



Projet de fin d'études (PFE)

Spécialité : Océan, Climat et Environnement

Modélisation 0D des efflorescences d'*Alexandrium* en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Non confidentiel

Auteur : Guillaume LE GLAND

Promotion : 2014

Tuteur ENSTA ParisTech :
Laurent MORTIER

Tuteurs organisme d'accueil :
Martin PLUS, Annie CHAPELLE,
Marc SOURISSEAU

Stage effectué du 10/03/2014 au 05/09/2014

Nom de l'organisme d'accueil : Ifremer DYNECO/PELAGOS

Adresse : BP 70 29280 Plouzané

Note de non-confidentialité

Le document est non confidentiel. Il peut donc être communiqué à l'extérieur sous format papier mais également diffusé sous format électronique.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier Martin Plus, Annie Chapelle et Marc Sourisseau, qui m'ont encadré pendant ces six mois. Grâce à eux, j'ai découvert *Alexandrium minutum*, et je me suis posé de nouvelles questions sur le phytoplancton. De plus, les diverses données qu'ils m'ont fournies, tant sur la physique que sur la biologie, m'ont permis de construire et de faire tourner mon modèle.

Merci aussi à Carles Guallar pour les données qu'il m'a fournies et l'aide qu'il m'a apportée.

Merci à Raffaele Siano qui m'a aidé à analyser les données de phytoplancton de 2012 et de 2013.

Merci à Mickael Le Gac qui m'a fait découvrir, par un jour sans pluie, les mesures de terrain d'*Alexandrium minutum*.

Merci à toute l'équipe DYNECO/PELAGOS, pour sa bonne humeur et pour son soutien.

Résumé

Depuis 2010, l'algue unicellulaire *Alexandrium minutum*, cause du syndrome d'empoisonnement par les coquillages PSP (*Paralytic Shellfish Poisoning*), prolifère en baie de Daoulas, à l'intérieur de la rade de Brest, en début d'été. Le stage porte sur la conception d'un modèle capable de reproduire ces efflorescences à partir de données physiques (température, luminosité, apports en nutriments, taux de dilution ...). Ce modèle met *A.minutum* en compétition avec 50 autres espèces de phytoplancton, dont la température optimale et les capacités d'absorption de nutriments sont tirées de manière aléatoire. Il s'avère capable de reproduire la date de l'efflorescence de 2012, avec un bon ordre de grandeur. En 2013, il reproduit l'ordre de grandeur mais avec une efflorescence qui s'étale dans le temps autour du maximum. Des simulations sur d'autres années et d'autres estuaires pourront valider ou non ce type d'outil.

Mots-clés

Alexandrium minutum
Efflorescence (bloom)
Lumière
Dilution
Quota cellulaire
Compétition
Rade de Brest

Phytoplancton
Nutriments
Température
Absorption (uptake)
Croissance
Modèle

Abstract

Since 2010, planktonic algae *Alexandrium minutum*, cause of the PSP (*Paralytic Shellfish Poisoning*) syndrome, has been proliferating in early summer in the bay of Daoulas, within the roadstead of Brest. During this internship, a model has been designed in order to derive these blooms from physical parameters (temperature, irradiance, nutrient supply, dilution rate ...). In the model, *A.minutum* competes with 50 other plankton species with randomly attributed optimal temperature and nutrient uptake abilities. It turns out to reproduce well the bloom of 2012, with a correct date of maximum concentration and a relevant order of magnitude. It reproduces the order of magnitude of 2013 concentrations, but the bloom then is too spread in time around the maximum. Further simulations on other years and estuaries will validate or invalidate this tool.

Keywords

Alexandrium minutum
Bloom
Light
Dilution
Cell quota
Competition
Roadstead of Brest

Phytoplankton
Nutrients
Temperature
Uptake
Growth
Model

Table des matières

Résumé	5	
Introduction		
➤ 1.1/ Les efflorescences d'algues toxiques	10	
➤ 1.2/ Un dinoflagellé toxique : <i>Alexandrium minutum</i>	10	
➤ 1.3/ La baie de Daoulas et sa surveillance : Réphy, Daoulex et Velyger	12	
➤ 1.4/ Modèles de compétition entre espèces de phytoplancton	14	
Méthodes		
➤ 2.1/Système simulé	15	
➤ 2.2/ Équations du modèle	16	
➤ 2.3/ Paramètres du modèle	17	
➤ 2.4/ Détermination des paramètres et relations d'allométrie	19	
➤ 2.5/ Entrées du modèle	24	
➤ 2.6/ Sorties du modèle	27	
➤ 2.7/ Les autres espèces et leur suivi	28	
➤ 2.8/ Organisation du temps	29	
Résultats		
➤ 3.1/ Simulation de la croissance d' <i>A.minutum</i> seul	30	
➤ 3.2/ Simulation d'écosystème complet	31	
➤ 3.3/ Simulation en baie de Daoulas	33	
➤ 3.4/ Étude de sensibilité	34	
➤ 3.5/ Comparaison avec les données de flore totale observée	37	
Discussion		
➤ 4.1/ Un moteur de successions écologiques : la taille de l'espèce ..	40	
➤ 4.2/ Paramètres non pris en compte	41	
Conclusion et perspectives		45
Glossaire		46
Bibliographie		47

Tables des illustrations et annexes

<u>Figure 1</u> : <i>Alexandrium minutum</i>	11
<u>Figure 2</u> : Cycle de vie d' <i>Alexandrium</i>	12
<u>Figure 3</u> : La Baie de Daoulas (noir) et l'estuaire de la Mignonne (rouge, sous-ensemble de la baie) à l'intérieur de la rade de Brest	13
<u>Figure 4</u> : Fonctions de limitation en température et en luminosité	18
<u>Figure 5</u> : Taux de croissance maximal en fonction de la température optimale	20
<u>Figure 6</u> : Schéma des grandeurs principales du modèle	24
<u>Figure 7.1</u> : Débit de la Mignonne	26
<u>Figure 7.2</u> : Dilution simulée dans l'estuaire de la Mignonne	26
<u>Figure 7.2</u> : Température simulée dans l'estuaire de la Mignonne	27
<u>Figure 7.3</u> : PAR à la surface, en moyenne sur une période de 5 jours ---	27
<u>Figure 8</u> : Concentration en <i>Alexandrium minutum</i> d'après la simulation à 1 espèce en estuaire de la Mignonne : 2012 (a) et 2013 (b)	30
<u>Figure 9</u> : Concentration d' <i>Alexandrium</i> et des groupes de taille dans une simulation d'écosystème en estuaire de la Mignonne : 2012 (a) et 2013 (b)	32
<u>Figure 10</u> : Concentration en phosphate et phosphore total (phosphates + phytoplancton) dans une simulation d'écosystème en estuaire de la Mignonne (2012)	33
<u>Figure 11</u> : Concentration d' <i>Alexandrium</i> et des groupes de taille dans une simulation d'écosystème en baie de Daoulas : 2012 (a) et 2013 (b)	34
<u>Figure 12</u> : Concentrations, en cellules par litre, d'après le modèle (bleu) et les observations (rouge) : <i>A.minutum</i> 2012 (a), <i>A.minutum</i> 2013 (b), Flore totale 2012 (c), Flore totale 2013 (d)	34

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Table 1 : Variables et constantes du modèle ----- 21

Table 2 : Amplitude et date des maxima de concentration en *A.minutum*
avec des paramètres de 2012 et de 2013 ----- 35

Introduction

1.1/ Les efflorescences d'algues toxiques

Le phytoplancton est constitué d'algues unicellulaires dont la taille varie de 0,5 μm à quelques centaines de μm . Il est à la base de la chaîne alimentaire marine et joue un rôle essentiel dans les cycles biogéochimiques, contribuant à la moitié de la production d'oxygène de la Terre. Certaines espèces sont toutefois dangereuses car elles produisent des toxines. Ces dernières peuvent nuire à la faune marine, mais aussi aux consommateurs humains car elles s'accumulent dans les coquillages qui filtrent l'eau et se nourrissent du phytoplancton. Les algues toxiques sont ainsi responsables des syndromes d'empoisonnement par les coquillages ASP (*Amnesic Shellfish Poisoning*), DSP (*Diarrhetic Shellfish Poisoning*) et PSP (*Paralytic Shellfish Poisoning*).

Les efflorescences d'algues toxiques sont depuis plusieurs décennies de plus en plus fréquentes le long des côtes (Heisler, et al., 2008). Plusieurs causes possibles sont envisagées : eutrophisation des eaux côtières, meilleure détection, dispersion des espèces par l'Homme, changements hydrologiques et climatiques etc. Leur impact sur l'économie et sur les populations est considérable, puisqu'elles peuvent entraîner des fermetures de parcs ostréicoles et des interdictions de pêche.

1.2/ Un dinoflagellé toxique : *Alexandrium minutum*

Alexandrium minutum est une espèce d'algue toxique de la classe des dinoflagellés, responsable du syndrome PSP (figure 1). Ses toxines (essentiellement des saxitoxines et des gonyautoxines) provoquent, chez ceux qui consomment des coquillages contaminés, des fourmillements aux extrémités, des engourdissements autour des lèvres, des vertiges et des nausées, un pouls rapide, une incoordination motrice. Si la contamination est forte, la paralysie et les troubles respiratoires peuvent être mortels (Chapelle, et al., 2013).

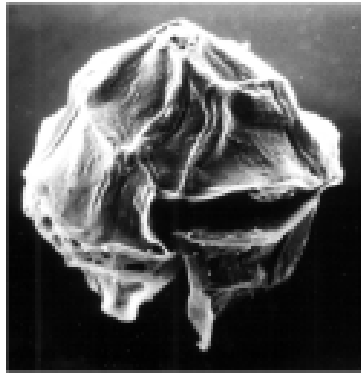


Figure 1 : *Alexandrium minutum*

Les efflorescences d'*Alexandrium minutum*, qui colorent l'eau en rouge, existent en Bretagne depuis la fin des années 1980, dans des estuaires, notamment dans les abers Benoît et Wrac'h, en baie de Penzé et de Morlaix et en Rance (Erard-Le Denn, et al., 2006).

En Bretagne, les périodes d'efflorescence de cette espèce vont de juin à août. En rade de Brest, *Alexandrium minutum* ne cause des événements PSP que depuis 2010. Un pic intense a été observé début juillet 2012, avec jusqu'à 42 millions de cellules par litre au point de mesure « rivière de Daoulas », et plus de 8000 µg équivalent saxitoxine par kilogramme dans les coquillages, soit 10 fois plus que le seuil réglementaire. Deux autres pics, plus faibles, ont été observés en début juillet 2010 et fin juillet / début août 2013 (avec respectivement 430 000, et 360 000 cellules par litre au maximum). En 2014, les concentrations ont été importantes, parfois supérieures à 1 000 000 de cellules par litre, pendant une grande partie des mois de juin et de juillet. En France, *Alexandrium minutum* connaît aussi des efflorescences dans le bassin d'Arcachon (en décembre/janvier) et en rade de Toulon (en mars), tandis qu'*Alexandrium tamarense*, également toxique, est présente dans l'Étang de Thau en automne (Chapelle, et al., 2008).

Le cycle de vie d'*Alexandrium minutum* se déroule en deux phases. En été, l'espèce se présente sous la forme d'individus haploïdes (dont les chromosomes sont en exemplaire unique) qui se multiplient de manière végétative. Cette phase peut être à l'origine d'une efflorescence. En fin d'été, l'algue produit des gamètes qui fusionnent. Les cellules ainsi formées sont diploïdes (avec des paires de chromosomes). Elles sédimentent et s'enkystent, en attendant le retour des conditions favorables pour germer, plusieurs mois voire plusieurs années plus tard.

Cette stratégie permet à cette espèce de survivre à l'automne et à

l'hiver.

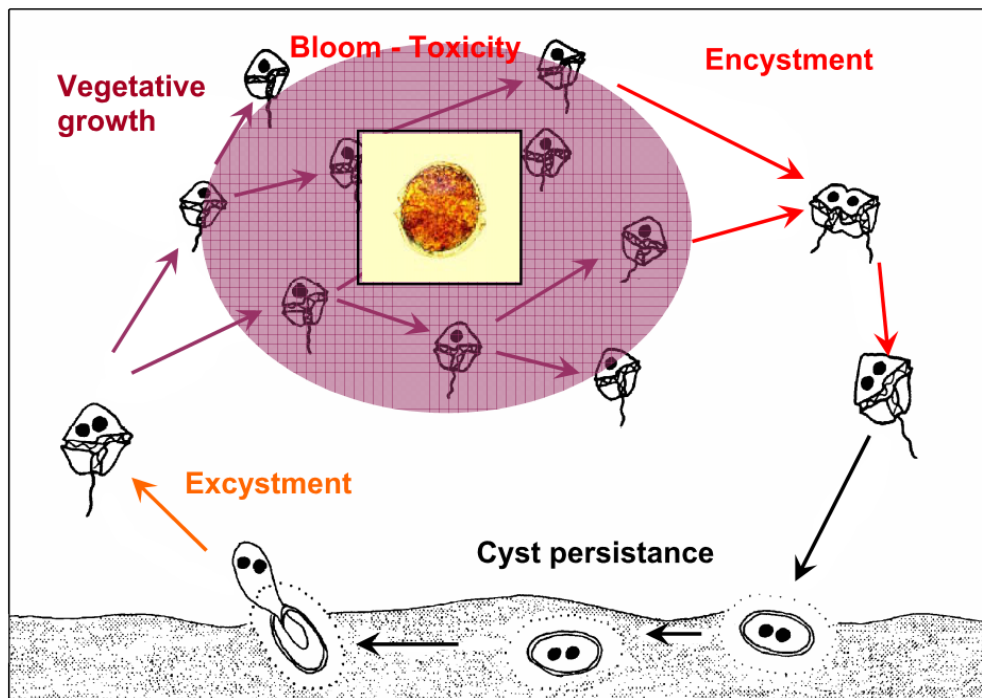


Figure 2 : Cycle de vie d'*Alexandrium* (Wyatt & Jenkinson, 1997)

1.3/ La baie de Daoulas et sa surveillance : Réphy, Daoulex et Velyger

La baie de Daoulas se trouve à l'intérieur de la rade de Brest (figure 3). C'est une baie peu profonde (3,75 m de profondeur en moyenne), dont le volume atteint environ 5 millions de m³. Elle prolonge l'estuaire de la rivière de Daoulas, aussi appelée « Mignonne », qui est un petit fleuve côtier dont le débit vaut en moyenne 1,47 m³.s⁻¹, mais peut varier entre quelques dixièmes et quelques dizaines de m³.s⁻¹. C'est la principale zone de prolifération d'*Alexandrium minutum* en rade de Brest, bien que des concentrations au-dessus du seuil de toxicité dans les secteurs Aulne et Élorn aient aussi été observées en 2012. Elle est surveillée par trois programmes de l'Ifremer : Réphy, Daoulex et Velyger.

