

Rapport Alex Breizh

Impact des contrôles environnementaux sur la dynamique des efflorescences de l'algue toxique *Alexandrium minutum* en Rade de Brest. Modélisation en compétition interspécifique.

Annie Chapelle, Marc Sourisseau, Martin Plus

Sophie Schmitt, Marie Latimier, Chantal Le Gac, Florian Caradec, Emilie Rabiller, Marie Madeleine Daniélou, Sam Nzéneri, Carles Guallar, Stéphane Karasiewicz, Anis Ouadi, Dominique Soudant, Lorenzo Lenoir, Valérie Le Guennec, Aurore Regaudie de Jioux

Juin 2021



Fiche documentaire

Titre du rapport : Alex Breizh Impact des contrôles environnementaux sur la dynamique des efflorescences de l'algue toxique <i>Alexandrium minutum</i> en Rade de Brest. Modélisation en compétition interspécifique	
Référence interne : ODE/DYNECO/PELAGOS 2021-1 Diffusion : <input checked="" type="checkbox"/> libre (internet) <input type="checkbox"/> restreinte (intranet) – date de levée d'embargo : AAA/MM/JJ <input type="checkbox"/> interdite (confidentielle) – date de levée de confidentialité : AAA/MM/JJ	Date de publication : 14/6/2021 Version : 1.0.0 Référence de l'illustration de couverture Dyneco/pelagos Langue(s) : Français
<p>Résumé: Depuis 2012, la rade de Brest a été l'objet de fermetures administratives de commercialisation de coquillages et de ramassage en raison des toxicités induites par le développement de la microalgue nuisible <i>Alexandrium minutum</i>. Le suivi terrain existant depuis 2009 à la Pointe du château (estuaire de la Mignonne, Daoulas) a été renforcé en 2016 dans le cadre de ce projet (<i>AlexBreizh</i>) afin de cerner la dynamique de croissance de cette microalgue en lien avec les facteurs environnementaux et la dynamique des autres espèces phytoplanctoniques. Ce suivi hebdomadaire de 12 années a permis de comprendre la dynamique saisonnière de cet environnement et sa variabilité interannuelle. <i>Alexandrium minutum</i> est observé uniquement dans la période qui s'étend d'avril à septembre et les maximums d'abondance sont en juin et juillet. Selon les années, le bloom démarre en mai (printemps chauds comme en 2014) ou juin (2013, printemps froid). La température de 15°C est l'indicateur du démarrage possible d'un bloom, ce qui a été aussi vérifié sur d'autres sites bretons. Les maximas sont liés aux conditions estivales de débits, de forts débits entraînant des apports conséquents en nitrates et phosphates qui stimulent la croissance d'<i>A. minutum</i> et lui permettent de dominer la flore phytoplanctonique. Ce fut le cas en 2012 où l'été a été exceptionnellement pluvieux. La communauté phytoplanctonique en hiver est au repos. A partir de mars on observe une succession écologique avec d'abord un développement du microphytoplancton alors que les concentrations en azote et phosphore du milieu sont élevées (débits hivernaux forts) suivi par le nanophytoplancton puis le picophytoplancton en été. A l'occasion de crues estivales, c'est à nouveau le microphytoplancton qui se développe. Ces mesures de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique ont pu être réalisées dans <i>AlexBreizh</i> par l'utilisation de la cytométrie <i>in situ</i>. L'ensemble des données mesurées, intégré dans la base Quadrige² et consultable par tous, a permis de tester différentes analyses afin de mettre en évidence des liens entre paramètres environnementaux et développement d'<i>Alexandrium minutum</i>. Les analyses de niche écologique montrent une préférence d'<i>Alexandrium minutum</i> pour les conditions estivales (température et lumière élevées) avec une tolérance pour des</p>	

conditions plus estuariennes ainsi que des conditions environnementales plus favorables en Bretagne pour le développement d'*A. minutum*. L'analyse fonctionnelle sur les taxons de microphytoplancton a mis en évidence 3 périodes 2009 - 2011, 2011 - 2015 et 2015 - 2018. La première est associée à la dominance de *Chaetoceros* qui décline ensuite, la deuxième est représentée par la dominance d'*A. minutum* et la troisième correspond au déclin d'*A. minutum* ainsi qu'à une plus grande précocité des blooms de microphytoplancton. Appliqué à l'estuaire de Daoulas, un modèle numérique de dynamique d'*A. minutum* en compétition avec 72 autres phénotypes de phytoplancton a mis en évidence et hiérarchisé les facteurs de contrôle d'*A. minutum*. Ce dernier est contrôlé d'abord par la température puis par les phosphates et enfin par les nitrates en été. Ce modèle adimensionnel simule les 10 années mesurées et reproduit la variabilité saisonnière et interannuelle d'*A. minutum* et de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique mais sous-estime les concentrations de phosphate en été et donc les abondances du microphytoplancton, fortement limitées par les phosphates. Ce biais réduit sa capacité à simuler des scénarios de réduction des apports en azote et phosphore, le phosphore étant largement plus limitant que l'azote. Il met néanmoins en évidence le fort déséquilibre trophique existant dans les milieux du fond de la rade de Brest où les apports excessifs d'azote par les fleuves Mignonne et Aulne (et les autres aussi) provoquent des rapports azote/phosphore extrêmement élevés. Plusieurs pistes d'évolution du modèle ont été testées comme la prise en compte des kystes (phase de dormance d'*A. minutum* et d'autres espèces), la mixotrophie (capacité à assimiler de la matière organique en plus de la photosynthèse) ou l'apport de cellules venant de la rade. Ces travaux n'ont pas amélioré le modèle et il est ainsi possible d'affirmer que le bloom d'*A. minutum* est essentiellement lié à sa capacité photosynthétique et de développement local. L'extension du modèle à l'ensemble de la rade est en cours mais compliquée du fait de la gestion des frontières ouvertes avec la Mer d'Iroise ce qui suppose plus d'informations sur les 72 phénotypes simulés. La comparaison du suivi de la Pointe du Château avec les suivis existant en rade, centre Rade (Lanvéoc) et entrée de la rade (Ste Anne) montre l'aspect particulier de l'estuaire de Daoulas avec un développement local et des abondances de nanophytoplancton, picophytoplancton et *A. minutum* bien supérieures au centre et entrée de la rade. Enfin, un système d'alerte est testé sur les 12 années, basé sur le suivi journalier des débits, température et coefficient de marée. Il est une ouverture vers un système plus robuste à perfectionner et une mise en place opérationnelle possible.

Mots-clés : microalgue toxique, diversité phytoplanctonique, modèle, rade de Brest, bassin versant

Comment citer ce document :

Disponibilité des données de la recherche :

Oui

DOI :

Commanditaire du rapport : AELB

Nom / référence du contrat :	
<input type="checkbox"/> Rapport intermédiaire (réf. bibliographique : XXX) <input checked="" type="checkbox"/> Rapport définitif (réf. interne du rapport intermédiaire : R.DEP/UNIT/LABO AN-NUM/ID ARCHIMER)	
Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit : Alexbreizh AELB	
Auteur(s) / adresse mail	Affiliation / Direction / Service, laboratoire
Annie Chapelle annie.chapelle@ifreme.fr	Ifremer/Ode/Dyneco/Pelagos
Marc Sourisseau marc.sourisseau@ifremer.fr	Ifremer/Ode/Dyneco/Pelagos
Martin Plus martin.plus@ifremer.fr	Ifremer/Ode/Dyneco/Pelagos
Encadrement(s) :	
Destinataire : AELB	
Validé par :	

Remerciements

Nous remercions vivement l'Agence de l'eau Loire Bretagne pour nous avoir soutenu sur ce projet ainsi que la Région Bretagne, le Rephy et le réseau Velyger.

Table des matières

Remerciements	5
Table des matières	6
Table des encadrés.....	8
Table des illustrations.....	8
1. Introduction.....	13
2. Rappel du contexte et des objectifs de l'étude AlexBreizh	13
2.1. Le contexte en rade de Brest.....	13
1.2. Les objectifs d'AlexBreizh	14
3. Matériel et méthodes.....	14
3.1. Suivi terrain	14
3.1.1. Site d'étude	14
3.1.2. Les données récoltées	15
3.1.3. Les données autres utilisées dans cette étude	16
3.2. Analyses de données.....	16
3.2.1. Base de données.....	16
3.2.2. Traitement et visualisation des données	16
3.2.3. Analyse des traits fonctionnels	17
3.2.4. Niche écologique	17
3.2.5. Analyse de la flore phytoplanctonique et contrôle par les conditions environnementales	18
3.3. Modélisation.....	20
4. Résultats <i>In Situ</i> - Pointe du Château de 2009 à 2019	21
4.1. Les paramètres environnementaux	21
4.1.1. Température et Lumière	21
4.1.2. Salinité et Débit de la Mignonne	22
4.1.3. Marée et Dilution	24
4.1.4. Nutriments	24
4.2. Le suivi d' <i>Alexandrium minutum</i>	26
4.3. La communauté phytoplanctonique	29
4.3.1. La Flore comptée au microscope optique (microphytoplancton).....	29
4.2.2. Les résultats de cytométrie (pico, nano et microphytoplancton)	33
4.2.3. Chlorophylle fractionnée.....	34
4.2.4. Un suivi <i>in situ</i> haute fréquence : le cytomètre <i>in situ</i>	37
4.2.4. Le métabolisme de la communauté phytoplanctonique	38
5. Analyses des données	42
5.1. Niche écologique d' <i>Alexandrium minutum</i> et de la communauté phytoplanctonique.....	42
5.1.1. La niche écologique d' <i>A. minutum</i> sur le littoral Manche Atlantique.....	42

5.1.2.	La Niche écologique d' <i>A. minutum</i> et la communauté biotique.....	44
5.1.3.	Les niches écologiques des taxons dominant en estuaire de Daoulas.....	45
5.2.	<i>Alexandrium minutum</i> , communauté phytoplanctonique et paramètres environnementaux	46
5.3.	De la biodiversité spécifique à la biodiversité fonctionnelle	48
5.3.1.	Qu'est-ce que la biodiversité fonctionnelle	48
5.3.2.	Une caractérisation fonctionnelle du phytoplancton de l'estuaire de Daoulas.....	48
5.3.3.	Analyse de la variabilité saisonnière et interannuelle de la biodiversité fonctionnelle	49
6.	Modélisation numérique d' <i>A. minutum</i> , de la communauté phytoplanctonique et de l'environnement.....	51
6.1.	Le modèle de l'estuaire de Daoulas 2009 – 2018	51
6.1.1.	Le modèle	51
6.1.2.	Résultats concernant la simulation d' <i>A. minutum</i>	53
6.1.3.	Simulation des nutriments	55
6.1.4.	Simulation de la communauté phytoplanctonique.....	56
6.1.5.	Simulation de la diversité phytoplanctonique	58
6.2.	Scénarios de réduction de nutriments	61
6.3.	De nouveaux traits testés.....	63
6.3.1.	Mixotrophie.....	63
6.3.2.	Les kystes.....	65
6.4.	Vers une spatialisation sur la rade de Brest.....	68
6.4.1.	Les données de spatialisation sur la rade.....	68
6.4.2.	Le modèle numérique de l'ensemble de la rade de Brest	72
7.	Discussion générale.....	74
7.1.	Les points forts d'AlexBreizh	74
7.1.1.	Suivi à long terme <i>in situ</i>	74
7.1.2.	Appréhender toute la communauté phytoplanctonique.....	74
7.1.3.	Les apports de la modélisation numérique pour la compréhension des blooms d' <i>A. minutum</i> et du fonctionnement de l'écosystème.....	75
7.1.4.	Les apports des outils statistiques pour la compréhension des blooms d' <i>A. minutum</i> et du fonctionnement de l'écosystème.....	77
7.2.	<i>Alexandrium minutum</i> , système d'alerte et réduction des risques de prolifération	78
7.2.1.	Ce qui est connu	78
7.2.2.	Des pistes pour continuer	79
8.	Bibliographie.....	84
	Annexe 1 : Protocole de prélèvement à la Pointe du Château	87
	Référents par paramètres	87
	Préparation du matériel avant de partir	87
	Préparation de la caisse et des glaciaires :.....	87

Préparation de kayak :	87
Prélèvements Terrain	87
Echantillonnage hebdomadaire	87
Première bouteille Niskin :	88
Bidon de 5 L:	89
Retour au laboratoire	90
Rinçage des Kayaks.....	90
Stockage des échantillons :	90
Filtration :	90
Production primaire :	92
MES :.....	92
Rinçage:	92

Table des encadrés

Encadré 1 : Les études menées dans AlexBreizh

Encadré 2 : Caractéristiques générales des paramètres environnementaux au moment de la période productive (mai à août) de 2009 à 2018

Encadré 3 : Dynamique des blooms d'*Alexandrium minutum*

Encadré 4 : La communauté phytoplanctonique à la Pointe du Château

Encadré 5 : Liens entre conditions environnementales, *Alexandrium minutum* et communauté phytoplanctonique par analyses de données

Encadré 6 : Modélisation d'*A. minutum*, de la communauté phytoplanctonique et des nutriments en estuaire de Daoulas

Encadré 7 : Scénarios de réduction des apports en N et P de la rivière Mignonne

Encadré 8 : De nouveaux traits : mixotrophie, kystes et migration

Encadré 9 : Vers une spatialisation de la rade

Table des illustrations

Figure 1: Rade de Brest et maxima annuels d'abondance d'*A. minutum* mesurés depuis 2010..... 14

Figure 2 : L'estuaire de Daoulas et les stations de suivi terrain

Figure 3 : Bouée support du cytomètre *in situ*, système d'ancrage et cytomètre

Figure 4 : Points de mesures, courbe associée et paramètres clés..... 17

Figure 5 : Définition des différents paramètres de la niche..... 18

Figure 6 : Analyse canonique de variables biologiques sous contrainte de facteurs environnementaux (Tiré de P. Le Noac'h, 2018)

Figure 7 : Evolution de la température et de la lumière à la station Pointe du château

Figure 8 : Anomalies journalières cumulées de la température et de la lumière pour les mois de mai à août	21
Figure 9: Salinité mesurée (+) et débits de la Mignonne	22
Figure 10 : Anomalies journalières de débit de la Mignonne cumulées pour les mois de mai à août .	23
Figure 11 : Anomalies journalières de débit de la Mignonne cumulées pour les mois de mai à août depuis 1972.	23
Figure 12 : Coefficient de marée (ligne bleue) et dilution calculée (ligne mauve)	24
Figure 13 : Nutriments mesurés à la Pointe du château (2016 - 2019). A : NO ₂ +NO ₃ ; B : PO ₄ ; C : NH ₄ ; D : Si. Le premier graphique correspond à l'évolution des concentrations, le trait continu noir est la moyenne de concentration, l'enveloppe gris foncé est l'enveloppe de confiance à 90 % de la moyenne et l'enveloppe gris clair est l'enveloppe de confiance à 90 % des observations. Les disques de couleur correspondent aux observations des semaines de l'année. Le second graphique représente la tendance extraite par le modèle, c'est-à-dire le niveau moyen de concentration désaisonnalisé. Le troisième graphique représente la saisonnalité et le quatrième les semaines des minimas et maximas observés.	24
Figure 14 : Evolution des teneurs en nitrates dans la rivière Mignonne de 1999 à 2017 (données BMO)	25
Figure 15 : Abondances d' <i>A. minutum</i> mesurées à la Pointe du Château de 2009 à 2018.	27
Figure 16 : Dynamique du bloom d' <i>A. minutum</i> et concentrations en NO ₃ +NO ₂ et PO ₄ (haut) et limitations en N et P (milieu) pour les années 2016 à 2019 et température (bas) pour les années 2013 – 2014. Données Pointes du château.....	28
Figure 17 : Abondance de l'ensemble de la flore (microphytoplancton) comptée au microscope de 2009 à 2019.	29
Figure 18 : Maximas d'abondance par an des 8 taxons dominants	31
Figure 19 : Evolution des abondances de <i>Chaetoceros</i> à la Pointe du château, tendance extraite par le modèle et dates des maximas et minimas en semaines.....	31
Figure 20 : Evolution des abondances de <i>Skeletonema costatum</i> à la Pointe du château, tendance extraite par le modèle et dates des maximas et minimas pour chaque bloom de l'année.....	32
Figure 21 : Saisonnalité et date des min et max d'abondance pour la flore comptée au microscope par analyse DLM à la Pointe du château. Les disques de couleur correspondent aux semaines de l'année.	33
Figure 22 : Saisonnalité et date des min et max d'abondance pour la flore comptée au microscope par analyse DLM à Lanvéoc. Les disques de couleur correspondent aux semaines de l'année.....	33
Figure 23 : Abondances du picoplancton et nanoplancton mesurées par cytométrie et du microplancton par microscopie.....	34
Figure 24 : Chlorophylle a totale et fractionnée	35
Figure 25 : Comparaison chlorophylle - Flore comptée par microscopie.	35
Figure 26 : Comparaison entre l'abondance d' <i>A. minutum</i> et la mesure du pigment périidine par HPLC.....	36
Figure 27 : Comparaison des groupes de diatomées dominants et des pigments.	36
Figure 28 : Comparaison chlorophylle - abondances pour le nano et picoplancton	37
Figure 29 : Suivi cytométrie <i>in situ</i> juin- juillet 2019	38

Figure 30 : Évolution temporelle de la production primaire nette de la communauté planctonique (NCP) (barre grise entourée rouge) et de la température de surface (ligne noire) à la Pointe du Château. À gauche, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 100 µm.	39
Figure 31 : Évolution temporelle de la respiration de la communauté planctonique (CR) (barre grise entourée verte) et de la température de surface (ligne noire) à la Pointe du Château. À gauche, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 100 µm et à droite,, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 200 µm.	40
Figure 32 : Évolution temporelle du ratio GPP/R de la communauté planctonique (barre grise entourée orange) à la Pointe du Château. À gauche, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 100 µm et à droite, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 200 µm.	40
Figure 33 : Analyses de composants principaux des paramètres environnementaux et du métabolisme de la communauté planctonique (A) et des paramètres biologiques (B)	41
Figure 34 : Niche écologique d' <i>A. minutum</i>	43
Figure 35 : Affinité des mois pour la niche d' <i>A. minutum</i> (triangle et ligne), abondances d' <i>A. minutum</i> (histogramme).....	43
Figure 36 : Régions utilisées pour l'analyse de niche. Cerclées de rouge, les régions ayant une affinité élevée pour <i>A. minutum</i> et remplies de rouge, celles où l'abondance d' <i>A. minutum</i> est élevée.....	44
Figure 37 : Espace environnemental pour <i>A. minutum</i>	44
Figure 38 : Sous niches pour <i>A. minutum</i> pour des blooms>10000 cell.L-1 à gauche et des blooms <1000 cell.L-1 à droite	45
Figure 39 : Niches écologiques des 8 taxons dominants en estuaire de Daoulas.....	46
Figure 40 : Analyse RDA sur toute la période temporelle. Les variables temporelles conservées apparaissent en bleu et les taxons en rouge. La contribution à la variabilité totale est reportée sur chacun des deux axes.	46
Figure 41 : Analyse RDA réduite à la période productive. Les variables temporelles conservées apparaissent en bleu et les taxons en rouge. La contribution à la variabilité totale est reportée sur chacun des deux axes.	47
Figure 42 : Groupes fonctionnels retenus et espèce emblématique.....	49
Figure 43 : Evolution saisonnière des groupes fonctionnels.....	49
Figure 44 : Tendances des abondances des groupes fonctionnels.....	50
Figure 45 : Les traits fonctionnels retenus pour le modèle et les 73 phénotypes	51
Figure 46: Modèle conceptuel.....	52
Figure 47 : Limitations par les nutriments, la lumière et la température.....	52
Figure 48 : Abondances d' <i>A. minutum</i> en 2012, limitations, limitation minimale.....	53
Figure 49 : Abondances simulées et observées d' <i>A. minutum</i> de 2009 à 2018 et limitations minimales modélisées.....	54
Figure 50 : Diagramme de Taylor de l'abondance maximale d' <i>A. minutum</i> pour les 10 années simulées. La référence (données) est représentée par un carré vert et les années simulées sont positionnées plus ou moins loin de la référence selon leur coefficient de corrélation de Pearson (lignes droites pointillées noires), leur écart-type (arcs de cercle pointillés bleus) et leur erreur moyenne quadratique (arcs de cercle verts). La simulation de l'année 2010 par exemple montre un coefficient de corrélation proche de 0,4, un écart-type d'environ 1 et une erreur quadratique moyenne d'environ 1,1.	55

Figure 51 : Simulation des nutriments (traits) et données (points), au point Rivière de Daoulas de 2013 à 2015 et à la Pointe du château de 2016 à 2018.	56
Figure 52 : Simulation des phénotypes picoplancton, nanoplancton et microplancton (traits) et données (points), en 2016.....	56
Figure 53 : Comparaison des flores au point Lanveoc et Pointe du château.....	57
Figure 54 : Test de choix du nombre de phénotypes sur la dynamique simulée d' <i>A. minutum</i>	58
Figure 55 : Simulation de l'ensemble des phénotypes de 2009 à 2018.....	59
Figure 56 : Maximas de chaque phénotype calculé en biovolume	60
Figure 57 : Corrélations entre les débits de la Mignonne et de l'Aulne et de l'Elorn sur la période 1972 - 2019 (données hydro.eaufrance).....	62
Figure 58 : Maximum du bloom d' <i>A. minutum</i> selon les scénarios de réduction d'apports de nutriments de 2009 à 2018 et limitations en N et P pour chaque scénario.	62
Figure 59 : % de réduction du picoplancton, nanoplancton et microplancton en fonction des scénarios de réduction des apports de nutriments.	63
Figure 60 : Simulation d' <i>A. minutum</i> avec le processus de phagotrophie pour 3 années 2012, 2013 et 2014. Limitations en 2012 pour <i>A. minutum</i> et concentration en P détritrique.....	65
Figure 61 : Cycle de vie d' <i>A. minutum</i>	66
Figure 62 : Fonction de limitation de la germination par la température à gauche et fonction gaussienne de migration liée à la température pour une T_{opt} de 18°C.....	66
Figure 63 : Températures de l'eau de mer mesurées aux stations Lanvéoc et Pointe du château.	67
Figure 64 : La rade de Brest et localisation des stations de suivi.	69
Figure 65 : Données mesurées par cytométrie à la Pointe du château (BR08) et à la station Somlit de Ste Anne du Portzic	Erreur ! Signet non défini.
Figure 66 : Evolution des concentrations du microphytoplancton à la station de Lanveoc. Sur le premier graphique, le trait continu noir est la moyenne de concentration, l'enveloppe gris foncé est l'enveloppe de confiance à 90 % de la moyenne et l'enveloppe gris clair est l'enveloppe de confiance à 90 % des observations. Les disques de couleur correspondent aux observations des semaines de l'année. Le second graphique représente la tendance extraite par le modèle, c'est-à-dire le niveau moyen de concentration désaisonnalisé. Le graphique 3 représente les dates des minimas et maximas annuels des abondances.	70
Figure 67 : Répartition des abondances de <i>Pseudonitzschia sp.</i> et <i>A. minutum</i> lors de la sortie du mois de juin 2014. La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance et le numéro correspond à celui de la station échantillonnée.	70
Figure 68 : Répartition des différentes tailles de phytoplancton mesurées par cytométrie lors des sorties printemps, été et automne 2018 dans le cadre d'Objectif plancton.	71
Figure 69 : Dynamiques du microphytoplancton en 2016 à l'entrée de la rade de Brest (SOMLIT) (Rade) et dans l'estuaire de Daoulas (AlexBreizh) (Baie) observées et simulée en estuaire de Daoulas (modèle 0D).....	72
Figure 70 : Flux cumulés sur 3 mois des apports de nitrates et de phosphates de la Mignonne de 2009 à 2019	78
Figure 72 : Coefficients de marée (haut), Abondances d' <i>Alexandrium minutum</i> (bas) et périodes où les coefficients sont ≤ 60 en jaune pale.	80

Figure 73 : Système d'alerte à bloom d' <i>Alexandrium minutum</i> basé sur la température, les débits et les coefficients de marée	81
Figure 74 Evaluation journalière du risque d'avoir une efflorescence d' <i>A. minutum</i> > 250000 cell/l. En vert foncé, température < 15°C (pas de risque, 0) ; en vert clair, température >=15°C et débits < 2m ³ .s ⁻¹ (pas de risque, 1), en jaune, température >=15°C et débits >=2m ³ .s ⁻¹ (risque, 2) et en rouge, température >=15°C et débits >=2m ³ .s ⁻¹ et coefficients de marée <=60 (fort risque,3). Les journées en grisé sont celles où il manque des données.....	82
Figure 75 : Bloom d' <i>A. minutum</i> en bleu foncé et facteurs d'alerte de 0 à 3. Le trait rouge est le seuil de bloom pour <i>A. minutum</i> (250 000 cell.l ⁻¹)	83

1. Introduction

Les efflorescences de microalgues toxiques créent depuis plusieurs dizaines d'années des crises écologiques, sanitaires et économiques sur les côtes françaises. Parmi ces microalgues, *Alexandrium minutum* est responsable du syndrome paralytique ou PSP (Paralytic Shellfish poisoning) pouvant être mortel. Cette espèce, classée comme invasive en Europe, prolifère de façon croissante depuis une trentaine d'années partout dans le monde et notamment en Bretagne. Cette micro-algue, observée à la fin des années 80 en Bretagne Nord a proliféré pendant plus de 20 ans dans la baie de Morlaix et l'estuaire de Penzé (Chapelle et al., 2008; Erard-Le Denn, 1997; Maguer et al 2007 ; Nezan and Ledoux, 1989) ainsi que dans les Abers, puis en Rance (à partir de 1996, Le Bec et al. 2016), entraînant de nombreuses fermetures des parcs conchylicoles. En 2012, phénomène nouveau, une efflorescence de grande ampleur a touché toute la rade de Brest et a entraîné une forte toxicité des coquillages. Cet événement est devenu récurrent depuis, créant des épisodes toxiques en 2013, 2014, 2015 et 2017 (Chapelle et al., 2015).

L'étude de l'ensemble des proliférations d'*Alexandrium minutum* sur les côtes françaises (projet AELB/Phytorisk), le suivi en estuaire de Penzé (projet Interreg/Final et AELB) et en rade de Brest (projet Région Bretagne/Daoulex) ont montré qu'il s'agit à chaque fois de blooms localisés dans des baies ou estuaires très riches en nutriments, que la température est un facteur clé dans l'initiation du bloom et que la période à risque se situe entre la fin du printemps et le début de l'été. Pendant cette période, *A. minutum* croît par multiplication asexuée jusqu'à atteindre plusieurs millions de cellules par litre. Au-dessus du seuil d'alerte de 10 000 cellules /l, il y a risque de toxicité (source Rephy). Le reste de son cycle de vie se passe sous forme de kystes enfouis dans les sédiments avec une phase de germination contrôlée par des facteurs environnementaux.

La question clé posée dans *AlexBreizh* est comment une espèce, en l'occurrence *A. minutum*, peut dominer de manière récurrente la communauté phytoplanctonique côtière et quels sont les facteurs environnementaux qui contrôlent sa dynamique spatio-temporelle en lien avec la communauté phytoplanctonique.

Dans cette étude, une attention particulière va donc être portée sur la dynamique d'*A. minutum* non seulement en regard des paramètres environnementaux mais aussi comme une espèce parmi des milliers d'autres et ce à travers un suivi terrain en rade de Brest, des analyses statistiques et le développement d'un modèle numérique basé sur la compétition pour les nutriments.

2. Rappel du contexte et des objectifs de l'étude AlexBreizh

2.1. Le contexte en rade de Brest

La rade de Brest est touchée depuis 2012 par des efflorescences d'*A. minutum* causant des problèmes de toxicité des coquillages (Chapelle et al, 2015). Des suivis terrain (réseau Rephy, Belin et al. 2020 et réseau Vélyger, Pouvreau et al. 2016) ont montré que les estuaires du fond de la rade sont les zones les plus touchées (figure 1) et notamment l'estuaire de Daoulas. C'est donc cette zone qui a été choisie pour cette étude.

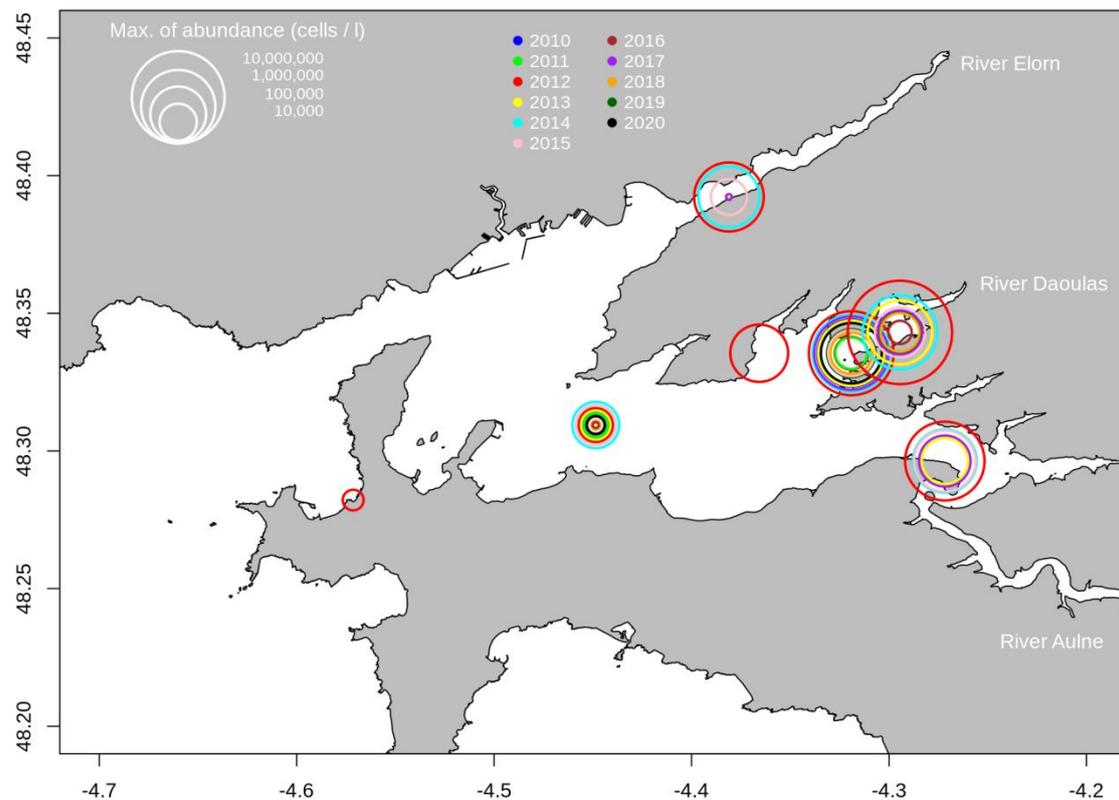


Figure 1: Rade de Brest et maxima annuels d'abondance d'*A. minutum* mesurés depuis 2010.

1.2. Les objectifs d'AlexBreizh

L'étude *AlexBreizh* (2016 – 2020) avait pour objectif de :

- Mettre en place un suivi *in situ* de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique.
- Evaluer le contrôle de la communauté phytoplanctonique sur *A. minutum* en tant que compétitrice pour les nutriments par modélisation numérique et statistique (niches).
- Déterminer l'habitat d'*A. minutum* dans l'ensemble de la rade de Brest au moyen d'un couplage d'un modèle de diversité phytoplanctonique avec un modèle hydrodynamique de la rade.
- Etablir un système d'alerte basé sur la mesure de paramètres environnementaux.
- Tester des scénarios de réduction des apports de N et P avec le modèle numérique.

3. Matériel et méthodes

3.1. Suivi terrain

3.1.1. Site d'étude

Un échantillonnage est effectué toutes les semaines à la Pointe du Château au niveau de l'estuaire de Daoulas (figure 2). Ce site est suivi depuis 2009 par le projet *Velyger* (suivi de la croissance des huîtres) et complété par le projet *AlexBreizh* depuis 2016. Une fois par semaine, 2h autour de la

pleine mer, sont prélevés des échantillons d'eau (kayak ou zodiac). Ces échantillons sont ensuite analysés au laboratoire. (voir protocole d'échantillonnage et d'analyse en Annexe 1).



