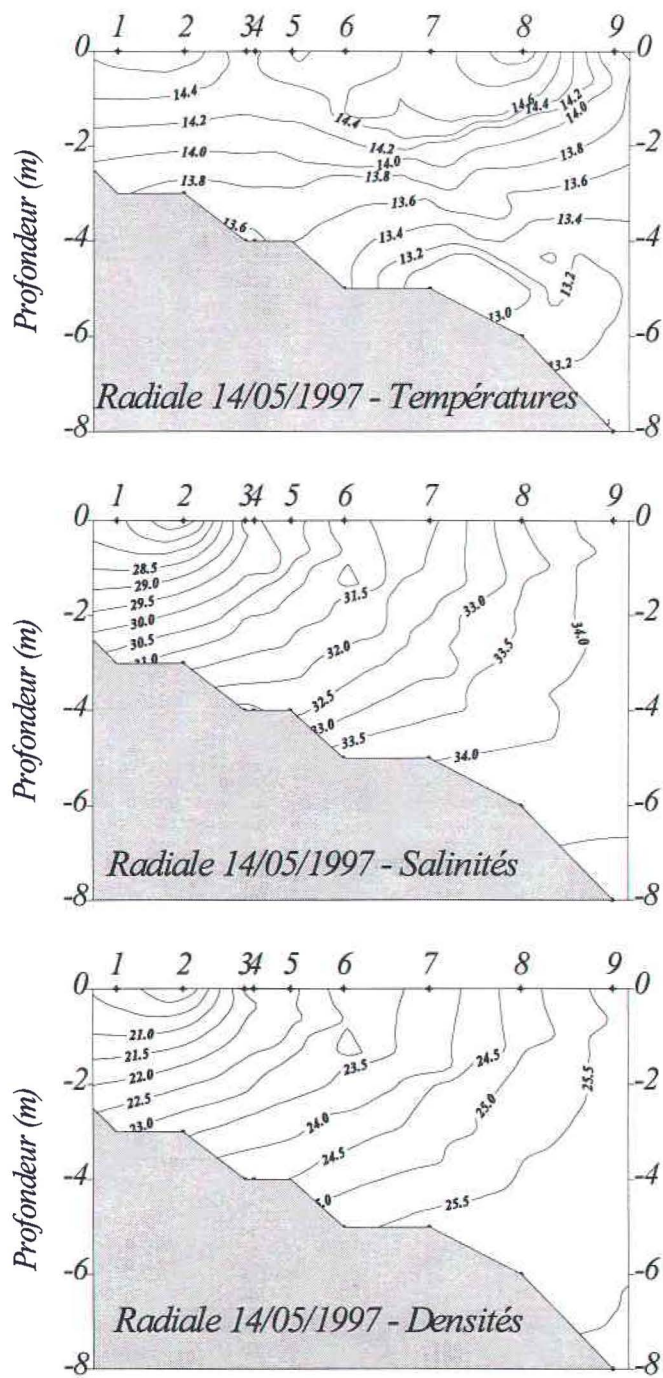


Figure 11. Distributions verticales des températures ($^{\circ}\text{C}$), salinités et densités (Kg/m^3) dans l'estuaire de la Penzé.

l'estuaire sont bien oxygénées et les écarts à la saturation proviennent de l'activité photosynthétique importante des populations phytoplanctoniques.

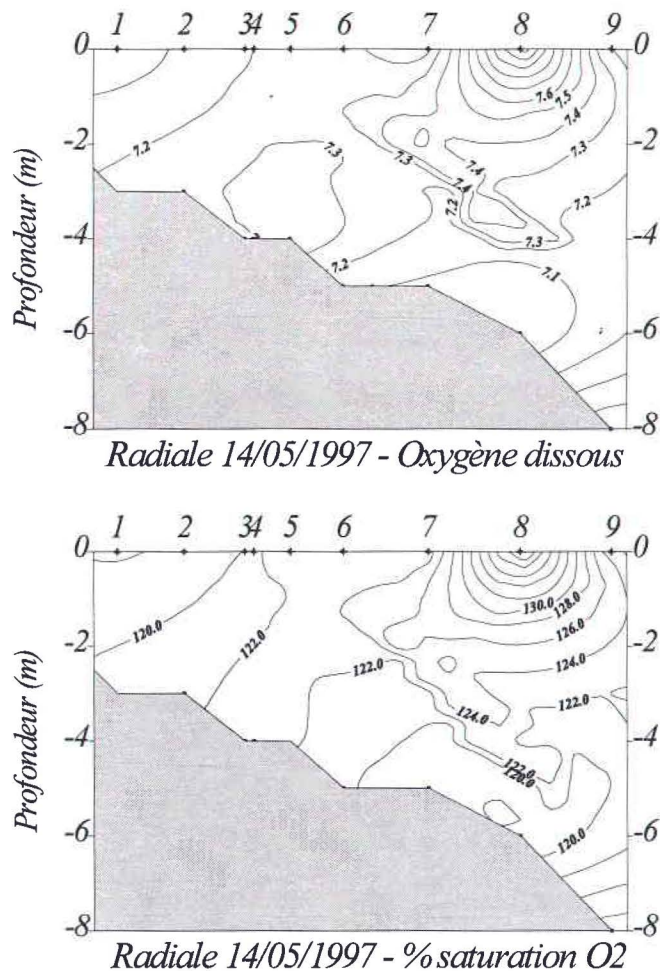


Figure 12. Distributions verticales de l'oxygène dissous (mg/l) et des pourcentages en oxygène dissous dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrates :

Les teneurs en nitrates présentent des variations de concentrations très importantes entre des valeurs minimales de $4.3 \mu\text{mol/l}$ observées dans les eaux de fond en aval de l'estuaire (station 9) et des valeurs maximales de $212.8 \mu\text{mol/l}$ dans les eaux de surface en amont (station 2, La Roche, figure 13). Les eaux présentant les plus fortes concentrations en nitrates sont observées dans les eaux de surface les plus dessalées en amont de l'estuaire (stations 1 à 6, figure 13). Les eaux de surface présentent généralement des teneurs plus importantes en nitrates que les eaux de fond. Les teneurs décroissent régulièrement de l'amont vers l'aval de l'estuaire. Les teneurs relevées à la station du Figuier sont encore très supérieures à celles observées habituellement dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix à cette époque de l'année (Wafar, 1981, L'Helguen, 1991, Maguer, 1997).

Distribution des nitrites :

Les teneurs en nitrites sont comprises entre 0.15 et $1.88 \mu\text{mol/l}$. Les valeurs les plus faibles sont mesurées dans les eaux de surface dans la partie aval de l'estuaire (figure 13). Une décroissance régulière des teneurs est observée dans les eaux de surface depuis l'amont vers l'aval de l'estuaire. Contrairement aux autres formes azotées (nitrates, ammonium), les teneurs maximales sont observées en profondeur au milieu de l'estuaire (station 5).

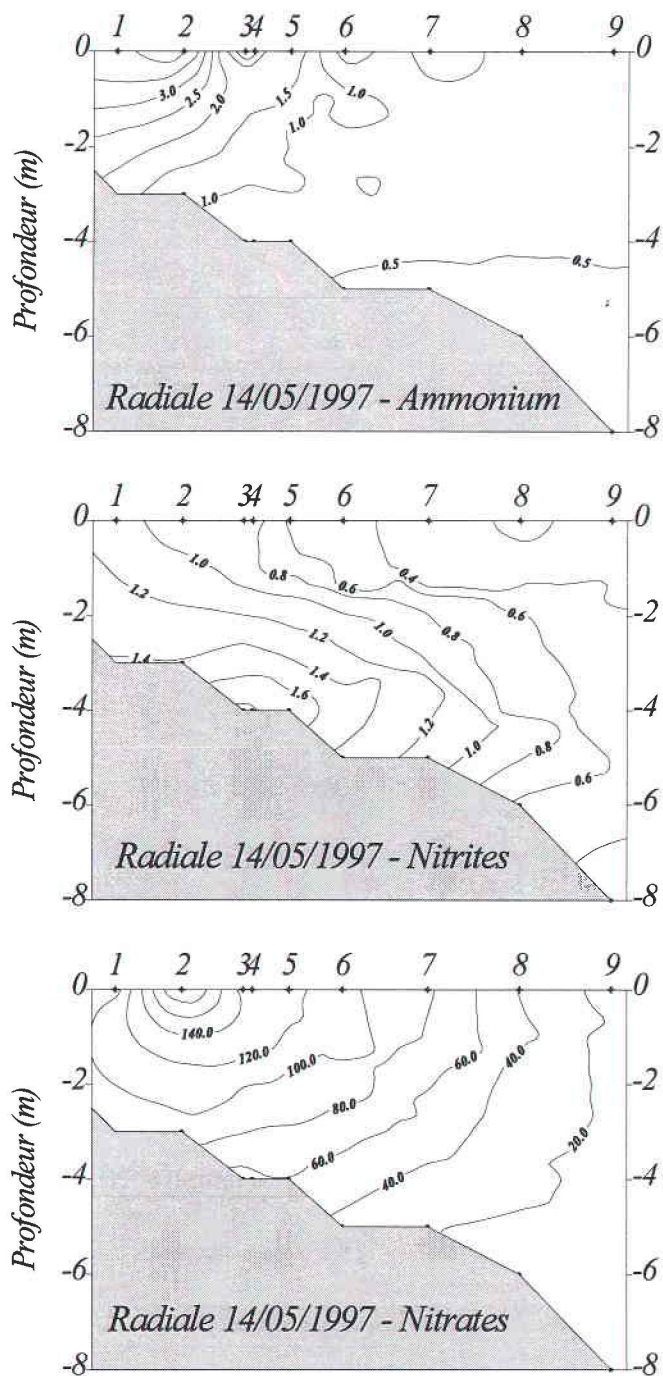


Figure 13. Distributions verticales de l'ammonium, des nitrites et des nitrates ($\mu\text{mol/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en ammonium :

Les valeurs minimales et maximales en ammonium sont comprises entre 0.10 et 4.52 $\mu\text{mol/l}$. Les valeurs minimales sont observées au milieu de l'estuaire (station 6, figure 13). Comme pour les autres éléments azotés, les valeurs maximales en ammonium sont observées dans les eaux de surface en amont de l'estuaire (station 2). La décroissance des teneurs est importante dans la partie amont (entre les stations 1 et 6) alors que les variations sont moins marquées dans la partie aval.

Distribution en phosphates :

Les teneurs en phosphates présentent des valeurs comprises entre 0.02 et 1.21 $\mu\text{mol/l}$. Les valeurs maximales sont relevées dans les eaux de surface en amont de l'estuaire (station 2, figure 14). Comme pour l'ammonium, la décroissance des concentrations est plus marquée dans la partie amont (entre les stations 1 et 6) que dans la partie aval. Dans la partie aval de l'estuaire, et contrairement aux teneurs en éléments azotés, les concentrations en phosphates sont très faibles ($< 0.05 \mu\text{mol/l}$) et pratiquement totalement épuisées.

Distribution des silicates :

Les teneurs en silicates sont comprises entre 2.7 et 37.0 $\mu\text{mol/l}$ (figure 14). Les teneurs minimales sont observées comme pour les autres éléments nutritifs dans la partie aval (stations 8 et 9) et les valeurs maximales dans les eaux de surface de la partie amont (station 2). Le gradient de concentration décroît régulièrement sur l'ensemble de l'estuaire. Les teneurs observées dans la partie aval sont proches de celles habituellement observées à cette époque de l'année dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix.

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle sont comprises entre 2.26 et 6.30 $\mu\text{g/l}$ (figure 14). Les valeurs les plus importantes ($> 3.0 \mu\text{g/l}$) sont observées dans les eaux dessalées de la partie amont de l'estuaire (entre les stations 1 et 6). Le maximum de biomasse est observé en surface à la station 2 où sont également relevées les valeurs maximales de concentrations pour l'ensemble des éléments nutritifs. Dans la partie aval de l'estuaire, les teneurs en chlorophylle sont légèrement plus faibles et comprises entre 2.0 et 3.0 $\mu\text{g/l}$.

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

L'évolution des éléments nutritifs (sauf pour les nitrites) en fonction de la salinité montre l'existence d'une forte relation linéaire (figure 15). Les coefficients de corrélation obtenus sont élevés ($R^2 > 0.90$) et hautement significatifs ($p = 0.01$). Cette relation traduit l'existence d'une droite unique de mélange entre les eaux dessalées enrichies en éléments nutritifs et les eaux marines moins riches. L'existence d'une droite unique de mélange traduit également la prépondérance des phénomènes conservatifs de mélange dans l'estuaire sur les phénomènes non conservatifs liés à l'activité biologique (absorption des éléments nutritifs par les producteurs primaires, régénération par les bactéries et autres organismes de la boucle microbienne). L'extrapolation à zéro de salinité des régressions éléments nutritifs / salinité permet d'évaluer les teneurs dans les eaux sources. Les valeurs obtenues ($\text{NO}_3^- = 890 \mu\text{mol/l}$, $\text{NH}_4^+ = 16.9 \mu\text{mol/l}$, $\text{PO}_4^{3-} = 4.59 \mu\text{mol/l}$, $\text{Si(OH)}_4 = 160.3 \mu\text{mol/l}$) sont très élevées et ceci particulièrement pour les éléments azotés (tableau 7a). Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 185$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 5.46$ sont nettement plus forts (tableau 7b) que ceux habituellement mesurés dans les eaux marines ($\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 16$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 1$) et confirment la prédominance des apports azotés par rapport au phosphore et à la silice dans l'estuaire de la Penzé.

Tableau 7a. Teneurs (en $\mu\text{mol/l}$) dans les eaux sources dans la Penzé en 1997.

	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	Si(OH)_4
14/05/97	14.76	-	890	4.59	160
12/06/97	10.39	16.86	869	15.89	186
19/06/97	1.71	16.17	872	11.04	204

Tableau 7b. Rapports N/P et N/Si dans l'estuaire de la Penzé en 1997.

	N/P	N/Si
14/05/97	185	5.46
12/06/97	51	4.67
19/06/97	78	4.31
Eaux marines	16	1 \rightarrow 2

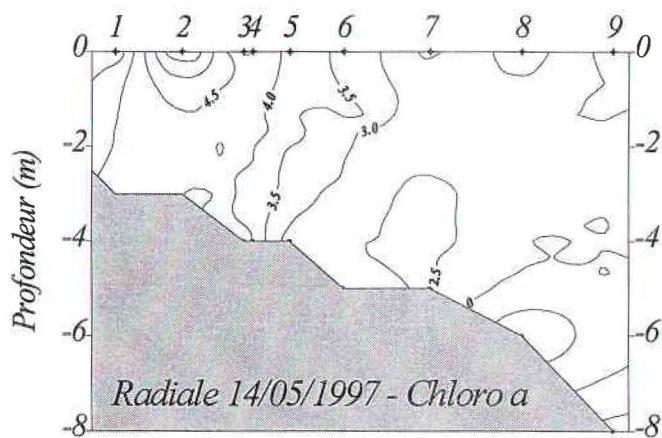
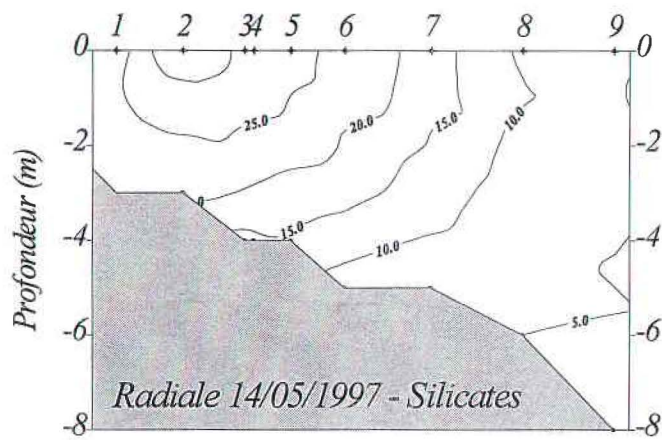
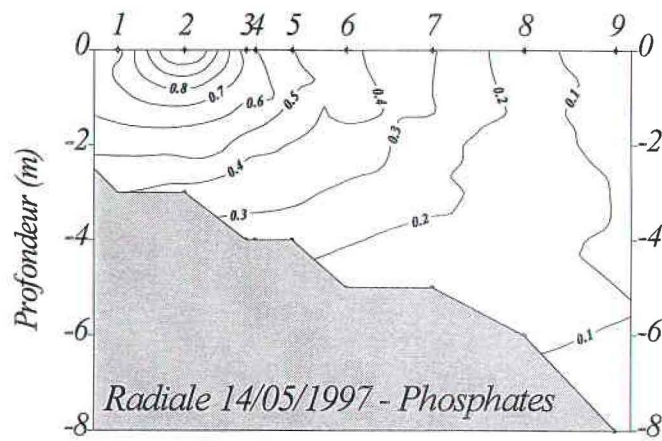


Figure 14. Distributions verticales des phosphates, silicates ($\mu\text{mol/l}$) et de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$) dans l'estuaire de la Penzance.

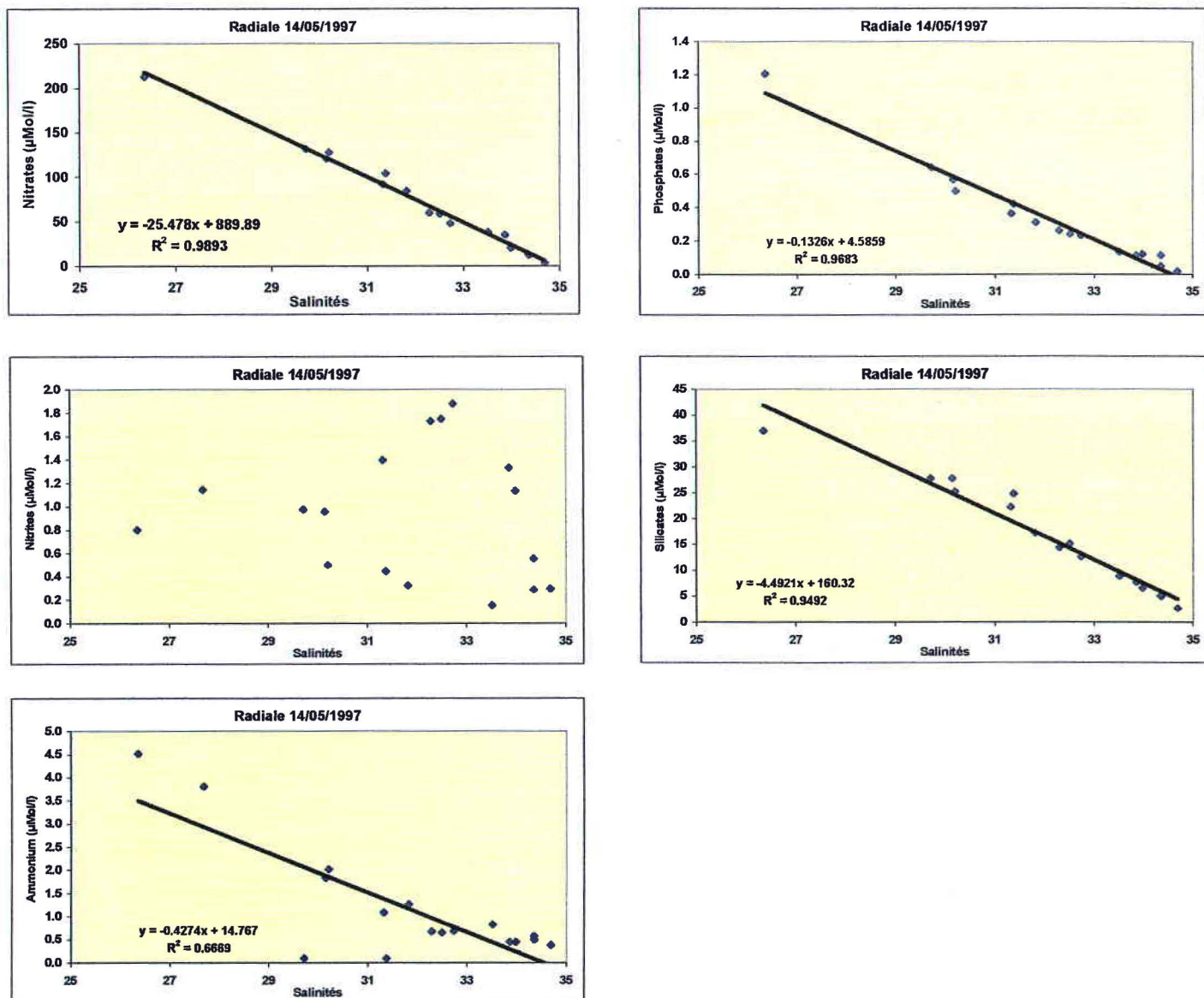


Figure 15. Évolution des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) en fonction de la salinité dans l'estuaire de la Penzé.

2 - Conditions hydrologiques durant le bloom d'*Alexandrium minutum* (12 juin 1997) :

Huit stations ont été échantillonnées entre les points compris entre la Bouée du Figuier et Goaz ar Rouz en amont de la rivière (figure 2 et tableau 1 en annexe). Lors de cette radiale, il a été nécessaire de remonter plus en amont de la rivière afin de pouvoir étudier le même gradient de salinité que lors de la radiale de mai. L'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre 2 et 6m.

Distribution des températures :

Les températures minimales et maximales dans l'estuaire sont comprises entre 14.90 et 17.30°C (figure 16) avec une température moyenne de $16.11 \pm 0.88^\circ\text{C}$. Il est à souligner que les températures moyennes dans l'estuaire ont augmenté de plus de 2°C en l'espace d'un mois. Comme le mois précédent, les plus faibles températures sont observées en aval de l'estuaire et les plus fortes dans les eaux de surface en amont. La stratification thermique est plus marquée aux stations situées en amont (stations 1 à 6, figure 16) qu'aux stations situées en aval où la colonne d'eau devient homogène en température sur l'ensemble de la hauteur (station 8).

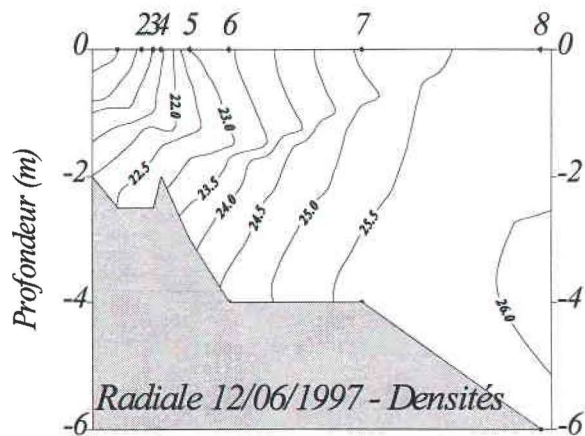
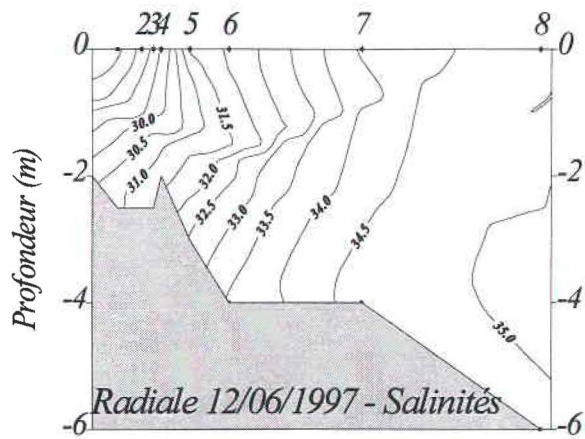
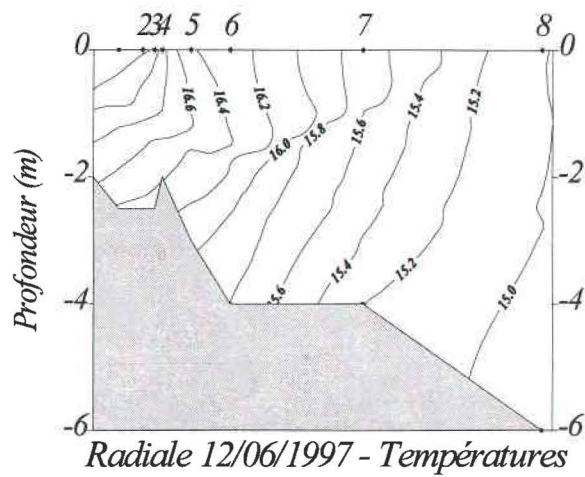


Figure 16. Distributions verticales des températures ($^{\circ}\text{C}$), salinités et densités (Kg/m^3) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des salinités :

La gamme de salinités échantillonnées est comparable à celle du mois précédent avec des valeurs comprises entre 27.659 et 34.886. Comme le mois précédent, un gradient décroissant bien marqué est mis en évidence entre l'amont et l'aval de l'estuaire avec un resserrement bien marqué des isohalines dans la partie amont (entre les stations 1 et 5, figure 16) et un plus grand étalement des isohalines dans la partie aval. La stratification verticale est marquée en amont et les valeurs en salinités deviennent homogènes sur la verticale dans la partie aval où le mélange vertical sous l'action des courants de marée devient prépondérant.

Distribution en oxygène dissous :

Les teneurs en oxygène dissous sont comprises entre 4.85 et 6.53 ml/l correspondant à des saturations de 84.5 à 116% (figure 17). A l'exception du minimum situé en profondeur à la station 5 qui se caractérise par une sous-saturation en oxygène dissous, les valeurs en oxygène dissous sont supérieures à la saturation. Il est à noter une diminution des teneurs en oxygène dissous et des valeurs en sursaturations par rapport aux observations du mois précédent.

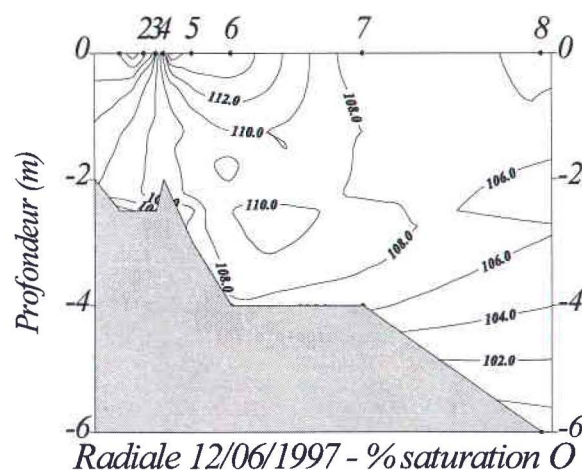
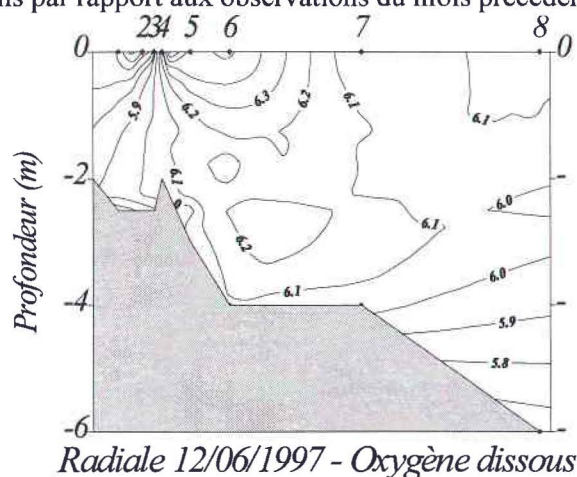


Figure 17. Distributions verticales de l'oxygène dissous (ml/l) et des pourcentages de saturation en oxygène dissous dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrates :

Les teneurs en nitrates présentent comme le mois précédent des variations de concentrations importantes dans l'estuaire avec des teneurs comprises entre 1.9 $\mu\text{mol/l}$ en aval et 187.6 $\mu\text{mol/l}$ en amont (figure 18). Les eaux présentant les plus fortes concentrations sont observées dans les eaux de surface dessalées en amont de l'estuaire. Comme pour la répartition horizontale des isohalines, le gradient des isovaleurs en nitrates est très important et resserré entre les stations 1 et 5. En aval, les teneurs en nitrates sont peu importantes (de l'ordre de 2.0 $\mu\text{mol/l}$ à la station 8) et conformes aux valeurs habituellement observées dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix à cette époque de l'année (Wafar, 1981, L'Helguen, 1991, Maguer, 1997).

Distribution des nitrites :

Les teneurs en nitrites sont comprises entre 0.08 et 3.65 $\mu\text{mol/l}$ (figure 18). Contrairement au mois précédent, la distribution des nitrites est semblable à celle des nitrates avec des fortes valeurs observées dans les eaux dessalées de surface en amont et des valeurs plus faibles dans la partie aval de l'estuaire. Il est à noter que les valeurs maximales en nitrites sont deux fois plus fortes que celles observées le mois précédent.

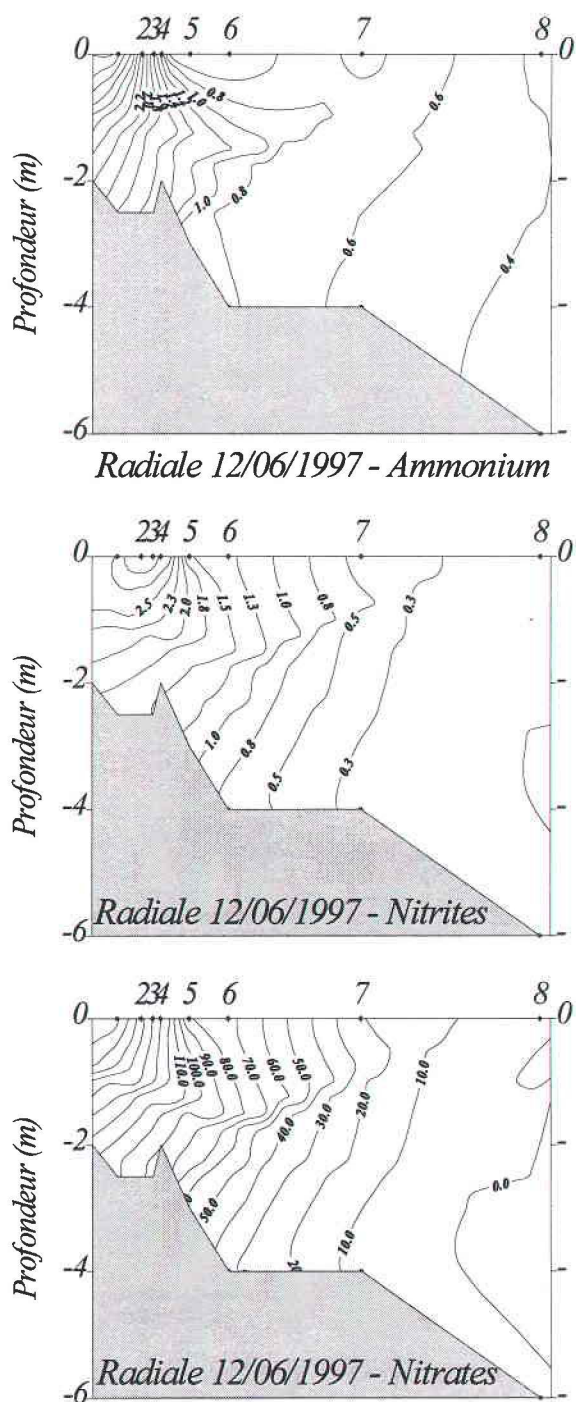


Figure 18. Distributions verticales de l'ammonium, des nitrites et des nitrates ($\mu\text{mol/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en ammonium :

Les concentrations en ammonium présentent des valeurs comprises entre 0.29 et 3.61 $\mu\text{mol/l}$ (figure 18). Elles sont pratiquement du même ordre de grandeur que celles observées le mois précédent. Les valeurs les plus fortes sont observées dans la partie amont de l'estuaire et un gradient horizontal très marqué est mis en évidence entre les stations 1 et 5 comme pour la distribution des salinités et des autres éléments azotés.

Distribution en phosphates :

Les valeurs minimales et maximales en phosphates sont comprises entre 0.02 et 2.94 $\mu\text{mol/l}$ (figure 19). Les valeurs maximales en phosphates sont nettement supérieures (près de 2.5 fois

supérieures) à celles observées le mois précédent. La distribution des phosphates dans l'estuaire est identique à celle des éléments azotés. Il est à noter que les teneurs sont quasiment épuisées dans les eaux des stations situées en aval (stations 7 et 8).

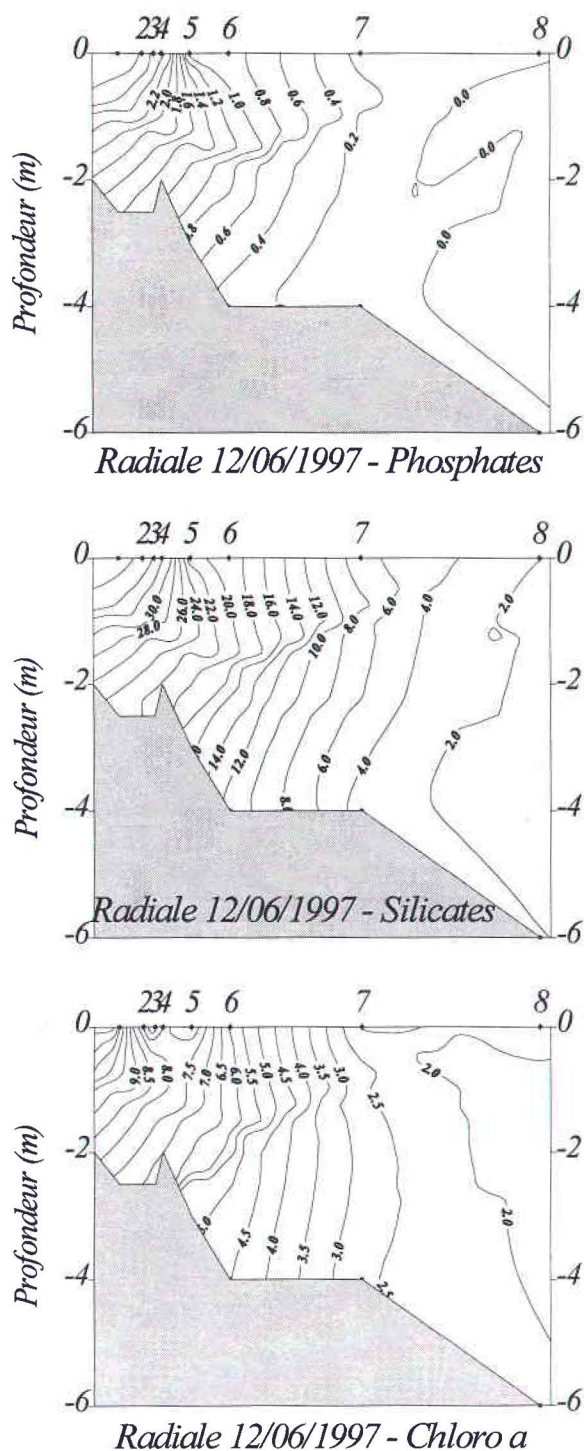


Figure 19. Distributions verticales des phosphates, silicates ($\mu\text{mol/l}$) et de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$) dans l'estuaire de la Penzance.

Distribution des silicates :

Comme le mois précédent, les teneurs en silicates sont comprises entre 2.0 et 37.1 $\mu\text{mol/l}$. La distribution des silicates est identique à celle des autres éléments nutritifs dans l'estuaire (figure 19).

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle sont comprises entre 1.94 et 11.62 µg/l (figure 19). Les teneurs les plus fortes (> 5 µg/l) ont été mesurées en amont de la station 6. Dans la partie aval de l'estuaire, les concentrations sont plus faibles (de l'ordre de 2 µg/l). Les teneurs maximales ont été observées dans les eaux de surface en amont (station 1, 11.62 µg/l) et dans le gradient de salinité (stations 4 et 5, valeurs > 8.0 µg/l).

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

Comme le mois précédent, l'évolution des éléments nutritifs en fonction de la salinité présente une forte relation linéaire (figure 20). Il est à noter que, contrairement au mois précédent, la relation nitrites - salinité, présente comme pour les autres éléments nutritifs un coefficient de corrélation significativement élevé ($R^2 > 0.90$, $p = 0.01$). L'évolution des teneurs en ammonium est moins fortement reliée à celle des salinités que le mois précédent ceci principalement en raison de teneurs plus faibles en ammonium relevées au milieu du gradient de salinité (entre les salinités 29 et 32, stations 4 et 5). Les teneurs en éléments nutritifs dans les eaux sources (extrapolations à zéro de salinité) sont du même ordre de grandeur que le mois précédent pour les nitrates, l'ammonium (hors prise ne compte des faibles teneurs des stations 4 et 5) et les silicates (tableau 7a). Par contre, les teneurs en nitrites et surtout en phosphates sont nettement supérieures à celles relevées le mois précédent. Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 51$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 4.67$ sont inférieurs à ceux observés le mois précédent (surtout pour le rapport N/P en raison principalement de l'augmentation des teneurs en phosphates), mais la persistance de ces très fortes valeurs confirme la prédominance des apports azotés par rapport au phosphore et à la silice (tableau 7b).

3 - Conditions hydrologiques après le bloom d'*Alexandrium minutum* (19 juin 1997) :

8 stations ont été échantillonnées entre les points compris entre une station située en aval du Pont de la Corde et Goaz ar Rouz en amont de la rivière (figure 1 et tableau). L'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre 2 et 6m. La distribution verticales des différentes variables étudiées (températures, salinités, oxygène dissous, éléments nutritifs, chlorophylle) présente de fortes similarités avec les radiales échantillonnées précédemment. Elles ne seront pas décrites en détail et seules les valeurs extrêmes et les différences avec les radiales précédentes seront soulignées.

Distribution des températures :

Les températures minimales et maximales dans l'estuaire sont comprises entre 16.50 et 17.50°C avec une température moyenne de $16.99 \pm 0.42^\circ\text{C}$ correspondant à une augmentation de près de 1°C en 1 semaine.

Distribution des salinités :

La gamme de salinités échantillonnées est comparable à celle des radiales précédentes avec des valeurs comprises entre 27.122 et 34.457 avec un gradient horizontal marqué entre les stations 1 et 6 situées en amont de l'estuaire.

Distribution en oxygène dissous :

Les teneurs en oxygène dissous sont comprises entre 3.40 et 7.08 ml/l correspondant à des saturations de 61 et 127%. De faibles valeurs (<3.50 ml/l) sont mises en évidence près du fond aux stations 5 et 6. Elles pourraient trouver leur origine dans la dégradation de la matière organique produite précédemment dans les couches de surface.

Distribution des nitrates :

Les teneurs en nitrates ont des valeurs comprises entre 10.6 et 197.0 µmol/l depuis l'aval vers l'amont de la Penzé. Les teneurs en aval de l'estuaire sont relativement importantes (>10 µmol/l) et largement supérieures aux teneurs observées lors des 2 radiales précédentes dans des gammes de salinités pratiquement équivalentes.

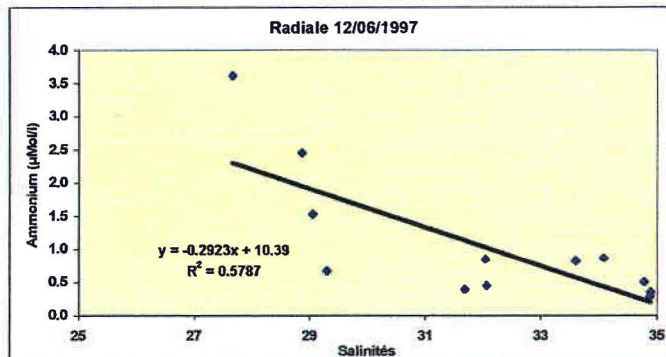
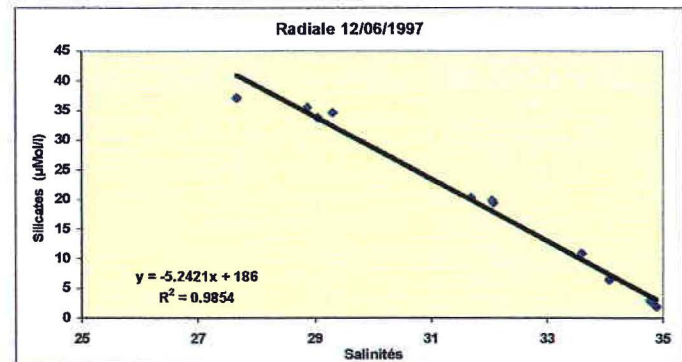
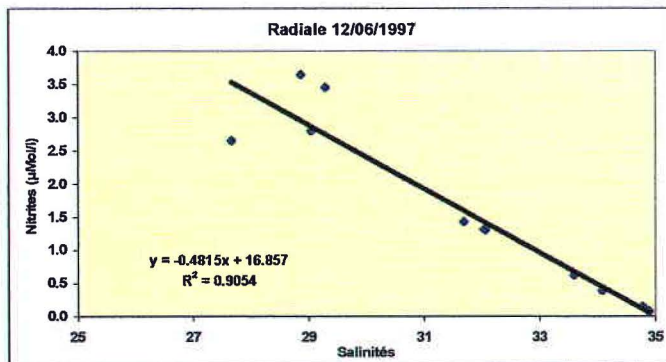
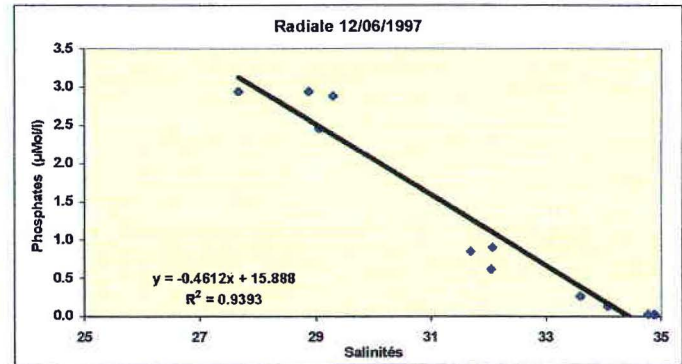
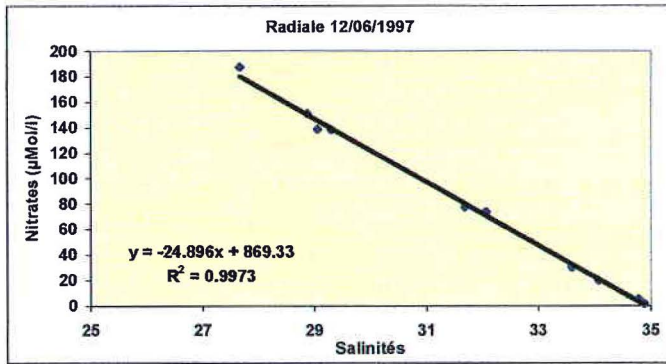


Figure 20. Évolution des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) en fonction de la salinité dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrites :

Les teneurs en nitrites présentent des valeurs comprises entre 0.30 et 3.80 $\mu\text{mol/l}$ selon un gradient croissant de concentrations entre l'aval et l'amont de l'estuaire. La distribution et la gamme de concentrations sont semblables à celles observées lors de la radiale précédente.

Distribution en ammonium :

Les concentrations en ammonium sont comprises entre 0.10 et 0.50 $\mu\text{mol/l}$ et montrent peu de variations sur l'ensemble de l'estuaire. Les teneurs observées sont nettement inférieures à celles relevées lors des radiales précédentes et ceci particulièrement dans la partie amont de l'estuaire.

Distribution en phosphates :

Les teneurs en phosphates sont comprises entre 0.14 et 2.46 $\mu\text{mol/l}$ avec les valeurs les plus importantes situées dans la partie amont de l'estuaire. Les concentrations mesurées sont du même ordre de grandeur que celles mesurées lors de la radiale précédente.

Distribution des silicates :

Les concentrations en silicates présentent des valeurs comprises entre 4.4 et 46.1 $\mu\text{mol/l}$. Comme pour les nitrates, les concentrations relevées dans la partie aval de l'estuaire sont supérieures à celles observées lors des 2 radiales précédentes.

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle présentent les valeurs maximales ($> 10 \mu\text{g/l}$) dans les eaux de surface aux stations 2, 4 et 5. Les teneurs en chlorophylle sont fortes ($> 5 \mu\text{g/l}$) dans la partie amont de l'estuaire (entre les stations 1 et 6). Dans la partie aval, les concentrations sont nettement plus faibles ($> 2 \mu\text{g/l}$).

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

Comme lors des radiales précédentes, l'évolution des éléments nutritifs en fonction de la salinité présente une forte relation linéaire. Il est à noter que les coefficients de corrélation sont significativement élevés ($R^2 > 0.94$, $p = 0.01$) pour l'ensemble des éléments nutritifs. Les teneurs en éléments nutritifs dans les eaux sources (extrapolations à zéro de salinité) sont du même ordre de grandeur que pour les radiales précédentes pour les nitrates et les silicates (tableau 7a). Par contre, les teneurs en ammonium (1.71 $\mu\text{mol/l}$) sont très nettement inférieures à celles relevées lors des radiales précédentes. Les teneurs en phosphates dans les eaux sources sont fortes et très supérieures à celles relevées en mai. Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 78$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 4.31$ restent très élevés (tableau 7b) et confirment la prédominance des apports azotés par rapport à ceux en phosphore et en silice dans l'estuaire.

4 - Discussion :

En 1997, aucune cellule d'*Alexandrium minutum* n'a été décelée dans les eaux de la Penzé à la mi-mai. La température moyenne des eaux de l'estuaire (14.04°C) n'a sans doute pas encore permis l'éclosion des kystes. Les conditions environnementales avant le début du développement d'*A. minutum* ont donc été bien définies. Un développement important d'*A. minutum* a été observé le 12 juin. La radiale effectuée dans l'estuaire a permis de définir les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des masses d'eaux dans lesquelles *A. minutum* était présent (tableau 9).

Tableau 9. Conditions environnementales en 1997 : valeurs minimales et maximales, valeurs au maximum absolu d'abondance des paramètres mesurés lors du développement d'*A. minutum*.

1997		T	S	O ₂	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Si(OH) ₄	Chl. <i>a</i>
	Min	16.3	27.12	5.10	0.25	1.97	97.5	1.23	26.6	10.33
	Max	17.5	30.96	7.08	3.61	3.80	197.0	2.94	46.1	12.59
	Max Abondance	17.3	27.66	5.66	3.61	2.65	187.6	2.94	37.1	11.62

L'espèce s'est développée dans des eaux relativement chaudes ($> 16^\circ\text{C}$), dessalées (entre 27 et 34) et bien oxygénées. Les concentrations en éléments nutritifs observées lors du maximum d'abondance sont importantes pour l'ensemble des formes observées. Il est à noter la prédominance des apports azotés par rapport à ceux en phosphore et en silice qui crée un déséquilibre en faveur de l'azote par rapport à ce qui est habituellement observé dans les eaux côtières marines. Les concentrations minimales ont été mesurées une semaine après le maximum d'abondance. La persistance dans le milieu de concentrations très élevées (excepté pour l'ammonium) en éléments nutritifs lors du maximum absolu de développement d'*Alexandrium minutum* (tableau 9) et lors de la phase de décroissance du bloom suggère l'absence de limitation du développement de l'espèce par les éléments nutritifs. en 1997.

B - Conditions environnementales en mai - juin 1998 :

Après avoir défini en 1997 les conditions environnementales aux différentes périodes caractéristiques du cycle de développement d'*Alexandrium minutum* (avant, pendant et après le bloom), l'objectif des travaux en 1998 était de définir avec plus de précision les conditions environnementales lors de la phase de croissance du bloom (depuis l'apparition des premières cellules dans le milieu jusqu'au stade d'eaux colorées). Cinq radiales comprenant plusieurs stations hydrologiques ont été échantillonnées avec un intervalle de temps de l'ordre d'une semaine entre chaque série de prélèvements. Comme en 1997, les études ont été réalisées à différentes stations réparties selon le gradient de salinité de l'estuaire ; en 1998, elles ont été menées dans un gradient plus étendu incluant des eaux ayant des salinités plus faibles (de l'ordre de 20 en 1998 au lieu de 27 en 1997). En 1998, malgré la présence dans le milieu d'*Alexandrium minutum*, le stade d'eaux colorées n'a pas été atteint et le maximum de densité de cellules dans le milieu a été obtenu lors de la radiale échantillonnée le 3 juin. Les travaux réalisés en 1998 nous ont permis d'établir les conditions environnementales prévalant lors d'une année où le développement d'*Alexandrium* n'a pas abouti à un stade d'eaux colorées toxiques.

1 - Conditions initiales (mai 1998) :

8 stations ont été échantillonnées entre les points situés en aval du Pont de la Corde (Point Q) et Stang Goualc'h en amont de la rivière (figure 2 et tableau 2 en annexe). Comme lors des travaux réalisés en 1997, l'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre 2 et 7m.

Distribution des températures :

Les températures dans l'estuaire sont comprises entre 14.34 et 16.22°C (figure 21) avec une température moyenne de 15.42 ± 0.58 °C. Les plus faibles températures sont observées en profondeur dans la partie aval de l'estuaire à la station située en aval du Pont de la Corde et la plus forte dans les eaux de surface à la station influencée par le débouché de la rivière Éon dans la Penzé (station 5). Une stratification thermique est mise en évidence ($\Delta T \sim 1^\circ\text{C}$) pour l'ensemble des stations. Il est à noter que les températures moyennes dans l'estuaire sont nettement supérieures à celles relevées en 1997 à la même époque (15.42 au lieu de 14.04°C).

Distribution des salinités :

Les salinités aux stations échantillonnées sont comprises entre 15.638 en amont de l'estuaire (station 1, figure 21) et 34.121 en profondeur en aval du Pont de la Corde (station 8). Un gradient décroissant bien marqué est mis en évidence entre les stations amont et aval de la rivière. Ce gradient est interrompu à la station 5 qui correspond au débouché des eaux de la rivière Éon dans la Penzé. La stratification haline est accentuée aux stations situées en amont (stations 1 à 6). Aux stations situées en aval (stations 7 et 8), la stratification haline est beaucoup moins marquée.

Distribution en oxygène dissous :

Les teneurs en oxygène dissous sont comprises entre 6.44 et 7.63 ml/l correspondant à des sursaturations comprises entre 70 et 133% (figure 22). A l'exception de la valeur minimale observée en surface à la station amont, les eaux présentent une sursaturation en oxygène dissous sur l'ensemble de l'estuaire avec les valeurs les plus fortes dans la partie aval. Les écarts à la saturation observés proviennent de l'activité photosynthétique du phytoplancton.

Distribution des nitrates :

Les teneurs en nitrates présentent des variations de concentrations très importantes entre des valeurs minimales de 25.6 $\mu\text{mol/l}$ observées dans les eaux de fond en aval de l'estuaire (station 8, figure 23) et des valeurs maximales de 535.4 $\mu\text{mol/l}$ dans les eaux de surface en amont (station 1, Stang Goualc'h). De fortes valeurs (331.9 $\mu\text{mol/l}$) sont également observées à la station 5 au débouché des eaux de la rivière Éon. Les eaux présentant les plus fortes concentrations en nitrates (> 270 $\mu\text{mol/l}$) sont observées dans les eaux de surface les plus dessalées en amont de l'estuaire (stations 1 à

5, figure 23). Le gradient décroissant de concentrations est moins marqué dans la partie aval de l'estuaire (stations 7 et 8). Les eaux de surface présentent généralement des teneurs plus importantes en nitrates que les eaux de fond. Les teneurs relevées à la station en aval du Pont de la Corde sont très fortes (80.7 $\mu\text{mol/l}$ en surface et 25.6 $\mu\text{mol/l}$ au fond) et très supérieures à celles observées en 1997 dans des gammes de salinités équivalentes. Elles sont également nettement plus élevées que celles observées dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix à cette époque de l'année.

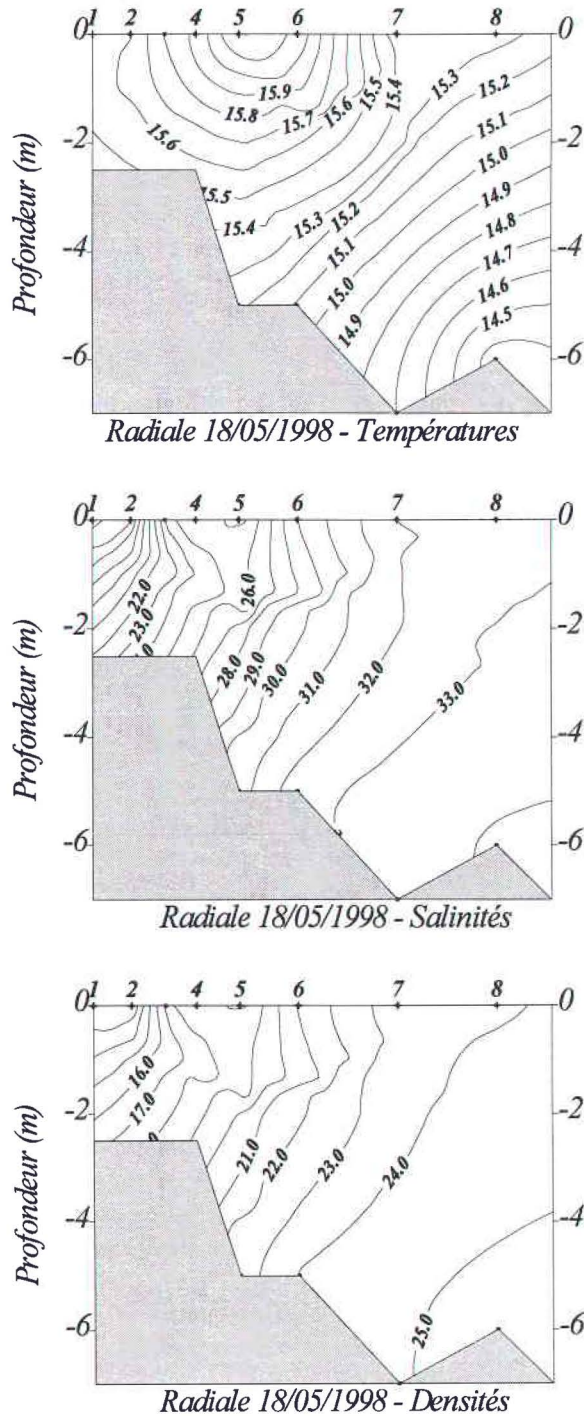


Figure 21. Distributions verticales des températures ($^{\circ}\text{C}$), salinités et densités (Kg/m^3) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrites :

Les valeurs minimales et maximales en nitrites sont comprises entre 0.56 et 5.64 $\mu\text{mol/l}$ (figure 23). Comme pour les nitrates, de fortes concentrations sont observées en surface à la station 5 (3.30 $\mu\text{mol/l}$) au débouché de l'Éon. Une décroissance régulière des teneurs est observée dans les eaux de surface depuis l'amont vers l'aval de l'estuaire. Les valeurs les plus faibles sont mesurées dans les eaux de fond dans la partie aval de l'estuaire (figure 23). Les teneurs sont également nettement supérieures à celles observées à pareille époque en 1997.