Le Réseau de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines (Réphy) réalise une surveillance sanitaire de la zone à risque une fois par semaine dès que l'eau dépasse 15°C, car c'est vers cette température que la concentration d'*Alexandrium minutum* commence à croître de manière significative. La concentration du milieu en nutriments, en chlorophylle et en cellules d'*Alexandrium minutum* est mesurée une fois par semaine au point « rivière de Daoulas » (figure 3).

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Quand le seuil d'alerte de 10 000 cellules par litre est atteint, le suivi s'intensifie, le Réphy étant relayé par le projet Daoulex. Les mesures passent à deux fois par semaine, et la concentration des coquillages en toxines est aussi mesurée. Les zones conchylicoles sont fermées quand la teneur des coquillages en toxines dépasse $800 \mu\text{g eqSTX.kg}^{-1}$ (Chapelle, et al., 2013).

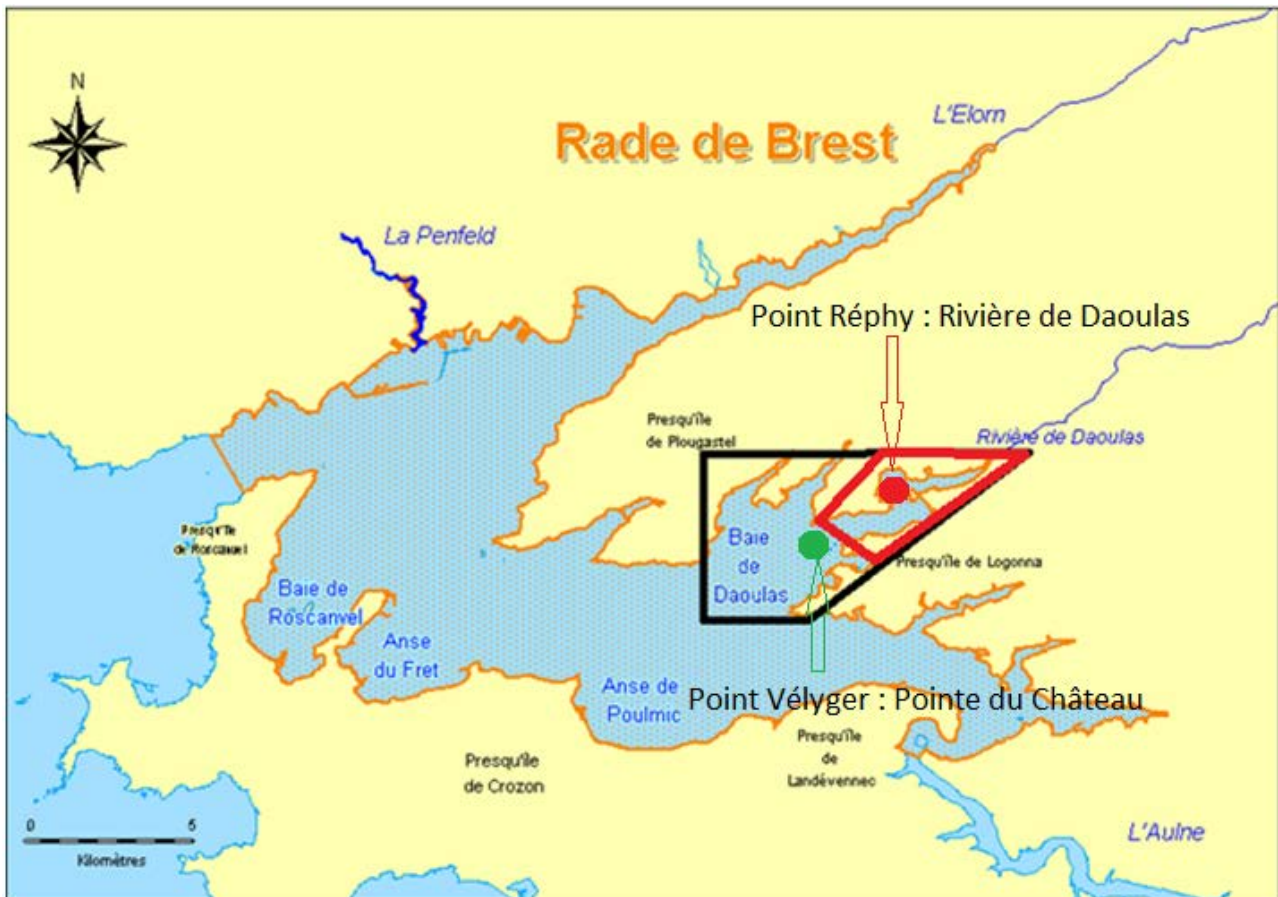


Figure 3 : La Baie de Daoulas (noir) et l'estuaire de la Mignonne (rouge, sous-ensemble de la baie) à l'intérieur de la rade de Brest

Le réseau Vélyger a pour mission d'observer, d'analyser et de gérer la variabilité de la reproduction de l'huître creuse. C'est dans ce cadre que la flore microplanctonique totale (cellules de longueur supérieure à $20 \mu\text{m}$) est régulièrement identifiée et dénombrée à la station « Pointe du Château » (figure 3), située à l'intérieur de la baie de Daoulas.

1.4/ Modèles de compétition entre espèces de phytoplancton

Depuis quelques années, des modèles de biogéochimie océanique à l'échelle mondiale ont simulé la compétition entre espèces de phytoplancton pour des nutriments. (Barton, Dutkiewicz, Flierl, Bragg, & Follows, 2010) (Dutkiewicz & Follows, 2009). Ils divisent le phytoplancton en deux catégories de taille, les grandes cellules qui ont une croissance maximale élevée et une faible affinité pour les nutriments, et les petites cellules, qui arrivent à absorber les nutriments même à faible concentration mais ont une croissance maximale plus faible. Différentes températures optimales sont également attribuées à chaque espèce. Ce type de modèle permet de simuler deux niches écologiques principales. Dans les régions, essentiellement aux hautes latitudes, où la croissance se fait par efflorescence aux mois favorables, les grandes cellules dominent, au moins tant que les nutriments sont présents en quantité importante. Dans les régions oligotrophes où les concentrations en cellules varient peu et où les concentrations en nutriments sont en permanence faibles, les petites cellules dominent.

La capacité de cette méthode à séparer différentes niches écologiques la rend intéressante pour l'étude de la niche d'*Alexandrium minutum*. L'objet de ce stage sera ainsi de reconstruire la période et l'intensité des efflorescences de 2012 et de 2013 d'*A.minutum* en utilisant un modèle de compétition entre espèces de phytoplancton à l'échelle locale de la baie de Daoulas.

D'une manière générale, il s'agit d'évaluer l'utilité de ce type de modélisation pour reconstruire des concentrations d'une espèce donnée et la phénologie des catégories de phytoplancton en milieu estuarien.

Méthodes

2.1/ Système simulé

J'ai conçu au cours de ce stage un modèle en 0D, c'est-à-dire qu'il est fondé sur une « boîte », dont les concentrations en nutriments et en phytoplancton sont supposées homogènes.

On a considéré deux boîtes, qui diffèrent par leur profondeur et leur volume moyens (les variations dues à la marée ne sont pas considérées) : une boîte « baie de Daoulas » qui prend en compte toute la baie de Daoulas (profondeur : 3,75m ; volume : 4 738 600m³), et une boîte « estuaire de la Mignonne » qui se limite à l'estuaire (profondeur moyenne : 2,15m ; volume : 882 940m³).

Le modèle contient 51 espèces de phytoplancton, en compétition pour 3 macronutriments : l'azote (sous forme d'ammonium et de nitrate), le phosphore (sous forme de phosphates) et le silicium. Ce sont les nutriments dont les besoins sont les plus grands et ceux dont l'effet a été le plus étudié. Le zooplancton n'est pas modélisé, la seule mortalité prise en compte est due à la dilution par la marée et le fleuve. Les nutriments sont apportés par le fleuve et soumis à la fois à la consommation par le phytoplancton et à la dilution.

Le modèle le plus ancien pour décrire la croissance du phytoplancton est le modèle de Monod (Monod, 1942), où le taux de croissance d'une cellule est une fonction hyperbolique de la concentration du milieu extérieur en nutriments. Ce type de modèle est encore utilisé de nos jours, par exemple dans le modèle de Barton et Dutkiewicz (Dutkiewicz & Follows, 2009). Son défaut principal est son incapacité à expliquer le fait que certaines cellules peuvent se diviser plusieurs fois après épuisement de leur source de nutriment (Droop, 1973). Or *Alexandrium minutum* est une espèce capable de stocker des quantités importantes de nutriments (Labry, Youenou, Martin-Jézequel, & Le Grand, 2004).

J'ai donc choisi un modèle à quota cellulaire, où la croissance d'une espèce dépend de la quantité de nutriments dans chaque cellule (ou quota cellulaire). Ce sont les paramètres de ce modèle qui ont été mesurés pour *Alexandrium minutum* (Chapelle, Labry, Sourisseau, Lebreton, Youenou, & Crassous, 2010), et le reste de l'écosystème est modélisé de la même

manière.

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

2.2 / Équations du modèle

Le modèle conçu au cours de ce stage est un modèle de Droop à quota maximal avec une absorption de nutriments décroissant linéairement avec le quota cellulaire (pas de temps : 1min). Parmi les paramétrisations testées par Chapelle et al (Chapelle, Labry, Sourisseau, Lebreton, Youenou, & Crassous, 2010), celle-ci est la meilleure pour décrire la croissance de l'espèce étudiée et son absorption de phosphore dans des conditions limitées en phosphore. Or, comme la Mignonne est extrêmement riche en nitrate (environ 2000 $\mu\text{mol.l}^{-1}$) et en silice (environ 200 $\mu\text{mol.l}^{-1}$), le phosphore (environ 10 $\mu\text{mol.l}^{-1}$, voire moins) y est souvent limitant.

Les équations sont les suivantes :

$$\begin{aligned} \frac{dC_i}{dt} &= \mu_i C_i - D C_i \\ \frac{d[PO_4]}{dt} &= [PO_4]_f \frac{F}{V} + [PO_4]_r \left(D - \frac{F}{V} \right) - \sum_{i=1}^{N_s} V_{P,i} C_i - D [PO_4] \\ \frac{d[NH_4]}{dt} &= [NH_4]_f \frac{F}{V} + [NH_4]_r \left(D - \frac{F}{V} \right) - k_{nitri} [NH_4] - \sum_{i=1}^{N_s} V_{NH_4,i} C_i - D [NH_4] \\ \frac{d[NO_3]}{dt} &= [NO_3]_f \frac{F}{V} + [NO_3]_r \left(D - \frac{F}{V} \right) + k_{nitri} [NH_4] - \sum_{i=1}^{N_s} V_{NO_3,i} C_i - D [NO_3] \\ \frac{d[Si]}{dt} &= [Si]_f \frac{F}{V} + [Si]_r \left(D - \frac{F}{V} \right) - \sum_{i=1}^{N_s} Q_{Si,i} \mu_i C_i - D [Si] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\frac{dQ_{P,i}}{dt} &= V_{P,i} - \mu_i Q_{P,i} \\ \frac{dQ_{N,i}}{dt} &= V_{P,i} - \mu_i Q_{N,i}\end{aligned}$$

La table 1 liste les grandeurs du modèle et leurs unités. Les grandeurs principales et leurs interactions sont résumées dans la figure 6.

Les extinctions sont interdites par ce modèle. Chaque espèce est associée à un seuil en-dessous duquel sa concentration ne peut pas descendre. Ceci est garanti par une ligne du code qui ramène immédiatement la concentration à ce minimum si la dilution au pas de temps en cours la fait passer en dessous. Les seuils sont déterminés de manière à correspondre à un même volume pour chaque espèce, à savoir $10^6 \mu\text{m}^3$ par litre. Les plus grosses espèces sont donc représentées par au moins une cellule par litre tandis que les plus petites ne peuvent pas être moins de 1 million par litre. Il y a par ailleurs au moins 171 cellules d'*A.minutum* par litre à chaque instant.

2.3/ Paramètres du modèle

Dans ce modèle, le taux de croissance d'une espèce dépend de son taux de croissance maximal $\mu_{max,i}$ (en j^{-1}), de la température, et de 4 facteurs de limitations dont on ne retient que le plus contraignant (loi de Liebig) :

$$\mu_i = \mu_{max,i} f_{T,i} \max(f_{L,i}, f_{N,i}, f_{P,i}, f_{Si,i})$$

$f_{T,i}$, $f_{L,i}$, $f_{N,i}$, $f_{P,i}$ et $f_{Si,i}$ sont des variables sans dimensions comprises entre 0 et 1.

Le facteur multiplicateur en température suit, pour toutes les espèces, une paramétrisation déjà utilisée sur *Alexandrium* en baie de Cork (Rathaille & Raine, 2006):

$$f_{T,i} = \left\{ \begin{array}{l} 0 \text{ si } T < T_{opt,i} - 10 \\ 0.1 * (T - (T_{opt,i} - 10)) \text{ si } T_{opt,i} - 10 < T < T_{opt,i} \\ 1 \text{ si } T > T_{opt,i} \end{array} \right\}$$

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

C'est une limitation qui agit à la fois sur l'absorption de nutriments et sur la croissance.

La limitation en lumière de la croissance suit une loi de Jassby et Platt, en forme de tangente hyperbolique (Jassby & Platt, 1976).

$$f_{L,i} = \tanh\left(\frac{I}{I_{0,i}}\right)$$

Le terme I correspond à la PAR (« Photosynthetically Available Radiation »), c'est-à-dire à la partie du rayonnement solaire disponible pour la photosynthèse. Grâce au coefficient d'atténuation de la lumière (ou K_{PAR}) fourni en entrée, la PAR et la limitation par la lumière sont calculés pour 20 profondeurs différentes. Un taux de croissance associé est calculé pour chaque profondeur et la moyenne de ces taux de croissance est reprise dans le modèle, ce qui revient à supposer que le milieu est parfaitement mélangé et que chaque espèce est distribuée de façon homogène sur la verticale.