Figure 2 : L'estuaire de Daoulas et les stations de suivi terrain

3.1.2. Les données récoltées

Les données hebdomadaires sont récoltées en subsurface (protocole en Annexe A):

- Température et salinité *in situ* mesurées par thermo-salinomètre portable VTW-LF320.
- Nutriments : nitrates, nitrites, ammonium, silicates, mesurés par autoanalyser (Aminot et Kerouel, 2007).
- Flore phytoplanctonique, préservée dans du lugol puis identifiée et comptée au microscope inversé (Utermohl, 1958). Il s'agit des espèces de taille $> 20\mu$ (microphytoplancton) et celles dont la taille est inférieure mais qui sont en chaîne. Les espèces plus petites sont dénombrées seulement quand elles concernent des espèces potentiellement toxiques.
- Abondances de pico ($< 3\mu$) nano (3-20 μ), et micro-phytoplancton ($> 20\mu$) par cytométrie ;
- Chlorophylle totale et fractionnée (nano, pico et micro) par fluorimétrie.
- Pigments chlorophylliens par HPLC, méthode mise en place par Uitz et al. (2006). Cette méthode utilise comme biomarqueurs de classes de taille les pigments suivants : Fucoxanthine et péridinine : microphytoplancton 19'-Hexanoyloxyfucoxanthine, 19'-Butonoyloxyfucoxanthine et Alloxanthine : nanophytoplancton. Chlorophylle b et zéaxanthine : picophytoplancton. Une bonne relation a été obtenue (R^2 de 0,97) entre la somme des pigments diagnostiqués et la biomasse chlorophyllienne Chla.
- Matières en suspension, filtrées et pesées.
- Taux métaboliques (production primaire, respiration de la communauté) depuis 2018. Ces taux sont déterminés en mesurant l'évolution de la concentration d'oxygène (O_2) en 24 h par la méthode photométrique de Winkler (Labasque *et al.*, 2004). Les estimations de production primaire nette et de respiration de la communauté (en $mmol O_2 m^{-3} d^{-1}$) sont estimées en observant la différence de concentration d' O_2 entre les bouteilles transparentes et les initiaux et entre les initiaux et les bouteilles noires, respectivement. La production primaire brute est la somme de la production primaire nette et de la respiration.

Sur ce site, on dispose aussi de données en haute fréquence de sondes via le projet Velyger (température, salinité, fluorimétrie, turbidité).

Le cytomètre a été installé *in situ* sur la station de l'anse du Roz (site qui ne découvre pas à marée basse) pour des mesures haute fréquence des particules phytoplanctoniques en 2018 et 2019. Il a fallu faire un mouillage et une structure porteuse du cytomètre (figure 3).

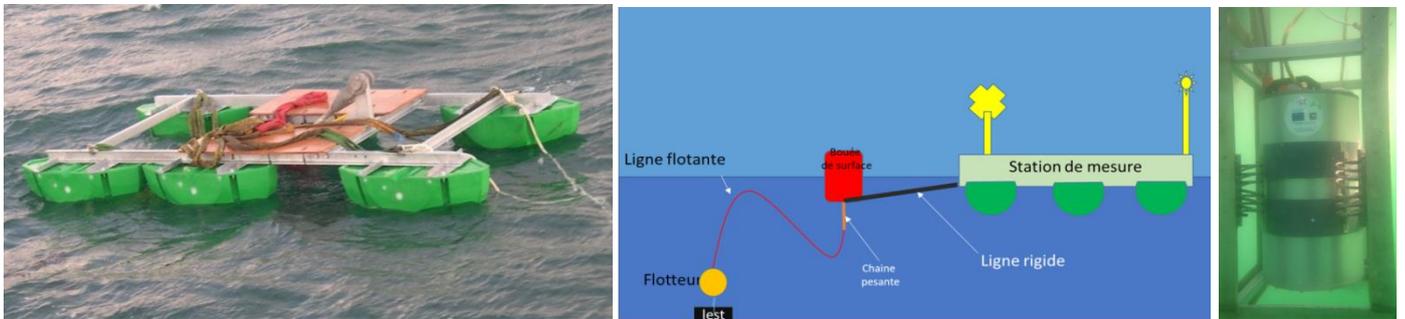


Figure 3 : Bouée support du cytomètre *in situ*, système d'ancrage et cytomètre

3.1.3. Les données autres utilisées dans cette étude

A ces données prélevées à la Pointe du château, d'autres données, récoltées ou calculées, sont utilisées pour cette étude :

- Irradiance journalière, mesurée par satellite (Meteosat).
- Débits journaliers de la rivière Mignonne, base hydroFrance.
- Concentrations mensuelles en nutriments de la Mignonne, données réseau-Rade, BMO.
- Coefficients de marée, moyenne journalière, Service Hydrographique et Océanographique de la Marine.
- Vents journaliers (vitesse), MétéoFrance.
- Dilution journalière calculée par le modèle hydrodynamique de toute la rade en fonction de la marée, des débits de la Mignonne et de la vitesse du vent.
- Données saisonnières de l'étude *Daoulex* (2013 – 2015) au point Rivière de Daoulas, 500m en amont du suivi.
- Indices climatiques, Oscillation Nord Atlantique.
- Données RePHY sur le littoral Manche Atlantique pour l'analyse de niches (communauté phytoplanctonique et hydrologie).

3.2. Analyses de données

3.2.1. Base de données

La base de données depuis 2009 est alimentée en continu. Elle comporte à ce jour plus de 200 000 données dont la moitié environ acquise dans le cadre d'*AlexBreizh*. L'ensemble des données obtenues à la Pointe du Château est maintenant disponible au public sur la base *Quadrige²* d'Ifremer et accessible via la plateforme *surval*.

3.2.2. Traitement et visualisation des données

Les données sont analysées au moyen de graphes et de méthodes statistiques et servent aussi d'entrée et de validation pour la modélisation numérique. Les méthodes de statistique descriptives (moyennes, anomalies, maximas et minimas, cumulés) sont des méthodes employées afin de mieux comprendre les données.

Les données d'observation présentent souvent une fréquence d'échantillonnage irrégulière, une non-stationnarité en moyenne et en variance, des données manquantes et des données exceptionnelles. L'ensemble de ces caractéristiques rendent ces séries temporelles particulièrement délicates à

traiter. Les modèles linaires dynamiques (DLM) constituent une approche adaptée à ces données particulières en faisant l’hypothèse de paramètres variables dans le temps (Soudant et al, 2015). Les DLM procèdent à une décomposition structurale du signal observé en une moyenne, une tendance est une saisonnalité. Les données d’abondance sont traitées en log10 de cellules par litre, d’une part pour stabiliser la variance des données, d’autre part, pour obtenir des graphiques lisibles. Les données de concentration en nutriments sont traitées après transformation logarithmique pour stabiliser la variance.

La méthode de Weibull (Rolinski et al., 2007) permet d’obtenir les paramètres d’une courbe de bloom : le jour de démarrage (initiation) et le jour de fin de bloom (fin) ainsi que les durées de croissance et de déclin de l’efflorescence (figure 4). Elle est utilisée à la fois pour les données et pour les résultats du modèle. Dans nos analyses, le maximum d’abondance et le jour de ce maximum sont en revanche issus des mesures observées ou simulées plutôt que d’utiliser le maximum de la courbe de Weibull.

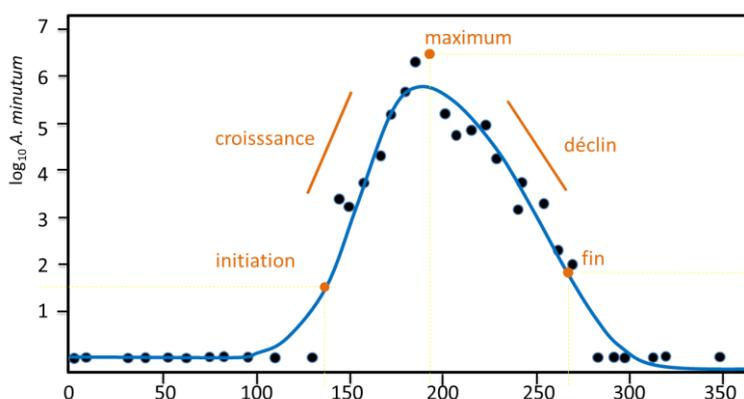


Figure 4 : Points de mesures, courbe associée et paramètres clés

3.2.3. Analyse des traits fonctionnels

La diversité fonctionnelle d’une communauté est définie comme un assemblage d’espèces possédant des fonctions écologiques similaires et répondant à des caractéristiques environnementales précises (Margalef, 1978). C’est une alternative intéressante pour le phytoplancton où la diversité spécifique est grande et pas toujours facile à observer (petites tailles, espèces très ressemblantes). Depuis longtemps par exemple on classe le phytoplancton en deux groupes, les siliceux et les non-siliceux. Les premiers ont besoin de silice pour croître, il s’agit des diatomées et les seconds n’ont pas besoin de silice, il s’agit en grande partie des dinoflagellés. Aujourd’hui, d’autres traits fonctionnels sont pris en compte comme les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales ayant un impact sur la survie et la performance des espèces (Violle et al., 2007; Mouillot et al., 2013). Cette méthode présente l’intérêt d’associer plusieurs traits à un taxon, illustrant de multiples adaptations à divers paramètres environnementaux, telles que la disponibilité en nutriment, la turbulence, la turbidité, les pressions biotiques (prédation, parasitisme...) (Litchman et al., 2007, 2010; Litchman and Klausmeier, 2008).

3.2.4. Niche écologique

La niche écologique définit l’espace environnemental réalisé pour lequel il y a le plus de probabilité de trouver de fortes abondances d’*A. minutum* ou/et d’autres espèces phytoplanctoniques. Pour l’étude de la niche il est nécessaire d’avoir le plus de données possibles, c’est pourquoi, l’étude a d’abord été menée sur l’ensemble du littoral Manche Atlantique à l’aide des données Rephy. Guallar et al. (2021) se sont concentrés sur la niche d’*A. minutum* déterminée à partir de facteurs abiotiques hebdomadaires et n’ont pu inclure les nutriments du fait d’un nombre de données trop faible. Cette

analyse a été déclinée ensuite sur l'estuaire de Daoulas où la niche d'*A. minutum* a pu aussi être comparée à celles des taxons dominants de la communauté phytoplanctonique.

Karasiewicz et al. (2020) ont travaillé sur des données moyennes mensuelles, ce qui a permis d'inclure les nutriments, et ont comparé la niche d'*A. minutum* dans deux contextes, l'un de fortes abondances et l'autre de faibles abondances. Cette analyse permet d'évaluer l'importance de la contrainte biotique (compétition pour les nutriments) par rapport aux paramètres environnementaux.

La méthode est la suivante. Il s'agit d'abord de définir un espace environnemental par analyse en composantes principales (ACP). Cette analyse permet de sélectionner les variables environnementales ayant un rôle important dans la niche de l'espèce considérée (figure 5). La niche est visualisée comme la région de l'espace environnemental projetée sur chacun des 2 axes retenus par l'ACP correspondant à la probabilité d'avoir les abondances les plus élevées de l'espèce (niche réalisée, N_R , figure 5). La méthode développée par Karasiewicz et al. (2020), WitOMI, pose comme hypothèse que la réduction de la niche réalisée (observée) par rapport à la niche réalisée fondamentale est due à des pressions biotiques comme la compétition pour les nutriments ou la prédation.

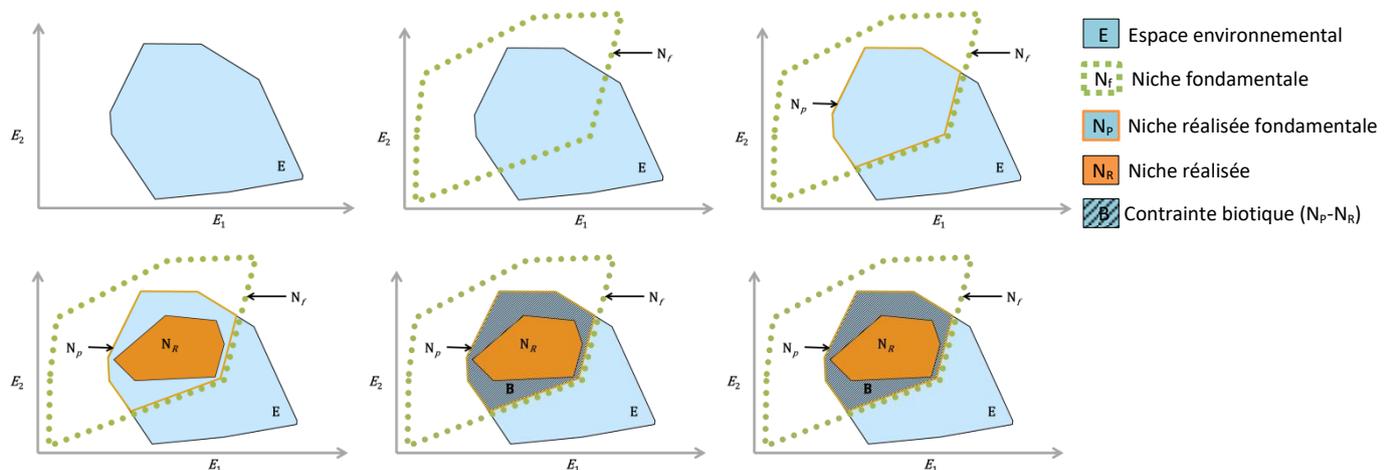


Figure 5 : Définition des différents paramètres de la niche.

3.2.5. Analyse de la flore phytoplanctonique et contrôle par les conditions environnementales

Une analyse statistique de type RDA (Redundancy Analysis) a été effectuée sur les données de flores phytoplanctoniques (ci-après appelées variables biologiques) et de variables environnementales récoltées en Baie de Daoulas sur la période 2009-2018. Avec ce type d'analyse on cherche à identifier les variables environnementales contrôlant l'abondance de variables biologiques, lorsque l'on se trouve dans le cas de séries temporelles longues récoltées aux mêmes dates sur la même station. La figure 6 présente schématiquement les tableaux analysés.

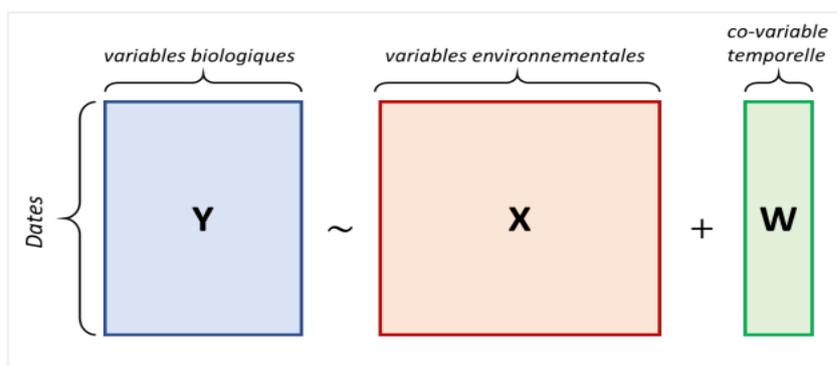


Figure 6 : Analyse canonique de variables biologiques sous contrainte de facteurs environnementaux (Tiré de P. Le Noac'h, 2018)

Les analyses canoniques sous contraintes de type RDA sont basées sur une analyse multivariée classique (ACP), et utilisent des régressions linéaires multiples. Dans le cas présent de séries temporelles, on s'affranchit de la dépendance des dates entre-elles (part de la variabilité due à deux dates proches) par l'ajout d'une co-variable temporelle (le jour julien) à l'analyse.

Afin de ne pas donner une importance trop forte aux taxons rares, nous avons choisi d'écarter du tableau des variables biologiques tous les taxons ayant été observés sur moins de 10 % des dates de l'ensemble de la série. Au total 407 observations (dates) de 27 taxons (dont *A. minutum*) ont été conservées dans l'analyse. De plus une transformation de Hellinger (racine carrée des abondances divisées par les abondances cumulées à chaque date) a été appliquée de façon à normaliser les données d'abondances.

En ce qui concerne les variables environnementales, afin de combler certains 'trous' dans la série temporelle (en particulier pour les données de nutriments), des régressions linéaires ont été réalisées et conservées lorsque significatives. Par ailleurs certaines variables environnementales sont issues de la modélisation (dilutions journalières et température de l'eau). Le tableau 1 suivant présente l'ensemble des variables environnementales conservées dans l'analyse.

Tableau 1 : Ensemble des variables environnementales considérées dans l'analyse RDA

Coefficients de marée	modèle
Débits de la Mignonne	mesuré
Anomalies cumulées de débits de la Mignonne (par rapport à la normale 1972-2018)	mesuré
Dilutions journalières	modèle
Températures	modèle
Lumière incidente	mesuré
Lumière cumulée depuis le 1 ^{er} janvier	mesuré
Vitesses du vent	mesuré
Indices mensuels NAO	modèle/mesures
Concentrations en nitrate	modèle
Concentrations en phosphate	modèle
Concentrations en silicate	modèle

3.3. Modélisation

La modélisation numérique, décrivant de manière déterministe le rôle de chaque facteur sur le développement du phytoplancton, est un outil qui permet de hiérarchiser les contrôles, de suivre leur évolution dans le temps et spatialement et de tester des hypothèses. Elle est aussi un outil qui permet de simuler des situations passées et de tester des scénarios d'aménagement ou d'évolution de l'environnement.

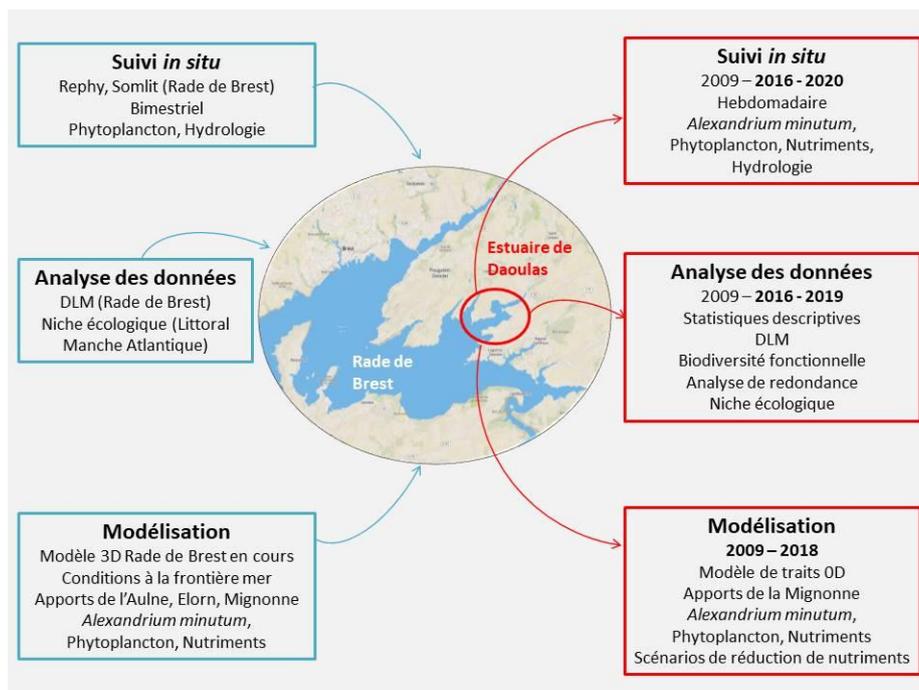
Le modèle développé dans *AlexBreizh* s'inspire d'un premier modèle adimensionnel d'*Alexandrium minutum* en estuaire de Daoulas (Sourisseau et al., 2017) qui prend en compte la compétition pour les ressources nutritives entre *A. minutum* et une cinquantaine d'autres espèces phytoplanctoniques comme facteur potentiel de régulation. Cette nouvelle technique de modélisation est basée sur une approche en traits physiologiques essayant de représenter la communauté phytoplanctonique dans sa globalité (*traits-based models*, Barton et al., 2010; Dutkiewicz et al., 2009).

Le modèle mis en place dans *AlexBreizh* a été modifié en vue de son application ultérieure à l'ensemble de la rade (3 dimensions) et appliqué sur les 10 années de suivi *in situ*. Il s'agissait essentiellement de réduire le temps de calcul. Ainsi, plutôt qu'une approche stochastique de tirage des espèces (51*100 tirages), une définition uniforme de 72 espèces plus *A. minutum* a été mise en place (Nzeneri, 2019). Les espèces sont appelées phénotypes car définies par leur traits et non par leur nom d'espèce.

La croissance des 72 variables de phytoplancton plus *A. minutum* est modélisée en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, sels nutritifs) et de la dilution. Chaque espèce est représentée avec ses quotas cellulaires en azote et phosphore. Une description est plus détaillée au §6.1.1.

Le modèle est implanté dans l'estuaire de Daoulas prenant en compte les apports de la rivière Mignonne (débit et en concentration de nutriments). Les échanges avec la rade de Brest sont calculés par un modèle hydrodynamique 3D. Il tourne sur les 10 années observées (2009 – 2018).

Encadré 1 : Les études menées dans *AlexBreizh*



4. Résultats *In Situ* - Pointe du Château de 2009 à 2019

4.1. Les paramètres environnementaux

Afin de comprendre les dynamiques saisonnières et interannuelles d'*A. minutum* et de la communauté phytoplanctonique, les paramètres environnementaux clés sont mesurés et analysés.

4.1.1. Température et Lumière

Les cycles saisonniers de température ainsi que de lumière diffèrent peu d'une année à l'autre, avec un minimum d'intensité lumineuse en décembre/janvier (2 W.m^{-2}) et un maximum en juin/juillet (300 W.m^{-2}) et, pour la température, un minimum en février (6°C) et un maximum en août (21°C) (figure 7).

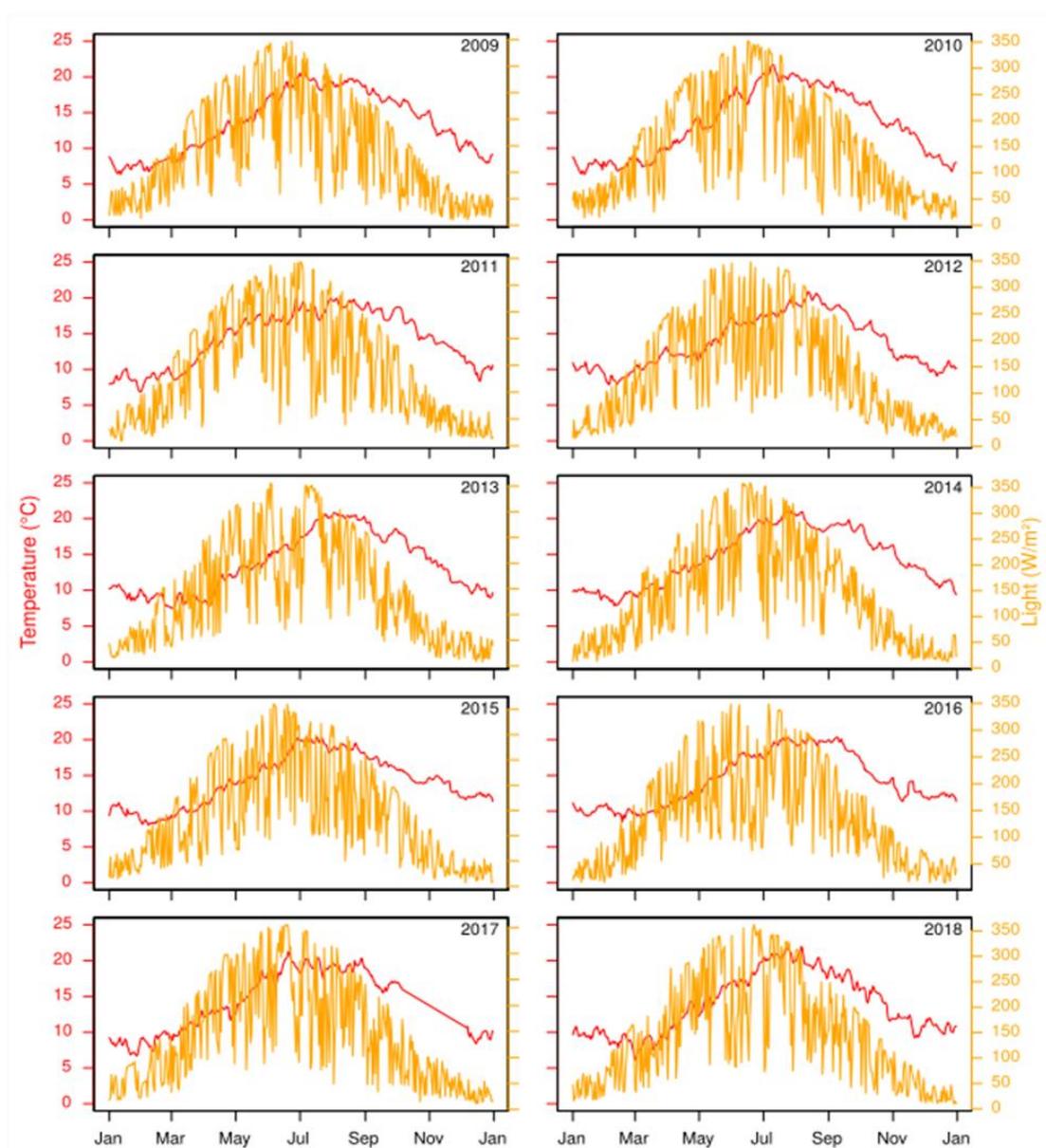
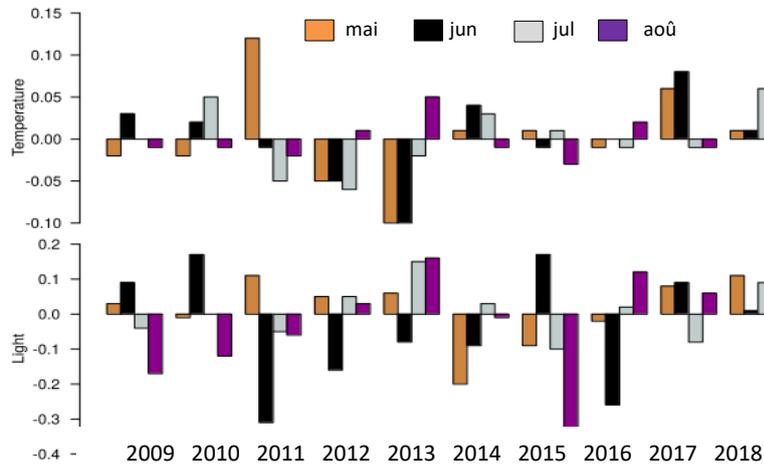


Figure 7 : Evolution de la température et de la lumière à la station Pointe du château

La variabilité interannuelle est approchée au moyen d'anomalies journalières cumulées sur les mois de mai à août (figure 8). Certaines années présentent des printemps nettement plus froids (2013, 2012) ou plus chauds (2014, 2017) que les autres années. Pour l'insolation, il n'y a pas de signal vraiment notable, car même si le flux radiatif réchauffe les masses d'eau, la température de l'air et les conditions de vent conditionnent aussi la température de l'eau.



4.1.2. Salinité et Débit de la Mignonne

Les débits de la Mignonne présentent un cycle saisonnier, avec de plus forts débits en automne et hiver et de plus faibles en été (figure 9).

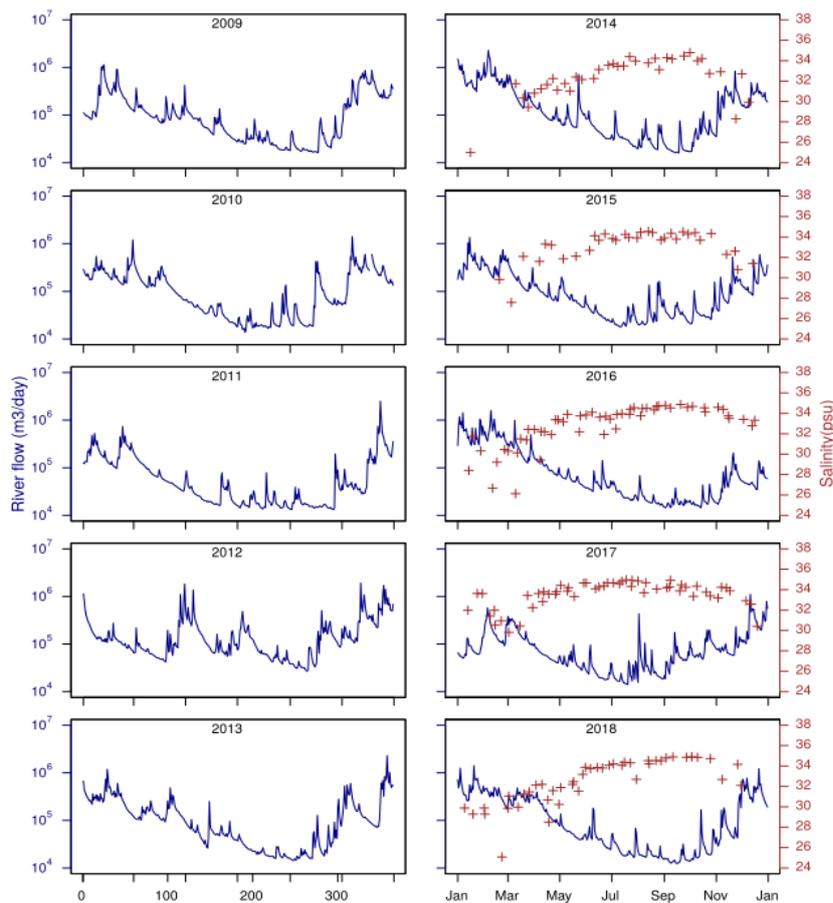


Figure 9: Salinité mesurée (+) et débits de la Mignonne

Les mesures de salinité reflètent l'évolution des débits, plus faibles en hiver (21) et plus élevées en été (34,9). Ces mesures, prises autour de la pleine mer (la salinité à basse mer présente des valeurs plus faibles descendant jusqu'à 15) montrent que la Pointe du château est un écosystème euryhalin.

La variabilité interannuelle notamment en période de risque pour *A. minutum*, peut être résumée par les anomalies journalières cumulées pour les mois de mai, juin, juillet et août (figure 10). L'année 2012 est remarquable par ses anomalies fortement positives indiquant des débits largement supérieurs à la normale calculée à partir des années 1972 à 2019. 2014 montre aussi des débits plus élevés en mai et un peu juin. 2011 présente des anomalies négatives sur les 4 mois (été plus secs), 2010 et 2017 présentent aussi des anomalies négatives en mai, juin, juillet.

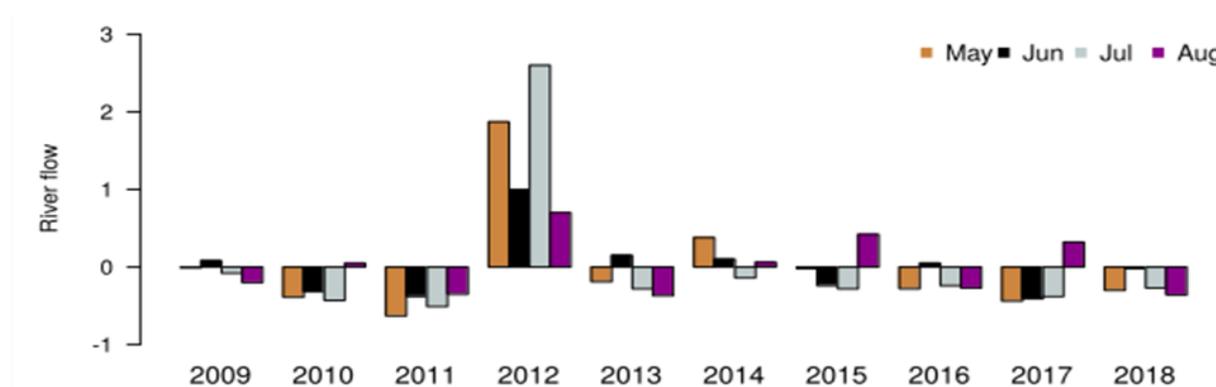


Figure 10 : Anomalies journalières de débit de la Mignonne cumulées pour les mois de mai à août

Les données de débit permettent de remonter à 1972. Il est alors possible de regarder si d'autres fortes anomalies positives existaient les années antérieures à notre étude (figure 11). Des périodes de forts débits en été ont été mesurés en 2007, 2001, 1999, 1991, 1982, 1972.