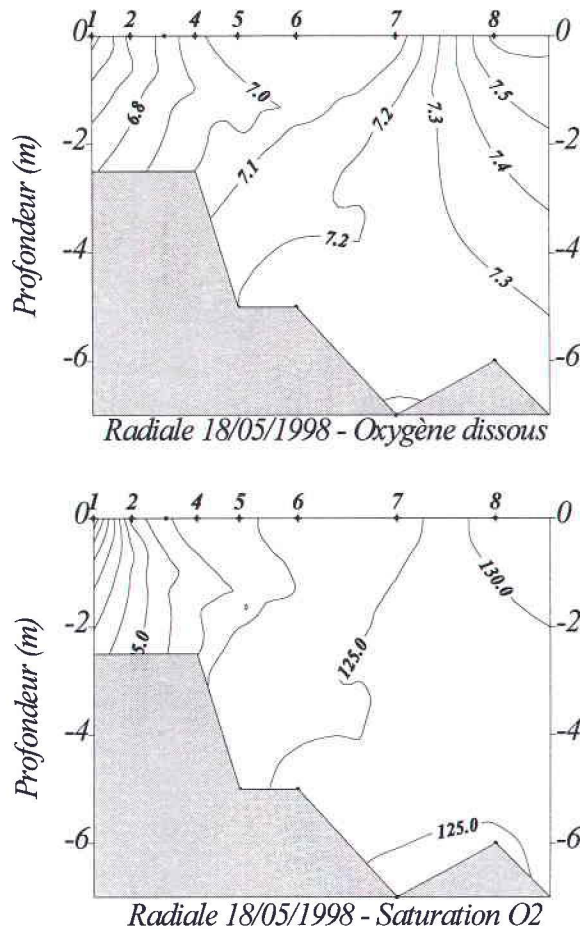


Figure 22. Distributions verticales de l'oxygène dissous (ml/l) et des pourcentages de saturation en oxygène dissous dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en ammonium :

Les teneurs en ammonium présentent des valeurs comprises entre 1.05 et 4.86 $\mu\text{mol/l}$ (figure 23). Comme pour les autres éléments azotés, de fortes concentrations sont observées en surface à la station 5 (2.62 $\mu\text{mol/l}$) au débouché de l'Éon. Comme pour les nitrates, le gradient décroissant de concentrations est plus marqué dans la partie amont (stations 1 à 5, figure 23) que dans la partie aval de l'estuaire. Comme pour les autres éléments azotés, les concentrations sont plus fortes que celles observées l'année précédente.

Distribution en phosphates :

Les concentrations en phosphates sont comprises entre 0.11 et 1.97 $\mu\text{mol/l}$ (figure 24). Les valeurs maximales sont relevées dans les eaux de surface en amont de l'estuaire (station Stang Goualc'h, figure 1) et à la station 5 (1.64 $\mu\text{mol/l}$) au débouché de la rivière Éon. Comme pour les éléments azotés, la décroissance des concentrations est plus marquée dans la partie amont (entre les stations 1 et 5) que dans la partie aval. Dans la partie aval de l'estuaire, et contrairement aux teneurs en

éléments azotés, les concentrations en phosphates sont assez faibles ($< 0.20 \mu\text{mol/l}$) et pratiquement épuisées.

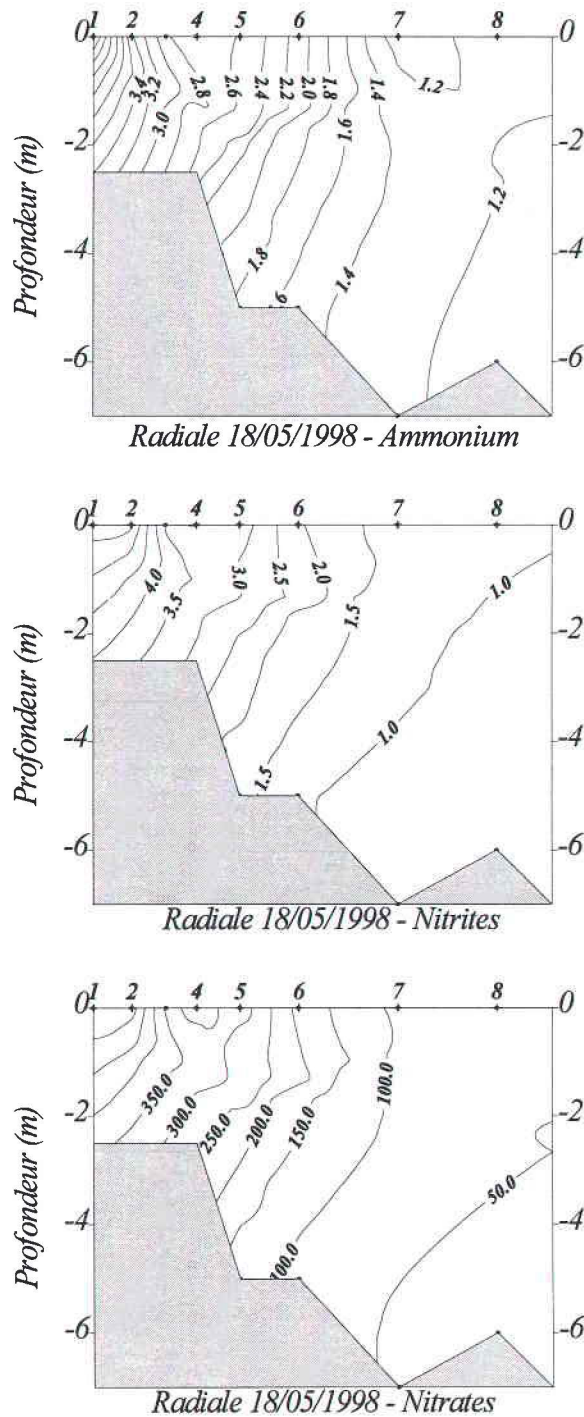


Figure 23. Distributions verticales de l'ammonium, des nitrites et des nitrates ($\mu\text{mol/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des silicates :

Les valeurs minimales et maximales en silicates sont comprises entre 7.2 et $56.0 \mu\text{mol/l}$ (figure 24). Les teneurs minimales sont observées comme pour les autres éléments nutritifs dans la partie aval (stations 7 et 8) et les valeurs maximales dans les eaux de surface de la partie amont

(station Stang Goualc'h) et au débouché de l'Éon à la station 5. Comme pour les éléments azotés, les teneurs dans la partie aval de l'estuaire sont supérieures à celles observées en 1997.

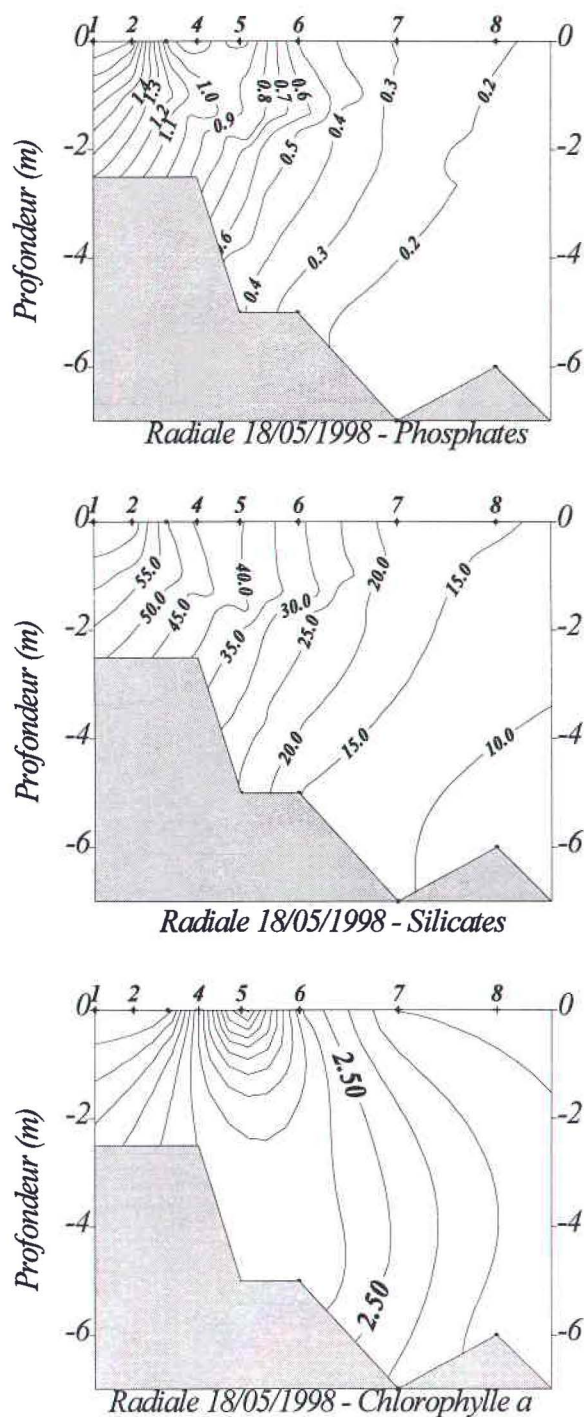


Figure 24. Distributions verticales des phosphates, silicates ($\mu\text{mol/l}$) et de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$) dans l'estuaire de la Penzance.

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle sont comprises entre 0.98 et 21.49 $\mu\text{g/l}$ (figure 24). Les valeurs les plus importantes sont observées dans les eaux dessalées de la partie amont de l'estuaire (entre les stations 1 et 5). Un maximum de biomasse est observé en surface à la station 5 (au débouché de l'Éon) où ont également relevées les valeurs maximales de concentrations pour l'ensemble des éléments

nutritifs. Dans la partie aval de l'estuaire, les teneurs en chlorophylle sont légèrement plus faibles (< 2.0 µg/l).

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

Comme en 1997, l'évolution des éléments nutritifs en fonction de la salinité montre l'existence d'une forte relation linéaire (figure 25). Les coefficients de corrélation obtenus sont élevés (>0.90) et hautement significatifs ($p > 0.01$). Cette relation traduit l'existence d'une droite unique de mélange avec une prépondérance des phénomènes conservatifs de mélange dans l'estuaire sur les phénomènes non conservatifs liés à l'activité biologique (absorption et régénération des éléments nutritifs). Les teneurs en éléments nutritifs dans les eaux sources (extrapolations à zéro de salinité) sont très importantes : $\text{NO}_3^- = 1008 \text{ µmol/l}$, $\text{NO}_2^- = 10.18 \text{ µmol/l}$, $\text{NH}_4^+ = 7.0 \text{ µmol/l}$, $\text{PO}_4^{3-} = 3.74 \text{ µmol/l}$, $\text{Si(OH)}_4 = 115.8 \text{ µmol/l}$ et ceci en particulier pour les éléments azotés (tableau 10a). Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 272.9$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 8.22$ sont nettement supérieurs à ceux relevés en mai 1997 (respectivement 185 et 5.46) traduisant un enrichissement notable des apports azotés en 1998 (tableau 10b). Ils sont nettement plus élevés que ceux habituellement observés dans les eaux marines ($\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 16$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 1$) confirmant la prédominance des apports azotés en Penzé.

Tableau 10a. Teneurs (en µmol/l) dans les eaux sources dans la Penzé en 1998.

	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	Si(OH)_4
18/05/98	7.04	10.18	1008.2	3.74	115.8
25/05/98	23.24	12.80	1018.1	3.74	134.0
03/06/98	26.28	12.30	970.7	5.59	114.3
09/06/98	24.48	15.00	903.5	6.20	140.3
17/06/98	26.77	13.91	914.0	4.37	136.5

Tableau 10b. Rapports N/P et N/Si dans l'estuaire de la Penzé en 1998.

	N/P	N/Si
18/05/98	273	8.2
25/05/98	210	7.9
03/06/98	162	5.6
09/06/98	117	5.1
17/06/98	186	6.1
Eaux marines	16	1 → 2

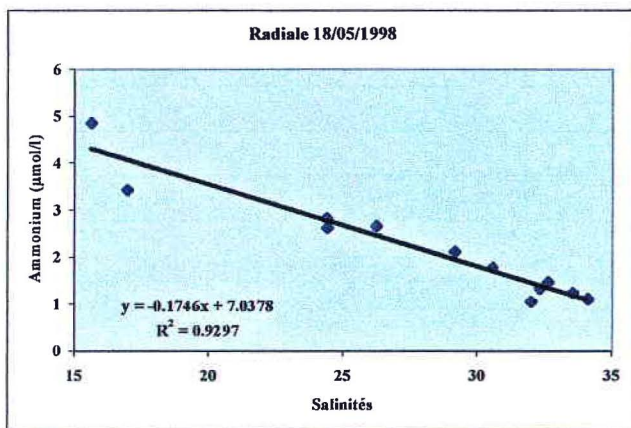
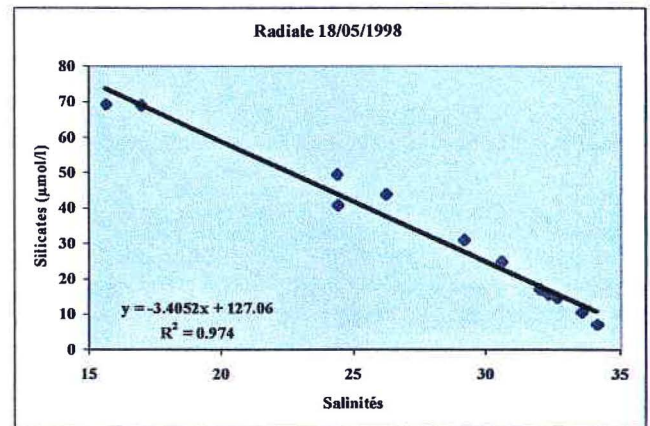
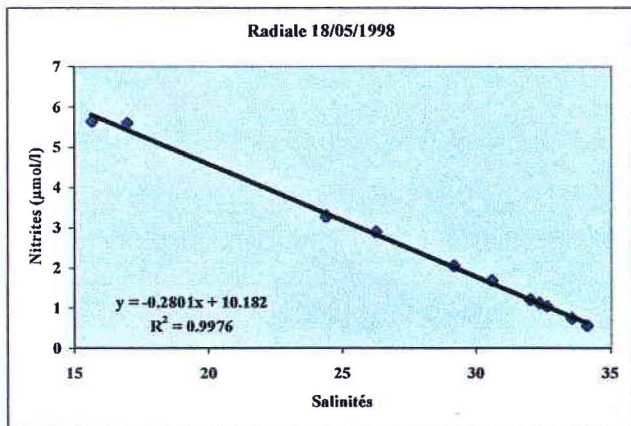
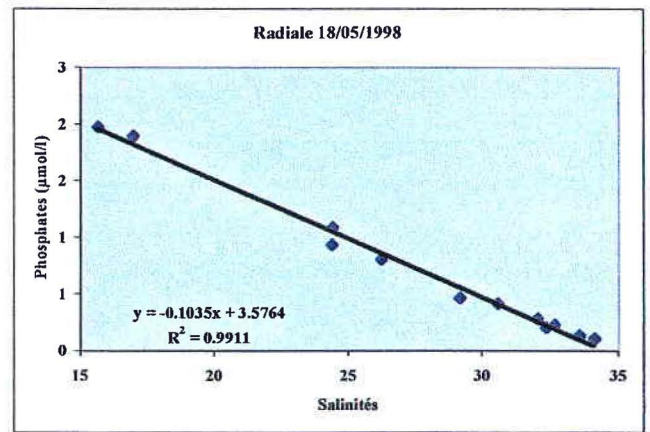
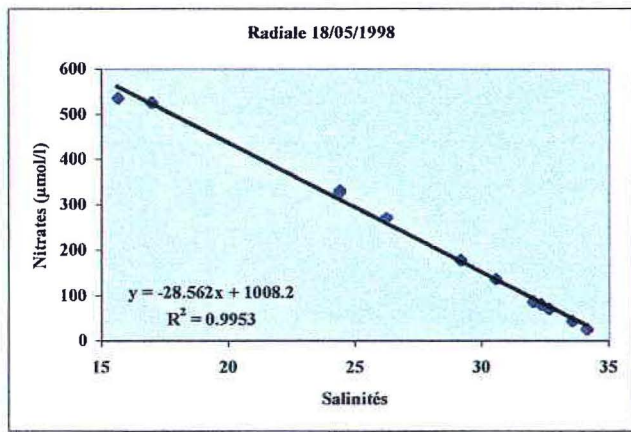


Figure 25. Évolution des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) en fonction de la salinité dans l'estuaire de la Penzé.

2 - Conditions hydrologiques pendant le maximum d'*Alexandrium minutum* (3 juin 1998) :

Lors de cette radiale, 7 stations ont été échantillonnées entre les points compris en aval du Pont de la Corde et Kervern en amont de la rivière (figure 2 et tableau 2 en annexe). Comme pour les autres études, l'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre 2 et 6m.

Distribution des températures :

Les températures dans l'estuaire sont comprises entre 14.15 et 14.95°C (figure 26) avec une température moyenne de 14.55 ± 0.29 °C. Il est à souligner que les températures moyennes dans

l'estuaire ont diminué d'environ 0.9°C depuis la radiale initiale effectuée le 18 mai. Les gradients de température tant horizontaux que verticaux sont peu marqués et ceci contrairement à ce qui avait été observé dans les radiales précédentes. Cette distribution des températures associée à une diminution des températures moyennes correspond à une homogénéisation des masses d'eaux dans l'ensemble sous l'action conjuguée du vent associé à de forts coefficients de marée.

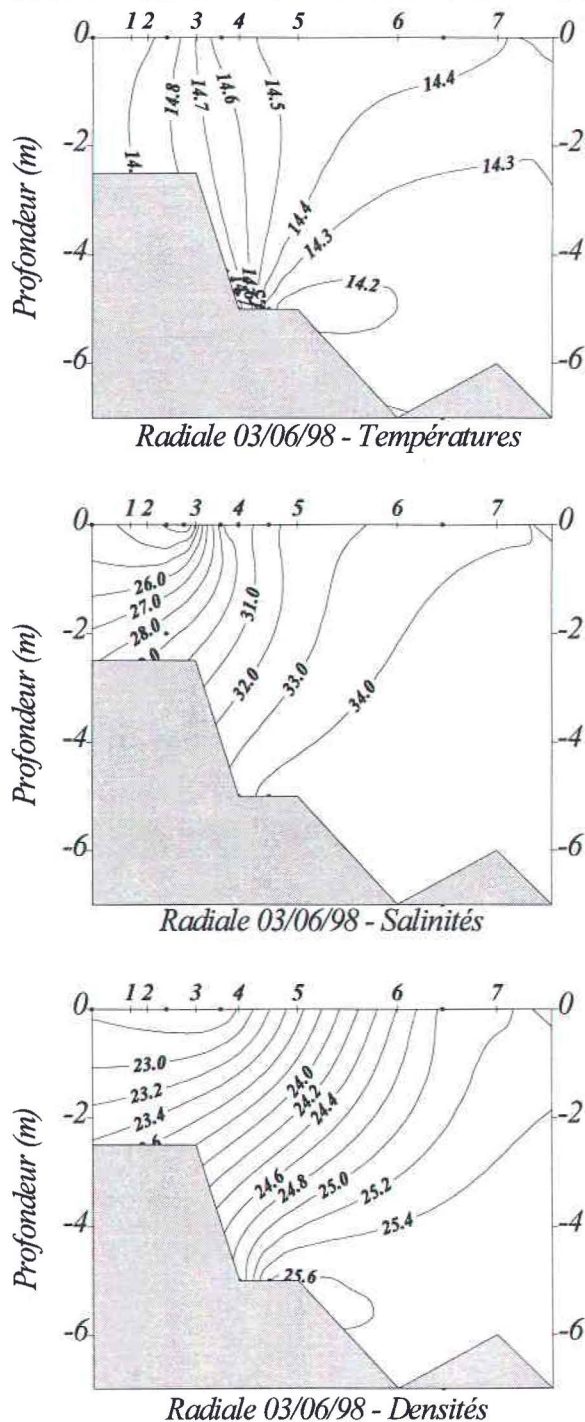


Figure 26. Distributions verticales des températures (°C), salinités et densités (Kg/m³) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des salinités :

La gamme de salinités échantillonnées est comparable à celle du mois précédent avec des valeurs comprises entre 21.233 et 34.185 (figure 26). Le minimum en salinité est observé à la station 3

située légèrement en amont de la rivière Éon. Contrairement à ce qui avait été observé lors des précédentes situations, les eaux les plus dessalées (<30) sont confinées dans la partie amont de l'estuaire (entre les stations 1 et 4) avec l'existence d'un gradient très resserré entre les stations 3 et 4. Dans la partie aval, les gradients sont peu marqués et les masses d'eaux présentent une plus grande homogénéité sur la verticale en accord avec les distributions des températures.

Distribution en oxygène dissous :

Comme pour les températures, les teneurs en oxygène dissous présentent peu de variations de concentrations sur l'ensemble de l'estuaire. Elles sont comprises entre 6.12 et 6.49 ml/l avec des saturations minimales et maximales de 104 et 107% (figure 27). La distribution des teneurs en oxygène dissous est en accord avec une homogénéisation des masses d'eaux dans l'ensemble de l'estuaire.

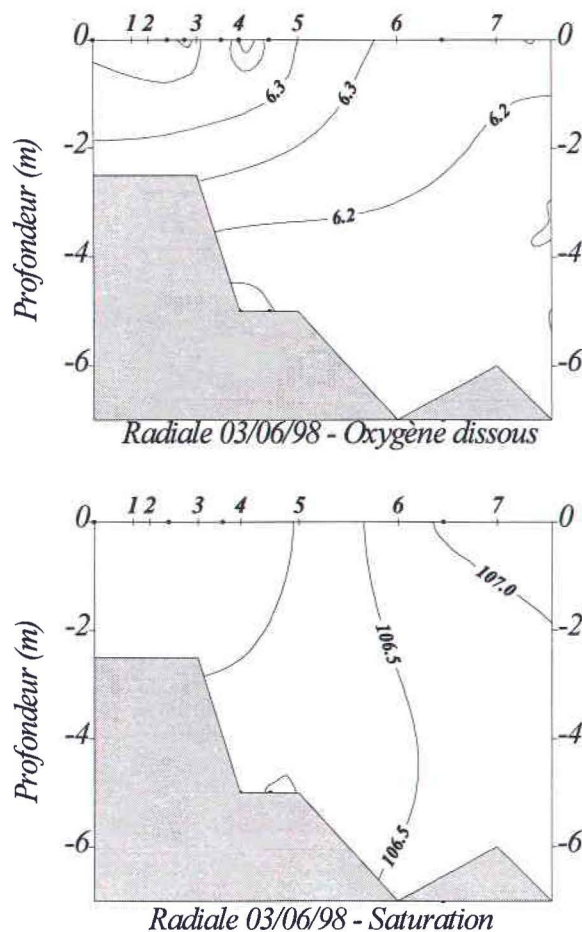


Figure 27. Distributions verticales de l'oxygène dissous (ml/l) et des pourcentages de saturation en oxygène dissous dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrates :

Les teneurs en nitrates présentent comme le mois précédent des variations de concentrations importantes dans l'estuaire avec des teneurs comprises entre 17.8 $\mu\text{mol/l}$ en aval et 382.7 $\mu\text{mol/l}$ en amont (figure 28). Les eaux présentant les plus fortes concentrations (> 280 $\mu\text{mol/l}$) sont observées dans les eaux de surface dessalées confinées en amont de l'estuaire (entre les stations 1 et 3). Les teneurs les plus importantes (382.7 $\mu\text{mol/l}$) sont observées au minimum de salinité situé en surface à la station 3 en amont de la rivière Éon. Les teneurs relevées dans la partie aval (station 7 en aval du Pont de la Corde) sont moins fortes que le mois précédent mais elles restent néanmoins très supérieures aux valeurs habituellement mesurées dans les eaux côtières à cette époque de l'année.

Distribution des nitrites :

Les teneurs en nitrites sont comprises entre 0.44 et 4.83 $\mu\text{mol/l}$ (figure 28) avec le maximum localisé comme pour les nitrates à la station 3. La distribution des nitrites est semblable à celles des nitrates avec un gradient de concentrations très marqué séparant les eaux dessalées de surface confinées en amont (stations 1 à 3) et les valeurs plus faibles dans la partie aval de l'estuaire. Les valeurs en nitrites sont approximativement du même ordre de grandeur que celles observées le mois précédent.

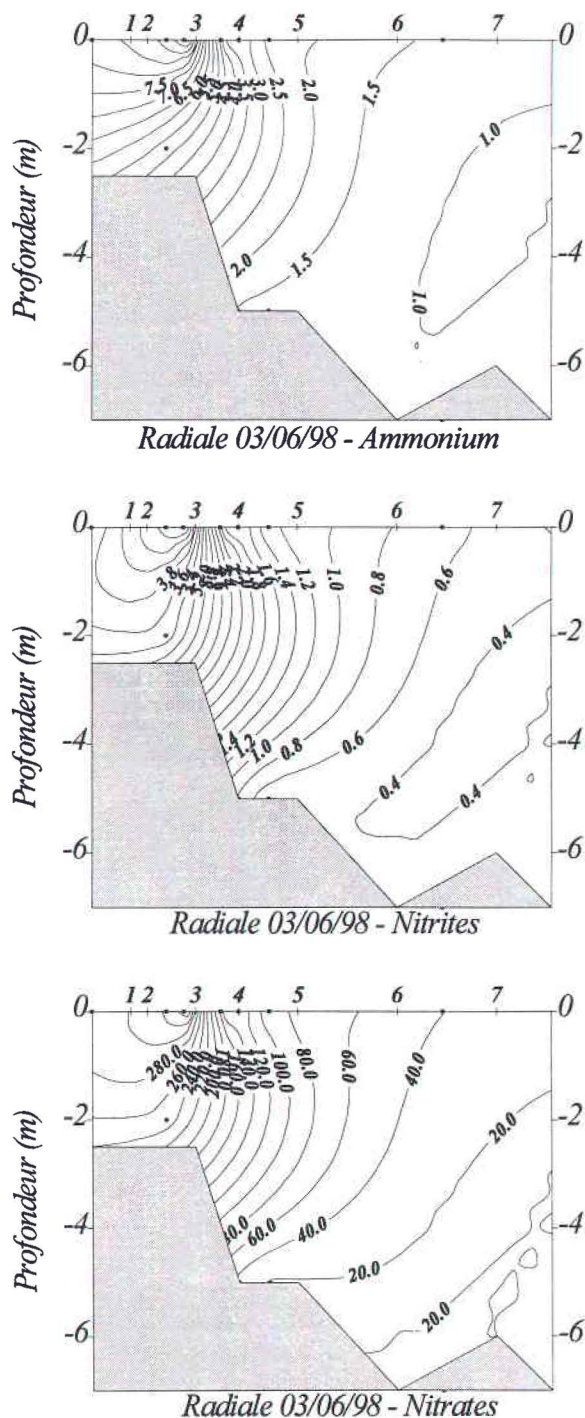


Figure 28. Distributions verticales de l'ammonium, des nitrites et des nitrates ($\mu\text{mol/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en ammonium :

Les teneurs en ammonium présentent des valeurs comprises entre 1.16 et 10.94 $\mu\text{mol/l}$ (figure 28). Comme pour les autres éléments azotés, la valeur maximale est observée en surface à la station 3. Les valeurs les plus fortes ($> 5\mu\text{mol/l}$) sont confinées dans la partie amont de l'estuaire alors que les teneurs sont nettement plus faibles ($< 1.5\mu\text{mol/l}$) dans la partie aval. Les teneurs les plus faibles sont approximativement du même ordre de grandeur que celles du mois précédent alors que les valeurs maximales ont doublé.

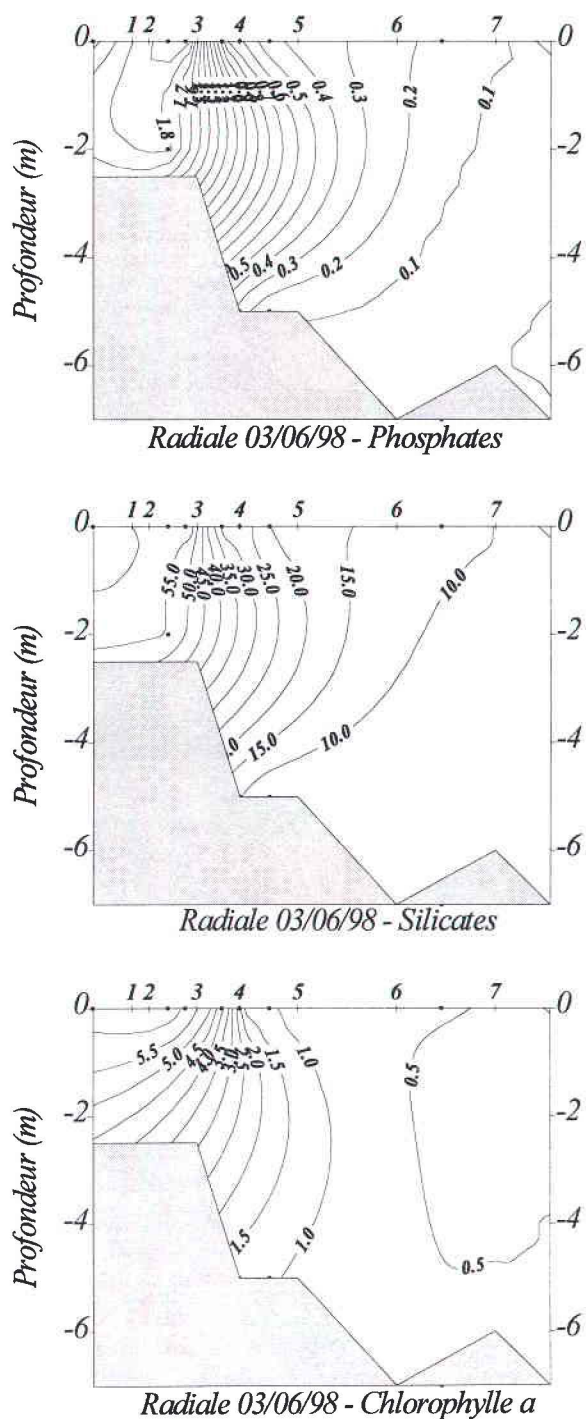


Figure 29. Distributions verticales des phosphates, des silicates ($\mu\text{mol/l}$) et de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en phosphates :

Les valeurs minimales et maximales en phosphates sont comprises entre 0.10 et 2.05 $\mu\text{mol/l}$ (figure 29) et sont du même ordre que celles observées le mois précédent. La distribution des phosphates dans l'estuaire est identique à celles des éléments azotés. Il est à noter que les teneurs sont quasiment épuisées dans les eaux des stations situées en aval (station 7 en aval du Pont de la Corde).

Distribution des silicates :

Comme le mois précédent, les teneurs en silicates sont comprises entre des valeurs minimales et maximales sensiblement identiques (respectivement 5.9 et 58.2 $\mu\text{mol/l}$ au lieu de 7.2 et 56.0 $\mu\text{mol/l}$). La distribution des silicates est identique à celle des autres éléments nutritifs dans l'estuaire (figure 29). Les teneurs en silice en aval du Pont de la Corde restent supérieures à celles habituellement observées dans les eaux côtières à cette époque de l'année.

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle sont comprises entre 0.55 et 10.06 $\mu\text{g/l}$. Les teneurs les plus fortes ($>5 \mu\text{g/l}$) ont été mesurées dans la partie amont enrichie en éléments nutritifs (entre les stations 1 et 3, figure 29). Dans la partie aval de l'estuaire, les concentrations sont plus faibles ($<1.0 \mu\text{g/l}$).

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

Comme le mois précédent, l'évolution des éléments nutritifs en fonction de la salinité présente une forte relation linéaire (figure 30). Les teneurs en éléments nutritifs dans les eaux sources (extrapolations à zéro de salinité) sont du même ordre de grandeur que le mois précédent pour les nitrates, les nitrites et les silicates (tableau 10a). Par contre, les teneurs en ammonium et en phosphates sont supérieures à celles relevées le mois précédent (respectivement 26.28 et 5.59 $\mu\text{mol/l}$ au lieu de 7.04 et 3.74 $\mu\text{mol/l}$). Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 162.2$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 5.56$ sont inférieurs à ceux observés le mois précédent (surtout pour le rapport N/P en raison principalement de l'augmentation des teneurs en phosphates) mais restent très élevés et nettement supérieurs à ceux habituellement mesurés dans les eaux côtières (tableau 10b).

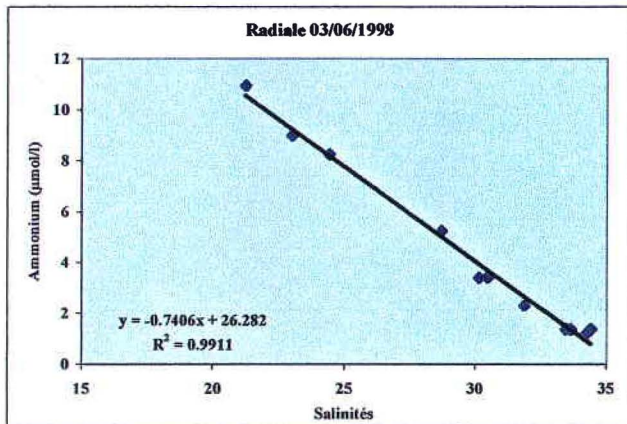
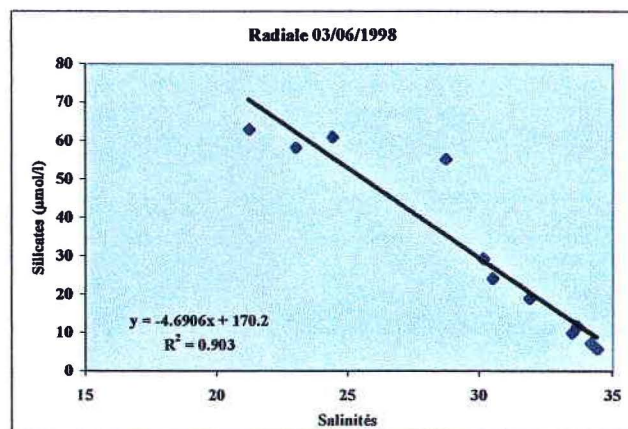
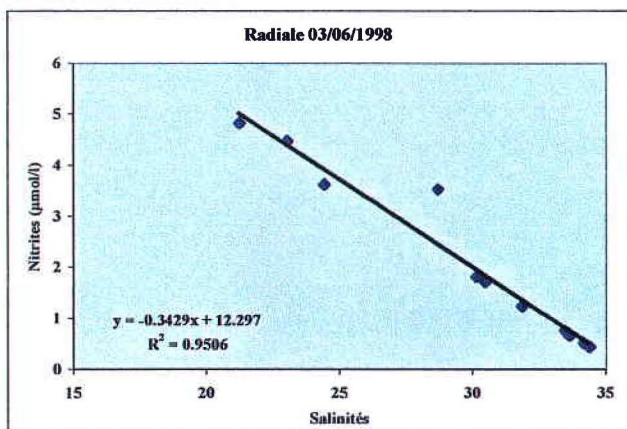
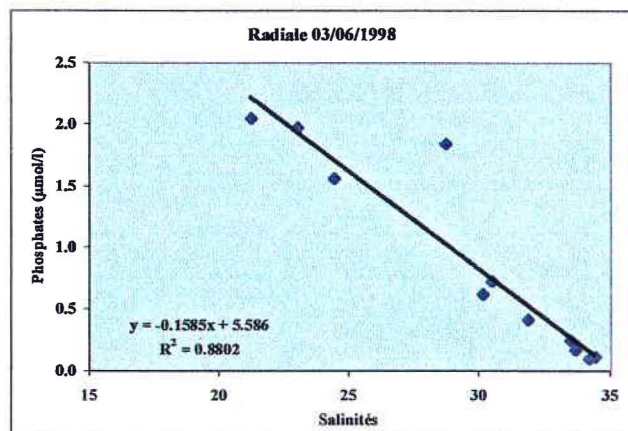
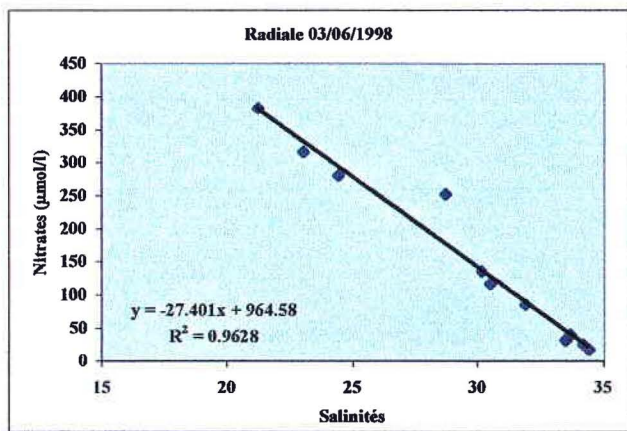


Figure 30. Évolution des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) en fonction de la salinité dans l'estuaire de la Penzé.

3 - Évolution temporelle des conditions environnementales au niveau du maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium minutum* dans l'estuaire :

Les données environnementales correspondant à la station où le maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium minutum* a été mesuré ont été extraites à partir de l'ensemble des stations occupées lors des 5 radiales échantillonnées entre le 18 mai et 17 juin 1998. L'analyse de l'évolution temporelle de ces données permet de mieux définir les conditions environnementales prévalant pendant la présence d'*Alexandrium* dans le milieu. Le maximum d'abondance a été observé dans le secteur compris entre les stations Goaz ar Rouz (point B, figure 2) pour la position la plus en amont et Pont Éon pour la position la plus en aval. Le maximum absolu d'abondance (536 712 cellules/l) a été observé le 3 juin au point G situé en aval de Milin (figure 2).

Évolution des températures :

Les températures minimales et maximales relevées au maximum d'abondance d'*Alexandrium* sont comprises entre 14.89 et 16.35°C (figure 31). Le minimum de température a été observé le 3 juin lors du maximum absolu d'abondance de l'espèce. Une diminution des températures de 0.70°C est intervenue entre le début des mesures le 18 mai et le maximum absolu d'abondance le 3 juin. Cette diminution de températures a été observée sur l'ensemble des stations échantillonnées dans l'estuaire (voir ci-dessus). Après cette date, les températures augmentent de manière régulière, mais il est à noter qu'à la mi-juin 98, les températures moyennes dans l'estuaire étaient inférieures de près de 1°C par rapport aux températures moyennes enregistrées à la même période en 1997. Par rapport à l'année 1997, les températures moyennes dans l'estuaire étaient plus fortes à la mi-mai 1998 (15.42 au lieu de 14.04°C). A partir de la fin mai et durant le mois de juin, elles sont devenues ensuite inférieures à celles relevées en 1997.

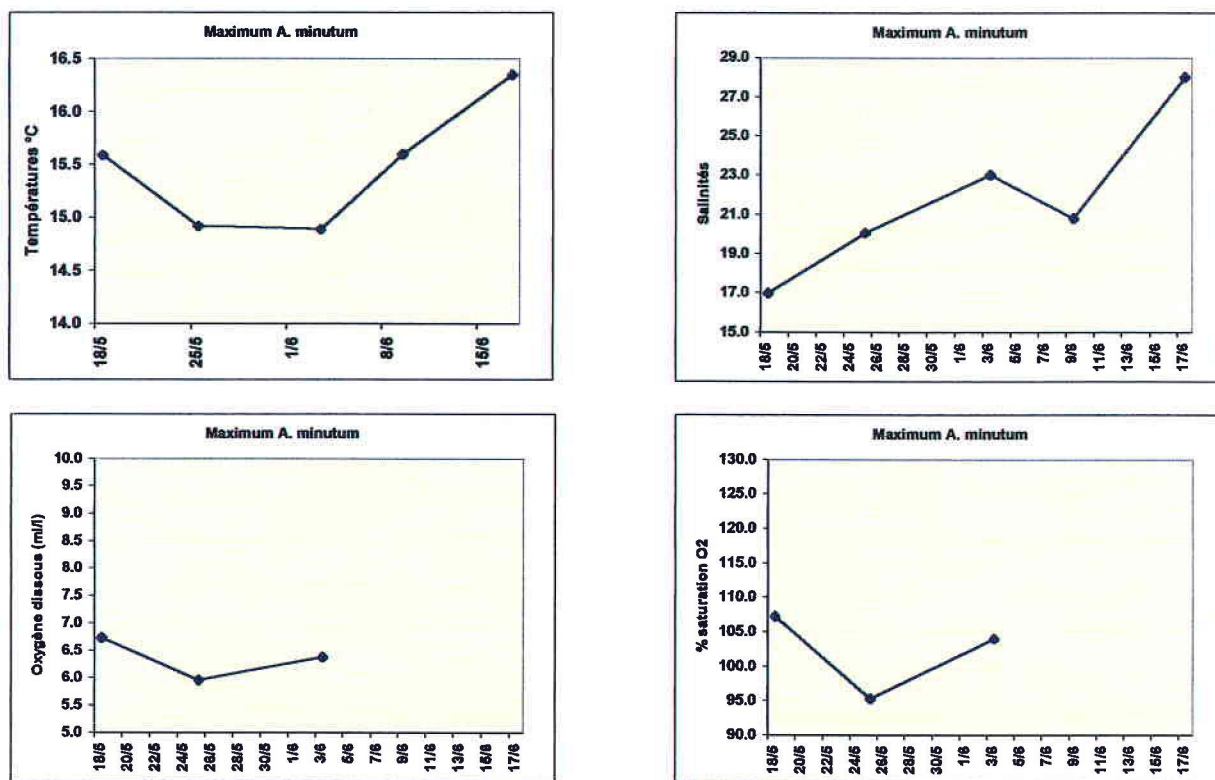


Figure 31. Évolution temporelle des températures (°C), salinités, oxygène dissous (ml/l) et pourcentages de saturation en oxygène dissous au maximum d'abondance d'*Alexandrium minutum* en 1998.

Évolution des salinités :

La gamme de salinités dans laquelle le maximum d'abondance de cellules a été mesuré est comprise entre 16 et 28. Il a d'abord été observé au minimum de salinité puis dans des eaux de

salinités croissantes excepté immédiatement après le maximum absolu d'abondance (figure 31). Celui-ci a été observé à une salinité de 23.026. Ces observations confirment que cette espèce phytoplanctonique peut se développer dans des gammes de salinités assez larges.

Évolution de l'oxygène dissous :

Les concentrations en oxygène dissous aux stations où ont été relevés les maximums d'abondance de l'espèce sont comprises entre 5.96 et 6.73 ml/l correspondant à des saturations de 95.3 et 107.3% (figure 31). L'évolution des concentrations en oxygène ne montre pas de variations importantes pendant la période étudiée. En 1998, les cellules d'*Alexandrium* se sont développées dans des eaux riches en oxygène et plutôt sursaturées.

Évolution des nitrates :

Le maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium* a été observé dans des eaux très enrichies en nitrates : les concentrations minimales et maximales sont comprises entre 177.0 et 526.6 $\mu\text{mol/l}$ (figure 32). Lors de l'obtention du maximum absolu d'abondance, les concentrations en nitrates dans le milieu étaient de 316.4 $\mu\text{mol/l}$. L'évolution temporelle montre une diminution régulière des concentrations avec une légère augmentation après l'observation du maximum d'abondance. Elle est conforme à l'évolution des salinités (figure 32) : les plus fortes concentrations en nitrates sont mesurées dans les eaux présentant les plus faibles salinités. La diminution des concentrations de nitrates observée s'explique principalement par les variations de salinités du milieu plutôt que par une absorption accrue au niveau du maximum d'abondance de cellules phytoplanctoniques.

Évolution des nitrites :

Les concentrations de nitrites relevées lors du maximum d'*Alexandrium* sont comprises entre 2.68 et 6.61 $\mu\text{mol/l}$ (figure 32). Lors du maximum absolu, la concentration en nitrites était de 4.47 $\mu\text{mol/l}$. Les teneurs mesurées pendant la période de présence d'*Alexandrium* sont restées toujours très importantes.

Évolution de l'ammonium :

Les teneurs minimales et maximales en ammonium sont comprises entre 3.43 et 11.53 $\mu\text{mol/l}$ (figure 32). Une augmentation des concentrations a été observée pendant la phase de croissance du bloom avec un maximum de concentrations observé immédiatement après la forte diminution du nombre de cellules dans le milieu. Pendant toute la phase de développement d'*Alexandrium*, les concentrations en ammonium sont restées importantes et aucune diminution de concentrations n'a été observée.

Évolution des phosphates :

Les teneurs en phosphates au niveau du maximum d'abondance sont comprises entre 0.94 et 2.48 $\mu\text{mol/l}$ (figure 32). Lors de la phase de croissance du bloom, les teneurs en phosphates n'ont montré que peu de variations (entre 1.82 et 1.97 $\mu\text{mol/l}$ entre le 18 mai et le 3 juin) malgré les variations de salinités observées et ceci contrairement à l'évolution des concentrations en nitrates. Le maximum de concentrations en phosphates a été observé comme pour l'ammonium immédiatement après le maximum absolu d'abondance d'*Alexandrium*.

Évolution des silicates :

Une diminution régulière des concentrations en silicates a été observée (figure 32). Les teneurs minimales et maximales sont comprises entre 32.3 et 69.0 $\mu\text{mol/l}$. Lors du maximum absolu d'abondance, les teneurs en silicates étaient de 58.2 $\mu\text{mol/l}$. Les concentrations sont donc restées très fortes comme pour l'ensemble des éléments nutritifs durant la période de présence d'*Alexandrium* dans l'estuaire. Les éléments nutritifs dans leur ensemble ont été en quantités suffisantes et n'ont exercé aucune limitation à la croissance de l'espèce en 1998.

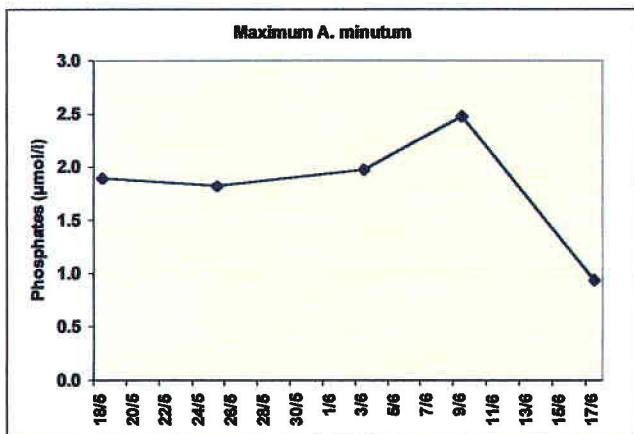
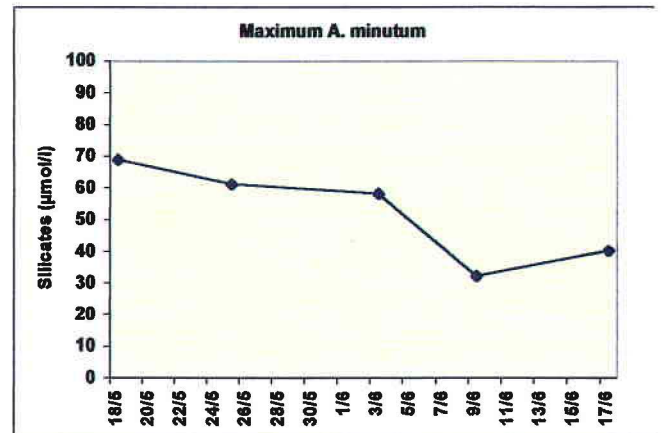
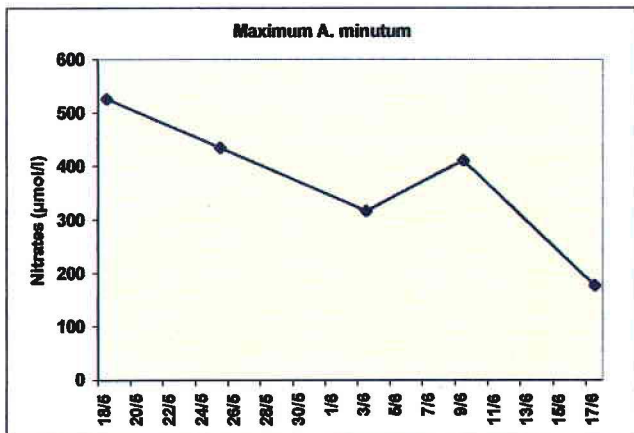
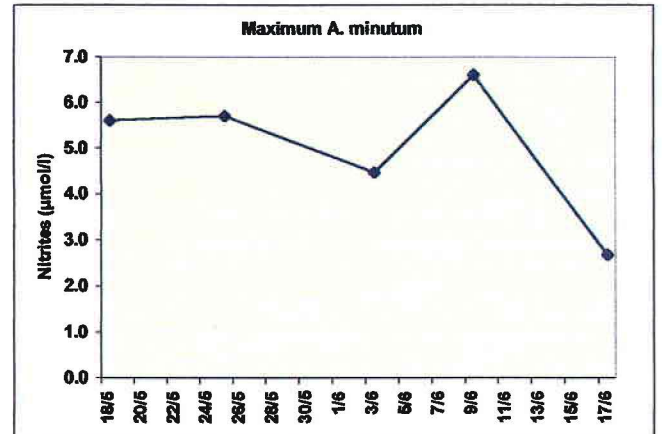
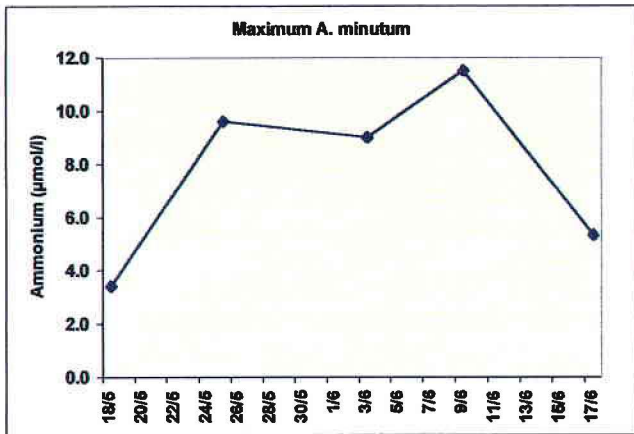


Figure 32. Évolution temporelle des concentrations en éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en µmol/l) au maximum d'abondance d'*Alexandrium minutum* en 1998.

Évolution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle au niveau du maximum d'abondance d'*Alexandrium* sont comprises entre 2.95 et 10.30 µg/l (figure 33). Les teneurs en chlorophylle lors du maximum absolu d'abondance étaient de 6.38 µg/l. Le maximum de chlorophylle a été obtenu immédiatement après le maximum absolu d'*Alexandrium*. Il correspond à un maximum du nombre total de cellules phytoplanctoniques dans le milieu qui a évolué entre 1.4 millions de cellules au litre le 3 juin durant le maximum d'*Alexandrium* et 3 millions le 9 juin lors de la prolifération du dinoflagellé compétiteur *Heterocapsa triquetra*.