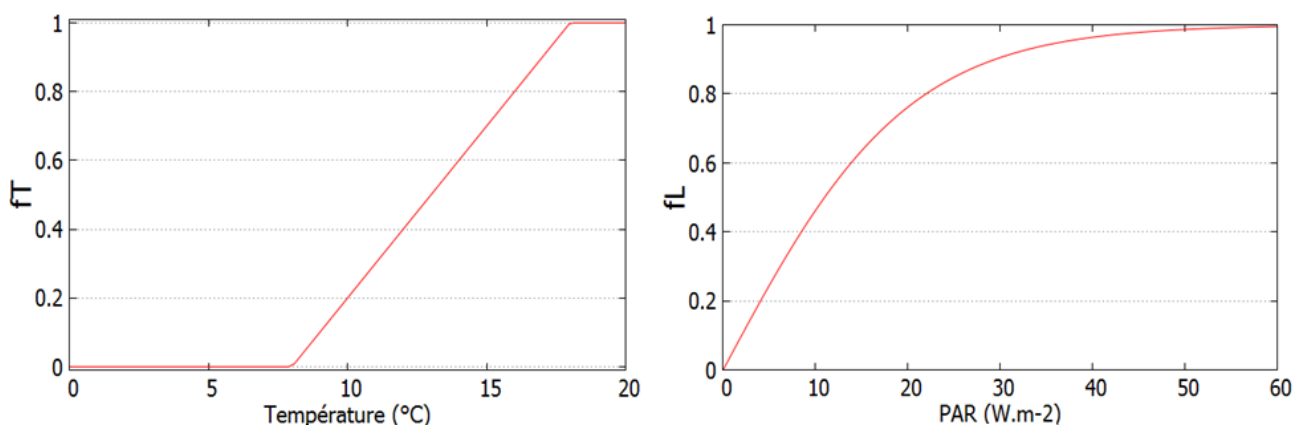


Figure 4 : Fonctions de limitation en température et en luminosité

Les limitations en azote et en phosphore suivent la loi de Droop (Droop, 1973), qui est une hyperbole dépendant du quota cellulaire. Je l'ai normalisée de la manière suivante :

$$f_{N,i} = \frac{Q_{maxN,i}}{Q_{maxN,i} - Q_{minN,i}} \left(1 - \frac{Q_{minN,i}}{Q_{N,i}}\right)$$

$$f_{P,i} = \frac{Q_{maxP,i}}{Q_{maxP,i} - Q_{minP,i}} \left(1 - \frac{Q_{minP,i}}{Q_{P,i}}\right)$$

D'après Flynn (Flynn, 2008), le silicium n'est pas stocké par les cellules

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

siliceuses, et n'est utilisé que pour la fabrication de la frustule, au moment de la division. La limitation en silicium suit donc une simple loi de Monod, avec une constante de demi-saturation K_{Si} :

$$f_{Si} = \frac{[Si]}{K_{Si} + [Si]}$$

Pour les cellules non-siliceuses, on pose $K_{Si} = 0$, d'où $f_{Si} = 1$

La vitesse d'absorption des nutriments suit la formule de Michaelis-Menten en ce qui concerne les nutriments, et décroît avec le quota cellulaire. L'absorption d'azote sous forme de nitrate est de plus inhibée par l'absorption d'ammonium (Parker, 1993). Une cellule absorbe d'autant plus de nitrates qu'elle ne trouve pas d'ammonium à absorber. Ceci s'explique par le coût énergétique de l'absorption des ions nitrates, qui doivent être réduits en ions ammonium avant de pouvoir être utilisés par la cellule.

$$V_{P,i} = V_{maxP,i} \frac{[PO_4]}{K_{P,i} + [PO_4]} \frac{Q_{maxP,i} - Q_{P,i}}{Q_{maxP,i} - Q_{minP,i}}$$

$$V_{NH_4,i} = V_{maxNH_4,i} \frac{[NH_4]}{K_{N,i} + [NH_4]} \frac{Q_{maxN,i} - Q_{N,i}}{Q_{maxN,i} - Q_{minN,i}}$$

$$V_{NO_3,i} = V_{maxNO_3,i} \frac{[NO_3]}{K_{N,i} + [NO_3]} \left(1 - \frac{[NH_4]}{K_{N,i} + [NH_4]} \right) \frac{Q_{maxN,i} - Q_{N,i}}{Q_{maxN,i} - Q_{minN,i}}$$

2.4/ Détermination des paramètres et relations d'allométrie

En l'état actuel, $I_{0,i}$ est pris identique pour toutes les espèces et vaut $I_0 = 20W.m^{-2}$, car un $I_{0,i}$ faible procurerait un avantage qu'on ne sait pas comment compenser. Les autres paramètres sont tirés au sort :

- $T_{opt,i}$ est tiré au sort pour chaque espèce entre 10°C et 20°C, selon une loi uniforme.

-Le taux de croissance maximal suit une relation exponentielle en fonction de la température, et ne dépend pas de la taille.

$$\mu_{max,i} = \mu_{max,réf} e^{kT * T_{opt,i}}$$

Le taux de croissance au quota maximal est fixé à 0,58 conformément à la

courbe d'Eppley (figure 5) (Eppley, 1972).

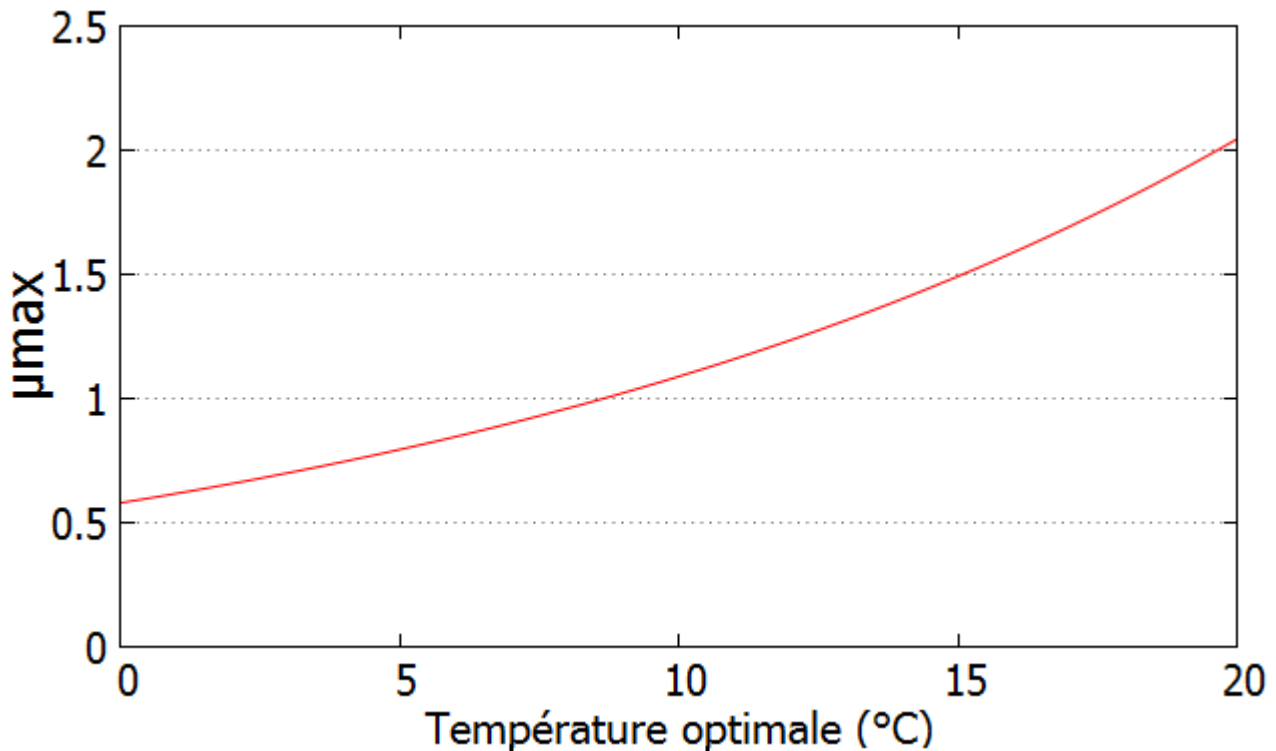


Figure 5 : Taux de croissance maximal en fonction de la température optimale

-Un tirage détermine pour chaque espèce si elle est siliceuse ou non. Dans l'état actuel du modèle et faute de données suffisantes, les espèces siliceuses et non siliceuses ne se distinguent que par le besoin en silice des premières.

-Un volume V_i est tiré au hasard pour chaque espèce entre $1 \mu\text{m}^3$ et $10^6 \mu\text{m}^3$, selon une loi uniforme en échelle logarithmique. Les paramètres $Q_{\min N,i}$, $Q_{\max N,i}$, $V_{\max \text{NH}_4,i}$, $V_{\max \text{NO}_3,i}$, $Q_{\min P,i}$, $Q_{\max P,i}$, $V_{\max P,i}$, $Q_{\text{Si},i}$, $K_{N,i}$, $K_{P,i}$ et $K_{\text{Si},i}$ sont des fonctions allométriques du volume de la cellule, c'est-à-dire qu'elles suivent une fonction puissance du volume :

$$\begin{aligned}
 Q_{\min N,i} &= Q_{\min N,\text{ref}} V_i^{\alpha 1} & Q_{\min P,i} &= Q_{\min P,\text{ref}} V_i^{\alpha 2} \\
 Q_{\text{Si},i} &= Q_{\text{Si},\text{ref}} V_i^{\alpha 3} \\
 Q_{\max N,i} &= Q_{\max N,\text{ref}} V_i^{\beta 1} & Q_{\max P,i} &= Q_{\max P,\text{ref}} V_i^{\beta 2} \\
 V_{\max \text{NH}_4,i} &= V_{\max \text{NH}_4,\text{ref}} V_i^{\gamma 11} & V_{\max P,i} &= V_{\max P,\text{ref}} V_i^{\gamma 2} \\
 V_{\max \text{NO}_3,i} &= V_{\max \text{NO}_3,\text{ref}} V_i^{\gamma 12} \\
 K_{N,i} &= K_{N,\text{ref}} V_i^{\delta 1} & K_{P,i} &= K_{P,\text{ref}} V_i^{\delta 2} \\
 K_{\text{Si},i} &= K_{\text{Si},\text{ref}} V_i^{\delta 3}
 \end{aligned}$$

Modélisation 0D des efflorescences d'*Alexandrium* en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Les références et les coefficients d'allométrie sont listés dans la table 1. On retiendra que :

- Les quotas minimaux croissent plus lentement que le volume. Les petites cellules sont donc plus denses en matière organique que les grandes.
- Les quotas maximaux croissent plus rapidement avec le volume que les quotas minimaux. Ceci fait des grandes espèces des stockeurs capables d'accumuler les nutriments pour un usage futur.
- Les absorptions maximales sont presque proportionnelles au volume, tandis que les absorptions de nutriments à faible concentration, qui dépendent de V_{\max}/K , sont plutôt proportionnelles à la surface. Ceci avantage les grandes cellules à haute concentration et les petites cellules à basse concentration.

Alexandrium minutum a été paramétrisé à partir de données trouvées dans la bibliographie, sauf pour :

- Son T_{opt} , qui varie suivant les souches. Ses pics de croissance en Bretagne ont lieu entre 16°C et 20°C (Chapelle, et al., 2008), ce qui correspond aux températures au moment des efflorescences maximales observées en baie de Daoulas, en Penzé et en Rance. Dans le modèle, il est fixé à 18°C.
- Son μ_{\max} , ici considéré comme étant identique à celui des autres espèces de même T_{opt} .

Cette espèce ne se distingue des autres espèces de même volume que par un taux d'absorption maximal du phosphore plus élevé (Chapelle, Labry, Sourisseau, Lebreton, Youenou, & Crassous, 2010) et des quotas maximaux plus élevés. Par contre, sa vitesse d'absorption de nutriments à faible concentration ne s'en distingue pas.

Symbole		Valeur	Unité	Source
Variables modélisées				
C_i	Concentration espèce i		cell.l ⁻¹	
$Q_{N,i}$	Quota cellulaire en azote		μmol.cell ⁻¹	
$Q_{P,i}$	Quota cellulaire en phosphore		μmol.cell ⁻¹	
[NO ₃]	Concentration en nitrate		μmol.l ⁻¹	
[NH ₄]	Concentration en ammonium		μmol.l ⁻¹	
[PO ₄]	Concentration en phosphate		μmol.l ⁻¹	
[Si]	Concentration en silicium		μmol.l ⁻¹	

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Taux de variation et limitations				
μ_i	Croissance espèce i		j^{-1}	
$V_{NH_4,i}$	Absorption d'ammonium		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$	
$V_{NO_3,i}$	Absorption de nitrate		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$	
$V_{PO_4,i}$	Absorption de phosphate		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$	
$f_{T,i}$	Limitation par la température		\emptyset	
$f_{L,i}$	Limitation par la lumière		\emptyset	
$f_{N,i}$	Limitation par le quota d'azote		\emptyset	
$f_{P,i}$	Limitation par le quota de phosphore		\emptyset	
$f_{Si,i}$	Limitation par le silicium		\emptyset	
Constantes d'espèce				
$Q_{\min N,i}$	Quota minimal en azote		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{\min P,i}$	Quota minimal en phosphore		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{\max N,i}$	Quota maximal en azote		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{\max P,i}$	Quota maximal en phosphore		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$V_{\max NH_4,i}$	Absorption max d'ammonium		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$	
$V_{\max NO_3,i}$	Absorption max de nitrate		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$	
$V_{\max P,i}$	Absorption max de phosphate		$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$	
$K_{N,i}$	Constante de demi-saturation pour l'absorption d'azote		$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	
$K_{P,i}$	Constante de demi-saturation pour l'absorption de phosphore		$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	
$T_{\text{opt},i}$	Température optimale		$^{\circ}\text{C}$	
Entrées du modèle				
$[NH_4]_f$	Concentration de la Mignonne en ammonium		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[NO_3]_f$	Concentration de la Mignonne en nitrate		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[PO_4]_f$	Concentration de la Mignonne en phosphate		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[Si]_f$	Concentration de la Mignonne en silicium		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[NH_4]_r$	Concentration de la rade de Brest en ammonium		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[NO_3]_r$	Concentration de la rade de Brest en nitrate		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[PO_4]_r$	Concentration de la rade de Brest en phosphate		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
$[Si]_r$	Concentration de la rade de Brest en silicium		$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}$	
F	Débit de la Mignonne		$\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$	
D	Taux de dilution		j^{-1}	
V	Volume modélisé		m^3	
H	Hauteur du volume modélisé		m	
T	Température		$^{\circ}\text{C}$	
I	PAR		$\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$	