Anomalie débits moyenne cumulées

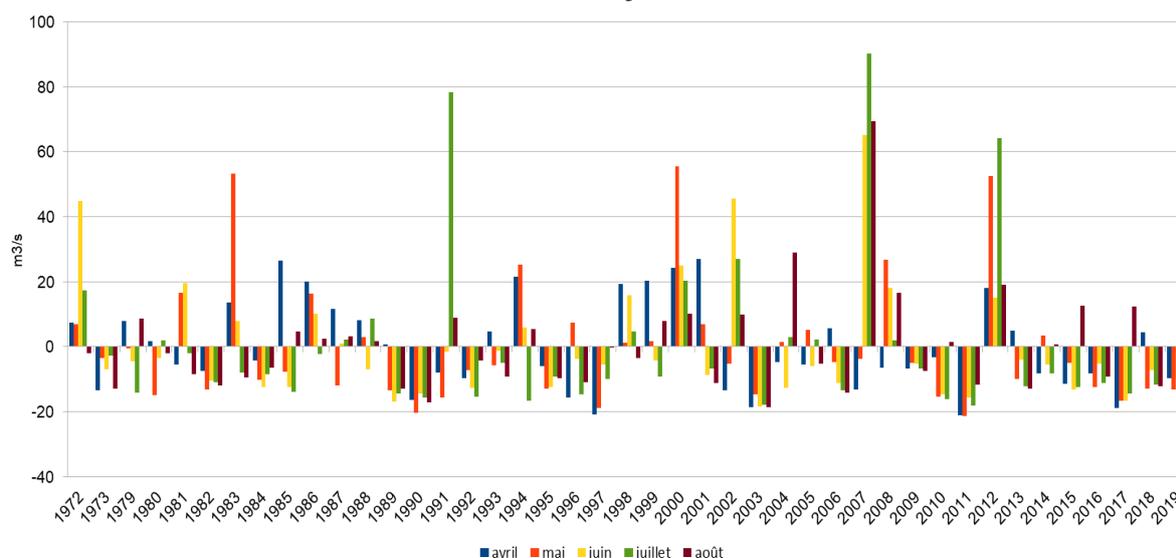


Figure 11 : Anomalies journalières de débit de la Mignonne cumulées pour les mois de mai à août depuis 1972.

4.1.3. Marée et Dilution

Les coefficients de marée montrent l'alternance vives-eaux – mortes eaux ($\pm 12j$) avec des variations plus élevées au moment des équinoxes, figure 12. La dilution, calculée en fonction de l'intensité du vent, des coefficients de marée et des débits de la Mignonne, montre un cycle annuel basse fréquence, saisonnier, avec des valeurs plus fortes en hiver (maximum de $0,61 j^{-1}$) et plus faibles en été (minimum $0,12 j^{-1}$), cycle calé sur les débits et un cycle haute fréquence lunaire, lié aux coefficients de marée (dilution plus élevée aux forts coefficients).

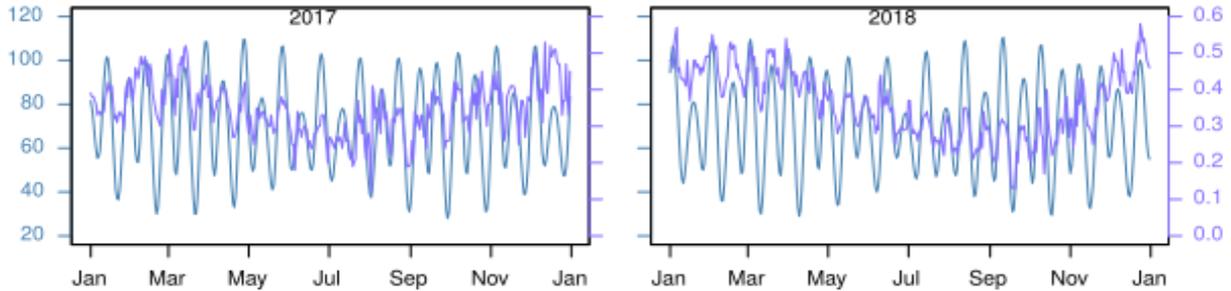


Figure 12 : Coefficient de marée (ligne bleue) et dilution calculée (ligne mauve)

4.1.4. Nutriments

Les nutriments montrent un cycle saisonnier avec de fortes concentrations en hiver et de plus faibles en été (figure 13).

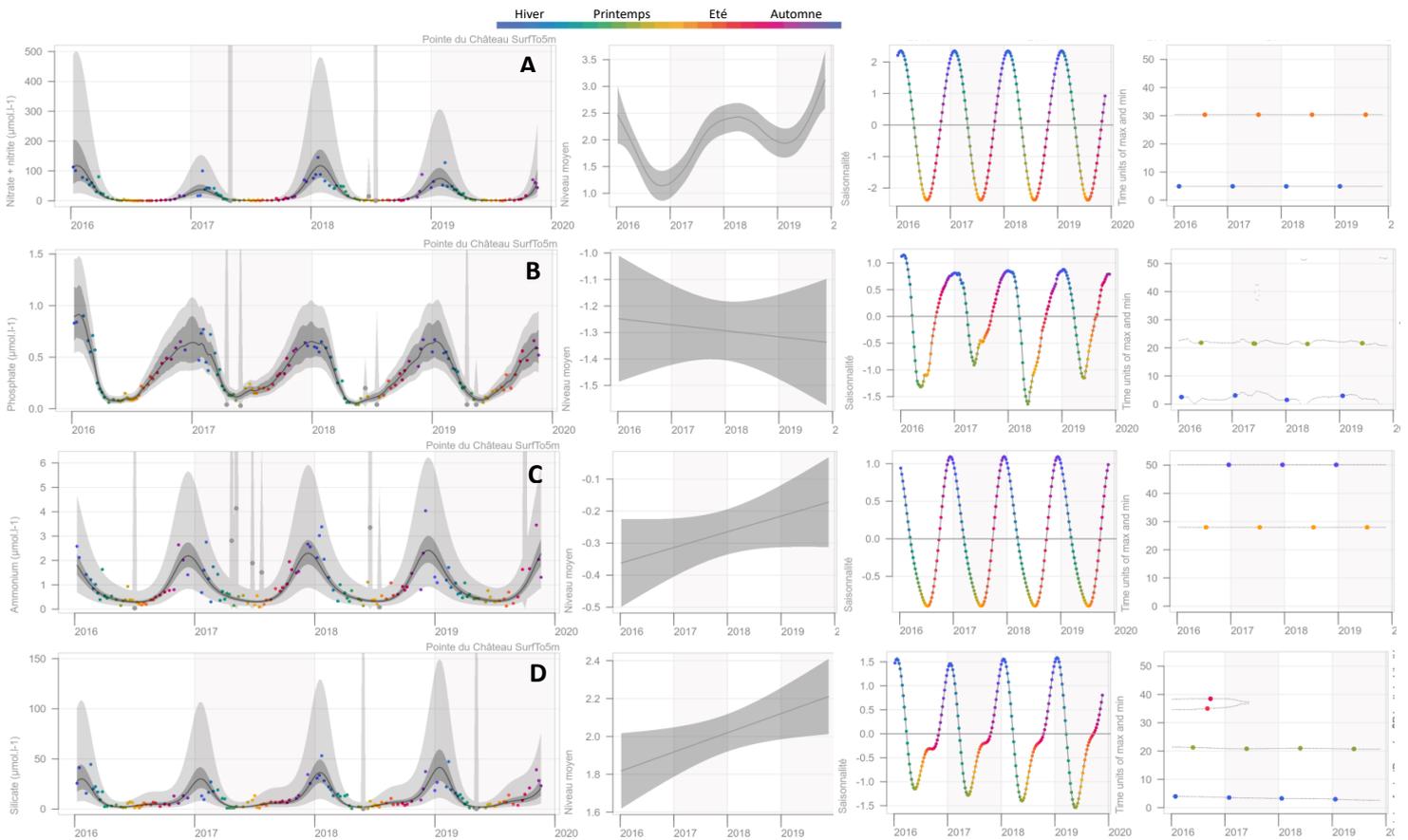


Figure 13 : Nutriments mesurés à la Pointe du château (2016 - 2019). A : NO_2+NO_3 ; B : PO_4 ; C : NH_4 ; D : Si. Le premier graphique correspond à l'évolution des concentrations, le trait continu noir est la moyenne de concentration, l'enveloppe gris foncé est l'enveloppe de confiance à 90 % de la moyenne et l'enveloppe gris clair est l'enveloppe de confiance à 90 % des observations. Les disques de couleur correspondent aux observations des semaines de l'année. Le second graphique représente la tendance extraite par le modèle, c'est-à-dire le niveau moyen de concentration désaisonné. Le troisième graphique représente la saisonnalité et le quatrième les semaines des minima et maxima observés.

Les nitrates présentent des valeurs élevées en hiver (jusqu'à $140 \mu\text{mol.L}^{-1}$) et minimales fin juillet ($0,01 \mu\text{mol.L}^{-1}$). S'il est difficile de parler de tendance sur 4 années de mesure, la variabilité interannuelle montre une baisse des concentrations en 2016 puis une remontée ensuite en 2017 et 2019 (figure 13 A). Les phosphates varient entre $0,92 \mu\text{mol.L}^{-1}$ en hiver et la limite de détection à partir de la fin mai (soit 2 mois avant les nitrates). La tendance sur les 4 années n'est pas significative. L'ammonium suit le même cycle saisonnier que les autres nutriments avec un minimum mi-juillet et un maximum en décembre mais présente parfois des pics en été, la tendance n'est pas significative. Bien que nos données ne permettent pas de l'affirmer, ces pics sont probablement liés à la reminéralisation de la matière organique. Les silicates varient entre $53 \mu\text{mol.L}^{-1}$ en hiver et $0,14 \mu\text{mol.L}^{-1}$ en été (minimum atteint fin mai), la tendance n'est pas significative écologiquement parlant sur ces 4 années.

Il existe des variations interannuelles, tableau 2. En 2017 et 2019 les minima en nitrates étaient moins bas qu'en 2016 et 2018. En 2018, les minima de phosphates étaient à la limite du seuil de détection. Ces faibles valeurs, que ce soit pour N ou pour P, indiquent une potentielle limitation pour la croissance du phytoplancton. Les minima pour les phosphates apparaissent avant ceux des nitrates, indiquant une limitation d'abord par P puis par N (sauf en 2017 où le minimum mesuré en N est 1 mois avant celui de P).

Tableau 2 : Valeurs des nutriments min et max mesurées à la Pointe du château et date de ces valeurs.

Année		NO3+NO2	Jour	PO4	Jour	Si	Jour Si
2016	max	127	16-févr.	0,92	28-janv	47	16-févr
	min	0,08	24-août	0,05	28-avr	1,13	22-juil
2017	max	100	08-févr	0,77	08-févr	34	12-déc
	min	0,11	02-mai	0,01	01-juin	0,89	12-avr
2018	max	145	29-janv	0,67	06-déc	53	29-janv
	min	0,02	23-juil	<0,001	28-juin	0,14	31-mai
2019	max	128	13-févr	0,67	15-janv	47	13-févr
	min	0,18	07-août	0,04	20-mai	0,14	13-mai

Les rapports molaires N/P, Si/P et N/Si, mesurés à la Pointe du château présentent des valeurs moyennes respectivement de 363, 95 et 2. Ils témoignent d'un excès d'azote minéral lié aux concentrations dans la rivière Mignonne où les concentrations moyennes en N, P, Si sont respectivement de 338, 1,94 et $126 \mu\text{mol.L}^{-1}$ pour les nutriments N, P et Si, soit des rapports N/P très élevés et déséquilibrés (359 en moyenne) par rapport au rapport de Redfield (rapport N/P molaire moyen dans les cellules phytoplanctoniques et égal à 16) et ceci malgré une diminution récente des concentrations en nitrates dans la rivière Mignonne (figure 14). Le rapport N/P $\gg 16$ laisse penser à une limitation de la croissance du phytoplancton

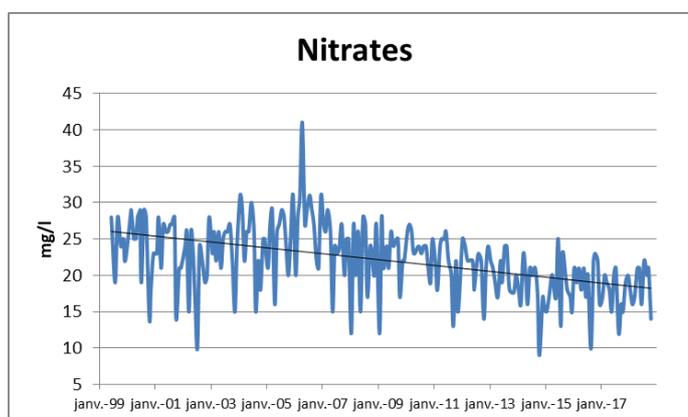


Figure 14 : Evolution des teneurs en nitrates dans la rivière Mignonne de 1999 à 2017 (données BMO)

principalement par les phosphates. Ceci est à nuancer selon les mois, car le tableau des concentrations mesurées (tableau 2), montre que la limitation peut évoluer, de P vers N en été.

Encadré 2 : Caractéristiques générales des paramètres environnementaux au moment de la période productive (mai à août) de 2009 à 2018

2009		Année très moyenne en température, d'éclairement, déficit de débits de la Mignonne en été
2010		Année assez moyenne avec un été plutôt chaud et sec
2011		Après un mois de mai très chaud, été plutôt frais et couvert mais sec conduisant à un déficit de débits de la Mignonne
2012		Printemps et été très pluvieux et plutôt froids. Forts excédents de débits de la Mignonne par rapport à la normale.
2013		Printemps frais. Léger déficit de débit durant l'été.
2014		Printemps chaud et humide, été plutôt chaud en juillet.
2015		Année moyenne, débits plutôt inférieurs à la moyenne sauf en août.
2016		Températures proches des normales au printemps et en été, déficit de débit de la Mignonne. Potentielle limitation par l'azote de la croissance du phytoplancton en été.
2017		Printemps chaud, excédent de débit de la Mignonne en août.
2018		Printemps et été proches de la normale, léger déficit de débit de la Mignonne au printemps et en été. Potentielle limitation par l'azote de la croissance du phytoplancton en été.

 Printemps, été sec
 Printemps, été pluvieux

 Printemps froid
 Printemps chaud

4.2. Le suivi d'*Alexandrium minutum*

A. minutum apparaît en avril et commence à se développer en mai-juin (figure 15, tableau 3). Si l'on ne considère pas 2011 et 2016 où l'abondance d'*A. minutum* n'a pas dépassé 10 000 cell.L-1 et le modèle de Weibull n'est pas fiable, les dates de démarrage du bloom, obtenue par le modèle de Weibull varient entre le 29 mai pour 2014 et le 2 juillet pour 2013 (tableau 3). La date du maximum d'abondance varie de mi-juin à fin juillet sauf en 2011 (27 mai) et 2016 (10 août). Il n'y a qu'un bloom par an. De novembre à mars, aucun *A. minutum* n'est détecté.

La variabilité interannuelle est importante (figure 15). 2010, 2012, 2013, 2014 et 2017 sont les 5 années où le bloom d'*A. minutum* a dépassé le seuil DCE (Directive Cadre sur l'Eau) pour les blooms soit 250 000 cell/l pour les cellules de phytoplancton inférieures à 20µm (*A. minutum* est autour de 18µm). En 2012 et 2014, les abondances ont même dépassé le million de cellules par litre. En 2012, les débits de la Mignonne ont été largement supérieurs à la moyenne (symbole de pluie et figure 10) et aussi, dans une moindre mesure en mai et juin 2014. 2010 et 2013 ont été des années où l'abondance d'*A. minutum* a dépassé les 100 000 cell.L-1. En 2011 et 2016, l'abondance d'*A. minutum* n'a pas dépassé le seuil d'alerte de 10 000 cell.L-1. Ce sont des années à été sec (figure 10, symbole soleil).

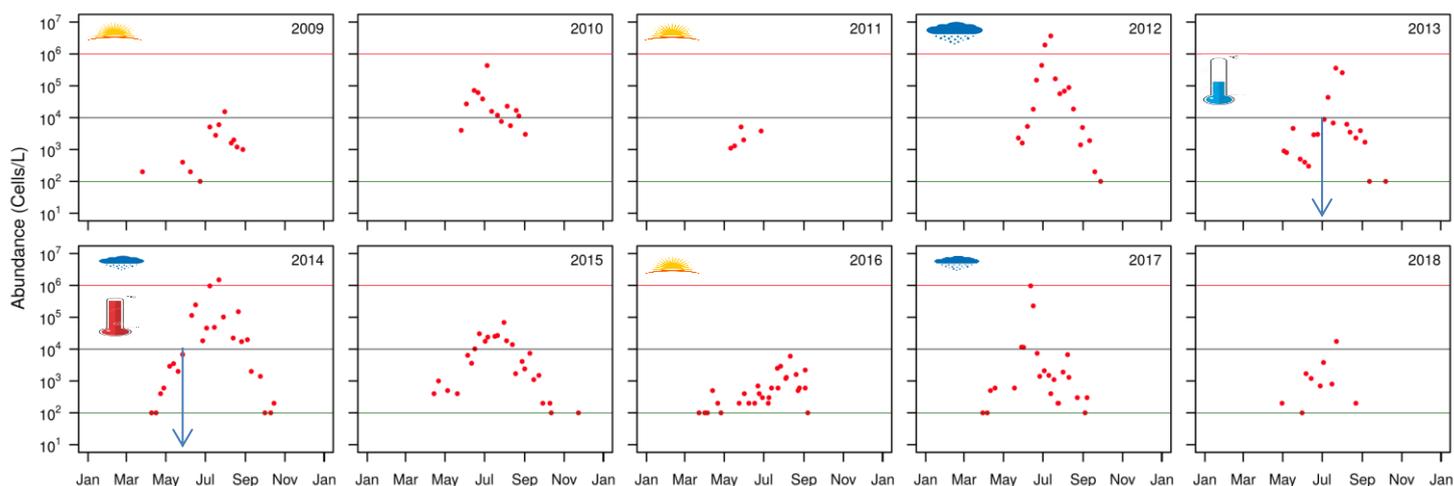


Figure 15 : Abondances d'*A. minutum* mesurées à la Pointe du Château de 2009 à 2018.

Le trait vert (100 cell.L-1) représente le seuil de détection, le trait noir (10 000 cell.L-1) représente le seuil d'alerte Rephy et le trait rouge les 1 000 000 cell.L-1.

Tableau 3 : Paramètres clés des blooms observés d'*A. minutum*. MA, pour le maximum d'abondance mesuré, JMA, pour le jour du maximum, I pour le jour d'initiation du bloom, F pour le jour de fin du bloom, IA l'abondance au jour I, IF, l'abondance au jour F, DBloom la durée du bloom et CumA, l'abondance cumulée.

An	Données mesurées		Données de Weibull					
	MA	JMA	I	F	IA	IF	DBloom	CumA
2009	15 400	Jul 31	Jun 30	Aou 08	1 426	4 512	37	203 249
2010	432 600	Jul 5	Jun 27	Jul 10	78 547	100 808	12	2 875 937
2011	5 100	Mai 27	Avr 17	Dec 06	1 580	2 649	339	84 824
2012	3 675 330	Jul 12	Jun 27	Jul 18	336 041	920 348	23	41 336 152
2013	358 400	Jul 22	Jul 02	Jul 16	5 782	13 484	15	333 130
2014	1 496 480	Jul 22	Mai 29	Jun 24	21 552	71 614	26	2 783 118
2015	68 800	Jul 31	Mai 30	Sep 08	4 493	16 331	101	857 668
2016	6 000	Aou 10	Mar 02	Dec 25	202	298	346	11 135
2017	968 400	Jun 12	Jun 01	Jun 18	59 916	107 694	18	3 759 309
2018	17 500	Jul 23	Jun 28	Jul 14	963	1 192	16	38 196

La phénologie du bloom est légèrement modifiée aussi selon les années. En 2013, le bloom a démarré tard (2 juillet), les eaux étaient plus froides que la moyenne (symbole thermomètre bleu, figure 8). Un début de bloom ($>1000 \text{ cell.L}^{-1}$) est observé le 17 mai 2013 alors que la température est

de 13,8°C et la limitation en température de 0,58 (figure 16). Ce bloom décroît ensuite (probablement en raison des marées plus importantes qui suivent cette date) pour ne démarrer à nouveau que mi-juin avec une température de 16°C (limitation en température de 0,8). C'est très différent en 2014 où dès le 7 mai, avec une température de l'eau de mer de 14,9°C le bloom démarre avec des concentrations >1000 cell.L⁻¹, figure 16.

La dynamique d'*A. minutum* de 2016 à 2019 est comparée aux mesures de N et P inorganiques au même point de mesure (Pointe du château) ainsi qu'aux limitations possibles de l'assimilation de N et P par *A. minutum* calculées comme dans le modèle numérique (voir chapitre 6), respectivement : $N/(N+K_N)$ et $P/(P+K_P)$ avec $K_N = 3,93 \text{ mmol.L}^{-1}$ et $K_P = 0,28 \text{ mmol.L}^{-1}$ (figure 8). Ces limitations varient entre 0 (limitation complète de la croissance) et 1 (pas de limitation de la croissance).

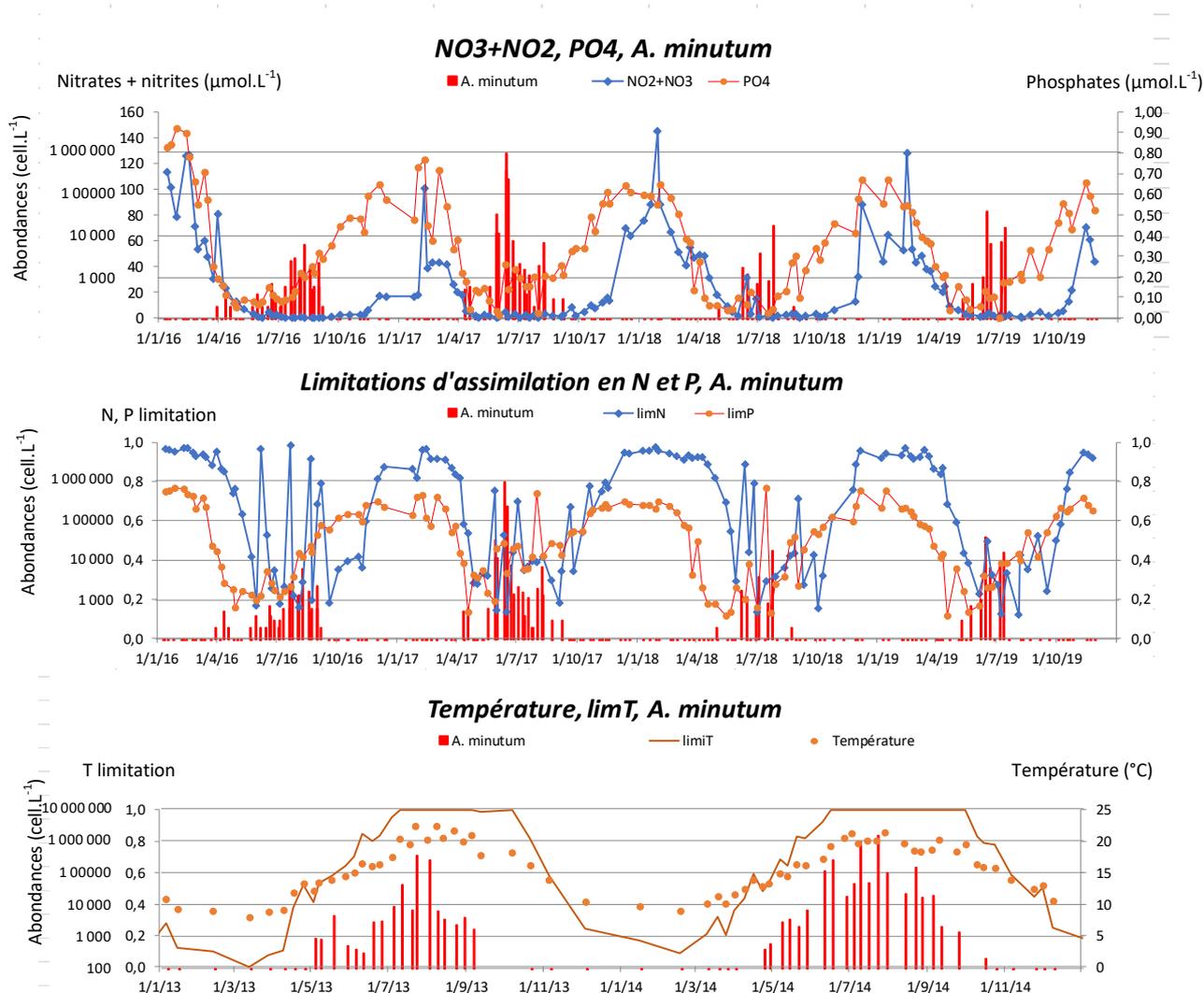


Figure 16 : Dynamique du bloom d'*A. minutum* et concentrations en NO₃+NO₂ et PO₄ (haut) et limitations en N et P (milieu) pour les années 2016 à 2019 et température (bas) pour les années 2013 – 2014. Données Pointes du château.

Les valeurs hivernales de N et P sont élevées (figure 16) mais au démarrage du bloom, elles ont fortement baissé et le phosphore est plus limitant que l'azote (autour de 0,2 selon les années). Au maximum du bloom d'*A. minutum* les concentrations en N ont baissé sauf en 2017 et deviennent limitantes pour *A. minutum* (de 0,01 en 2018 à 0,32 en 2019), celles de P ont augmenté par reminéralisation. En 2017 les limitations sont beaucoup moins fortes (0,53 pour N et 0,48 pour P). La variabilité interannuelle de l'intensité des blooms d'*A. minutum* est liée aux concentrations *in situ*, 2017 étant une année avec plus de nutriments disponibles et les limitations moindres en N et P. En

2016, 2018 et 2019, les concentrations *in situ* sont plus faibles en juin et juillet et les limitations plus fortes entraînant une réduction du bloom d'*A. minutum*. D'après les données mesurées, ce sont d'abord les concentrations en P qui vont conditionner le développement du bloom puis, les concentrations en N vont également contribuer à limiter le maximum et entraîner la décroissance du bloom.

Encadré 3 : Dynamique des blooms d'*Alexandrium minutum*

Au cours des 11 années de suivi (2009 – 2019), *Alexandrium minutum* a été observé entre avril et septembre et jamais en dehors de cette période. On peut qualifier cette période de période à risque, en particulier les mois de juin et juillet qui correspondent aux maxima observés. Cette période à risque est définie par une température de l'eau de mer supérieure à 15°C. Le démarrage, la durée et l'intensité des blooms présentent une forte variabilité interannuelle en partie liée aux conditions environnementales. En effet, le démarrage de l'efflorescence se produit plus tôt dans l'année lors de printemps chauds (2014) et plus tardivement lors de printemps froids (2013). Par ailleurs, les plus fortes abondances sont observées lorsque des épisodes pluvieux causent des débits de la rivière Mignonne supérieurs à la moyenne (2012 et 2014 notamment). Ces débits plus forts entraînent une augmentation des concentrations en nutriments *in situ* qui favorisent la croissance (baisse des limitations). 2012 est une année exceptionnelle tant par ses débits estivaux que par l'intensité du bloom. Les blooms d'*A. minutum* sont d'abord contrôlés par la température puis par les phosphates et ensuite par les nitrates.

4.3. La communauté phytoplanctonique

4.3.1. La Flore comptée au microscope optique (microphytoplancton)

Flore totale (abondances)

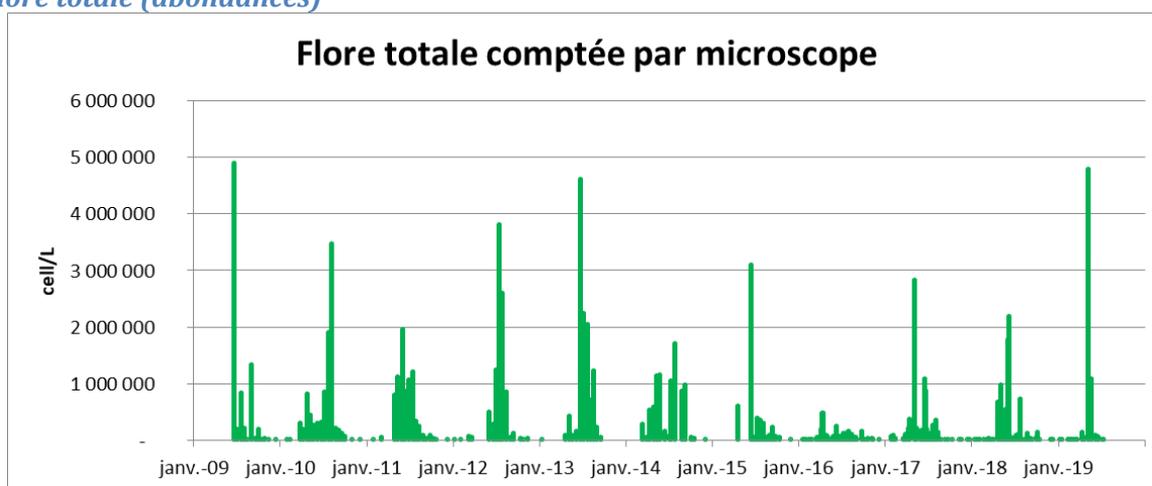


Figure 17 : Abondance de l'ensemble de la flore (microphytoplancton) comptée au microscope de 2009 à 2019.

Les maxima d'abondance de la flore microphytoplanctonique comptée se trouvent entre le printemps et l'été quelles que soient les années (figure 17). 2016 est une année à faibles abondances de microphytoplancton, le max (478 600 cell.L⁻¹) est atteint le 8 avril. 2009, 2013 et 2019 présentent des maxima > 4M cell.L⁻¹, tous observés entre mai et juin.

Taxons dominants

Au total 133 taxons sont comptés, c'est-à-dire observés au moins une fois, à l'échelle de l'espèce, du genre ou d'un regroupement d'espèces selon les possibilités d'identification de la microscopie optique. Sur ces 133 taxons comptés au moins une fois, seuls les taxons ayant atteint au moins 1 000 cell.L⁻¹ durant la période d'étude (2009-2019), ont été retenus. Enfin, 5 taxons qui apparaissent uniquement dans les échantillons de Basse-Mer ont été enlevés. En effet, les prélèvements effectués à basse mer n'ayant pas le même protocole, les échantillonneurs peuvent remettre en suspension le microphytobenthos, ce qui peut biaiser les résultats. 2 taxons correspondant à des espèces strictement hétérotrophes (zooplancton), sont aussi enlevés. Au final, 63 taxons, de niveaux taxonomiques variables, ont été retenus pour la suite de cette étude. 47 taxons ont été identifiés au moins au niveau du genre (dont 16 espèces identifiées), 8 taxons identifiés au niveau de la famille, et 8 autres taxons ont été identifiés à des niveaux supérieurs (Classe, Ordre).