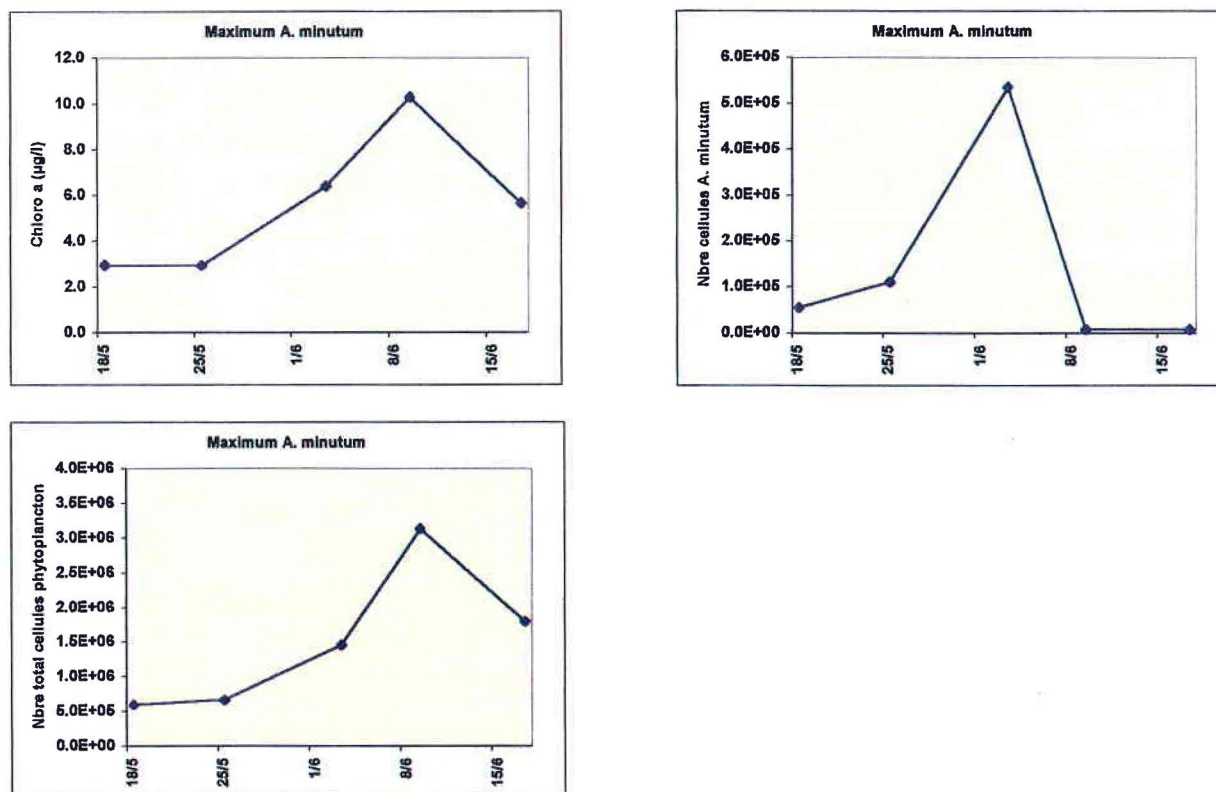


Figure 33. Évolution temporelle de la chlorophylle a, du nombre de cellules d'*Alexandrium minutum* et du nombre total de cellules phytoplanctoniques en 1998.

4 - Discussion :

En 1998, des cellules d'*Alexandrium minutum* ont été observées dès la mi-mai dans les eaux de la Penzé. Les températures moyennes des eaux de l'estuaire étaient de 15.42°C et plus chaudes de près de 1.5°C par rapport à 1997 où aucune cellule de cette espèce n'avait été décelée à la même époque. Les températures plus chaudes des eaux de l'estuaire ont sans doute favorisé une éclosion précoce des kystes en 1998. Le maximum de concentrations en cellules d'*A. minutum* a été relevé le 3 juin 1998 mais est resté relativement faible par rapport à l'année précédente (voir ci-après) et n'a pas donné lieu à un épisode toxique d'eaux colorées. Les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des eaux dans lesquelles *A. minutum* était présent sont présentées dans le tableau 11.

Tableau 11. Conditions environnementales en 1998 : valeurs minimales et maximales, valeurs au maximum absolu d'abondance des paramètres mesurés lors du développement d'*A. minutum*.

1998		T	S	O ₂	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Si(OH) ₄	Chl. a
	Min	14.89	16.97	5.96	3.43	2.68	177.0	0.94	32.3	2.94
	Max	16.35	28.00	6.73	11.53	6.61	526.5	2.48	69.0	10.30
	Max Abondance	14.89	23.03	6.38	9.00	4.47	316.4	1.97	58.2	6.38

Le maximum de développement d'*A. minutum* a été observé dans des eaux relativement froides (< 15°C), dessalées et riches en oxygène. A l'exception du phosphate (concentrations minimales de 0.94 au lieu de 1.23 µmol/l), les concentrations minimales et maximales en éléments nutritifs ont été supérieures en 1998 à celles relevées en 1997. Au maximum d'abondance, les concentrations en éléments nutritifs étaient supérieures (sauf pour le phosphate) à celles observées en 1997 lors du bloom d'*A. minutum*. La conjonction de températures plus froides et de teneurs plus

faibles en phosphates dans l'estuaire pourraient être à l'origine d'un développement restreint d'*Alexandrium* en 1998. Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$ sont restés élevés (>100) confirmant la prédominance des apports azotés dans l'estuaire.

C - Conditions environnementales en mai - juin 1999 :

Comme en 1998, malgré la présence dans le milieu d'*Alexandrium minutum*, le stade d'eaux colorées n'a pas été atteint, nous avons repris en 1999 les objectifs de l'année précédente qui étaient de définir avec plus de précision les conditions environnementales lors de la phase de croissance du bloom (depuis l'apparition des premières cellules dans le milieu jusqu'au stade d'eaux colorées). En 1999, 10 radiales comprenant plusieurs stations hydrologiques ont été échantillonnées avec un intervalle de temps variable entre chaque série de prélèvements. Au début de l'étude, l'intervalle de temps entre chaque radiale était de l'ordre d'une semaine puis lorsque le bloom d'*Alexandrium* a commencé à se développer, l'intervalle entre les prélèvements a été ramené à 4 jours puis à 2 jours au moment du maximum. Comme en 1997 et 1998, les études ont été réalisées à différentes stations réparties selon le gradient de salinité de l'estuaire. Les travaux réalisés en 1999 nous ont permis d'établir les conditions environnementales prévalant lors d'une année où le développement d'*Alexandrium* a abouti à un stade d'eaux colorées toxiques.

1 - Conditions initiales (mai 1999) :

8 stations ont été échantillonnées entre les points situés en aval du Pont de la Corde (Point Q) et en aval de Milin dans la partie amont de la rivière (figure 2 et tableau 3 en annexe). Comme lors des travaux réalisés les années précédentes, l'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre la surface et 5m de profondeur.

Distribution des températures :

Les températures dans l'estuaire sont comprises entre 12.72 et 14.72°C (figure 34) avec une température moyenne de 13.69 ± 0.73 °C. Les températures moyennes en 1999 sont inférieures à celles observées à la même époque en 1997 et 1998 (respectivement 14.04 et 15.42°C). Les plus faibles températures sont observées en profondeur dans la partie aval de l'estuaire à la station située en aval du Pont de la Corde et la plus forte dans les eaux de surface à la station influencée par le débouché de la rivière Éon dans la Penzé (station 3). Une stratification thermique est mise en évidence ($\Delta T > 1^\circ\text{C}$) pour l'ensemble des stations.

Distribution des salinités :

Les salinités aux stations échantillonnées sont comprises entre 17.626 à la station 3 située au débouché de la rivière Éon dans la Penzé (station 3, figure 34) et 34.780 en profondeur en aval du Pont de la Corde (station 8). Un gradient décroissant, interrompu aux stations 2 et 3 (débouché de l'Éon), est mis en évidence entre les stations amont et aval de la rivière. La stratification haline est accentuée aux stations situées en amont (stations 1 à 6). Aux stations situées en aval (stations 7 et 8), la stratification haline est beaucoup moins marquée.

Distribution en oxygène dissous :

Les teneurs en oxygène dissous sont comprises entre 5.27 et 6.50 ml/l correspondant à des sursaturations comprises entre 86 et 110% (figure 35). A l'exception des teneurs faibles relevées en surface aux stations 5 et 6, les concentrations en oxygène montrent peu de variations dans l'estuaire et sont comprises entre 6.20 et 6.50 ml/l.

Distribution des nitrates :

Comme lors des situations précédentes, les teneurs en nitrates présentent des variations de concentrations très importantes dans l'estuaire entre des valeurs minimales de 12.3 $\mu\text{mol/l}$ observées dans les eaux de fond en aval (station 8) et des valeurs maximales de 478.8 $\mu\text{mol/l}$ dans les eaux de surface de la station 3 située au débouché de la rivière Éon dans la Penzé (figure 36). De fortes valeurs (347.5 $\mu\text{mol/l}$) sont également observées aux stations situées dans la partie amont de la Penzé. Les eaux présentant les plus fortes concentrations en nitrates ($> 200 \mu\text{mol/l}$) sont observées dans les eaux de surface les plus dessalées en amont de l'estuaire (stations 1 à 6, figure 36). Les teneurs relevées à la station en aval du Pont de la Corde sont fortes (28.5 $\mu\text{mol/l}$ en surface et 12.3 $\mu\text{mol/l}$ au fond) et plus

élevées que celles habituellement observées dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix à cette époque de l'année.

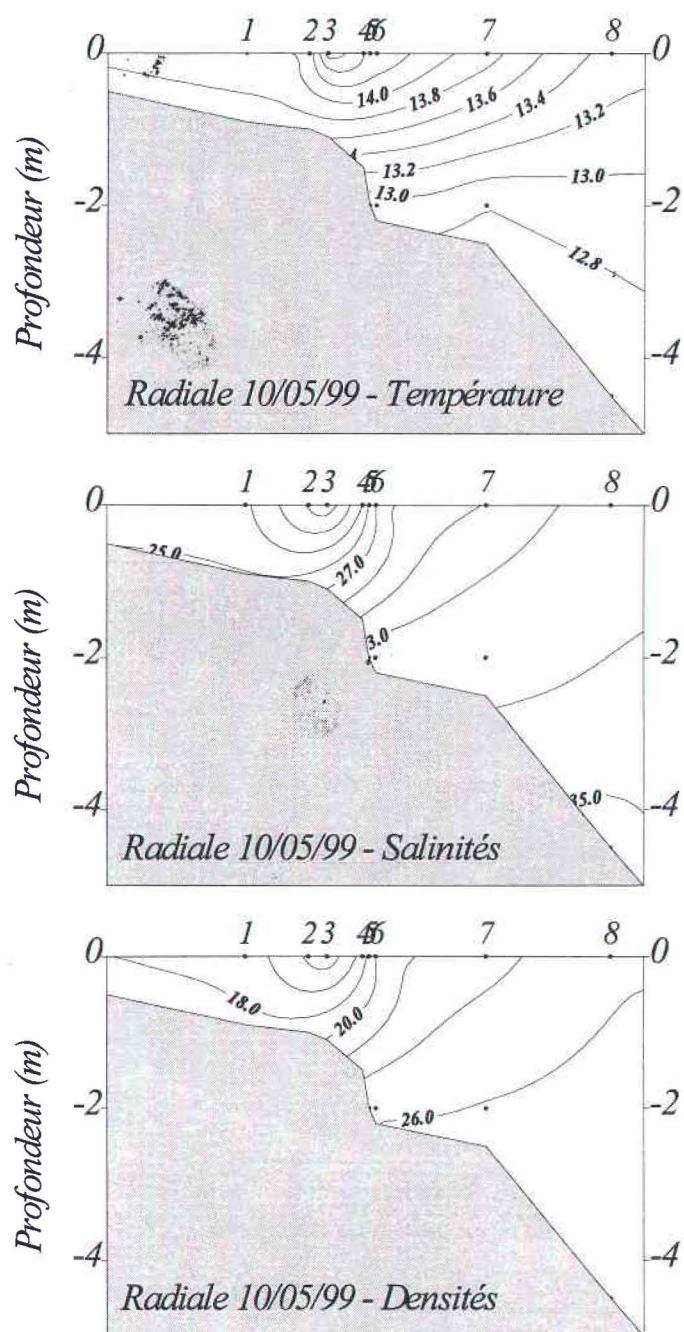


Figure 34. Distributions verticales des températures (°C), salinités et densités (Kg/m³) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrites :

Les valeurs minimales et maximales en nitrites sont comprises entre 0.27 et 3.01 $\mu\text{mol/l}$. Comme pour les nitrates, les plus fortes concentrations sont observées en surface à la station 3 au débouché de l'Éon. Les teneurs les plus fortes ($> 2.0 \mu\text{mol/l}$) sont relevées aux stations situées en amont de l'estuaire (stations 1 et 5, figure 36). Dans la partie aval, les teneurs sont plus faibles et généralement inférieures à 1.0 $\mu\text{mol/l}$. Les teneurs sont supérieures à celles observées à pareille époque en 1997 et inférieures à celles observées en 1998.

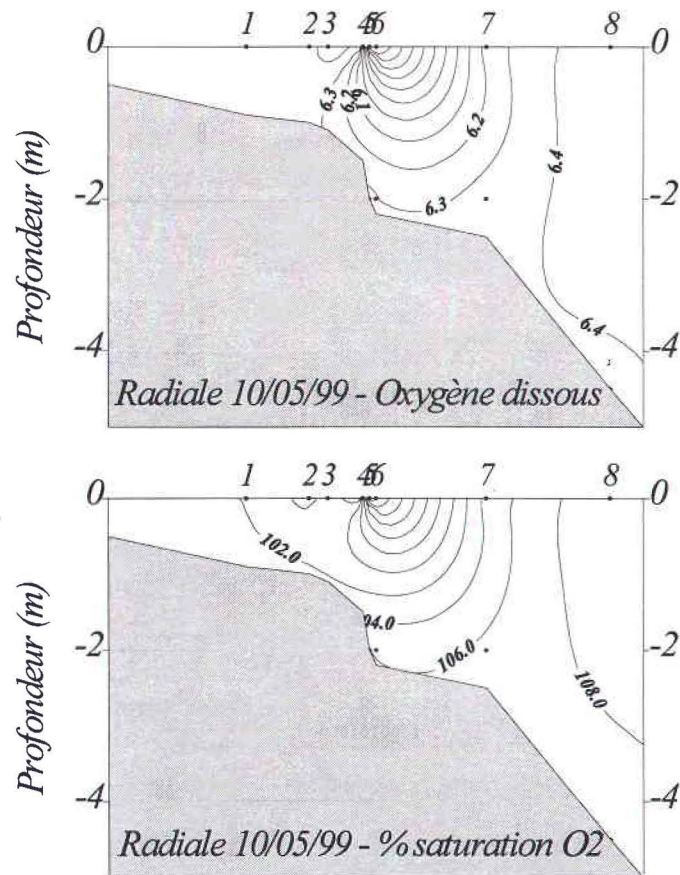


Figure 35. Distributions verticales de l'oxygène dissous (ml/l) et des pourcentages de saturation en oxygène dissous dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en ammonium :

Les teneurs en ammonium présentent des valeurs comprises entre 0.58 et 9.18 $\mu\text{mol/l}$. Comme pour les autres éléments azotés, les plus fortes concentrations sont observées en surface à la station 3 au débouché de l'Éon. Comme pour les nitrites et les nitrates, le gradient décroissant de concentrations est plus marqué dans la partie amont (stations 1 à 6, figure 36) que dans la partie aval de l'estuaire où les teneurs sont inférieures à 1.0 $\mu\text{mol/l}$. Les valeurs maximales mesurées sont supérieures à celles relevées à pareille époque en 1997 et 1998 et approchent les valeurs maximales observées en Penzé dans ces mêmes gammes de concentrations.

Distribution en phosphates :

Les concentrations en phosphates sont comprises entre 0.22 et 1.63 $\mu\text{mol/l}$. Les valeurs maximales sont relevées dans les eaux de surface en amont de l'estuaire (station 2 Ty Cam, figure 37) et à la station 3 (1.54 $\mu\text{mol/l}$) au débouché de la rivière Éon. Comme pour les éléments azotés, la décroissance des concentrations est plus marquée dans la partie amont (entre les stations 1 et 6) que dans la partie aval. Dans la partie aval de l'estuaire, et contrairement aux teneurs en éléments azotés, les concentrations en phosphates sont assez faibles (< 0.25 $\mu\text{mol/l}$). L'existence de ces faibles niveaux de concentrations dans la partie aval de l'estuaire avait déjà été observé les années précédentes.

Distribution des silicates :

Les valeurs minimales et maximales en silicates sont comprises entre 4.7 et 70.3 $\mu\text{mol/l}$ (figure 37). Les teneurs minimales sont observées comme pour les autres éléments nutritifs dans la partie aval (station 8) et les valeurs maximales dans les eaux de surface de la partie amont en aval de Milin. A la différence des autres éléments nutritifs, le maximum de concentrations en silicates n'est pas observé au débouché de l'Éon et la décroissance des concentrations est régulière depuis l'amont de

la Penzé vers l'aval de l'estuaire. Comme pour les éléments azotés, les teneurs dans la partie aval de l'estuaire sont supérieures à celles observées en 1997 et inférieures à celles de 1998.

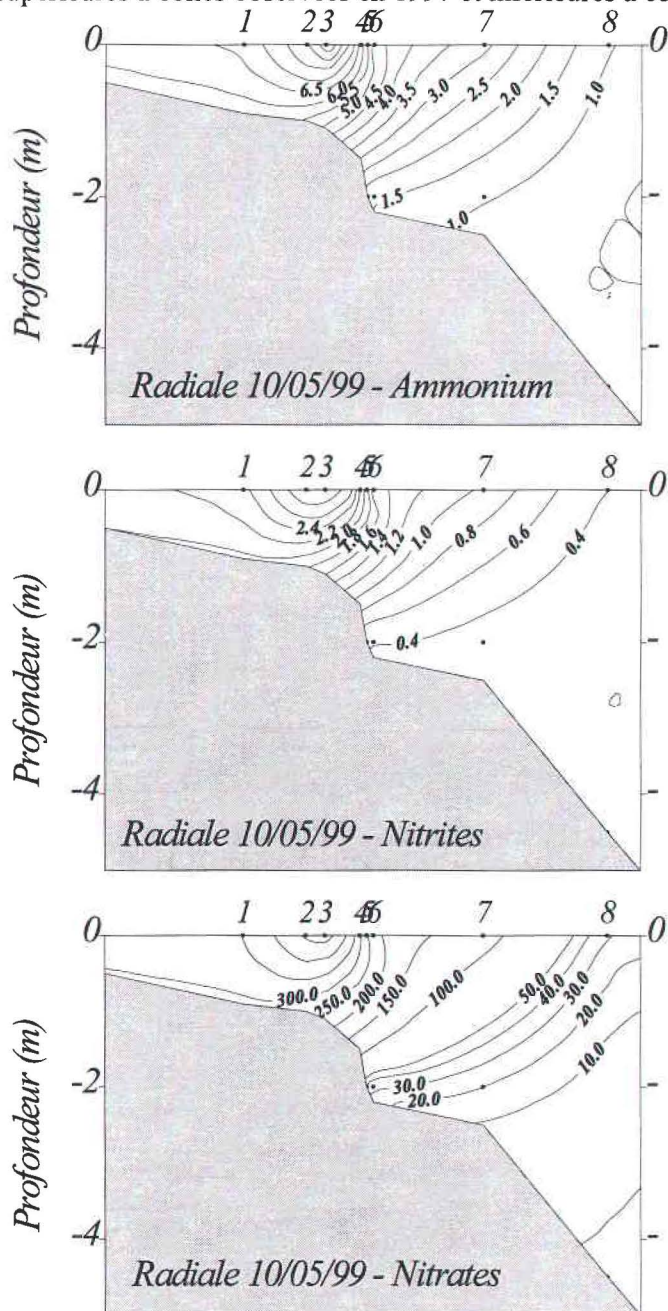


Figure 36. Distributions verticales de l'ammonium, des nitrites et des nitrates ($\mu\text{mol/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle sont comprises entre 0.37 et 1.61 $\mu\text{g/l}$ (figure 37). Les valeurs les plus importantes ($> 1.5 \mu\text{g/l}$) sont observées dans les eaux dessalées de la partie amont de l'estuaire (entre les stations 1 et 5). Un maximum de biomasse est observé en surface aux stations 2 et 3 (au débouché de l'Éon) où ont également relevées les valeurs maximales de concentrations en éléments azotés. Dans la partie aval de l'estuaire (stations 7 et 8), les teneurs en chlorophylle sont plus faibles ($< 0.5 \mu\text{g/l}$).

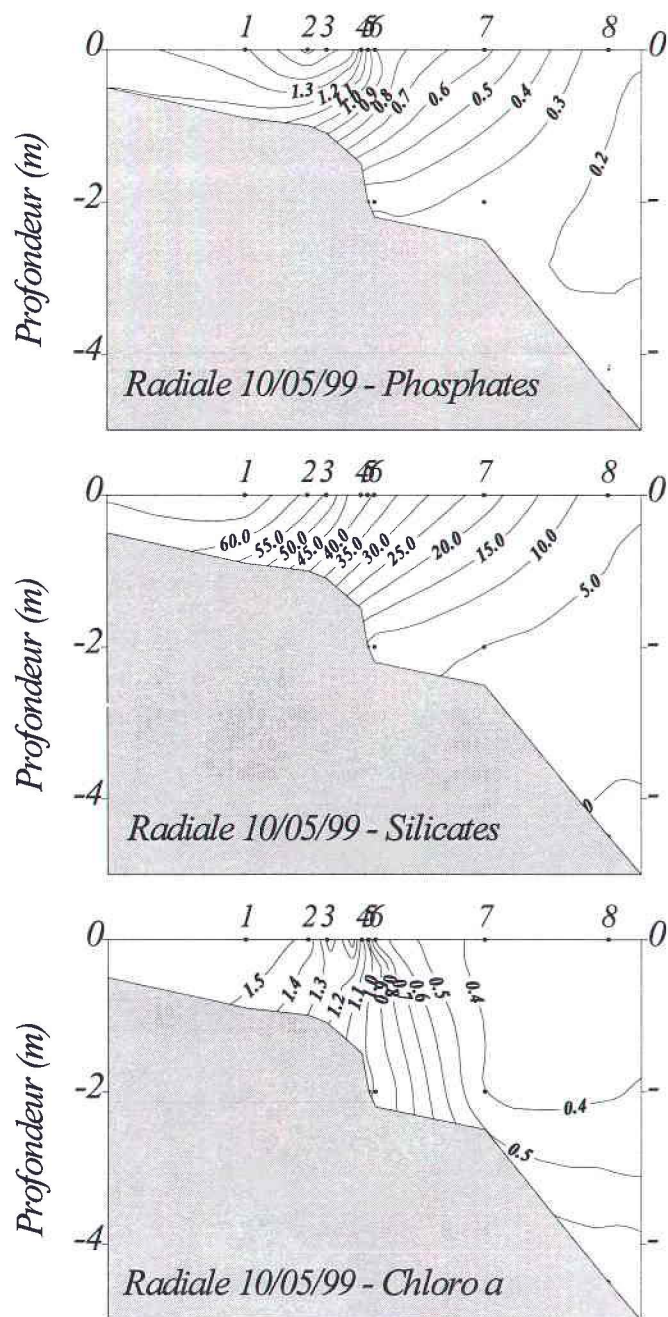


Figure 37. Distributions verticales des phosphates, silicates ($\mu\text{mol/l}$) et de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$) dans l'estuaire de la Penzé.

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

Comme les années précédentes, l'évolution des éléments nutritifs en fonction de la salinité montre l'existence d'une forte relation linéaire (figure 38). Les coefficients de corrélation obtenus sont élevés (>0.96 , exception faite pour les silicates 0.85) et hautement significatifs ($p > 0.01$). Les teneurs en éléments nutritifs dans les eaux sources (extrapolations à zéro de salinité) sont très importantes : $\text{NO}_3^- = 987 \mu\text{mol/l}$, $\text{NO}_2^- = 6.25 \mu\text{mol/l}$, $\text{NH}_4^+ = 17.34 \mu\text{mol/l}$, $\text{PO}_4^{3-} = 3.22 \mu\text{mol/l}$, $\text{Si(OH)}_4 = 126.0 \mu\text{mol/l}$ et ceci en particulier pour les éléments azotés (tableau 12a). Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 317.3$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 7.10$ sont nettement supérieurs à ceux relevés en mai 1997 (tableau 12b) et du même ordre de grandeur que ceux de 1998. Ils mettent en évidence et confirment la prédominance depuis 1997 des apports azotés en Penzé.

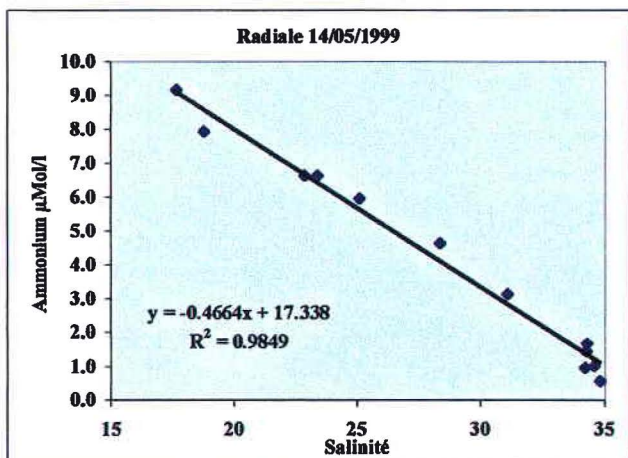
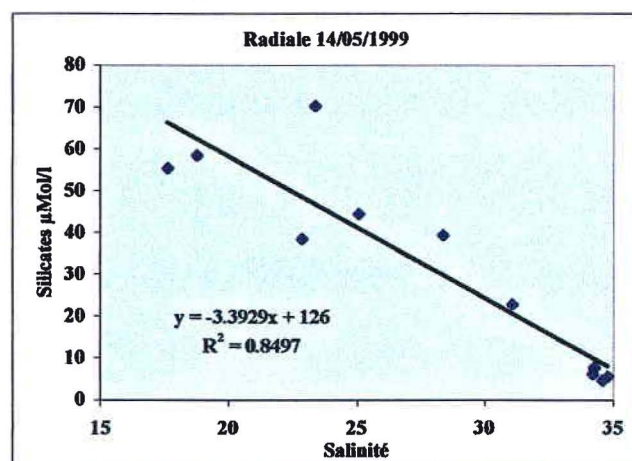
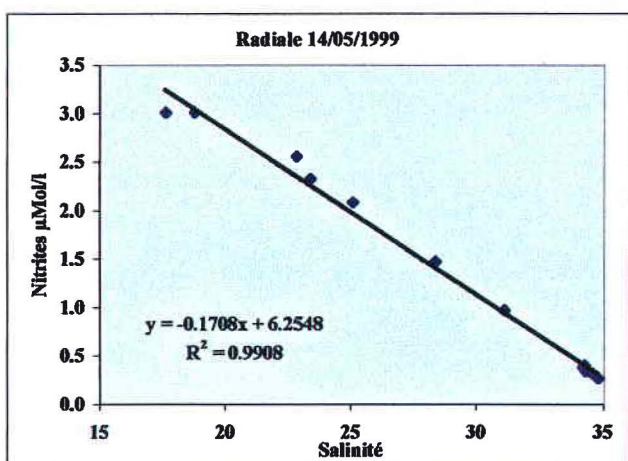
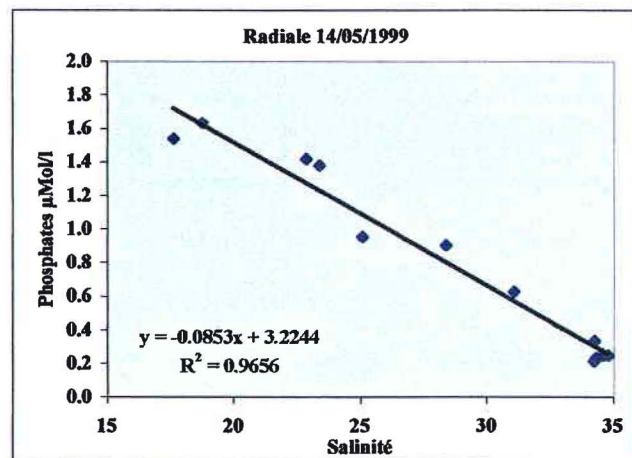
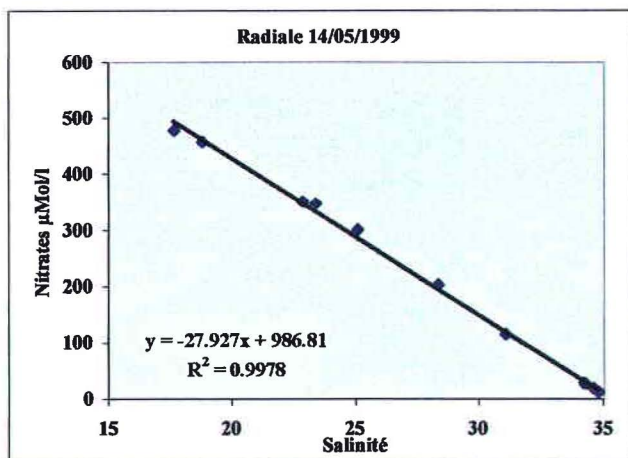


Figure 38. Évolution des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) en fonction de la salinité dans l'estuaire de la Penzé.

Tableau 12a. Teneurs (en $\mu\text{mol/l}$) dans les eaux sources dans la Penzé en 1999.

	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	Si(OH)_4
14/05/99	17.34	6.25	987	3.22	126
26/05/99	27.79	11.25	1105	5.67	119
03/06/99	28.99	9.83	788	5.83	108
09/06/99	16.10	10.89	1038	6.55	142
14/06/99	28.14	12.73	1135	6.25	155
18/06/99	15.16	10.95	985	4.48	180
22/06/99	-	13.34	1036	5.59	168
24/06/99	-	15.45	1043	9.31	139
30/06/99	19.74	13.22	913	8.62	183
04/07/99	6.84	9.01	834	6.37	136

Tableau 12b. Rapports N/P et N/Si dans l'estuaire de la Penzé en 1999.

	N/P	N/Si
14/05/99	317.3	7.10
26/05/99	187.8	8.60
03/06/99	136.0	7.58
09/06/99	151.4	7.24
14/06/99	179.0	7.56
18/06/99	229.7	5.48
22/06/99	158.5	6.11
24/06/99	88.7	7.45
30/06/99	108.2	5.34
04/07/99	127.8	6.21
Eaux marines	16	1 → 2

2 - Conditions hydrologiques pendant le maximum d'*Alexandrium minutum* :

Le maximum de développement d'*Alexandrium minutum* a été observé entre le 22 et le 24 juin 1999. Deux radiales de stations ont été échantillonnées à ces deux dates avec un nombre plus important de points de prélèvement le 22 juin permettant une meilleure description des conditions hydrologiques dans l'estuaire. Lors de cette radiale, 6 stations ont été échantillonnées entre Porzdoun en aval et Milin en amont de la rivière (figure 2 et tableau 3 en annexe). Comme pour les études réalisées précédemment, l'échantillonnage a été généralement réalisé en surface et près du fond pour des profondeurs maximales comprises entre 2 et 6m.

Distribution des températures :

Les températures dans l'estuaire sont comprises entre 16.08 et 18.22°C (figure 39) avec une température moyenne de 17.47 ± 0.70 °C. Les températures moyennes sont plus chaudes d'environ 4°C par rapport à celles observées en mai. Il est à souligner que les températures moyennes dans l'estuaire sont sensiblement du même ordre de grandeur qu'en 1997 à la même époque et supérieures de ≈ 1.5 °C par rapport à 1998. Les gradients de température tant horizontaux que verticaux sont peu marqués (< 0.50 °C).

Distribution des salinités :

La gamme de salinités échantillonnées est comprise entre 22.536 et 34.589 (figure 39) avec l'existence d'un gradient décroissant depuis l'amont vers l'aval de l'estuaire. Les gradients verticaux sont bien marqués sur l'ensemble des stations échantillonnées. Ils sont très marqués aux stations amont ($\Delta S > 5$ aux stations 3 à 6) et restent importants ($\Delta S > 1.5$) dans la partie aval de l'estuaire.

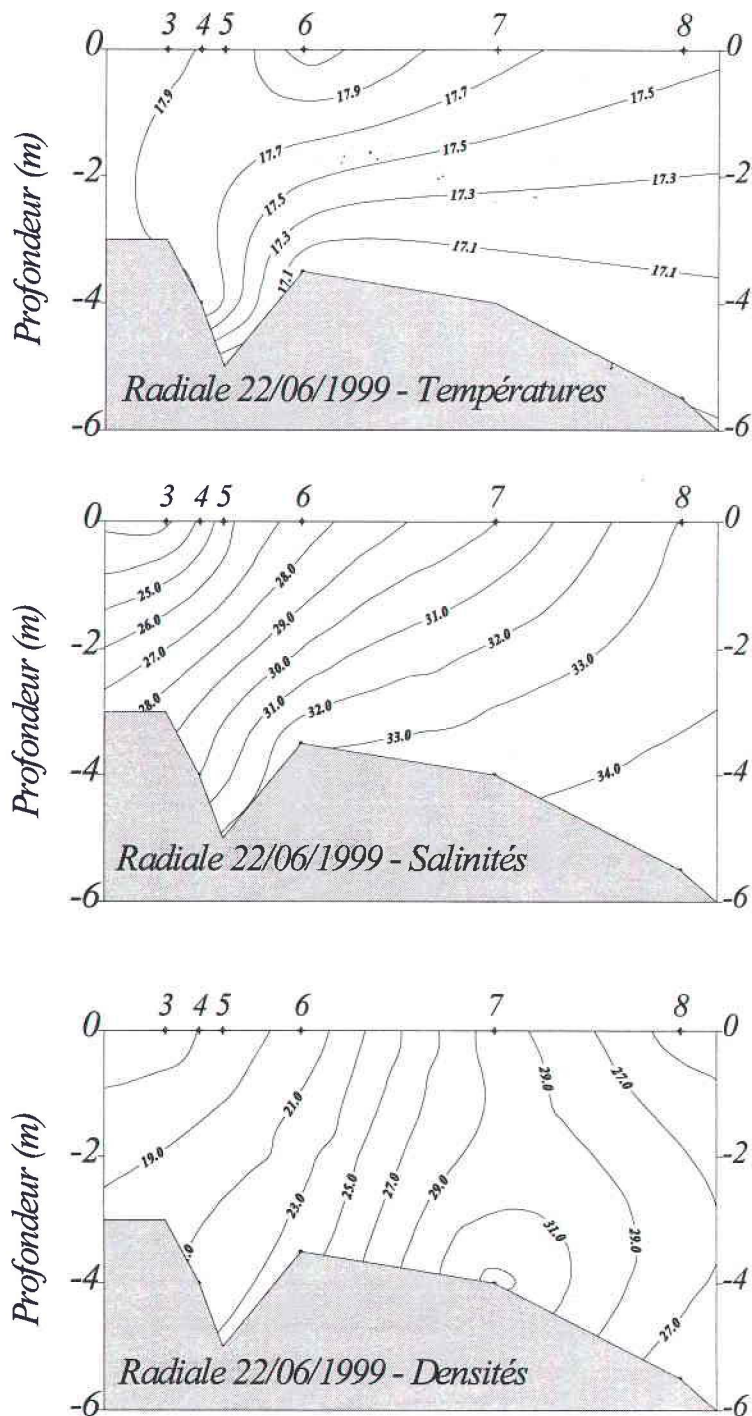


Figure 39. Distribution des températures ($^{\circ}\text{C}$), salinités et densités (Kg/m^3) au maximum d'abondance d'*A. minutum* dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en oxygène dissous :

Les valeurs minimales et maximales des teneurs en oxygène dissous sont de 6.44 et 10.73 ml/l correspondant à des pourcentages de saturation de 115.4 et 187.9 % (figure 40). Les teneurs sont nettement plus importantes que celles observées le mois précédent. Les masses d'eaux de l'ensemble de l'estuaire, tant en surface qu'en profondeur, présentent de très fortes sursaturations correspondant à une intense activité photosynthétique des espèces phytoplanctoniques. Les plus fortes concentrations ($> 10 \text{ ml/l}$ et des saturations $> 175\%$) sont relevées dans les eaux de surface en amont

de l'estuaire (stations 3 à 6). Un gradient décroissant de concentrations est mis en évidence de l'amont vers l'aval de l'estuaire et des eaux de surface vers les eaux de fond.

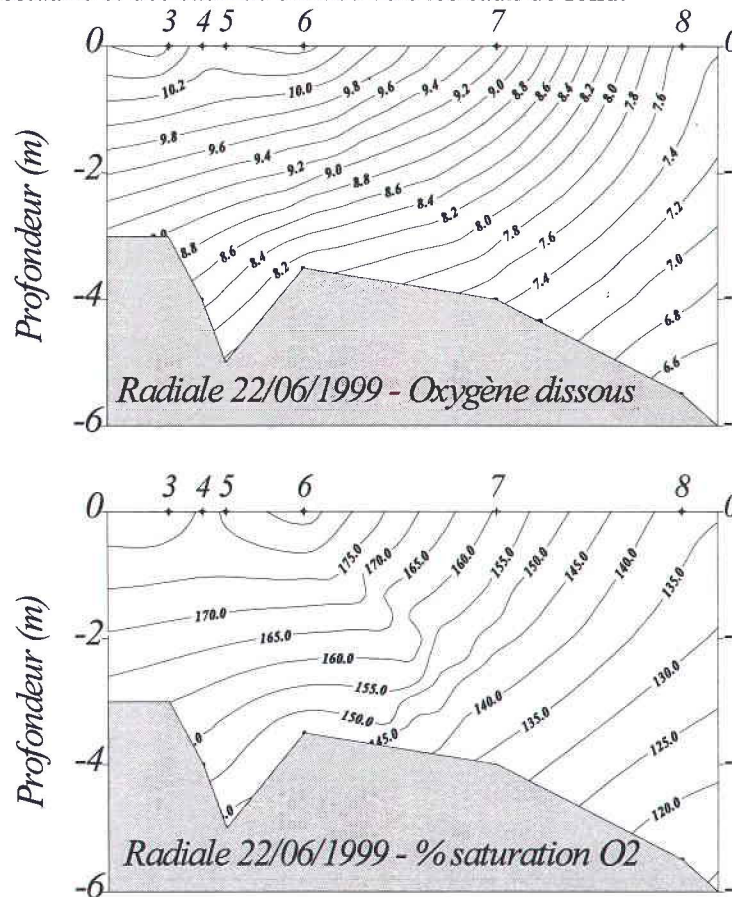


Figure 40. Distribution de l'oxygène dissous (ml/l) et des pourcentages de saturation en oxygène dissous au maximum d'abondance d'*A. minutum* dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des nitrates :

Les teneurs en nitrates présentent des variations de concentrations très importantes dans l'estuaire avec des teneurs minimales et maximales comprises respectivement entre 10.8 $\mu\text{mol/l}$ en aval et 368.6 $\mu\text{mol/l}$ en amont (figure 41). Elles sont légèrement inférieures à celles relevées en mai (respectivement 10.8 et 368.6 $\mu\text{mol/l}$). Les eaux présentant les plus fortes concentrations (> 250 $\mu\text{mol/l}$) sont observées dans les eaux de surface dessalées de la partie amont de l'estuaire (entre les stations 3 et 5). Comme pour les teneurs en oxygène dissous, un gradient décroissant de concentrations est mis en évidence de l'amont vers l'aval de l'estuaire et des eaux de surface vers les eaux de fond. Les teneurs relevées en surface à la station en aval du Pont de la Corde sont très fortes (49.7 $\mu\text{mol/l}$) et nettement plus élevées que celles observées dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix à cette époque de l'année.

Distribution des nitrites :

Les teneurs en nitrites sont comprises entre 0.32 et 4.64 $\mu\text{mol/l}$ (figure 41) avec le maximum localisé comme pour les nitrates dans la partie amont de l'estuaire. La distribution des nitrites est semblable à celles des nitrates avec un gradient de concentrations décroissant de l'amont vers l'aval de l'estuaire et des eaux de surface vers les eaux de fond. Les valeurs en nitrites sont approximativement du même ordre de grandeur que celles observées le mois précédent.

Distribution en ammonium :

Les teneurs en ammonium présentent des valeurs comprises entre 0.26 et 0.52 $\mu\text{mol/l}$ (figure 41). A la différence des autres éléments azotés, la distribution de l'ammonium ne présente pas de gradient horizontal ou vertical aux stations échantillonnées. Les valeurs sont très faibles et sont les

plus faibles mesurées pendant les travaux réalisés durant les 3 années de l'étude. L'épuisement quasi total des teneurs en ammonium peut être attribué à une absorption préférentielle de ce composé comme source d'azote par le phytoplancton en général et également par *Alexandrium minutum* qui représente une fraction non négligeable de la population phytoplanctonique totale à cette date.

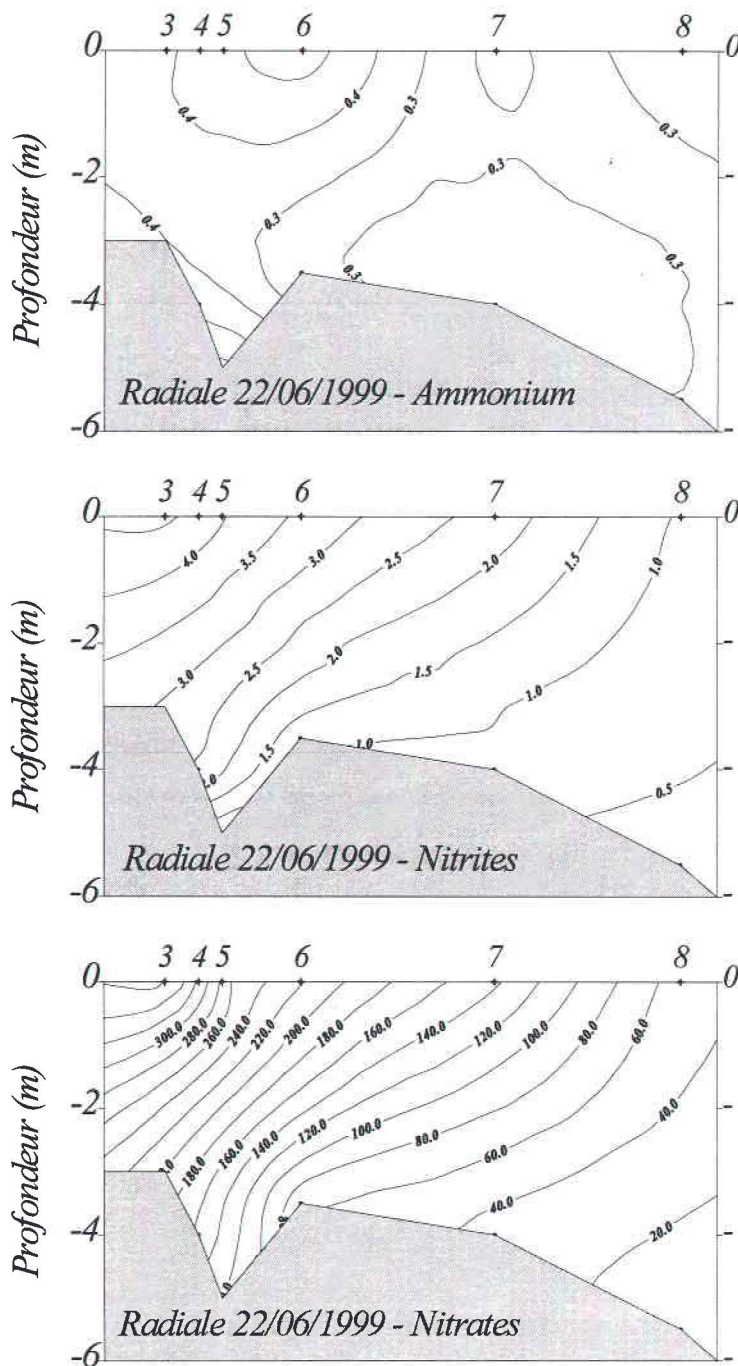


Figure 41. Distributions verticales de l'ammonium, des nitrites et des nitrates ($\mu\text{mol/l}$) au maximum d'abondance d'*A. minutum* dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution en phosphates :

Les valeurs minimales et maximales en phosphates sont comprises entre 0.18 et 2.28 $\mu\text{mol/l}$ (figure 42) et les valeurs maximales sont légèrement supérieures à celles observées le mois précédent. Un fort gradient décroissant est mis en évidence dans la partie amont de l'estuaire (entre les stations 3 et 5). Le gradient horizontal est nettement moins marqué dans la partie aval de l'estuaire et les teneurs

relevées à la station à l'extrémité de l'estuaire sont légèrement supérieures à celles relevées dans les eaux côtières à cette époque de l'année.

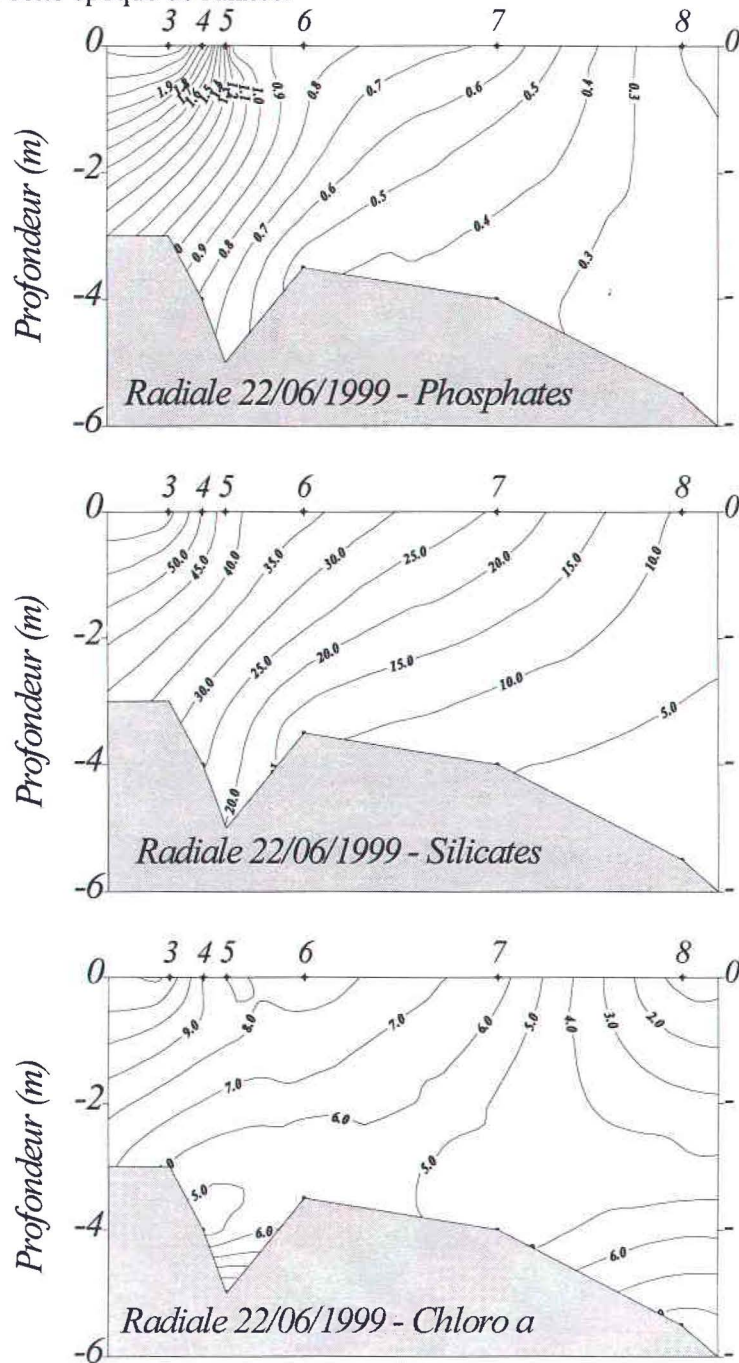


Figure 42. Distributions verticales des phosphates, des silicates ($\mu\text{mol/l}$) et de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$) au maximum d'abondance d'*A. minutum* dans l'estuaire de la Penzé.

Distribution des silicates :

Comme le mois précédent, les teneurs en silicates sont comprises entre des valeurs minimales et maximales sensiblement identiques (respectivement 2.5 et 64.4 $\mu\text{mol/l}$ au lieu de 4.7 et 70.3 $\mu\text{mol/l}$). La distribution des silicates est identique à celle des nitrates et nitrites dans l'estuaire (figure 42). Les teneurs en silice en aval du Pont de la Corde (9.0 $\mu\text{mol/l}$ dans les eaux de surface) sont supérieures à celles habituellement observées dans les eaux côtières à cette époque de l'année.

Distribution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle sont comprises entre 0.45 et 12.27 $\mu\text{g/l}$ (figure 42). Le maximum de chlorophylle est observé à la station 3 située la plus en amont de l'estuaire où a également été relevé le maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium minutum* et de diatomées. Les teneurs les plus fortes ($> 8 \mu\text{g/l}$) ont été mesurées dans la partie amont enrichie en éléments nutritifs (entre les stations 3 et 5, figure 42). Dans la partie aval de l'estuaire, les concentrations sont également importantes (comprises entre 4 et 8.0 $\mu\text{g/l}$) à l'exception des eaux de surface de la station 8 où elles sont plus faibles ($< 0.5 \mu\text{g/l}$).

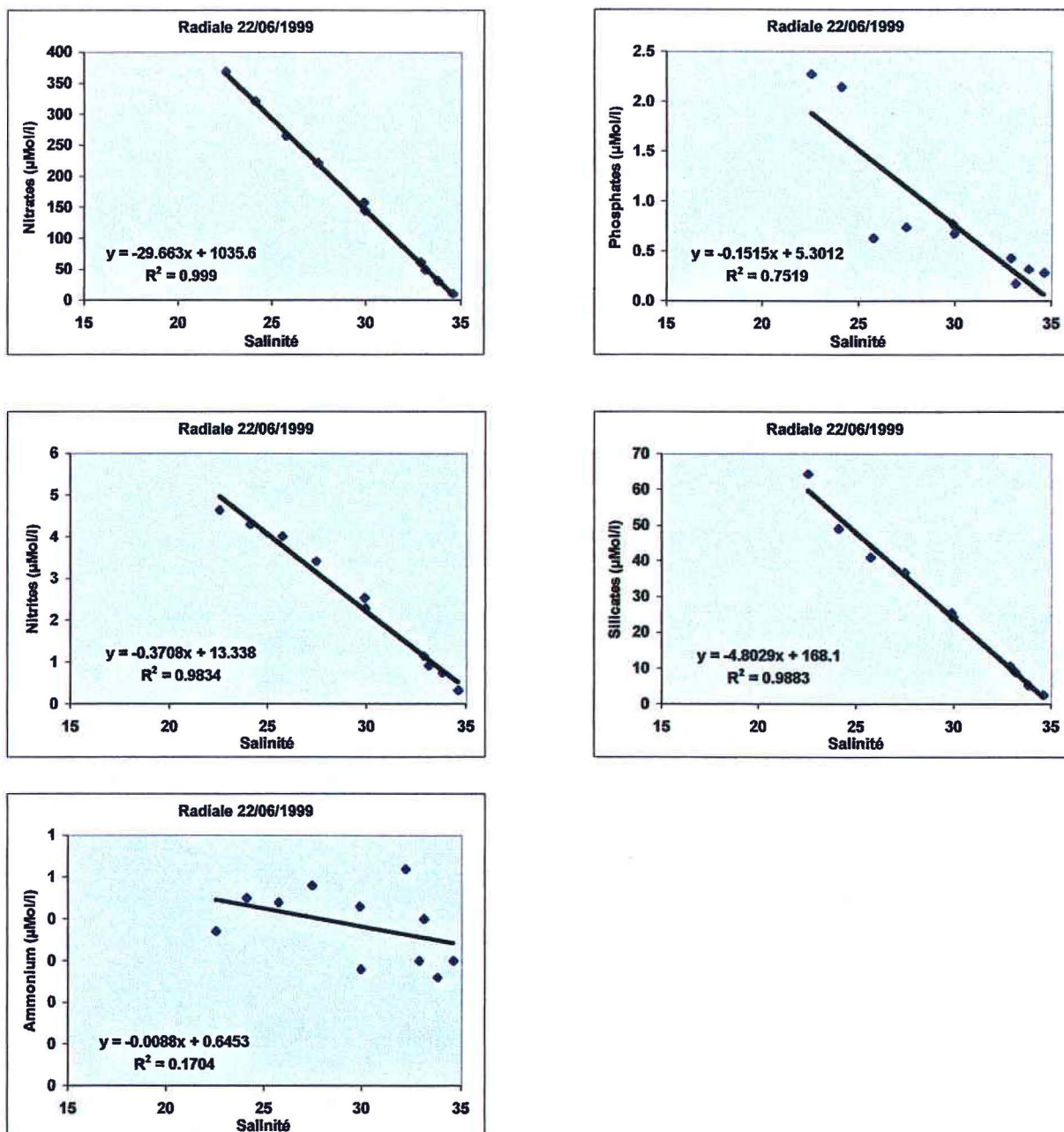


Figure 43. Évolution des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) en fonction de la salinité au maximum d'abondance d'*A. minutum* dans l'estuaire de la Penzé.

Évolution des éléments nutritifs avec la salinité :

Comme le mois précédent, à l'exception de l'ammonium, l'évolution des éléments nutritifs en fonction de la salinité présente une forte relation linéaire (figure 43). Les teneurs en éléments nutritifs

dans les eaux sources (extrapolations à zéro de salinité) sont supérieures à celles observées le mois précédent pour les nitrates, les nitrites, les phosphates et les silicates (tableau 12a). Par contre, les teneurs en ammonium sont très nettement inférieures à celles relevées le mois précédent correspondant à un déficit général dans l'ensemble de l'estuaire. Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-} = 158.5$ et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4 = 6.11$ sont inférieurs à ceux observés le mois précédent (surtout pour le rapport N/P : 158.5 au lieu de 317.3) mais restent très élevés (tableau 12b) et nettement supérieurs à ceux habituellement mesurés dans les eaux côtières.