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Constantes du modèle				
$Q_{\min N,alex}$		$4,08.10^{-6}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	Erard-Le Denn, et al., 2004
$Q_{\min P,alex}$		$0,195.10^{-6}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	Labry et al, 2008
$Q_{\max N,alex}$		27.10^{-6}	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	Erard-Le Denn et al, 2004
$Q_{\max P,alex}$		$1,55.10^{-6}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	Labry et al, 2008
$V_{\max NH4,alex}$		$14,7.10^{-6}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{cell}^{-1}$	Erard-Le Denn et al, 2004
$V_{\max NO3,alex}$		$7,35.10^{-6}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{cell}^{-1}$	Erard-Le Denn et al, 2004
$V_{\max P,alex}$		$1,053.10^{-6}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{cell}^{-1}$	Labry et al, 2004
$K_{N,alex}$		3,93	$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	Davidson, 1999
$K_{P,alex}$		0,28	$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	Labry et al, 2004
$\mu_{\max,alex}$		1,8	j^{-1}	
$T_{\text{opt},alex}$		18	$^{\circ}\text{C}$	
$Q_{\min N,ref}$		$2,3.10^{-9}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{\min P,ref}$		$1,1.10^{-10}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{\max N,ref}$		$6,9.10^{-9}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{\max P,ref}$		$3,3.10^{-10}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$Q_{Si,ref}$		$2,3.10^{-9}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$V_{\max NH4,ref}$		$8,74.10^{-10}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$V_{\max NO3,ref}$		$4,37.10^{-10}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$V_{\max P,ref}$		$4,18.10^{-11}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{cell}^{-1}$	
$K_{N,ref}$		0,2	$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	Cugier et al, 2005
$K_{P,ref}$		0,01	$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	Cugier et al, 2005
$K_{Si,ref}$		0,1	$\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$	Cugier et al, 2005
$\mu_{\max,ref}$	Taux de croissance à 0°C en l'absence de limitation	0,58	j^{-1}	
$\alpha 1$	Coefficient d'allométrie, $Q_{\min N}$	0,84		Marañon et al, 2013
$\alpha 2$	Coefficient d'allométrie, $Q_{\min P}$	0,84		
$\alpha 3$	Coefficient d'allométrie, Q_{Si}	0,84		
$\beta 1$	Coefficient d'allométrie, $Q_{\max N}$	0,92		Marañon et al, 2013
$\beta 2$	Coefficient d'allométrie, $Q_{\max P}$	0,92		
$\gamma 11$	Coefficient d'allométrie, $V_{\max NH4}$	0,97		
$\gamma 12$	Coefficient d'allométrie, $V_{\max NO3}$	0,97		Marañon et al, 2013
$\gamma 2$	Coefficient d'allométrie, $V_{\max PO4}$	0,97		
$\delta 1$	Coefficient d'allométrie, K_N	0,33		Edwards et al, 2012
$\delta 2$	Coefficient d'allométrie, K_P	0,33		Edwards et al, 2012
$\delta 3$	Coefficient d'allométrie, K_{Si}	0,33		
$I_{0,ref}$	Intensité de saturation	20	$\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$	
k_T	Coefficient de dépendance en température du taux de croissance	0,063	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	Eppley, 1972
k_{nitrif}	Constante de nitrification	0,2	j^{-1}	Cugier et al, 2005

Table 1 : Variables et constantes du modèle

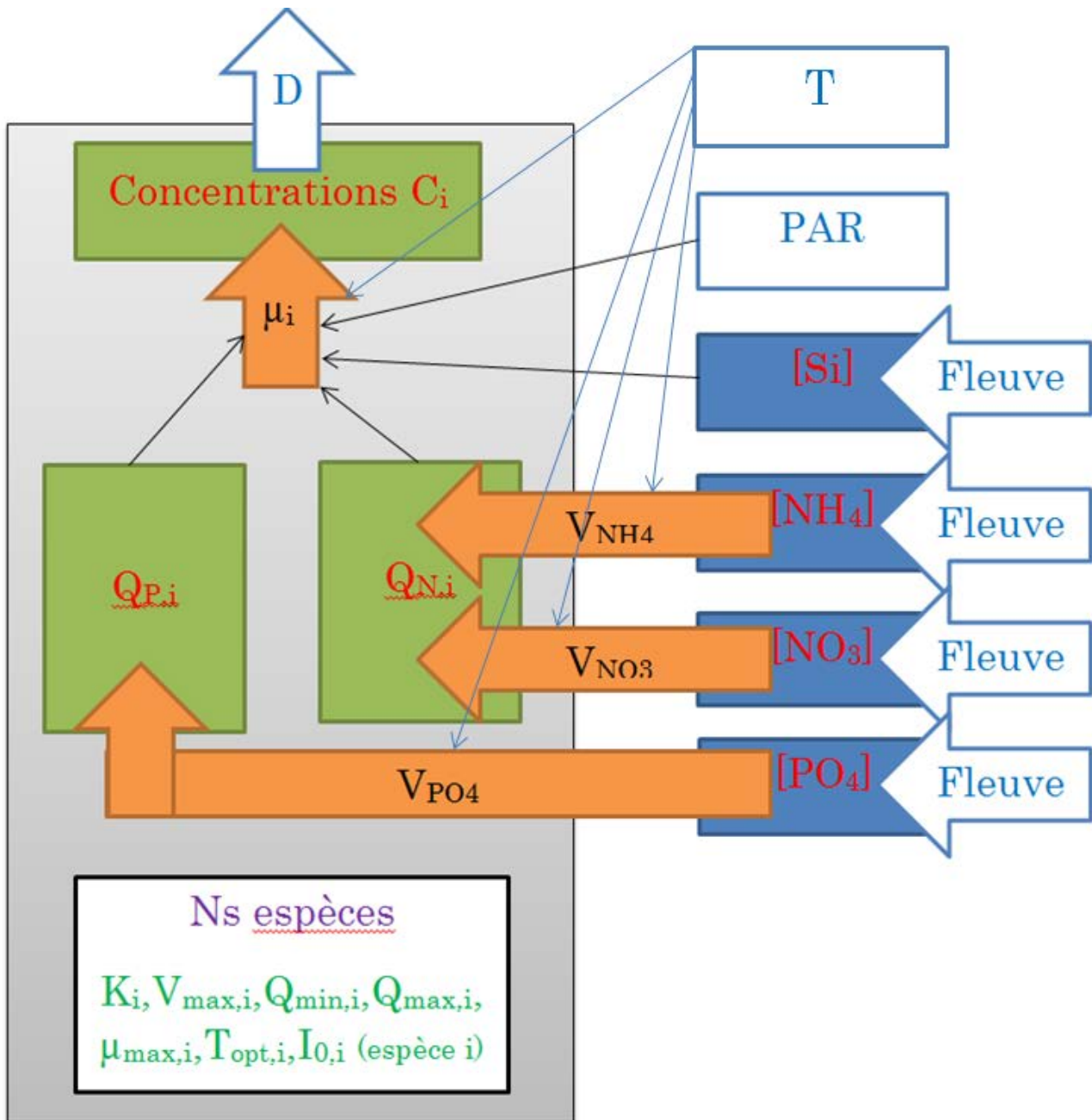


Figure 6 : Schéma des grandeurs principales du modèle

2.5/ Les entrées du modèle

Le modèle est forcé par :

- Le débit du fleuve (figure 7.1) de la Mignonne, mesuré à Irvillac pour chaque jour.
- Les concentrations en nutriments du fleuve, fournies par Brest

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

Métropole Océane une fois par mois. Ces données sont interpolées pour avoir une valeur par jour.

- Les concentrations en nutriments de la rade de Brest, mesurées au Portzic (à l'entrée de la rade) et fournies par le Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT).
- La hauteur et le volume moyens de la zone considérée.
- Le taux de dilution par la marée et le fleuve (figure 7.2). Cette grandeur est préalablement calculée pour chaque période d'environ 25h (deux périodes de marée) via une simulation d'un modèle hydrodynamique en rade de Brest (MARS3D). Dans cette simulation, on considère des particules, situées dans le volume considéré (baie de Daoulas ou estuaire de la Mignonne) à l'instant initial, et on modélise leur déplacement. Le taux de dilution, exprimé en j^{-1} est déduit de la proportion de particules situées en dehors du volume au bout de 25h. J'ai ensuite interpolé les résultats obtenus pour les avoir sur des périodes de 24h.
- La température (figure 7.3), également fournie par la simulation hydrodynamique et interpolée de la même manière.
- L'intensité lumineuse. Les données satellites utilisées sont fournies sous forme d'intensité lumineuse moyenne sur une journée, qu'on ramène à une PAR en éliminant les radiations réfléchies par la surface de l'eau (5%) ou non disponibles pour la photosynthèse (57,5%). La durée de chaque jour de l'année, en allant jusqu'aux crépuscules nautiques, est calculée, et on en déduit la PAR en chaque instant en supposant qu'il s'agit d'une fonction sinusoïdale de l'heure. La PAR joue de deux manières : à travers la durée du jour, qui détermine la durée de croissance, et à travers l'intensité moyenne pendant le jour (Figure 7.4, moyennée sur 5 jours pour plus de lisibilité), qui peut limiter ou non la croissance.