Tableau 4 : Abondances max et moyennes pour chaque taxon, classé en 3 groupes, sur l'ensemble des années 2009-2018

Category A			Category B			Category C		
100 > Maximum Abundance < 1 000 Cells/L			1 000 > Maximum Abundance < 10 000 Cells/L			Maximum Abundance > 10 000 Cells/L		
Phenotype	Max. Abun	Mean MA	Phenotype	Max. Abun	Mean MA	Phenotype	Max. Abun	Mean MA
Pyrocystaceae	800	700	Paralia	8900	1369	Chaetoceros	4 897 600	201 955
Diatomophyceae	700	450	Fragilariaceae + Toxariaceae	8500	1992	Dactyliosolen fragilissimus	4 040 223	76 927
Scenedesmus	700	157	Dinophyceae	7600	1001	Alexandrium minutum	3 675 330	73 597
Eucampia + Climacodium	600	600	Biddulphia + Odontella + Trigonium + Trieres	6600	1640	Leptocylindrus	2 369 437	15 456
Peridinales	600	233	Lauderiaceae + Melosiraceae + Paraliaceae	6200	1966	Cerataulina pelagica	2 129 000	70 597
Dinophysis + Phalacroma	500	183	Cymbellaceae	6100	2560	Guinardia delicatula	1 469 800	47 969
Lithodesmiaceae	500	500	Dictyocha	6000	514	Pennales + Fragilariaceae	1 190 800	6 925
non applicable	400	400	Nitzschiaceae	6000	1562	Skeletonema costatum	1 043 000	40 178
Ceratiaceae	400	400	Cymatosiraceae + Plagiogrammaeae	5900	2940	Pleurosigma + Gyrosigma + Haslea wawrikae	778 500	7 462
Coccosinodiscus + Stellarima	400	250	Closterium	5600	656	Thalassionema + Thalassiothrix + Lioloma + nitzschioides	576 000	6 334
Diploneis	300	136	Dinobryon	5200	745	Pseudo-nitzschia	429 800	11 889
Karlodinium	300	300	Centriques	5100	687	Gymnodinium + Gyrodinium	367 900	3 687
Staurodesmus	300	300	Lauderia + Detonula	4800	1378	Melosira	286 800	14 954
Wamowiaceae	300	300	Heterocapsa	4700	809	Thalassiosira + Porosira	233 200	9 387
Amphidomataceae	200	200	Cocconeis	4200	2100	Scrippsiella + Ensiculifera + Pentapharsodinium + Bysmatrum	193 600	3 822
Noctiluca	200	200	Katodina	4000	591	Achnanthes	169 700	16 221
Oxytoxum + Corythodinium	200	200	Thalassiosiraceae	4000	1542	Polykrikos	167 200	29 150
Proboscia alata var. alata	200	150	Wamowia + Nematodinium + Nematopsides	4000	855	Bacillaria paxillifer + Licmophora + Entomoneis	108 200	1 622
Coccolithaceae	100	100	Rhizosoleniaceae	3800	882	Cylindrotheca closterium	107 200	6 312
Cyanobacteria	100	100	Ceratium + Neoceratium + Tripos	3700	933	Rhizosolenia imbricata + styliformis + setigera + pungens	98 000	3 433
Diatoma + Fragilaria	100	100	Striatella	3600	1880	Proocentrum + arcuatum + gibbosum + Protoperidinium	69 500	2 339
Pediastrum	100	100	Synedra + Toxarium	3300	1700	Lithodesmium undulatum	63 600	3 103
Phacus	100	100	Amphora	3100	1420	Gonyaulax + Lepidodinium chlorophorum	33 900	529
Pyramimonas	100	100	Dinophysiaceae	3000	1733	Nitzschia longissima Nitzschia + Hantzschia	19 700	905
Rhabdonema	100	100	Grammatophora	3000	373	Ditylum brightwellii	12 300	1 868
-	-	-	Cymatosiraceae	2900	1350	-	-	-
-	-	-	Chlorophyceae	2700	513	-	-	-
-	-	-	Achnanthaceae	2300	2100	-	-	-
-	-	-	Diplopsalis + Diplopelta + Diplopsalopsis + Preperidinium	1900	574	-	-	-
-	-	-	Asterionellopsis	1700	1060	-	-	-
-	-	-	Corethron	1700	742	-	-	-
-	-	-	Karenia	1600	266	-	-	-
-	-	-	Ebria	1300	700	-	-	-
-	-	-	Amphidinium	1100	544	-	-	-
-	-	-	Leptocylindraceae	1100	1100	-	-	-
-	-	-	Suriella	1100	600	-	-	-

Sur ces 63 taxons, 36 présentent une abondance maximale (MA) située entre 1 000 et 10 000 cell.L⁻¹, 6 entre 10 000 et 100 000 cell.L⁻¹, 11 entre 100 000 et 1 000 000 cell.L⁻¹ et 8 sont > 1 000 000 cell.L⁻¹ (tableau 4).

Les 8 taxons dont l'abondance est supérieure à 1 000 000 cell.L⁻¹ durant les années 2009 à 2018 sont (figure 18, tableau 5) : *Chaetoceros*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Alexandrium minutum*, *Leptocylindrus*, *Cerataulina pelagica*, *Guinardia delicatula*, *Pennales + Fragilariaceae*, *Skeletonema costatum*. Tous ces taxons sont des diatomées (possédant un test siliceux), sauf *A. minutum* qui est un dinoflagellé.

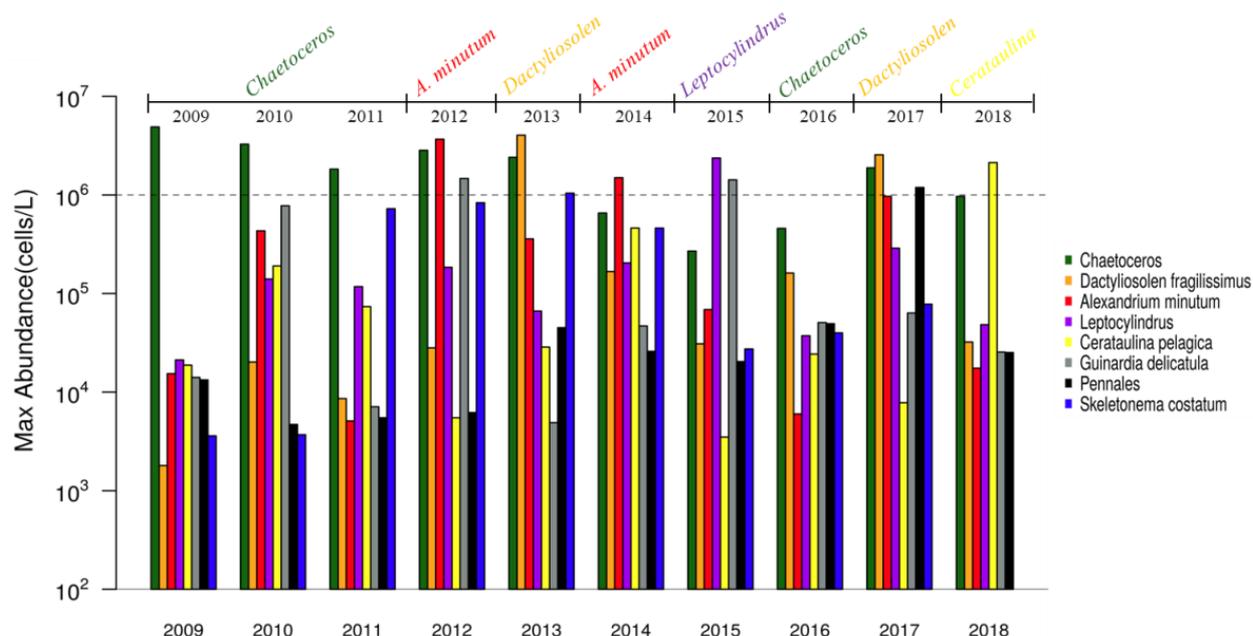


Figure 18 : Maximales d'abondance par an des 8 taxons dominants

Le genre *Chaetoceros* est le taxon dominant en termes d'abondance et d'occurrences (tableau 5). Il dépasse 1 M cell.L^{-1} , 6 années sur 10. C'est en 2015 et 2016 que le maximum d'abondance annuel est le plus faible ($269\,300 \text{ cell.L}^{-1}$ et $457\,000 \text{ cell.L}^{-1}$). Le maximum se situe entre les jours 120 et 228 (mai à mi-août). A son maximum il peut dominer toute la flore (comme en 2009 par exemple). Néanmoins, on observe une tendance à la baisse depuis 2013 ainsi que des maxima atteints plus tôt en saison depuis 2016 (figure 19). Néanmoins, cette hypothèse est fragile du fait que les résidus ne respectent pas l'hypothèse d'indépendance.

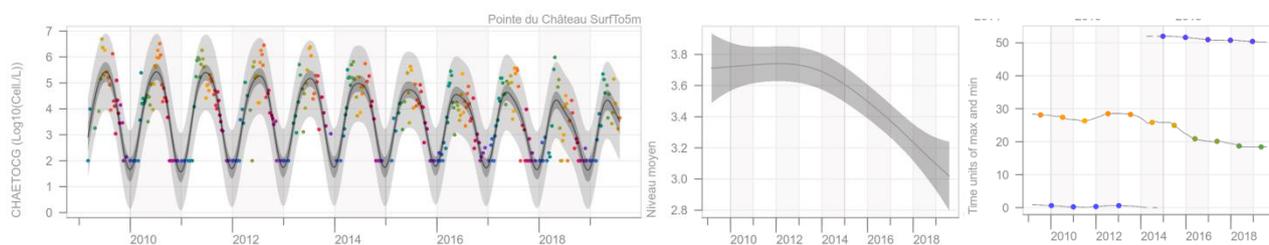


Figure 19 : Evolution des abondances de *Chaetoceros* à la Pointe du château, tendance extraite par le modèle et dates des maximas et minimas en semaines.

Dactyliosolen fragilissimus n'a été observée à de fortes abondances qu'en 2013 (où cette espèce représente 87% des abondances de la flore totale) et en 2017 (90% des abondances totales) et reste peu abondante les autres années, $< 200\,000 \text{ cell.L}^{-1}$. Son maximum d'abondance se situe entre mai et mi-juin.

Alexandrium minutum fait partie des espèces à forte abondance régulièrement observée à la Pointe du Château. Ses abondances sont $> 1 \text{ M cell.L}^{-1}$ en 2012 et 2014. Il dépasse $100\,000 \text{ cell.L}^{-1}$ en 2010, 2013 et 2017 ($968\,400 \text{ cell.L}^{-1}$). Son maximum oscille entre la mi-mai et la mi-août avec les plus fortes abondances plutôt observées de la mi-juin à la mi-juillet. En 2012, 2014 et 2017 cette espèce domine la communauté phytoplanctonique, représentant respectivement 96%, 91% et 89%.

Le genre *Leptocylindrus* présente un bloom de plus de 2 M cell.L^{-1} en 2015 (76% de la flore totale), mi-juin. Il est moins abondant les autres années et n'est jamais dominant.

L'espèce *Cerataulina pelagica* « bloome » en 2018 avec plus de 2M cell.L⁻¹ et représente alors 98% de la flore totale comptée, début juin.

Tableau 5 : Maxima d'abondance pour les 8 taxons dominants à la Pointe du château.

Phenotype	Maximum Abundance									
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Chaetoceros	4 897 600	3 269 198	1 826 408	2 837 135	2 410 236	655 800	269 300	457 900	1 882 900	967 000
Dactyliosolen fragilissimus	1 800	20 200	8 600	28 100	4 040 223	167 100	30 900	161 500	2 554 600	32 200
Alexandrium minutum	15 400	432 600	5 100	3 675 330	358 400	1 496 480	68 800	6 000	968 400	17 500
Leptocylindrus	21 200	140 300	117 500	184 600	66 400	204 200	2 369 437	37 300	288 600	48 300
Cerataulina pelagica	18 800	190 200	73 600	5 500	28 600	461 700	3 500	24 300	7 800	2 129 000
Guinardia delicatula	14 100	776 286	7 100	1 469 800	4 900	46 900	1 423 187	50 700	63 500	25 500
Pennales + Fragilariaceae	13 300	4 700	5 500	6 200	45 100	25 900	20 400	49 500	1 190 800	25 200
Skeletonema costatum	3 600	3 700	724 800	833 600	1 043 000	461 400	27 400	39 900	78 000	0

L'espèce *Guinardia delicatula* présente des abondances 1M> cell.L⁻¹ en 2012 et 2015 (plus de 86% flore). C'est une espèce de début de printemps (avril, début mai).

Le groupe des diatomées Pennales et la famille des Fragilariacées dépassent en 2017 les 1M cell.L⁻¹ (75% de la flore totale), mi-février.

L'espèce *Skeletonema costatum* est abondante en 2011, 2012, 2013 et 2018 à plus de 100000 cell.L⁻¹. Elle atteint les 1M cell.L⁻¹ en 2013, année au printemps plus froid. Elle présente 2 blooms par an, en fin d'hiver et en été (figure 20). Celui de l'été est plus fort que celui de fin d'hiver. Ses abondances augmentent jusqu'en 2013, puis décroissent ensuite. Comme pour *Chaetoceros*, ces résultats peuvent être considérés comme fragiles attendus que les résidus ne respectent pas les hypothèses

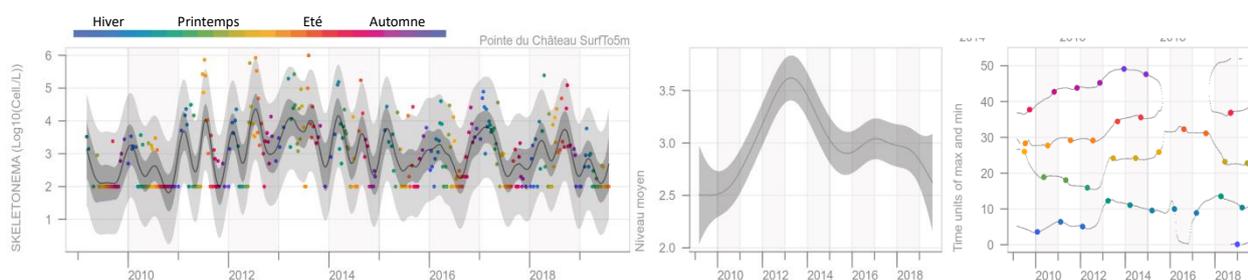


Figure 20 : Evolution des abondances de *Skeletonema costatum* à la Pointe du château, tendance extraite par le modèle et dates des maxima et minima pour chaque bloom de l'année.

de normalité et d'indépendance.

Il est à noter qu'en 2016, année où les débits de la Mignonne ont été plus faibles au printemps et en été, aucun taxon ne dépasse le M cell.L⁻¹. Inversement, en 2012, année où les débits ont été très forts au printemps et en été, 3 taxons (*Chaetoceros*, *Alexandrium minutum*, *Guinardia delicatula*) dépassent le M cell.L⁻¹ en juillet.

Saisonnalité et tendance de la série flore

Les DLM effectuent une décomposition du signal en tendance et saisonnalité, ici appliqué à l'ensemble des taxons diatomées et dinoflagellés (ochrophyta et myzozoa) qui représente la presque totalité de la flore microphytoplanctonique. Sur le premier graphique (figure 21) sont représentées les amplitudes du facteur saisonnier. 2016 présente le plus petit bloom printanier, alors que le plus gros est en 2019 (ce n'est pas en valeur absolue mais relativement au niveau de la tendance). Les blooms démarrent au printemps (vert) pour atteindre un maximum en été ou fin de printemps et diminuent à l'automne. La figure de droite montre justement que les minima sont en hiver. Jusqu'en 2014 le maximum est observé entre la 25^{ème} semaine et la 30^{ème} semaine (fin juin, juillet). 2014 est une année charnière et après 2014 le maximum est observé autour de la 20^{ème} semaine (mi-mai).

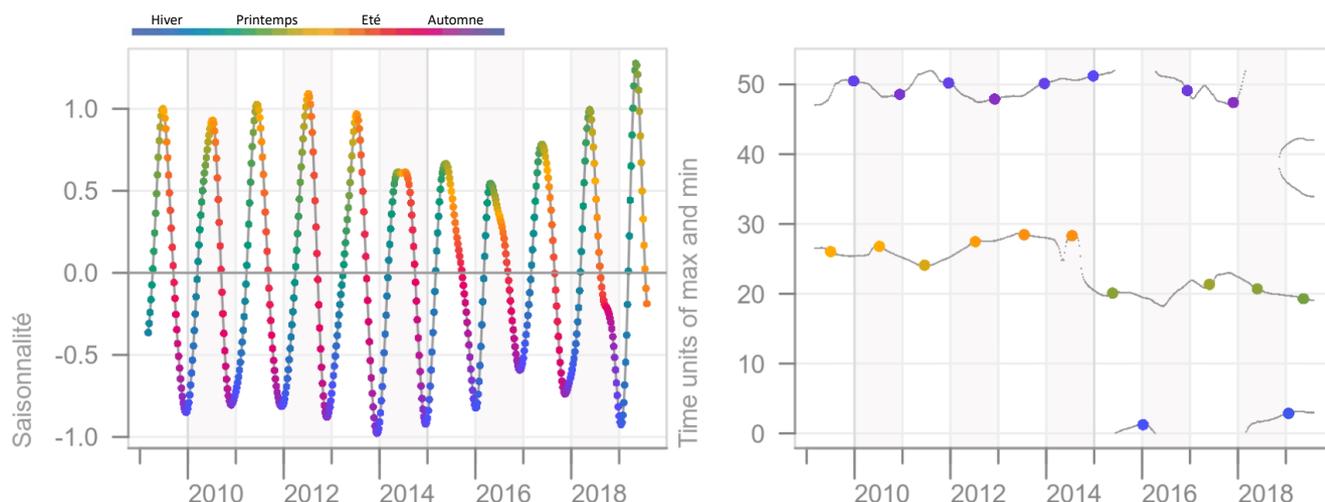


Figure 21 : Saisonnalité et date des min et max d'abondance pour la flore comptée au microscope par analyse DLM à la Pointe du château. Les disques de couleur correspondent aux semaines de l'année.

Ce basculement du maximum de la flore est un phénomène aussi observé en rade (point Lanvéoc, centre rade), quoique plus lissé, figure 22.

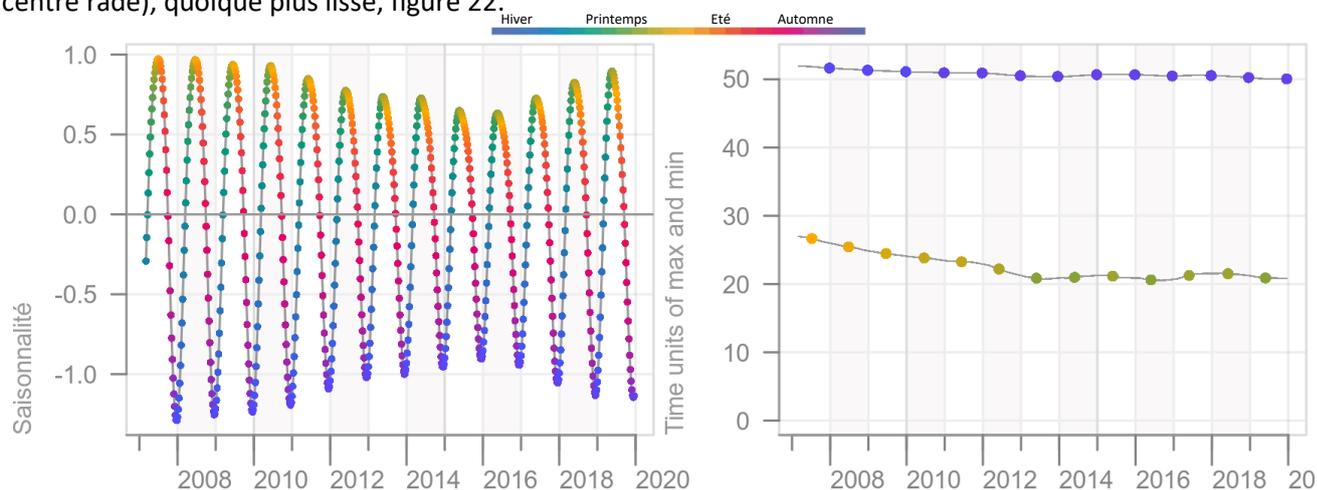


Figure 22 : Saisonnalité et date des min et max d'abondance pour la flore comptée au microscope par analyse DLM à Lanvéoc. Les disques de couleur correspondent aux semaines de l'année.

4.2.2. Les résultats de cytométrie (pico, nano et microphytoplancton)

La cytométrie de flux permet de compter les abondances de phytoplancton de taille inférieure à 20µm, non visible au microscope, en fonction de leur taille (pico < 3 µm, nano de 3 à 20 µm et microplancton > 20µm).

La cytométrie permet aussi de distinguer certains groupes de phytoplancton par leur composition pigmentaire, comme le groupe des *Synechococcus* (picoplancton) et *Cryptophycées* (nanoplancton).

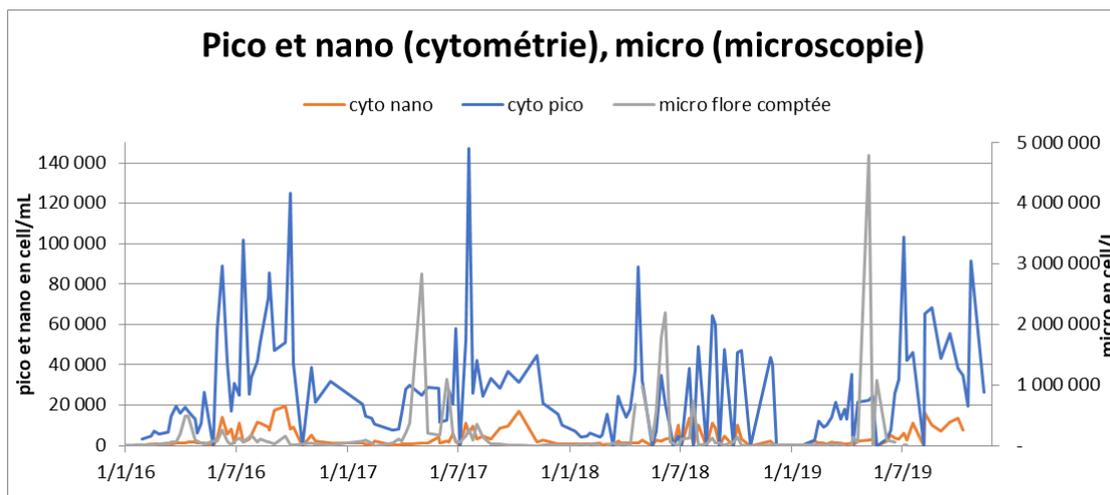


Figure 23 : Abondances du picoplancton et nanoplancton mesurées par cytométrie et du microplancton par microscopie

Les maxima d'abondances du picophytoplancton et nanophytoplancton sont de $150\,000\text{ cell.mL}^{-1}$ et $20\,000\text{ cell.mL}^{-1}$ respectivement, soit respectivement environ 100 fois et 10 fois plus élevées que le microphytoplancton (figure 23). Plus les cellules sont petites, plus elles sont nombreuses.

Pico et nano ont, comme le micro, un développement saisonnier, avec une abondance faible en hiver et un développement qui démarre au printemps et chute à l'automne. On note une succession saisonnière avec un pic de microphytoplancton au printemps (en mai 2017, 2018, 2019), suivi de pics de pico et nano jusqu'à l'automne.

Si 2016 est une année à faible abondance de microphytoplancton, en revanche pico et nano présentent de fortes abondances en fin d'été ($124\,845$ et $19\,633\text{ cell.mL}^{-1}$). En 2018, à l'inverse, les maxima ne dépassent pas $90\,000$ et $14\,000\text{ cell.mL}^{-1}$ respectivement pour le pico et nano.

4.2.3. Chlorophylle fractionnée

Une autre manière d'évaluer la dynamique du phytoplancton est de mesurer ses pigments (chlorophylle). La mesure de la chlorophylle a se fait par fluorimétrie et donne une information quantitative de la biomasse. En revanche, elle ne permet pas de distinguer les espèces. En filtrant sur des filtres de taille différente ($0,7\mu\text{m}$, $3\mu\text{m}$, $20\mu\text{m}$), on peut obtenir la biomasse de chlorophylle par groupe de taille du phytoplancton (pico, nano, micro).

En 2016, une autre technique, la mesure des pigments par HPLC a aussi été réalisée. Elle permet de mesurer différents pigments et de distinguer alors différents groupes phytoplanctoniques.

La chlorophylle a totale montre des variations saisonnières (pic au printemps, en été) et interannuelles, avec un pic en 2018 (figure 24).

La chlorophylle totale se décompose en chlorophylle de chacun des groupes pico, nano et microphytoplancton, chacun des groupes contribuant à la biomasse totale de chlorophylle en moyenne de 50%, 25%, 25% respectivement. Lors des pics d'avril, la chlorophylle du microplancton est dominante tous les ans (>60%). En mai-juin, le nanoplancton contribue largement aux pics de chlorophylle (>50%). La chlorophylle du picoplancton domine en fin d'été, automne et même hiver (> 80%).

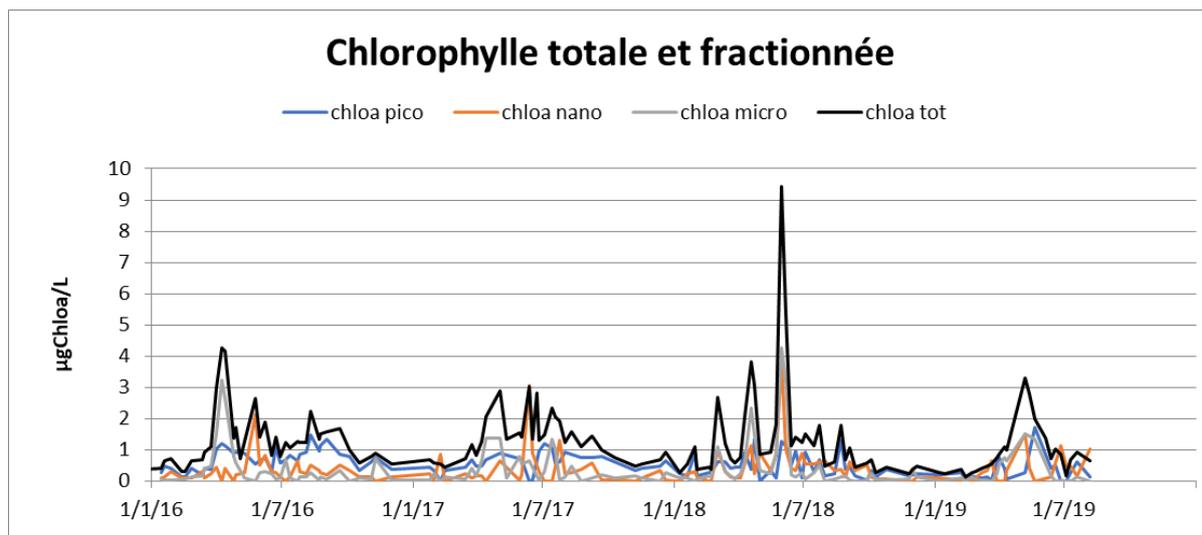


Figure 24 : Chlorophyll a totale et fractionnée

Le pic du 12 juin 2017 correspond à la fraction nanoplancton avec 3 mg.m^{-3} , ce pic est à la fois mesuré en chlorophylle et compté au microscope, il s'agit d'*A. minutum* avec $968\,400 \text{ cell.l}^{-1}$. La taille moyenne d'*A. minutum* est de 18μ , il est classé dans le grand nanoplancton et compté au microscope (figure 25).

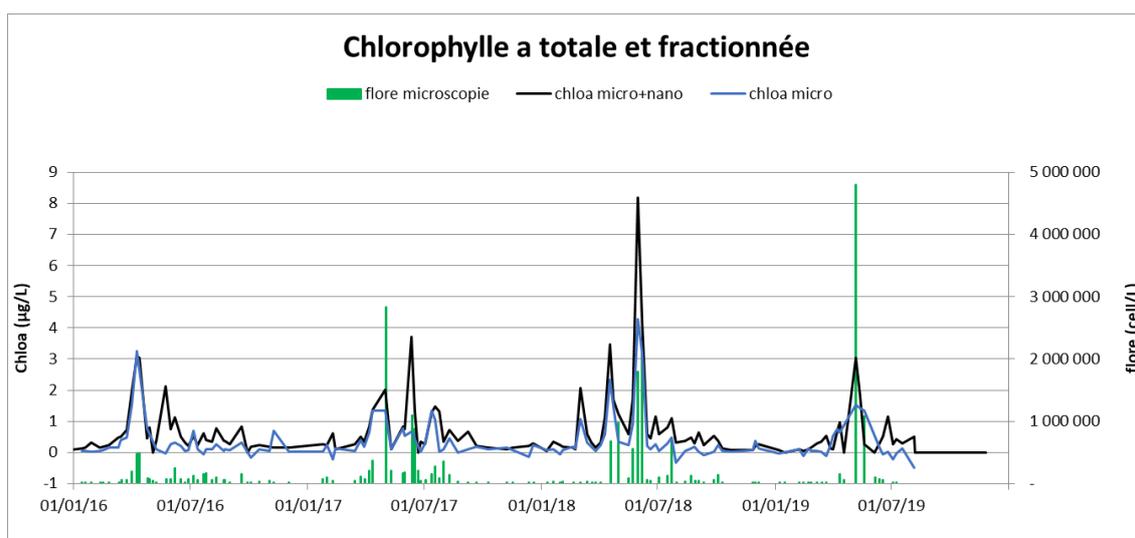


Figure 25 : Comparaison chlorophylle - Flore comptée par microscopie.

Par rapport à la flore comptée (figure 25), on retrouve les faibles abondances de 2016 dans la fraction micro ou micro plus nano chlorophyllienne ainsi que certains pics de flore (mai et juin 2017, avril, mai et juillet 2018, mai 2019). Quantitativement, il n'y a pas réellement de correspondance entre la valeur des pics de flore et des quantités de chlorophylle a car les espèces phytoplanctoniques ont des quantités de chlorophylle variables, en fonction de leur taille mais aussi de l'espèce et de son état physiologique.

Les mesures des pigments par HPLC testés en 2016 fournissent aussi des informations complémentaires. La péridinine est un indicateur de dinophycée (groupe auquel appartient *A. minutum*). On voit sur la figure 26 que le pigment péridinine marque bien le bloom d'*A. minutum* en juin, juillet mais il témoigne de la présence d'autres espèces en début d'année.

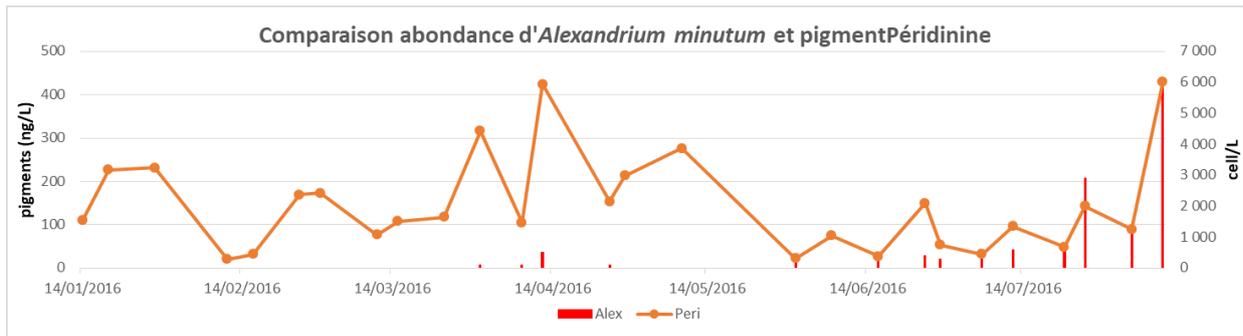


Figure 26 : Comparaison entre l'abondance d'*A. minutum* et la mesure du pigment périidine par HPLC

Les données HPLC fournissent aussi les teneurs en chlorophylle C2 et en fucoxanthine, pigments indicateurs de diatomées. Celles-ci sont comparées avec les 8 flores les plus abondantes sur cette période et montrent une correspondance entre d'une part le pic de début avril et le bloom de *Chaetoceros* et d'autre part, le pic du 09/06 et celui de *Dactyliosolen* (figure 27).