3 - Évolution temporelle des conditions environnementales au niveau du maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium minutum* dans l'estuaire :

Comme pour 1998, les données environnementales correspondant à la station où le maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium minutum* a été mesuré ont été extraites à partir de l'ensemble des stations occupées lors des 10 radiales échantillonnées entre le 14 mai et le 4 juillet 1999. L'objectif est de mieux définir les conditions environnementales prévalant pendant la présence d'*Alexandrium* dans le milieu. Le maximum d'abondance a été observé dans le secteur compris entre les stations Milin - Roshamon (point F, figure 2) pour la position la plus en amont et Lanneunet (point K, figure 2) pour la position la plus en aval. Le maximum d'abondance a d'abord été observé en mai et début juin à la position plus aval (Lanneunet). A partir du 14 juin, le maximum d'abondance a toujours été observé dans le secteur de Milin. Le maximum absolu d'abondance (13 743 080 cellules/l) a été observé le 24 juin au point F (Milin - Roshamon, figure 2).

Évolution des températures :

Les températures minimales et maximales relevées au maximum d'abondance d'*Alexandrium* sont comprises entre 14.60 et 19.3°C (figure 44). L'évolution des températures montre une augmentation régulière depuis le minimum de valeur observé le 9 juin jusqu'au maximum de 18.9°C relevé le 24 juin. Il est à noter que ce maximum de températures a été relevé lors du maximum absolu d'abondance de l'espèce. Entre le 24 et le 30 juin, une diminution importante des températures de 2.60°C est observée. Elle est synchrone avec l'augmentation des coefficients de marée (passage de la situation de morte eau du 22 juin à la situation de vive eau le 30 juin) et provient d'un brassage accru de la colonne d'eau sur la verticale et probablement avec un mélange également accentué avec les eaux marines situées en aval. Cette diminution de températures a été observée sur la majeure partie des stations échantillonnées dans l'estuaire. Après la vive eau, les températures des eaux dans l'estuaire ré-augmentent avec la diminution des coefficients de marée.

En 1999, les températures moyennes des eaux de l'estuaire lors des conditions initiales à la mi-mai étaient inférieures à celles relevées les 2 années précédentes (13.69°C au lieu de 14.04°C en 1997 et 15.42°C en 1998). Lors du maximum absolu d'abondance d'*Alexandrium*, la situation est inversée avec des températures moyennes des eaux de l'estuaire supérieures en 1999 (17.47°C) par rapport à celles obtenues en 1997 (16.11°C) et très supérieures à celles de 1998 (14.55°C soit une différence de près de 3°C).

Évolution des salinités :

Le maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium* a été observé dans une gamme de salinités comprises entre 17.63 et 26.126. L'évolution des salinités au niveau du maximum d'abondance ne montre pas de tendance particulière (figure 44). Le maximum absolu d'abondance a été observé à une salinité de 25.998. Cette valeur est intermédiaire par rapport à celles relevées en 1997 (27.659) et en 1998 (23.026). Ces différentes observations confirment que l'espèce peut se développer dans des gammes de salinités assez importantes.

Évolution de l'oxygène dissous :

Les concentrations en oxygène dissous aux stations où ont été relevés les maximums d'abondance de l'espèce sont comprises entre 5.65 et 12.11 ml/l correspondant à des saturations de 92.5 et 219.4% (figure 44). Après le minimum de concentrations observé le 14 juin, les concentrations en oxygène dissous augmentent de manière très importante (les concentrations doublent en 10 jours) pour atteindre un maximum lors du maximum absolu d'abondance. Dans le même temps, les

saturation en oxygène dissous doublent (de 92.5 à 219.3%) pour atteindre des valeurs exceptionnellement élevées. Cette augmentation importante des teneurs en oxygène dissous doit être attribuée à la production d'oxygène par photosynthèse lors du développement des populations phytoplanctoniques dans l'estuaire. La population totale phytoplanctonique passe de 591 000 cellules/l à 48 629 360 cellules/l du 14 au 24 juin. Après le maximum du 24 juin, les concentrations en oxygène dissous diminuent dans le milieu et reviennent à des concentrations et des saturations (respectivement de l'ordre de 6.5 ml/l et de 120%) correspondant à celles habituellement mesurées dans des eaux estuariennes à cette époque de l'année.

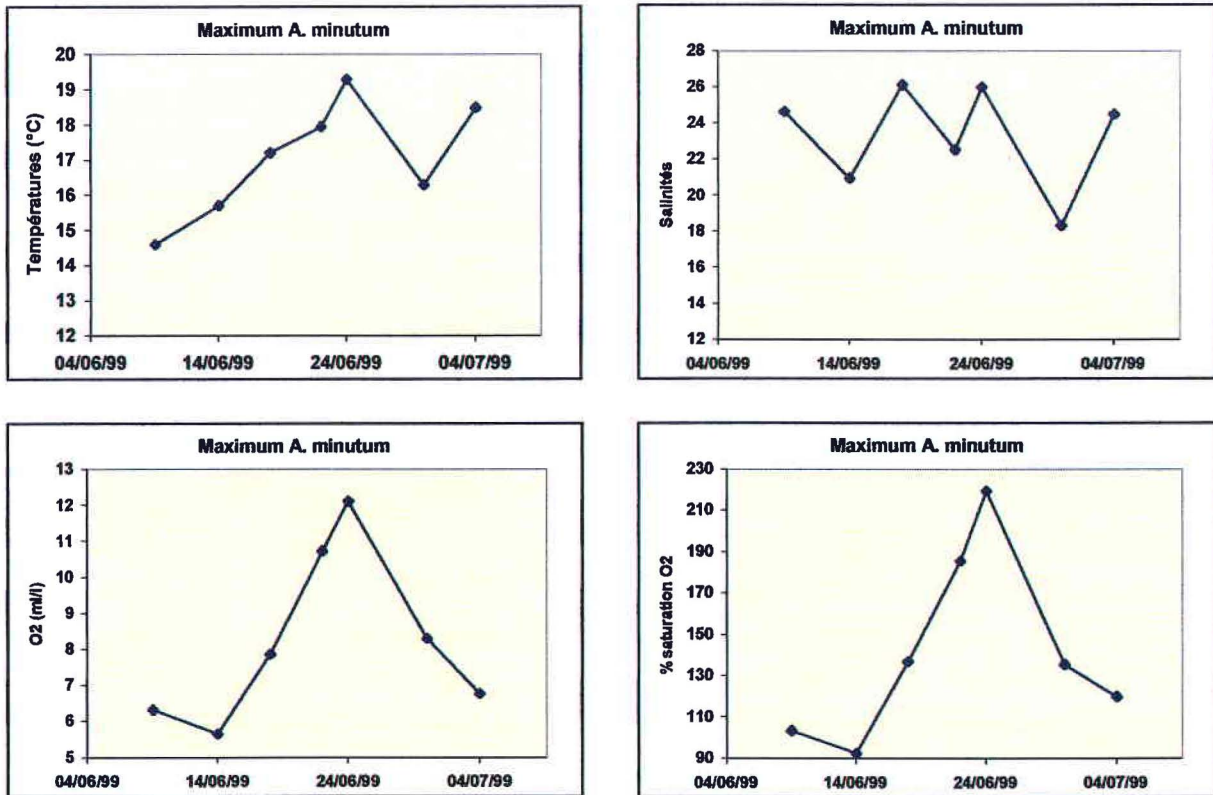


Figure 44. Évolution temporelle des températures (°C), salinités, oxygène dissous (ml/l) et pourcentages de saturation en oxygène dissous au maximum d'abondance d'*Alexandrium minutum* en 1999.

Évolution des nitrates :

Comme les années précédentes, le maximum d'abondance de cellules d'*Alexandrium* a été observé dans des eaux très enrichies en nitrates (figure 45) : les concentrations minimales et maximales sont comprises entre 273.9 et 478.8 $\mu\text{mol/l}$. Le minimum de concentrations en nitrates a été obtenu lors de l'observation du maximum absolu d'abondance d'*Alexandrium* et de diatomées. L'évolution temporelle est conforme à l'évolution des salinités (figures 44 et 45) : les plus fortes concentrations en nitrates sont mesurées dans les eaux présentant les plus faibles salinités. La diminution des concentrations de nitrates observée s'explique principalement par les variations de salinités du milieu plutôt que par une absorption accrue au niveau du maximum d'abondance de cellules phytoplanctoniques (la relation nitrates/salinité obtenue est très significative, $r^2 > 0.91$).

Évolution des nitrites :

Les concentrations de nitrites relevées lors du maximum d'*Alexandrium* sont comprises entre 3.01 et 4.64 $\mu\text{mol/l}$ (figure 45). Lors du maximum absolu, la concentration en nitrites était de 4.46 $\mu\text{mol/l}$. Les teneurs mesurées pendant la période de présence d'*Alexandrium* sont restées toujours très importantes. Les teneurs sont identiques à celles observées lors du maximum d'abondance du phytoplancton en 1998 et supérieures à celles obtenues en 1997.

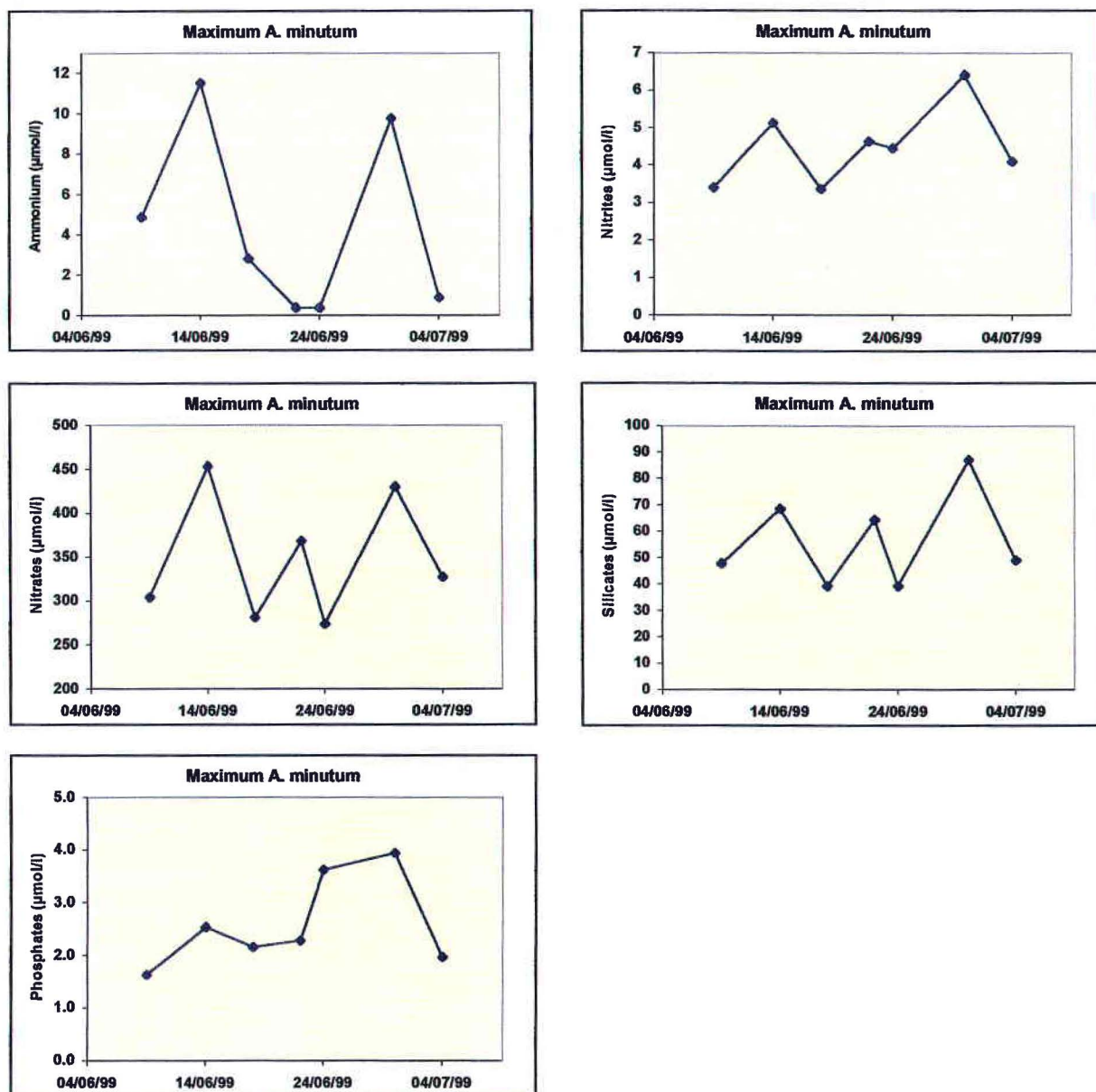


Figure 45. Évolution temporelle des éléments nutritifs (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates en $\mu\text{mol/l}$) au maximum d'abondance d'*Alexandrium minutum* en 1999.

Évolution de l'ammonium :

Les teneurs minimales et maximales en ammonium sont comprises entre 0.37 et 11.51 $\mu\text{mol/l}$ (figure 45). Une diminution très importante des teneurs (de 11.51 à 0.37 $\mu\text{mol/l}$ entre le 14 et le 22 juin) a été observée pendant la phase de croissance du bloom correspondant à une utilisation préférentielle de cette source d'azote par le phytoplancton. Pendant le maximum de l'efflorescence, les teneurs en ammonium sont restées faibles (0.37 $\mu\text{mol/l}$) correspondant à un quasi épuisement de cette source azotée. Cet épuisement des teneurs en ammonium n'avait pas été observé les années précédentes : au maximum d'abondance des concentrations importantes en ammonium subsistaient dans le milieu (respectivement 3.61 et 9.00 $\mu\text{mol/l}$ en 1997 et 1998). Après le bloom, la variabilité des teneurs en ammonium observée s'explique principalement par les variations de salinité dans le milieu (au minimum de salinité du 30 juin correspond le maximum de concentrations en ammonium).

Évolution des phosphates :

Les teneurs en phosphates au niveau du maximum d'abondance sont comprises entre 1.54 et 3.62 $\mu\text{mol/l}$. L'évolution temporelle montre une augmentation régulière des concentrations (figure 45) en phosphates pendant la phase de croissance du bloom. Les teneurs maximales ($>3.5 \mu\text{mol/l}$) sont observées pendant et immédiatement après le maximum absolu d'abondance. Contrairement à l'évolution de l'ammonium et des nitrates qui montre une diminution des concentrations pendant la phase de croissance du bloom, les teneurs en phosphates ont augmenté dans le milieu. L'absorption des phosphates par le phytoplancton ne semble pas être le phénomène dominant les variations de concentrations des phosphates dans le milieu. Elles ne sont également pas directement reliées aux variations de salinités dans le milieu (absence de relation entre les variations des phosphates et de la salinité). Les phosphates en milieu estuarien ont un comportement complexe et sont très fortement soumis à des mécanismes complexes d'échanges entre compartiments (processus d'absorption-désorption sur le matériel particulaire, dissolution, précipitation, Andrieux-Loyer, 1997). La consommation des phosphates lors de développement phytoplanctonique peut être alors largement compensée dans la colonne d'eau par une désorption des phosphates adsorbés sur les particules et également par des relargages dans la colonne d'eau à partir du sédiment. L'augmentation des teneurs en phosphates observée peut être expliquée par ce type de phénomènes d'échanges.

Évolution des silicates :

Les teneurs minimales et maximales en silicates sont comprises entre 39.3 et 87.2 $\mu\text{mol/l}$ (figure 45). Le minimum de concentrations en silicates a été observé lors du maximum absolu d'abondance d'*Alexandrium* et surtout de diatomées qui sont des espèces consommatrices de silice pour élaborer leur frustule. L'évolution des concentrations en silicates est reliée principalement aux variations de salinités du milieu (la relation silicates/salinité obtenue est très significative, $r^2 > 0.99$) plutôt que par une absorption accrue au niveau du maximum d'abondance de cellules phytoplanctoniques. Les concentrations sont donc restées comme pour la plupart des éléments nutritifs très fortes durant la période de présence d'*Alexandrium* dans l'estuaire.

Évolution de la chlorophylle :

Les teneurs en chlorophylle au niveau du maximum d'abondance d'*Alexandrium* sont comprises entre 1.08 et 15.18 $\mu\text{g/l}$ (figure 46). Le maximum de teneurs en chlorophylle a été obtenu lors du maximum absolu d'abondance. Il correspond également à un maximum du nombre total de cellules phytoplanctoniques dans le milieu.

4 -Discussion :

En 1999, quelques cellules d'*Alexandrium minutum* ont été observées dès la mi-mai dans les eaux de la Penzé au point où la température était la plus élevée (14.79°C). Les températures moyennes des eaux de l'estuaire étaient de 13.69°C et étaient les plus faibles enregistrées lors des trois années étudiées. Cependant, l'éclosion des kystes a pu être favorisée par des conditions favorables ponctuellement dans l'estuaire. Le maximum de concentrations en cellules d'*A. minutum* a été relevé le 24 juin 1999. Il est inférieur à celui observé en 1997 (13 millions de cellules/L au lieu de 18 millions). Les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des eaux dans lesquelles *A. minutum* était présent sont présentées dans le tableau 13.

Tableau 13. Conditions environnementales en 1999 : valeurs minimales et maximales, valeurs au maximum absolu d'abondance des paramètres mesurés lors du développement d'*A. minutum*.

1999		T	S	O ₂	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Si(OH) ₄	Chl. <i>a</i>
	Min	14.60	17.63	5.65	0.37	3.01	273.9	1.54	39.3	1.08
	Max	18.90	26.13	12.11	11.51	6.41	478.8	3.94	87.2	15.18
	Max Abondance	18.90	25.99	12.11	0.37	4.46	273.9	3.62	39.3	15.18

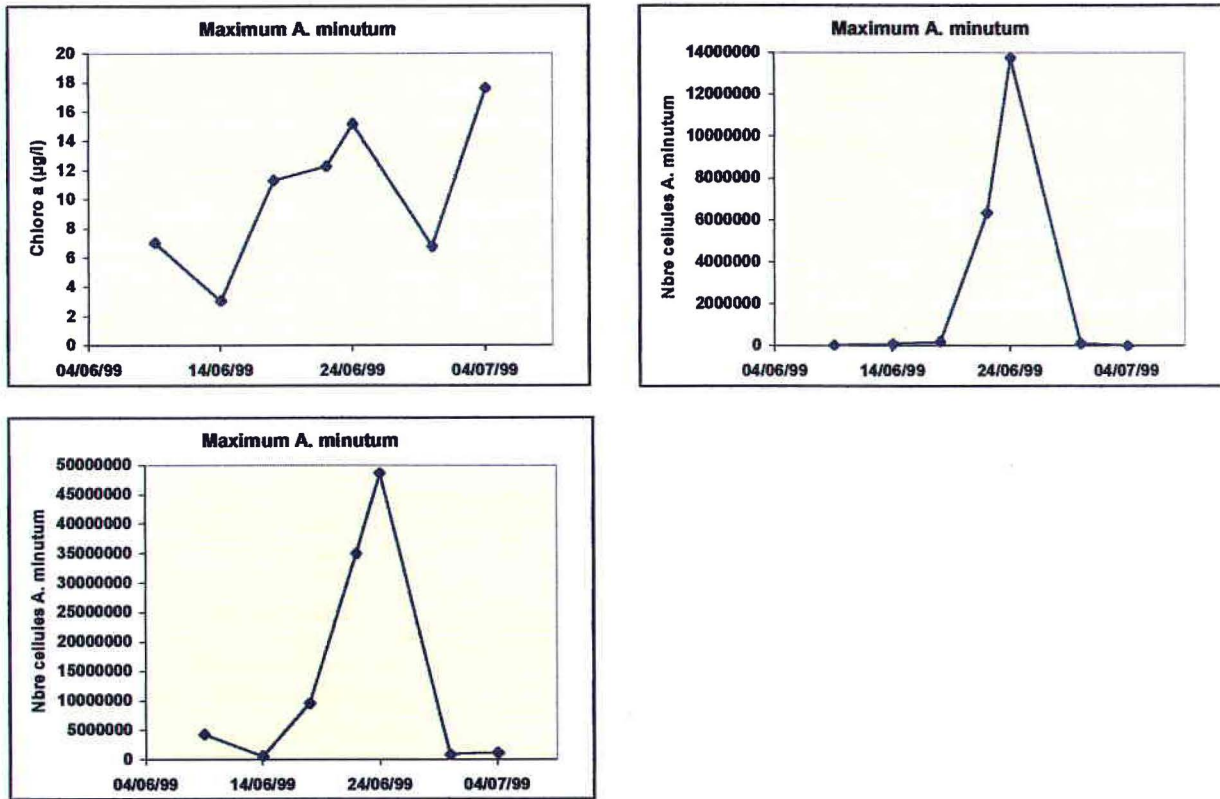


Figure 46. Évolution temporelle de la chlorophylle a ($\mu\text{g/l}$), du nombre de cellules d'*A. minutum* et du nombre total de cellules phytoplanctoniques au maximum d'abondance d'*Alexandrium minutum* en 1999.

Le maximum de développement d'*A. minutum* a été observé dans des eaux relativement chaudes ($> 18^\circ\text{C}$), dessalées et riches en oxygène (avec une sursaturation extrêmement importante supérieure à 200%). A l'exception de l'ammonium (concentrations minimales de $0.37 \mu\text{mol/l}$), les concentrations minimales et maximales en éléments nutritifs ont été supérieures en 1999 à celles relevées en 1997 et 1998. Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$ sont restés élevés (>100) confirmant la prédominance des apports azotés dans l'estuaire. La persistance dans le milieu de concentrations très élevées (excepté pour l'ammonium) en éléments nutritifs lors du maximum absolu de développement d'*Alexandrium minutum* (tableau 13) suggère qu'en 1999 les éléments nutritifs ont été en quantités suffisantes dans le milieu pour permettre le développement des espèces phytoplanctoniques.

IV - RÉPARTITION DES KYSTES D'*ALEXANDRIUM MINUTUM* ET SUCCESSION DES ESPÈCES PHYTOPLANCTONIQUES DANS L'ESTUAIRE DE LA PENZÉ :

A - Répartition géographique des kystes dans l'estuaire :

L'objectif de cette étude est d'établir une cartographie des kystes d'*Alexandrium minutum* pour contrôler la densité et la répartition de l'inoculât qui régit l'apparition de l'événement toxique.

1 - Répartition des kystes en 1997 :

Durant le suivi de 1997, quatre campagnes ont été réalisées, dont deux au mois de mai avant l'apparition des efflorescences. Trois réplicats des échantillons prélevés ont été analysés.

Dans l'ensemble, les résultats obtenus (tableau dans figure 47) montrent la grande variabilité des valeurs due à la répartition des kystes dans les sédiments. Les capsules mucilagineuses dans lesquelles les kystes d'*Alexandrium minutum* sont agglutinés perturbent leur dispersion parmi les particules fines ou cohésives, constituées de minéraux et de matières organiques.

Les coefficients de variation les plus élevés se reportent aux moyennes les plus faibles, par contre les moyennes plus élevées présentent des coefficients d'un ordre de grandeur fréquent en biologie (~20%), particulièrement quand il s'agit de données récoltées en milieu naturel.

Le 14 mai, l'échantillonnage a été effectué sur 4 points situés d'amont en aval. La zone en aval présente la plus forte concentration en kystes avec une valeur de 62 ± 7 kystes par gramme de sédiment sec, tandis qu'en zone amont on ne relève que 1 ± 1 kyste (figure 47).

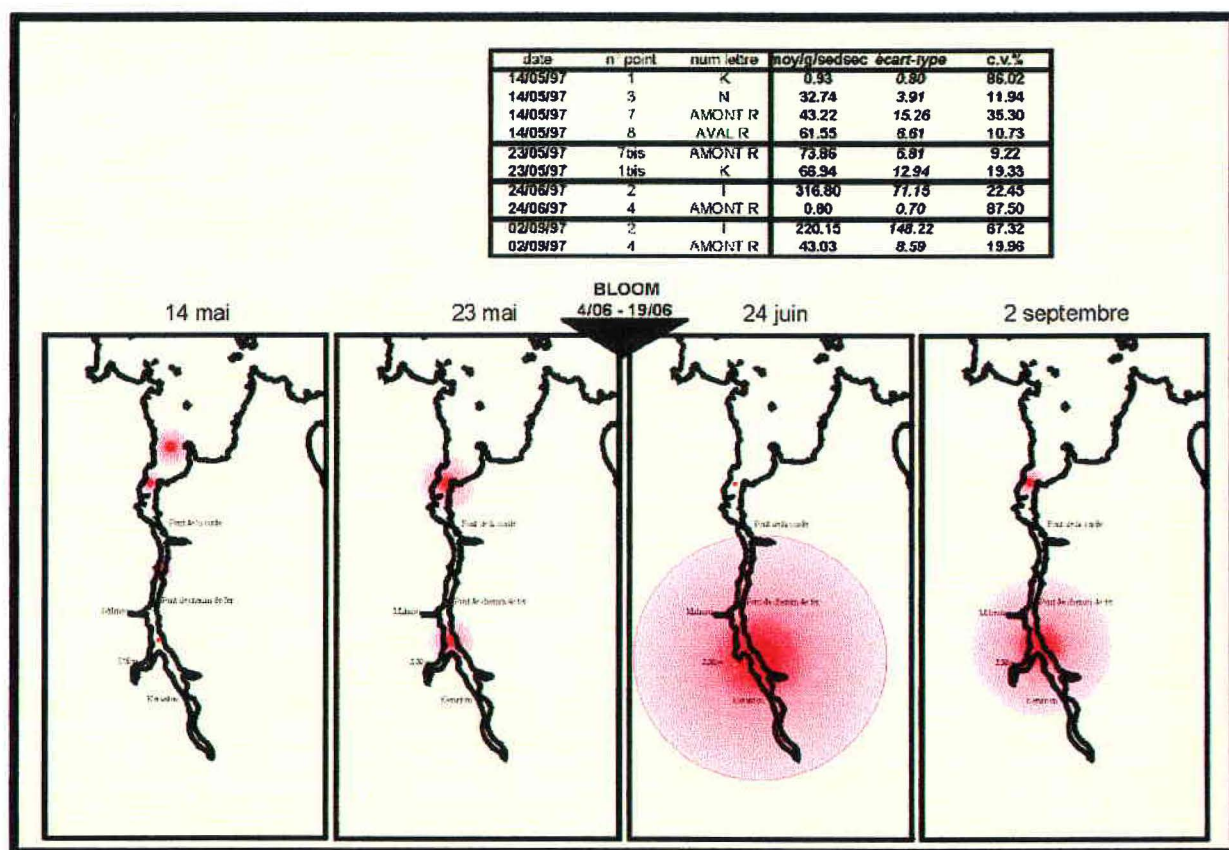


Figure 47. Évolution du stock de kystes d'*A. minutum* en rivière de Penzé en 1997.

Au vu de la variabilité des résultats et du temps imparti à la préparation et au dénombrement des kystes dans le sédiment (6 jours par station), une sélection a été effectuée parmi les échantillons. En prenant en compte la grande excursion de marée dans l'estuaire, seules 2 stations ont été analysées : une station en amont (Lanneunet, station K ou Pont Eon, station I) et une station en aval (Porzdoun, station R).

Les résultats montrent qu'avant la période de l'efflorescence, le 23 mai, la répartition des kystes entre l'amont et l'aval est sensiblement homogène, avec une concentration en aval de 74 ± 7 kystes, et en amont de 67 ± 13 kystes (figure 47).

Cette distribution est inversée le 24 juin, après le bloom de la mi-juin, où à la station amont on dénombre 317 ± 72 kystes alors qu'en aval un seul un kyste a été observé.

Cette répartition amont - aval se maintient en automne (2 septembre), avec un maximum en amont de 220 ± 148 kystes (figure 47) et une concentration 5 fois moins élevée en aval, où on note 43 ± 9 kystes.

Ce suivi confirme donc les observations précédemment décrites en baie de Morlaix (Erard-Le Denn *et al.* 1996) où on a constaté que les kystes d'*Alexandrium minutum* se comportent comme des particules sédimentaires dont la répartition est surtout liée aux courants de marée. Ainsi en période d'étiage, sous l'action du débit fluvial et des courants de marée, les kystes sont transportés en suspension avec les silts en amont de l'estuaire. Lors de fortes crues, ils sont remis en suspension, triés dynamiquement, et se concentrent dans les zones en aval de l'estuaire.

Les dénombrements en kystes étant très coûteux en temps, le suivi des années ultérieures n'a porté que sur les dénombrements des échantillons récoltés en mai, avant les éventuels blooms d'*A. minutum* et un seul réplicat par station a été observé. Les stations R (station Porzdoun) et L (station Kerven) ont été choisies comme stations aval et amont. Cette sélection a permis d'effectuer un "screening" du stock en kystes dans l'estuaire avant les "efflorescences" des années 1998 et 1999 (tableau dans figure 48).

2 - Répartition des kystes en 1998 :

En mai 1998, indépendamment de la localisation amont - aval, les densités en kystes sont importantes et supérieures à celles de l'année antérieure à la même époque. Néanmoins la répartition des kystes est hétérogène avec une concentration deux fois plus élevée en amont où on dénombre 155 kystes pour 83 kystes en aval. Ces densités élevées sont dues au bloom de l'année précédente pour lequel une concentration en cellules végétatives pouvait atteindre jusqu'à 40 millions de cellules par litre (Probert I., 1999).

3 - Répartition des kystes en 1999 :

En mai 1999, le stock de kystes en amont, 14 kystes, est approximativement 10 fois moins élevé qu'en 1998, tandis qu'en aval, les valeurs (49 kystes) sont deux fois moins élevée que l'année précédente. Elles sont cependant 3 fois et demi supérieures à celles observées dans la zone amont.

Ces valeurs s'expliquent par la faible efflorescence de l'année précédente. Malgré tout cet inoculum "restreint" va germer et provoquer un "bloom". Un inoculum relativement faible, de l'ordre de 50 kystes par gramme ou 80 par cm^2 peut donc initier une efflorescence quand les conditions environnementales lui sont favorables.

Nombre kyste / g de sédiment sec		
année	Aval	amont
1997	73.66	66.94
1998	82.55	154.65
1999	48.33	13.37

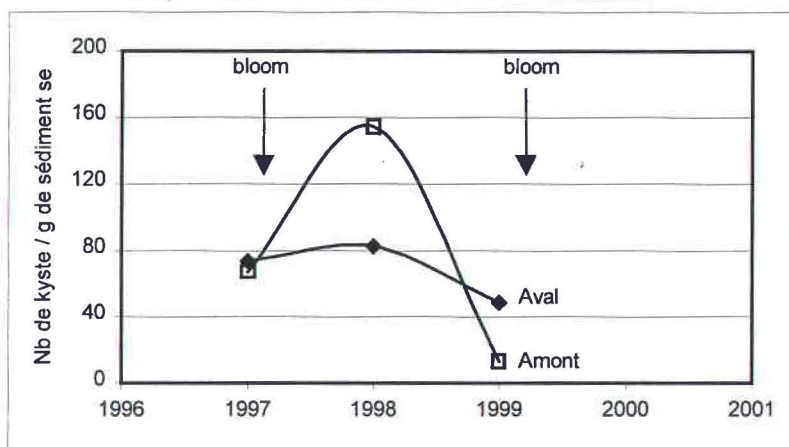


Figure 48. Distribution des kystes d'*A. minutum* en rivière de Penzé durant les trois années d'études 1997, 1998 et 1999.

Globalement les kystes soumis à l'hydrodynamisme de l'estuaire vont subir, comme toutes les particules inertes de la masse d'eau, les conditions environnementales inhibitrices ou favorables de la zone dans laquelle ils ont sédimenté.

B - Succession des espèces phytoplanctoniques dans l'estuaire de la Penzé :

Durant cette étude 37 taxons phytoplanctoniques ont été recensés (tableau 14). Majoritairement composée de diatomées (57%) et de dinoflagellés (32%), la communauté algale comprenait également d'autres taxons comme les ciliés, les euglénophycées, les silicoflagellés, les cryptophycées, les prasinophycées, les prymnésophycées et les chrysophycées, les quatre derniers taxons composant le nanoplancton de taille inférieure à 5 µm.

Dans les tableaux récapitulatifs (15ab, 16abc et 17abcd), qui montrent l'évolution des taxons durant les suivis 1997, 1998 et 1999, seuls les taxons dominants ont été reportés pour représenter la flore accompagnatrice de l'espèce toxique *Alexandrium minutum*.

Les principales diatomées étaient essentiellement représentées par *Rhizosolenia delicatula*, *Chaetoceros* spp., *Nitzschia longissima* et *Skeletonema costatum*. Les autres taxons étaient des dinoflagellés compétiteurs, non toxiques lors des proliférations, comme *Heterocapsa triquetra* et *Scrippsiella trochoidea*. Dans ce contexte le phytoplancton total correspond à l'ensemble des diatomées, des dinoflagellés, des silicoflagellés et des cellules indéterminées.

Pour la clarté de l'illustration des figures 49, 50ab et 51ab les valeurs présentées dans les tableaux 15, 16 et 17 correspondent aux concentrations et aux dominances calculées des échantillons de surface suivant les gradient de salinité.

Tableau 14. Taxons phytoplanctoniques observés en Penzé durant les années 1997, 1998 et 1999.

Taxons phytoplanctoniques	
<i>Dinoflagellés</i>	
alex min	<i>Alexandrium minutum</i>
hete tri	<i>Heterocapsa triquetra</i>
Scri	<i>Scrippsiella</i> sp.
Proi	<i>Peridinium</i> sp.
alex sp	<i>Alexandrium</i> sp.
gyro gymn	<i>Gyrodinium</i> sp. et <i>Gymnodinium</i> sp.
pror mic	<i>Prorocentrum micans</i>
Poly	<i>Polykrikos</i> sp.
Gonyspi	<i>Gonyaulax spinifera</i>
dino ind	Dinoflagellé sp.
Ceri	<i>Ceratium</i> sp.
<i>Diatomées</i>	
Rhizset	<i>Rhizosolenia setigera</i>
Rhizdel	<i>Rhizosolenia delicatula</i>
rhiz imb	<i>Rhizosolenia imbricata</i>
rhiz sto	<i>Rhizosolenia stoltherfortii</i>
Rhiz	<i>Rhizosolenia</i> sp.
cera laud	<i>Cerataulina pelagica</i> et <i>Lauderia borealis</i>
Chae	<i>Chaetoceros</i> sp.
Lept	<i>Leptocylindrus</i> sp.
Thal	<i>Thalassiosira</i> sp.
nitz lon	<i>Nitzschia longissima</i>
ales pen	Pennales indéterminées
ales cen	Centrales indéterminées
Gram	<i>Grammatophora</i> sp.
Nitz	<i>Nitzschia</i> sp.
Navi	<i>Navicula</i> sp.
Diao	Diatomée indéterminée
Skelcos	<i>Skeletonema costatum</i>
Pleu	<i>Pleurosigma</i> sp.
Paramar	<i>Paralia marina</i>
Guin	<i>Guinardia flaccida</i>
<i>Silicoflagellés</i>	
Dict	<i>Dictyocha speculum</i>
<i>Autres taxons</i>	
Cilie	cilié
Eugl	euglène
Nanoplancton	cellules < 5µm
cell indeterm	cellule indéterminée
<i>total phytoplancton</i>	
	dinoflagellés+diatomées +silicoflagellés+cellules indéterminées

1 - Succession des espèces phytoplanctoniques en 1997 :

Les principales espèces dominant les populations phytoplanctoniques des radiales échantillonnées au cours de l'année sont regroupées dans le tableau 15ab et illustrées dans la figure 49.

Durant la radiale du 14 mai, aucune cellule d'*Alexandrium minutum* n'a été observée dans des eaux dont les températures étaient inférieures à 15 °C. La population phytoplanctonique d'environ 500000 cellules par litre était composée à 98% par des diatomées, comme *Rhizosolenia delicatula* (jusqu'à 88%) et *Chaetoceros* spp. Très peu de dinoflagellés étaient présents et seule l'espèce compétitrice *Scrippsiella trochoidea* dont la dominance était inférieure à 3% a été dénombrée.

Le 4 juin, des premières observations effectuées par le Réphy dénombraient 427000 cellules d'*A. minutum* par litre en amont de l'estuaire, à la station Goaz ar Rouz (station B).

La densité maximale de la population d'*Alexandrium minutum* a été relevée le 12 juin durant une eau colorée à plus de 18 millions de cellules au litre.

Les observations effectuées le long du transect amont-aval, en période de mortes-eaux (coeff. 49), ont montré que la nappe colorée observée à pleine mer descendante couvrait un domaine relativement petit, d'environ 500 mètres (figure 49), situé entre Goaz ar Rouz et le débouché de la rivière Eon. Réparties dans des eaux de surface supérieures à 16°C et des salinités variant de 27.65 à 32.06, les cellules d'*Alexandrium minutum* dominaient dans l'ensemble à plus de 97%, la densité maximale de $18,4 \cdot 10^6$ cellules au litre étant dénombrée en amont, à Goaz ar Rouz, à une salinité de 27.65. Durant cette efflorescence d'autres dinoflagellés, en nombre beaucoup plus restreint, de l'ordre de 2.5%, étaient également présents comme *Scrippsiella trochoidea* et *Heterocapsa triquetra*.

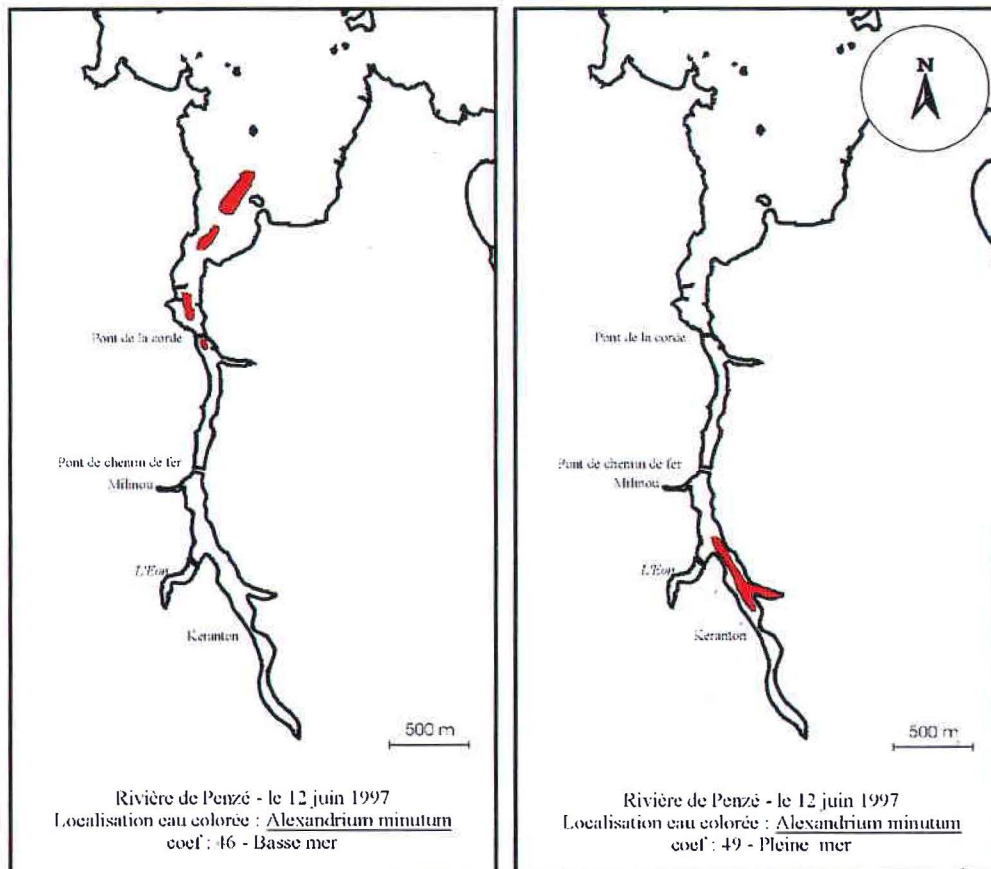


Figure 52. Évolution géographique de la nappe d'*Alexandrium minutum* en 1997.

Au-delà d'une salinité de 32, la concentration algale en *Alexandrium minutum* diminuait pour n'atteindre que 435062 cellules par litre à la salinité 33.59, à 5 m de profondeur. En zone aval où les salinités s'échelonnaient entre 34.07 et 34.88, les concentrations en *Alexandrium minutum* inférieures à 9000 cellules/l en surface ne représentaient plus que 3 à 5 % de la communauté algale composée principalement par 45 % de *Rhizosolenia delicatula*. Durant cette efflorescence, les eaux de surface de la zone amont présentaient les plus fortes concentrations en *A. minutum*, tandis qu'en zone avale la tendance était inversée : 8132 cellules en surface pour 126046 cellules en profondeur.

Au cours de cette prolifération dense et quasiment monospécifique, un suivi des différents stades cellulaires du cycle biologique d' *A. minutum* a été réalisé dans l'objectif de comprendre le maintien d'un bloom (cf. figure 8). Dans cette étude le suivi des différents stades morphologiques de la population n'a pris en compte que les variations de taille des cellules et la coloration de leur cytoplasme.

Les gamètes ont été différenciés par leur petite taille de l'ordre de 17 à 19µm et les planozygotes par des tailles supérieures à 28µm et un cytoplasme plus dense et plus sombre. Ainsi dans la partie centrale de la tache où les salinités variaient de 29.29 à 32.06, les planozygotes ont formé 13% de la population totale en *Alexandrium*, tandis que les gamètes et les cellules végétatives ont été répertoriées aux périphéries de la tache (tableau 18 et figure 50). Il semblerait que la zone centrale, soumise à de plus faibles turbulences, ait permis une meilleure chance de fusion entre les gamètes en entraînant par conséquent la formation des planozygotes.

Tableau 18. Évolution des différents stades biologiques d'*Alexandrium minutum* en Penzé en 1997 (nombre et pourcentage de dominance).

12/06/97	salinité	27.6	28.8	29	29.3	31.7	32.1
	surface						
	alex végétative	14555280	1957944	4675900	5733080	3212140	1992340
	alex gamète	3171480	927048	1402770	1911020	1138480	558075
	planozygote	609800	113848	365940	955510	162640	365940
	%alex végétatif/alex total	79.38	66.41	72.56	66.67	71.17	68.29
	%alex gamète/alex total	17.29	30.81	21.77	22.22	25.23	19.16
%planozygote/alex total	3.33	3.78	5.68	11.11	3.60	12.54	

19/06/97	salinité	27.1	27.6	29.8	31	31.4	32.4	-	33.6	34.3
	surface									
	alex végétative	1118150	1158810	1077490	1402770	914850	508250	670890	8132	77254
	alex gamète	203300	60990	81320	284620	60990	345610	101660	0	20330
	planozygote	142310	162640	81320	284620	182970	254290	243960	6099	32528
	%alex végétatif/alex total	76.39	83.82	86.89	71.13	78.95	45.45	66.00	57.14	59.35
	%alex gamète/alex total	13.89	4.41	6.56	14.43	5.26	30.91	10.00	0.00	15.63
%planozygote/alex total	9.72	11.76	6.56	14.43	15.79	23.64	24.00	42.86	25.00	

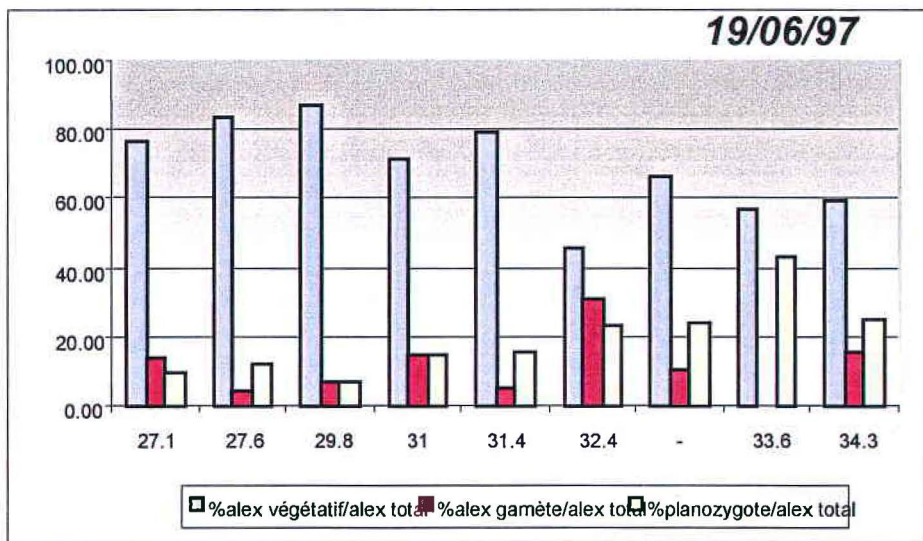
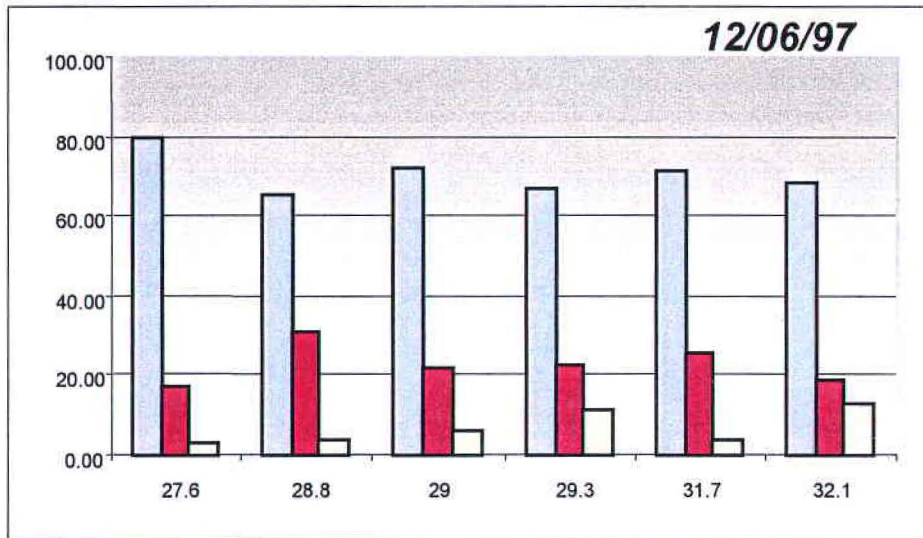


Figure 53. Évolution des différents stades biologiques d'*Alexandrium minutum* en Penzé en 1997.

Durant cette efflorescence, l'induction sexuée, c'est à dire la formation de gamètes et l'accouplement, s'est produite tôt dans le développement du bloom alors que la majorité de la population subissait vraisemblablement une division asexuelle rapide puisque environ 60 à 80 % de la population se maintenait au stade végétatif.

Des études menées par Probert *et al.* (1998) et Flynn & Flynn (1995) ont également montré qu'en présence d'éléments nutritifs en excès dans l'eau, la théorie de la réversibilité de l'induction de gamète permettait une croissance végétative continue, tout en gardant les niveaux cellulaires en azote proches du seuil d'induction de gamètes. Malgré tout, durant cette campagne, le taux de croissance élevé d'*A. minutum* a induit un stress nutritif intracellulaire en dépit de la disponibilité nutritive dans l'eau. L'état métabolique global a apparemment influencé l'induction sexuelle.

La dernière radiale effectuée le 19 juin, en période de décroissance de bloom, présente une population plus hétérogène. Durant cette campagne les cellules d'*Alexandrium minutum* ne prédominent plus qu'entre 19 et 70 % de la population totale. La diversité phytoplanctonique est

essentiellement due à la présence des diatomées comme *Rhizosolenia delicatula*, *R. stoltherforthii*, *Chaetoceros* spp., *Nitzschia longissima* et *Skeletonema costatum*.

Une forte biomasse nanoplanctonique a également été relevée, jusqu'à 6 millions de cellules au litre. Bien que cette fraction phytoplanctonique ne soit pas prise en compte dans le microplancton, sa biomasse n'est pas à négliger et les cryptophycées y représentent une part importante.

Lors de cette campagne les concentrations maximales en *Alexandrium minutum* n'ont jamais dépassé les 2 millions de cellules au litre et se sont délimitées aux salinités de surface comprises entre 27.1 et 32.4. A l'opposé, les eaux plus marines présentaient des concentrations de 10 à 100 fois inférieures.

Durant le déclin du bloom, le suivi des différents stades biologiques a fait apparaître une augmentation du taux en planozygotes (figure 50) dont le pourcentage correspondait à plus de 42% de la population dans les eaux les plus halines.

Un parasite précédemment inconnu d'*A. minutum*, capable d'une infection rapide a également été découvert (Erard Le Denn *et al.*, 2000). Il s'agit d'une espèce dont l'affiliation avec quelques espèces du phylum *Apicomplexa* rapproche de *Perkinsus marinus*, espèce parasite de l'huître *Crassostrea virginica* (figure 51).

Ce nouveau parasite est similaire au nouveau genre *Parvilucifera*, récemment décrit dans les eaux scandinaves (Norén *et al.*, 2000) et également observé dans les eaux espagnoles (Delgado *et al.*, 1990). Ce parasite infecte *Alexandrium minutum*, et comme une cellule infectée peut produire plus de 100 zoïdes qui peuvent chacun infecter une nouvelle cellule, ce processus pourrait être une cause de la disparition du bloom.

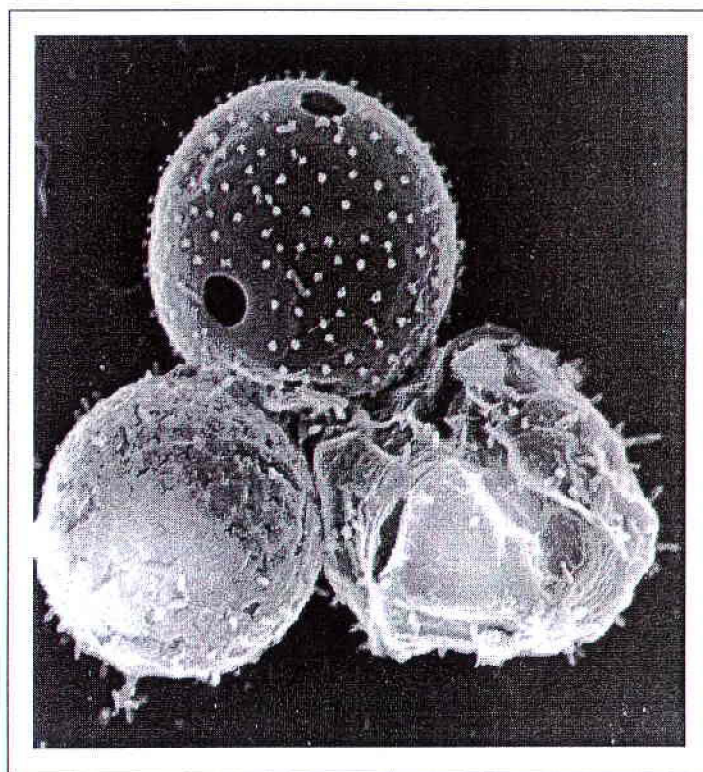


Figure 54. Trois différents stades d'infection d'*Alexandrium minutum* par son parasite. En haut, le "sporangie" du parasite mature; à gauche, le "sporangie" avec le cytoplasme de l'hôte; à droite, *A. minutum* infecté par son parasite (Photo M.J.Chrétiennot-Dinet, CNRS).

2 - Succession des espèces phytoplanctoniques en 1998 :

Cinq campagnes, du 18 mai au 17 juin, ont été menées afin de suivre le développement d'*Alexandrium minutum*. Les résultats concernant les principales espèces phytoplanctoniques recensées sont présentés dans le tableau 16abc et illustrés dans les figures 50a et 50b.

Apparue le 18 mai dans des eaux de températures supérieures à 15°C et à des concentrations inférieures à 56000 cellules/l, les cellules d'*Alexandrium minutum* n'ont représenté qu'environ 10% de la population totale, principalement dans les eaux de surface. Les espèces dominantes étaient des diatomées (57 à 99 %) telles *Skeletonema costatum* et *Rhizosolenia* spp. En zone amont où les concentrations microplanctoniques étaient les plus élevées, d'autres dinoflagellés étaient également dénombrés comme *Heterocapsa triquetra* (31 %) dont la concentration était 3 fois supérieure à celle d'*Alexandrium minutum*.

Le 25 mai les cellules d'*Alexandrium minutum* apparaissaient toujours dans les eaux de faible salinité (salinité 20), pour des concentrations 2 fois supérieures à celles relevées une semaine avant (>111000 cellules/l). La compétition entre les deux dinoflagellés, *Alexandrium minutum* et *Heterocapsa triquetra* restait marquée, particulièrement dans les eaux de salinité 24 et 26.

C'est seulement le 3 juin, dans les eaux de salinité 23, que la population en *Alexandrium minutum* a dépassé les 537000 cellules par litre, ce qui correspondait au maximum à 36.8 % de la communauté algale.

A cette période, la température de l'eau de l'estuaire n'a pas dépassé 16°C qui est le seuil de température nécessaire à un bon rendement de germination des kystes. De ce fait les cellules végétatives produites ont été trop peu nombreuses pour produire un bloom. De plus la faible température n'a pas permis un développement optimal de la population en *Alexandrium minutum* qui dans des conditions expérimentales similaires *in vitro*, température de 16 °C et salinité de 25, possède un faible taux de doublement (Erard, 1997). L'espèce compétitrice d'*Alexandrium minutum*, le dinoflagellé *Heterocapsa triquetra* qui possède un taux de croissance plus élevé, a supplanté cette dernière pour atteindre des dominances supérieures à 46 % à la salinité 23 et jusqu'à plus de 67% dans les eaux plus halines, .

Le 9 juin, les efflorescences à *Heterocapsa triquetra* (~93% du microplancton) représentaient toujours les maxima de la communauté algale pour des valeurs supérieures à 2 millions de cellules au litre.