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

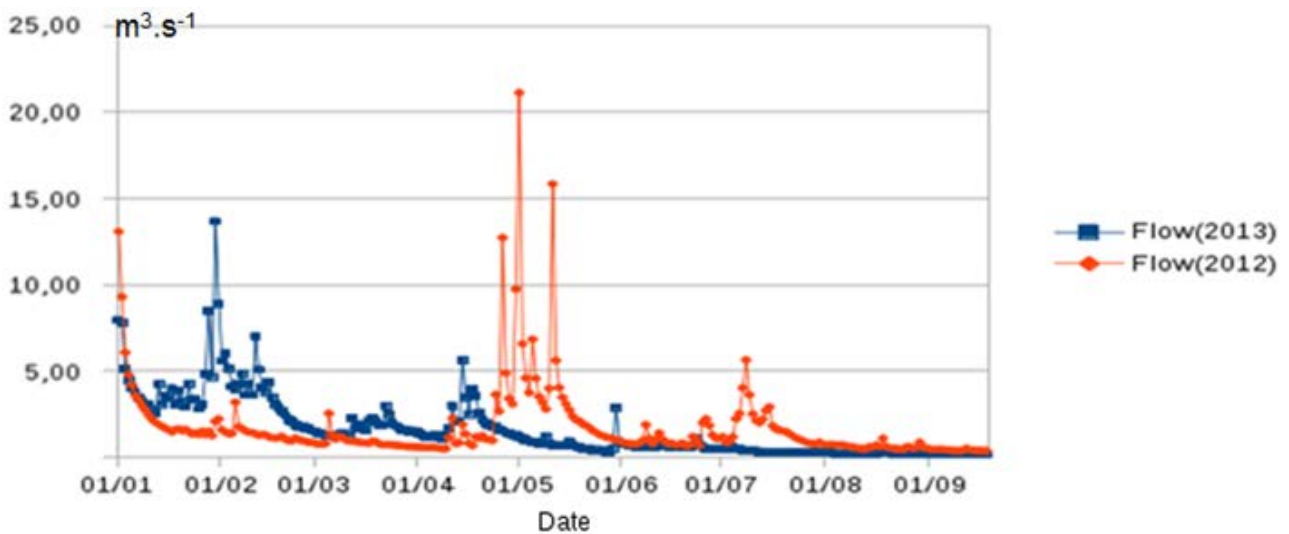


Figure 7.1 : Débit de la Mignonne

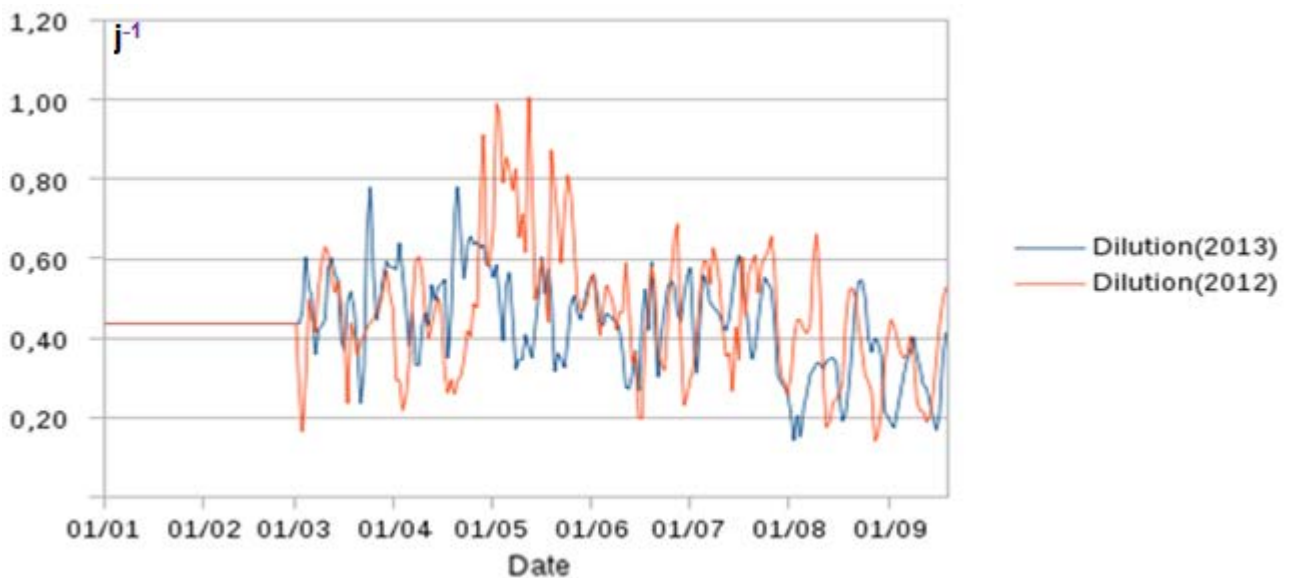


Figure 7.2 : Dilution simulée dans l'estuaire de la Mignonne

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

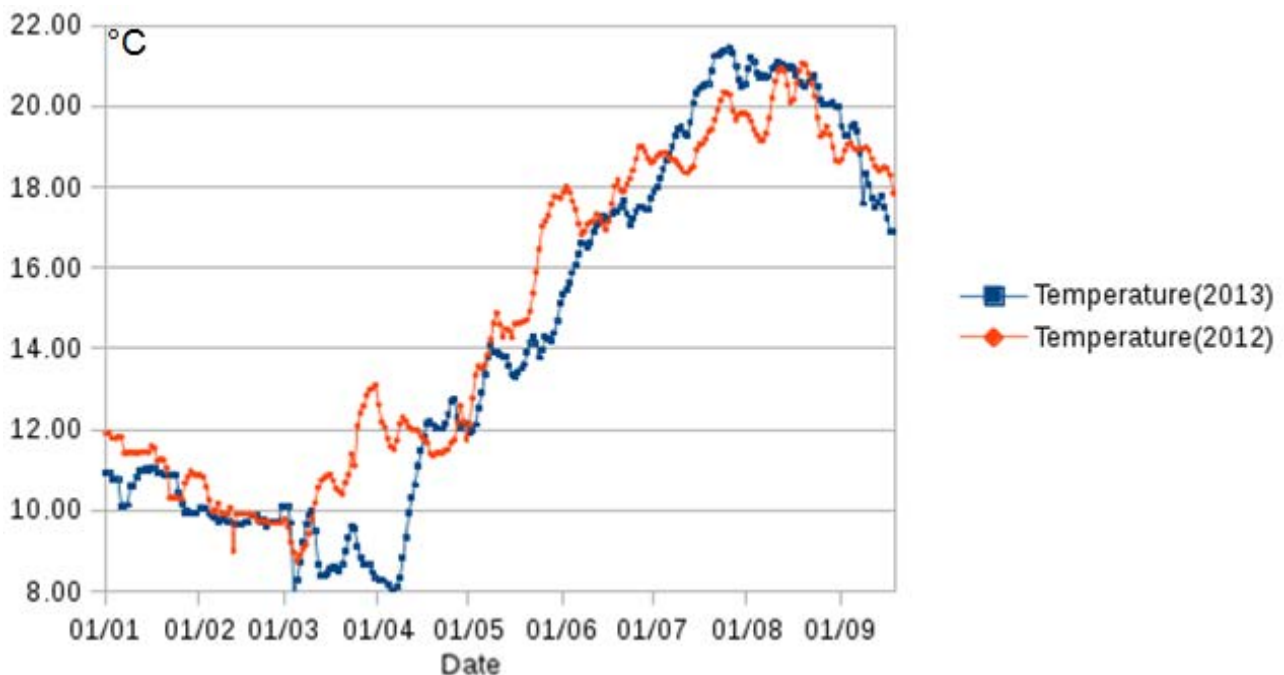


Figure 7.3 : Température simulée dans l'estuaire de la Mignonne

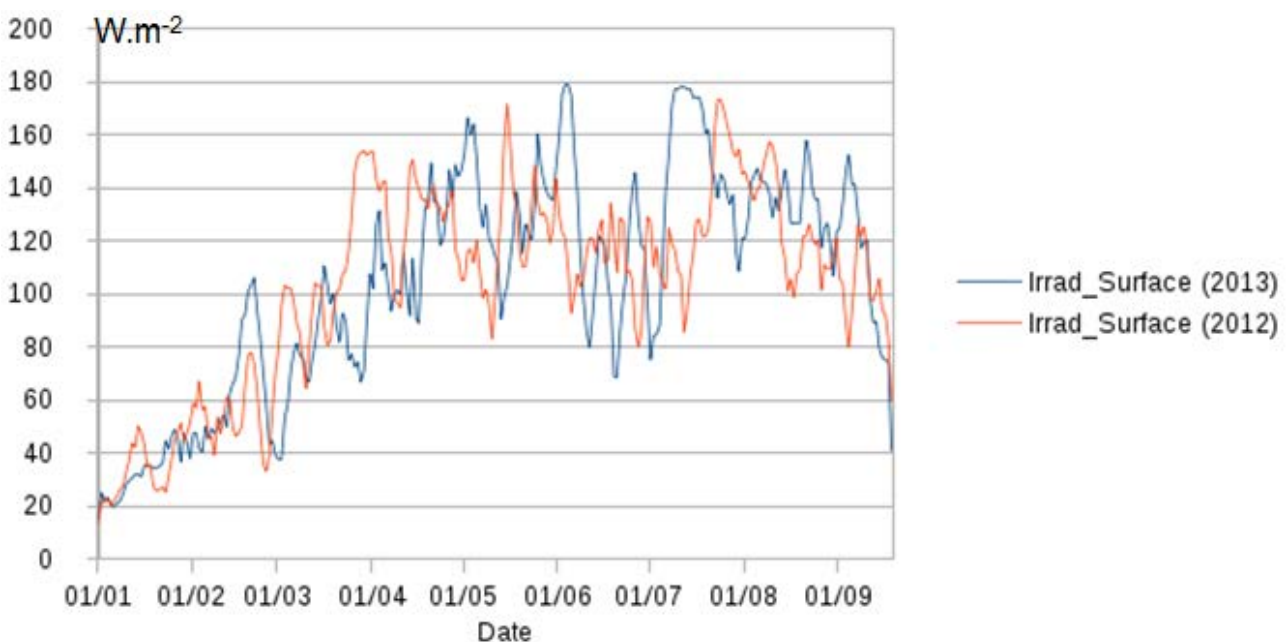


Figure 7.4 : PAR à la surface, en moyenne sur une période de 5 jours

2.6/ Les sorties du modèle

Les espèces de mon modèle sont réparties en quatre catégories de volume cellulaire : de 1 à 125 μm^3 (*small*), de 125 à 1000 μm^3 (*avg-*), de 1000 à 8000 μm^3 (*avg+*), et de 8000 à 10⁶ μm^3 (*large*).

Marañon et al (Marañon, et al., 2013) situe le volume d'*Alexandrium minutum* à $5575 \mu\text{m}^3$, ce qui place cette espèce dans la troisième catégorie. Pour chaque simulation réalisée, j'ai sorti les concentrations à midi en nutriments, en *Alexandrium minutum*, et en cellules de chaque classe de taille. Les concentrations des espèces sont sorties en nombre de cellules par litre, pour pouvoir les comparer aux observations, mais aussi en quantité d'azote organique par litre, ce qui permet de comparer des espèces de tailles différentes entre elles.

En l'absence d'indication contraire, les simulations sont réalisées en estuaire de la Mignonne, là où les concentrations sont les plus élevées.

Le débit de la Mignonne n'étant pas connu au-delà du 18 septembre 2013, les simulations sur l'année 2013 s'arrêtent à cette date.

Le nombre d'espèces tirées au hasard, 50, a été choisi pour représenter la diversité disponible tout en limitant le nombre d'espèces sur une même niche. Le tirage aléatoire étant une source de variabilité en lui-même, 200 simulations de 50 espèces ont été réalisées et les résultats sont des moyennes sur ces simulations. Une fois ces simulations faites, une simulation dont le résultat (date et amplitude du maximum) est proche de la moyenne est repérée et ses espèces sont utilisées pour réaliser de nouvelles simulations en faisant varier certains paramètres (température, dilution, apports par les nutriments, concentrations minimales en phytoplancton, nombre d'espèces) : ce sont des études de sensibilité. Comme les combinaisons de paramètres sont nombreuses, seules la date et l'amplitude du pic de concentration en *A.minutum* sont analysées dans ces études.

La conservation de la masse a été vérifiée sur une simulation sans dilution et sans apport de nutriments. La quantité totale de phosphore, sous forme dissoute et à l'intérieur des cellules de phytoplancton, reste constante.

2.7/ Les autres espèces et leur suivi

Alexandrium minutum a été début juillet 2012 l'espèce dominante dans l'écosystème de la rade de Brest, mais ce n'est en général pas le cas.

La rade est peuplée par de nombreuses espèces de différentes tailles. La famille des diatomées est la mieux représentée, avec beaucoup de

cellules de rhizosoleniacés (notamment *Guinardia delicatula* et *Dactyliosolen fragilissimus*), de thalassiosirales et du genre *Chaetoceros* (le plus abondant). Les concentrations des espèces sont mesurées plusieurs fois par mois à la station « pointe du Château » par le réseau Velyger, qui surveille la reproduction des huîtres. Les cellules de plus de 20µm de long sont comptées systématiquement par le programme Velyger, mais seule une partie des plus petites cellules sont comptées, notamment des espèces vivant en colonie comme *Skeletonema costatum* (thalassiosirales).

J'ai comparé ces concentrations avec les concentrations simulées d'espèces de volume supérieur à 1000 µm³. Les deux ensembles ne concordent pas exactement car les cellules sont mesurées sur le terrain selon un critère de longueur alors que les allométries de la bibliographie sont fondées sur le volume.

2.8/ Organisation du temps

Mars : Bibliographie sur *Alexandrium minutum*, sur les théories de compétition entre algues (exclusion compétitive ...), sur les expériences en chemostat et les modèles numériques de croissance du plancton.

Avril : Codage d'un modèle 0D de croissance d'*Alexandrium minutum* en baie de Daoulas, seule ou dans un écosystème avec d'autres espèces aux propriétés tirées aléatoirement.

Mai : Analyse des sorties du modèle et début d'écriture du rapport. Le 22 mai, une présentation du modèle et des premiers résultats a été réalisée devant l'équipe Dyneco/Pelagos.

Juin : Écriture d'une première version du rapport.

Juillet : Relecture du rapport. Simulations pour l'année 2013. Études de sensibilité.

Août : Relecture du rapport et de la présentation

Résultats

3.1/ Simulation de la croissance d'*Alexandrium* seul

Dans un premier temps, j'ai réalisé une simulation de l'espèce *Alexandrium minutum* seule, dans l'estuaire de la Mignonne. Cette simulation donne une première estimation du moment où les conditions de température et de luminosité autorisent une efflorescence et des concentrations que l'espèce peut atteindre si elle est dominante.

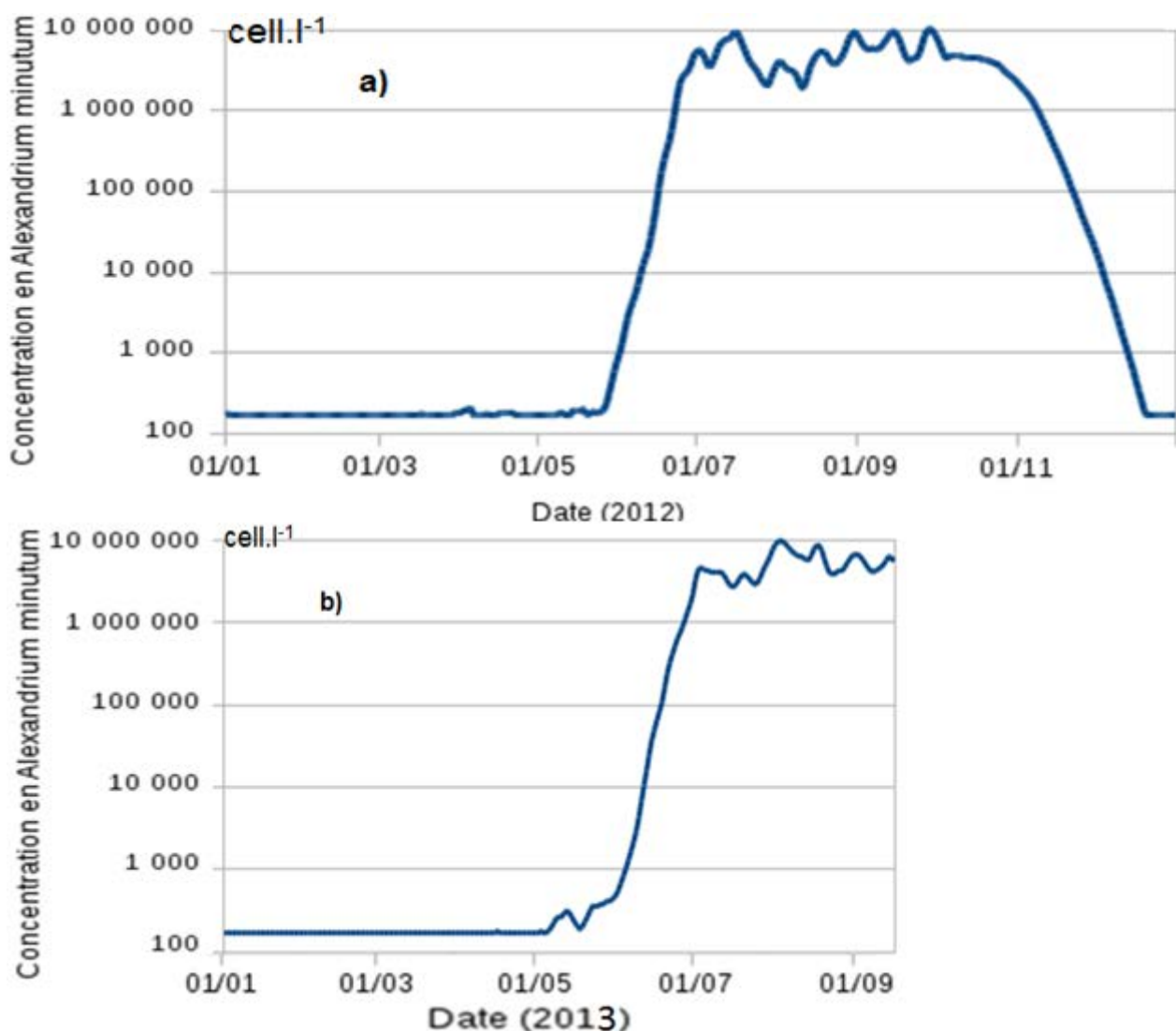


Figure 8 : Concentration en *Alexandrium minutum* d'après la simulation à 1 espèce en estuaire de la Mignonne : 2012 (a) et 2013 (b)

La simulation à une seule espèce montre que l'espèce commence à croître (ce qui signifie que son taux de croissance est plus élevé que le taux de dilution) vers la fin de mai, et atteint des concentrations de l'ordre de 10 millions de cellules par litre en juillet 2012 et en août 2013. Sa concentration stagne ensuite et ne s'effondre qu'en novembre, pour revenir vers décembre aux concentrations d'origine. Les oscillations de la concentration sont dues à l'oscillation du taux de dilution, elle-même due à l'alternance entre marées de vives eaux et de mortes eaux.

3.2/ Simulation d'écosystème complet

J'ai ensuite réalisé une simulation avec toutes les espèces de phytoplancton du modèle, y compris *Alexandrium minutum*. La figure 9 représente les concentrations simulées de toutes les espèces, exprimées en quantité d'azote, au long de l'année. Il apparaît que les premières espèces à proliférer sont les plus grandes, mais qu'elles sont remplacées, au fur et à mesure que la concentration en phosphore diminue, par des espèces plus petites, ayant une plus grande affinité ($V_{\max P}/K_P$) pour le phosphore. La compétition avec les autres espèces de phytoplancton réduit grandement la période de bloom d'*Alexandrium*, et réduit aussi sa concentration maximale à environ 2 million de cellules par litre en 2012 et 300 000 cellules par litre en 2013, valeurs atteintes respectivement le 15 juillet 2012 et le 4 août 2013.