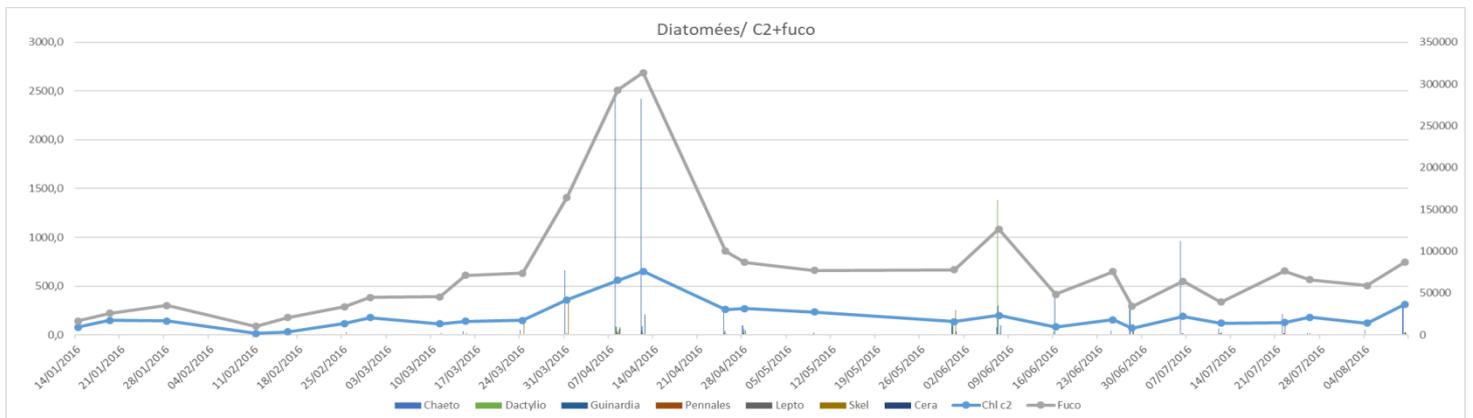


Figure 27 : Comparaison des groupes de diatomées dominants et des pigments.

La dynamique des biomasses de chlorophylle fractionnée et des abondances comptées au cytomètre pour le pico et nano peuvent aussi être comparées (figure 28). Pour mémoire, le pico a une abondance 100 fois supérieure environ au micro et le nano 10 fois supérieure au micro. Plus la cellule est petite et moins elle contient de chlorophylle.

Si globalement on peut observer une bonne correspondance entre les périodes de développement de la chlorophylle et les abondances cytométriques (avec même des pics simultanés pour le nano le 24/5/2016, et pour le pico le 3/7/2017), les dates des pics de chlorophylle ne sont pas systématiquement corroborées par les comptages réalisés au cytomètre. Par exemple, les abondances de nanoplancton de fin d'été ne sont pas marquées par de fortes biomasses de chlorophylle. Il est possible qu'il s'agisse d'espèces plus petites comportant moins de pigment chlorophyllien (pour mémoire les particules de nanoplancton sont comprises entre 3 à 20 μm). C'est d'ailleurs en fin d'été et automne que le pico est dominant (petites cellules).

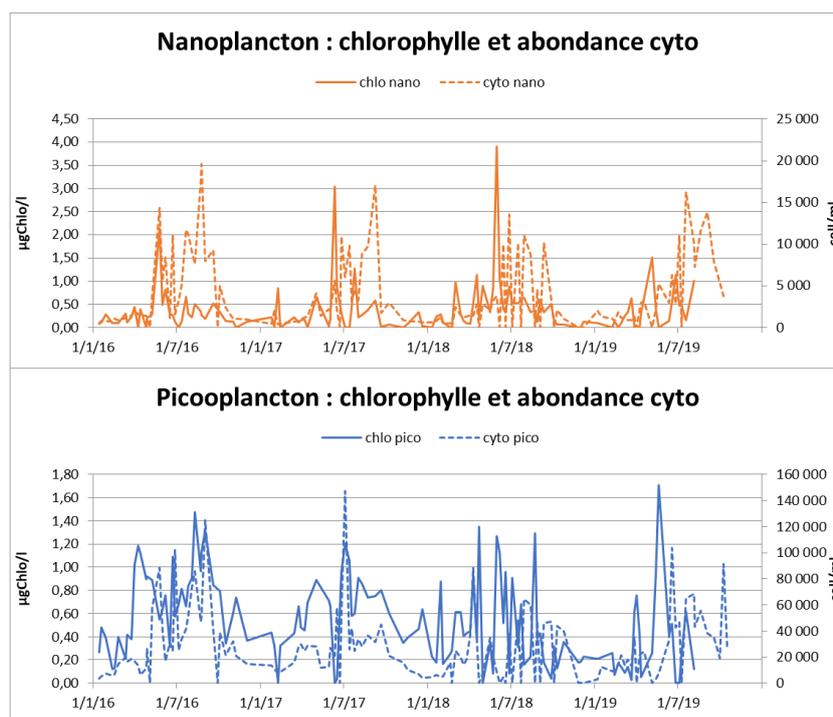


Figure 28 : Comparaison chlorophylle - abondances pour le nano et picoplancton

En conclusion, plusieurs techniques d'estimation du phytoplancton existent, comptages au microscope optique, mesures de la biomasse chlorophyllienne totale et fractionnée par taille, comptage des particules phytoplanctoniques par taille. Chacune apporte des informations intéressantes : les comptages au microscope permettent de connaître les espèces qui se développent mais ne donnent pas accès aux petites tailles ; la chlorophylle donne une estimation de la biomasse totale et par groupe de taille ; la cytométrie donne une estimation de l'abondance du phytoplancton par taille. Il est parfois délicat de comparer exactement les 3 données mais en général, en milieu côtier comme la rade de Brest, un fort développement phytoplanctonique est à la fois marqué en termes de chlorophylle, de comptages et d'abondances.

4.2.4. Un suivi *in situ* haute fréquence : le cytomètre *in situ*

Le cytomètre, ancré à l'anse du Roz pendant 15 jours en juin, juillet 2019, a permis de suivre l'évolution de la communauté phytoplanctonique journalière (figure 29). Au même endroit des sondes de température, salinité, turbidité et fluorimétrie caractérisent l'état environnemental du milieu.

Ce qui est notable sur ces 15 jours, c'est le pic de microphytoplancton enregistré le 29 juin et marqué aussi par un pic de chlorophylle. Il s'agit essentiellement de cellules de diatomées en chaîne (des *Ceratium* de taille 80µm) comme le montrent les vignettes de photos prises par le cytomètre. Ce pic correspond à une période de dessalure couplée à une augmentation de température. Le bloom de microplancton se maintient le temps des dessalures puis décroît.

Le picoplancton qui était abondant en début de période chute au moment du pic de microplancton puis remonte en abondance le 7 juillet lorsque les salinités sont alors à nouveau élevées. Les vignettes photographiques montrent une population de phytoplancton très différente le 9 juillet, il s'agit d'espèces solitaires de type dinoflagellés d'environ 20µm.

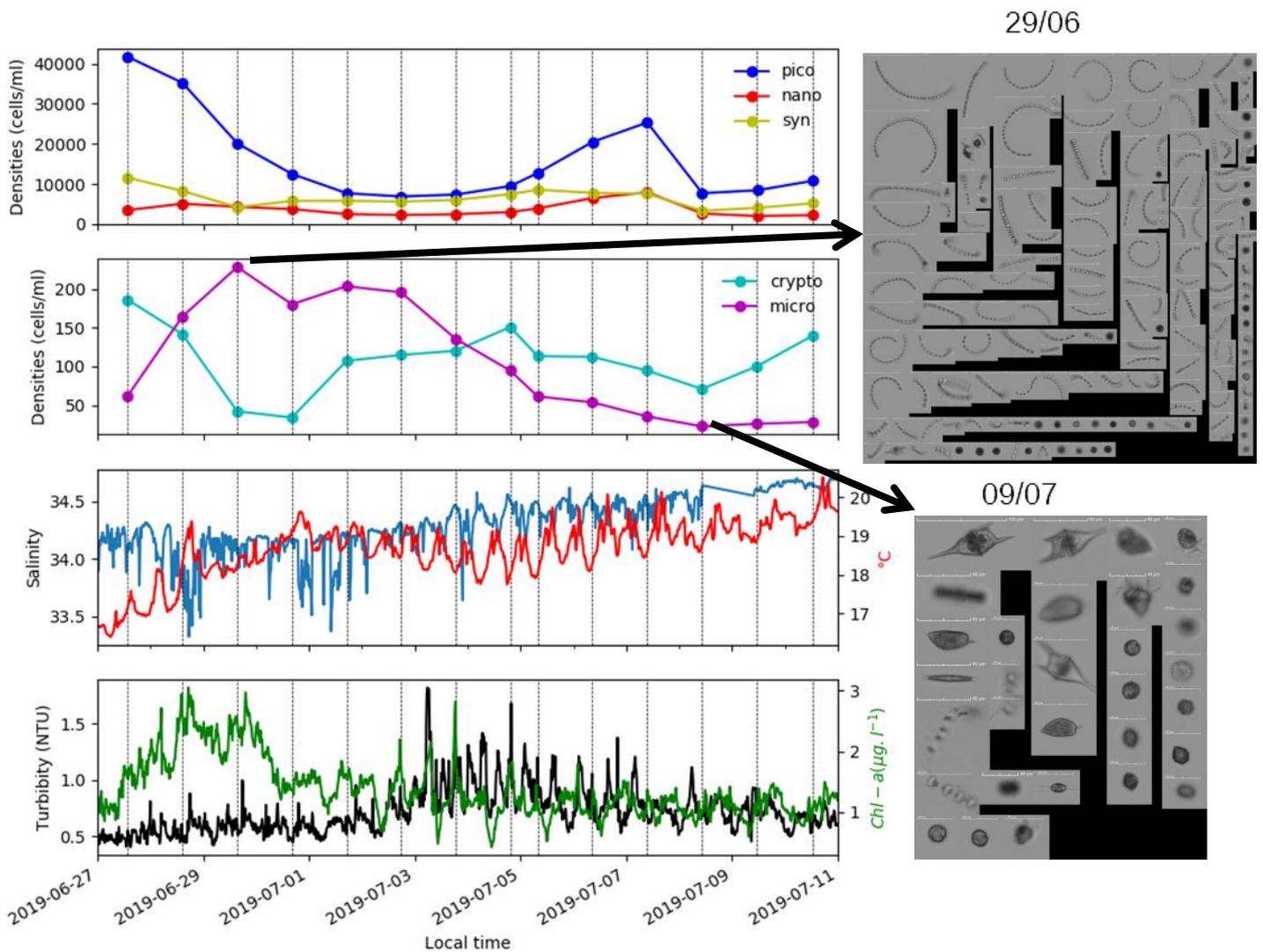


Figure 29 : Suivi cytométrie *in situ* juin- juillet 2019

4.2.4. Le métabolisme de la communauté phytoplanctonique

Depuis mai 2018, le métabolisme de la communauté planctonique en surface a été mesuré au point de prélèvement de la Pointe du Château : production primaire nette (NCP) et brute (GPP), respiration de la communauté (CR), ratio GPP/CR.

Pendant ces 18 mois de prélèvements, la communauté planctonique a montré une production primaire nette moyenne de $9.5 \pm 1.0 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (pour la communauté planctonique $< 100 \mu\text{m}$) et de $8.9 \pm 0.7 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (pour la communauté planctonique $< 200 \mu\text{m}$) allant de $-4.5 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (en novembre 2018) jusqu'à $55.0 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (en juin 2018) (tableau 6).

La respiration de la communauté moyenne de $6.1 \pm 1.1 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (pour la communauté planctonique $< 100 \mu\text{m}$) et de $4.6 \pm 0.8 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (pour la communauté planctonique $< 200 \mu\text{m}$) allant de $0.02 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (en décembre 2018) jusqu'à $14.7 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (en juin 2018) (Table 1).

Tableau 6 : Moyennes, médianes, rangs (min. – max.) et nombres d’observations de NCP, CR, GPP et du ratio GPP/CR (mmol O₂ m⁻³ d⁻¹) à la Pointe du Château de mai 2018 à décembre 2019.

		NCP	CR	GPP	GPP/R
Moyenne	< 100 µm	9.54 ± 1.04	6.06 ± 1.14	17.93 ± 1.28	2.36 ± 1.13
	< 200 µm	8.92 ± 0.72	4.57 ± 0.84	13.5 ± 0.82	6.69 ± 1.16
Médiane	< 100 µm	2.91	4.92	10.84	1.64
	< 200 µm	9.47	4.71	13.25	3.25
rang	< 100 µm	-4.47 – 54.98	0.02 – 14.74	1.03 – 69.73	0.29 – 6.26
	< 200 µm	-3.86 – 19.92	0.21 – 7.48	0.54 – 24.49	0.12 – 42.00
n	< 100 µm	16	13	12	12
	< 200 µm	10	10	10	10

NCP et CR ont montré une variabilité temporelle suivant la variation de la température des eaux de surface (figures 30 et 31) avec des taux plus élevés en été et des taux plus faibles en hiver. Cependant, pour les années 2018 et 2019, NCP a montré des valeurs maximales en mai, lors de bloom printanier

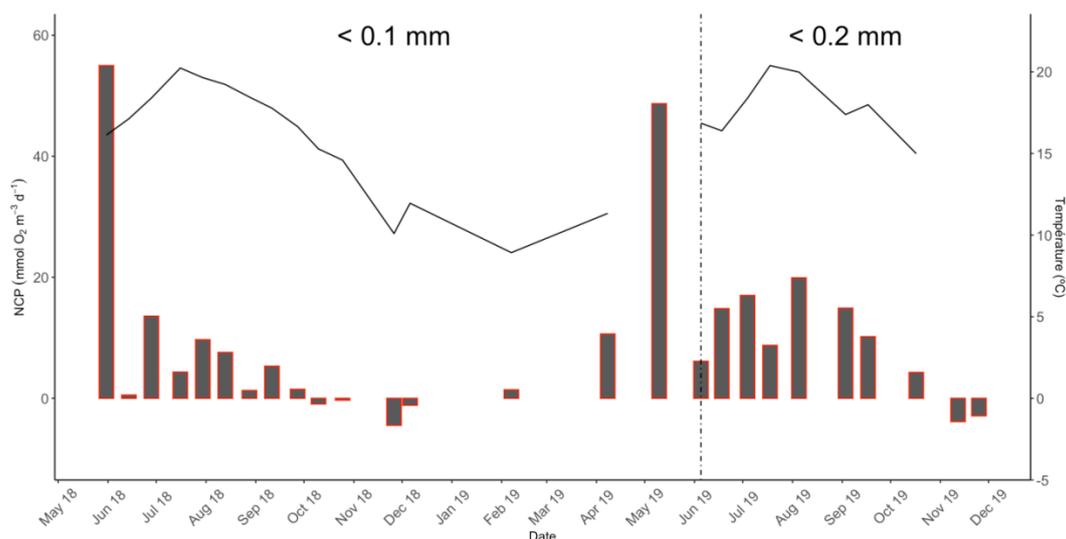


Figure 30 : Évolution temporelle de la production primaire nette de la communauté planctonique (NCP) (barre grise entourée rouge) et de la température de surface (ligne noire) à la Pointe du Château. À gauche, l’eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 100 µm.

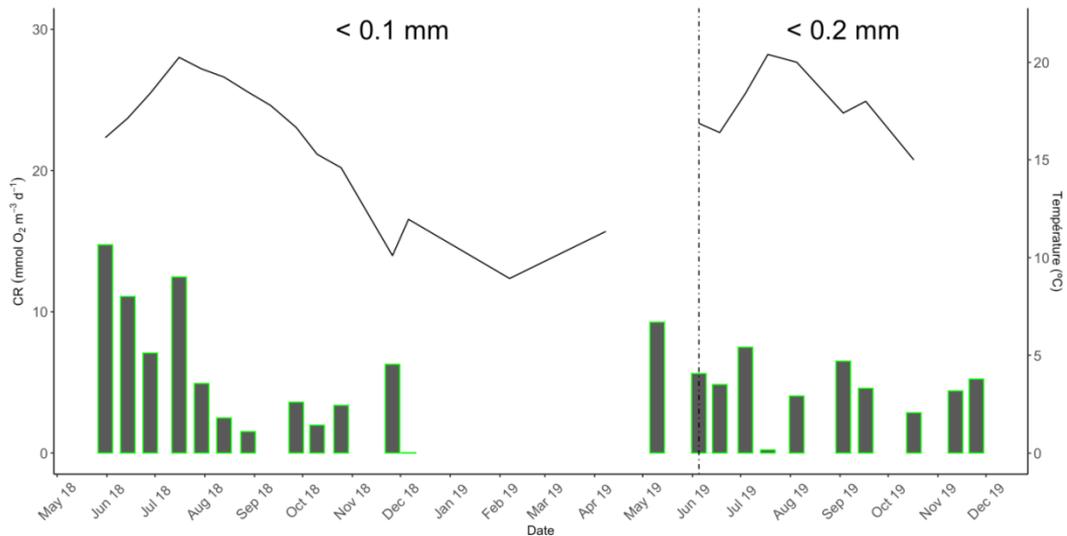


Figure 31 : Évolution temporelle de la respiration de la communauté planctonique (CR) (barre grise entourée verte) et de la température de surface (ligne noire) à la Pointe du Château. À gauche, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 100 µm et à droite, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 200 µm.

Au cours de ces 18 mois de prélèvements, la communauté planctonique a montré un état majoritairement autotrophe avec un rapport GPP/R > 1 (tableau 5 et figure 32). Malgré une communauté planctonique principalement autotrophe au cours d'une année solaire, elle a montré un état hétérotrophe (GPP/R < 1) au cours de l'automne 2018 et 2019. Le manque de données pendant les hivers 2018 et 2019 nous empêche d'observer l'état trophique de la communauté planctonique à cette saison.

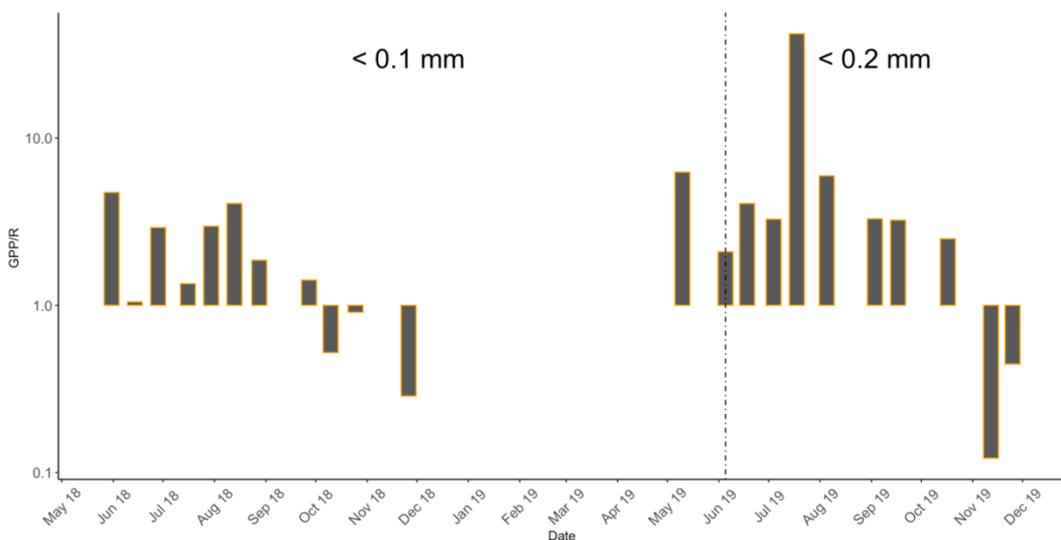


Figure 32 : Évolution temporelle du ratio GPP/R de la communauté planctonique (barre grise entourée orange) à la Pointe du Château. À gauche, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 100 µm et à droite, l'eau de mer a été préfiltrée avec une soie de 200 µm.

Nous avons observé aussi une forte relation entre NCP et la concentration en chlorophylle *a* totale (données non montrées ; $R^2 = 0.70$, $p < 0.01$) et la concentration en chlorophylle *a* du microplancton (données non montrées ; $R^2 = 0.57$, $p < 0.01$). Des relations significatives, mais moins importantes, ont été observées également entre NCP et la concentration en ammonium (données non montrées ; $R^2 = 0.21$, $p = 0.02$), en silicate (données non montrées ; $R^2 = 0.19$, $p = 0.03$) et avec la température (données non montrées ; $R^2 = 0.21$, $p = 0.02$). Nous n'avons pas observé de relation significative entre

CR et GPP avec d'autres paramètres environnementaux ou biologiques. Cependant, des tendances peuvent être observées à travers les résultats des analyses de composantes principales (figure 33). Pour les paramètres environnementaux, NCP et GPP semblent être corrélés positivement avec la température de surface (SST) et inversement corrélés avec la concentration en ammonium (NH₄) et en silicate (SiOH₄), figure 33A. CR est corrélé négativement avec la salinité (Sal) et la concentration en phosphate (PO₄), figure 33A à gauche.

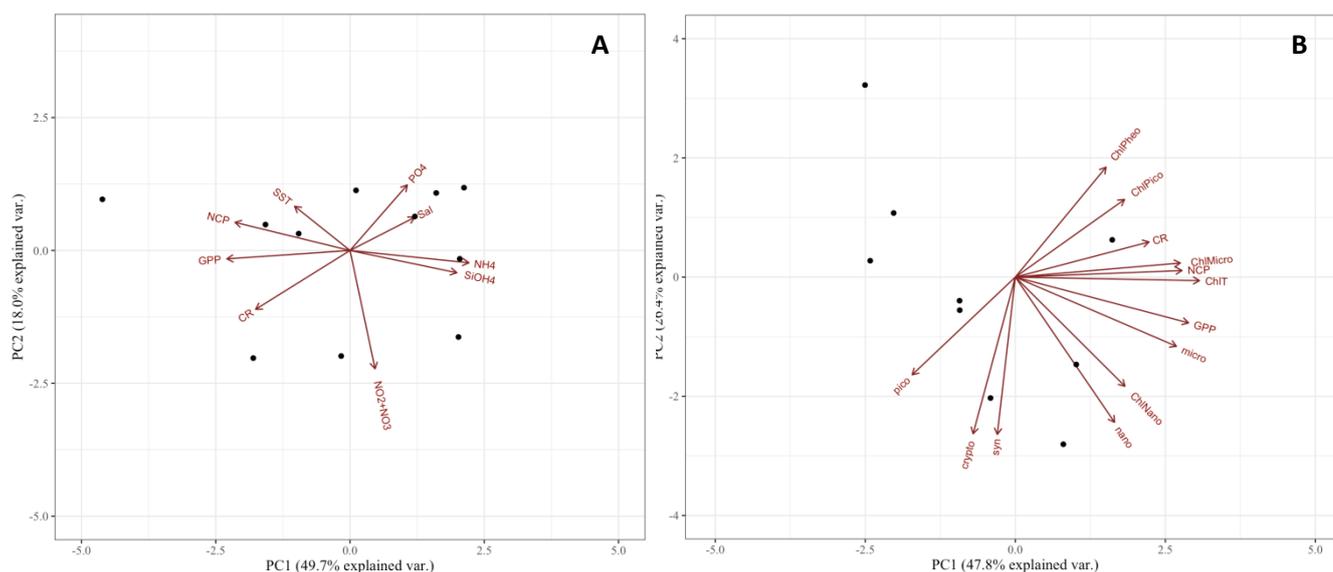


Figure 33 : Analyses de composantes principales des paramètres environnementaux et du métabolisme de la communauté planctonique (A) et des paramètres biologiques (B)

Pour les paramètres biologiques, le métabolisme de la communauté planctonique présente à la Pointe du Château semble être corrélé avec la concentration de la chlorophylle *a* totale du microplancton (ChloMicro), figure 33B.

D'un point de vue biologique, le métabolisme de la communauté planctonique apparait principalement impulsé par le développement du microphytoplancton. En effet, le microphytoplancton se développe à partir de mai atteignant son maximum en juin puis décroissant (voir §4.3.1), ce qui correspond aux plus hauts taux métaboliques observés à cette saison. Le reste de l'année 2018, les taux métaboliques restent faibles et varient peu. Cependant, pendant l'année 2019, après le pic métabolique du printemps, on observe une légère augmentation de la productivité de l'écosystème, atteignant son maximum en août puis déclinant. Cette légère augmentation correspondrait au développement du nanophytoplancton dont la croissante démarre en mai atteignant son maximum en juillet (voir §4.2.3).

D'un point de vue environnemental, le métabolisme planctonique est fortement lié aux saisons. En effet, en hiver, la limitation en lumière et les faibles températures inhibent le métabolisme des communautés planctoniques, montrant de faibles taux de respiration et de productivité. Cette déduction est en accord avec les observations de corrélations négatives entre NCP et GPP et la concentration d'ammonium et de silicate. En effet, dues aux fortes pluies en hiver et aux fortes décharges fluviales, les concentrations en ammonium et silicate sont les plus fortes en hiver (voir §4.1.4). Au printemps et en été, l'augmentation de la température de surface et de la période diurne favorise le développement des communautés planctoniques se traduisant par l'augmentation des taux métaboliques.

Encadré 4 : La communauté phytoplanctonique à la Pointe du Château

La communauté phytoplanctonique est approchée par différentes méthodes d'observation : le microscope optique qui permet de déterminer les espèces ou groupes d'espèces du microphytoplancton (>20µm) ; le cytomètre qui permet de compter les particules par taille (pico <2µm ; nano entre 2 et 20 µm et micro>20µm) ; la mesure de chlorophylle qui donne une mesure de la biomasse phytoplanctonique et peut aussi être fractionnée par taille (pico, nano, micro), voire par pigments ; la mesure des taux métaboliques qui donne une indication de l'état de la communauté phytoplanctonique (production primaire).

En automne et hiver, à la fois les faibles abondances, la faible concentration en chlorophylle a et les taux métaboliques bas montrent une communauté phytoplanctonique au repos. La période productive s'étend, quelles que soient les années, de mars à septembre. On observe une succession écologique : le microphytoplancton se développe en premier (printemps) suivies ensuite par le nanophytoplancton et le picophytoplancton en été. Les abondances du picophytoplancton et du nanophytoplancton sont, tout au long de l'année, respectivement 100 et 10 fois supérieure à celles du microphytoplancton. Parmi les 133 taxons du microphytoplancton dénombrés, 8 présentent des abondances > 1M cell.L⁻¹ : 7 taxons de diatomées (*Chaetoceros sp.*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Leptocylindrus sp.*, *Cerataulina pelagica*, *Guinardia delicatula*, *Pennales+Fragillariacea*, *Skeletonema costatum*) et *Alexandrium minutum* du groupe des dinoflagellés.

La phénologie de la communauté phytoplanctonique présente une variabilité interannuelle. 2016 est une année qui présente une abondance de microphytoplancton très basse, en revanche ni le picophytoplancton ni la chlorophylle totale ne montre de particularité. Parmi les taxons dominants du microphytoplancton, *A. minutum* domine en 2012, 2014 et 2017, *Chaetoceros* de 2009 à 2011. Le maximum d'abondance de flore est observé entre fin juin et mi-juillet avant 2014 et plutôt vers la mi-mai les années suivantes.

Les paramètres environnementaux expliquent en partie la succession écologique (variabilité saisonnière) ainsi que la variabilité interannuelle. En fin d'automne et hiver, température et lumière sont basses et la communauté phytoplanctonique est au repos (pas de métabolisme). En début de printemps, c'est le microphytoplancton qui croit en premier en lien avec les apports de nutriments de la rivière (voir suivi haute fréquence du cytomètre *in situ*). Les plus faibles concentrations en nutriments en été favorisent le développement du picophytoplancton. Les années à été sec comme 2016 ne permettent pas le développement d'une grande abondance de microphytoplancton.

5. Analyses des données

5.1. Niche écologique d'*Alexandrium minutum* et de la communauté phytoplanctonique

La niche a d'abord été étudiée sur l'ensemble du littoral Manche Atlantique à l'aide des données Rephy. Guallar et al. (2021) se sont concentrés sur la niche d'*A. minutum* déterminée à partir de facteurs abiotiques hebdomadaires. Il n'a pu inclure les nutriments dont le nombre de données était alors trop faible. Cette même analyse a été déclinée sur l'estuaire de Daoulas (Guallar et al., com.pers.).

Karasiewicz et al, 2020 pour inclure les nutriments dans l'analyse de la niche ont moyenné les données sur le mois. Ils ont aussi inclus les autres taxons phytoplanctoniques et comparé la niche d'*A. minutum* dans un contexte de fortes abondances à celle dans un contexte de faibles abondances.

5.1.1. La niche écologique d'*A. minutum* sur le littoral Manche Atlantique

Pour cette étude, 54 régions RePHY ont été retenues, incluant 139 points d'échantillonnage. Les données environnementales retenues sont les données hebdomadaires de température, irradiance, débits, salinité et turbidité.

La niche écologique d'*A. minutum* correspond à des eaux plutôt chaudes et ensoleillées (été) et s'étend aussi vers des eaux plus turbides et dessalées, indicatrices de zones estuariennes (Guallar et al, 2021), figure 34. Dans cette figure, les zones plus foncées sont celles où la probabilité d'avoir de fortes abondances d'*A. minutum* sont les plus élevées.

La niche d'*A. minutum* a aussi été analysée en terme d'affinité pour les mois, les années et les régions (l'affinité varie de 0, affinité nulle, à 1 affinité totale). Il en ressort une affinité forte des conditions environnementales pour les mois de mai à septembre pour le développement d'*A. minutum* (>0,5), mois qui correspondent aussi à l'observation des maxima d'abondance (Figure 35).

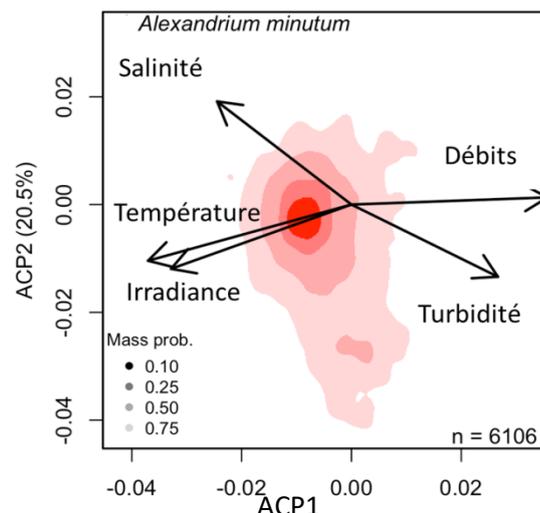


Figure 34 : Niche écologique d'*A. minutum*

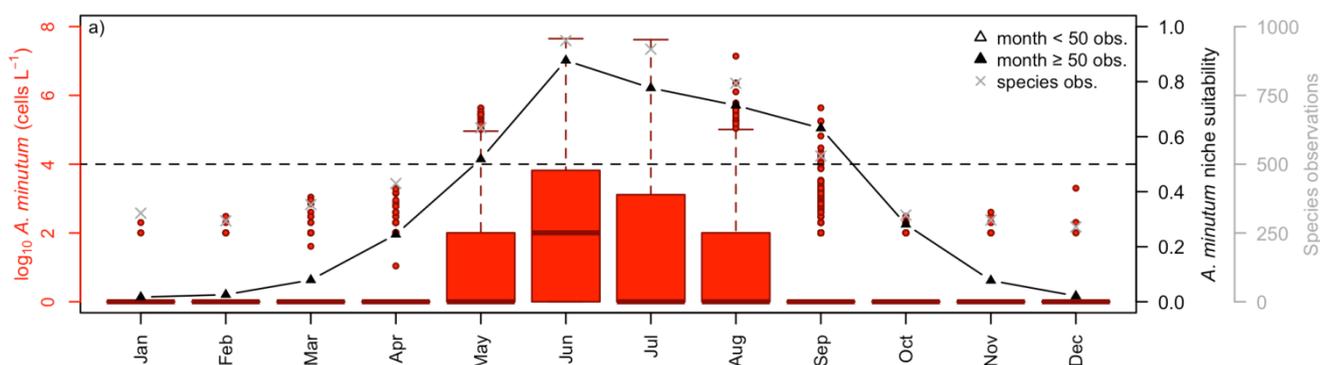


Figure 35 : Affinité des mois pour la niche d'*A. minutum* (triangle et ligne), abondances d'*A. minutum* (histogramme).

L'analyse de l'affinité par régions (figure 36) montre une forte affinité des régions bretonnes pour *A. minutum* mais c'est aussi le cas de la Baie de Vilaine, des Pertuis Charentais et du Bassin d'Arcachon. En revanche, seule la Bretagne présente de fortes abondances d'*A. minutum*. Si l'environnement, tel que défini dans cette analyse par la température, l'irradiance, les débits, la turbidité, la salinité, est nécessaire pour expliquer les blooms d'*A. minutum*, il n'est donc probablement pas suffisant puisque d'autres régions semblent favorables au développement d'*A. minutum* mais ne présentent pas de blooms importants. Plusieurs hypothèses peuvent être posées comme d'autres facteurs abiotiques (hydrodynamisme par exemple), des facteurs biotiques (compétition, prédation, parasitisme) ou l'absence de kystes qui font partie du cycle de vie d'*A. minutum*.