Le 17 juin, l'espèce toxique n'a pas dépassé les 16200 cellules au litre, ce qui représentait moins de 1% de la population totale composée majoritairement de diatomées telles *Skeletonema costatum*.

3 - Succession des espèces phytoplanctoniques en 1999 :

Sur les 10 campagnes échantillonnées durant l'année, huit ont été sélectionnées pour donner lieu à un dénombrement : la campagne considérée comme t = 0, c'est à dire celle du 10 mai et celles à partir du 9 juin .

Les résultats concernant les espèces phytoplanctoniques sont présentées dans le tableau 17abcd et les figures 51ab où six campagnes ont été choisies par rapport à leur gradient de salinité pour représenter au mieux la succession floristique .

Date	14/05/97				12/06/97						
Salinité	26.3	27.7	30.1	31.3	27.6	28.8	29.1	31.7	32.6	34.1	34.8
DIATOMÉES											
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	504336	387448	579537	365127	101650	65056	30495	111815	101650	73188	60990
<i>Chaetoceros sp.</i>	8991	24522	26974	15044						36594	
<i>Nitzschia longissima</i>	0	0	0	0	20330	8132	20330	10165			
<i>Skeletonema costatum</i>	5722	10626	4904	8945							
autres diatomées	138141	100540	43322	21550	60990	44726	20330	50825	60990	40660	48792
Total diatomées	657190	523136	654737	410666	182970	117914	71155	172805	162640	150442	109782
DINOFLAGELLES											
<i>Alexandrium minutum</i>	0	0	0	0	18337660	3008840	6444610	4513260	2917355	8132	4066
<i>Heterocapsa triquetra</i>	0	0	0	0				60990	10165		
<i>Scrippsiella sp.</i>	3270	3270	5722	407			60990	40660	20330		4066
autres dinoflagellés	8174	10626	9809	407	203300	52858	101650	40660	60990	0	12198
Total dinoflagellés	11444	13896	15531	813	18540960	3061698	6607250	4655570	3008840	8132	20330
AUTRES TAXONS											
Ciliés	94818	99723	89914	55704	284620	44726	10165	30495	10165	4066	
Euglènes	134054	40053	4904	2440					71155	20330	
Cell.indéterminées et Siliciflagellés	817	817	1635	1220	0	24396	30495	30495	0	4066	4066
Nanoplancton	2251808	1693360	1963577	1152926	1667060	683088	1301120	1911020	1789040	276488	252092
Total phytoplancton	669451	537849	671903	412699	18723930	3204008	6708900	4858870	3171480	162640	134178
PROPORTIONS											
% diatomées/total phytoplancton	98.17	97.26	97.45	99.51	0.98	3.68	1.06	3.56	5.13	92.50	81.82
% dinoflagellés/total phytoplancton	1.71	2.58	2.31	0.20	99.02	95.56	98.48	95.82	94.87	5.00	15.15
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	0.00	0.00	0.00	0.00	97.94	93.91	96.06	92.89	91.99	5.00	3.03
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.26	0.32	0.00	0.00
% autres dinoflagellés/total phytopla	1.71	2.58	2.31	0.20	1.09	1.65	2.42	1.67	2.56	0.00	12.12
% diatomées/total phytoplancton	98.17	97.26	97.45	99.51	0.98	3.68	1.06	3.56	5.13	92.50	81.82
% reste/total phytoplancton	0.12	0.15	0.24	0.30	0.00	0.76	0.45	0.63	0.00	2.50	3.03
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	0.00	0.00	0.00	0.00	98.90	98.27	97.54	96.94	96.96	100.00	20.00
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.31	0.34	0.00	0.00

Tableau 15 a. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1997

Date	19/06/97						
Salinité	27.1	27.6	29.8	30.9	32.4	33.6	34.3
DIATOMEES							
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	0	0	0	0			2033
<i>Chaetoceros sp.</i>	182970	345610	182970	182970			2033
<i>Nitzschia longissima</i>	20330	40660	20330	101650	81320	2033	2033
<i>Skeletonema costatum</i>	264290	0	0	0			
autres diatomées	60990	121980	81320	60990	40660	46759	26429
Total diatomées	528580	508250	284620	345610	121980	48792	32528
DINOFLAGELLES							
<i>Alexandrium minutum</i>	1463760	1382440	1240130	1972010	1118150	14231	130112
<i>Heterocapsa triquetra</i>	40660	121980	20330	0	20330		2033
<i>Scrippsiella sp.</i>	40660	81320	101650	284620	142310	2033	12198
autres dinoflagellés	772540	569240	284620	325280	121980	4066	16264
Total dinoflagellés	2317620	2154980	1646730	2581910	1402770	20330	160607
AUTRES TAXONS							
Ciliés	20330	0	0	0		2033	12198
Euglènes	0	20330	0	0		2033	12198
Cell.indéterminées et Siliciflagellés	40660	60990	0	0	40660	4066	2033
Nanoplancton	1484090	2825870	3029170	5763892	4757220	455392	935180
Total phytoplancton	2886860	2724220	1931350	2927520	1565410	73188	195168
% diatomées/total phytoplancton							
% diatomées/total phytoplancton	18.31	18.66	14.74	11.81	7.79	66.67	16.67
% dinoflagellés/total phytoplancton							
% dinoflagellés/total phytoplancton	80.28	79.10	85.26	88.19	89.61	27.78	82.29
% Alexandrium/total phytoplancton							
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	50.70	50.75	64.21	67.36	71.43	19.44	66.67
% Heterocapsa/total phytoplancton							
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	1.41	4.48	1.05	0.00	1.30	0.00	1.04
% autres dinoflagellés/total phytopla							
% autres dinoflagellés/total phytopla	28.17	23.88	20.00	20.83	16.88	8.33	14.58
% diatomées/total phytoplancton							
% diatomées/total phytoplancton	18.31	18.66	14.74	11.81	7.79	66.67	16.67
% reste/total phytoplancton							
% reste/total phytoplancton	1.41	2.24	0.00	0.00	2.60	5.56	1.04
% Alexandrium/total dinoflagellés							
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	63.16	64.15	75.31	76.38	79.71	70.00	81.01
% Heterocapsa/total dinoflagellés							
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	1.75	5.66	1.23	0.00	1.45	0.00	1.27

Tableau 15 b . Evolution des taxons dominants durant le suivi 1997

Date	18/05/98						25/05/98				
Salinité	23.5	24.0	27.5	30.1	32.2	33.3	20.1	24.0	26.2	29.6	32.6
DIATOMÉES											
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	16000	48792	40660	48792	12198	65056	85386	146376	292752	398468	967708
<i>Chaetoceros</i> sp.					16264		24396			12198	
<i>Nitzschia longissima</i>				4066		16264	8132	16264	4066	16264	20330
<i>Skeletonema costatum</i>	288000	69122		182970	109782	162640		20330			
autres diatomées	40000	158574	146376	89452	101650	40660	24396	48792	44726	77254	105716
Total diatomées	344000	276488	187036	325280	239894	284620	142310	231762	341544	504184	1093754
DINOFLAGELLES											
<i>Alexandrium minutum</i>	56000	32200	7600	2200	1600	200	111250	48950	44500	66750	8900
<i>Heterocapsa triquetra</i>	185600	8132					262550	752050	511750	213600	57850
<i>Scrippsiella</i> sp.	3200						57850	26700	17800	31150	4450
autres dinoflagellés	8000	40660	40660			4066	88900	378250	178000	137950	31150
Total dinoflagellés	252800	80992	48260	2200	1600	4266	520550	1205950	752050	449450	102350
AUTRES TAXONS											
Ciliés	68800	77254	52858	48792	16264	8132	8132	20330	32528	36594	52858
Euglènes	46400	93518	170772	211432	73188	48792	65056	24396	56924	56924	48792
Cell. indéterminées et Siliciflagellés		4066		4066							
Nanoplancton	12043957	2332365	6593294	715616	386270	134178	1057160	1317384	813200	967708	805068
Total phytoplancton	596800	361546	235296	331546	241494	288886	662860	1437712	1093594	953634	1196104
% diatomées/total phytoplancton	57.64	76.47	79.49	98.11	99.34	98.52	21.47	16.12	31.23	52.87	91.44
% dinoflagellés/total phytoplancton	42.36	22.40	20.51	0.66	0.66	1.48	78.53	83.88	68.77	47.13	8.56
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	9.38	8.91	3.23	0.66	0.66	0.07	16.78	3.40	4.07	7.00	0.74
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	31.10	2.25	0.00	0.00	0.00	0.00	39.61	52.31	46.80	22.40	4.84
% autres dinoflagellés/total phytopla	1.88	11.25	17.28	0.00	0.00	1.41	22.14	28.17	17.90	17.73	2.98
% diatomées/total phytoplancton	57.64	76.47	79.49	98.11	99.34	98.52	21.47	16.12	31.23	52.87	91.44
% reste/total phytoplancton	0.00	1.12	0.00	1.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	22.15	39.76	15.75	100.00	100.00	4.69	21.37	4.06	5.92	14.85	8.70
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	73.42	10.04	0.00	0.00	0.00	0.00	50.44	62.36	68.05	47.52	56.52

Tableau 16 a. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1998

Date	03/06/98						09/06/98		
Salinité	21.2	23.0	24.4	30.4	31.8	33.6	20.7	23.2	27.4
DIATOMÉES									
<i>Rhizosolenia delicatula</i>									
<i>Chaetoceros sp.</i>									40660
<i>Nitzschia longissima</i>				4066	4066	8132	8132	8132	8132
<i>Skeletonema costatum</i>							48792		65056
autres diatomées	20000	44726	36594	20330	105716	89452	89452	48792	121980
Total diatomées	20000	44726	36594	24396	109782	97584	146376	56924	235828
DINOFLAGELLES									
<i>Alexandrium minutum</i>	192000	536712	479788	182970	4066	4066	8132	8132	8132
<i>Heterocapsa triquetra</i>	344000	670890	1142546	406600	276488	219564	2886860	1154744	1878492
<i>Scrippsiella sp.</i>	20000	24396	36594	44726	24396	12198	32528	8132	40660
autres dinoflagellés	100000	178904	121980	20330	24396	12198	65056	53924	56924
Total dinoflagellés	656000	1410902	1780908	654626	329346	248026	2992576	1224932	1984208
AUTRES TAXONS									
Ciliés	24000	28462	28462	16264	16264	16264	8132	16264	
Euglènes	68000				36594				
Cell. indéterminées et Siliciflagellés			4066					8132	
Nanoplancton	487920	640000	668000	459458	207366	174838	148000	196000	232000
Total phytoplancton	676000	1455628	1821568	679022	439128	345610	3138952	1289988	2220036
PROCENTAGES									
% diatomées/total phytoplancton	2.96	3.07	2.01	3.59	25.00	28.24	4.66	4.41	10.62
% dinoflagellés/total phytoplancton	97.04	96.93	97.77	96.41	75.00	71.76	95.34	94.96	89.38
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	28.40	36.87	26.34	26.95	0.93	1.18	0.26	0.63	0.37
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	50.89	46.09	62.72	59.88	62.96	63.53	91.97	89.52	84.62
% autres dinoflagellés/total phytopla	17.75	13.97	8.71	9.58	11.11	7.06	3.11	4.81	4.40
% diatomées/total phytoplancton	2.96	3.07	2.01	3.59	25.00	28.24	4.66	4.41	10.62
% reste/total phytoplancton	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.63	0.00
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	29.27	38.04	26.94	27.95	1.23	1.64	0.27	0.66	0.41
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	52.44	47.55	64.16	62.11	83.95	88.52	96.47	94.27	94.67

Tableau 16 b. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1998

Date	17/06/98						
Salinité	21.4	22.3	23.4	28.0	29.8	31.9	33.9
DIATOMÉES							
<i>Rhizosolenia delicatula</i>							
<i>Chaetoceros</i> sp.	211432	195168	268356	130112	85386	170772	16264
<i>Nitzschia longissima</i>	48792	24396	56924	24396	20330	8132	
<i>Skeletonema costatum</i>	463524	479788	593636	496052	341544	211432	113848
autres diatomées	642428	666824	170772	496052	296818	191102	126046
Total diatomées	1366176	1366176	1089688	1146612	744078	581438	256158
DINOFLAGELLES							
<i>Alexandrium minutum</i>		16264	16264	8132	8132	4066	
<i>Heterocapsa triquetra</i>	463524	422864	284620	398468	170772	105716	56924
<i>Scrippsiella</i> sp.		16264	24396	73188	105716	20330	
autres dinoflagellés	105716	56924	146376	130112	126046	52858	
Total dinoflagellés	569240	512316	471656	609900	410666	182970	56924
AUTRES TAXONS							
Ciliés	40660	178904	105716	138244	117914	85386	60990
Euglènes		8132	8132	24396	28462	48792	20330
Cell. indéterminées et Siliciflagellés	40660			40660	24396		8132
Nanoplancton	796936	1610136	788804	731880	845728	1211668	520448
Total phytoplancton	1976076	1878492	1561344	1797172	1179140	764408	321214
% diatomées/total phytoplancton	69.14	72.73	69.79	63.80	63.10	76.06	79.75
% dinoflagellés/total phytoplancton	28.81	27.27	30.21	33.94	34.83	23.94	17.72
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	0.00	0.87	1.04	0.45	0.69	0.53	0.00
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	23.46	22.51	18.23	22.17	14.48	13.83	17.72
% autres dinoflagellés/total phytopla	5.35	3.90	10.94	11.31	19.66	9.57	0.00
% diatomées/total phytoplancton	69.14	72.73	69.79	63.80	63.10	76.06	79.75
% reste/total phytoplancton	2.06	0.00	0.00	2.26	2.07	0.00	2.53
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	0.00	3.17	3.45	1.33	1.98	2.22	0.00
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	81.43	82.54	60.34	65.33	41.58	57.78	100.00

Tableau 16 c. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1998

Date	10/05/99								09/06/99					
	Salinité	17.6	18.7	22.8	23.3	25.06	28.3	31.07	34.9	22.4	24.6	27.3	33.2	33.7
DIATOMÉES														
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	13358	8902	13465	50761	34731	34895	42729	27818	20000	52000	20000	47000	14500	
<i>Chaetoceros sp.</i>	10686	0	1224	0	0	0	0	0	12000	48000	2500	4500		
<i>Nitzschia longissima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	16000	12000	8000	2500	1000	
<i>Skeletonema costatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	16000	0	36000	2000		
autres diatomées	2671	11125	2448	32059	9350	9258	8011	5563	12000	44000	20000	9000	8500	
Total diatomées	26715	20027	17137	82820	44081	44153	50740	33381	48000	136000	96000	97000	30500	
DINOFLAGELLES														
<i>Alexandrium minutum</i>	2671	0	0	0	0	0	0	0	40660	40660	32000	0	0	
<i>Heterocapsa triquetra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4025340	3944020	500000	14000	2000	
<i>Scnppsiella sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4000	3500	0	
autres dinoflagellés	0	2225	4896	5343	0	0	1780	0	40660	40660	40000	4500	500	
Total dinoflagellés	2671	2225	4896	5343	0	0	1780	0	4106660	4025340	576000	22000	2500	
AUTRES TAXONS														
Ciliés	2671	2225	0	11158	2671	1424	5341	0	28000	16000	32000	2500	3000	
Euglènes	0	0	0	0	1335	1424	890	4451	80000	100000	148000	1500	1000	
Cell.indéterminées et Siliciflagellés	8015	6675	1224	0	4007	1424	2670	0	20000	0	64000	4000	1000	
Nanoplancton			7295000		9441000	16737000	10729000	6437000	2493070	6605304	2236300	1491755	111815	
Total phytoplancton	37401	28927	23257	88163	48088	45577	55190	33381	4174660	4161340	736000	123000	34000	
% diatomées/total phytoplancton														
% diatomées/total phytoplancton	71.43	69.23	73.69	93.94	91.67	96.88	91.94	100.00	1.15	3.27	13.04	78.86	89.71	
% dinoflagellés/total phytoplancton														
% dinoflagellés/total phytoplancton	7.14	7.69	21.05	6.06	0.00	0.00	3.23	0.00	98.37	96.73	78.26	17.89	7.35	
% Alexandrium/total phytoplancton														
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	7.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.97	0.98	4.35	0.00	0.00	
% Heterocapsa/total phytoplancton														
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	96.42	94.78	67.93	11.38	5.88	
% autres dinoflagellés/total phytoplancton														
% autres dinoflagellés/total phytoplancton	0.00	7.69	21.05	6.06	0.00	0.00	3.23	0.00	0.97	0.98	5.98	6.50	1.47	
% diatomées/total phytoplancton														
% diatomées/total phytoplancton	71.43	69.23	73.69	93.94	91.67	96.88	91.94	100.00	1.15	3.27	13.04	78.86	89.71	
% reste/total phytoplancton														
% reste/total phytoplancton	21.43	23.08	5.26	0.00	8.33	3.12	4.84	0.00	0.48	0.00	8.70	3.25	2.94	
% Alexandrium/total dinoflagellés														
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	100.00	0.00	0.00	0.00			0.00		0.99	1.01	5.56	0.00	0.00	
% Heterocapsa/total dinoflagellés														
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	0.00	0.00	0.00	0.00			0.00		98.02	97.98	86.81	63.64	80.00	

Tableau 17 a. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1999

Date	14/06/99			18/06/99					22/06/99					
	21	26	27.1	6.1	7.8	26.1	30.6	33.6	22.5	24.1	25.7	27.4	29.9	33.1
DIATOMÉES														
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	64000	24000	100000	0	20000	172000	0	66765	975840	945345	579405	1351945	662758	695286
<i>Chaetoceros sp.</i>	6000		12000	333825	376000	1184000	400590	311570	13987040	15166180	11425460	10185330	7782324	3163348
<i>Nitzschia longissima</i>	20000	16000	4000	111275	168000	464000	0	0	10043020	5448440	4757220	1707720	199234	28462
<i>Skeletonema costatum</i>	124000	28000	24000	178040	480000	888000	0	0				81320	85386	158574
autres diatomées	72000	20000	4000	7566700	448000	3288140	1068240	77893	325280	182970	325280	365940	231762	252092
Total diatomées	286000	88000	144000	8189840	1492000	5996140	1468830	456227.5	25331180	21742935	17087365	13692255	8961464	4297762
DINOFLAGELLES														
<i>Alexandrium minutum</i>	96000	44000	8000	6000	0	214000	22255	24000	6342960	2205805	213465	874190	239894	4066
<i>Heterocapsa triquetra</i>	14000	20000	32000	2000	2000	0	44510	0	1138480	274455	111815	40660	16264	40660
<i>Scrippsiella sp.</i>	10000	4000	10000	2000	0	98000	0	11127	365940	233795	132145	91485	77254	12198
autres dinoflagellés	23000	20000	4000	110000	8000	36000	22255	22255	1138480	243960	91485	91485	48792	20330
Total dinoflagellés	143000	88000	54000	120000	10000	348000	89020	57382	8985860	2958015	548910	1097820	382204	77254
AUTRES TAXONS														
Ciliés	74000	54000	72000	0	0	52000	22255	66765	162640	40660	40660	30495	12198	16264
Euglènes	72000	8000	12000	0	0	40000	0	0	40660	10165	0	0	0	0
Cell. indéterminées et Siliciflagellés	16000	4000	8000	44510	8000	2000	22255	55638	448940	60990	888765	664375	224722	4066
Nanoplancton	1226100	1185230	899140		326960	3130820			19045420	14100150	11443600	9277490	9906888	4626484
Total phytoplancton	445000	180000	206000	8354350	1510000	6346140	1580105	569247	34765980	24761940	18525040	15454450	9568390	4379082
% diatomées/total phytoplancton	64.27	48.89	69.90	98.03	98.81	94.48	92.96	80.15	72.86	87.81	92.24	88.60	93.66	98.14
% dinoflagellés/total phytoplancton	32.13	48.89	26.21	1.44	0.66	5.48	5.63	10.08	25.85	11.95	2.96	7.10	3.99	1.76
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	21.57	24.44	3.88	0.07	0.00	3.37	1.41	4.22	18.24	8.91	1.15	5.66	2.31	0.09
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	3.15	11.11	15.53	0.02	0.13	0.00	2.82	0.00	3.27	1.11	0.60	0.26	0.17	0.93
% autres dinoflagellés/total phytopla	7.42	13.33	6.80	1.34	0.53	2.11	1.41	5.86	4.33	1.93	1.21	1.18	1.32	0.74
% diatomées/total phytoplancton	64.27	48.89	69.90	98.03	98.81	94.48	92.96	80.15	72.86	87.81	92.24	88.60	93.66	98.14
% reste/total phytoplancton	3.60	2.22	3.88	0.53	0.53	0.03	1.41	9.77	1.29	0.25	4.80	4.30	2.35	0.09
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	67.13	50.00	14.81	5.00	0.00	61.49	25.00	41.82	70.59	74.57	38.89	79.63	62.77	5.26
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	9.79	22.73	59.26	1.67	20.00	0.00	50.00	0.00	12.67	9.28	20.37	3.70	4.26	52.63

Tableau 17 b. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1999

Date	24/06/99					30/06/99					
Salinité	24.4	25.9	27.7	33.2	34.8	18.3		25.6		29.1	
						surface	fond	surface	fond	surface	fond
DIATOMÉES											
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	813200	487920	467590	174838	93518	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetoceros sp.</i>	21143200	23582800	22302010	3691928	853860	203300	15248	213465	113848	264290	113848
<i>Nitzschia longissima</i>	8904540	10165000	4106660	288686	4066	0	0	0	0	0	0
<i>Skeletonema costatum</i>							71155	177888	0	55908	24396
autres diatomées	406600	162640	508250	158574	69122	52858	391353	726798	126046	437096	81320
Total diatomées	31267540	34398360	27384510	4314026	1020566	256158	477756	1118151	239894	757294	219564
DINOFLAGELLES											
<i>Alexandrium minutum</i>	5733060	13743080	4452270	219564	12198	126046	55908	259208	113848	121980	101650
<i>Heterocapsa triquetra</i>	813200	81320	40660	16264	0	48792	10165	5083	28462	0	36594
<i>Scnppsiella sp.</i>	0	81320	101650	24396	0	0	0	152475	0	60990	0
autres dinoflagellés	406600	0	284620	4066	4066	300884	111816	447261	166706	259209	162640
Total dinoflagellés	6952860	13905720	4879200	264290	16264	475722	177889	864027	309016	442179	300884
AUTRES TAXONS											
Ciliés	40660	81320	121980	4066	20330	48792	25413	30495	20330	35578	56924
Euglènes	81320	243960	345610	24396	4066	20330	0	20330	28462	20330	52858
Cell.indéterminées et Siliciflagellés	203300	0	0	0	0	60990	121980	127063	69122	55908	60990
Nanoplancton	19699340	12833180	4140470	3217056	1154744	13570898	36779536	57796414	4617071	22861948	6739434
Total phytoplancton	38423700	48304080	32263710	4578316	1036830	792870	777625	2109241	618032	1255381	581438
% diatomées/total phytoplancton	81.38	71.21	84.88	94.23	98.43	32.31	61.44	53.01	38.82	60.32	37.76
% dinoflagellés/total phytoplancton	18.10	28.79	15.12	5.77	1.57	60.00	22.88	40.96	50.00	35.22	51.75
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	14.92	28.45	13.80	4.80	1.18	15.90	7.19	12.29	18.42	9.72	17.48
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	2.12	0.17	0.13	0.36	0.00	6.15	1.31	0.24	4.61	0.00	6.29
% autres dinoflagellés/total phytopla	1.06	0.17	1.20	0.62	0.39	37.95	14.38	28.43	26.97	25.51	27.97
% diatomées/total phytoplancton	81.38	71.21	84.88	94.23	98.43	32.31	61.44	53.01	38.82	60.32	37.76
% reste/total phytoplancton	0.53	0.00	0.00	0.00	0.00	7.69	15.69	6.02	11.18	4.45	10.49
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	82.46	98.83	91.25	83.08	75.00	26.50	31.43	30.00	36.84	27.59	33.78
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	11.70	0.58	0.83	6.15	0.00	10.26	5.71	0.59	9.21	0.00	12.16

Tableau 17 c. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1999

Date	30/06/99				05/07/99							
Salinité	31.7		33.2		11.2		24.5	27.3	30.5	35.1		
	surface	fond	surface	fond	surface	fond	surface	surface	surface	fond	surface	fond
DIATOMÉES												
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	20330	22255	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetoceros sp.</i>	1504420	66765	12198	28462	71155	498085	355775	426930	483850	296818	78800	38000
<i>Nitzschia longissima</i>	2439600	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Skeletonema costatum</i>	691220	0	32528	0	111815	86403	218548	76238	0	56924	0	10000
autres diatomées	853860	0	121980	40660	269373	203298	223630	396436	227688	109782	39200	42400
Total diatomées	5509430	89020	166706	69122	452343	787786	797953	899604	711538	463524	118000	90400
DINOFLAGELLES												
<i>Alexandrium minutum</i>	975840	333825	52858	36594	0	0	10165	5083	4066	0	400	400
<i>Heterocapsa triquetra</i>	0	44510	0	12198	0	15248	35578	30495	4066	8132	0	400
<i>Scippsiella sp.</i>	203330	0	8132	12198	10165	96568	86403	142310	142310		2000	3600
autres dinoflagellés	1606070	200295	4066	20330	5083	40661	116898	116898	56924	44726	7200	10800
Total dinoflagellés	2785240	578630	65056	81320	15248	152477	249044	294786	207366	52858	9600	15200
AUTRES TAXONS												
Ciliés	203300	20330	44726	32528	20330	20330	71155	91485	150440	20330	18000	32800
Euglènes	121980	0	4066	24396	5083	15248	5083	5083	48792	8132	22000	11200
Cell. indéterminées et Siliciflagellés	20330	22255	12198	4066	20330	10165	40660	0	8132	0	800	800
Nanoplancton	8583360	3862512	8767040	2144704	130304642	37518660	232987102	148619350	39194330		2984444	1821568
Total phytoplancton	8315000	689905	243960	154508	487921	950428	1087657	1194390	927036	516382	128400	106400
% diatomées/total phytoplancton	66.26	12.90	68.33	44.74	92.71	82.89	73.36	75.32	76.75	89.76	91.90	84.96
% dinoflagellés/total phytoplancton	33.50	83.87	26.67	52.63	3.13	16.04	22.90	24.68	22.37	10.24	7.48	14.29
% <i>Alexandrium</i> /total phytoplancton	11.74	48.39	21.67	23.68	0.00	0.00	0.93	0.43	0.44	0.00	0.31	0.38
% <i>Heterocapsa</i> /total phytoplancton	0.00	6.45	0.00	7.89	0.00	1.60	3.27	2.55	0.44	1.57	0.00	0.38
% autres dinoflagellés/total phytopla	21.76	29.03	5.00	21.05	3.13	14.44	18.69	21.70	21.49	8.66	7.17	13.53
% diatomées/total phytoplancton	66.26	12.90	68.33	44.74	92.71	82.89	73.36	75.32	76.75	89.76	91.90	84.96
% reste/total phytoplancton	0.24	3.23	5.00	2.63	4.17	1.07	3.74	0.00	0.88	0.00	0.62	0.75
% <i>Alexandrium</i> /total dinoflagellés	35.04	57.69	81.25	45.00	0.00	0.00	4.08	1.72	1.96	0.00	4.17	2.63
% <i>Heterocapsa</i> /total dinoflagellés	0.00	7.69	0.00	15.00	0.00	10.00	14.29	10.34	1.96	15.38	0.00	2.63

Tableau 17 d. Evolution des taxons dominants durant le suivi 1999

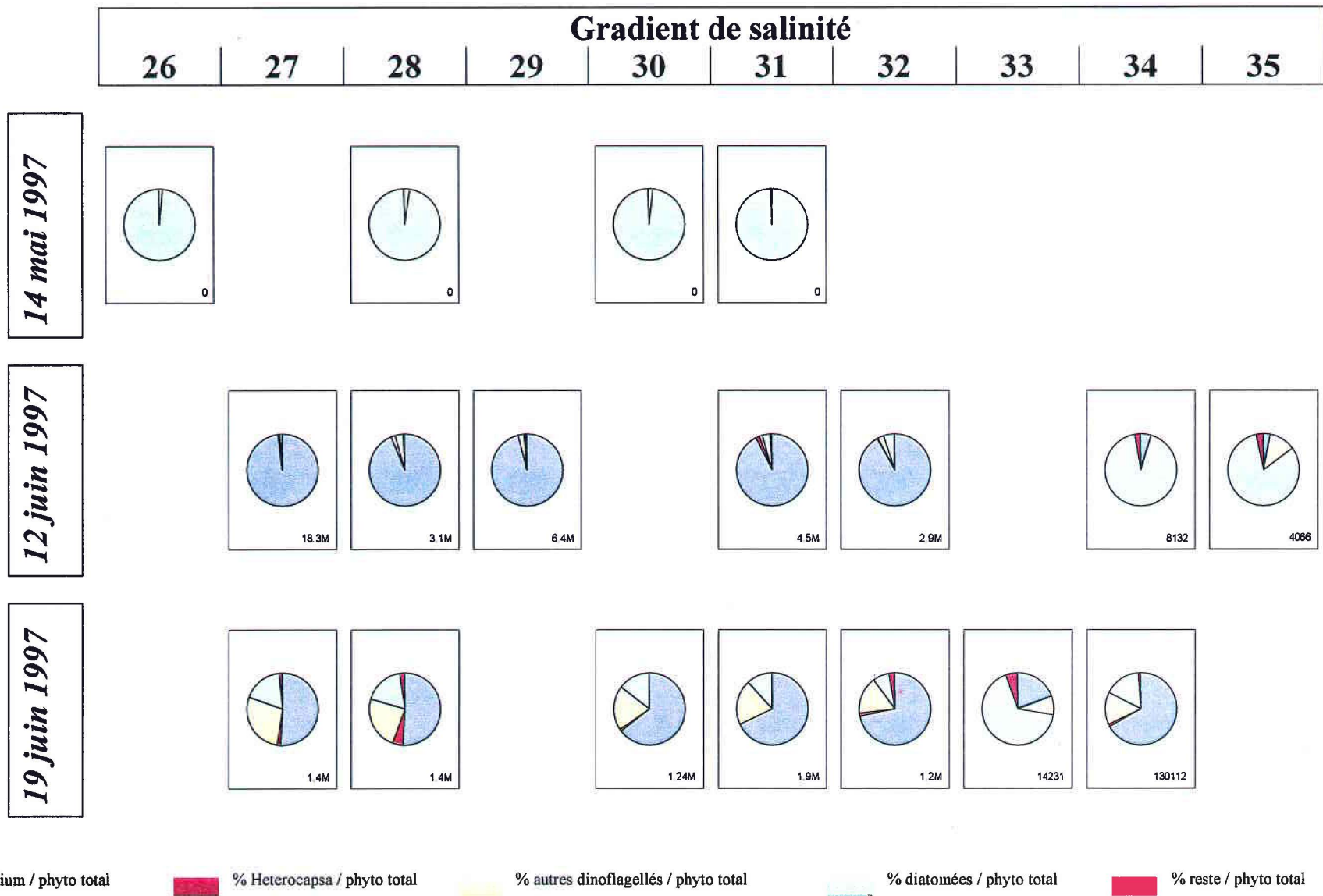


Figure 49 Dominance des principales espèces phytoplanctoniques et concentrations en *A.minutum* (cell/L) en fonction du gradient de salinité –Situation en 1997

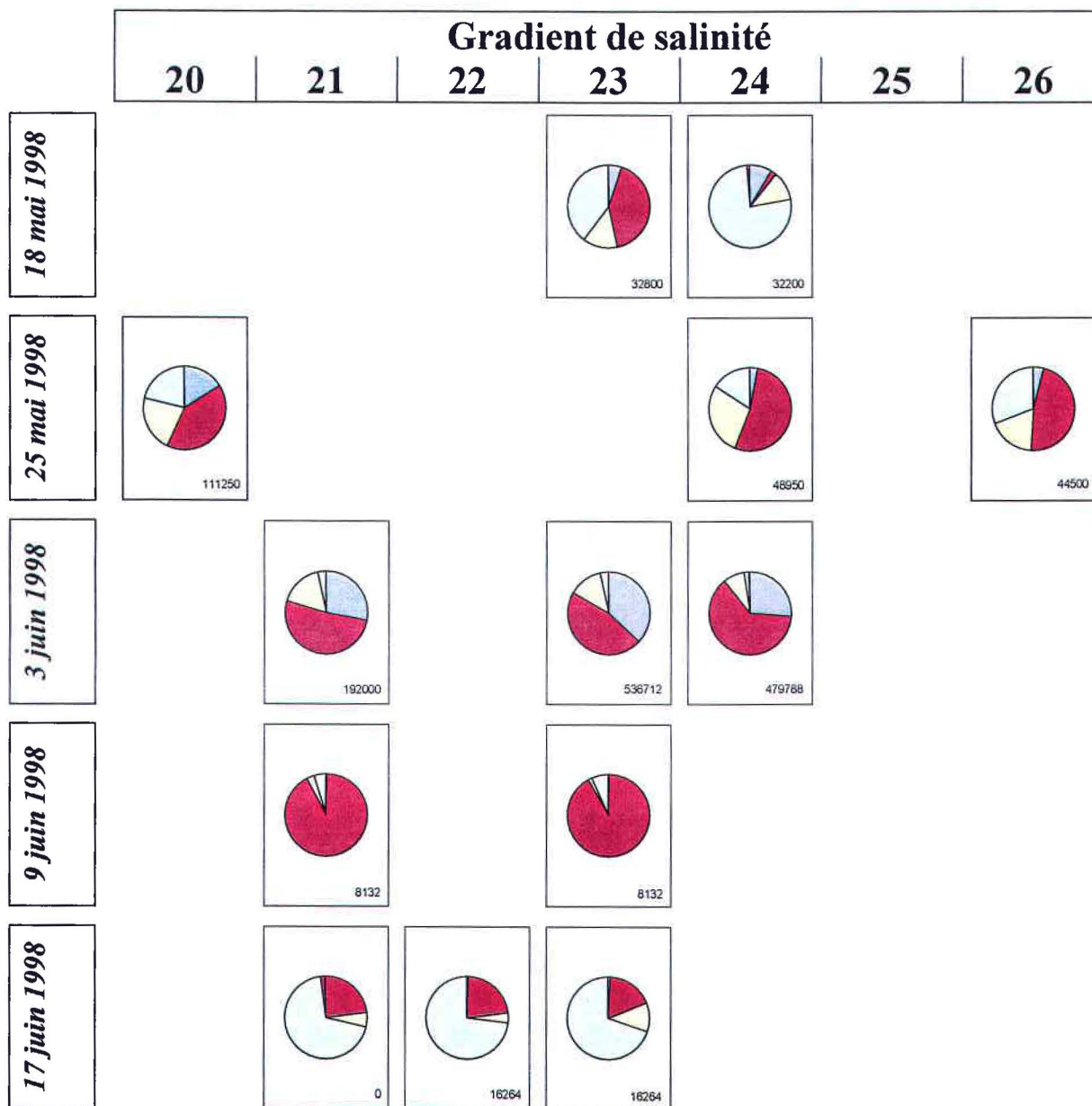


Figure 50 a
 Dominance des principales espèces phytoplanctoniques et concentrations en *A.minutum* (cell/L) en fonction du gradient de salinité – Situation en 1998

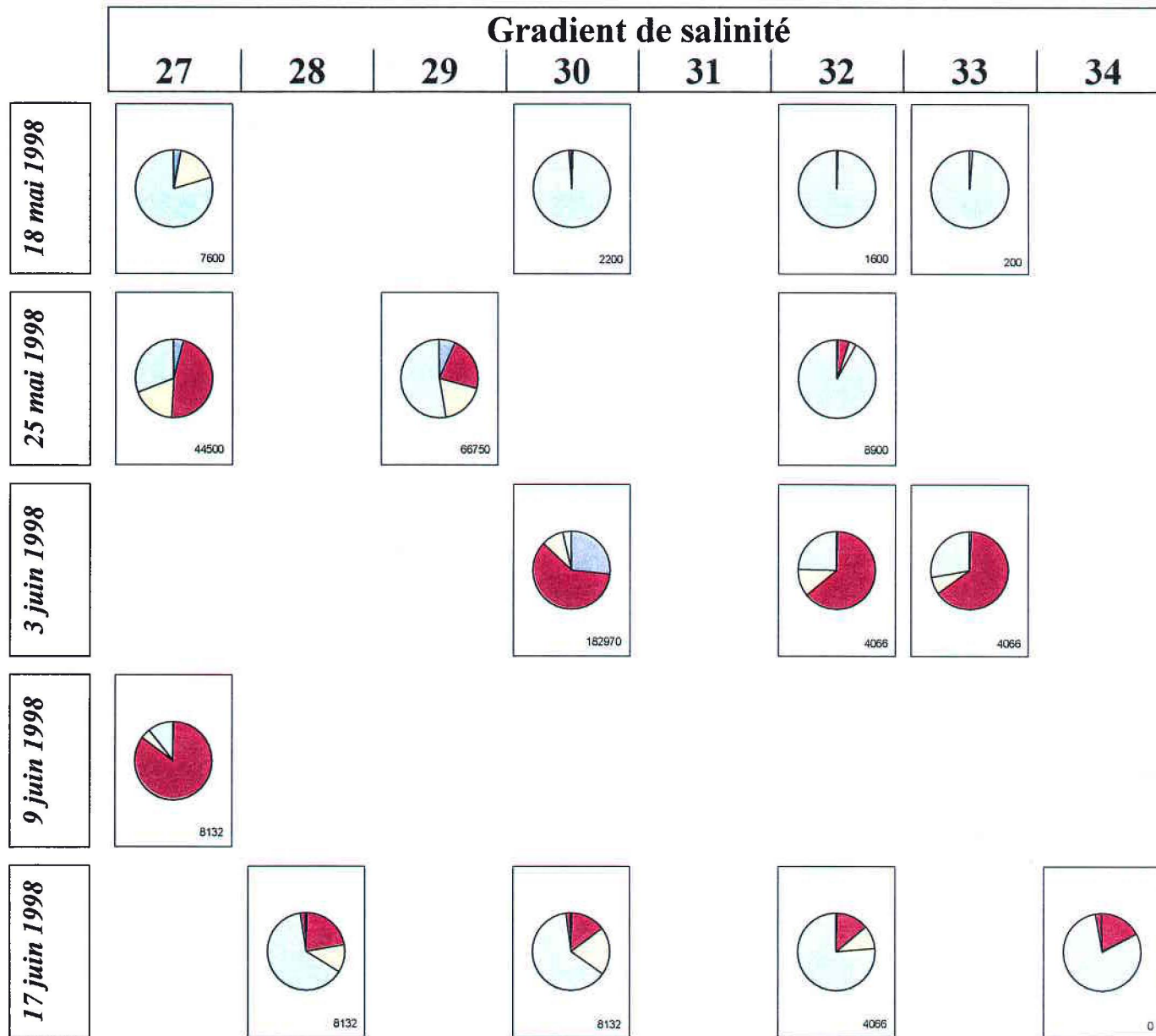


Figure 50 b
 Dominance des principales espèces phytoplanctoniques et concentrations en *A. minutum* (cell/L) en fonction du gradient de salinité – Situation en 1998

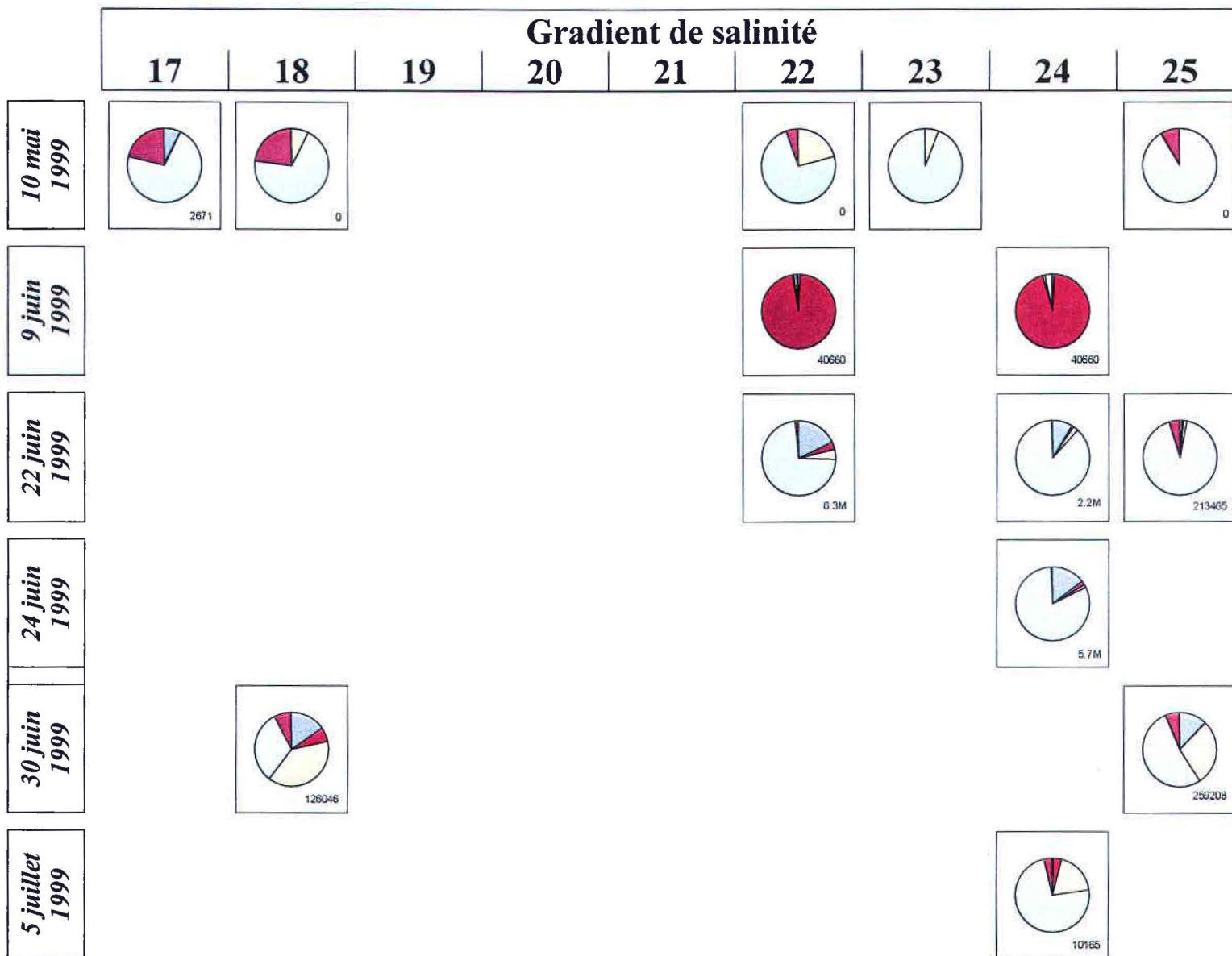


Figure 51 a
 Dominance des principales espèces phytoplanctoniques et concentrations en *A. minutum* (cell/L) en fonction du gradient de salinité – Situation en 1999

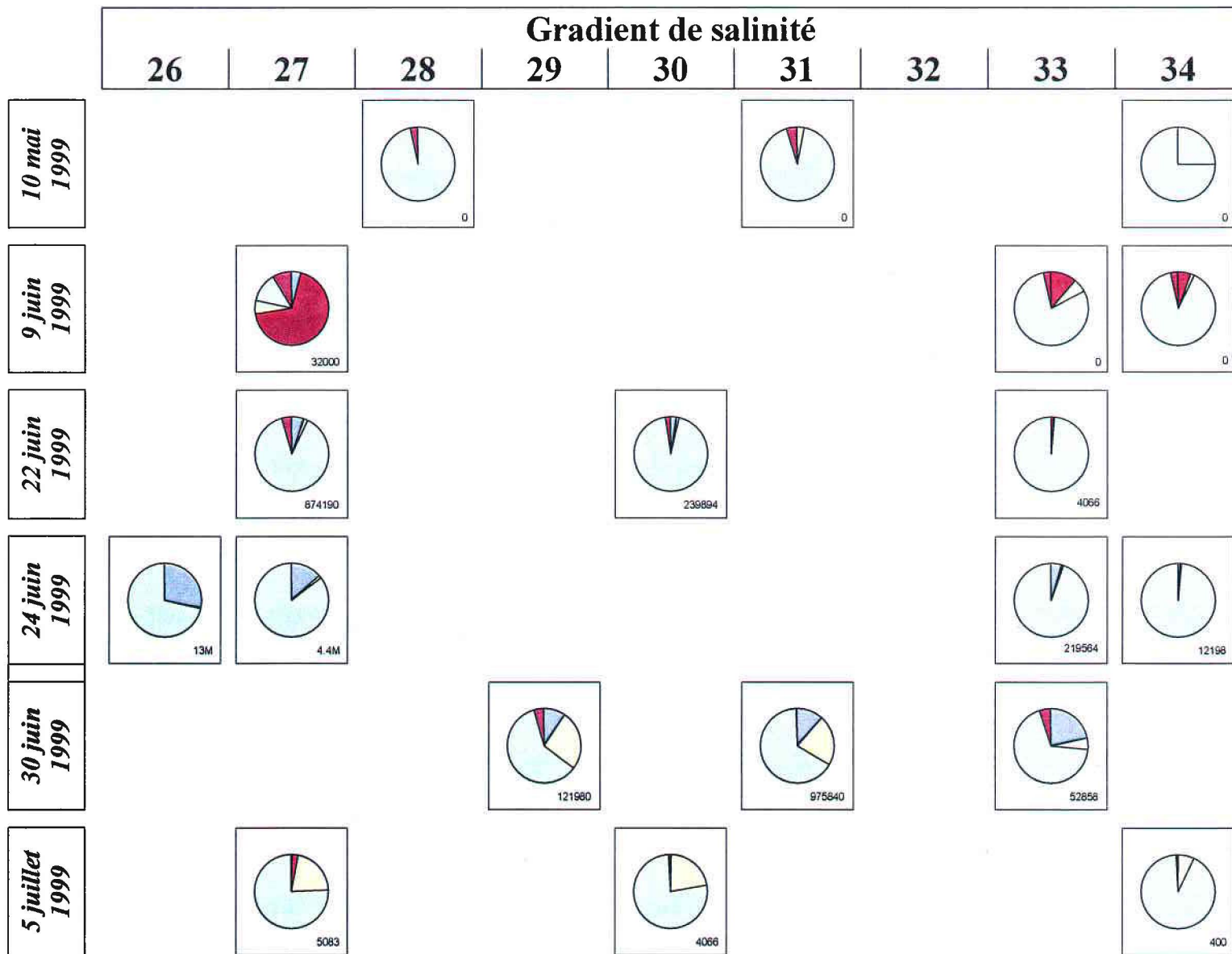


Figure 51 b
 Dominance des principales espèces phytoplanctoniques et concentrations en *A.minutum* (cell/L) en fonction du gradient de salinité – Situation en 1999

Le 10 mai, la population était représentée à plus de 90% par des diatomées printanières du genre *Rhizosolenia*. Un seul prélèvement dans une eau de salinité 17.6 a montré la présence d'*Alexandrium minutum* à une concentration d'environ 2700 cellules au litre, ce qui représentait une dominance d'environ 7% de la population totale.

Le 9 juin, dans les masses d'eaux à faible salinité, entre 22.4 et 27.3, l'espèce *Heterocapsa triquetra* (jusqu'à 4 millions de cellules/l) a représenté jusqu'à 96 % de la population, tandis que la présence d'*Alexandrium minutum* s'échelonnait entre 0.9 et 4 % pour 30000 à 40000 cellules par litre.

Au vue de la prolifération importante de l'espèce *Heterocapsa triquetra* et de son historique l'année précédente, pendant laquelle la multiplication végétative avait supplanté le développement en *Alexandrium minutum*, on pouvait s'attendre à une année dépourvue en *Alexandrium*, ce qui n'a pas été le cas puisque le déclin en *Heterocapsa* a eu lieu 5 jours plus tard, le 14 juin, pour ne plus représenter que 4% de la population totale le 18 juin. Durant ce déclin l'espèce toxique a proliféré pour atteindre plus de 214000 cellules/l dans des eaux de salinité 26.1. Toutefois la croissance d'*Alexandrium minutum* n'a pas été suffisante pour supplanter la prolifération des autres algues telles les diatomées dont la dominance atteignait plus de 94% pour 6.3 millions de cellules par litre.

Ce n'est qu'à partir du 22 juin que la croissance en *Alexandrium minutum* a atteint les 6.3 millions de cellules au litre.

C'est particulièrement dans les eaux à faible salinité, entre 22.5 et 24.1 que les concentrations en *Alexandrium minutum* étaient les plus élevées (entre 2 et 6 millions). Néanmoins ces valeurs ne représentaient que 9 à 18 % de la population totale, toujours composée de diatomées comme *Chaetoceros* spp et *Nitzschia longissima*.

Le 24 juin, une eau colorée à été localisée en amont, dans des eaux de salinité comprise entre 24.4 et 27.7. Le microplancton, encore abondant en diatomées, jusqu'à 48 millions de cellules au litre, révélait également la présence d'*Alexandrium minutum* en concentration importante pouvant atteindre plus de 13 millions de cellules au litre dans des eaux à 25.9 de salinité.

Toutefois le "bloom" était hétérogène et les cellules d'*Alexandrium minutum* n'ont jamais représenté plus de 28.4 % du microplancton. Localisée dans les eaux à faible salinité , l'espèce ne représentait plus que 4.8 et 1.2 % de la population dans les eaux halines où les concentrations ne dépassaient pas 220000 cellules par litre.

Durant cette campagne les cellules nanoplanctoniques étaient abondantes et leurs concentrations atteignaient plus de 48 millions de cellules au litre, contribuant par ce fait à la biomasse algale totale.

Le 30 juin, la population en *Alexandrium minutum* décroît et c'est dans les eaux les plus halines, comprises entre 31.7 et 33.4 de salinité et en surface, qu'on dénombre 975840 cellules d'*Alexandrium minutum* au litre, ce qui représentait 11.7 % de la population totale. Les eaux profondes étaient par contre plus concentrées en *Alexandrium* et les dominances pouvaient atteindre 48.3 % à 31.7 de salinité.

La dernière campagne réalisée le 5 juillet pour cerner la fin du " bloom " est spécialement riche en nanoplancton, jusqu'à 232 millions de cellules au litre à la salinité 24.5 en surface. C'est également à cette salinité que la l'espèce toxique dont la croissance est en déclin atteint sa concentration maximale, de l'ordre de 10000 cellules au litre, ce qui représente moins de 1% de la population microplanctonique totale.

4 - Discussion :

Les proliférations d'*Alexandrium minutum* dans les eaux côtières de la Bretagne se sont, jusqu'ici, seulement produites dans de petites baies ou estuaires peu profonds. Les cellules végétatives initiales qui forment l'inoculum pour un bloom peuvent être présentes dans la colonne d'eau par les mouvements d'advection transversaux de l'eau, ou peuvent provenir du désenkystement *in situ* des hypnozygotes benthiques (Taylor, 1987). Ainsi plusieurs études menées sur les blooms de dinoflagellés impliquent l'existence de "lits" de kystes à proximité de l'emplacement des blooms comme source de l'inoculum de l'efflorescence (Anderson & Wall, 1978; Anderson & Morel, 1979; Anderson *et al.*, 1983; Lewis *et al.*, 1985).

Après une période obligatoire de latence, de temps variable, la température de l'eau est habituellement considérée comme le facteur de régulation de la germination des kystes de dinoflagellés (Pfister, 1977; Anderson & Wall, 1978; Anderson & Morel, 1979; Anderson, 1980; Fukuyo *et al.*, 1982; Endo & Nagata, 1984; Binder & Anderson, 1990; Ishikawa and Taniguchi, 1996). Il a été également présumé qu'une horloge interne existait chez certains dinoflagellés, dont le mécanisme était capable d'ignorer des caractères indicateurs exogènes de désenkystement (Anderson & Keafer, 1987).

En Australie, Cannon (1993) a montré que les conditions minimales pour la germination des kystes d'*Alexandrium minutum* étaient de 16°C, pour des salinités comprises entre 14 et 21, sous des intensités de lumière entre 14 et 25 $\mu\text{E.m}^2.\text{s}^{-1}$, alors que les concentrations nutritives n'affectaient pas de manière significative la germination.

En Bretagne, les kystes d'*A. minutum* maintenus pendant plus de 6 mois à 4°C dans l'obscurité présentaient également ce même seuil de température lors d'expériences de germination (Erard-Le Denn, 1997).

Les différentes recherches menées sur la germination des kystes suggèrent que la proportion de la population de kystes qui germe tous les ans est relativement faible. En effet lors d'études réalisées dans un loch en Ecosse, on a estimé que la germination de moins de 1% de kystes disponibles pouvait être suffisante comme inoculum pour produire une eau colorée à *Gonyaulax polyedra* (Lewis, 1988). Des observations similaires ont également été observées au Japon (Ishikawa & Taniguchi, 1996) pour *Scrippsiella* spp, dont 0.8% de kystes viables initiait une efflorescence. Des inocula peu élevés pour l'espèce *Alexandrium tamarense*, inférieurs à 500 kystes par cm^{-2} ont également été calculés par Wyatt & Jenkinson (1997) d'après les données d'Anderson *et al.*, 1987).

En Penzé, l'inoculum en kystes (viables et non viables) qui peut varier de 14 kystes à plus de 150 par g ou 250 par cm^2 semble suffisant pour initier une efflorescence.