La compétition entre espèces est donc un facteur d'arrêt des efflorescences. La figure 10 montre que les concentrations en phosphore minéral diminuent très fortement en juin 2012 (l'année 2013 est similaire), quand le phytoplancton prolifère et que la majorité du phosphore disponible passe dans les cellules. La concentration atteint un minimum de $0,01\mu\text{mol.l}^{-1}$ de phosphore, ce qui correspond aux constantes de demi-saturation des plus petites espèces du modèle. Elle augmente de nouveau en octobre, quand les conditions de température et de luminosité ne permettent plus aux petites espèces qui dominent alors de compenser la dilution.

Modélisation 0D des efflorescences d'*Alexandrium* en rade de Brest en compétition inter-spécifique

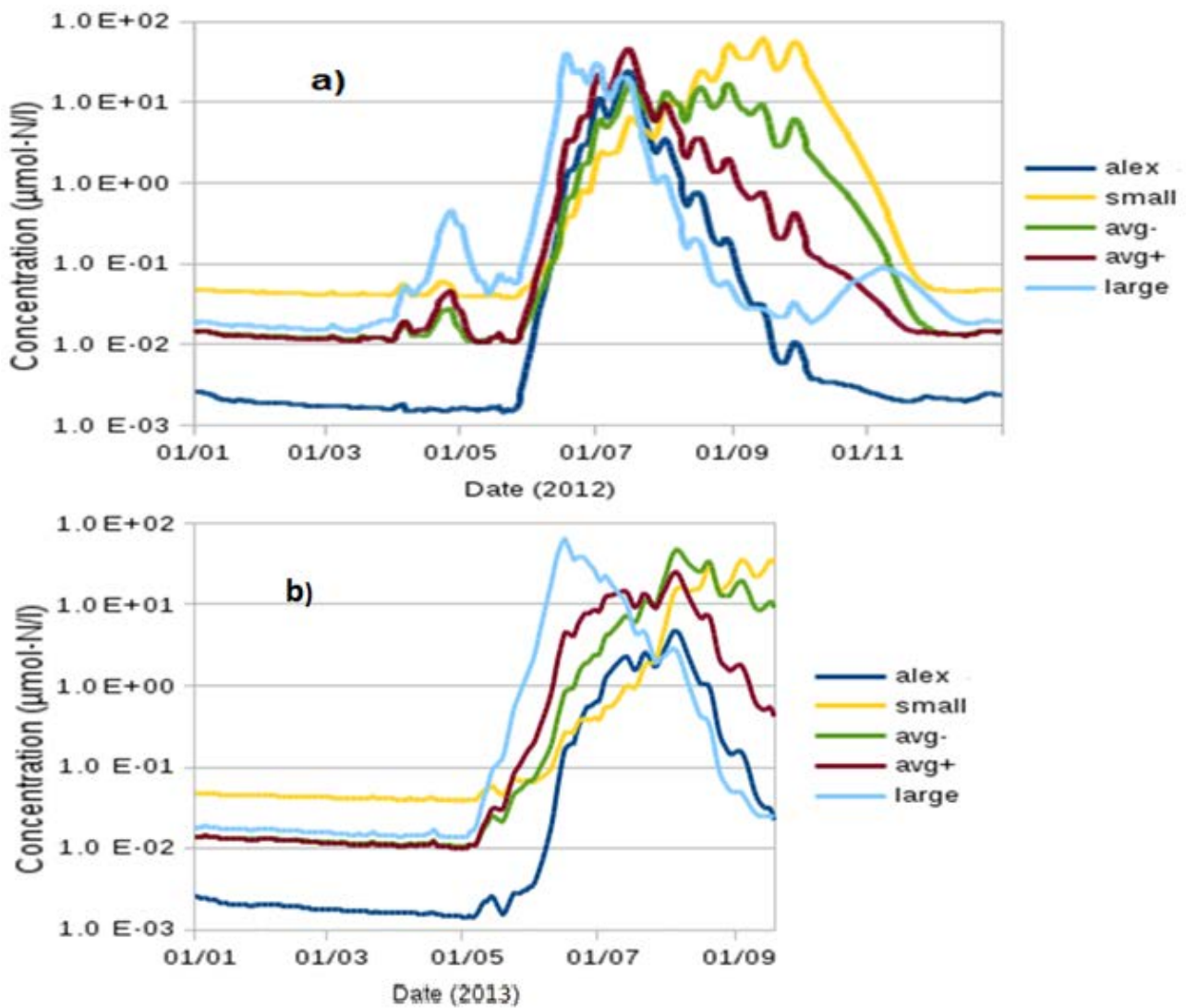


Figure 9 : Concentration d'*Alexandrium* et des groupes de taille dans une simulation d'écosystème en estuaire de la Mignononne : 2012 (a) et 2013 (b)

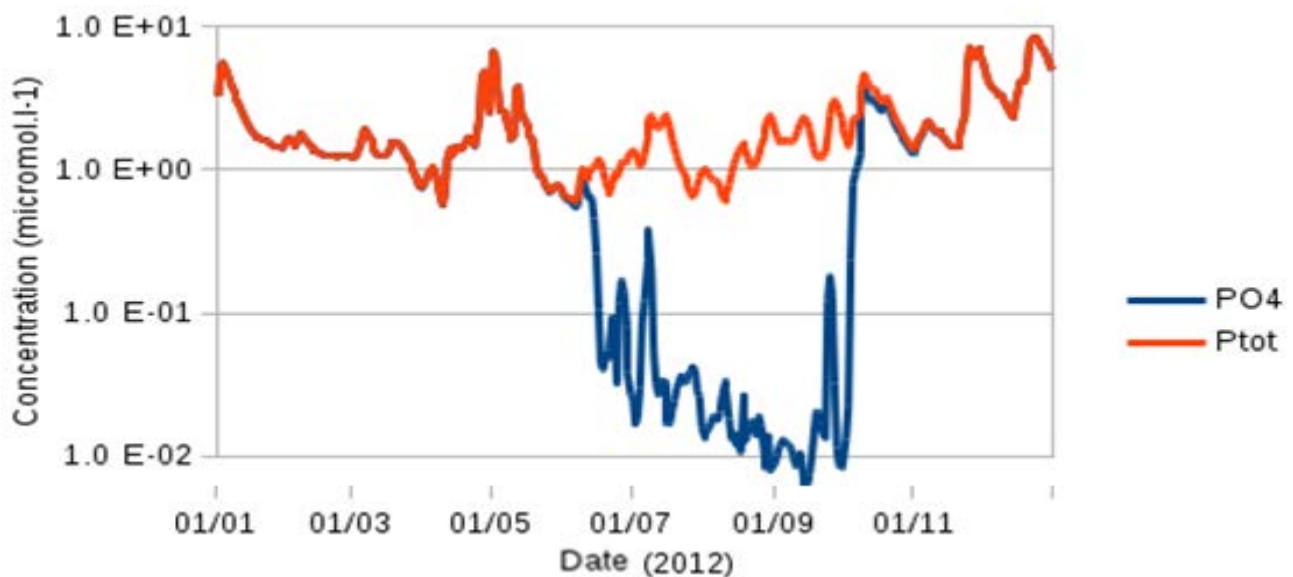


Figure 10 : Concentration en phosphate et phosphore total (phosphates + phytoplancton) dans une simulation d'écosystème en estuaire de la Mignonne (2012)

3.3/ Simulation en baie de Daoulas

Des simulations ont également été réalisées avec pour espace l'ensemble de la baie de Daoulas, où les nutriments sont dilués dans un volume 5 fois supérieur. Comme le montre la figure 12, les simulations sur la baie de Daoulas tendent à sortir des concentrations en phytoplancton plus faibles que celles sur l'estuaire de la Mignonne, et à avoir une proportion plus importante de petites cellules. En 2012, cela aboutit à des concentrations en *Alexandrium minutum* 9 fois plus faibles (maximum de 226 600 cellules par litre, atteint le 12 juillet). Ce facteur de différence est du même ordre de grandeur que pour le phytoplancton en général (en quantité d'azote). En 2013 en revanche, les concentrations ne dépassent pas 15 840 cellules par litre, maximum atteint le 6 juillet, ce qui correspond à une division par 20, facteur qui est 2 fois plus élevé que pour le phytoplancton dans son ensemble.

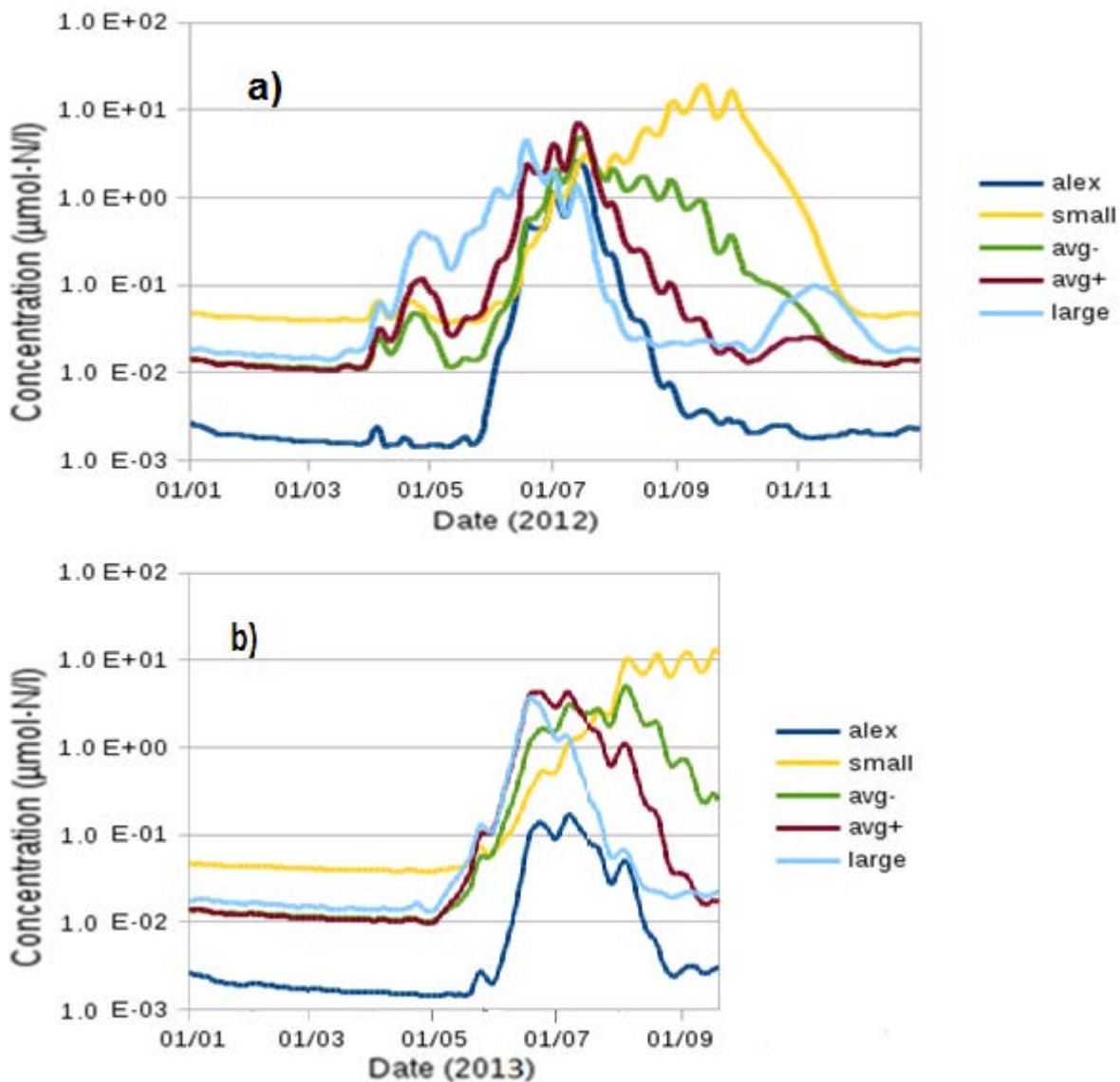


Figure 11 : Concentration d'*Alexandrium* et des groupes de taille dans une simulation d'écosystème en baie de Daoulas : 2012 (a) et 2013 (b)

3.4/ Étude de sensibilité

Afin de mieux identifier les conditions propices à la croissance d'*A.minutum* et de déterminer la robustesse des résultats, d'autres simulations ont été effectuées, en changeant légèrement certains paramètres.

Une première analyse consiste à faire tourner des simulations avec certains paramètres de 2012 et d'autres de 2013. Ceci doit permettre d'identifier les causes des différences de concentrations en *A.minutum*

Modélisation 0D des efflorescences d'*Alexandrium* en rade de Brest en compétition inter-spécifique

entre les deux années. Les paramètres testés sont la température, la dilution, l'apport de nutriments par le fleuve (débit et concentration du fleuve), concentration en nutriments de la rade et luminosité. Seuls la température, la dilution et l'apport en nutriments par les fleuves induisent des différences significatives.

Pour ces trois paramètres, les valeurs utilisées en 2013 contribuent systématiquement à réduire la concentration maximale en *A.minutum*. Par contre, leur effet sur la date du maximum est ambigu, l'année 2013 offrant des possibilités d'efflorescence de début juillet à début août. La présence du maximum au début d'août semble être liée à la conjonction de la température et des apports en nutriments de 2013. La dilution joue assez peu sur la date, ne la décalant que de quelques jours (car le maximum doit se trouver en période de mortes eaux).

Température	Fleuve	Dilution	Date du maximum	Concentration maximale
2012	2012	2012	16 juillet	2 255 400
2012	2012	2013	11 juillet	1 461 400
2012	2013	2012	2 juillet	1 054 400
2012	2013	2013	4 juillet	565 600
2013	2012	2012	16 juillet	1 588 300
2013	2012	2013	12 juillet	443 000
2013	2013	2012	1 ^{er} août	645 000
2013	2013	2013	4 août	332 700

Table 2 : Amplitude et date des maxima de concentration en *A.minutum* avec des paramètres de 2012 et de 2013

D'autres simulations ont été menées en faisant varier :

- La concentration minimale en cellules de chaque espèce, entre 10% et 500% de la valeur retenue. Plus elle est forte et plus le maximum de concentration est faible. En 2012, le maximum va de 2 484 700 cellules par litre (20%) à 1 701 000 (500%). En 2013, il va de 938 400 (10%) à 142 500 (500%). On notera qu'à partir de 350%, le maximum de 2013 passe de début août à début juillet.

Cette tendance peut s'expliquer par le fait que la phase de croissance est plus longue quand les concentrations initiales sont faibles, ce qui permet aux espèces dont la croissance est la plus rapide d'exclure plus facilement les autres espèces et d'atteindre des maxima plus élevés.