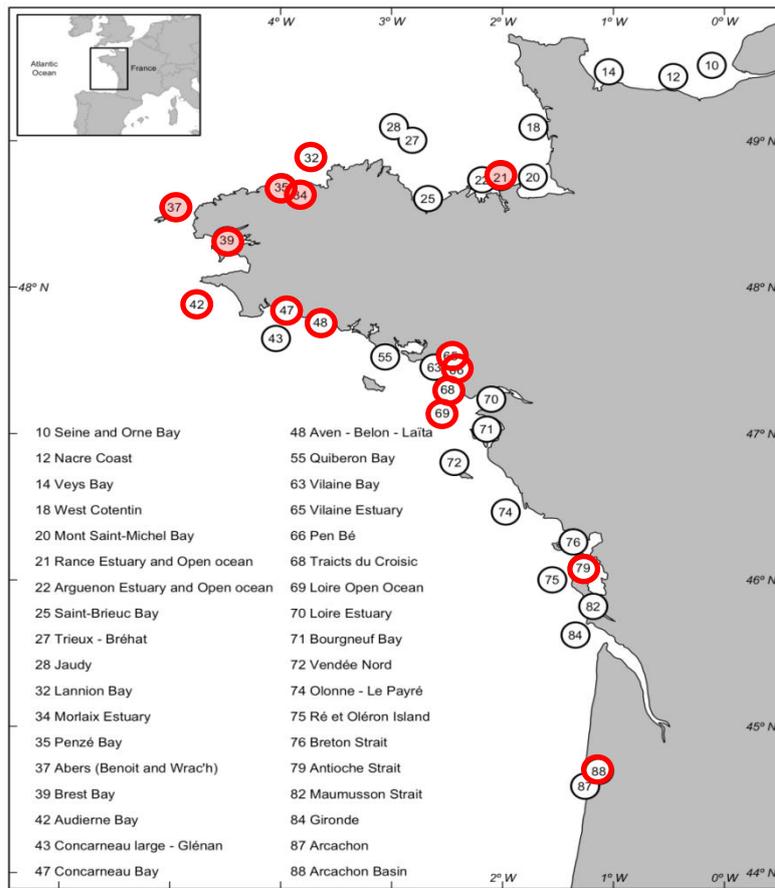


Figure 36 : Régions utilisées pour l'analyse de niche. Cerclées de rouge, les régions ayant une affinité élevée pour *A. minutum* et remplies de rouge, celles où l'abondance d'*A. minutum* est élevée.

5.1.2. La Niche écologique d'*A. minutum* et la communauté biotique

Dans cette analyse, l'espace environnemental décrit au moyen de données mensuelles montrent 3 gradients (figure 37) : un gradient saisonnier marqué par la température (TEMP) et l'irradiance (PAR) et la salinité (SALI) un gradient estuarien marqué par les matières en suspension (MES) et les nutriments recyclés (NH₄ et PO₄) et un gradient de panache de rivière influencé par les nitrates et silicates.

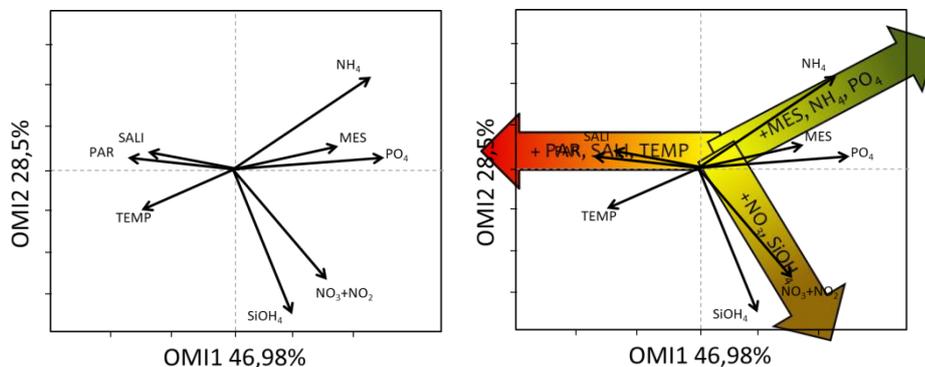


Figure 37 : Espace environnemental pour *A. minutum*

Dans cet espace environnemental (E, bleu clair) la niche d'*A. minutum* pour des abondances > 10 000 cell.L⁻¹ (seuil d'alerte) et des abondances < 1 000 cell.L⁻¹ se répartissent différemment (figure 38).

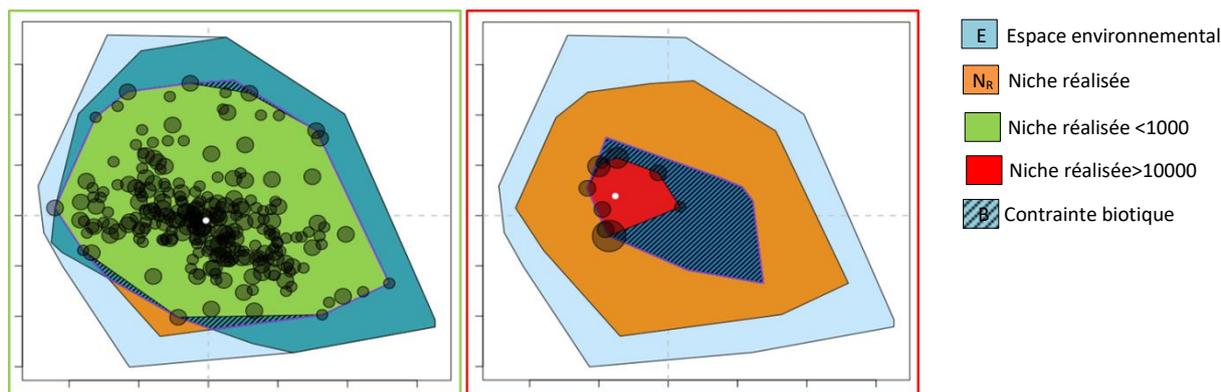


Figure 38 : Sous niches pour *A. minutum* pour des blooms >10000 cell.L-1 à gauche et des blooms <1000 cell.L-1 à droite

La niche réalisée d'*A. minutum* pour de faibles abondances (vert) occupe presque tout l'espace environnemental de cette sous-niche (très peu de hachuré), c'est-à-dire qu'on peut trouver des *A. minutum* en faible concentration partout où les conditions environnementales sont favorables, il y a très peu de contrainte biotique. Les taxons significativement présents dans ces conditions de faible abondance d'*A. minutum* sont *Rhaphoneis sp.* and *Delphineis sp.* En revanche, pour des abondances supérieures au seuil d'alerte, la niche d'*A. minutum* est fortement réduite (rouge), elle n'occupe pas tout l'espace environnemental de cette sous-niche (espace hachuré). Elle est restreinte à la partie estivale (chaud, ensoleillé, à gauche). On peut émettre alors l'hypothèse que la contrainte biotique y est forte et réduit le développement d'*A. minutum*, par compétition pour les nutriments. Les taxons associés sont *Lepidodinium chlorophorum*, *Dactyliosolen sp.*, *Katodinium sp.*, *Pleurosigma sp.*, *Prorocentrum sp.* et *Dinophysis sp.*

5.1.3. Les niches écologiques des taxons dominant en estuaire de Daoulas

Un début d'analyse a été mené sur les seules données du suivi Pointe du château pour les 8 taxons dominants. Les paramètres environnementaux retenus sont ceux présents depuis le début du suivi (2009) soit la salinité, la température de l'eau, la turbidité, la chlorophylle et les coefficients de marée. En tout 203 données. Ce travail est toujours en cours, il y sera ajouté d'autres paramètres comme dilution et débits.

La niche d'*A. minutum* définie ici correspond à celle définie sur l'ensemble du littoral avec une préférence pour les eaux chaudes et salées qui marquent la saison estivale (figure 39). On retrouve cette préférence pour l'ensemble des taxons, néanmoins avec des différences. Si *Chaetoceros* présente une niche similaire à celle d'*A. minutum*, la niche de *Cerataulina pelagica* est un peu plus décalée vers les eaux plus turbides et celle de *Skeletonema costatum* vers des eaux plus froides. Cette dernière espèce domine en effet en 2013, année où la mer au printemps a été la plus froide de la série.

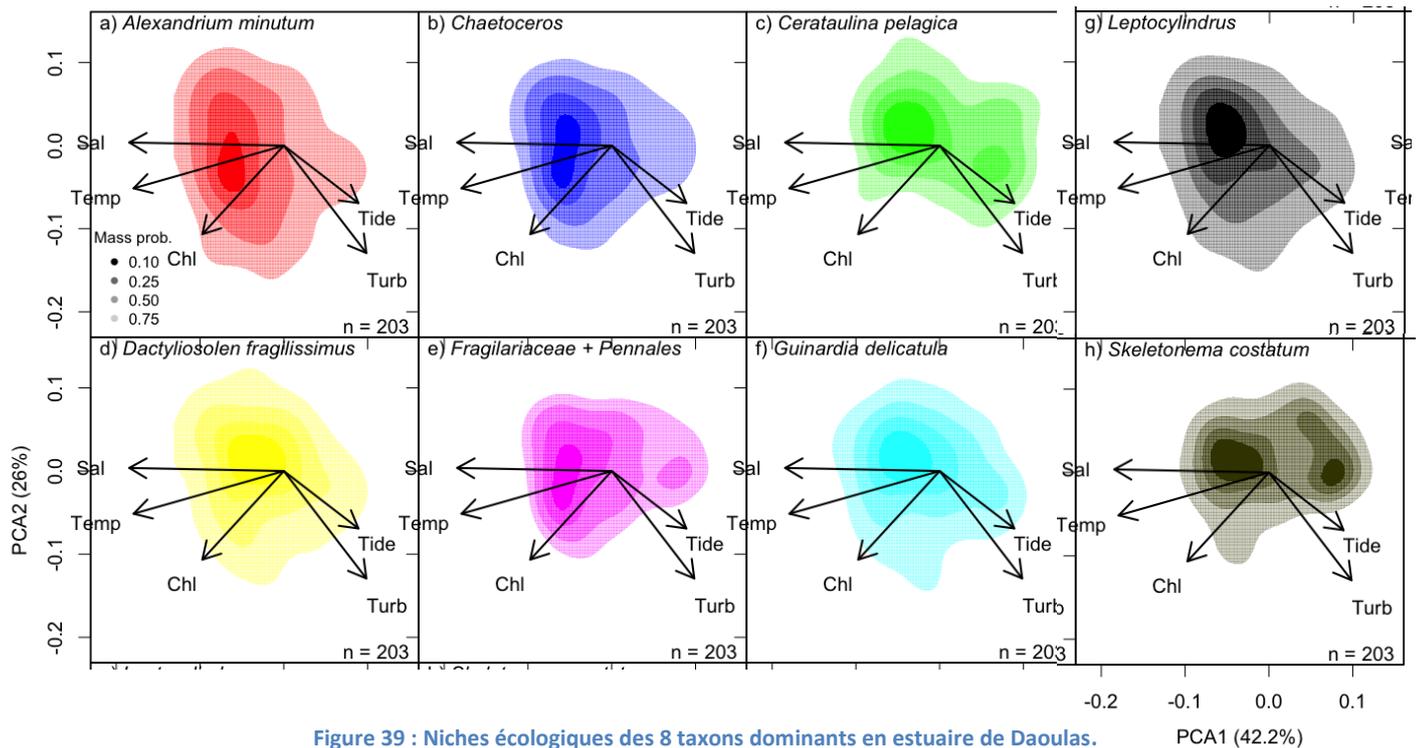


Figure 39 : Niches écologiques des 8 taxons dominants en estuaire de Daoulas.

5.2. *Alexandrium minutum*, communauté phytoplanctonique et paramètres environnementaux

Les analyses RDA (Redondancy Analysis) sur la communauté phytoplanctonique observée à la station Pointe du Château entre 2009 et 2018 permettent de représenter sur un même plan les taxons et les variables environnementales contribuant le plus à la variabilité de leurs abondances. Elle complète les analyses précédentes en permettant de faire apparaître des groupes d'espèces répondant de la même manière aux conditions environnementales. Une analyse *backward* réalisée dans le cadre de la RDA permet aussi d'éliminer les variables environnementales ne contribuant pas à l'amélioration du modèle de régression, seules sont représentées les variables du tableau 1 après cette élimination.

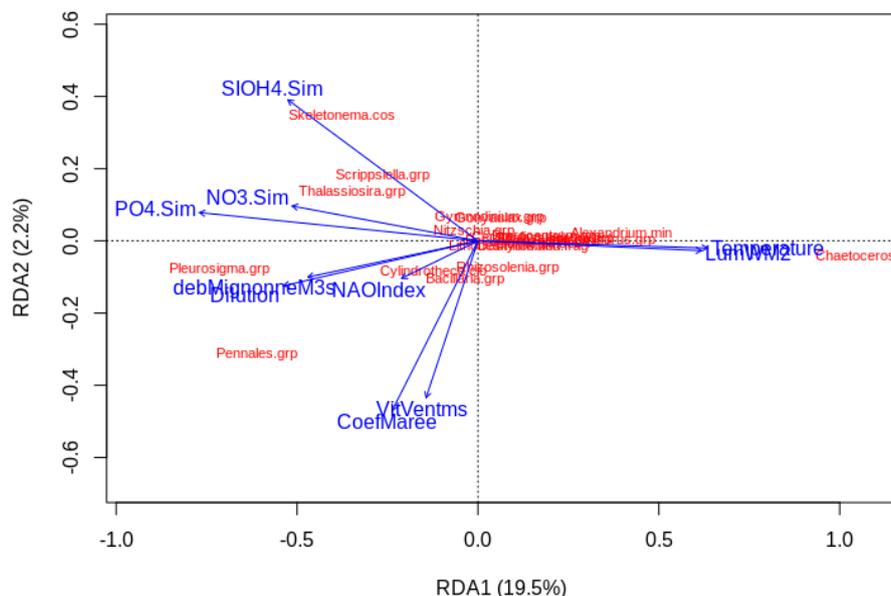


Figure 40 : Analyse RDA sur toute la période temporelle. Les variables temporelles conservées apparaissent en bleu et les taxons en rouge. La contribution à la variabilité totale est reportée sur chacun des deux axes.

La première analyse a été faite sur l'ensemble des données temporelles (hiver, printemps, été, automne). La figure 40 montre logiquement que ce sont les variations saisonnières qui contribuent le plus à la variabilité des abondances des différents taxons (les deux premiers axes expliquent 26.2 % de cette variabilité).

Trois groupes d'espèces peuvent être identifiés : des espèces « estivales » (*Chaetoceros sp.* et *Alexandrium minutum*) montrant des fortes abondances lorsque la température et la lumière sont fortes mais quand les concentrations en nutriments sont plus faibles, des espèces plus « hivernales » (groupe des diatomées pennées et de *Pleurosigma*) aimant les conditions hydrodynamiques rudes (forts vents et taux de dilution), les forts débits de la Mignonne, les faibles températures et intensités lumineuses, et enfin des espèces plus « printanières » (*Skeletonema costatum*, groupes des *Thalassiosira et Scrippsiella*) dont les abondances sont fortement corrélées aux nutriments, aux débits de la Mignonne mais inversement corrélées aux vitesses du vent et aux coefficients de marée.

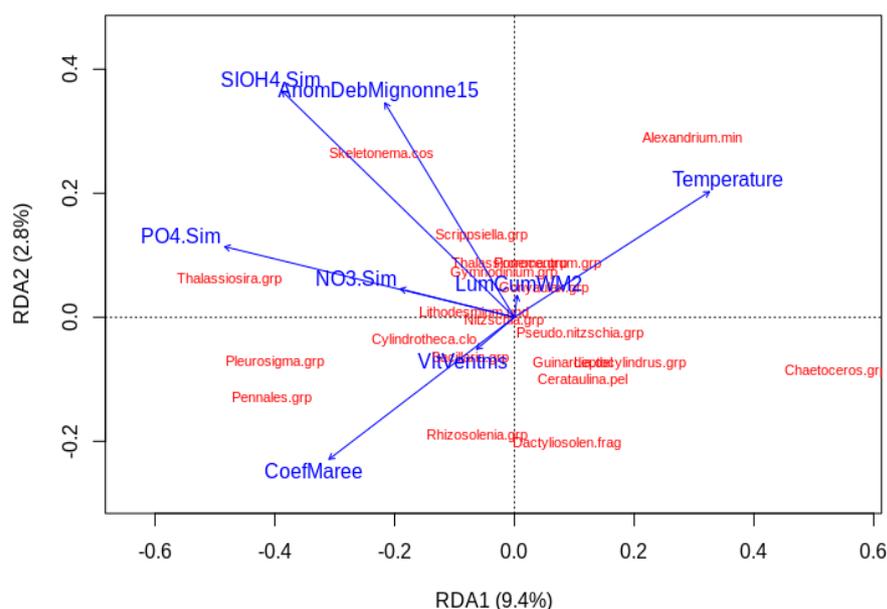


Figure 41 : Analyse RDA réduite à la période productive. Les variables temporelles conservées apparaissent en bleu et les taxons en rouge. La contribution à la variabilité totale est reportée sur chacun des deux axes.

La deuxième analyse a été réalisée dans le but de regarder plus précisément la période productive. Seules les observations (taxons et variables environnementales) réalisées entre les mois de mars et d'août sont conservées dans l'analyse (figure 41). Au-delà des mêmes patrons généraux évoqués ci-dessus, il apparaît pour *Alexandrium minutum*, en premier lieu une corrélation très forte et positive avec la température, très forte et négative avec le coefficient de marée et, en second lieu, une corrélation moins forte mais positive avec les anomalies de débits de la Mignonne. On peut aussi émettre l'hypothèse d'un groupe d'espèces plutôt inféodées à des eaux moins riches en nutriments et plus fraîches du centre de la rade (groupe des *Rhizosolenia*, *Dactyliosolen fragilissimus*, diatomées pennées, groupe des *Pleurosigma*, *Cerataulina pelagica*) qui sont transportées vers la pointe du Château à l'occasion des fortes marées. On notera toutefois que la contribution des variables environnementales à la variabilité des abondances des taxons reste assez faible, et donc que d'autres paramètres (biotiques par exemple) non pris en compte dans cette analyse, jouent aussi un rôle important dans l'apparition et la succession des différentes espèces.

5.3. De la biodiversité spécifique à la biodiversité fonctionnelle

5.3.1. Qu'est-ce que la biodiversité fonctionnelle

L'approche fonctionnelle concerne le rôle, la place que chaque espèce a dans l'écosystème. Il a été montré que la diversité fonctionnelle influençait d'avantage le fonctionnement des écosystèmes que la diversité spécifique (Tilman et al., 1997). Les espèces sont classées et regroupées par des traits fonctionnels définis comme ayant un rôle dans le fonctionnement écologique. Ces traits correspondent à des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales ayant un impact sur la survie et la performance des espèces. Cette méthode présente l'intérêt d'associer à un taxon plusieurs traits illustrant de multiples adaptations à divers paramètres environnementaux, tels que la disponibilité en nutriments, la turbulence et la turbidité de la colonne d'eau, mais également aux pressions biotiques...

Les traits les plus pertinents pour caractériser le phytoplancton sont liés à l'utilisation des ressources et à la prédation, qui ont un impact direct sur la structure et la composition des communautés (Litchman and Klausmeier, 2008). La taille des cellules est le trait morphologique le plus important, affectant tous les autres traits et fonctions (Irwin et al., 2006; Litchman et al., 2010). Elle détermine la capacité de captation de la lumière, l'affinité et la vitesse d'acquisition des nutriments, ainsi que le taux de croissance (Chisholm, 1992). Le mode trophique, c'est-à-dire l'autotrophie stricte, la mixotrophie, peut représenter un avantage concurrentiel dans les systèmes pauvres en nutriments dissous (Weithoff, 2003). La forme des cellules et la formation des colonies ont aussi un impact sur l'acquisition, la sédimentation et l'assimilation des nutriments, et constituent donc également des aspects importants des adaptations fonctionnelles (Litchman and Klausmeier, 2008).

5.3.2. Une caractérisation fonctionnelle du phytoplancton de l'estuaire de Daoulas

Celle-ci s'est faite sur la base des comptages réalisés au microscope. Elle ne concerne donc que la partie du phytoplancton > 20µm. Les traits retenus sont issus de l'étude de Litchman and Klausmeier (2008). Une partie de la flore a été écartée de cette caractérisation fonctionnelle du fait de la faible connaissance que l'on a sur certaines des espèces observées à la Pointe du château. Les 12 traits bien annotés et conservés sont : Taille minimale, Taille maximale, Couverture cellulaire, Forme cellulaire, Présence de spicules, Symétrie cellulaire, Polarité cellulaire, Colonialité, Motilité, Chloroplastes, Méthode d'ingestion et Phase de repos pendant le cycle de vie. Ces 12 traits ont pu être assignés pour 50 des 63 taxons retenus (§4.3.1).

Les taxons ont été ensuite regroupés en groupes fonctionnels à l'aide de méthodes statistiques assignant à chaque taxon une valeur pour les traits retenus. Il en ressort un choix de 6 groupes fonctionnels (figure 42) correspondant à : (1) Mixotrophes spiculeux (MSP) : caractérisés par des capacités de nage, la présence de spicules, des tendances phototrophes et mixotrophes ; (2) Nageurs-organiques (SWOR) : caractérisés par la présence d'une phase benthique, cellules hétéropolaires et à couvertures organique ou nue. (3) Phagotrophes nus (PHN) : caractérisés par des cellules asymétriques, une capacité de phagotrophie forte et l'absence de couverture au sein de plusieurs taxons ; (4) Organiques-asymétriques (ORAS) : caractérisés par leur stratégie alimentaire (osmotrophe et phagotrophe), une couverture à dominance organique et un mélange entre les modalités de la plus part des traits ; (5) Siliceux bilatéraux coloniaux (SIC) : caractérisé par une couverture siliceuse, l'absence de capacité de nage, une symétrie bilatérale et la capacité de former des colonies, ce sont les diatomées pennnales ; (6) Siliceux radiaux (SIR) caractérisées par une couverture siliceuse, l'absence de capacité de nage, des structures radiales, ce sont les diatomées centriques.

groupe	groupe fonctionnel	modalités dominantes des traits	Exp. De taxon	
1	mixotrophes spiculeux (MSP)	capacités de nage, présence de spicules, tendances phototrophes et mixotrophes	<i>Peridinium</i>	
2	Nageurs-organiques (SWOR)	phase benthique, hétéropolaire et couvertures organique ou nue	<i>Alexandrium minutum</i>	
3	Phagotrophe-nue (PHN)	asymétrique, phagotrophie forte et l'absence de couvertures	<i>Gymnodinium</i>	
4	Organiques-asymétriques (ORAS)	osmotrophe et phagotrophe, couverture à dominance organique, un mélange entre les modalités des autres traits	<i>Skeletonema</i>	
5	Siliceux bilatéraux (SIR)	couverture siliceuse, absence de capacité de nage, des structures bilatérale	<i>Cylindrotheca closterium</i>	
6	Siliceux radiaux coloniaux (SIC)	couverture siliceuse, radiales et la capacité de former des colonies	<i>Chaetoceros</i>	

Figure 42 : Groupes fonctionnels retenus et espèce emblématique.

Pour chaque groupe, une espèce ou taxon emblématique est représenté, comme pour le groupe 2 (SWOR) où figure *A.minutum*.

On remarquera que même si la taille est un trait bien annoté et souvent retenu, celle-ci n'apparaît finalement pas dans les modalités dominantes des différents groupes fonctionnels ici puisque l'on n'a retenu que les taxons observables au microscope (>20µm).

5.3.3. Analyse de la variabilité saisonnière et interannuelle de la biodiversité fonctionnelle

La dynamique saisonnière de chaque groupe montre une évolution très variable (figure 43). Les abondances des groupes 6 (diatomées coloniales comme *Chaetoceros*) et 2 (dinoflagellés comme *A. minutum*) sont toujours supérieures à celles des autres groupes (> 500 000 cell.L⁻¹ et >200 000 cell.L⁻¹ respectivement). Chaque groupe a une phénologie différente. Les premiers pics d'abondances sont observés pour le groupe 5, diatomées pennales (SIR), avec deux maximums (février, avril). Ce groupe se maintient ensuite avec d'autres pics en juin et août. Puis se développe le groupe 4 (en mars puis plus fortement en août, après le déclin des groupes 2 et 6. Le groupe 2 (SWOR) présente un premier

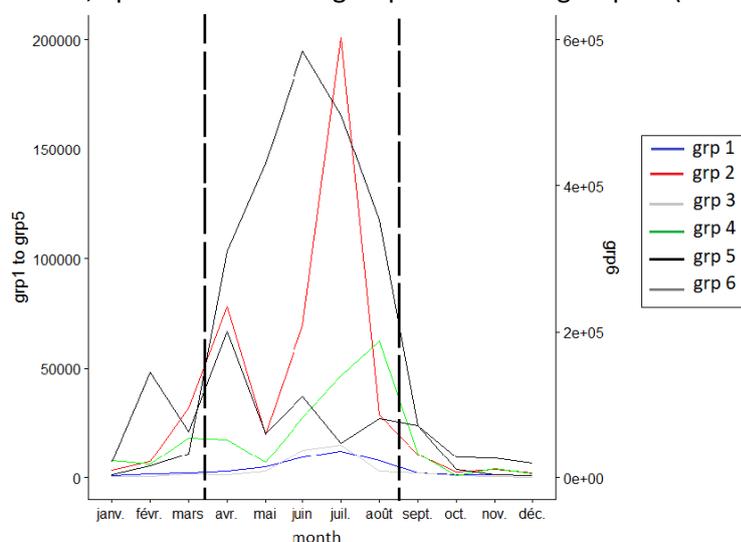


Figure 43 : Evolution saisonnière des groupes fonctionnels.

pic en avril et un deuxième de forte abondance en juillet qui correspond aux blooms d'*A. minutum*. Des blooms très modérés (étalés entre mi-mars et mi-juillet) sont observés pour les deux groupes 1 et 3. On retrouve dans cette analyse la dominance de *Chaetoceros* et *A. minutum* en été (§4.3.1).

La décomposition de la tendance interannuelle (sans la variation saisonnière) des différents groupes fonctionnels nous permet de découper la série temporelle en 3 périodes distinctes (figure 44). La première période (2009-2011) présente une dominance très marquée du groupe 6 (*Chaetoceros*). La deuxième période (2011- 2015) est marquée par un développement important des autres groupes (1 à 5) et notamment le groupe 2 (*A. minutum*) et par contre un déclin du groupe 6. Enfin, durant la troisième période (2015-2018), est observé un plateau (stabilité) pour le groupe 6 et un déclin des autres groupes (1 à 5). Ces différences pourraient témoigner d'une perturbation durant la deuxième période (2011-2015), et un retour à la normale après l'année 2015.

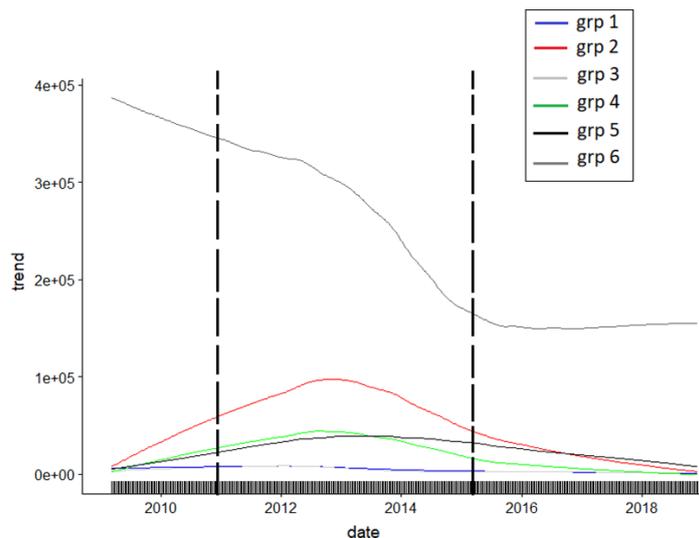


Figure 44 : Tendance des abondances des groupes fonctionnels

Le déclin du groupe 6 correspond à la baisse des abondances observées de *Chaetoceros* et la phase 2 à la période où culmine *A. minutum*. Il est aussi à noter que les pics de microphytoplancton étaient plus précoces à partir de 2014.

Encadré 5 : Liens entre conditions environnementales, *Alexandrium minutum* et communauté phytoplanctonique par analyses de données

Différentes méthodes d'analyses ont été développées afin de mettre en évidence des liens entre paramètres environnementaux et développement d'*Alexandrium minutum*. Les analyses de niche, réalisées sur toute la façade Manche-Atlantique montrent une préférence d'*Alexandrium minutum* pour les conditions estivales (température et lumière élevées) avec une tolérance pour des conditions plus estuariennes aussi. Il est intéressant, par la notion d'affinité, d'avoir pu visualiser des zones potentiellement favorables au développement d'*A. minutum* (définies par la température, débits, salinité, turbidité, irradiance) dont la Bretagne. De même, l'analyse de niche pour des abondances d'*A. minutum* supérieures au seuil d'alerte montre qu'une partie seulement de l'espace environnemental est occupé. Il ressort de ces études que si température et irradiance élevées sont nécessaires au développement d'*A. minutum*, d'autres facteurs viennent contrôler sa croissance, ce peut-être d'autres facteurs abiotiques (comme la marée par exemple montrée par l'analyse de redondance ou les anomalies de débits) ou encore des facteurs biotiques comme la compétition pour les nutriments, la prédation ou le parasitisme, ou, hypothèse non étudiée ici, la présence/absence de kystes.

L'analyse fonctionnelle débutée sur la série de 10 ans de données de microphytoplancton permet d'analyser l'évolution de la communauté phytoplanctonique (saisonniers et interannuelle) dans un sens écologique plutôt que spécifique. C'est un début. Elle permet de retrouver et confirmer l'évolution des taxons dominants que sont *Chaetoceros* et *A. minutum*, et a mis en évidence 3 périodes 2009 – 2011, 2011 – 2015 et 2015 – 2018. La première période est associée à la dominance du groupe comprenant *Chaetoceros*, qui décline ensuite. La deuxième période est représentée par la dominance du groupe comprenant *A. minutum*. La troisième période correspond au déclin d'*A. minutum*, elle correspond aussi à une plus grande précocité des blooms de microphytoplancton.

6. Modélisation numérique d'*A. minutum*, de la communauté phytoplanctonique et de l'environnement

6.1. Le modèle de l'estuaire de Daoulas 2009 – 2018

6.1.1. Le modèle

Le modèle mis en place dans *AlexBreizh* comporte 72 phénotypes plus *A. minutum* répartis de manière uniforme (Nzeneri, 2019).

3 traits fonctionnels indépendants sont retenus : la température optimale de croissance (T_{opt} , entre 10°C et 20°C), la taille (entre 1µm et 64µm de diamètre) et la capacité (diatomées) ou pas (dinoflagellés) à assimiler la Silice, figure 45.