Les "lits" de kystes peuvent cependant intégrer des fluctuations pluriannuelles dans le succès de la phase végétative (Dale, 1976). Des calculs suggèrent que beaucoup de kystes ne germent pas chaque année, même lorsqu'il y a un bloom (Anderson *et al.*, 1987). Ainsi si le recrutement de kyste est faible pour une année donnée, un réservoir résiduel de kystes est ainsi disponible pour le déclenchement potentiel de bloom pour l'année suivante.

Wyatt & Jenkinson (1997) suggèrent que dans des circonstances normales, les "lits" de kystes aient besoin de plusieurs années pour s'accumuler, ainsi en Penzé, la propagation relativement rapide des efflorescences de cellules d'*A. minutum* est peut-être une fonction des faibles inoculums.

Les kystes de dinoflagellés germent selon leur viabilité mais peu d'information existe sur leur longévité. Des expériences menées en laboratoire ont démontré que des kystes de *Gonyaulax spinifera* avaient une durée de vie relative de 5,5 ans (Dale, 1983) par contre des kystes de dinoflagellés d'eau douce comme *Peridinium cinctum*, sont restés viables pendant 16,5 années dans le lac de Zurich (Huber & Nipkow, 1923).

En ce qui concerne les kystes d'*Alexandrium minutum* de la baie de Morlaix des revivifications ont pu être réalisées pour des kystes prélevés 7 ans plutôt (Theobald, 1993). Ces expériences montrent donc que dans la baie de Morlaix, les kystes d'*Alexandrium minutum* ont au moins une durée de vie relative de 7 ans.

Wyatt & Jenkinson (1997) ont conclu que les évaluations de viabilité des kystes d'*Alexandrium* supérieures à 10 ans étaient peu raisonnables. Par déduction, le fait que les kystes

d'*A.minutum* restent viables pendant au moins 7 années peut faciliter les fluctuations d'apparition de cette espèce dans des échelles de temps approchant des décennies.

Dans le cas présent, en Penzé, on peut penser que le faible inoculum et la longévité des kystes peuvent être le résultat de la diminution de la fréquence des blooms.

Une augmentation de la fréquence des blooms laisserait théoriquement sous-entendre une efficacité accrue en désenkystement et une réduction de la longévité des kystes. Ainsi, une augmentation de la cadence annuelle en blooms peut dans le long terme, même si cela est étonnant, être la meilleure chance de l'extinction de l'espèce dans une région.

Il apparaît que les inocula des blooms ont été initiés par un désenkystement in situ lors des marées de vives-eaux. Le développement de la population ultérieure dépendait en grande partie de la stratification de la colonne d'eau. La concentration de l'inoculum en cellules mobiles était faible, ainsi que le pourcentage des kystes de dormance hivernaux qui restent viables dans les dépôts assurant tous les ans la survie de l'espèce. La concentration active (liée au comportement) et passive (due aux courants) des populations, a engendré l'accumulation extrêmement rapide des cellules formant le bloom.

En conclusion l'importance et la longévité de vie des kystes semblent probablement assurer la survie d'*Alexandrium minutum* dans la communauté phytoplanctonique de l'estuaire de Penzé.

Dans la limite des 3 années d'études, on a pu observer que les "blooms" en *Alexandrium minutum* ne se maintenaient pas au delà d'une semaine. Bien que les concentrations en nutriments soient suffisantes au maintien de la population, le déclin est amorcé assez rapidement au cours de l'évolution du bloom. En 1997 les valeurs en nitrate étaient suffisantes pour stabiliser la population au stade végétatif, néanmoins le bloom ne s'est maintenu qu'une semaine. La carence en azote ne semble donc pas le facteur essentiel au déclin du bloom. D'autres processus interviennent comme la dispersion physique, le broutage et la gamétogénèse. Ce dernier phénomène décrit comme lié à un stress intracellulaire en azote a été étudié et défini par le rapport d'acides aminés GLN/GLU (glutamine/glutamate) par Probert en 1997 (Probert, 1999). Cet auteur a montré qu'un taux Gln/Glu faible, inférieur à 1 est indicateur d'un stress intracellulaire, reflet de l'utilisation de l'azote pour la période de dormance.

De plus ce stress a également été mesuré par le rapport C/N qui correspond au métabolisme du carbone pour la synthèse des protéines, il était supérieur à 7 lors de la gamétogénèse du bloom de 1997.

Des mesures en phosphate ont également montré que dans le milieu naturel l'induction de la sexualité n'est pas directement liée à la concentration en P, puisque durant la fusion des gamètes la concentration intracellulaire en P est supérieure de 16 à 60% au seuil de subsistance (17pg/cell) défini en condition in situ.

D'autres phénomènes interviennent dans le déclin du bloom à *Alexandrium minutum*, mais il est peu probable que le grazing et l'advection contribuent majoritairement au déclin rapide de celui-ci. Le parasitisme précédemment inconnu pour cette espèce pourrait également en être une cause, mais il semble que ce phénomène ne soit pas le seul facteur responsable. L'induction de la reproduction sexuée et l'enkystement ultérieur sont certainement les facteurs dominants causant la fin du bloom.

V - FLUX D'AZOTE ASSOCIÉS A UNE EFFLORESCENCE D'*A. MINUTUM* DANS L'ESTUAIRE DE LA RIVIÈRE PENZÉ :

Les données relatives à l'importance des sels nutritifs comme facteur contrôlant la prolifération de dinoflagellés demeurent encore très succinctes. L'effet de fortes teneurs en sels nutritifs est cependant de plus en plus fréquemment pressentie pour expliquer l'intensité des efflorescences dans les estuaires et les baies soumis à des apports anthropiques accentués (voir Richardson 1997). La charge élevée en sels nutritifs liée au déversement des eaux de drainage, serait par exemple responsable de la prolifération massive d'*A. minutum* à des densités de plus de $24 \cdot 10^6$ cell. L⁻¹ dans le port d'Alexandrie en octobre 1994 (Labib et Halim, 1995). Les fortes densités de *Gonyaulax tamarens* (10^4 à 10^5 cell L⁻¹) reportées dans l'étang salé de Presch (Anderson *et al.*, 1983) résulteraient aussi de la l'existence de concentrations relativement élevées en sels nutritifs, particulièrement en azote (NID = $16 \mu\text{mol L}^{-1}$). Alors que le développement d'*A. minutum* dans la baie de Morlaix est restreint aux secteurs nettement perturbés par les apports anthropiques, l'hypothèse d'une modification des facteurs nutritionnels favorisant la floraison de ce dinoflagellé, doit donc être examinée en premier lieu.

Dans ce contexte, un suivi d'observations du stade pélagique d'*A. minutum* a été réalisé dans l'estuaire de la rivière Penzé visant :

- à cerner les besoins nutritionnels en azote de l'espèce,
- à rechercher la forme d'azote qui serait souhaitable en pratique de réduire, voire d'éliminer afin d'éradiquer le phénomène d'eau colorée observé.

L'étude a été menée en 1999. Elle a été réalisée de la fin du mois de mai au début du mois de juillet, période durant laquelle de fortes poussées d'*A. minutum* sont régulièrement relevées chaque année dans l'estuaire. Trois points ont été échantillonnés le long du gradient salé (point 1 : 33, point 2 : 30 et point 3 : 26) à la fréquence d'un prélèvement tous les trois à cinq jours. Les prélèvements ont été effectués indépendamment de ceux réalisés pour les études des conditions environnementales et des flux de phosphore principalement en raison des grands volumes nécessaires pour les expérimentations des flux d'azote. Les comptages phytoplanctoniques effectués systématiquement sur ces échantillons peuvent donner des valeurs différentes de celles reportées ci-dessus. Ce suivi d'observations a fait ressortir une apparition d'eau colorée à *A. minutum*, particulièrement intense au point 3 situé le plus en amont dans la baie. Ce point a été choisi comme site d'étude privilégié pour étudier la nutrition azotée de l'espèce.

A - Variations des teneurs en chlorophylle *a* et succession des espèces phytoplanctoniques dans l'estuaire de la rivière Penzé :

Les teneurs en chlorophylle *a* (Chl *a*) présentent de très fortes variations temporelles, avec des valeurs minimums de $0.7 \mu\text{g L}^{-1}$ à la fin du mois de mai et des valeurs maximums de $79.6 \mu\text{g L}^{-1}$ à la fin du mois de juin (Figure 52). A la fin de ce mois, l'ensemble de la zone étudiée est caractérisée par une forte biomasse chlorophyllienne, y compris dans les eaux les plus marines ($7 \mu\text{g L}^{-1}$ de chlorophylle *a* à 33 de salinité). Il apparaît très clairement que les plus fortes biomasses ($>30 \mu\text{g L}^{-1}$ de chlorophylle *a*) sont observées dans les masses d'eaux situées les plus en amont (salinités <30). A ces biomasses élevées, correspondent des sursaturations particulièrement marquées en oxygène dissous ($>150\%$), attestant d'une activité photosynthétique intense à cette époque dans l'estuaire.

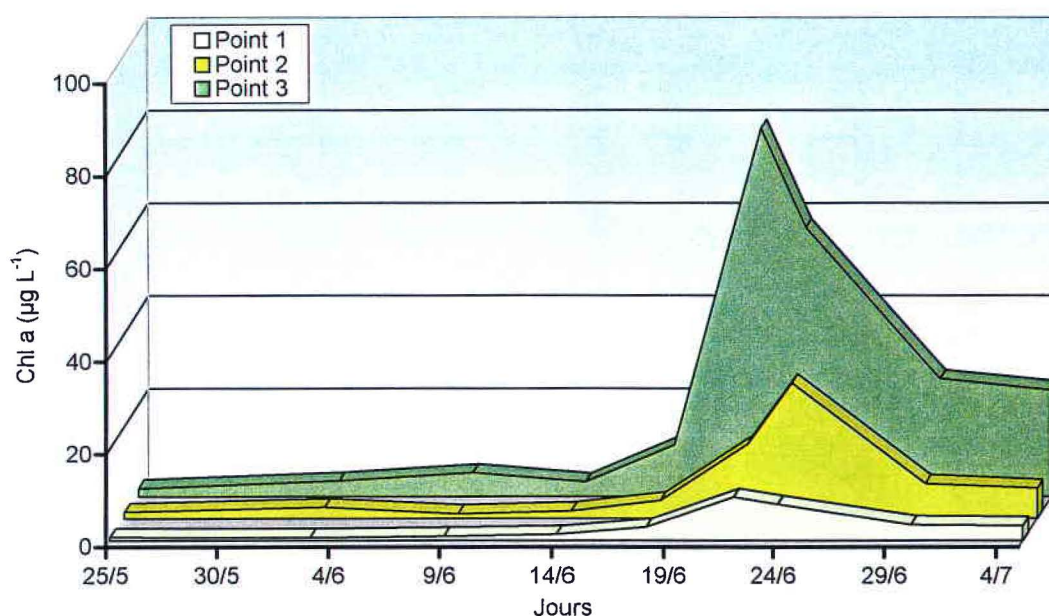


Figure 52 : Variations des teneurs en chlorophylle *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) aux points 1, 2 et 3

Aux points 1 et 2 (salinités 33 et 30), la population phytoplanctonique (Tableau 20) est dominée très largement durant tout le mois de juin par des diatomées ($> 80\%$ de la population totale), en l'occurrence par le genre *Chaetoceros* sp. (jusqu'à 11 millions de cellules par litre au point 2 le 24 juin). Les dinoflagellés, peu abondants au début du mois (entre 60 000 et 100 000 Cell L^{-1}), sont représentés par une population mixte d'*Heterocapsa triquetra* et d'*Alexandrium minutum*. Une forte poussée d'*A. minutum* est observée à la fin du mois de juin, jusqu'à 1.7 millions de cell. L^{-1} au point 2, représentant 70 % de l'ensemble des dinoflagellés.

Au point 3 (salinité 26), situé le plus en amont dans l'estuaire, la population phytoplanctonique (Tableau 20) est majoritairement constituée dès le début du mois de juin, de dinoflagellés (entre 70 et 98% de la population). Ils sont représentés essentiellement par *Heterocapsa triquetra* (98% des dinoflagellés dénombrés), accompagnées des premières cellules d'*Alexandrium minutum*. A la mi juin, les dinoflagellés demeurent majoritaires. *A. minutum* dont les densités atteignent leur maximum (>30 millions cell L^{-1} au point 3, le 22 juin), succède à *Heterocapsa triquetra* (81 000 Cell L^{-1}) comme espèce dominante des

dinoflagellés. A cette époque *A. minutum* atteint le stade d'eau colorée et représente 60% de la population phytoplanctonique totale, constituée également du dinoflagellé *Scrippsiella* sp et de diatomées. A la fin du mois de juin et au début du mois de juillet, les densités du dinoflagellé *A. minutum* sont réduites et inférieures à 120 000 Cell L⁻¹. Le peuplement phytoplanctonique est alors composé de 60 à 70% de diatomées avec une dominance en biomasse du genre *Chaetoceros*, et de l'espèce *Nitzschia longissima*

Enfin, il est à noter l'extrême abondance d'espèces non déterminées du nanoplancton (<5µm comprenant des espèces autotrophes) à l'ensemble des points, variant de 1 million de cell. L⁻¹ au début du mois de juin à 30 millions cell L⁻¹ au maximum au début du mois de juillet.

TABLEAU 20 : Densités des cellules de diatomées, de dinoflagellés et d'*A. minutum* aux points 1, 2 et 3 (juin 1999)

POINT	DATE	DIATOMEES	DINOFLAGELLES		<i>A. MINUTUM</i>
			(x 10 ³ Cell L ⁻¹)		
1	9 juin	32.5	6.5	0	
	18 juin	606	72	26	
	22 juin	3191	29	7	
	24 juin	5288	370	235.8	
	30 juin	94.8	56.8	40.6	
2	9 juin	40	46	5	
	18 juin	1321	141	55	
	22 juin	7569	295	13.2	
	24 juin	14189	2378	1728	
	30 juin	240	508	286	
3	9 juin	142	10693	40	
	18 juin	5896	8132	487	
	22 juin	19150	34902	33349	
	24 juin	31680	8214	7029	
	30 juin	1301	6708	121	

B - Absorption de l'azote inorganique par la communauté phytoplanctonique totale – Contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée du phytoplancton :

1 - Absorption du nitrate :

L'absorption du nitrate est comprise entre 15.0 à 3445.8 nmol L⁻¹ h⁻¹ sur l'ensemble de la zone étudiée entre le 25 mai et le 4 juillet (Figure 53). Un maximum d'absorption fortement marqué associé à un maximum de densité cellulaire d'*A. minutum* est observé aux trois points à la fin du mois de juin (entre le 22 et le 24 juin). A cette époque Les taux sont exceptionnellement élevés, atteignant respectivement 424.0 ; 713.0 et 3445.8 nmol L⁻¹ h⁻¹ aux points 1, 2 et 3 (salinités 33, 30 et 26). L'absorption du nitrate

diminue fortement dans l'estuaire d'amont en aval parallèlement à la diminution de la concentration en nitrate. Les taux d'absorption du nitrate relevés dans l'estuaire de la rivière Penzé sont parmi les taux les plus élevés reportés dans les eaux côtières et estuariennes. Des taux comparables ont été mesurés uniquement lors de développement similaires de dinoflagellés et en période estivale dans les estuaires de la rivière Carmans (Carpenter et Dunham, 1985), de la Neuse (Boyer et al., 1994) et dans le fjord d'Oslo (Paasche et Kristiansen, 1982).

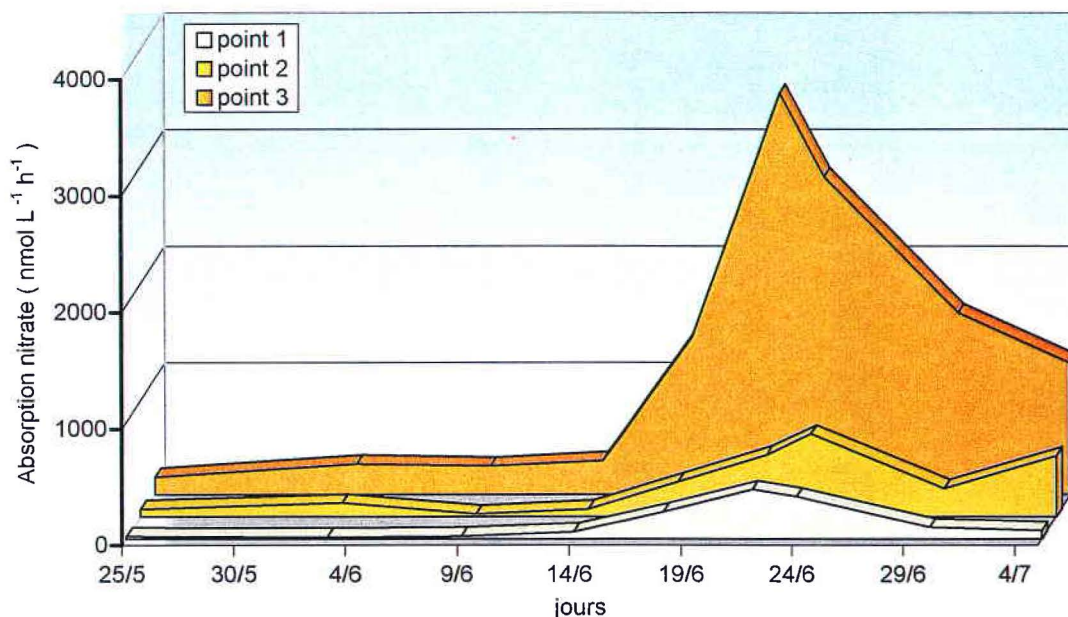


Figure 53 : Variations des taux d'absorption du nitrate aux points 1, 2 et 3

Les variations des activités d'assimilation du nitrate (taux d'absorption par unité de biomasse chlorophyllienne : $\rho\text{NO}_3^-/\text{Chl } a$) ne suivent pas celles des taux d'absorption. Le maximum d'activité précède aux trois points le maximum d'absorption indiquant que la forte augmentation de l'absorption du nitrate à partir de la mi-juin dans l'estuaire est liée principalement à un accroissement de la biomasse.

2 - Absorption de l'ammonium :

Les taux d'absorption de l'ammonium sont compris entre 39.7 et 710.3 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$ (Figure 54) et les valeurs maximales sont nettement inférieures à celles mesurées pour les nitrates. Un premier maximum bien marqué est observé le 9 juin au point 3 (salinité 26). Il précède le maximum d'absorption du nitrate et correspond à l'apparition d'*A. minutum*. Un second, plus large s'étend de la fin de ce mois au début du mois juillet et coïncide avec le déclin de l'abondance d'*Alexandrium*. L'absorption de l'ammonium diminue d'amont en aval dans l'estuaire avec le gradient de concentration, les taux mesurés étant jusqu'à 6 fois plus élevés au point 3 qu'au point 1 (salinité 33, figure 54). Les valeurs maximums des taux d'absorption d'ammonium sont élevées par rapport aux taux habituellement mesurés et elles sont du même ordre de grandeur que celles reportées par Paasche et Kristiansen (1982) lors d'une efflorescence à dinoflagellés dans le fjord d'Oslo.

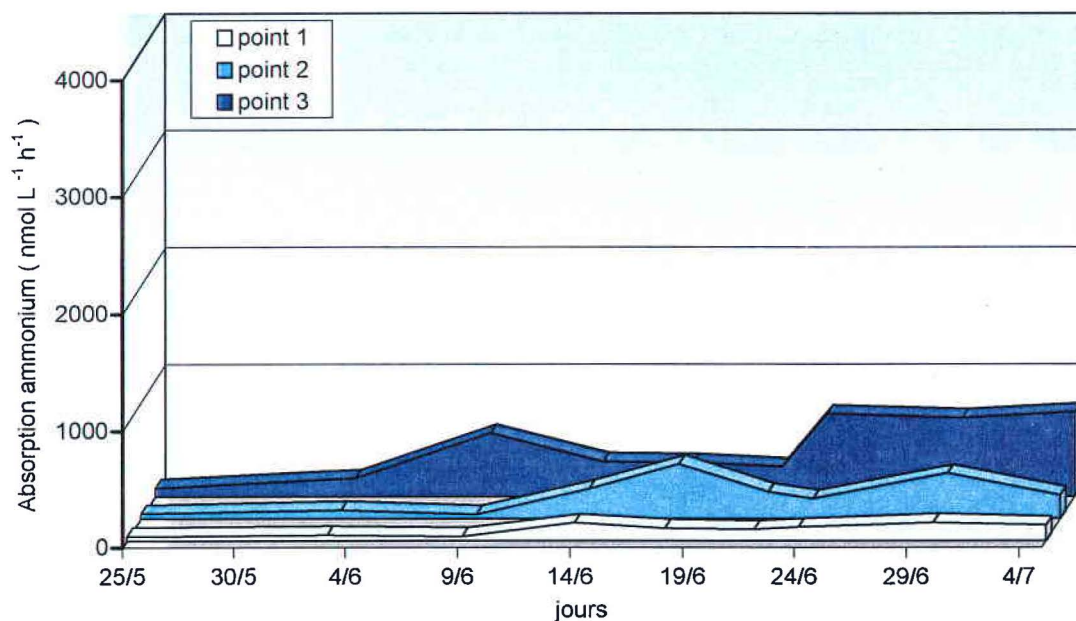


Figure 54 : Variations des taux d'absorption de l'ammonium aux points 1, 2 et 3

Les variations des activités d'assimilation de l'ammonium sont tout à fait analogues à celles de l'absorption. Elles diminuent notamment rapidement après la mi-juin, parallèlement à la forte décroissance des concentrations en ammonium. Les teneurs en ammonium sont alors inférieures à la valeur de la constante de demi saturation reportée par MacIsaac *et al.* (1979) pour une population de dinoflagellés ($K_s = 1.95 \mu\text{mol L}^{-1}$) aux trois points et elles limitent très vraisemblablement l'utilisation de ce composé.

3 - Contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée du phytoplancton :

L'absorption du nitrate représente entre 21 et 93% de l'absorption azotée totale (Figure 55). En période de développement d'*A. minutum*, elle est nettement plus élevée que celle de l'ammonium et représente entre 70 et 93% de l'absorption azotée totale. Ceci est en contradiction avec l'idée habituellement admise d'une utilisation préférentielle des formes réduites de l'azote (ammonium et urée) par le phytoplancton (e.g. Dortch, 1990). Celles-ci nécessitent, lors de l'assimilation, une dépense énergétique moindre que celle des formes oxydées (nitrate et nitrite) (Bienfang, 1975). Lors de l'efflorescence à *A. minutum*, la forte proportion du nitrate utilisé peut être attribuée aux faibles concentrations en ammonium qui limitent le processus d'absorption de ce composé. Les variations du rapport absorption du nitrate / absorption de l'ammonium exprimé en fonction du rapport de leurs concentrations (Figure 56) montrent que la contribution élevée du nitrate à l'absorption azotée totale durant cette période doit aussi correspondre à la très forte disproportion entre les teneurs en nitrate et en ammonium ($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+ > 750$ au point 3). Elle a pour effet de réduire comme ceci a déjà été souligné pour d'autres systèmes (Price *et al.*, 1985 ; Pennock ; 1987 ; Kristiansen *et al.*, 1994) l'effet inhibiteur de l'ammonium sur l'utilisation du nitrate.

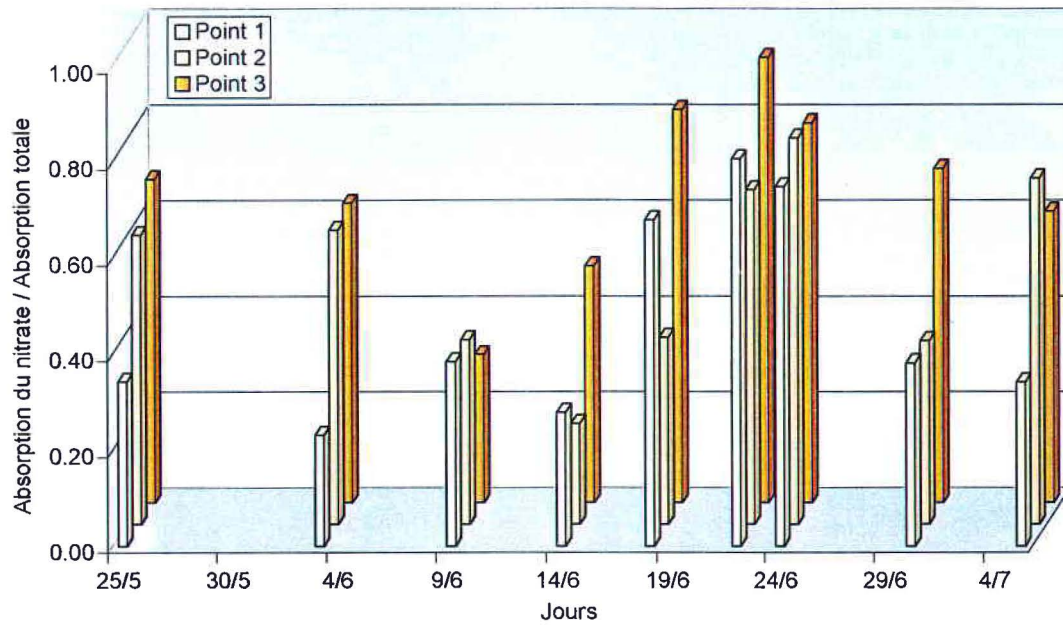


Figure 55 : Contribution du nitrate à la nutrition azotée du phytoplancton aux points 1, 2 et 3

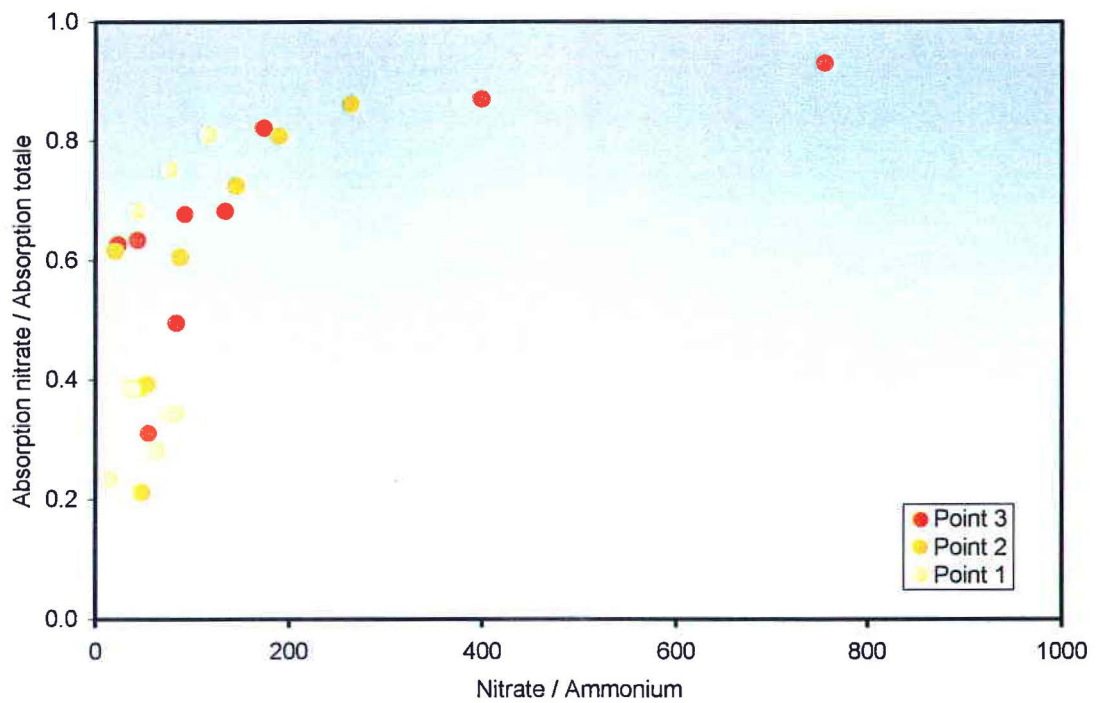


Figure 56 : Variations du rapport absorption nitrate / absorption ammonium exprimé en fonction du rapport de leur concentration

C - Absorption du nitrate et de l'ammonium dans trois classes de taille du phytoplancton :

Les concentrations maximales en *A. minutum* (supérieures à $30 \cdot 10^6$ cell L^{-1}) ont été relevées au point 3 (salinité 26) en période de morte eau le 22 juin dans l'estuaire de la rivière Penzé. Ce point, considéré comme représentatif de l'événement pour l'année 1999 (figure 57), a été choisi pour mener les études d'absorption du nitrate et de l'ammonium dans trois classes de taille du phytoplancton.

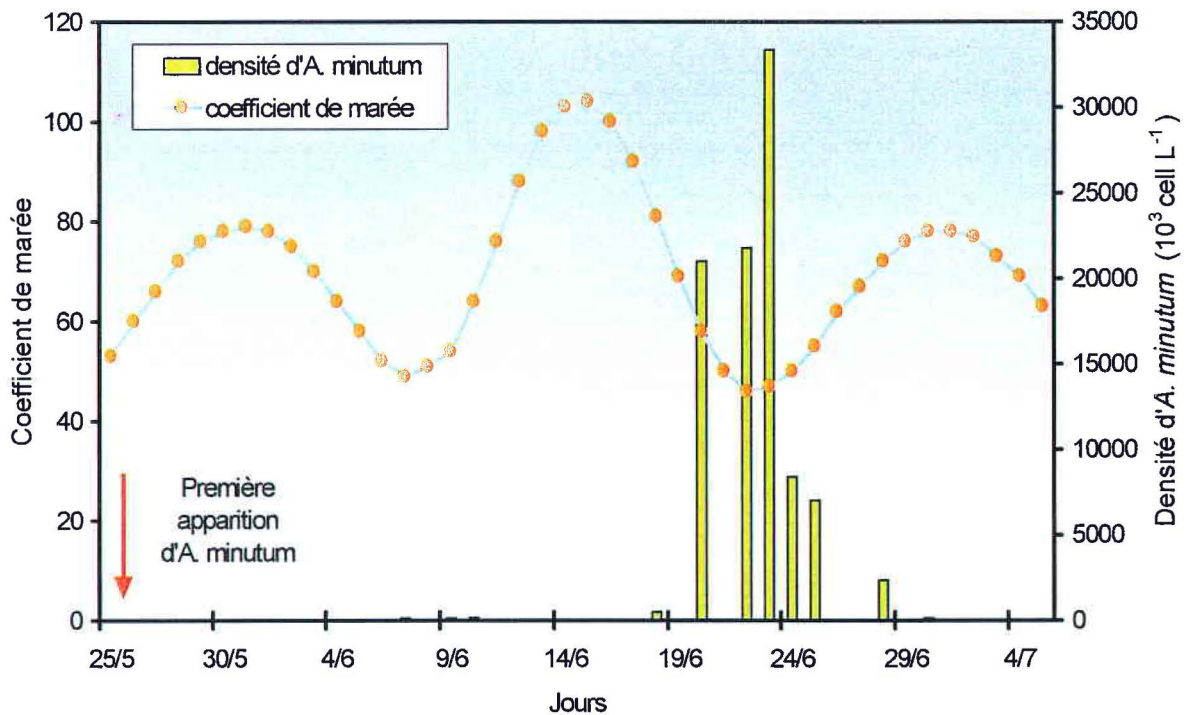
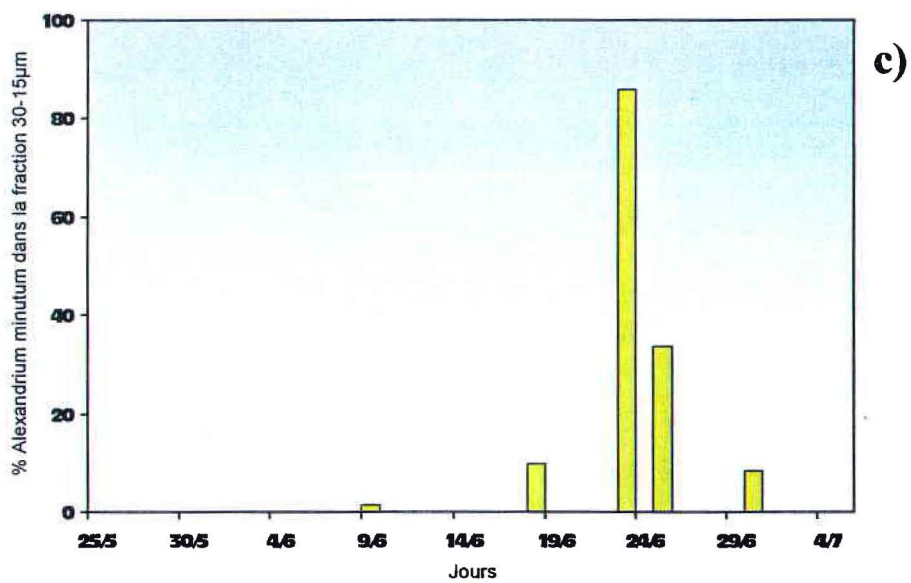
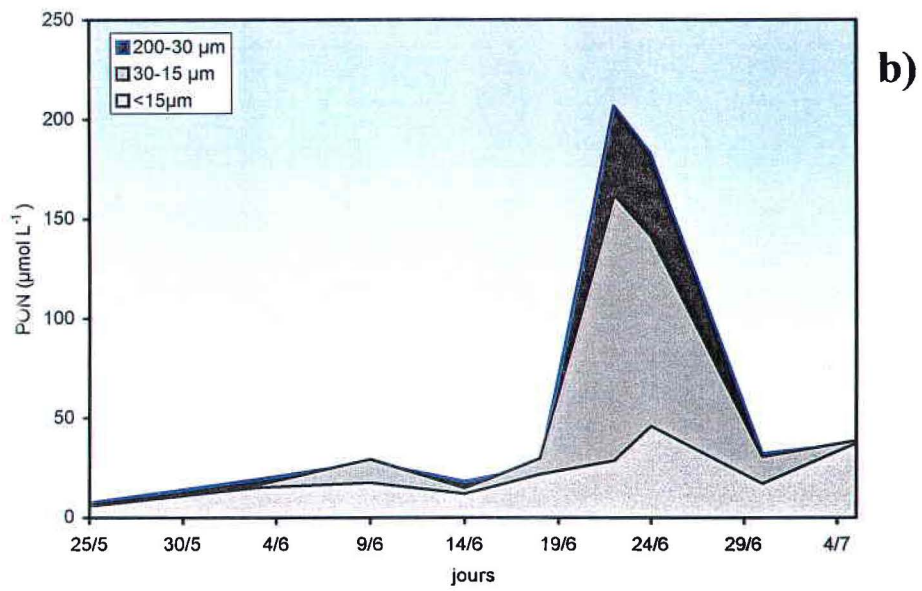
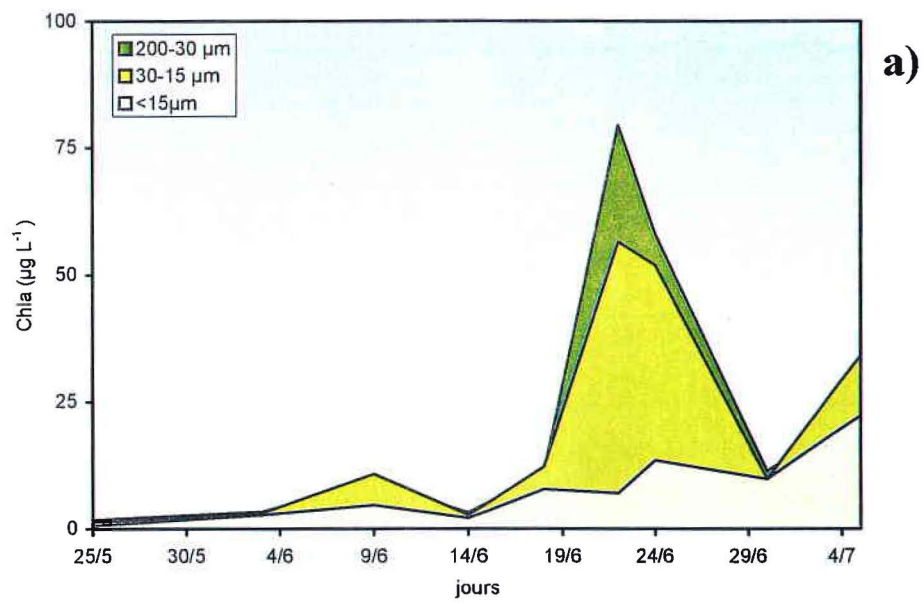


Figure 57 : Variations du nombre de cellules d'*A. minutum* au point 3. On notera que les plus fortes densités de l'espèce sont observées le 22 juin en période de mortes eaux.

A ce point, les concentrations en azote inorganique (particulièrement en nitrate) se sont maintenues à des teneurs élevées (voisines de $300 \mu\text{mol } L^{-1}$) durant tout le suivi d'observation. Au stade d'eau colorée (22 juin) correspond une très forte biomasse phytoplanctonique mise en évidence par les teneurs importantes à la fois en chlorophylle *a* ($79.6 \mu\text{g } L^{-1}$ - Figure 58a) et en azote organique particulaire ($206.8 \mu\text{mol } L^{-1}$ de NOP - Figure 58b). Les dinoflagellés, représentés à 95% par *A. minutum*, dominent la communauté phytoplanctonique totale (64% du total). Les fortes teneurs en chlorophylle et en azote organique particulaire sont majoritairement associées à la fraction de taille 30-15 μm (respectivement 58% de la chl*a* et 64 % du NOP) où sont dénombrées également la majeure partie des cellules d'*A. minutum* (56%). *A. minutum* représente dans cette fraction près de 90% du phytoplancton (Figure 58c): l'existence d'une population quasi-mono-spécifique en *A. minutum* nous a donné la possibilité d'obtenir pour la première fois des mesures directes d'absorption de l'azote par l'espèce en milieu naturel.

Figure 58 : Variations au point 3 (salinité 26) a) de la teneur en chlorophylle *a* dans les fractions 200-30, 30-15 et $<15\mu\text{m}$, b) de la teneur en NOP dans les fractions 200-30, 30-15 et $<15\mu\text{m}$, c) du nombre de cellules d'*A. minutum* dans la fraction $<15\mu\text{m}$. →



1 - Absorption du nitrate :

Les variations des taux d'absorption du nitrate dans les classes de taille 200-30 μm , 30-15 μm et <15 μm durant la période de présence d'*A. minutum* dans la Penzé sont représentées sur la figure 59.

Dans la fraction 30-15 μm où domine *A. minutum* lors du phénomène d'eau colorée, les taux sont relativement faibles jusqu'à la mi juin (<100.0 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$). Ils sont par contre exceptionnellement élevés (> 1900.0 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$) à la fin du mois de juin (22 et 24 juin). A cette époque, la classe de taille 30-15 μm , est à l'origine de la majeure partie du nitrate utilisé par le phytoplancton (entre 56 et 66 %).

Les taux d'absorption associés à la fraction 200-30 μm varient de 0.1 à 997.7 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$ et sont maximums à la fin du mois de juin. La contribution de cette classe de taille à l'absorption du nitrate est généralement réduite (<30%).

Dans la fraction associée aux organismes de taille <15 μm , l'absorption du nitrate est comprise entre 95.7 et 691.9 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$. Les variations des taux d'absorption sont moins marquées que pour les fractions précédentes. La contribution de cette classe de taille à la l'absorption du nitrate (18% à 84%) est maximale au début du mois de juillet.

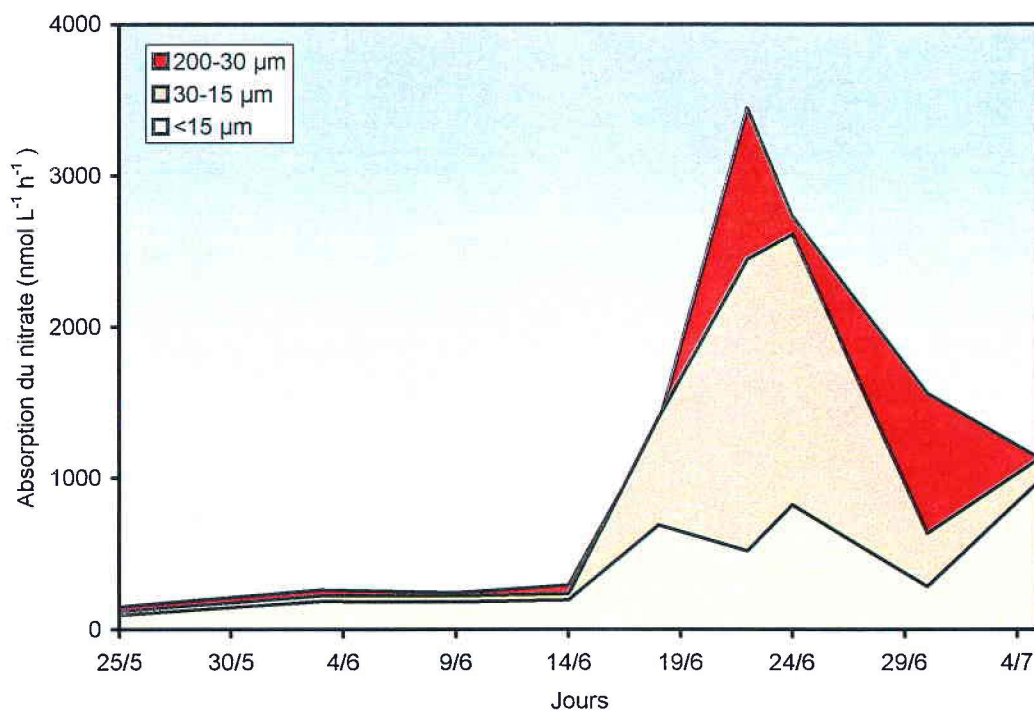


Figure 59 : Variations des taux d'absorption du nitrate dans les fractions 200-30, 30-15 et <15 μm au point 3.

2 - Absorption de l'ammonium :

L'absorption d'ammonium est relativement faible dans la fraction 30-15 μm durant la période d'efflorescence d'*A. minutum* (figure 60). Elle est par contre élevée durant la période précédent et suivant le bloom (>250 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$) où les concentrations en ammonium se maintiennent à des teneurs suffisantes (>2 $\mu\text{mol L}^{-1}$) pour satisfaire les besoins du phytoplancton. La contribution de la classe de taille 30-15 μm à l'absorption de l'ammonium est hautement variable (2 - 77 %). Elle est maximale lorsque *A. minutum* atteint son maximum de densité cellulaire. Les teneurs maximales absorbées restent néanmoins très

inférieures aux teneurs maximales de nitrates absorbées par cette fraction de taille.

L'absorption de l'ammonium par la fraction 200-30 μm est peu importante (7.6 - 83.7 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$) et sa contribution à l'absorption de ce composé généralement réduite (<25%).

Dans la fraction <15 μm , l'absorption de l'ammonium est compris entre 51.3 et 464 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$. Elle est maximale au début du mois de juillet, période correspondant au déclin d'*A. minutum* et à l'augmentation du nanoplancton dans le milieu. Cette classe de taille contribue alors à 70% de l'absorption d'ammonium par la communauté planctonique.

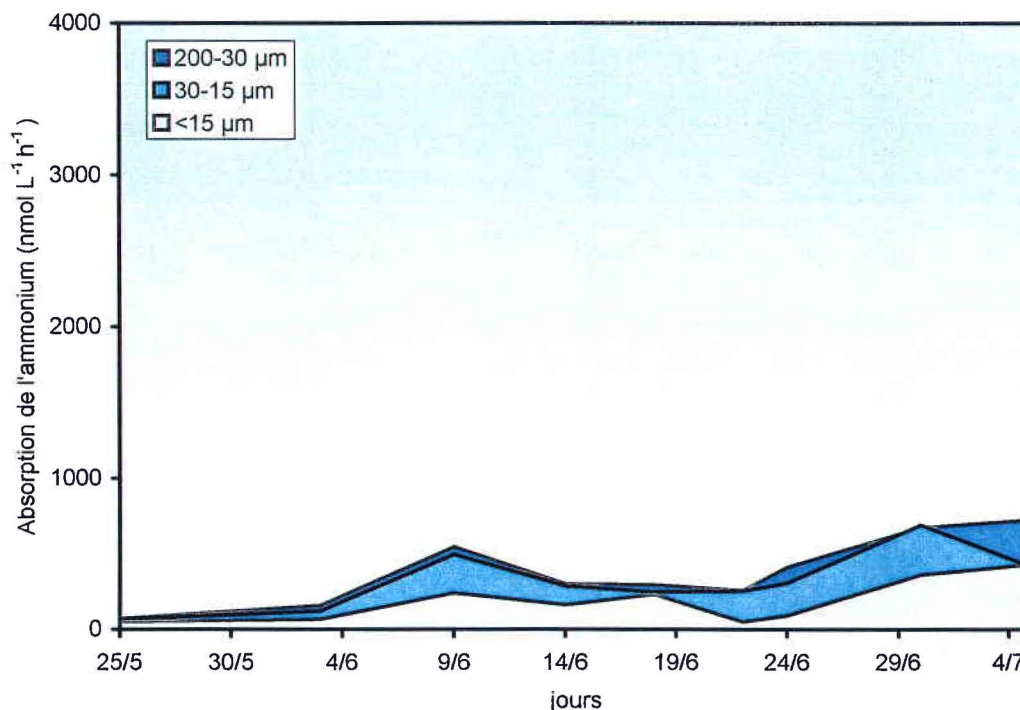


Figure 60 : Variations des taux d'absorption de l'ammonium dans les fractions 200-30, 30-15 et <15 μm au point 3

D - Nutrition azotée d'*A. minutum* dans l'estuaire de la rivière Penzé :

1 - Contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée d'*A. minutum* :

La contribution du nitrate et de l'ammonium à la nutrition azotée dans la fraction 30-15 μm associée à *A. minutum* est représentée sur la figure 61.

Au cours des deux premières semaines du mois de juin, l'ammonium est une source importante d'azote (58-86%) pour les organismes de taille 30-15 μm , représentés pour une large part à cette période par le dinoflagellé *Heterocapsa triquetra*. C'est au contraire le nitrate qui constitue lors des deux dernières semaines de ce mois, la quasi totalité de l'azote utilisé par cette classe de taille (83-98%), très largement dominée alors par *A. minutum*. Ce changement de source d'azote tient d'une part, à la forte diminution de la concentration en ammonium dans le milieu et d'autre part, à l'augmentation du rapport $[\text{NO}_3^-]/[\text{NH}_4^+]$. Il peut aussi correspondre à une plus forte affinité d'*A. minutum* pour le nitrate, comparé aux autres dinoflagellés (Flynn et al., 1993).

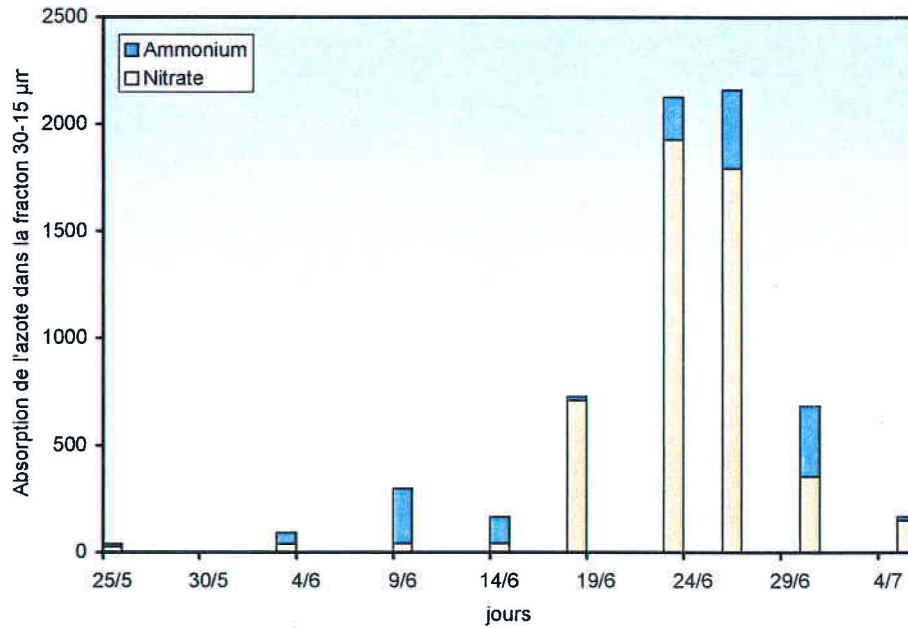


Figure 61 : Contribution du nitrate et de l'ammonium dans la fraction 30-15 µm au point 3

2 - Détermination de la quantité d'azote nécessaire au développement d'*A. minutum* dans l'estuaire de la rivière Penzé :

Le 22 juin, date à laquelle *A. minutum* constitue la quasi totalité du peuplement phytoplanctonique dans la classe de taille 30-15 µm, l'absorption du nitrate et de l'ammonium atteint dans cette classe de taille respectivement 1926.4 et 199.7 nmol L⁻¹ h⁻¹. Elle représente, si l'on considère les photopériodes couramment utilisées de 12 heures pour l'absorption du nitrate et de 16 heures pour celle de l'ammonium, une absorption totale d'azote, basée à 88% sur l'utilisation du nitrate de 26.3 µmol L⁻¹ j⁻¹; ce qui correspond pour une cellule d'*A. minutum*, à un taux d'absorption spécifique en azote de 1.41 10⁻³ nmol j⁻¹.

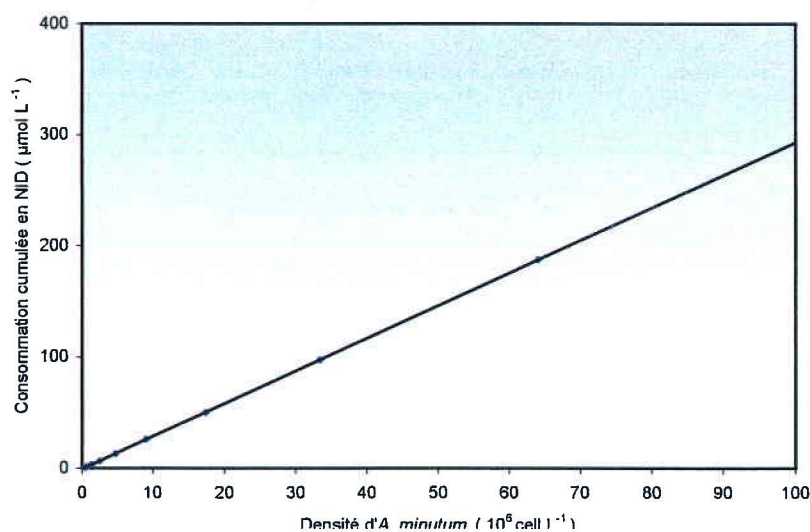


Figure 62 : Relation entre la consommation cumulée du NID et la densité d'*A. minutum*

Des expériences en laboratoire, conduites à une température de 20°C, à une salinité de 25 et sous un éclairage nyctéméral (12/12) de 38 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ont montré qu'une souche d'*A. minutum* de la baie de Morlaix présentait un taux de doublement de 0.52 j^{-1} (Erard Le Denn, 1991). Dans ces conditions, une consommation de 97.8 μmol d'azote sous la forme de nitrate et d'ammonium est nécessaire pour que *A. minutum* atteigne une densité de cellules de 33.3 10^6 cell L^{-1} qui est la densité cellulaire maximale observée en 1999 (Figure 62). Un temps minimal de résidence de 20 jours des cellules dans la partie de l'estuaire enrichie en sels nutritifs est une première condition indispensable pour atteindre une telle densité. Cette condition peut expliquer la présence d'*A. minutum* dans une zone restreinte de l'estuaire.

Si l'on considère par ailleurs une concentration intracellulaire en NOP de l'espèce de 3.57 $10^{-6} \mu\text{mol L}^{-1}$, (valeur obtenue au laboratoire pour une souche d'*A. minutum* de la baie de Morlaix se développant dans un milieu enrichi à 200 $\mu\text{mol N}$, Probert, 1999), une biomasse correspondant à 33.3 10^6 cell L^{-1} d'*A. minutum* nécessiterait une incorporation de 119 $\mu\text{mol L}^{-1}$ en azote. L'incorporation cellulaire de l'azote sous la forme de nitrate et d'ammonium durant ce temps minimum de résidence de 20 jours permet par conséquent à elle seule de satisfaire plus de 80 % des besoins en azote nécessaires pour atteindre de telles densités. Ces résultats impliquent un enrichissement important de l'estuaire en azote. Ils suggèrent que le développement de l'espèce est vraisemblablement accentué dans des eaux soumises à une fertilisation excessive en cet élément.

L'ammonium et le nitrate ne suffisent pas à satisfaire totalement les besoins en azote lors du développement d'*A. minutum*. Il devient alors nécessaire de considérer d'autres sources azotées. Parmi celles-ci, l'absorption de l'azote organique dissous qui n'a pas été prise en compte peut en partie expliquer le déséquilibre observé. Elle peut s'avérer importante dans certains estuaires (Glibert et Garside, 1992) et des recherches récentes ont montré sur une autre espèce du genre *Alexandrium* (*A. Catenella*) un développement possible de ce dinoflagellé dans un milieu contenant uniquement cette forme d'azote (Carlsson et Granéli, 1998). L'assimilation par phagotrophie a également été observée chez le genre *A. tamarense* (Graneli *et al.*, 1998) et on ne peut donc exclure chez *A. minutum* un certain degré de mixotrophie permettant d'expliquer également en partie les écarts observés. Enfin, la concentration physique des cellules peut aussi être un processus physique important dans les estuaires qui pourrait être à l'origine d'une accumulation de biomasse en *A. minutum*.