- Le taux de dilution, entre 50% et 200% des valeurs retenues. En 2012, il ne peut y avoir d'efflorescences en juillet qu'entre 75% et 125%. En-deçà ou au-delà, le maximum de concentration est en automne et à des valeurs faibles. L'optimum est atteint pour 107,5% et vaut 2 447 100 cellules par litre, ce qui est très proche de la valeur retenue. En 2013, le maximum se trouve en août de 95% à 140%, et se trouve en juillet de 85% à 95%. L'optimum est atteint pour 122,5% et vaut 2 776 700 cellules par litre, ce qui est dix fois plus que la valeur retenue.
Ceci montre à la fois la sensibilité du modèle à la dilution et sa limite de validité, car on a supposé que la dilution est la principale cause de mortalité (elle doit être assez élevée) et que les conditions moyennes de l'estuaire permettent le développement du plancton (la dilution doit être assez faible)
- L'apport de nutriments par la Mignonne, entre 1% et 200% de la valeur retenue. À partir de 30%, la date du maximum ne change plus et sa valeur est proportionnelle aux apports si on multiplie ceux-ci par un coefficient constant. En-deçà, le développement de l'espèce est plus difficile. La quantité de nutriments totale apportée par le fleuve au cours de l'année n'est donc pas nécessairement le facteur décisif dans la compétition entre espèces. Cependant, la répartition dans le temps joue, elle, un rôle important (table 2). *A.minutum* a probablement profité du fort apport de nutriments de début juillet 2012 (figure 7.1), à une période de l'année qui lui était par ailleurs déjà favorable.
- La température de l'eau, entre -2°C et +2°C par rapport aux valeurs retenues. En 2012, le pic le plus élevé est atteint pour T - 0,4°C avec 2 334 400 cellules par litre (le 16 juillet), ce qui est très proche de la valeur retenue. Pour T - 2°C, le maximum est de 350 700, atteint le 1^{er} août, tandis que pour T + 2°C, il est de 315 700, atteint le 30 juin. En 2013, le pic le plus faible est atteint pour T + 0,2°C, avec 270 000 cellules par litre (le 5 août). Pour T - 2°C, le maximum est de 1 464 200, atteint le 5 août, tandis que pour T + 2°C, il est de 569 000, atteint le 24 juin.
La température de 2012 semble donc plus favorable à *A.minutum* que celle de 2013. Toutefois, cela n'est pas nécessairement dû à la température moyenne, qui est proche entre les deux années. La

grande différence entre 2012 et 2013 du point de vue de la température est que l'eau a été proche de 18°C en 2012 pendant tout juin et juillet, tandis qu'en 2013 elle est brusquement passée de 14°C à 17°C à la mi-juin, puis à 20°C à la mi-juillet, laissant peu de temps à *A.minutum* pour croître dans des conditions optimales.

Comme le tirage aléatoire des espèces est en lui-même une source de variabilité, j'ai fait 200 simulations pour chaque année avec 200 séries différentes d'espèces tirées au sort.

En 2012, le maximum de concentration en *A.minutum* est en moyenne de 2 071 300 cellules par litre, avec un écart-type de 632 700 cellules par litre. En 2013, la moyenne est de 332 000 et l'écart-type de 269 700. Ceci signifie que les simulations pour l'année 2013 sont particulièrement sensibles au tirage aléatoire des espèces, ce qui en accord avec le fait que les simulations de 2013 sont généralement plus sensibles aux différents paramètres.

Enfin, j'ai réalisé des séries de simulations avec 100 ou 25 espèces. Augmenter le nombre d'espèces à 100 réduit le maximum de concentration d'*A.minutum* mais réduit encore plus son écart-type, et inversement lorsqu'on réduit ce nombre à 25. Le nombre de 50 reste arbitraire. Bien que la date du maximum dans modèle n'y soit pas très sensible, l'amplitude y est inversement proportionnelle, d'où une incertitude sur les concentrations.

Le modèle est donc très sensible aux conditions physiques, particulièrement pour l'année 2013. Seule la phase de croissance de fin mai à début juillet est commune à toutes les simulations. La date et l'amplitude de la concentration maximale dépendent fortement de la température, de la dilution et de la concentration en nutriments. Cette sensibilité peut tout aussi bien être une sensibilité réelle qu'un artefact du modèle, lié par exemple à l'absence d'adaptation à la température ou à l'absence d'autres causes de décroissance que la compétition inter-spécifique et la dilution. Elle implique d'interpréter avec prudence les résultats du modèle.

3.5/ Comparaison avec les données de flore totale observée

La comparaison entre la simulation en estuaire de la Mignonne et les données de flore totale de Velyger (espèces de plus de 20 μm de long) à la pointe du château (en sortie de l'estuaire) montre (Figure 12) que :

- 2012 (a) : L'estimation de la concentration en *Alexandrium minutum* reproduit la forme de la courbe expérimentale, avec un début de croissance fin mai, un maximum en juillet (le 15 juillet dans la simulation, le 12 juillet dans les mesures hebdomadaires), puis une décroissance rapide à la fin de juillet et en août. L'ampleur du pic est sous-estimée mais du bon ordre de grandeur (2 027 000 cellules par litre dans le modèle contre 3 675 000 dans les observations).
- 2013 (b) : La concentration maximale en *A. minutum* prévue par le modèle est proche des observations (306 000 cellules par litre contre 358 000), à une date également compatible avec celles-ci (le 4 août contre le 22 juillet). Toutefois, les concentrations supérieures à 100 000 cellules par litre s'étalent sur plus d'un mois (du 3 juillet au 12 août) dans le modèle alors qu'elles n'existent que sur une courte période de temps dans les observations (22 juillet et 1^{er} août).
- 2012 (c) : L'estimation de la concentration en cellules de grande taille est du bon ordre de grandeur (9 554 000 cellules par litre dans le modèle contre 4 804 000 dans les observations), et le maximum est correctement situé en juillet (le 16 dans le modèle, le 12 dans les observations). La décroissance à partir de ce maximum est conforme aux observations. Cependant, le modèle calcule des concentrations trop faibles en hiver (le minimum est trop bas) et au printemps (la phase de croissance est trop abrupte et commence bien trop tard).
- 2013 (d) : Comme pour l'année 2012, la croissance du microphytoplancton commence beaucoup plus tôt dans les observations que dans le modèle. De plus, le maximum de concentrations est atteint dès le 18 juin dans les observations, et est suivi d'une décroissance, mais est atteint le 16 juillet dans le modèle. Toutefois, la concentration en azote organique (Figure 10) donne des résultats plus proches des observations puisque le début de juin est marqué par le maximum de concentration (atteint exactement le 18)

Modélisation 0D des efflorescences d'Alexandrium en rade de Brest en compétition inter-spécifique

en azote organique dans le modèle et un bloom de *Dactyliosolen fragilissimus* (rhizosoleniacé de grande taille) dans les observations, suivi dans les deux cas par une phase de décroissance de la quantité de microphytoplancton. La taille des espèces qui prolifèrent à ce moment est peut-être exagérée dans le modèle, d'où un nombre de cellules total assez faible.

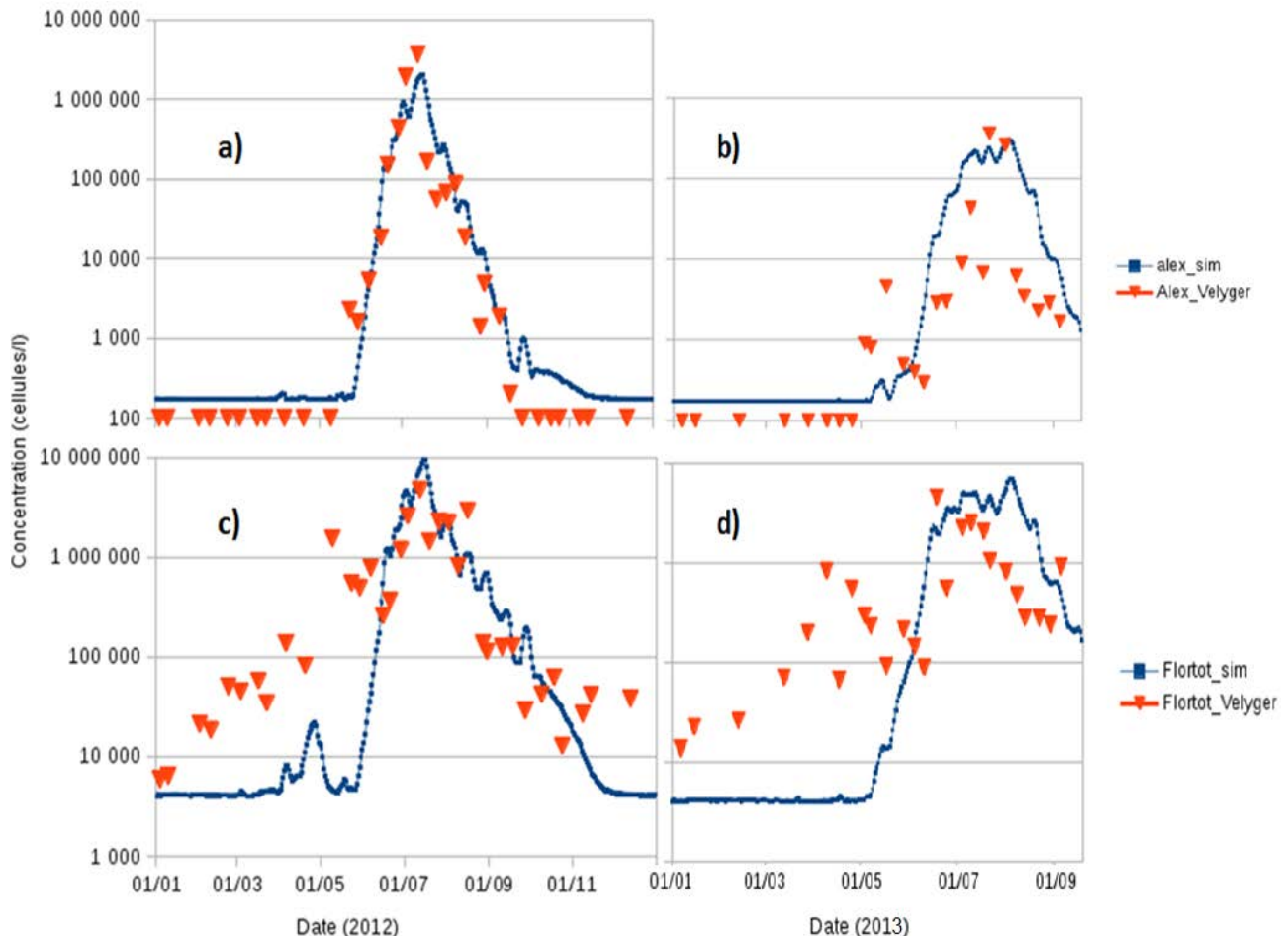


Figure 12 : Concentrations, en cellules par litre, d'après le modèle (bleu) et les observations (rouge) : *A. minutum* 2012 (a), *A. minutum* 2013 (b), Flore totale 2012 (c), Flore totale 2013 (d)

Discussion

4.1/ Un moteur de successions écologiques : la taille de l'espèce

En raison de la rapidité de son cycle de vie et des variations de son environnement, le phytoplancton d'un endroit donné a une composition qui évolue à l'échelle de quelques jours à quelques semaines. D'après Scheffer et al (Scheffer, Rinaldi, & Huisman, 2003), un été pour le phytoplancton équivaut à plusieurs siècles de dynamique évolutive des plantes terrestres. Le passage d'espèces opportunistes, capables d'absorber et de stocker de grandes quantités de nutriments pour maximiser leur croissance, à des espèces adaptées aux faibles concentrations, est rendu par le modèle, qui associe la première stratégie aux espèces de grande taille et la seconde aux espèces de petite taille.

Les sorties avec et sans écosystème montre que ce mécanisme de succession est important pour identifier la niche d'*Alexandrium minutum*. Cette espèce, de taille moyenne à grande, se développe dans des estuaires et malgré la dilution car elle a besoin de concentrations élevées en nutriments pour survivre. Elle commence à se développer quand les conditions de température (plus de 15°C) et de luminosité lui permettent de se diviser plus vite que la dilution, typiquement vers fin mai. La baisse de la concentration en phosphore, due à l'absorption par d'autres espèces de phytoplancton, peut suffire à expliquer la fin de son expansion et son remplacement par d'autres espèces en début d'été.

On notera que dans la réalité, les successions écologiques ne vont pas nécessairement des grandes vers les petites espèces, car elles peuvent être déterminées par d'autres facteurs que les constantes de demi-saturation. Par exemple, d'après Margalef (Margalef, 1963), les diatomées de taille moyenne sont souvent les premières à se multiplier dans les systèmes côtiers, suivies d'espèces de plus grandes tailles, puis d'une cohabitation entre cyanobactéries, grandes diatomées et grands dinoflagellés mixotrophes.

Ce modèle ne représente donc qu'un seul mécanisme possible de succession écologique.

4.2/ Phénomènes non pris en compte

Mon modèle n'est qu'une représentation très simplifiée de succession écologique, car les seules causes de succession envisagées sont des différences de température optimale, d'absorption maximale et de constante de demi-saturation, les deux dernières étant supposées dépendre uniquement de la taille.

De nombreuses différences entre espèces, ainsi que des phénomènes physiques susceptibles d'en favoriser certaines, n'ont pas été pris en compte :

- Seuls les apports en nutriments par les fleuves sont considérés, et ceux-ci sont réguliers. Or les sédiments marins peuvent relarguer du phosphore dans l'estuaire, de manière irrégulière. Les apports irréguliers de phosphore favorisent les espèces capables de le stocker en grande quantité pour une croissance ultérieure. C'est le cas d'*Alexandrium minutum*, mais aussi de nombreuses espèces de grande taille. Cette source peut être importante : d'après Chapelle et al (Chapelle, et al., 2008), l'absence d'apport par les sédiments dans les modèles conduit à une sous-estimation des concentrations en phosphore et par ce fait à une limitation artificielle de la croissance d'*Alexandrium minutum* par le phosphore.

La préférence pour une forme chimique d'un nutriment plutôt qu'une autre est considérée constante entre les espèces. D'après Heisler et al (Heisler, et al., 2008), certaines espèces peuvent utiliser les nutriments sous forme organique ou particulaire, plutôt que les nutriments sous forme minérale, ce qui change leur niche écologique.