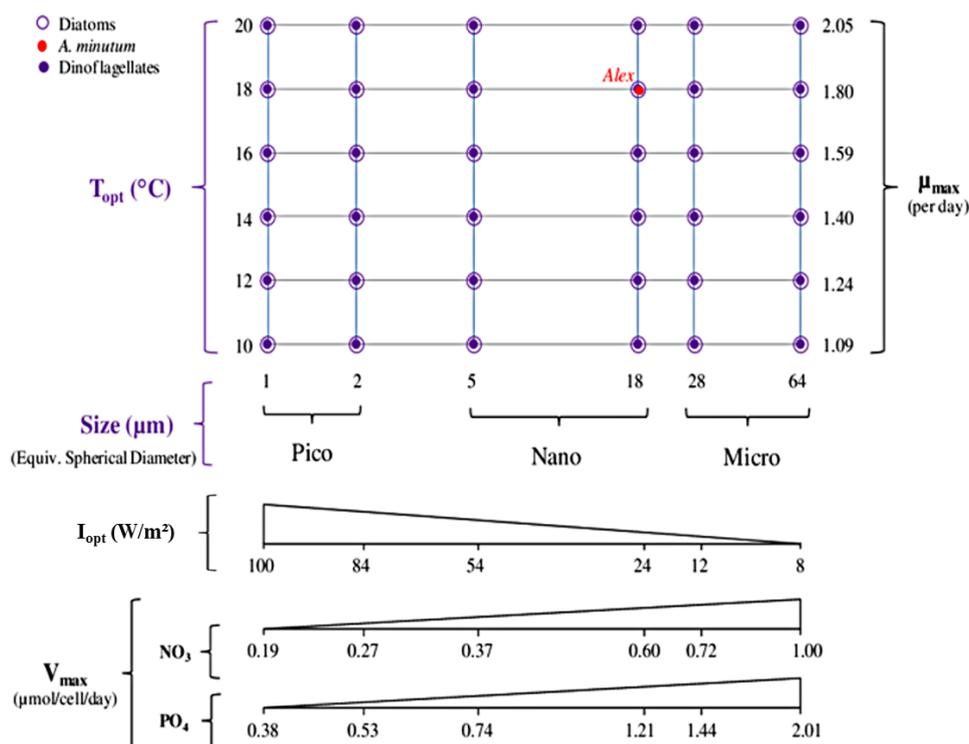


Figure 45 : Les traits fonctionnels retenus pour le modèle et les 73 phénotypes

A ces traits sont ajoutés d'autres traits qui en découlent : en fonction de la température, taux de croissance maximal (μ_{max}) et en fonction de la taille, vitesses d'assimilation des nutriments (V_{max}), quotas cellulaires et lumière optimale (I_{opt}) qui est un nouveau trait (Nzeneri, 2019).

Les 73 phénotypes sont simulés au niveau de l'estuaire de Daoulas. Sont pris en compte les apports de la rivière Mignonne (débits, concentrations des nutriments ainsi que N et P organiques) et les échanges avec la rade de Brest calculés par le taux de dilution (figure 46). Les nutriments correspondent aux mesures faites en rade (Point Rephy) Lanvéoc ou Somlit Ste Anne du Portzic. Le phytoplancton qui entre à la frontière rade correspond à celui qui est dans l'estuaire. Il n'y a donc pas de migration (d'apport par advection horizontale) de la rade vers l'estuaire de phytoplancton.

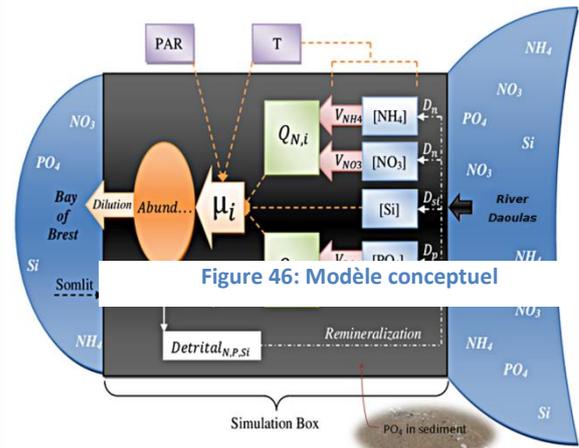


Figure 46: Modèle conceptuel

Afin de représenter les flux de PO₄ en provenance du sédiment, une équation a été rajoutée par rapport au modèle de Sourisseau et al (2017), basé sur les mesures *in situ* d'Andrieux-Loyer et al. (2008), selon l'équation :

Flux PO_{4sed} = 5.9 * exp((0.1 * T)). Avec Flux PO_{4sed} en μmol.L⁻¹.j⁻¹ et T la température de l'eau (°C).

La croissance (μ_i) de chaque phénotype i est calculée en fonction de la température et du minimum des limitations en lumière (L_{L,i}), Azote (L_{N,i}), Phosphore (L_{P,i}) et Silice (L_{Si,i}) :

$$\mu_i = \mu_{max_i} \cdot f_{T,i} \cdot f_{min}(L_{L,i}, L_{N,i}, L_{P,i}, L_{Si,i})$$

Les limitations sont calculées comme suit (figure 47) :

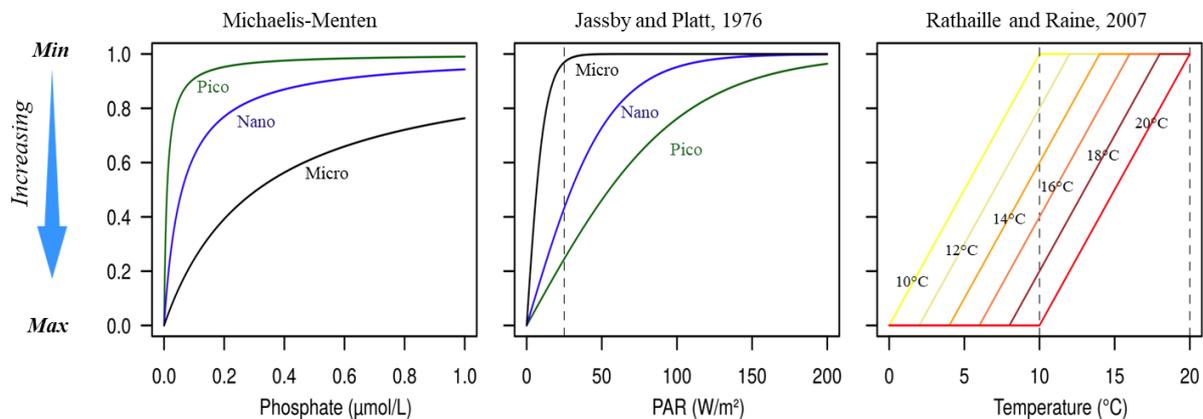


Figure 47 : Limitations par les nutriments, la lumière et la température.

L'évolution temporelle de chaque phénotype (φ_i) correspond à la croissance (μ_i* φ_i) diminuée de la perte par la dilution (D* φ_i) et de la mortalité (m* φ_i) :

$$\frac{\partial \varphi_i}{\partial t} = \mu_i \varphi_i - D \varphi_i - m \varphi_i$$

Le modèle de l'estuaire de Daoulas tourne par année de 2009 à 2018.

6.1.2. Résultats concernant la simulation d'*A. minutum*

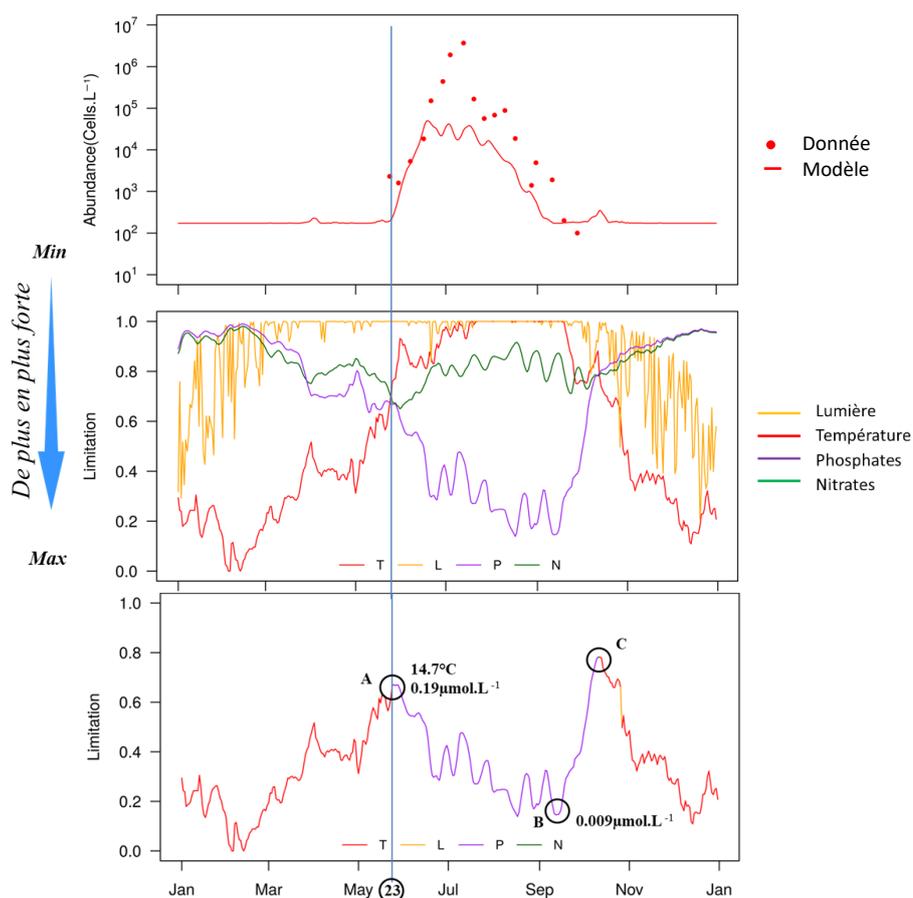


Figure 48 : Abondances d'*A. minutum* en 2012, limitations, limitation minimale

La phénologie observée pour *A. minutum* est reproduite par le modèle, avec un démarrage fin mai, un pic en juin-juillet puis une décroissance à partir d'août. Il n'y a pas de développement pendant l'hiver (figure 48). Au niveau quantitatif, l'abondance maximale modélisée est inférieure à celle observée.

Le modèle permet de relier la croissance simulée aux facteurs abiotiques qui la contrôlent (figure 38). La limitation par la lumière n'intervient que fin d'automne et début d'hiver, elle ne descend jamais en deçà de 0,3. La lumière n'est pas limitante au printemps et en été pendant la phase de développement d'*A. minutum*. La limitation par la température est forte en fin d'automne, hiver et début de printemps, c'est elle qui est la plus limitante pendant cette période et contrôle la croissance d'*A. minutum*. Puis ce sont les nutriments qui deviennent limitants à partir de la fin du printemps et en été. En 2012, la limitation par les phosphates est plus intense que celle par les nitrates. On peut noter le passage du contrôle par la température (<14,7°) à celui par les phosphates (la limitation variant de 0,63 pour 0,19 mmol.m⁻³ à 0,18 pour 0,09mmol.m⁻³).

La variabilité interannuelle de la dynamique saisonnière est faible, le modèle simulant certaines années un deuxième pic d'*A. minutum* qui n'est pas observé dans les données (figure 49). Ce deuxième pic est dû à une baisse des limitations, notamment des phosphates, ceux-ci étant régénérés en automne dans le milieu. Au niveau de la succession des limitations, si 2012 ne présente pas de limitations en nitrates, les autres années elle succède généralement à la limitation en phosphate en fin d'été.

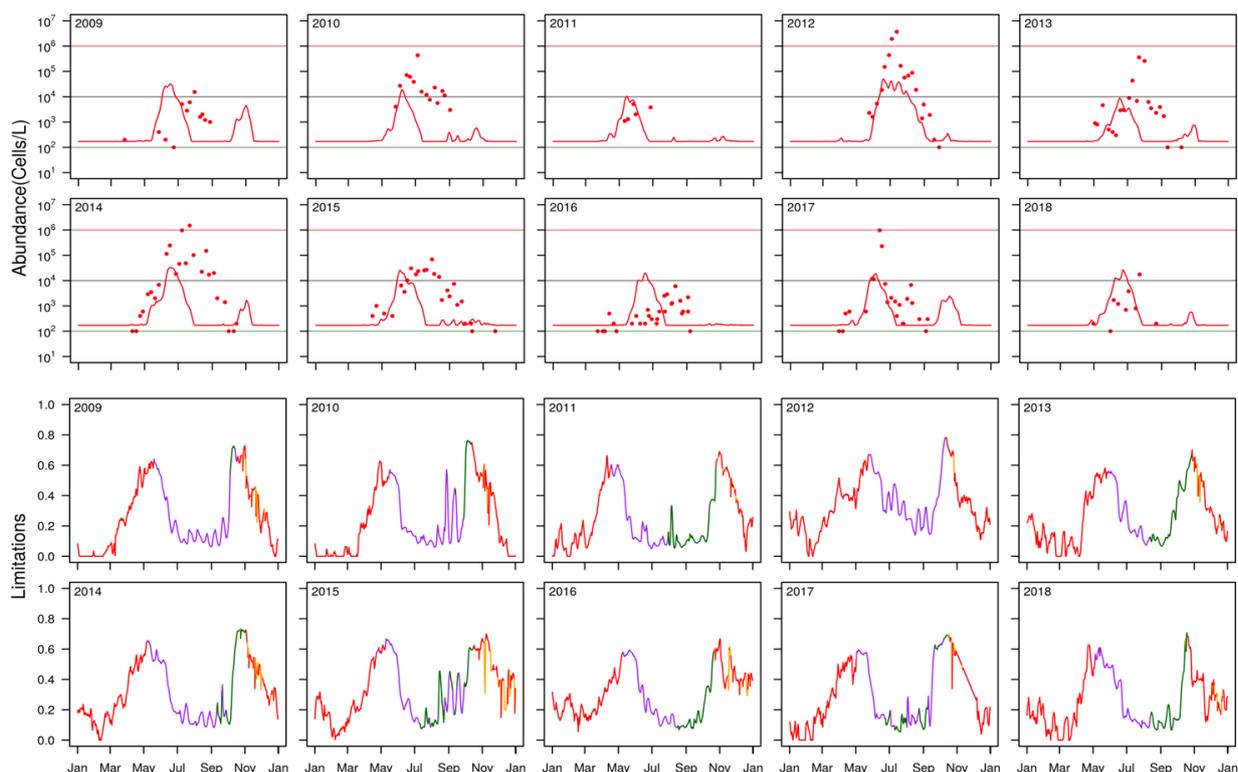


Figure 49 : Abondances simulées et observées d'*A. minutum* de 2009 à 2018 et limitations minimales modélisées

Au niveau interannuel, les maxima d'abondance sont simulés en 2012 et 2014. Ce sont aussi ces années que les abondances maximales ont été observées. 2012 reste une année exceptionnelle aussi bien dans le modèle que dans les données avec le maximum d'*A. minutum* simulé et des limitations en nutriments beaucoup moins fortes. Si le modèle simule bien le démarrage du bloom (2010, 2012, 2014, 2015, 2017, 2018), le bloom simulé s'arrête plus tôt et décline avant d'atteindre les pics observés. Les limitations en phosphate sont alors assez fortes (<0,4) ce qui ne permet pas une croissance suffisante, contrairement aux limitations calculées à partir des données (2016 et 2017), tableau 7. Ceci est causé par une sous-estimation du phosphore en été par le modèle (voir chapitre suivant). Les limitations en N simulées sont largement supérieures à celles estimées d'après les données, certainement parce que la date du maximum de bloom simulé est plus précoce et les concentrations en N encore élevées dans le milieu.

Tableau 7 : Valeurs des limitations en N et P pour *A.minutum* au max du bloom (données et modèle)

Au max bloom Am	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
limN données								0,29	0,53	0,01
limP données								0,41	0,48	0,13
limN modèle	0,82	0,79	0,71	0,78	0,73	0,64	0,72	0,73	0,57	0,67
limP modèle	0,2	0,2	0,29	0,35	0,29	0,3	0,4	0,24	0,17	0,24

Une façon de représenter l'adéquation du modèle aux données pour le pic d'*A. minutum* est le diagramme de Taylor (figure 50) qui donne une représentation visuelle et statistique.

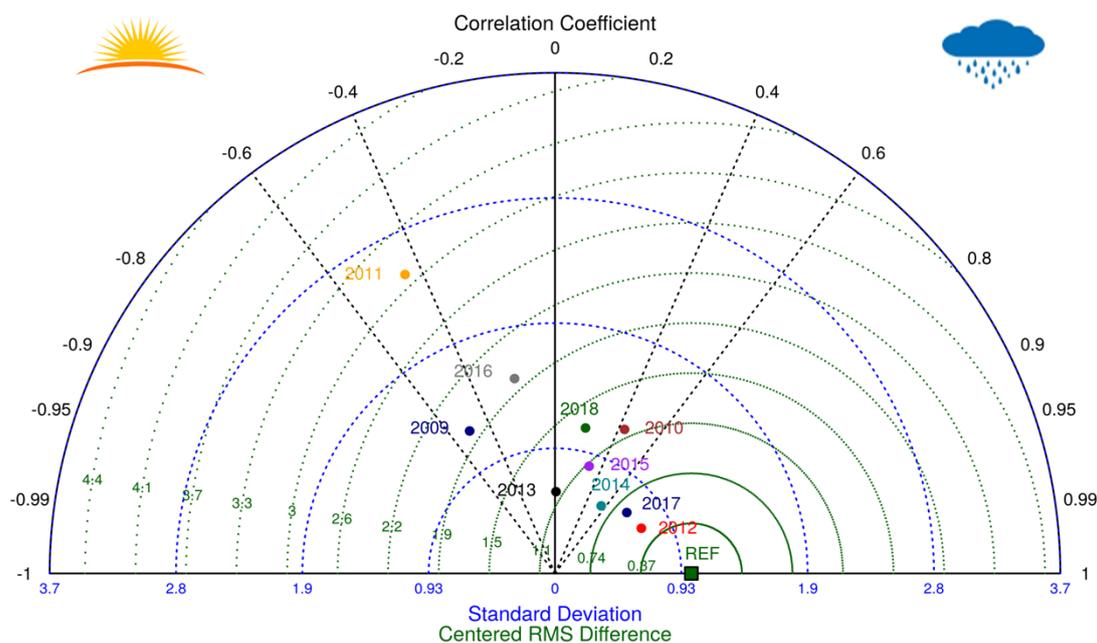


Figure 50 : Diagramme de Taylor de l'abondance maximale d'*A. minutum* pour les 10 années simulées. La référence (données) est représentée par un carré vert et les années simulées sont positionnées plus ou moins loin de la référence selon leur coefficient de corrélation de Pearson (lignes droites pointillées noires), leur écart-type (arcs de cercle pointillés bleus) et leur erreur moyenne quadratique (arcs de cercle verts). La simulation de l'année 2010 par exemple montre un coefficient de corrélation proche de 0,4, un écart-type d'environ 1 et une erreur quadratique moyenne d'environ 1,1.

Les années 2012, 2014 et 2017 sont les années les plus proches sur le diagramme de Taylor (figure 50), contrairement aux années 2011, 2009 et 2016. Ce sont aussi les années où les débits de la rivière ont été les plus forts en été (cf §4.1.2) alors que 2011, 2009 et 2016 ont été des années à été secs. Il en ressort que le modèle est plus capable de reproduire les blooms d'*A. minutum* quand ceux-ci sont forts et notamment contrôlés par la disponibilité en nutriments. Lorsque la disponibilité en nutriments est plus faible, les étés secs, les abondances d'*A. minutum* sont plus faibles et le modèle tel qu'il est conçu est moins capable de reproduire la dynamique d'*A. minutum*.

6.1.3. Simulation des nutriments

Le modèle reproduit l'évolution saisonnière des nitrates (NO₃) et des silicates (Si), figure 51. Il sous-estime les concentrations de phosphates (PO₄), notamment en été. Il s'agit probablement d'une sous-estimation de la reminéralisation des phosphates à partir des formes de P organique dans l'eau ou le sédiment. Cette sous-estimation a pour impact de renforcer la limitation par le phosphore des communautés phytoplanctoniques. Le modèle surestime l'ammonium (NH₄) en hiver mais ceci a peu d'impact sur la communauté phytoplanctonique du fait d'une part de la productivité faible à cette saison et, d'autre part, de concentrations très élevées en nitrates qui masquent cette surestimation (l'ammonium reste négligeable en comparaison).

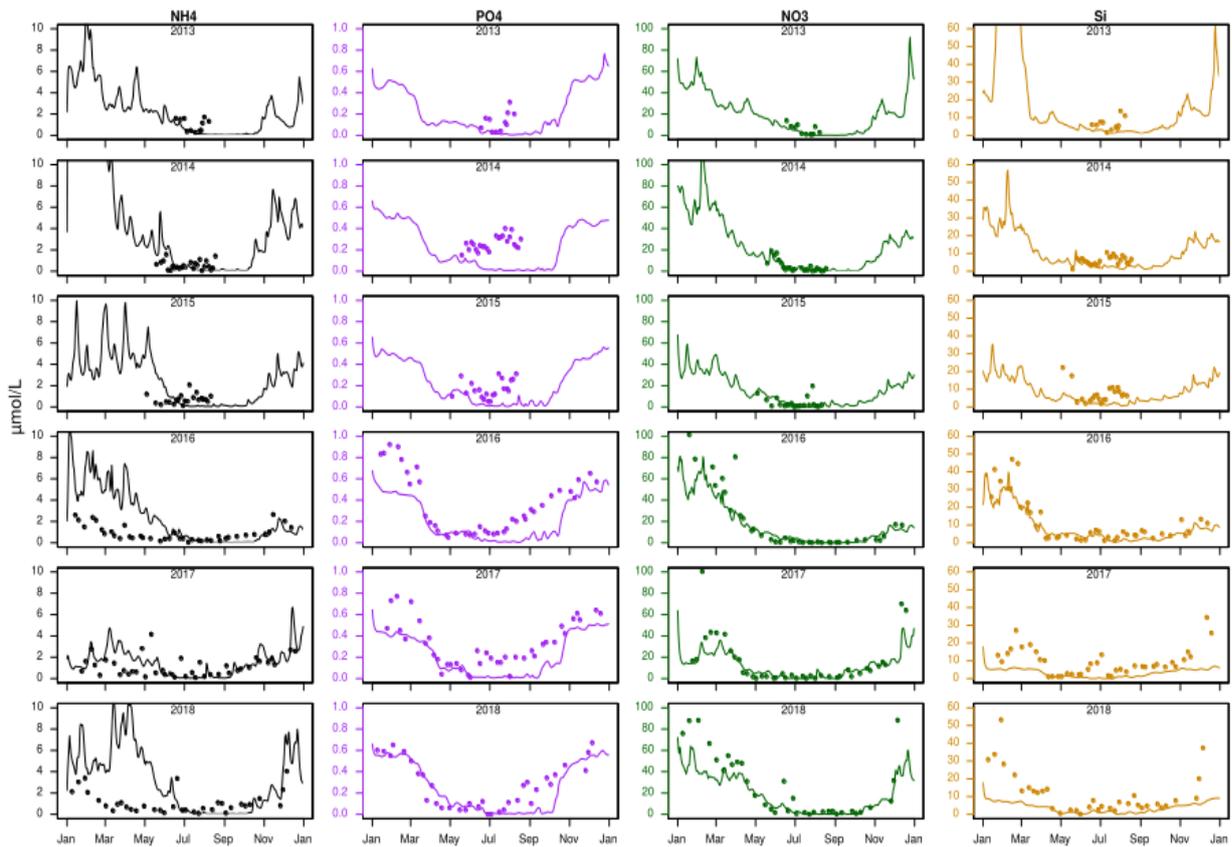


Figure 51 : Simulation des nutriments (traits) et données (points), au point Rivière de Daoulas de 2013 à 2015 et à la Pointe du château de 2016 à 2018.

6.1.4. Simulation de la communauté phytoplanctonique

Dans un premier temps et afin de comparer aux données recueillies par cytométrie et par comptage au microscope de la flore totale, les 73 phénotypes simulés ont été regroupés en pico, nano et microphytoplancton (figure 52). Le modèle montre une succession saisonnière avec un développement préalable du microphytoplancton à partir de mai. Le pic atteint son maximum en juin et décroît ensuite. Le nanophytoplancton démarre sa croissance aussi en mai puis atteint son maximum en juillet. Le picophytoplancton démarre plus lentement et un peu plus tard, il atteint un plateau en août – septembre puis décroît à partir d’octobre. Cette succession modélisée correspond

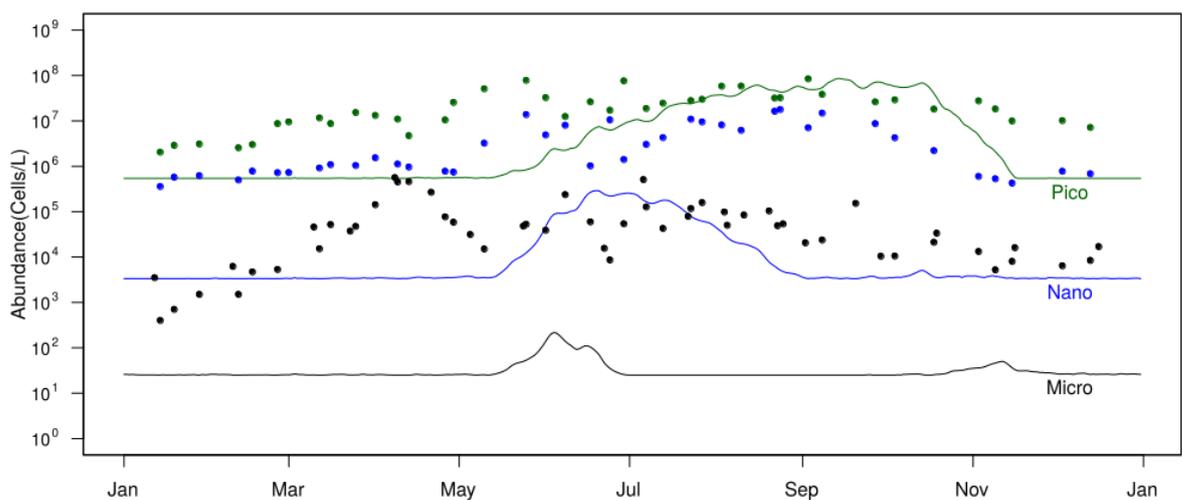


Figure 52 : Simulation des phénotypes picoplancton, nanoplancton et microplancton (traits) et données (points), en 2016.

à la succession observée avec un développement du microphytoplancton, puis du nanophytoplancton puis du picophytoplancton, figure 49. Au sein de l'écosystème ce sont les plus grosses cellules qui se développent d'abord lorsque les nutriments sont en quantité élevée au printemps, suivies ensuite par des cellules plus petites et plus compétitives pour l'assimilation des nutriments lorsque ceux-ci sont en faible quantité. Ceci a aussi été observé sur le suivi haute fréquence par le cytomètre (§4.3.4).

En termes de phénologie, si le modèle reproduit la succession, il ne simule pas le démarrage des blooms en début de printemps. Les valeurs simulées restent au seuil minimum défini pour chaque taille de cellule jusqu'en mai. Plusieurs explications sont possibles et ne s'excluent pas. La première est que ce premier bloom mesuré corresponde à un bloom qui se produit en centre rade et est importé dans l'estuaire de Daoulas, il ne s'agirait pas d'un développement local. Le modèle, limité à l'estuaire de Daoulas ne prend pas en compte, dans ses échanges avec la rade, l'entrée de phytoplancton. Cette hypothèse peut être vérifiée en regardant les données de phytoplancton mesurées en centre rade (point Lanvéoc, Rephy), figure 53. Il en ressort qu'en 2010, 2011, 2016 et 2019 un bloom plus précoce dépassant 1Mcell.L^{-1} a lieu au centre rade, dès la fin de l'hiver. En 2013, 2014 le bloom hivernal est plus élevé à la Pointe du château. L'hypothèse qu'un bloom se développant d'abord en centre rade soit introduit dans l'estuaire de Daoulas reste valide bien que difficilement quantifiable

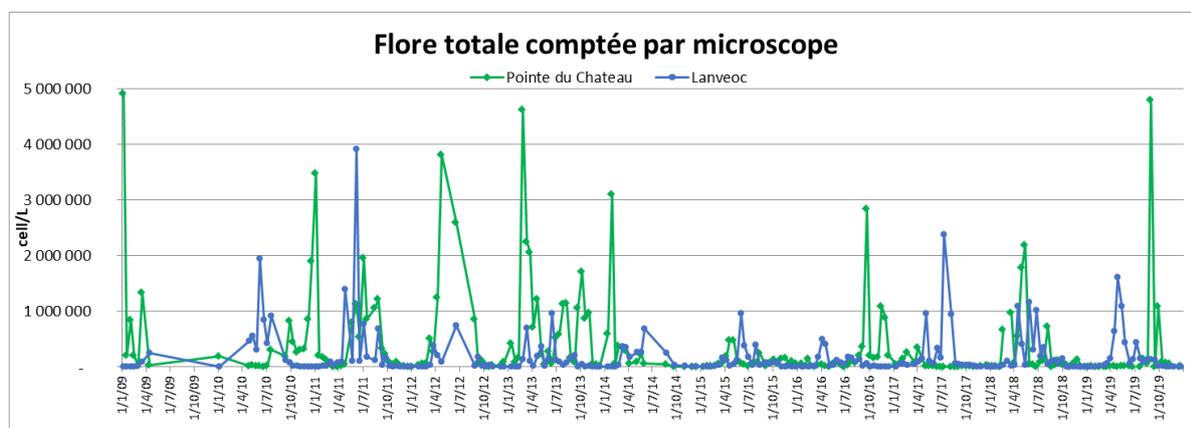


Figure 53 : Comparaison des flores au point Lanveoc et Pointe du château.

Une autre hypothèse concerne le développement local des phénotypes. Au début du printemps, la dilution est importante essentiellement due aux forts débits de la Mignonne (en moyenne $0,41\text{j}^{-1}$ au mois de mars, §4.1.3). Il faut donc pour qu'une espèce puisse augmenter en densité que son taux de croissance soit supérieur au taux de dilution. Si les nutriments sont en quantité non limitante au début du printemps, la lumière ne l'est plus aussi, c'est la température de l'eau qui limite la croissance (voir pour *A. minutum* §6.1.2). En mars la température de l'eau est en moyenne de $9,77^\circ\text{C}$, ce qui fait un taux de croissance pour les phénotypes de T_{opt} 10°C , 12°C , 14°C , 16°C , 18°C et 20°C respectivement de $1,06\text{ j}^{-1}$, $0,96\text{ j}^{-1}$, $0,81\text{ j}^{-1}$, $0,6\text{ j}^{-1}$, $0,32\text{ j}^{-1}$, 0 j^{-1} . Aucun de ces taux n'est supérieur au taux de dilution moyen, il est donc impossible que ces espèces puissent augmenter leur densité localement dans le modèle. Ceci laisse à donc à penser à une importation de la rade vers l'estuaire ou, s'il y a développement local, le modèle sous-estime certainement le taux de croissance optimal des phénotypes de 10°C et 12°C .

Enfin, il est une différence notable entre modèle et données au niveau quantitatif. L'ordre de grandeur simulé est 100 fois plus faible pour le microphytoplancton et le nanophytoplancton. Ceci a déjà été noté pour la dynamique d'*A. minutum* et provient en partie de la structure en abondances du modèle. Ici, 73 espèces se partagent une ressource commune, les nutriments.

Nous avons testé d'autres quantités simulées de phénotypes (15, 25, 50, 100 et 200) en plus d'*A. minutum* et choisi le nombre qui permettait la meilleure représentation d'*A. minutum*, à la fois quantitativement et en phénologie tout en gardant une certaine biodiversité, figure 54.

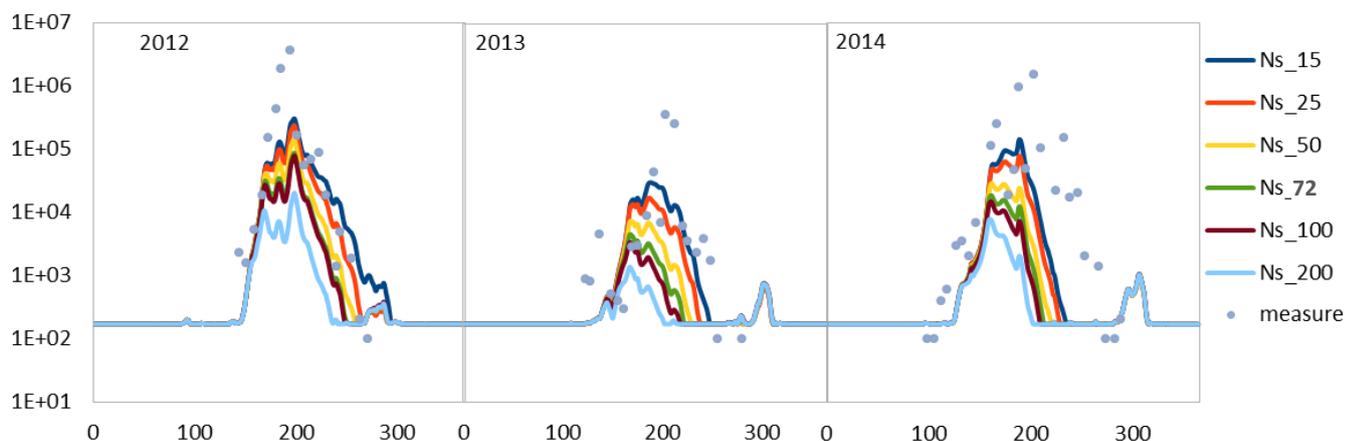


Figure 54 : Test de choix du nombre de phénotypes sur la dynamique simulée d'*A. minutum*

6.1.5. Simulation de la diversité phytoplanctonique

L'intérêt du modèle de diversité est aussi de pouvoir regarder quels phénotypes dominent, à quels moments de l'année et leur variabilité interannuelle.