CONCLUSION

Des taux d'absorption exceptionnellement élevés en azote ont été mesurés dans l'estuaire de la rivière Penzé lors d'eaux colorées causés par le dinoflagellé *A. minutum*. Au maximum de densité cellulaire de l'espèce, 70 à 93 % de l'azote utilisé est sous la forme de nitrate, indiquant que le développement du phytoplancton dans l'estuaire est basé à cette époque principalement sur une utilisation d'azote anthropique. Cette contribution élevée du nitrate à l'absorption azotée totale est en contradiction avec l'idée habituellement admise d'une utilisation préférentielle des formes réduites de l'azote par le phytoplancton. Elle doit résulter des faibles concentrations en ammonium qui sont insuffisantes (0.35 $\mu\text{mol L}^{-1}$) pour assurer les besoins en ce composé. Elle peut aussi s'expliquer par la forte disproportion entre les teneurs en nitrate et en ammonium.

Les mesures d'absorption de l'azote réalisées dans différentes classes de taille du phytoplancton ont permis d'examiner pour la première fois la nutrition azotée d'*A. minutum* en milieu naturel. L'absorption spécifique en azote par cellule, basée à 88% sur une utilisation du nitrate, atteint 1.41 $10^{-3} \text{ nmol j}^{-1}$ au maximum de l'efflorescence. Nos résultats indiquent qu'un temps de résidence minimum dans la partie enrichie en azote de 20 jours est alors une première condition indispensable pour atteindre une densité cellulaire de 33 millions de cellules par litre d'*A. minutum*, la densité maximale observée en 1999. Cette condition peut expliquer la présence d'*A. minutum* dans une zone restreinte de l'estuaire.

VI - FLUX D'ABSORPTION DU PHOSPHORE ASSOCIÉS A UNE EFFLORESCENCE D'*A. MINUTUM* DANS L'ESTUAIRE DE LA PENZÉ :

Introduction

L'apport permanent de nitrates et de phosphates dans la rivière de Penzé, en périodes printanière et préestivale, semble exclure une possible limitation nutritionnelle du phytoplancton estuarien. Cependant l'importance quantitative de ces éléments n'est pas le seul paramètre à prendre en compte. Dans un milieu en équilibre, l'assimilation de ces deux éléments par le phytoplancton se fait dans un rapport N/P de 15/1 (Redfield, 1934) c'est à dire dans un rapport identique à celui des concentrations dans le milieu (Cooper, 1937). Les variations de ce rapport indique la limitation de la production primaire par un des deux éléments. En milieu marin, le nitrate est reconnu comme le facteur limitant la croissance phytoplanctonique. Dans les milieux côtiers ou estuariens soumis aux apports anthropiques, le rôle des phosphates est encore insuffisamment étudié. Il s'avère, cependant, que le phosphore joue un rôle important dans le déclin des floraisons printanières (Glibert *et al.*, 1995, Videau, 1993, 1995, 1999) ou bien encore dans la nutrition de dinoflagellés tels que *Gymnodinium cf. mikimotoi* (Videau, 1997) et *Gymnodinium chloroform* (Videau, 2000). Dans ce contexte, il paraissait intéressant de suivre l'évolution des flux de phosphore au cours du développement des efflorescences à *Alexandrium minutum* dans la rivière de Penzé.

A - Absorption du phosphore en 1998 :

Au cours de la radiale effectuée le 3 juin, les concentrations de phosphates varient de 2 $\mu\text{mol/L}$ dans les eaux les plus dessalées ($S = 21$) à 0,42 $\mu\text{mol/L}$ à la salinité de 32. Le taux d'absorption du phosphore diminue également avec le gradient de salinité variant de 83 à 0,12 nmol/L/h pour la totalité du phytoplancton.

Le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ est un indicateur précieux de l'état nutritif du phytoplancton puisqu'il permet d'estimer la limitation nutritive des cellules pour un élément, en l'occurrence ici, le phosphore. Lorsque ce rapport est voisin de 1, la concentration de phosphate dans le milieu naturel ne limite pas la croissance du phytoplancton puisque les taux d'absorption sont maximaux. A cette date le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ est toujours <1 . Seul le microphytoplancton (cellules de taille $>10 \mu\text{m}$) des eaux les plus dessalées approche de la saturation en phosphore ($V_{\text{min}}/V_{\text{max}} = 0,8$).

Le 9 juin, les concentrations en phosphates sont plus élevées que le 3 juin, de l'ordre de 2,5 $\mu\text{mol/L}$ dans les eaux de salinité comprise entre 20 et 24. Le taux d'absorption du phosphore est également plus élevé que précédemment (88 à 115 nmol/L/h) dans ces milieux. Sur cette radiale, le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ est toujours <1 sauf à la salinité de 21 où l'ensemble du phytoplancton est saturé en phosphore ($V_{\text{min}}/V_{\text{max}} \# 1$).

La communauté des dinoflagellés est représentée essentiellement, le 3 juin par *Alexandrium minutum* et *Heterocapsa triquetra*. Le maximum de cellules d'*A. minutum* (536 000 /L) se situe dans les eaux de salinité de 23 et 24. La densité cellulaire de cette espèce diminue progressivement avec l'augmentation de la salinité (4000 cellules/L à la salinité de 32). Le nombre d'*Heterocapsa* est approximativement identique à celui d'*Alexandrium* dans les eaux les plus dessalées (salinité 23) et domine l'ensemble de la population quelle que soit la salinité. Le 9 juin, *Alexandrium minutum* a quasiment disparu des eaux de la rivière, remplacé par un autre dinoflagellé, inoffensif, *Heterocapsa triquetra*.

B - Absorption du phosphore en 1999 :

1 - *Évolution de l'absorption du phosphore par le phytoplancton sur les différentes radiales :*

Au cours de l'étude, les taux d'absorption du phosphore sont toujours plus élevés dans les eaux les plus dessalées que dans les eaux marines (Fig. 63). En début de période, l'absorption de la totalité du phytoplancton est faible, ne dépassant pas 15 nmol/L/h dans les eaux de salinité voisines

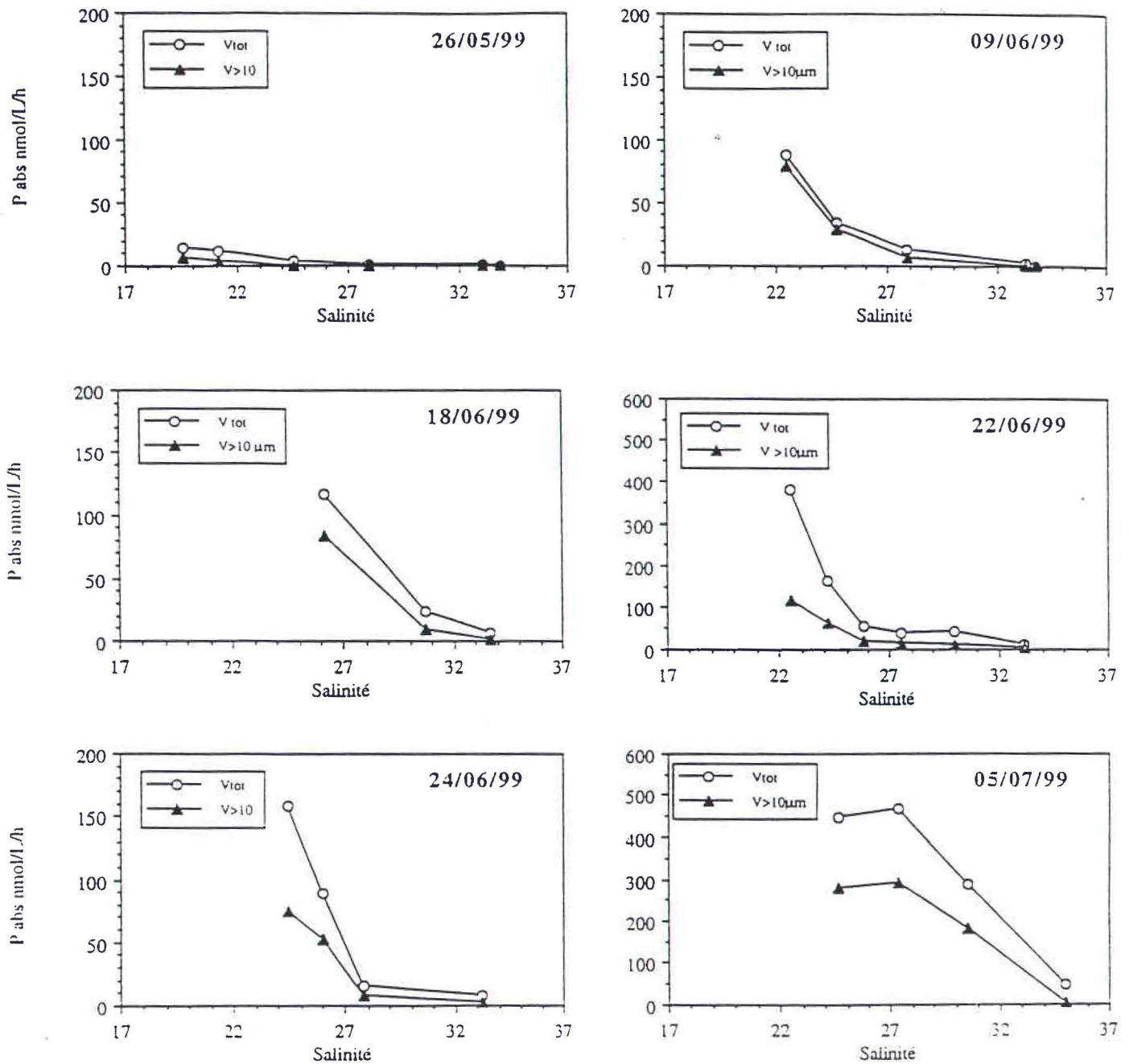


Figure 63. Évolution du taux d'absorption du phosphore en fonction de la salinité au cours des différentes radiales (V_{tot} = taux d'absorption pour l'ensemble du phytoplancton; $V > 10$ = taux d'absorption par le microphytoplancton).

de 20. Dans ces eaux, la participation du microphytoplancton (cellules de taille > 10 µm) à l'absorption varie de 50 à 30% et diminue rapidement, n'étant plus que de 8% dans les eaux marines.

En deux semaines, le taux d'absorption du phosphore augmente fortement puisqu'il atteint 88 nmol/L/h, le 3 juin, pour une salinité de 22. L'absorption est alors liée presque exclusivement (90% de la totalité) au microphytoplancton. Ceci correspond au développement du dinoflagellé *Heterocapsa triquetra* qui représente 94% de la totalité du phytoplancton. A la salinité de 24,6, alors que ce dinoflagellé est toujours dominant (92% du phytoplancton), le taux d'absorption du phosphore par la communauté phytoplanctonique n'est plus que de 34 nmol/L/h. Il diminue progressivement au fur et à mesure que la salinité augmente et est réduit à 0,64 nmol/L/h au point marin.

Le 14 juin, le taux d'absorption ne dépasse pas 30 nmol/L/h pour les salinités < 27 (non montré). Le 18 juin, on observe une brusque reprise de l'absorption puisqu'à la salinité de 26,12, le taux d'absorption est de 116 nmol/L/h pour l'ensemble du phytoplancton et de 61 nmol/L/h pour le microphytoplancton. A cette date, *Alexandrium minutum* commence à se développer (214 000 cellules/L) mais est accompagné d'un nombre élevé de diatomées (6 millions de cellules/L) et de nanoflagellés (3 millions de cellules/L).

Quatre jours plus tard, le 22 juin, dans les eaux de salinité voisine de 22, le taux d'absorption de l'ensemble du phytoplancton atteint la valeur la plus élevée de cette phase soit 380 nmol/L/h. Le taux d'absorption du microphytoplancton est 3 fois plus faible (117 nmol/L/h). *A. minutum* s'est développé dans ces eaux (6 millions de cellules/L) accompagné toutefois d'*H. triquetra* (1 million de cellules/L) et surtout de diatomées (25 millions de cellules) et de nanoflagellés (19 millions de cellules). Ceux-ci et les diatomées de petite taille créent la différence d'absorption entre phytoplancton total et microphytoplancton. A la salinité de 24, le taux d'absorption est réduit de moitié bien que la composition phytoplanctonique soit peu différente du point précédent. Pour des salinités comprises entre 25 et 30, le taux d'absorption varie entre 56 et 40 nmol/L/h.

Le 24 juin, à la salinité de 24, le taux d'absorption est le même que deux jours auparavant (159 nmol/L/h pour le phytoplancton total et 74 nmol/L/h pour le microphytoplancton). C'est à ce point, que l'on observe la plus forte concentration d'*Alexandrium minutum* sur la radiale (14 millions de cellules/L) mais aussi de diatomées (34 millions de cellules/L) et de nanoplancton (13 millions de cellules). Par contre, le taux d'absorption est fortement réduit pour les salinités > 28 où le phytoplancton est moins abondant.

A partir du 30 juin, le taux d'absorption du phosphore augmente de nouveau fortement dans les eaux de salinité >25 pour atteindre, le 5 juillet les valeurs les plus élevées mesurées au cours de l'étude soit 447 et 468 nmol/L/h aux salinités de 24 et 27, respectivement. A la salinité de 30, le taux d'absorption est également le plus élevé de ceux mesurés (287 nmol/L/h). A tous ces points, les cellules de taille >10 µm absorbent 62% du phosphore. Le microphytoplancton est numériquement peu abondant que ce soit les dinoflagellés (200 000 à 300 000 cellules/L) ou les diatomées (700 000 à 900 000 cellules/L). Par contre, les nanoflagellés dominent fortement la communauté phytoplanctonique avec des densités cellulaires atteignant 233 millions et 149 millions de cellules/L aux salinités de 24 et 27, respectivement. A la salinité de 30, il y a encore 39 millions de nanoflagellés/L.

2 - Évolution de l'absorption du phosphore en fonction du temps à différentes salinités :

Les résultats obtenus sur les différentes radiales ont été regroupés par salinité pour suivre l'évolution de l'absorption du phosphore au cours du temps à une salinité donnée. Seuls les résultats concernant le microphytoplancton (cellules de taille > 10 µm) sont présentés ici (figure 64) Nous avons étudié essentiellement les eaux de salinité égale à 25, (regroupant des salinités variant entre 24,5 et 26,1), à 27 (de 27,12 à 28,49), de 30 (de 29,94 à 30,65) et de 33 (> 33). Le temps est exprimé en jour après le début du suivi, J1 correspondant au 22/05/99. Il convient également pour suivre l'évolution de l'absorption de distinguer trois phases au cours de ce suivi qui concernent essentiellement les eaux de salinité voisines de 25 et 27. Une première période se déroule du début du

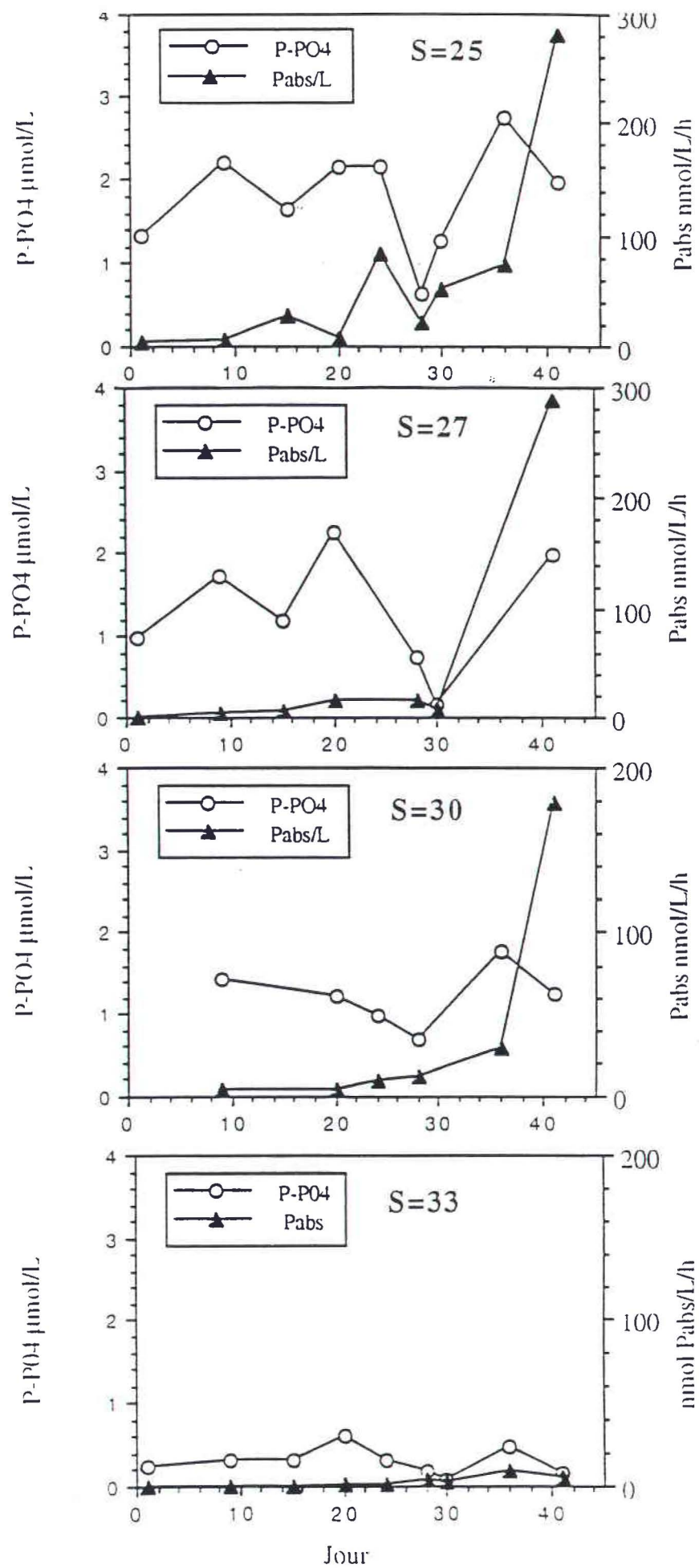


Figure 64. Évolution du taux de phosphore par le microphytoplancton en fonction du temps à 106 différentes salinités.

suivi jusqu'au 09/06 (J15) correspondant au développement d'*Heterocapsa triquetra*. Au 20ème jour, le 14/06, on assiste au déclin de cette première communauté et les cellules phytoplanctoniques sont peu abondantes. La deuxième phase commence le 18/06 avec le début de croissance d'*Alexandrium minutum* et dure jusqu'au 24/06 (J30). La troisième phase qui commence à cette date concerne tous les milieux et correspond au développement extraordinaire de nanoflagellés.

Il est intéressant de comparer les taux d'absorption et paramètres associés (activité d'assimilation c'est à dire les taux d'absorption par unité de biomasse chlorophyllienne et rapport V_{\min}/V_{\max}) avec l'évolution des concentrations de phosphates dans le milieu.

En comparant les différents milieux, le taux d'absorption du phosphore exprimé par unité de volume d'eau (nmol/L/h) est indépendant de la concentration en phosphates (Fig. 64). La succession des trois phases précédemment décrites est bien visible à la salinité de 25 avec un premier pic d'absorption au 15ème jour (09/06) correspondant au pic d'*Heterocapsa triquetra*. Le deuxième pic au 24ème jour est lié à la mise en place des populations d'*A. minutum* et des diatomées accompagnatrices. Au fur et à mesure de son développement, la communauté consomme les phosphates et le taux d'absorption diminue simultanément; elle reprend toutefois avant la disparition d'*A. minutum* alors que la concentration en phosphate augmente de nouveau au 30ème jour du suivi. Ces phases sont peu ou pas marquées aux autres salinités. Au cours de la 3ème phase, l'augmentation des concentrations de phosphates induit une forte reprise de l'absorption dans tous les milieux.

L'activité d'assimilation (nmol/ μ g Chla/h) suit parfaitement les variations de la concentration de phosphate *in situ* quelle que soit la salinité (Fig. 65). Cependant, les valeurs absolues sont indépendantes de cette concentration. A la salinité de 25, l'activité d'assimilation augmente progressivement du 1er au 24ème jour au cours des deux phases successives atteignant alors 4 nmol/ μ g Chla/h. Pendant le développement du bloom d'*A. minutum*, l'activité d'absorption chute fortement pour atteindre une valeur minimum de 0,7 nmol/ μ g Chla/h au 30ème jour. Pour les salinités supérieures, elle tend à décroître au cours de ces périodes. Les plus fortes valeurs sont mesurées aux salinités de 27 et 30 (7 et 6 nmol/ μ g Chla/h, respectivement) au 9ème jour du suivi mais dans tous les milieux le minimum est atteint au 30ème jour lorsque les concentrations de phosphates sont elles-mêmes les plus faibles.

Au début de l'étude, aux salinités de 25 et de 27, la concentration de phosphate dans ces eaux est voisine de 1 μ mol/L, concentration non saturante puisque le rapport V_{\min}/V_{\max} est de 0,24 et 0,12, respectivement (Fig. 66). Lorsque la concentration en phosphates atteint une valeur voisine de 2 μ mol/L, le rapport V_{\min}/V_{\max} est proche de 1 ce qui est observé du 9ème au 24ème jour du suivi correspondant au développement d'*Heterocapsa triquetra* suivi du début de développement d'*Alexandrium minutum*. Au fur et à mesure de la croissance de ce dernier, la concentration en phosphate chute en raison de la consommation par le phytoplancton. Cette diminution entraîne la chute rapide du rapport V_{\min}/V_{\max} . En fin de croissance, le phytoplancton est fortement limité par les faibles concentrations de phosphates et la communauté phytoplanctonique disparaît. Malgré l'augmentation consécutive des concentrations de phosphate, le phytoplancton qui se développe (diatomées et nanoflagellés) reste déficient en phosphore. Les taux d'absorption élevés peuvent être liés à cette déficience.

A la salinité de 30, les concentrations en phosphates ne dépassent pas 1,2 μ mol/L au cours des deux premières phases et le rapport V_{\min}/V_{\max} reste <1 (environ 0,8) et chute comme aux salinités précédentes à la fin du bloom d'*Alexandrium minutum*. Dans les eaux marines, les faibles concentrations de phosphates (< 0,6 μ mol/L) ne permettent pas aux cellules d'atteindre le taux maximal d'absorption puisque le rapport V_{\min}/V_{\max} reste < 0,6.

Les fortes concentrations d'*Alexandrium minutum* sont observées le 22 juin simultanément aux salinités de 22,5, de 24 et de 25.

- A la salinité de 22,5, le taux d'absorption du phosphore par l'ensemble du phytoplancton est très élevé (380 nmol/L/h). Sur la base d'une durée d'absorption de 16h / 24h, ceci impliquerait une consommation journalière de 6 μ mol/L! Il est très probable que dans ces eaux très turbides, cette

valeur soit surestimée en raison de la possible adsorption du ^{33}P sur les particules. Toutefois, le rapport V_{\min}/V_{\max} voisin de 1 depuis le début du suivi chute brutalement à 0,25 indiquant une

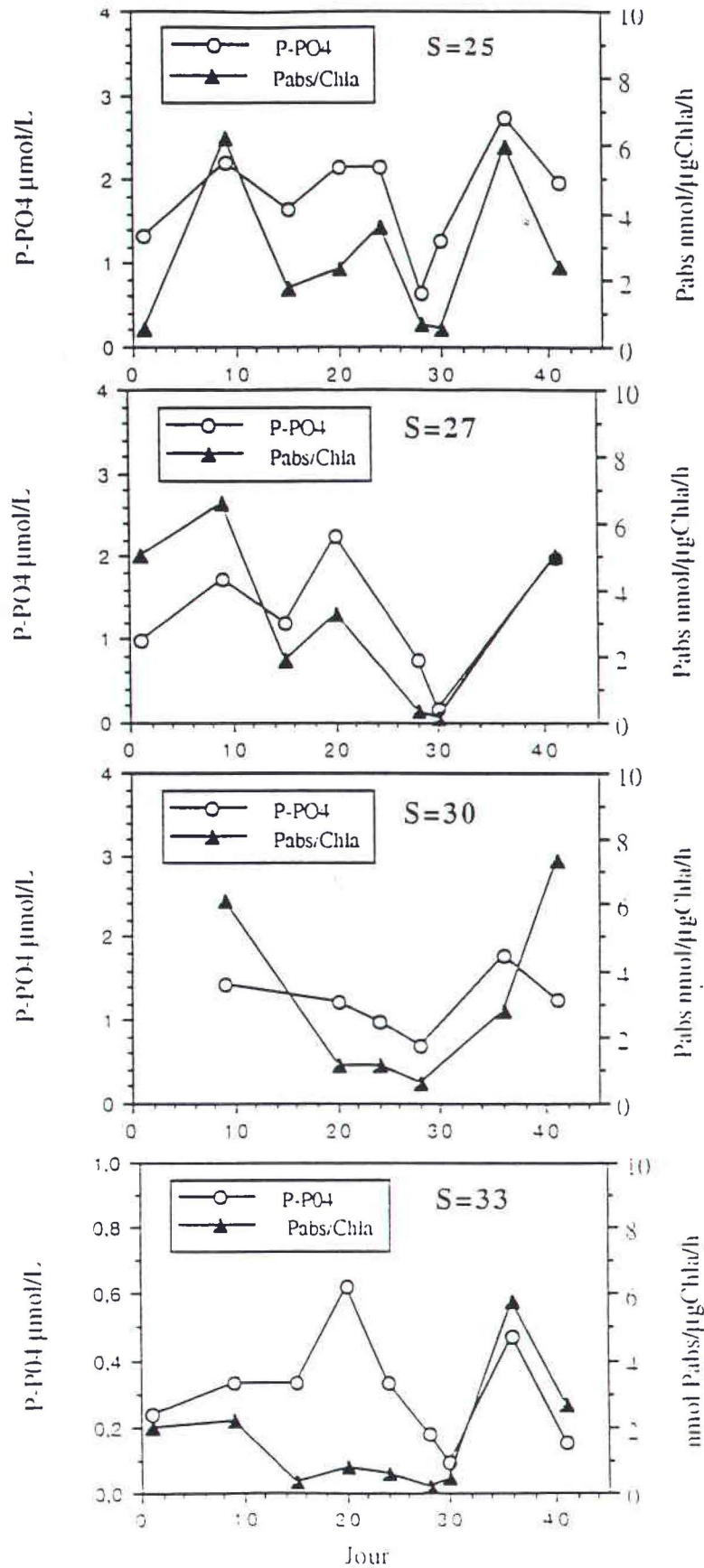


Figure 65. Évolution de l'activité d'assimilation du phosphore par le microphytoplancton en fonction du temps à différentes salinités.

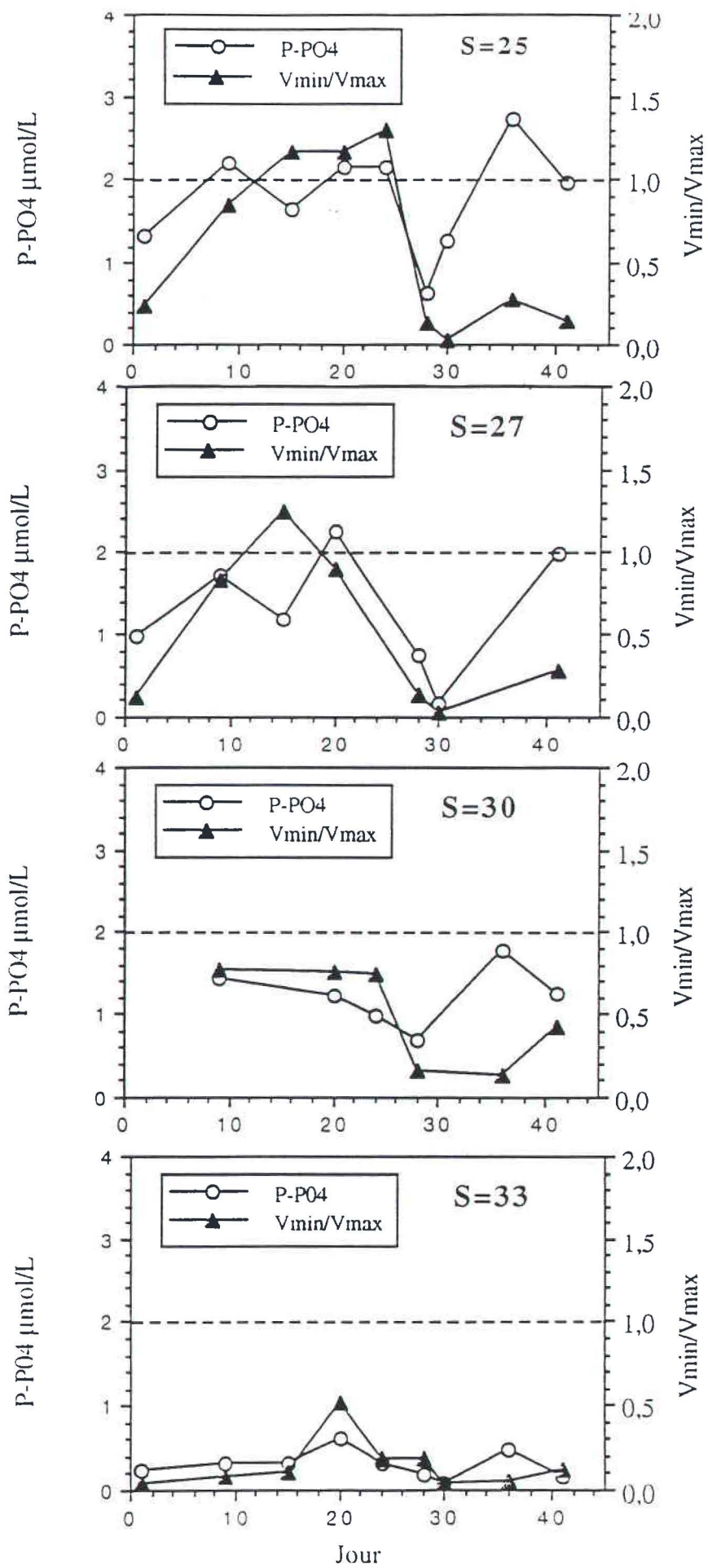


Figure 66. Évolution du rapport V_{min}/V_{max} en fonction du temps à différentes salinités.

limitation rapide du milieu en phosphates. Il n'y a pas eu d'échantillonnage dans ces eaux au-delà de cette date.

- A la salinité de 24, *A. minutum* était également en plein développement. La communauté phytoplanctonique consommait alors 164 nmol/L/h de phosphate soit 2,6 µmol par jour. La concentration de phosphate initiale étant de 2,15 µmol/L, le milieu est rapidement épuisé en phosphate et le rapport V_{\min}/V_{\max} tombe à 0,13. Le 24 juin, *A. minutum* a atteint, dans ces eaux, son maximum de densité cellulaire (5,7 millions de cellules /L) ainsi que les diatomées (31 millions de cellules/L).

- Dans les eaux de salinité voisine de 25, le début du développement visible d'*A. minutum* commence le 18 juin. A cette date, on note la présence 210 000 cellules/L d'*A. minutum*, de 6 millions /L de cellules de diatomées et de 3 millions /L de nanoflagellés. Le rapport V_{\min}/V_{\max} est voisin de 1. Le taux d'absorption de la totalité du phytoplancton est alors de 116 nmol/L/h soit 1,85 µmol de phosphate consommées par jour. Avec une concentration de 2,15 µmol/L de phosphate dans le milieu, cette forte consommation entraîne rapidement la diminution des concentrations de phosphates qui atteint 0,63 µmol/L, le 22 juin, concentration limitante puisque le rapport V_{\min}/V_{\max} chute à 0,13, puis à 0,02 le 24 juin. A cette date, *A. minutum* a atteint, sur la radiale, sa densité maximale soit 14 millions de cellules/L accompagné de 34 millions de cellules de diatomées et de 13 millions de nanoflagellés. Le taux d'absorption du phosphore est encore très élevé (89 nmol/L/h), lié à l'abondance du phytoplancton mais l'activité d'assimilation est très faible (0,51 pour le microphytoplancton) et le rapport V_{\min}/V_{\max} a encore chuté (0,02) induisant la disparition de la communauté phytoplanctonique.

A ces trois salinités, le processus est le même : les forts taux d'absorption du phosphore des communautés phytoplanctoniques engendrent rapidement une chute des concentrations de phosphates dans le milieu induisant une forte diminution du rapport V_{\min}/V_{\max} . Cependant, les concentrations de phosphates ne sont pas le seul paramètre à prendre en compte; les différences de densité cellulaire maximum observées aux trois salinités sont très certainement liées entre autres paramètres, à la différence de turbidité des milieux. C'est à la salinité de 26 que le phytoplancton en suivant la dilution des eaux douces dans le milieu marin rencontre les conditions les plus favorables d'éclairement. En outre, cette salinité représente -t-elle la salinité optimale dans la gamme de tolérance d'*Alexandrium minutum*. Mais il semble que le taux de croissance ne suffise pas à expliquer les fortes densités cellulaires d'*A. minutum*. En effet, les jeunes populations prélevées le 18 juin et mises en culture dans des conditions optimales (Durand *et al.*, 2000) avaient un taux de croissance spécifique μ de $0,7 \text{ j}^{-1}$ correspondant à 1 doublement /j. En admettant que ce taux de croissance se maintienne pendant 6 jours, avec une densité initiale de 210000 cellules/L, le 18 juin, on obtient en effet 13 millions de cellules/L, le 24 juin, valeur proche de celle mesurée sur la radiale. Cependant, ces valeurs sont presque trois fois plus faibles que celles mesurées dans les prélèvements effectués pour la mesure des flux d'azote et de phosphore (33 millions de cellules/L). Ceci implique un phénomène d'agglomération (processus biologique) et/ou d'accumulation (processus physique).

Les résultats obtenus à la salinité voisine de 25 appellent plusieurs commentaires:

- La consommation journalière de phosphate calculée par différence entre la concentration initiale, le 18 juin et la concentration finale le 22 juin est de 0,38 µmol/L valeur très inférieure à celle estimée par les mesures d'absorption (1,85 µmol). Pour maintenir le développement des populations pendant au moins 4 jours, un flux continu de phosphate est nécessaire même s'il est insuffisant. Ceci est d'ailleurs visible dès le 24 juin à la fin du bloom ($V_{\min}/V_{\max} = 0,02$) avec l'augmentation de la concentration de phosphates dans le milieu (voir Fig.4). Ce flux peut provenir de la rivière elle-même mais également pour une large part des sédiments.

- Dans les conditions préalables au développement du bloom, il apparaît que le rapport V_{\min}/V_{\max} doit-être voisin de 1 ($\pm 20\%$) pendant au moins 10 jours pour que l'activité d'assimilation augmente significativement traduisant une augmentation de l'activité métabolique (voir Figs. 65 et 66). La corrélation entre les valeurs du rapport V_{\min}/V_{\max} et les concentrations en phosphate du milieu a été établie du 26 mai au 24 juin aux salinités comprises entre 24 et 30,65 (Fig.

67). Pour que le phytoplancton ne soit pas limité par les phosphates, les concentrations de phosphates *in situ* doivent

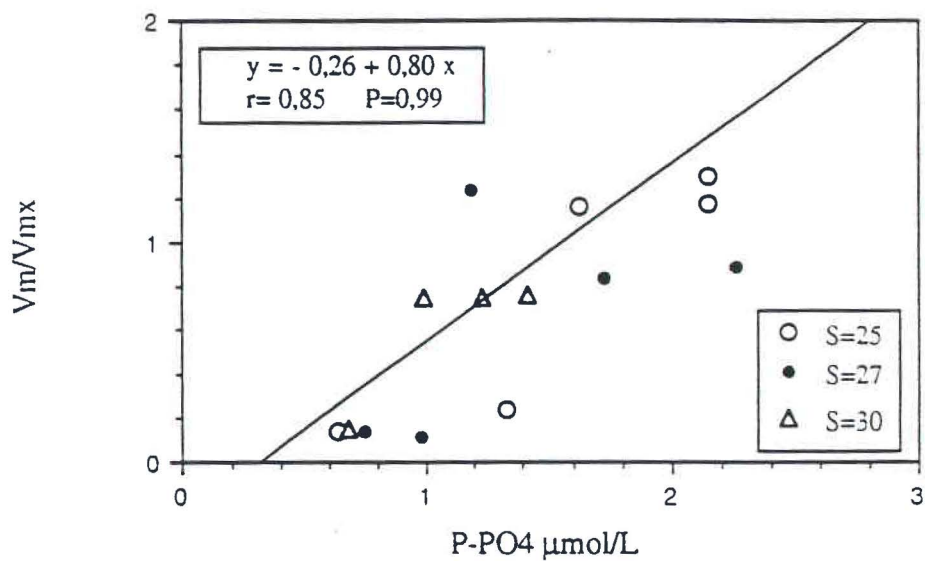


Figure 67. Corrélation entre le rapport V_{min}/V_{max} et les concentrations de phosphates *in situ*.

être $> 1,57 \mu\text{mol/L}$ ($P=0,99$). Ceci expliquerait la situation de 1998. Cette année-là, on constate, en effet, qu'au début du développement d'*A. minutum*, le 3 juin, les concentrations en phosphates dans les eaux de salinité de 21 à 24 (maximum d'*Alexandrium*) sont $<$ ou $=$ à $2 \mu\text{mol/L}$, en particulier à la salinité de 24 ($1,56 \mu\text{mol/L}$) et que le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ est <1 . La communauté apparaît déficiente en phosphore et ne peut se développer. Les espèces moins exigeantes comme *Heterocapsa triquetra* (voir ci-après) et *Scrippsiella* sp. l'emportent sur *Alexandrium minutum*.

Enfin, une autre remarque concerne le bloom d'*Heterocapsa triquetra* qui est apparu le 9 juin avec des concentrations de 4 millions de cellules/L. Dans les eaux de salinité 22, le taux d'absorption du phytoplancton total était de $1,4 \mu\text{mol/L/j}$ avec une concentration de phosphate *in situ* de $2,75 \mu\text{mol/L}$. Cette concentration de phosphate suffit aux besoins des populations comme l'indique le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ voisin de 1. Il en est de même à la salinité 24 où le taux d'absorption journalier est $0,544 \mu\text{mol/L}$ pour une concentration de phosphate dans le milieu de $1,63 \mu\text{mol/L}$. Le taux d'absorption du microphytoplancton composé à 94% d'*Heterocapsa triquetra* était de $1,26$ et $0,453 \mu\text{mol/L/j}$ aux salinités de 22 et 24, respectivement. Dans le bloom d'*A. minutum*, la séparation en classe de taille de cellules $>$ et $< 10\mu\text{m}$ n'a pas permis d'éliminer les grandes cellules de diatomées. Les flux de phosphore mesurés ne sont pas ceux d'*A. minutum* seul mais de l'ensemble du microphytoplancton. Le pourcentage de cellules d'*A. minutum* dans le microphytoplancton est toujours $<30\%$. Les taux d'absorption ne peuvent donc pas être comparés à ceux d'*H. triquetra*.

VII - CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT D'*ALEXANDRIUM MINUTUM* DANS L'ESTUAIRE DE LA PENZE :

Comme toute espèce phytoplanctonique, le développement d'*Alexandrium minutum* est lié à des facteurs physiques (température, salinité, lumière) et à des facteurs nutritionnels (azote, phosphore, ...). L'objectif des travaux menés était de définir, alors que les conditions de prolifération de l'espèce demeuraient très mal connues, l'environnement physique, chimique (éléments nutritifs) et biologique (espèces phytoplanctoniques accompagnatrices) dans lequel l'espèce prolifère. Les travaux ont été menés pendant 3 années (de 1997 à 1999) qui ont donné lieu à deux proliférations importantes de l'espèce menant à des épisodes toxiques (en 1997 et 1999) et à un développement restreint n'ayant pas abouti à un épisode toxique (en 1998). La comparaison des résultats obtenus au cours de ces trois années doit nous permettre de mieux cerner les conditions favorables à un développement important de l'espèce et celles où son développement est plus restreint.

Le cycle de développement d'*Alexandrium minutum* débute par la germination des kystes produits l'année (ou les années) précédente et stockés dans le sédiment. La répartition des kystes dans l'estuaire a été précisée : en période d'étiage, ceux-ci sont transportés en suspension vers l'amont de l'estuaire où ils sédimentent. Lors des crues d'hiver et de printemps, ils sont remis en suspension et se concentrent dans l'aval de l'estuaire. La température de l'eau est habituellement considérée comme le facteur régulant la germination des kystes de dinoflagellés. Le seuil de température nécessaire à un bon rendement de germination des kystes est de 16°C. Cette température est atteinte dans l'estuaire de la Penzé au cours des mois de mai et juin avec des décalages de l'ordre de quelques jours à 2-3 semaines selon les conditions météorologiques. En 1997, aucune cellule d'*Alexandrium* n'a été observée à la mi-mai (14 mai) alors que les températures des eaux de l'estuaire étaient inférieures à 15°C. En 1998, les températures étaient supérieures à 16°C dans certaines parties de l'estuaire à la mi-mai (18 mai) et des cellules d'*Alexandrium* ont alors été observées en plusieurs points de prélèvement. En 1999, quelques cellules ont été observées en un point de prélèvement à la mi-mai (10 mai) alors que la température des eaux de l'estuaire étaient inférieures à 15°C. Ces résultats confirment qu'une température de 16°C est une condition essentielle à un bon rendement de germination des kystes d'*Alexandrium*. Les résultats ont également montré qu'un nombre assez restreint de kystes (comme observé en 1999 après l'absence de bloom en 1998) peut initier un développement important si les conditions environnementales sont favorables.

Les caractéristiques de l'environnement physique et chimique dans lequel l'espèce *Alexandrium* a pu se développer pendant les mois de mai - juin de 1997 à 1999 sont regroupées dans le tableau 21. Les cellules se multiplient dans les eaux relativement chaudes (températures supérieures à 14.5°C), dessalées (entre 17 et 31) et bien oxygénées (entre 5.10 et 12.11 ml/l) de la partie amont de l'estuaire. A pleine mer, la nappe d'eau colorée couvre un domaine relativement restreint d'environ 500m en amont de la rivière Éon (figure 49) et à basse mer, la nappe est plus étalée et peut s'étendre de l'aval du Pont de la Corde jusqu'à la Bouée du Figuier. Ces résultats confirment que l'espèce se développe plutôt préférentiellement dans les eaux côtières dessalées.

L'évolution des températures et des concentrations maximales en cellules d'*A. minutum* (regroupant nos données et celles acquises par le réseau REPHY) est présentée sur la figure 68. En 1997 et 1999 où l'espèce a proliféré jusqu'au stade d'eaux colorées, la température des eaux était généralement supérieure à 16°C et rarement inférieure à 15°C. En 1998, où le stade d'eaux colorées n'a pas été atteint, les températures étaient généralement inférieures à 15°C et n'ont jamais dépassé les 16°C. Ces résultats confirment qu'une température des eaux de l'estuaire de 16°C est une condition essentielle à un bon rendement de germination des kystes et au développement du bloom d'*A. minutum*.

L'évolution du rayonnement incident et des concentrations en cellules d'*A. minutum* est présentée sur la figure 69. En 1998, le rayonnement incident a été important dès la mi-mai (> 2500 J/m²) favorisant un échauffement précoce des eaux de l'estuaire et la germination des kystes. Entre le 20 mai et la mi-juin, correspondant à la période de présence des cellules d'*A. minutum* dans la colonne d'eau, le rayonnement incident a été plus faible (et inférieur à la moyenne mensuelle de 1875 J/m² des 10 dernières années) créant des conditions moins favorables à un développement important de l'espèce. En 1997 et 1999, le bloom d'*A. minutum* a suivi de quelques jours des périodes où le rayonnement incident a été important (> 2500 J/m²). Des températures des eaux supérieures à 15-16°C

et une période consécutive de plusieurs jours avec un rayonnement incident $> 2500\text{J/m}^2$ semblent créer des conditions très favorables à un développement important de l'espèce *Alexandrium minutum* dans les eaux dessalées de l'estuaire de la Penzé.

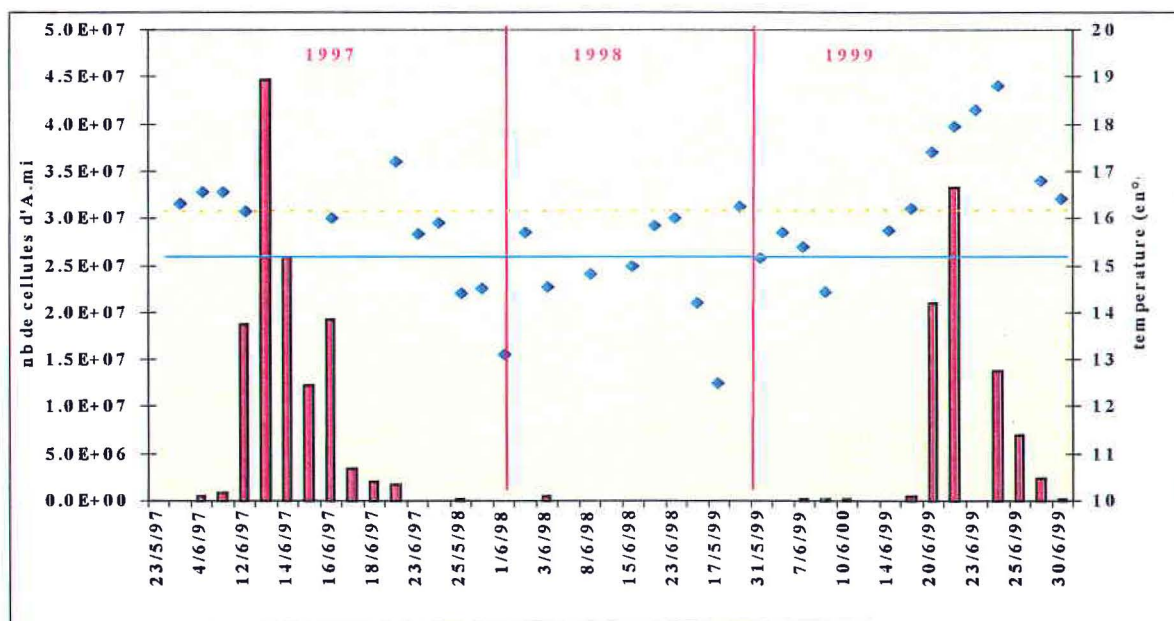


Figure 68. Températures de l'eau et concentrations maximales des cellules d'*A. minutum* en rivière de Penzé en 1997, 1998 et 1999.

Lors des trois années d'étude, *Alexandrium minutum* s'est développé dans l'estuaire de la Penzé dans un milieu fortement enrichi en azote (sous forme d'ammonium, de nitrites et de nitrates, tableau 21). Le plus fort enrichissement en azote provient des nitrates dont les concentrations dans la zone de prolifération d'*A. minimum* ont été comprises entre 97.5 et 526.5 $\mu\text{mol/l}$ (figure 70, dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix, les concentrations maximales hivernales sont de l'ordre de 12 à 14 $\mu\text{mol/l}$). Le milieu est également enrichi en phosphore (concentrations comprises entre 0.94 et 3.94 $\mu\text{mol/l}$) mais en degré moindre que dans le cas de l'azote (dans les eaux côtières de la Baie de Morlaix, les concentrations maximales hivernales sont de l'ordre de 0.5 à 0.6 $\mu\text{mol/l}$). Les rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$ compris entre 51 et 317 (au lieu d'un rapport moyen de 16 dans les eaux côtières) traduisent bien la prédominance des apports azotés par rapport aux apports en phosphore dans l'estuaire. L'estuaire est également enrichi en silice (concentrations comprises entre 26.6 et 87.2 $\mu\text{mol/L}$ au lieu de 4 à 6 $\mu\text{mol/L}$ dans les eaux côtières). Les rapports N/Si élevés traduisent également la prédominance des apports azotés par rapport aux apports en silice dans l'estuaire.

Les flux d'absorption de l'ammonium et du nitrate lors de la période de développement d'*Alexandrium minutum* ont été mesurés dans la communauté phytoplanctonique totale en 1999. L'absorption du nitrate est comprise entre 15.0 et 3445.8 nmol/L/h . Les valeurs maximales sont parmi les plus fortes reportées pour des eaux côtières et estuariennes dans la littérature. L'absorption de l'ammonium est comprise entre 39.7 et 710.3 nmol/L/h et est nettement inférieure à celle du nitrate. L'absorption du nitrate représente entre 21 et 93% de l'absorption azotée totale par la communauté phytoplanctonique. En période de développement d'*A. minutum*, elle représente entre 70 et 93% de l'absorption totale. Ceci correspond très probablement à la très forte disproportion entre les teneurs en nitrates et en ammonium dans le milieu. L'ammonium étant consommé de manière préférentielle au nitrate par le phytoplancton dans son ensemble, les concentrations en ammonium deviennent très faibles voire quasi épuisées dans le milieu en période de bloom ($< 0.30 \mu\text{mol/L}$). Ceci a pour effet de réduire l'effet inhibiteur de l'ammonium sur l'absorption des nitrates. Les nitrates représentent donc la forme azotée qui est absorbée de manière prépondérante par la communauté phytoplanctonique.

En 1999, au maximum d'abondance, *Alexandrium minutum* avec une concentration de 33 349 000 cellules/L représentait 95% des dinoflagellés et 61% de la population phytoplanctonique

totale. Afin d'évaluer spécifiquement l'azote consommé par la population d'*Alexandrium* en milieu naturel au sein de la communauté phytoplanctonique, les flux d'absorption du nitrate et d'ammonium

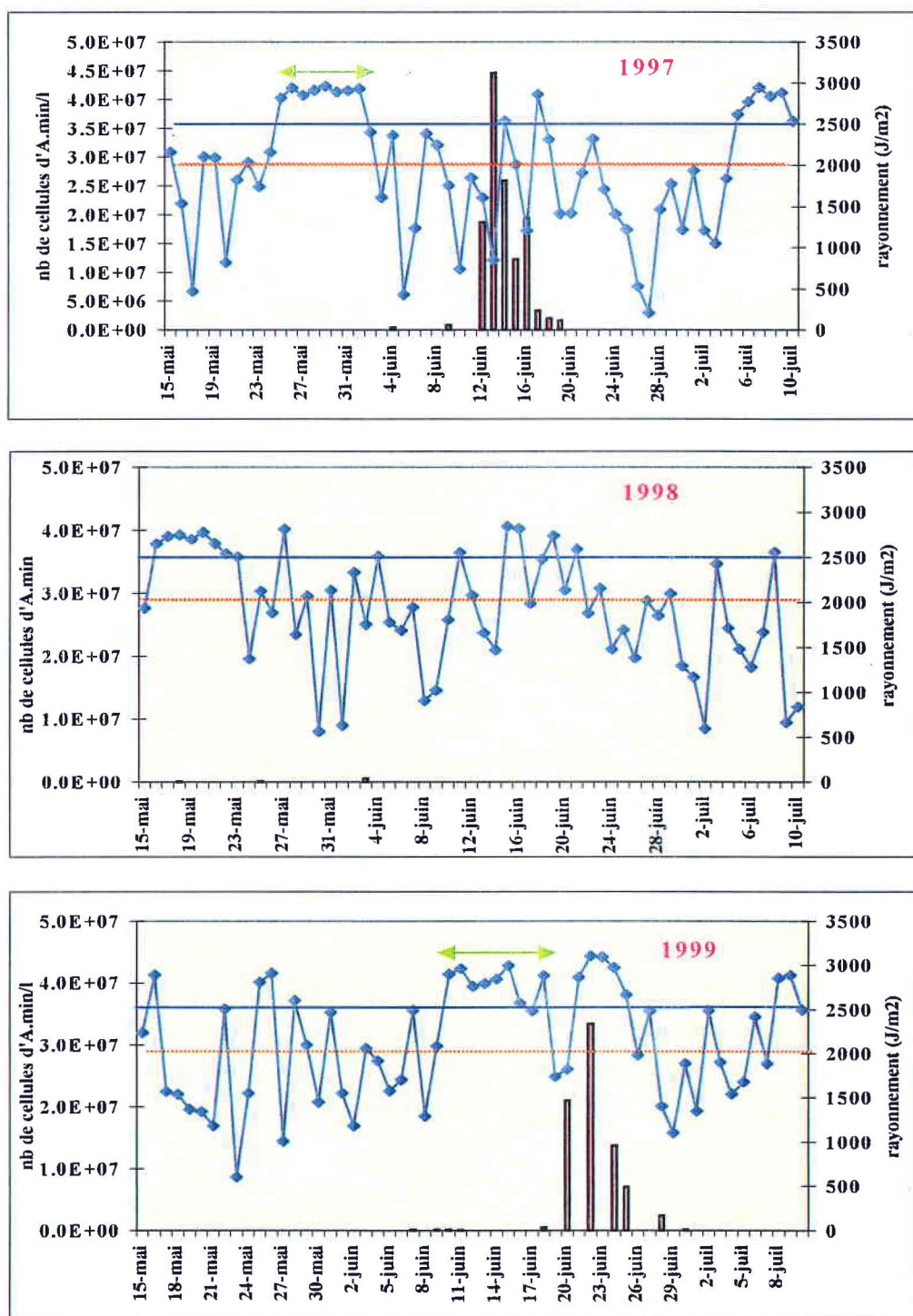


Figure 69. Rayonnement incident (en J/m^2) concentrations maximales des cellules d'*A. minutum* en rivière de Penzé en 1997, 1998 et 1999.

déterminés dans 3 fractions de taille du phytoplancton dont la fraction 30-15 μm où *A. minutum* représentait 90% du phytoplancton.