- Le rôle de la turbulence n'a pas été abordé. La turbulence peut bloquer la croissance des dinoflagellés comme *Alexandrium minutum*, qui n'ont pas de paroi rigide, et favorise donc les diatomées. En revanche, l'absence de turbulence rend l'accès aux nutriments plus difficile, car les cellules tendent à puiser leurs nutriments dans une couche limite qui les entourent, nutriments qui, en l'absence de mélange, ne sont pas remplacés (Falkowski & Oliver, 2007). L'absence de turbulence, chose très courante en été, favorise donc les espèces mobiles, typiquement des dinoflagellés de grande taille.

Aucune différence entre espèce vis-à-vis de la lumière n'a été considérée. Or des études (Finkel, Irwin, & Schofield, 2004) ont montré que les petites espèces avaient un contenu relatif en chlorophylle plus élevé que les plus grandes espèces.

Aucune variabilité spatiale n'est considérée. Ceci exclut donc la possibilité qu'une espèce se développe à un endroit précis, là où le taux de dilution et la concentration en nutriments sont optimaux. La comparaison entre baie de Daoulas et estuaire de la Mignonne montre que cela peut faire une différence, *A. minutum* et les grandes cellules étant avantagées par l'existence de zones plus favorables que la moyenne (comme l'estuaire de la Mignonne).

Les cellules ne peuvent pas non plus être déplacées entre des régions riches en pauvres en phosphore, ce qui favoriserait les espèces à forte capacité de stockage, comme *Alexandrium minutum* et les grandes espèces en général.

- Le taux de croissance maximal théorique, μ_{\max} , ne dépend pas de la taille de l'espèce. Dans le modèle de Dutkiewicz et al (Dutkiewicz & Follows, 2009), les espèces de grande taille ont un taux de croissance maximale plus élevé que les petites. C'est implicitement le cas dans mon modèle, car la croissance y dépend en partie de l'absorption de nutriments, et les grandes espèces y ont un V_{\max} plus élevé que les petites. Mais les études portant sur les relations d'allométrie trouvent soit un μ_{\max} qui décroît avec la taille (Edwards, Thomas, Klausmeier, & Litchman, 2012) (Kerimoglu, Straile, & Peeters, 2012), soit un μ_{\max} unimodal, qui connaît son maximum pour des espèces dont le volume se situe autour de $100\mu\text{m}^3$ (Marañón, et al., 2013) (Wirtz, 2013). Il s'agit d'espèces de petite taille, dont font partie par exemple le coccolithophoridé *Emiliana Huxleyi* et la diatomée *Phaeodactylum tricornutum* (Marañón, et al., 2013). Dans le modèle simple utilisé ici, ceci serait incompatible avec l'existence d'espèces de grande taille, qui sont pourtant souvent des espèces à efflorescence.

Le broutage par le zooplancton n'est pas pris en compte. Les taux de dilution en baie de Daoulas est élevé ($0,5\text{j}^{-1}$ en moyenne) et constitue vraisemblablement la première cause de mortalité. Cependant, si le broutage est sélectif, il peut favoriser certaines espèces au détriment d'autres. D'après Wirtz (Wirtz, 2013), les plus grandes espèces bénéficient d'un broutage assez faible. D'après Guisande et al

(Guisande, Frangópulos, Maneiro, & Vergara, 2002) *Alexandrium minutum* est brouté par le zooplancton, mais sa toxicité lui permet d'être moins brouté que les espèces concurrentes et de rediriger le broutage sur elles. De plus, en limitant la croissance du phytoplancton et en reminéralisant de la matière organique, le broutage fait monter les concentrations en nutriments, ce qui favorise les grandes espèces, qui ne peuvent pas croître aux faibles concentrations.

Il n'y a pas d'espèce mixotrophe dans mon modèle. La mixotrophie (capacité de constituer sa matière organique par photosynthèse et par absorption d'autres matières organiques) est une niche écologique courante chez les dinoflagellés, qui permet de croître pendant la partie de l'année où les concentrations en nutriments minéraux sont faibles. C'est la raison pour laquelle il y a des efflorescences de dinoflagellés mixotrophes, voire hétérotrophes, en été (Barton, Finkel, Ward, Johns, & Follows, 2013).

Aucune compétition avec les bactéries hétérotrophes pour les nutriments n'est envisagée. Or cette compétition peut réduire de beaucoup la concentration des nutriments en été et donc ralentir la croissance du phytoplancton.

Le volume des cellules est pris en compte, mais pas leur forme. Or à volume égal, les cellules allongées ont une surface plus étendue que les cellules sphériques, ce qui facilite leur absorption de nutriments. Il n'y a pas de terme de sédimentation dans le modèle, les cellules étant supposées resuspendues par la turbulence. La sédimentation est une mortalité qui touche plus fortement les grandes espèces, bien que celles-ci s'en protègent dans une certaine mesure par leurs vacuoles (Wirtz, 2013).

- La question du cycle de vie d'*Alexandrium minutum* a été mise de côté par le choix de mettre des concentrations minimales comparables pour toutes les espèces. L'avantage que représente la germination de kyste au moment favorable à la croissance n'est donc pas pris en compte. Or celle-ci permet de commencer la phase de croissance avec des concentrations plus importantes, et donc d'atteindre un maximum plus élevé plus tôt.

Par ailleurs, *Alexandrium minutum* est ramené à un phénotype moyen, en compétition avec d'autres phénotypes. Or les paramètres peuvent varier entre différentes souches de la même espèce (Costas,

1990).

La faible variabilité entre les espèces, qui signifie que les autres espèces tendent à ressembler à *Alexandrium minutum*, est peut-être responsable de l'étroitesse du pic de concentration en grandes cellules, toutes les niches écologiques n'ayant pas été explorées. *Alexandrium minutum* n'est jamais majoritaire parmi la flore microplanctonique du modèle parce que beaucoup d'autres espèces ont des paramètres proches et lui font de la concurrence, tout en échouant à proliférer au printemps.

Le modèle pourrait donc être amélioré en prenant en compte plus de phénomènes, et donc de niches. En particulier, la turbulence, le broutage et les hétérogénéités spatiales et temporelles peuvent contribuer à définir la niche d'*A.minutum*. Mais pour cela, il faudrait pouvoir les quantifier, et prendre en compte des compromis (ou « trade-off ») impliquant des avantages sélectifs autres que ceux liés à la taille (résistance à la turbulence ou au broutage par exemple), afin de ne pas simuler d'espèce adaptée à toutes les circonstances.

Conclusion et perspectives

Le modèle 0D que j'ai programmé s'est avéré capable de reproduire la période d'efflorescence de l'espèce *Alexandrium minutum* en 2012, et a mis en évidence l'importance de la compétition entre espèces de phytoplancton pour le phosphore dans les successions écologiques, puisque cette compétition y suffit à faire décroître l'algue toxique. Il est aussi capable de retrouver la période où le microphytoplancton, dans son ensemble, atteint sa concentration maximale. Il a enfin trouvé une valeur et une date de concentration maximale proche des observations en 2013, bien que ce maximum y soit trop étalé dans le temps, tout comme le maximum de concentration du microphytoplancton. Sa capacité à placer correctement l'efflorescence du dinoflagellé et à discriminer les deux années s'explique par la répartition dans le temps de la température, de la dilution et des apports en nutriments. Il souffre cependant de faiblesses, qui sont de plusieurs ordres :

- Il n'y a pas de croissance importante du phytoplancton au printemps.
- Les efflorescences d'*Alexandrium minutum* peuvent durer trop longtemps, comme on le voit sur les simulations de 2013.
- Plusieurs phénomènes physiques ou biologiques ont été écartés, dont certains contribuent peut-être à définir la niche écologique d'*Alexandrium minutum* (turbulence, résistance au broutage ...).

Pour pouvoir évaluer les capacités du modèle à prédire les efflorescences d'*Alexandrium minutum* en milieu estuarien et mieux comprendre les conditions qui lui sont favorables, il faudra le tester sur d'autres années, et notamment l'année 2014, ainsi que sur les estuaires de l'Aulne et de l'Élorn. Ces derniers sont eux aussi situés en rade de Brest mais les concentrations d'*A.minutum* atteignent des niveaux beaucoup plus bas, ce qui indique que les conditions lui sont moins favorables.

Glossaire

Alexandrium minutum : Espèce de phytoplancton de la classe des dinophycées, responsable du syndrome PSP.

Allométrie : Dépendance de paramètres biologiques en fonction de la taille.

Efflorescence (bloom) : Augmentation rapide de la concentration d'une ou plusieurs espèces de phytoplancton dans un milieu aquatique.

Niche écologique : Ensemble des conditions environnementales dont dépend une espèce pour sa survie et qui la différencient des autres espèces du même écosystème.

PAR (« Photosynthetically Available Radiation ») : Partie du rayonnement solaire disponible pour la photosynthèse.

Phytoplancton : Organisme photosynthétique unicellulaire vivant en suspension dans l'eau.

PSP (Paralytic Shellfish Poisoning) : Syndrome de paralysie dû à la consommation de coquillages contenant des saxitoxines. Il peut aller jusqu'à la mort.

Quota cellulaire : Quantité d'un élément donné présent à l'intérieur d'une cellule.

Bibliographie

- Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., & Follows, M. J. (2010, Mar). Patterns of Diversity in Marine Phytoplankton. *Science*, *327*(5972), 1509-1511.
- Barton, A. D., Finkel, Z. V., Ward, B. A., Johns, D. G., & Follows, M. J. (2013). On the roles of cell size and trophic strategy in North Atlantic diatom and dinoflagellate communities. *Limnology and Oceanography*, *58*(1), 254-266.
- Chapelle, A., Andrieux, F., Fauchot, J., Guillaud, J., Labry, C., Sourisseau, M., et al. (2008, Décembre 2008). *Comprendre, Prédire et Agir sur les efflorescences toxiques Jusqu'où peut-on aller aujourd'hui dans le cas d'Alexandrium minutum en Penzé ?* Tech. rep., Ifremer.
- Chapelle, A., Labry, C., Sourisseau, M., Lebreton, C., Youenou, A., & Crassous, M.-P. (2010). *Alexandrium minutum* growth controlled by phosphorus An applied model. *Journal of Marine Systems*, *83*, 181-191.
- Chapelle, A., Le Bec, C. (., Labry, C., Amzil, Z., Guillou, L., Dreanno, C., et al. (2013, Novembre 2013). *Etude sur la prolifération de la micro algue Alexandrium minutum en rade de Brest Projet Daoulex Rapport d'avancement n° 1 : novembre 2013*. Tech. rep., Ifremer.
- Costas, E. (1990). Genetic variability in growth rates of marine Dinoflagellates. *Genetica*, *83*, 99-102.
- Cugier, P., Ménesguen, A., & Guillaud, J. (2005, Jul). Three-dimensional (3D) ecological modelling of the Bay of Seine (English Channel, France). *Journal of Sea Research*, *54*(1), 104-124.
- Davidson, K., & Gurney, W. S. (1999). An investigation of non-steady-state algal growth. II. Mathematical modelling of co-nutrient limited algal growth. *Journal of Plankton Research*, *21*, 839-858.
- Droop, M. R. (1973). Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*, *9*, 264-272.
- Dutkiewicz, S., & Follows, M. J. (2009). Modeling the Coupling of Ocean Ecology and Biogeochemistry. *Global biogeochemical cycles*, *23*.
- Edwards, K. F., Thomas, M. K., Klausmeier, C. A., & Litchman, E. (2012). Allometric scaling and taxonomic variation in nutrient utilization traits and maximum growth rate of phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, *57*(2), 554-566.
- Eppley, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, *70*, 1063-1085.

- Erard-Le Denn, E., Chapelle, A., Lebreton, C., Le Hir, P., Silva Jacinto, R., Dufois, F., et al. (2006). *Controlling algae and the impacts on recreational and shellfish waters in Brittany Study of estuarine blooms of the toxic algae Alexandrium*. Tech. rep., Ifremer.
- Falkowski, P. G., & Oliver, M. J. (2007). Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Reviews Microbiology*, 5, 813-819.
- Finkel, Z. V., Irwin, A. J., & Schofield, O. (2004). Resource limitation alters the 3/4 size scaling of metabolic rates in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 269-279.
- Flynn, K. J. (2008). Use, abuse, misconceptions and insights from quota model - The Droop cell quota model 40 years on. *Oceanography and Marine Biology*, 46, 1-23.
- Guisande, C., Frangópulos, M., Maneiro, I., & Vergara, A. R. (2002). Ecological advantages of toxin production by the dinoflagellate *Alexandrium minutum* under phosphorus limitation. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 169-176.
- Heisler, J., Glibert, P., Burkholder, J., Anderson, D., Cochlan, W., Dennison, W., et al. (2008, Dec). Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae*, 8(1), 3-13.
- Jassby, A. D., & Platt, T. (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21, 540-547.
- Kerimoglu, O., Straile, D., & Peeters, f. (2012). Role of phytoplankton cell size on the competition for nutrients and light in incompletely mixed systems. *Journal of Theoretical Biology*, 300, 330-343.
- Labry, C. E.-L., Youenou, A. C., Martin-Jézequel, V., & Le Grand, J. (2004). *Etude écophysiological et paramétrisation du rôle du phosphore sur la croissance d'Alexandrium minutum, espèce responsable d'eaux colorées toxiques en estuaire de Penzé, et de son principal compétiteur Heterocapsa triquetra*. Tech. rep., Ifremer.
- Marañón, E., Cermeño, P., López-Sandoval, D. C., Rodríguez-Ramos, T., Sobrino, C., Huete-Ortega, M., et al. (2013, Mar). Unimodal size scaling of phytoplankton growth and the size dependence of nutrient uptake and use. (G. Fussmann, Ed.) *Ecol Lett*, 16(3), 371-379.
- Margalef, R. (1963). Succession in marine populations. *Advancing Frontiers in Plant Science*, 2, 137-188.
- Monod, J. (1942). *Recherches sur la croissance de cultures bactériennes*. (Hermann, Ed.) Hermann.
- Parker, R. A. (1993). Dynamic models for ammonium inhibition of nitrate

- uptake by phytoplankton. *Ecological Modelling*, 66, 113-120.
- Rathaille, A. N., & Raine, R. (2006, November). *Predicting Alexandrium blooms in Cork harbour*. Tech. rep., Marine Institute, Galway.
- Scheffer, M., Rinaldi, S., & Huisman, J. (2003). Why plankton communities have no equilibrium solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491, 9-18.
- Wirtz, K. W. (2013, Sep). Mechanistic origins of variability in phytoplankton dynamics: Part I: niche formation revealed by a size-based model. *Marine Biology*, 160(9), 2319-2335.
- Wyatt, T., & Jenkinson, I. R. (1997). Notes on Alexandrium population dynamics. *Journal of Plankton Research*, 19(5), 551-575.