L'absorption d'ammonium durant l'efflorescence est relativement faible et résulte des faibles concentrations en ammonium dans le milieu qui sont insuffisantes pour assurer les besoins en azote.

Les taux d'absorption de nitrate sont par contre exceptionnellement élevés (> 1900 nmol/L/h) et représentent 83 à 98% de l'azote utilisé dans cette fraction de taille largement dominée par *Alexandrium*. L'absorption spécifique en azote par cellule a été estimée à $1.41 \cdot 10^{-3}$ nmol/j. Lors de l'efflorescence, les nitrates représentent donc la forme d'azote absorbée de manière prépondérante par *Alexandrium minutum*.

La quantité d'azote nécessaire au développement d'*A. minutum* dans l'estuaire de la Penzé a été estimée : une consommation de 97.8 $\mu\text{mol/L}$ d'azote sous forme de nitrate et d'ammonium est nécessaire pour atteindre une densité de cellules de 33 millions/L. Les concentrations en azote dans l'estuaire sous forme de nitrates et d'ammonium (tableau 21) sont donc largement suffisantes pour permettre le développement d'une efflorescence d'*Alexandrium*. Un temps minimal de 20 jours est nécessaire pour atteindre cette densité cellulaire. Ces résultats indiquent qu'un temps minimal de résidence de 20 jours dans la partie de l'estuaire enrichie en azote est une condition indispensable pour atteindre le stade d'eaux colorées. Cette condition peut expliquer la présence d'*A. minutum* dans une zone restreinte de l'estuaire.

Tableau 21a. Plage de variations des variables physiques, chimiques et biologiques mesurées lors du maximum absolu d'abondance d'*A. minutum* en Penzé entre 1997 et 1999.

	T	S	O ₂	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Si(OH) ₄	Chl. <i>a</i>
Min	14.60	16.97	5.10	0.25	1.97	97.5	0.94	26.6	2.94
Max	18.90	30.96	12.11	11.53	6.61	526.5	3.94	87.2	15.18

Tableau 21b. Valeurs minimales et maximales des variables physiques, chimiques et biologiques mesurées lors du maximum absolu d'abondance d'*A. minutum* en 1997, 1998 et 1999.

Année		T	S	O ₂	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Si(OH) ₄	Chl. <i>a</i>
1997	Min	16.3	27.12	5.10	0.25	1.97	97.5	1.23	26.6	10.33
1997	Max	17.5	30.96	7.08	3.61	3.80	197.0	2.94	46.1	12.59
1998	Min	14.89	16.97	5.96	3.43	2.68	177.0	0.94	32.3	2.94
1998	Max	16.35	28.00	6.73	11.53	6.61	526.5	2.48	69.0	10.30
1999	Min	14.60	17.63	5.65	0.37	3.01	273.9	1.54	39.3	1.08
1999	Max	18.90	26.13	12.11	11.51	6.41	478.8	3.94	87.2	15.18

Tableau 21c. Valeurs des variables physiques, chimiques et biologiques mesurées lors du maximum absolu d'abondance d'*A. minutum* en 1997, 1998 et 1999.

Date	T	S	O ₂	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Si(OH) ₄	Chl. <i>a</i>	Nbre cellules <i>A. minutum</i>
12/06/97	17.3	27.66	5.66	3.61	2.65	187.6	2.94	37.1	11.62	18 337 660
03/06/98	14.89	23.03	6.38	9.00	4.47	316.4	1.97	58.2	6.38	536 712
24/06/99	18.90	25.99	12.11	0.37	4.46	273.9	3.62	39.3	15.18	13 743 080

Les flux d'absorption du phosphore ont été mesurés en 1998 et 1999. En 1999, les taux d'absorption de phosphore au maximum de l'efflorescence d'*Alexandrium* par l'ensemble la communauté phytoplanctonique étaient de 380 nmol/L/h. Le maximum d'absorption en phosphore (468 nmol/L/h) a été observé après le bloom lorsque les nanoflagellés dominaient la population phytoplanctonique. L'évolution temporelle de l'activité d'assimilation (nmol/ μg Chl. *a*/h) suit parfaitement les variations des concentrations en phosphate dans le milieu. Avant l'efflorescence d'*A. minutum*, l'activité d'assimilation augmente progressivement jusqu'à 4 nmol/ μg Chl. *a*/h. Lors de l'efflorescence, l'activité d'absorption est minimale (0.7 nmol/ μg Chl. *a*/h). Le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ est un indicateur précieux de l'état nutritif du phytoplancton et permet d'estimer la limitation nutritive des cellules. Avant l'efflorescence, les rapports $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ sont voisins de 1 (le 18 juin pour une salinité

de 25) indiquant que les concentrations en phosphates ($\sim 2 \mu\text{mol/L}$) ne sont pas saturantes. Les forts taux d'absorption de phosphates entraînent une forte diminution des concentrations en phosphates dans le milieu qui deviennent limitantes avant le maximum d'abondance d'*A. minutum*. Les valeurs du rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ sont alors minimales (0.13 le 22 juin et 0.02 le 24 juin). La relation établie entre le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ et les concentrations en phosphates du milieu a permis d'établir que pour que le développement du phytoplancton ne soit pas limité par les phosphates, les concentrations du milieu doivent être supérieures à $1.57 \mu\text{mol/L}$.

Cependant, ces résultats appellent plusieurs commentaires. Les taux de croissance mesurés ne suffisent pas à expliquer les fortes densités d'*A. minutum* observées. Des phénomènes d'agglomération (processus biologique) et/ou d'accumulation (processus physique) sont alors nécessaires pour atteindre les densités observées. De même, alors que le rapport $V_{\text{min}}/V_{\text{max}}$ atteint sa valeur minimale de 0.02, les teneurs en phosphates dans le milieu augmentent de manière importante et auraient donc du supprimer la limitation. Lors des études, la séparation en classe de taille des cellules $<$ et $> 10\mu\text{m}$ n'a pas permis, contrairement aux fractions étudiées lors des mesures des flux d'azote, de mesurer les flux d'absorption de phosphore par *A. minutum*. Les flux mesurés correspondent aux flux d'absorption de l'ensemble du microphytoplancton comprenant les grandes cellules de diatomées. Les résultats obtenus concernant les flux de phosphore doivent être considérés comme préliminaires et demandent à être confirmés par de nouvelles études.

Au cours des trois années d'étude, 37 taxons phytoplanctoniques ont été recensés avec une composition majoritaire de diatomées et de dinoflagellés. Les compositions des populations observées ont été très différentes au cours de ces 3 années. En 1997, une efflorescence quasiment monospécifique a été observée où les cellules d'*Alexandrium minutum* représentaient plus de 97% de la population phytoplanctonique. En 1998, le développement d'*A. minutum* a été restreint et une espèce compétitrice *Heterocapsa triquetra* a supplanté *A. minutum* dominant à plus de 67% la population phytoplanctonique. En 1999, à la différence de ce qui avait été observé en 1997, l'efflorescence n'était pas monospécifique et *A. minutum* s'est développé simultanément avec une population abondante de diatomées et de nanoflagellés.

En 1998, un développement restreint d'*A. minutum* a été observé. Il peut s'expliquer par un mauvais rendement de germination des kystes et une croissance lente des cellules végétatives alors que les températures des eaux de l'estuaire étaient plus faibles (inférieures à 16°C) pendant la période habituelle de la floraison de l'espèce. Une éventuelle limitation par le phosphore peut être également évoquée car les concentrations en phosphates étaient proches des concentrations limitantes. Des espèces moins exigeantes comme *Heterocapsa triquetra* peuvent alors se développer et l'emporter sur *A. minutum*. Les temps minimums de résidence de 20 jours d'*Alexandrium* dans la partie de l'estuaire enrichie en azote n'ont peut être pas été atteints en 1998 alors que les débits minimums de la rivière étaient supérieurs à ceux observés en 1997 et 1999. La comparaison des débits de la rivière et des concentrations en *A. minutum* (figure 71) entre 1997 et 1999 montre que les fortes concentrations ont été observées lorsque les débits de la rivière sont inférieurs à $1 \text{ m}^3/\text{s}$. En 1997 et 1999, les efflorescences d'*Alexandrium* ont été observées en période de morte eau (figure 72) et de faibles débits de la rivière dans des eaux de températures supérieures à 16°C et où les concentrations en éléments nutritifs (notamment en azote) n'étaient pas limitantes. Dans ces conditions, le brassage de la colonne d'eau est minimal et les conditions de pénétration de lumière et de stabilité verticale sont améliorées et permettent un meilleur développement des populations phytoplanctoniques.

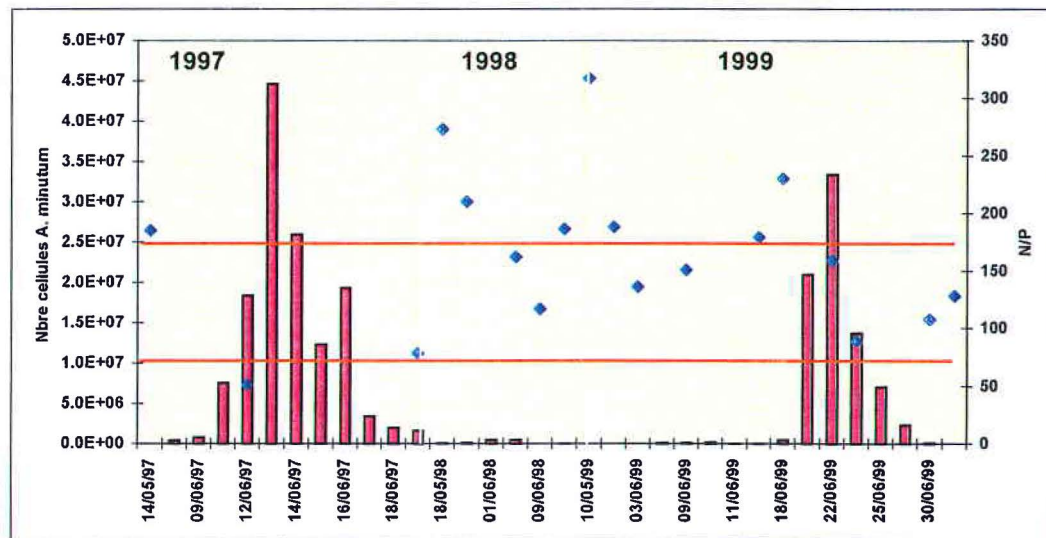
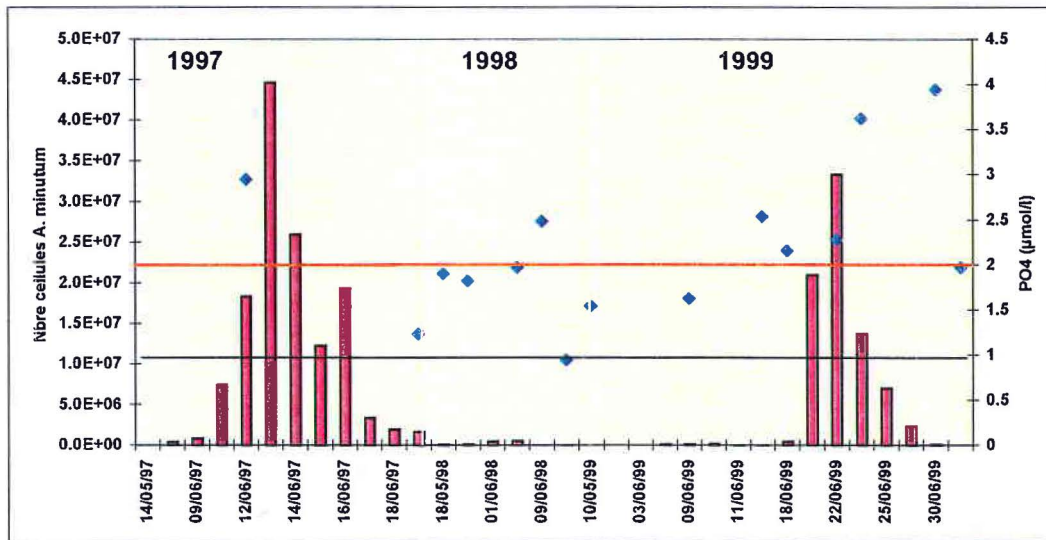
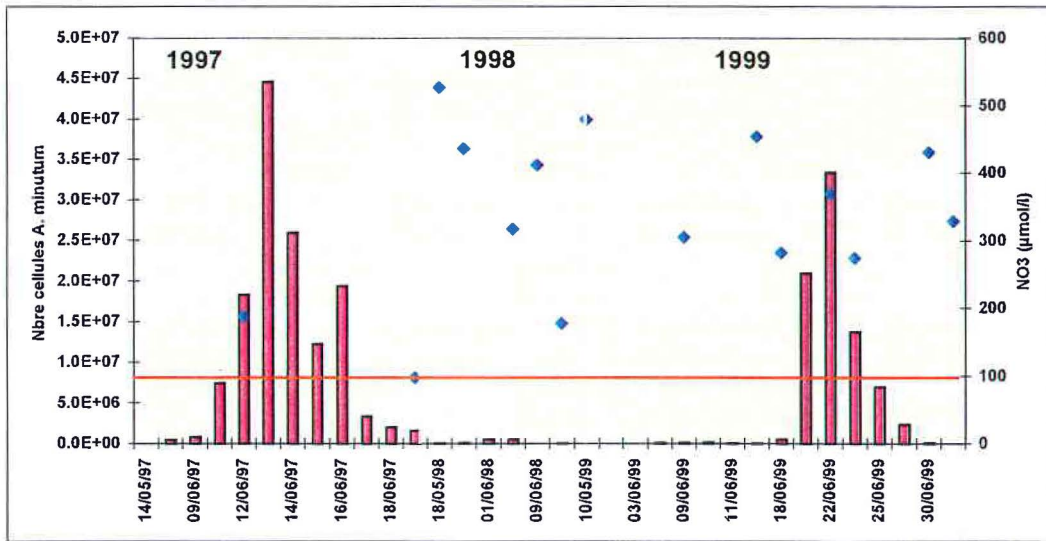


Figure 70. Concentrations en nitrates, phosphates (en µmol/l) et concentrations maximales des cellules d'*A. minutum* en rivière de Penzé en 1997, 1998 et 1999.

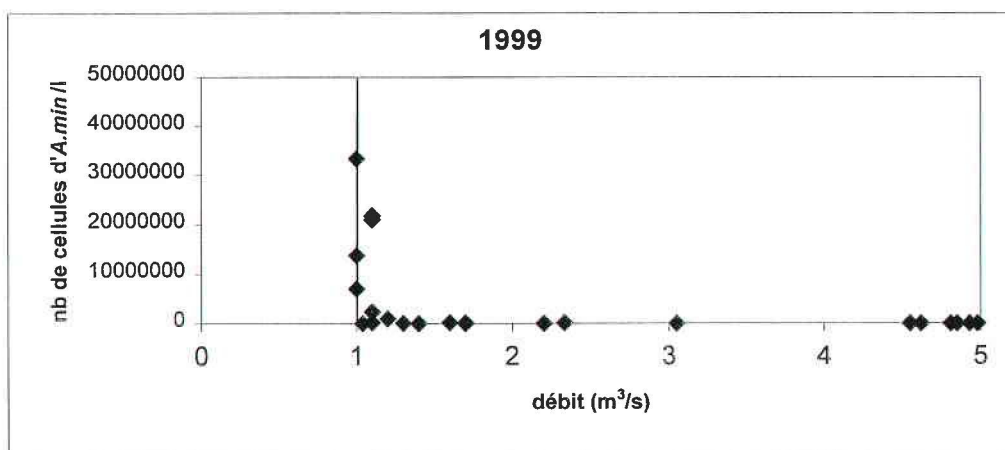
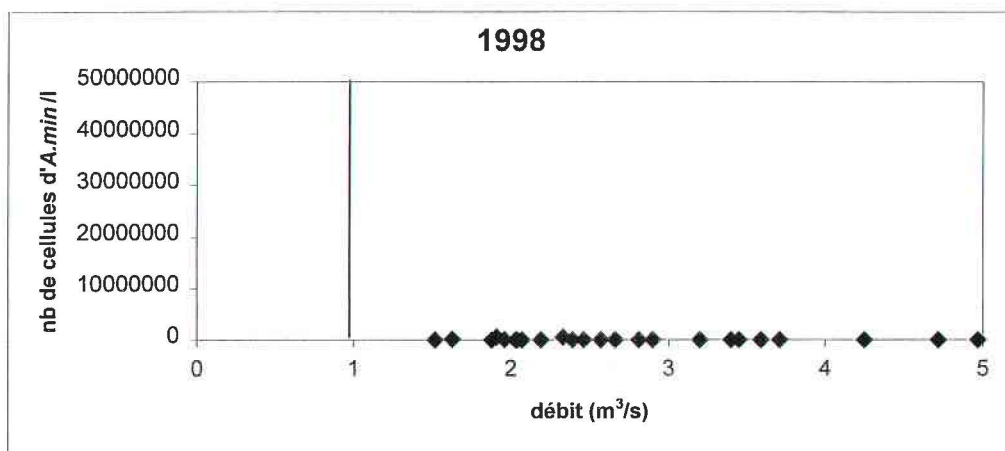
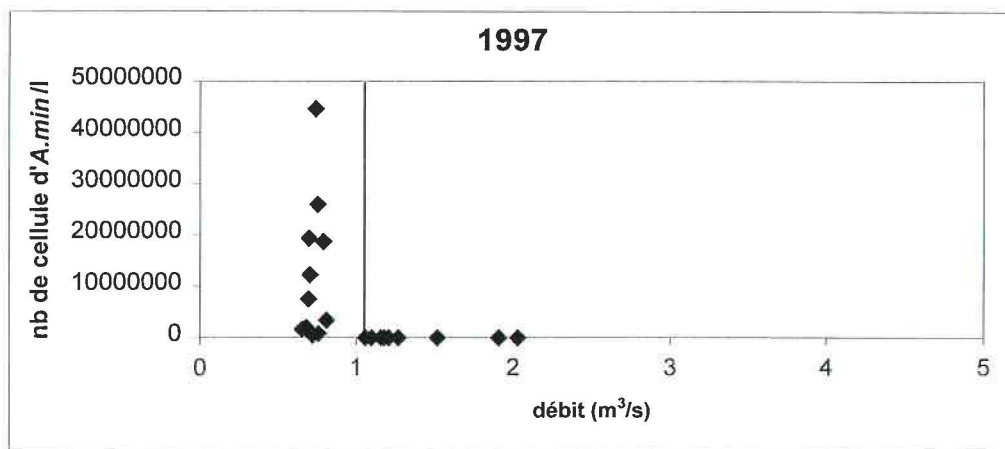


Figure 71. Débits (en m³/s) de la Penzé et concentrations maximales des cellules d'A. minutum en rivière de Penzé en 1997, 1998 et 1999.

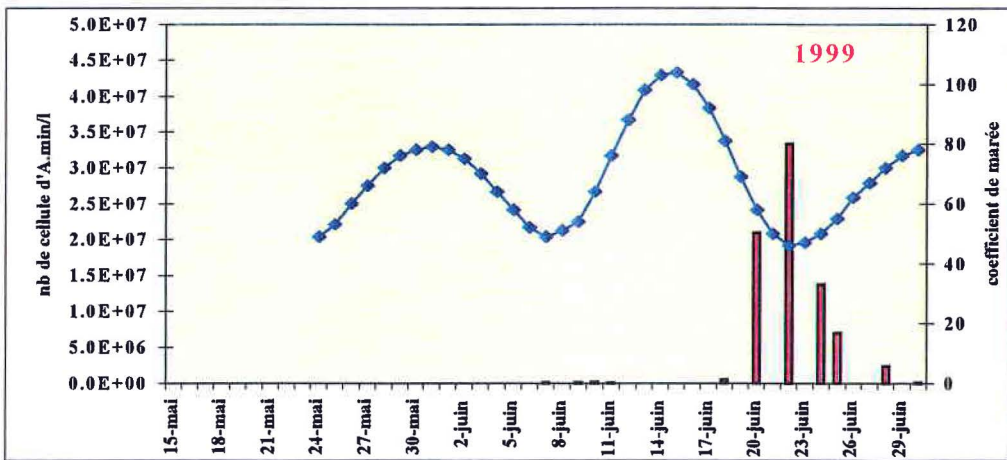
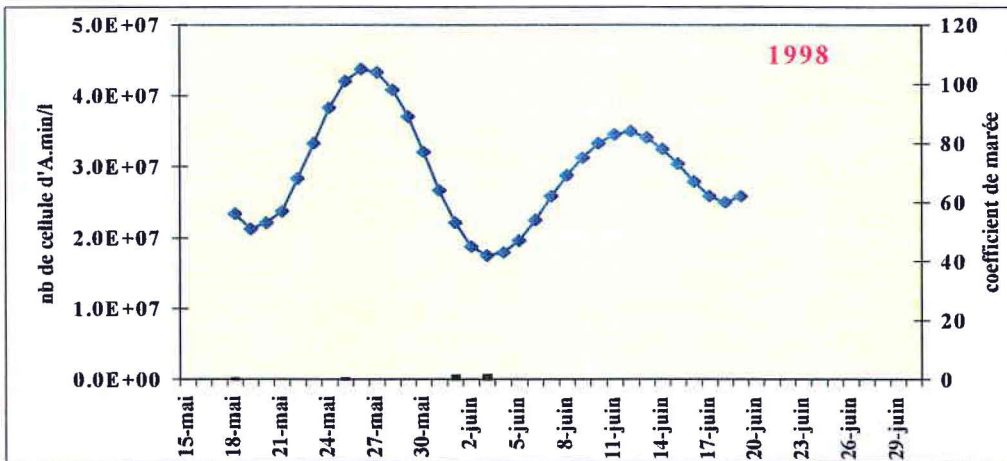
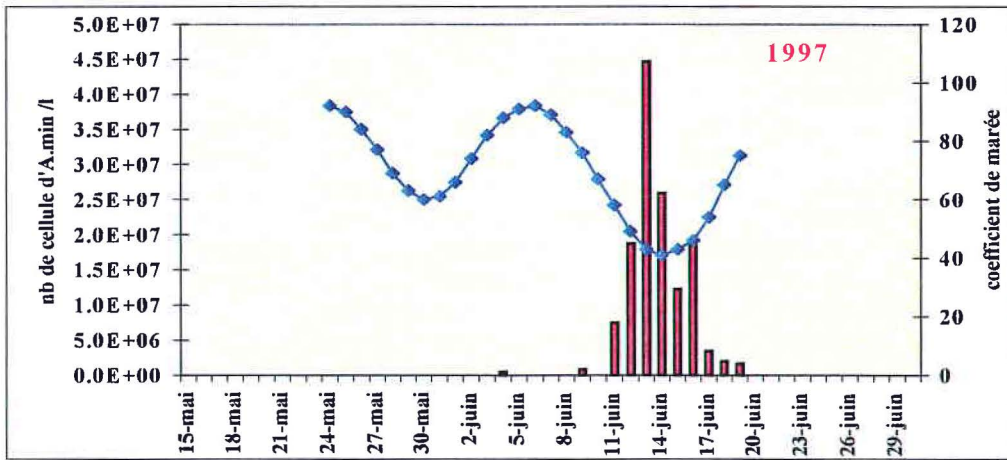


Figure 72. Évolution des coefficients de marée et des concentrations maximales des cellules d'*A. minutum* en rivière de Penzé en 1997, 1998 et 1999.

Conclusion :

Les travaux menés entre 1997 et 1999 dans l'Estuaire de la Penzé ont permis de préciser les conditions dans lesquelles se développent les efflorescences du dinoflagellé toxique *Alexandrium minutum*. Les principaux résultats ont permis de montrer que :

- les efflorescences se développaient dans les eaux dessalées (entre 17 et 31) de la partie amont de l'estuaire en période de morte eau et de faibles débits de la rivière,
- des températures de l'ordre de 16°C étaient nécessaires pour obtenir un bon rendement de germination des kystes produits lors de blooms antérieurs et un bon développement des cellules végétatives d'*Alexandrium*,
- des espèces compétitrices (notamment *Heterocapsa triquetra*) pouvaient se développer et l'emporter sur *A. minutum*,
- l'espèce se développait dans un milieu fortement enrichi en azote et en phosphore avec une prédominance très marquée des apports en azote (N/P compris entre 51 et 317),
- les flux d'absorption des nitrates par *Alexandrium* étaient exceptionnellement élevés et représentaient 83 à 98% de l'azote utilisé,
- un temps minimum de résidence de 20 jours dans la partie de l'estuaire enrichie était nécessaire pour atteindre le stade d'eaux colorées,
- les concentrations en phosphates pouvaient devenir limitantes au moment de l'efflorescence pour des valeurs inférieures à 1.57 µmol/l.

Les résultats obtenus concernant les flux de phosphore doivent être considérés comme préliminaires et demandent à être confirmés par de nouvelles études prenant en compte les rôles de l'azote et du phosphore dans le développement des efflorescences d'*Alexandrium*.

Ce travail a pu être réalisé grâce à la collaboration de Jean Claude Le Saux du Laboratoire Côtier de Concarneau (IFREMER) et des marins de la Station Biologique de Roscoff.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson, D.M., 1980.** Effets of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. *J. Phycol.*, 16, 166-172.
- Anderson, D.M., Chisholm, S.W. & Watras, C.J., 1983.** Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, 76, 2, 179-189.
- Anderson, D.M. & Keafer, B.A., 1987.** An endogenous clock in the *toxic* marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Nature*, 325, 616-617.
- Anderson, D.M. & Morel, F.M.M., 1979.** The seeding of two red tide *blooms* by the germination of benthic *Gonyaulax tamarensis* hypnocysts. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 8, 279-293.
- Anderson, D.M., Taylor, C.D. & Armbrust, E.V., 1987.** The effect of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 340-351.
- Anderson, D.M. & Wall, D., 1978.** Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *J. Phycol.*, 14, 224-234.
- Andrieux-Loyer, F., 1997.** Les formes de phosphore particulaire et sédimentaire en environnement côtier. Méthodes d'analyse, biodisponibilité; échange. *Thèse de doctorat de spécialité Chimie Appliquée - Chimie Marine, Université de Bretagne Occidentale*, 329p.
- Auffret, G.A. 1968.** Contribution à l'étude sédimentologique de la ria de Penzé (Finistère). *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Paris 6*, 127p.
- Balech, E., 1985.** The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the *tamarensis* group. In: "*Toxic Dinoflagellates Blooms*". Anderson et al. (eds). Elsevier Intercept. New York, 33-38.
- Balech, E., 1990.** A short diagnostic description of *Alexandrium minutum*. In: *Toxic Marine Phytoplankton*, Graneli E. et al. (eds), Elsevier Intercept, New York, 77.
- Belin, C., Beliaeff, B., Raffin B., Rabia, M. & Ibanez, F., 1989.** *Harmful Marine algal Blooms*. Lassus et al. (eds). Lavoisier Intercept. Paris, 771-776.
- Bendschneider, K. & Robinson, R.J., 1952.** A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea water. *J. Mar. Res.*, 11, 87-96.
- Bienfang, P.K., 1975.** Steady state analysis of nitrate and ammonium assimilation by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 402-411.
- Binder, B.J. & Anderson, D.M., 1990.** Biochemical composition and metabolic activity of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *J. Phycol.*, 26, 289-298.
- Blanco, J., 1990.** Cyst germination of two dinoflagellates species from Galicia (N.W). *Sci. Mar.*, 54, 287-291.

- Bowden, K.F., 1967.** Circulation and diffusion. *Estuaries, American Ass. Adv. Science*, 15-44.
- Cannon, J. A., 1989.** A toxic bloom in the Port River, Adelaide. *Red tide Newsletter, Sherkin Isl. Mar. Stat.* 2, 3.
- Cannon, J.A., 1993.** Germination of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* from sediments in the Port River, South Australia. In: *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Smayda T.J. & Shimizu Y. (eds), Elsevier*, 103-108.
- Carlsson, P. & Graneli, E., 1998.** Utilisation of dissolved organic matter (DOM) by phytoplankton, including harmful species. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Anderson et al. (eds) NATO ASI Series*, 41, 509-524.
- Carpenter, E.J. & Dunham, S., 1985.** Nitrogenous nutrient uptake, primary production and species composition of phytoplankton in the Carmans river estuary. Long Island, New York, *Limnol. Oceanogr.*, 30, 513-526.
- Carreto, J.I., Carigan, M.O. & Montoya, N.G., 2000.** Comparative study on mycosporine amino acids, paralytic shellfish toxins and pigment profiles of the toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense*, *A. catenella* and *A. minutum*. *Proceedings of Harmful Algal Blooms, ninth Conference Tasmania 2000*, p97.
- Carritt, D.E. & Carpenter, J.H., 1966.** Comparaison and evaluation of currently employed modifications of the Winckler method for determining dissolved oxygen in sea-water ; a NASCO report. *J. Mar. Res.*, 24, 286-318.
- Chang, F.H., Mackenzie, L., Till, D., Hannah, D. & Rhodes, L., 1995.** The first toxic shellfish outbreaks and the associated phytoplankton blooms in early 1993 in New Zealand. In: *Harmful Marine algal Blooms. Lassus et al. (eds). Lavoisier Intercept. Paris*, 145-150.
- Cooper, L.H.N., 1937.** On the ratio of nitrogen to phosphorus in the sea. *Ibid.*, 22, 177-182.
- Dale, B., 1976.** Cyst formation, sedimentation and preservation : factor affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Rev. Paleobot. Palynol.* 22, 39-60.
- Dale, B., 1983.** Dinoflagellate resting cysts : "benthic plankton". In: *Survival strategies of algae. Fryxell (ed.). Cambridge Univ. Press.* 29-136.
- Delgado, M., Estrada, M., Camp, J., Fernandez, J.V., Santmarti, M. & Lleti ,C., 1990.** Development of a toxic *Alexandrium minutum* Halim (Dinophyceae) bloom in the harbour of Sant Carles de la Ràpita (Ebro Delta, northwestern Mediterranean). *Scient. Mar.*, 54, 1-7.
- Dortch, Q., 1990.** The interaction between nitrate and ammonium uptake in phytoplankton. *Mar. Biol.*, 79, 151-164.
- Doucette, G.J., Cembella, A.D. & Boyer, G.L., 1989.** Cyst formation in the red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) : Effects of iron stress. *J. Phycol.* 25, 721- 731.

- Dugdale, R.C. & Goering, J.J., 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 196-206.
- Dugdale, R.C. & Wilkerson, F.P., 1986. The use of ^{15}N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans ; experimental considerations. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 673-689.
- Durand, G., Arzul, G. & Videau, C., 2000. Effets des herbicides dans les eaux de la baie de Morlaix sur le phytoplancton marin toxique pouvant contaminer les coquillages consommables. *Rapport de contrat Interagences de l'Eau*, 110p.
- Endo, T. & Nagata, H., 1984. Resting and germination of cysts of *Peridinium* sp. (Dinophyceae). *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, 31, 23-33.
- Érard-Le Denn, É., 1991. *Alexandrium minutum* (Dinophycées). In: " *Le phytoplancton nuisible des côtes de France : de la biologie à la prévention* ", Sournia, A., et al., (eds.), Ifremer, Brest, 83-90.
- Érard-Le Denn, É., 1997. *Alexandrium minutum*. Efflorescences toxiques des eaux côtières françaises. *Repère Océan, Berland B. & Lassus P. (eds)*, 13, 53-65.
- Érard-Le Denn, É. & Boulay, V., 1995. Resting cysts of *Alexandrium minutum* in marine sediment: quantification by three methods. In: *Harmful Marine Algal Blooms, Lassus P. et al (eds)*, Lavoisier, Paris., 725-730.
- Erard-Le Denn, E., Chrétiennot-Dinet, M.J. & Probert, I., 2000. First report of parasitism on the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 50, 109-113.
- Érard-Le Denn, É., Cochard, M.L. & Le Grand, J., 1998. Étude sur l'utilisation des kystes d'*Alexandrium minutum* à la prévision des efflorescences. *Rapport PNEAT/contrat universitaire n°97.5.440912*, 18 p.
- Érard-Le Denn, É., Desbruyeres, E. & Olu, K. 1993. *Alexandrium minutum* : resting cyst distribution in the sediments collected along the Brittany coast. In: *Toxic Phytoplankton Bloom in the Sea, Smayda T. J. & Shimizu Y. (eds)*, Elsevier Intercept, New York, 109-114.
- Érard-Le Denn, É., L'Yavanc, J. & Cochard, M.L., 1996. Cycle de distribution des kystes d'*Alexandrium minutum* dans les sédiments de l'estuaire de Morlaix - Schéma de transit sédimentaire. *Rapport PNEAT/subvention n° 94199*, 8p.
- Fanning, K.A. & Pilson, M.E.Q., 1973. On the spectrophotometric determination of dissolved silica in natural waters. *Anal. Chem.*, 45, 136-140.
- Flynn, K.J. & Flynn, K., 1995. Dinoflagellate physiology : Nutrient stress and toxicity. In: *Harmful Marine Algal Blooms. Lassus et al. (eds)*, Lavoisier, Paris, 541-550.
- Fouché, D. & Masson, D., 1999. Evaluation du risque d'introduction d'espèces indésirables par l'intermédiaire des eaux de ballast des navires. *Rapport IFREMER DEL/LT/R.INT/99*, 103p.

- Fraga, S., 1988.** Report of Red Tide and shellfish toxicity in Spain, 1987. *Red Tide Newsletter, Sherkin Isl. Mar. Stat.* 1, 5.
- Fukoyo, Y., Watanabe, M.M. & Watanabe, M., 1982.** Encystment and excystment of red tide flagellates (2) Seasonality of encystment of *Protogonyaulax tamarensis* and *P. catanella*. *Nat. (Jpn.) Inst. Env. Stud. Res. Rep.*, 30, 27-42.
- Giacobbe, M. G. & Maimone, G., 1994.** First report of *Alexandrium minutum* Halim in Mediterranean lagoon. *Cryptogamie, Algol.* 15, 47-52.
- Glibert, P.M., 1982.** Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization. *Mar. Biol.*, 70, 209-222.
- Glibert, P.M., Conley, D.J., Fisher, T.R., Harding Jr, L.W. & Malone, T.C., 1995.** Dynamics of the 1990 winter/spring bloom in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122, 27-43.
- Glibert, P.M. & Garside, C., 1992.** Diel variability in nitrogenous nutrient uptake by phytoplankton in the Chesapeake Bay plume. *J. Plankt. Res.*, 14, 2, 271-288.
- Gosselin, S., Levasseur, M. & Gauthier, D., 1995.** Transport and deballasting of toxic dinoflagellates via ships in the Grande Entree Lagoon of the Iles de la Madeleine (Gulf of St. Lawrence, Canada). In : *Harmful Marine Algal Blooms. Lassus P. et al (eds). Lavoisier Publishing*, 591-596.
- Grall, J.R., 1972.** Recherches quantitatives sur la production primaire du phytoplancton dans les parages de Roscoff. *Thèse de Doctorat d'État ès-sciences naturelles, Université de Paris 6*, 247p.
- Graneli, E., Johanson, N. & Panasso, R., 1998.** Cellular toxin contents in relation to nutrient conditions for different groups of phycotoxins. *Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*, 321-324.
- Gross, J., 1988.** A red tide break out in Cork Harbour, July 1987. *Red Tide Newsletter, Sherkin Isl. Mar. Stat.*, 1, 4.
- Grillo, J.F. & Gibson, J., 1979.** Regulation of phosphate accumulation in the unicellular cyanobacterium *Synechoccus*. *J. Bacteriol.*, 140 (2), 508-517.
- Guiraud, G. & Fardeau, J.C., 1980.** Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en azote-15. *Analisis*, 8, 148-152.
- Halim, Y., 1960.** *Alexandrium minutum* nov.g. nov. sp. Dinoflagellé provoquant des "eaux rouges". *Vie et milieu*, 11, 102-105.
- Hallegraeff, G.M. & Bolch, C.J., 1992.** Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ship's ballast water : implications for plankton biogeography and aquaculture. *J. Plankton Res.* 14, 1067-1084.

- Hallegraeff, G.M., Steffenson, D.A. & Stanley, S.O., 1988.** Red tide by *Alexandrium minutum* in south Australia.. *Red Tide Newsletter, Sherkin Isl. Mar. Stat.*, 1, p3.
- Harrison, W.G., 1978.** Experimental measurements of nitrogen remineralization in coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 684-694.
- Honsell, G., 1993.** First report of *Alexandrium minutum* in Northern Adriatic waters (Mediterranean sea). In : *Toxic Phytoplankton Bloom in the Sea. Smayda T. J. & Shimizu Y. (eds). Elsevier Intercept. New York*, 127-132.
- Huber, G. & Nipkow, F., 1923.** Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundella* O. Fr. Mull.. *Flora New Series*, 16, 114-215.
- Hwang, D.F., Lu, Y.H., Tsai, Y.H. & Liao, H.J., 2000.** Toxin profile of wild and cultured cells *Alexandrium minutum* in Taiwan. *Proceedings of Harmful Algal Blooms, ninth Conference Tasmania 2000*, p139.
- Hoe Chang, F., McClean, M., 1997.** Growth responses of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) as a function of three different nitrogen sources and irradiance. *New Zeal. J. Mar. Fresh Reas.*, 31, 1-7.
- Ishikawa, A. & Taniguchi, A., 1996.** Contribution of benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Oginawa Bay, northeast Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140, 169-178.
- Kanda, J. Zeamann, D.A., Conquest, L.D. & Bienfang, P.K., 1990.** Nitrate and ammonium uptake by phytoplankton populations during the spring bloom in Auke Bay, Alaska. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 30, 509-524.
- Kokkinakis, S.A. & Wheeler, P.A., 1987.** Nitrogen uptake and phytoplankton growth in coastal upwelling regions. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 5, 1112-1123.
- Koray, T. & Buyukisik, B., 1988.** Toxic dinoflagellate blooms in the harbour region of Izmir bay (Aegean sea). *Rev. Inst. Océanogr. Méd.*, 91-92, 25-42.
- Koroleff, F., 1970.** Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. In : "Information on techniques and methods for seawater" *rapp. P.v., Réunion. Cons. perm. Int. Explor. Mer.*, 3, 19-22.
- Kristiansen, S., Farbrot, T. & Wheeler, P.A., 1994.** Nitrogen cycling in the Barentz Sea – Seasonal dynamics of new and regenerated production in the marginal ice zone. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 7, 1630-1642.
- Kristiansen, S. & Paasche, E., 1989.** An improved method for determining relative ^{15}N abundance in ammonium regeneration studies by direct diffusion. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 54, 203-207.
- Labib, W. & Halim, Y., 1995.** Diel vertical migration and toxicity of *Alexandrium minutum* Halim red tide, in Alexandria, Egypt. *Mar Life*, 5, 11-17.

- Lassus P., Le Doux M., Bardouil M., Bohec M., Erard-Le Denn E. 1994. Kinetics of *Alexandrium minutum* Halim toxin accumulation in mussels and clams. *Natural toxins*, 2, 329-333.
- Laws, E.A., 1984. Isotope dilution models and the mystery of vanishing ^{15}N . *Limnol. Oceanogr.*, 29, 379-386.
- Le Doux M., Nézan E., Erard E., Frémy J.M. 1990. Recent occurrence of paralytic shellfish poisons from northwestern coast of France. In *Proceedings of annual meeting of American Shellfisheries Association Williamsburg*, S. Hall Ed..
- Le Doux M., Bardouil M. Nézan E., Erard E. 1991. Field and experimental studies of shellfish contaminated by an *Alexandrium minutum* strain. In *Proceeding of symposium on marine biotoxins*, Frémy J.M.Ed., 43-51.
- Lewis, J., 1988. Cysts and sediments: *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium machaerophorum*) in Loch Creran. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 68, 701-714.
- Lewis, J., Tett P. & Dodge, J.D., 1985. The cyst-theca cycle of *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium machaerophorum*) in Creran, a Scottish west coast sea-loch. In: *Toxic Dinoflagellates*. Anderson, White & Baden (eds), Elsevier, Amsterdam, 85-90.
- Le Corre, P., L'Helguen, S. & Wafar, M.V.M., 1993. Nitrogen source for uptake by *Gyrodinium cf. aureolum* in a tidal front. *Limnol. Oceanogr.*, 38, 446-453.
- L'Helguen, S., 1991. Absorption et régénération de l'azote dans les écosystèmes pélagiques du plateau continental de la Manche Occidentale. Relations avec le régime de mélange vertical des masses d'eaux ; cas du front thermique d'Ouessant. *Thèse de doctorat de spécialité Chimie Appliquée - Chimie Marine, Université de Bretagne Occidentale*, 212p.
- L'Helguen, S., Madec, C. & Le Corre, P., 1996. Nitrogen uptake in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 42, 803-818.
- Locke, A., Reid, D.M., Van Leeuwen, H.C., Sprules, W.G. & Carlton, J.T., 1993. Ballast water exchange as a means of controlling dispersal of freshwater organisms by ships. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 50, 2086-2093.
- Lorenzen, C.J., 1966. A method for continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, 16, 45-57.
- MacIsaac, J.J., Grunseich, G.S., Glover, H.E. & Yentsch, C.M., 1979. Light and nutrient limitation in *Gonyaulax excavata* : nitrogen ad carbon trace results. In : « *Toxic dinoflagellate blooms* » Taylor/Seliger (eds) Elsevirer North Holland, 107-110.
- Mackenzie, L. & Rhodes, L., 1993. Toxic shellfish event in New Zealand attributed to *Gymnodinium cf. breve* and *Alexandrium minutum*. *Harmful Algal News*, 7, p2.
- Maguer, J.F., 1997. Absorption et régénération de l'azote dans les écosystèmes côtiers ; Relations avec le régime de mélange vertical des masses d'eaux ; cas du domaine homogène peu profond

de la Manche Occidentale. *Thèse de doctorat de spécialité Chimie Appliquée - Chimie Marine, Université de Bretagne Occidentale, 194p.*

- Maguer, J.F. Le Corre, P. & Madec, C., 1996.** Variations saisonnières de l'absorption de l'azote dans un système brassé peu profond (Manche Occidentale). *Océanol. Acta*, 19, 529-537.
- Martin A.G., Riaux, C. & Grall, J.R., 1977.** Distribution de la matière organique particulaire dans l'estuaire de la Penzé (Nord-Finistère). *J. Recherch. Océanogr.*, 11, 13-19.
- Martin-Jézéquel, V., 1981.** Successions des populations phytoplanctoniques en relation avec les conditions nutritionnelles dans les eaux littorales de la Manche (Roscoff). *Thèse de doctorat de spécialité Océanographie - Biologie, Université de Bretagne Occidentale, 145p.*
- Malone, T.C., 1980.** Algal size. In : « *The physiological Ecology of Phytoplankton* », Morris, I., (eds), Blakwell, London, 43-463.
- Moed, J.R. & Hallegraeff, G.M., 1978.** Some problems arising from the estimation of chlorophyll a and phaeopigments from pre- and post-acidification spectrophotometric measurements. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 63, 787-800.
- Montresor, M., Marino, D., Zingone, A. & Dafnis, G., 1990.** Three *Alexandrium* species from coastal tyrrhenian sea waters (Mediterranean sea). In : *Toxic Marine Phytoplankton. Graneli et al. (eds). Elsevier Intercept. New York, 82-87.*
- Mullin, J.B. & Riley, J.P., 1965.** The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Anal. Chim. Acta*, 12, 162-170.
- Murphy, J. & Riley, J.P., 1962.** A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, 27, 31-36.
- Nehring, S., 1994.** First living *Alexandrium minutum* resting cysts in Western Baltic. *Harmful Algal News*. 9, 1-2.
- Nehring, S., 1998.** Non-indigenous phytoplankton species in the North sea : supposed region of origin and possible transport vector. *Arch. Fish. Mar. Res.*, 46, 181-194.
- Nézan, E. & Le Doux, M., 1989.** Red tide by *Alexandrium minutum* in France. *Red Tide Newsletter, Sherkin Isl. Mar. Stat.*, 2, 2-3.
- Norén, F., Moestrup, O. & Rehnstarn-Holm, A.S., 1999.** *Parvilucifera infestans* et Moestrup gen. et sp. nov. (Perkinsozoa phylum nov.): a Parasitic Flagellate Capable of Killing Toxic Microalgae. *Europ.J. Protistol.*, 35, 233-254.
- Paasche E. & Kristiansen, S., 1982.** Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslofjord. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 14, 237-249.
- Pennock, J.R., 1987.** Temporal and spatial variability in phytoplankton ammonium and nitrate uptake in the Delaware Estuary. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, 24, 841-857.

- Pettersson, K., 1991.** Seasonal uptake of carbon and nitrogen and intracellular storage of nitrate in planktonic organisms in the Skarregak. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 151, 121-137.
- Pfiester, L.A., 1977.** Sexual reproduction of *Peridinium gatunense* (Dinophyceae). *J. Phycol.*, 13, 92-95.
- Pritchard, D.W., 1967.** What is an estuary : physical viewpoint. *Estuaries*, Lauff, G.H. (ed.), American Ass. Adv. Science, Washington, 3-5.
- Probert I., 1999.** Sexual reproduction and ecophysiology of the marine dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim. Thèse, Univ. of Westminster, Londres et Ifremer, Del/ec, 254p.
- Probert, I., Lewis J. & Erard-Le Denn, E. 1997.** Observation on vegetative reproduction and the sexual life cycle of the marine dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *The Phycologist*, 44.
- Probert, I., Lewis, J. & Erard-Le Denn, E., 1998.** Intracellular nutrient status as a factor in the induction of sexual reproduction in marine dinoflagellates. *Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*, 343-344.
- Price, N.M., Cochlan, W.P. & Harrison, P.J., 1985.** Time course of uptake of inorganic and organic nitrogen by phytoplankton in the strait of Georgia : comparison of frontal and stratified communities. *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 35, 9, 1579-1593.
- Redfield, A.C., 1934.** On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In "James Johnstone Memorial Volume", University of Liverpool, 176-192.
- Riaux, C., 1981.** Microphytes de l'interface "eau-sédiment" dans une ria de Bretagne-nord : Peuplements, biomasse, production, cycle annuel, variabilité à court terme. *Thèse de Doctorat d'État ès-sciences naturelles, Université de Paris 6*, 299p.
- Riaux, C. & Douvillé, J.L., 1980.** Short-term variations in phytoplankton biomass in a tidal estuary in Northern Brittany. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 10, 85-92.
- Riaux, C. & Grall, J.R., 1982.** Hydrologie et biomasse phytoplanctonique dans un estuaire de Bretagne-nord, la Penzé. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 67, 387-404.
- Richardson, K., 1997.** Harmful or exceptional phytoplankton blooms in a marine ecosystem. *Adv. Mar. Bio.*, 31, 301-385.
- Sahlsten, E., Sorensen, F. & Pettersson, K. 1991.** Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 121, 227-246.
- Scarrat, A.M., Scarrat, D.J. & Scarrat, M.G., 1993.** Survival of live *Alexandrium tamarense* cells in mussels and scallops spat under simulated transfer conditions . *J. Shellfish Res.*, 12, 383-388.
- Smith, T.E. & Kerr, S.R., 1992.** Introduction of species transported in ship's ballast waters: the risk to Canada's marine resources. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 1867, 16p.

- Solorzano, L., 1969.** Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 799-801.
- Subba Rao, D.V., Sprules, W.G., Locke, A. & Carlton, J.T., 1994.** Exotic phytoplankton from ship's ballast waters : risk of potential spread to mariculture sites on Canada's east coast. *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 937, 51 p.
- Taylor, F.J.R., 1987.** Ecology of Dinoflagellates. In : *The Biology of the Dinoflagellates*. Taylor F.J.R. (ed.), Blackwell, 399-501.
- Theobald, A., 1993.** The cysts of *Alexandrium minutum* in the Morlaix Estuary, Brittany, France. *Final Year Project, University of Westminster*. 65pp.
- Tréguer, P. & Le Corre, P., 1975.** Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (Utilisation de l'Auto-analyseur II Technicon), 2ème édition. *Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 110 p.
- Utermöhl, H., 1958.** Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, 9 : 1-13, pl.1.
- Videau, C., 1993.** Phytoplankton dans la Baie de Quiberon et facteurs nutritifs limitant la production primaire. *Rapport CISE-Ouest/UBO*, 92p. + Annexes.
- Videau, C., 1995.** Facteurs nutritifs limitant la production primaire en Baie de Seine. *Rapport du contrat IFREMER/UBO, CR9 94 2 43 2405 DEL/CMCN*, 63p. + Figures.
- Videau, C., 1997.** Recherche des facteurs nutritifs favorisant la croissance phytoplanktoniques dans le panache de dilution de la station d'épuration de Douarnenez. Cas de *Gymnodinium mikimotoi*. *Rapport du contrat Agence de l'Eau Loire-Bretagne/UBO*, 47p.
- Videau, C., 1999.** Flux de phosphore dans le phytoplankton du panache de la Seine en situation printanière. Campagne BLOOMSEINE (mai 1998). *Rapport du contrat IFREMER/UBO, CR 34 98 2 431 416*, 24p.
- Videau, C., 2000.** Recherche des éléments nutritifs favorisant la croissance de *Gymnodinium chlorophorum* (*Gymnodinium* "vert") en Baie de Concarneau. *Rapport de la commande Agence de l'Eau Loire-Bretagne/UBO*, 24p.
- Wafar, M.V.M., 1981.** Nutrients, primary production and dissolved and particulate organic matter in well-mixed temperate coastal waters (Bay of Morlaix - Western English Channel). *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Paris 6*, 226p.
- Weiss, R.F., 1970.** The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and sea water. *Deep-Sea Res.*, 17, 721-735.
- Wood, E.D., Armstrong, F.A.J. & Richards, F.A., 1967.** Determination of nitrate in sea water by cadmium copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47, 23-31.

Wyatt, T. & Jenkinson, I.R., 1997. Notes on *Alexandrium* populations dynamics. *J. Plankt. Res.*, 19, 551-575.

Yentsch, C.S. & Menzel, D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.*, 10, 221-231.

ANNEXE

Tableau 1. Correspondance entre numéros de stations, point et localisation des stations occupées lors de radiales occupées en 1997.

Date	Station	Heure (TU+2)	Profondeur	Point	LOCALISATION
14/05/1997	1	14:05	3	K	Lanneunet
14/05/1997	2	14:15	3	M	La Roche
14/05/1997	3	14:40	4	N	Goaz ar Sauz
14/05/1997	4		4	N'	
14/05/1997	5	15:20	4	O	Ste Marguerite
14/05/1997	6	15:55	5	Q	Aval Pont de la Corde
14/05/1997	7	16:08	5	R	Porzdoun
14/05/1997	8	16:30	6	R'	
14/05/1997	9	16:55	8	S	Figuier

Date	Station	Heure (TU+2)	Profondeur	Point	LOCALISATION
19/06/1997	1	05:35	5	B	Goaz ar Rouz
19/06/1997	2	05:50	5	D	Berjezou
19/06/1997	3	06:00	5	E	Amont Milin
19/06/1997	4	06:10	5	H	Goazalan
19/06/1997	5	06:20		I	Pont Eon
19/06/1997	6	06:35	5	K	Lanneunet
19/06/1997	7	07:10	6	O	Ste Marguerite
19/06/1997	8	07:30	6	S	Figuier

Tableau 2. Correspondance entre numéros de stations, point et localisation des stations occupées lors de radiales occupées en 1998.

Date	Station	Heure (TU+2)	Profondeur	Point	LOCALISATION
18/05/1998	1	10:45	2.5	A	Stang Goualc'h
18/05/1998	2	11:00	2.5	B	Goaz ar Rouz
18/05/1998	3	11:10	2.5		Keranton Izella
18/05/1998	4	11:20	2.5	F	Milin = Roshamon
18/05/1998	5	11:40	5	I	Pont Eon
18/05/1998	6	12:00	5	L	Aval Kerlin = Kervern
18/05/1998	7	12:20	7	N	Goaz ar Sauz
18/05/1998	8	12:40	6	Q	Aval Pont de la Corde

Date	Station	Heure (TU+2)	Profondeur	Point	LOCALISATION
03/06/1998	1	10:40	2	A	Stang Goualc'h
03/06/1998	2	12:00	0.5	D	Berjezou
03/06/1998	3			E	Amont Milin
03/06/1998	4	12:45	4	H	Goazalan
03/06/1998	5	13:00	4	I	Pont Eon
03/06/1998	6	13:20		K	Lanneunet
03/06/1998	7	13:30		O	Ste Marguerite

Tableau 3. Correspondance entre numéros de stations, point et localisation des stations occupées lors de radiales occupées en 1999.

Date	Station	Heure (TU+2)	Profondeur	Point	LOCALISATION
10/05/1999	1	12:30	3	G	Aval Milin
10/05/1999	2	12:50		J	Ty Cam
10/05/1999	3	13:15	3	K	Lanneunet
10/05/1999	4	13:32		L	Aval Kerlin = Kervern
10/05/1999	5	13:50		L	Aval Kerlin = Kervern
10/05/1999	6	14:20		L	Aval Kerlin = Kervern
10/05/1999	7	14:52		N	Goaz ar Sauz
10/05/1999	8	15:17	4.5	Q	Aval Pont de la Corde

Date	Station	Heure (TU+2)	Profondeur	Point	LOCALISATION
22/06/1999	1				
22/06/1999	2				
22/06/1999	3	14:45		F	Milin = Roshamon
22/06/1999	4	15:05	4	H	Goazalan
22/06/1999	5	15:30	5	I	Pont Eon
22/06/1999	6	15:45	3.5	L	Aval Kerlin = Kervern
22/06/1999	7	16:20	4	O	Ste Marguerite
22/06/1999	8	16:40	5.5	R	Porzdoun