Pour mémoire, les 73 phénotypes simulés se développent chacun différemment en fonction de leur taille, T_{opt} et caractère siliceux ou pas (tableau 8).

Dinoflag (1-37)	Diatom (38-73)	$T_{opt}(^{\circ}C)$	$lopt(W/m^2)$	Taille (μm)
2	38	10	100	1
8	44	12	100	1
14	50	14	100	1
20	56	16	100	1
26	62	18	100	1
32	68	20	100	1
3	39	10	84	2
9	45	12	84	2
15	51	14	84	2
21	57	16	84	2
27	63	18	84	2
33	69	20	84	2
4	40	10	54	5
10	46	12	54	5
16	52	14	54	5
22	58	16	54	5
28	64	18	54	5
34	70	20	54	5
Alex	-	18	24	18
5	41	10	24	18
11	47	12	24	18
17	53	14	24	18
23	59	16	24	18
29	65	18	24	18

	35	71	20	24	18
6	42	10	12	28	
12	48	12	12	28	
18	54	14	12	28	
24	60	16	12	28	
30	66	18	12	28	
36	72	20	12	28	
7	43	10	8	64	
13	49	12	8	64	
19	55	14	8	64	
25	61	16	8	64	
31	67	18	8	64	
37	73	20	8	64	

Tableau 8 : Liste des numéros 73 phénotypes et leurs traits caractéristiques

Les minimas et maximas d'abondances pour chaque phénotype sont liés à la taille. Les minimas sont imposés par un seuil calculé pour que chaque phénotype, quelle que soit sa taille, ait le même biovolume (c'est l'abondance*volume de la cellule considérée comme sphérique de diamètre 1µm à 64µm).

La figure 55 montre l'évolution de l'ensemble des phénotypes rassemblés par tailles.

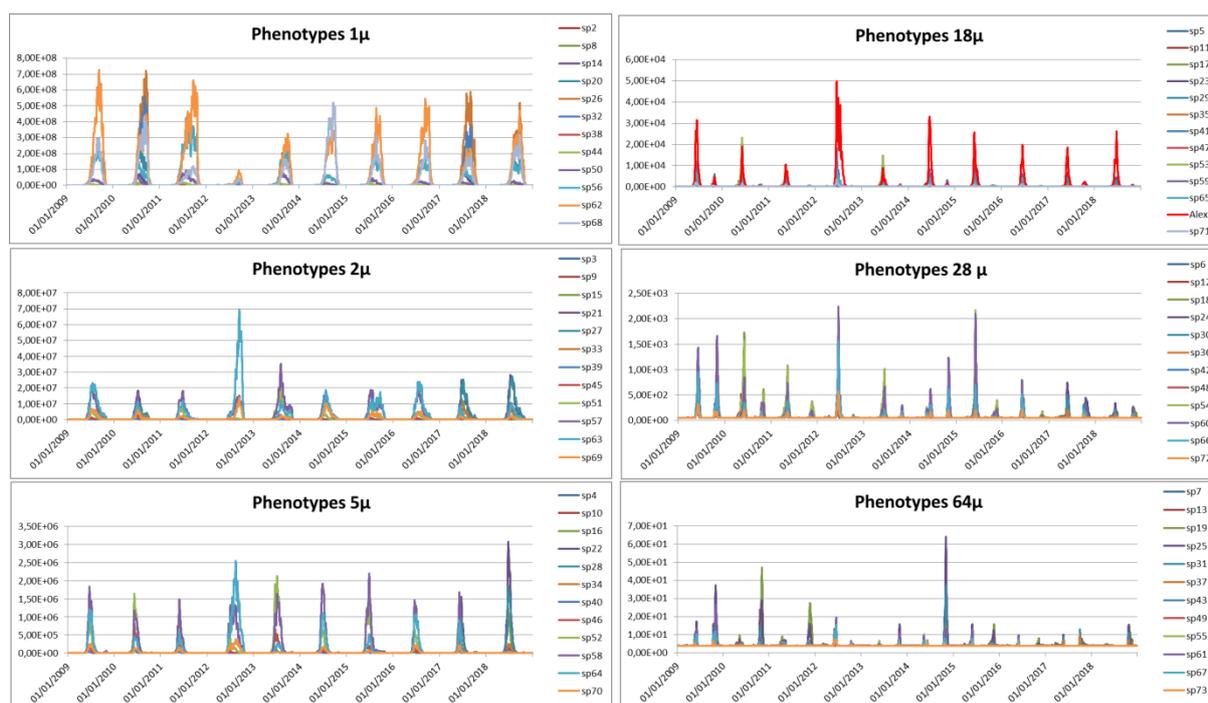


Figure 55 : Simulation de l'ensemble des phénotypes de 2009 à 2018.

Pour la classe de taille de 1µm, ce sont les phénotypes de Topt 18°C (voir tableau 8 pour les Topt de chaque phénotype), siliceux et non siliceux qui dominent sauf en 2015 où ce sont les phénotypes de Topt 20°C qui dominent. Les valeurs d'abondance maximales atteignent 700 M de cell.L⁻¹. 2012 est une année où l'abondance des phénotypes 1µm est la plus faible.

Pour la classe de taille de 2µm, ce sont les phénotypes de Topt 18°C et 16°C qui sont les plus abondants. On note un pic d'abondance en 2012 de 70 M cell.L⁻¹.

Pour la classe de taille 5µm, ce sont les phénotypes de Topt 14°C (en 2010 et 2013), 18°C (2012) et 16°C les autres années qui forment les pics d'abondance. 2018 présente le maximum d'abondance pour le phénotype siliceux de Topt 16°C (3M cell.L⁻¹).

Pour la classe de taille de 18µm, *A. minutum* (Topt 18°C) domine tous les ans sauf en 2010 et 2013 où c'est le phénotype de Topt 14°C qui domine. 2012 est l'année du maximum d'abondance simulée (50000 cell. L⁻¹).

Pour la classe de taille de 28µm, ce sont les phénotypes de Topt 14°C et 16°C qui dominent, notamment en 2012 et 2015. L'abondance ne dépasse pas 2500 cell.L⁻¹.

Les phénotypes de la classe de taille de 64µm ont une abondance faible qui ne dépasse jamais 100 cell.L⁻¹. Le maximum de 62 cell.L⁻¹ est atteint le 2/11/2015 pour le phénotype siliceux de 14°C.

Les phénotypes de Topt de 10°C et 12°C ne sont jamais dominants quelle que soit la taille.

Une autre manière de comparer l'ensemble des phénotypes toute taille confondue est de calculer leur biovolumes (figure 56). Il en ressort qu'il y a peu de différences entre phénotypes siliceux et non-siliceux, que les petites tailles (1µm, 2µm et 5µm) dominent ainsi que les phénotypes de Topt 16°C et 18°C. *A. minutum* est largement dominant par rapport aux autres phénotypes non siliceux de taille 18µm.

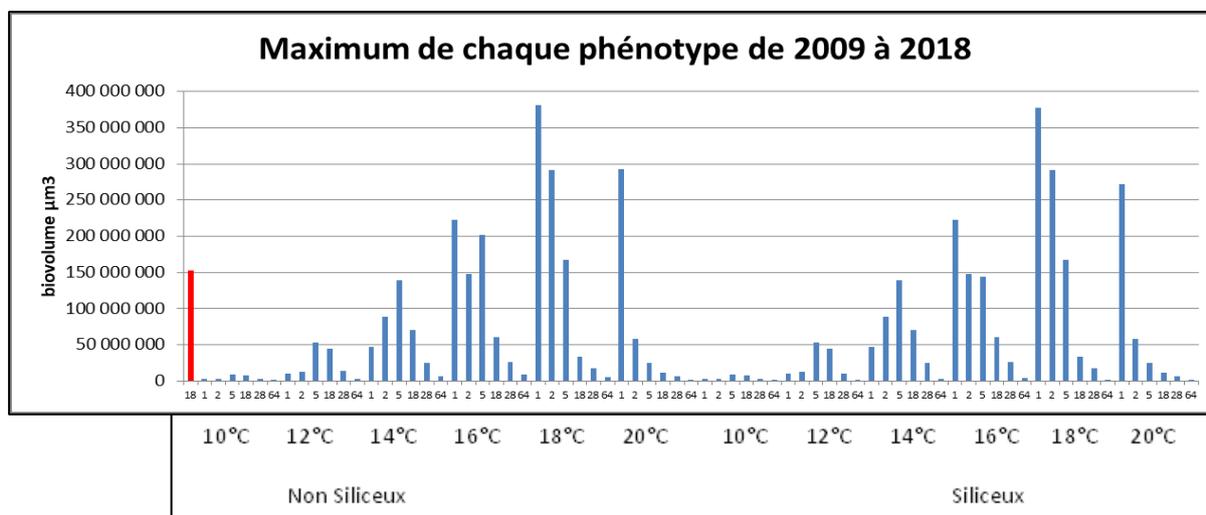


Figure 56 : Maximas de chaque phénotype calculé en biovolume

Encadré 6 : Modélisation d'*A. minutum*, de la communauté phytoplanctonique et des nutriments en estuaire de Daoulas

Un modèle de dynamique d'*A. minutum* en compétition avec d'autres phytoplancton a été développé dans l'estuaire de Daoulas, zone la plus touchée de la rade de Brest et où un suivi terrain est pérenne. Ce modèle de type Darwin simule *A. minutum* et 72 autres phénotypes répartis de manière uniforme selon 3 traits indépendants : la température optimale de croissance (entre 10°C et 20°C), la taille (entre 1µm et 64µm de diamètre) et la capacité (diatomées) ou pas (dinoflagellés) à assimiler la Silice. En découle de ces traits, les taux de croissance maximal, les vitesses d'assimilation des nutriments, les quotas cellulaires et la lumière optimale. Le modèle reproduit la phénologie observée pour *A. minutum*, avec un démarrage fin mai, un pic en juin-juillet puis une décroissance à partir d'août. Il n'y a pas de développement pendant l'hiver. Au niveau quantitatif, l'abondance maximale modélisée est inférieure à celle observée. Le modèle permet de relier la croissance simulée aux facteurs abiotiques qui la contrôlent : la lumière ne devient limitante qu'en fin d'automne et début d'hiver ; la limitation par la température est forte en fin d'automne, hiver et début de

printemps et contrôle la croissance d'*A. minutum* pendant cette période. Le démarrage du bloom n'a lieu que lorsque la température devient supérieure à 15°C ce qui confirme les résultats d'une étude phénologique (Guallar et al, 2016). Ensuite les nutriments deviennent limitants à partir de la fin du printemps et en été et notamment les phosphates. Au niveau interannuel, les maxima d'abondance sont simulés en 2012 et 2014, années où les abondances maximales ont été observées. 2012 reste une année exceptionnelle aussi bien dans le modèle que dans les données avec un bloom exceptionnel d'*A. minutum* lié à des limitations en nutriments beaucoup moins fortes, elles-même liés à un excès d'apports de nitrates et phosphates par les forts débits estivaux de la rivière Mignonne. Les années sèches, à peu d'*A. minutum*, sont moins bien simulées par le modèle. Au niveau de la communauté phytoplanctonique, le modèle décrit une succession saisonnière avec développement du microphytoplancton à partir de mai à juin, puis du nanophytoplancton de mai à juillet et enfin du picophytoplancton qui démarre plus lentement et atteint un plateau en août – septembre. Cette succession correspond aux données *in situ* mesurée par cytométrie, par contre le modèle ne simule pas le démarrage des blooms en début de printemps, ce qui peut correspondre soit à un bloom qui se produit en centre rade et est importé dans l'estuaire de Daoulas, soit aussi à une sous-estimation des taux de croissance optimal des phénotypes de 10°C et 12°C dans le modèle.

6.2. Scénarios de réduction de nutriments

Autant le suivi *in situ* que la modélisation ont montré un lien entre blooms d'*A. minutum* et apports de nutriments par la rivière Mignonne. Les années à été pluvieux sont celles où ces blooms sont plus forts, les concentrations en phosphates dans l'eau sont alors moins faibles que les années à été sec. Cette variation interannuelle donne déjà une forte indication sur l'influence des apports de nutriments sur les blooms d'*A. minutum*.

Avec le modèle il est possible de faire des tests de réduction des apports en nutriments dans la rade en réduisant les concentrations dans les fleuves (et non plus le débit comme c'est le cas dans la variabilité interannuelle liée au climat). Le modèle OD de l'estuaire de Daoulas étant un point robuste d'étude, c'est à cette échelle là que nous avons travaillé et non pas sur l'ensemble de la rade, le modèle 3D étant encore à ses prémices. Néanmoins, on peut faire l'hypothèse que la réaction de la communauté phytoplanctonique sera semblable, les débits des rivières (Aulne, Elorn et Mignonne) étant fortement corrélés (figure 57). Les concentrations dans les rivières montrent aussi, pour toutes, un excès en azote minéral (tableau 7) avec des rapports N/P fortement déséquilibrés (rapport de Redfield N/P/Si d'eaux non anthropisées de 16/1/16).

Tableau 8 : Valeurs moyennes molaires pour les 3 fleuves de la rade

	Nmin	PO4	Si	N/P	N/Si
Elorn	515	1,41	181	590	3,25
Mignonne	338	1,94	126	359	3,52
Aulne	354	0,53	124	945	4,36

A l'aide du modèle de l'estuaire de Daoulas, 3 scénarios de réduction d'apports de nutriments ont été étudiés : 50%N, 50%P et 50%NP.

La réduction de 50% d'azote minéral n'affecte pas les maxima d'*A. minutum* contrairement aux 2 scénarios où les concentrations de PO4 sont réduites à 50% dans la rivière Mignonne (figure 58). Ceci s'explique par le contrôle essentiellement par les phosphates du maximum d'*A. minutum* étant donné l'excès de nitrates dans les eaux douces et des concentrations très déséquilibrées (N/P>> 16) dans les eaux côtières en fin de printemps, début d'été.

La réduction de 50% des apports en phosphates entraîne une baisse du maximum d'abondance d'*A. minutum* variable selon les années. 2011 est l'année où la réduction est la plus forte (le maximum est réduit à 68% de la valeur de référence, soit une baisse de 32%). C'est une année où l'été est sec et déjà, par les faibles débits, les apports de PO₄ sont bas. D'ailleurs, en 2011, la réduction de 50% d'azote entraîne également une légère baisse du maximum du bloom (1%). Il s'agit aussi de garder en mémoire que le modèle sous-estimait les concentrations estivales de P accentuant la limitation en P et par là l'effet des réductions de P également.

Les dates du maximum d'abondance pour *A. minutum* ne sont pas modifiées, elles oscillent entre le

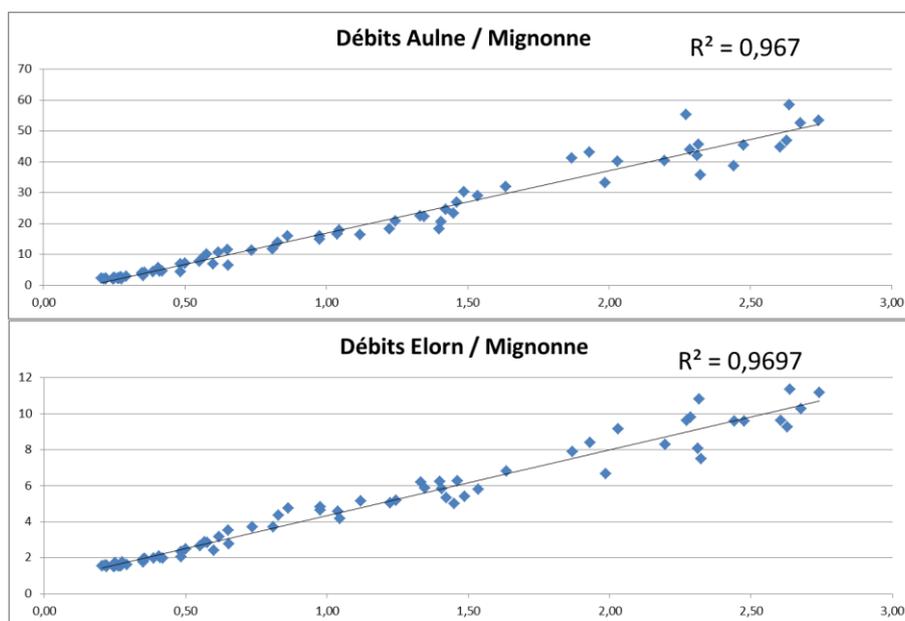


Figure 57 : Corrélations entre les débits de la Mignonne et de l'Aulne et de l'Elorn sur la période 1972 - 2019 (données hydro.eaufrance)

jour 135 en 2011 et 178 en 2018. Les abondances cumulées d'*A. minutum* montrent la même réponse que les maxima (non représenté).

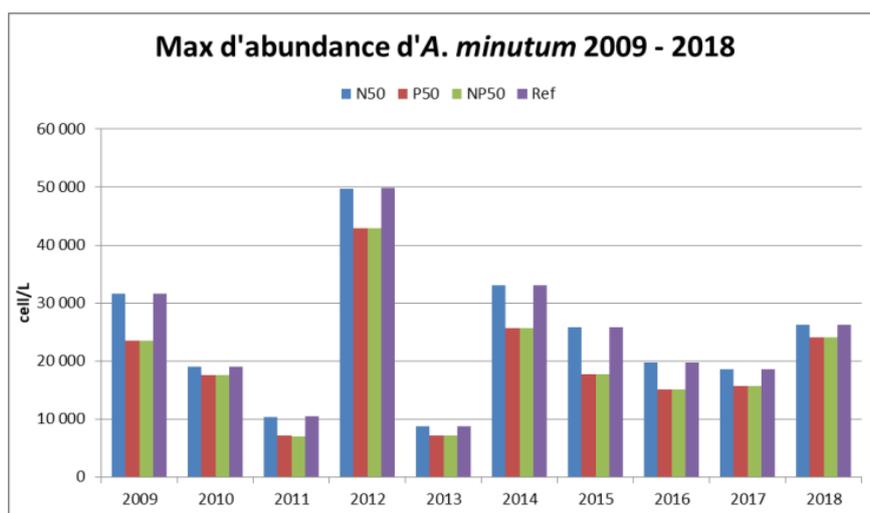


Figure 58 : Maximum du bloom d'*A. minutum* selon les scénarios de réduction d'apports de nutriments de 2009 à 2018 et limitations en N et P pour chaque scénario.

Pour l'ensemble du microphytoplancton et du nanophytoplancton, les résultats sont similaires (figure 59). Toutefois en 2014 et 2018, le maximum d'abondance microphytoplanctonique est réduit

d'environ 5% par la réduction de 50% de l'azote alors que la réduction de 50% des apports de phosphates a très peu d'effets.

En revanche, le picoplancton est réduit à la fois par des réductions de N (2009, 2010, 2012, 2013, 2014, 2015 et 2017) et P (2011, 2013, 201 à 2018). Ceci s'explique en partie parce qu'en fin d'été c'est essentiellement le picoplancton qui domine et à cette période de l'année les concentrations en nitrates commencent à être faibles (moins d'apport et consommation par l'ensemble de la communauté phytoplanctonique) alors que les phosphates sont en partie régénérés par le stock sédimentaire.

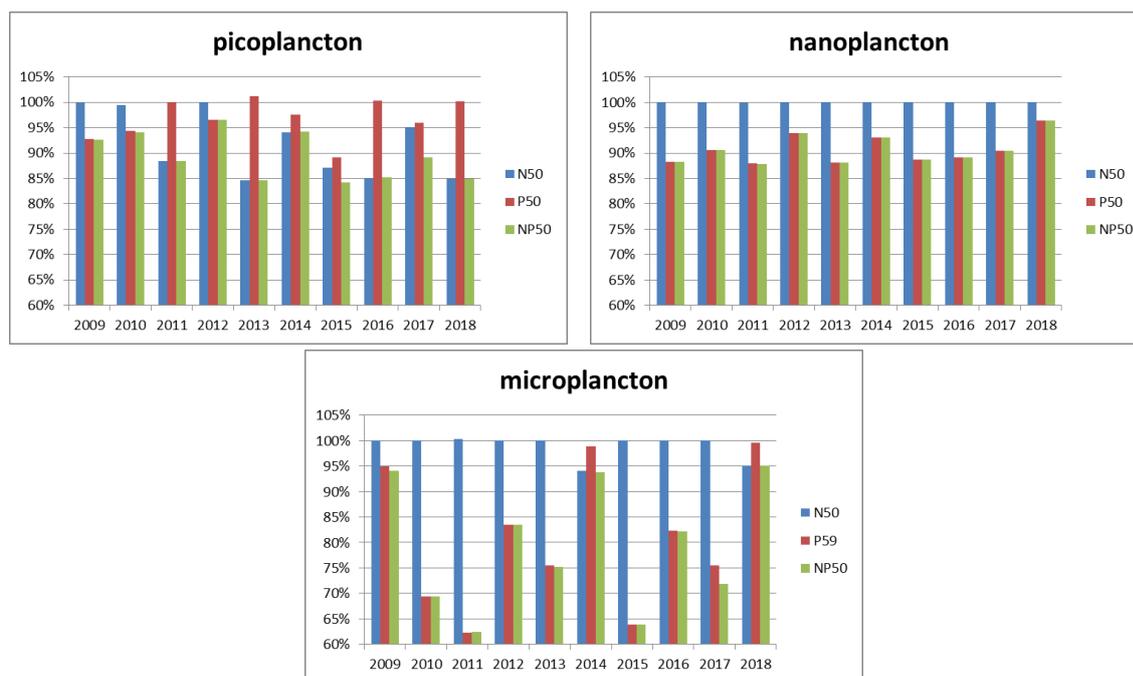


Figure 59 : % de réduction du picoplancton, nanoplancton et microplancton en fonction des scénarios de réduction des apports de nutriments.

Encadré 7 : Scénarios de réduction des apports en N et P de la rivière Mignonne

Seule la réduction de 50% des apports en P entraîne une réduction des blooms d'*A. minutum*. Ceci s'explique par le fort déséquilibre des apports en nutriments par la rivière ($N/P \gg 16$) qui est accentué par la sous-estimation par le modèle des concentrations en P en été. Le microphytoplancton et nanophytoplancton sont aussi plus impactés par les réductions de P alors que le picophytoplancton qui domine en fin d'été est réduit à la fois par des réductions de N et de P, différemment selon les années.

6.3. De nouveaux traits testés

Afin de mieux appréhender la dynamique d'*A. minutum* et d'améliorer la représentation de la diversité fonctionnelle, d'autres traits de vie ont été testés par le modèle, la mixotrophie où capacité des organismes phototrophes à assimiler de la matière organique et la présence d'une phase kyste dans le cycle de vie. Ces 2 traits concernent *A. minutum*.

6.3.1. Mixotrophie

Les mixotrophes ne forment pas un groupe unique, mais sont présents au sein de différentes espèces regroupant une variété de groupes taxonomiques. Un tel comportement nutritionnel est très

largement répandu chez les organismes planctoniques, incluant les groupes importants, tels que les dinoflagellés (dont *A. minutum*), les cryptophytes, les cyanobactéries ou encore les ciliés photosynthétiques.

Bien que la définition de la mixotrophie semble en apparence simple, l'ensemble des stratégies nutritives qui sous-tendent ce processus sont complexes. La contribution de l'activité autotrophe par rapport à l'activité hétérotrophe dépend de nombreux facteurs tels que la lumière ou la disponibilité en nutriments et en proies. Il existe différents modes de mixotrophie : des organismes où le mode principal de nutrition est lié à l'hétérotrophie et l'autotrophie n'est utilisée que lorsque la concentration en proies limite la croissance ; des organismes principalement photosynthétiques mais qui peuvent compléter leur nutrition en ingérant d'autres cellules lorsque la lumière est limitante ; des organismes pouvant quasiment être considérés comme des phototrophes stricts mais qui peuvent utiliser aussi bien le carbone organique dissous ou des proies lorsque l'intensité lumineuse est limitante avec des taux d'ingestion très faibles, ne permettant que leur maintien, sans avoir d'impact sur leur croissance ; des organismes où les activités d'hétérotrophie et d'autotrophie se font de façon équivalente, le taux de photosynthèse est directement lié à la concentration en nutriments mais inversement lié à la concentration en nourriture.

D'un point de vue physiologique, un organisme mixotrophe doit entretenir à la fois sa machinerie photosynthétique, et la machinerie liée à l'hétérotrophie qui requière la présence de transporteurs membranaires et d'enzymes lytiques, dans le cas d'une nutrition par phagotrophie, ce qui conduit à augmenter les coûts métaboliques. Il est donc nécessaire que l'organisme maintienne un équilibre entre les dépenses physiologiques et les bénéfices liés à l'activité mixotrophe. Ces derniers devraient avoir un taux de croissance maximum significativement plus faible que des phagotrophes et autotrophes stricts. Ceci a été montré chez des dinoflagellés mixotrophes, où l'acquisition des ressources et la croissance sont moins efficaces comparé à des spécialistes compétiteurs (Litchman et al. 2007). Ward et al. (2012) ont mis en évidence l'avantage d'être un organisme mixotrophe dans des conditions pauvres en nutriments, contrairement à leurs compétiteurs spécialistes (de taille équivalente) qui ne peuvent utiliser qu'une seule source de nutriments.

Au niveau de la modélisation, 2 modèles de mixotrophie ont été testés, la phagotrophie (ingestion des proies) et la kleptochloroplastie (vol des chloroplastes des proies photosynthétiques).

Le processus de phagotrophie est appliqué pour toutes les cellules supérieures à 20 μm ainsi qu'*A. minutum*. Chaque cellule a la possibilité de se nourrir à partir de la matière détritique en plus d'assimiler les nutriments inorganiques.

Le phénomène de kleptochloroplastie est représenté chez les espèces non siliceuses ayant une taille supérieure à 10 μm . Les proies sont des cellules phytoplanctoniques de taille inférieures à 10 μm . *A. minutum* n'est pas concerné.

Pour ces deux modèles de mixotrophie, un paramètre α (0 ou 0,5 ou 1) représentant le degré de mixotrophie de chaque espèce est attribué aléatoirement pour l'ensemble des espèces mixotrophes. Cette valeur conditionne le taux d'ingestion maximal de chaque espèce mixotrophe : une espèce strictement hétérotrophe ($\alpha=1$) ingère plus de proies comparée à une mixotrophe ($\alpha=0,5$). De plus, un trade-off (compromis) est ajouté entre taux de croissance maximal et degré de mixotrophie afin de ne pas avantager les espèces mixotrophes qui ont plus de sources pour se nourrir. Il est de la forme suivante (Ward et al., 2010): $\mu_{\text{max}} = \mu_{\text{max}} * [\alpha^{1.3} + (1 - \alpha)]^{1.3}$

Les 2 modèles de mixotrophie sont inclus dans le modèle de l'estuaire de Daoulas, séparément et comparés à la simulation sans mixotrophie. La validité des modèles est focalisée sur la dynamique d'*A. minutum* représentée pour 3 années contrastées (2012 fort bloom, 2013 printemps froid et 2014 printemps chaud).

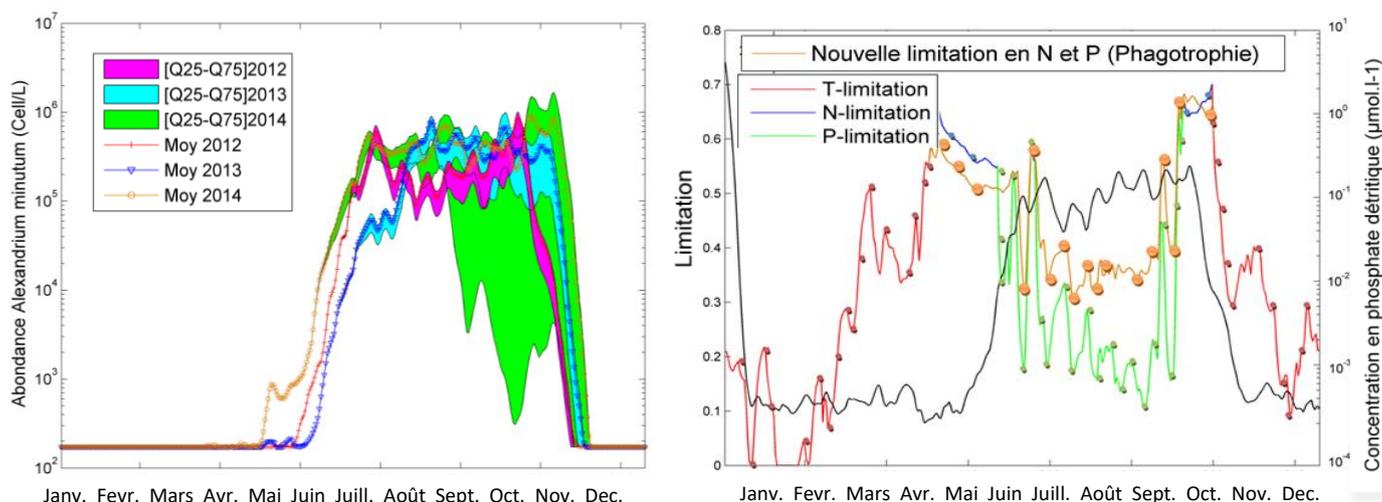


Figure 60 : Simulation d'*A. minutum* avec le processus de phagotrophie pour 3 années 2012, 2013 et 2014. Limitations en 2012 pour *A. minutum* et concentration en P détritique.

Dans le cas de la phagotrophie, le démarrage du bloom d'*A. minutum* n'est pas modifié, en revanche il se prolonge jusqu'en octobre (figure 60). Le processus de phagotrophie donne un avantage à *A. minutum* en lui permettant de se développer sur la source organique détritique en été alors que les nutriments sont limitants. Ceci est visible, figure 60, où la limitation en P dans le cas de la phagotrophie devient beaucoup moins forte (minimum 0,3 au lieu de 0,1) puisque *A. minutum* peut assimiler du P détritique organique. Cette prolongation du bloom n'est pas conforme aux observations. Les autres taxons du microphytoplancton, devenus phagotrophes poursuivent également leur croissance en été, avec un deuxième pic en août septembre alors qu'ils disparaissaient sans mixotrophie.

L'ajout de la Kleptochloroplastie n'impacte pas la succession des différentes classes de taille des espèces phytoplanctoniques et ne modifie pas la dynamique d'*A. minutum*. Les mixotrophes se développent mi-juillet où ils atteignent leur maximum puis disparaissent et sont remplacés par des hétérotrophes stricts atteignant leur maximum en août. En revanche, les autotrophes stricts se développent majoritairement à partir de fin avril et se maintiennent jusqu'en novembre. Le gain en azote et en phosphate apporté par l'activité mixotrophe chez un hétérotrophe strict est très faible, et ceci, malgré des taux de filtration importants. La proportion gagnée ne représente qu'1% comparé à celle issue d'une activité autotrophique.

Aucun des modèles de mixotrophie n'est retenu pour la suite.

6.3.2. Les kystes

Parmi le phytoplancton, certaines espèces ont un stade benthique au cours de leur cycle de vie, c'est le cas notamment d'*A. minutum*. Le passage à la phase benthique se fait par reproduction sexuée et enkystement. Les kystes germent ensuite lorsque les conditions sont favorables. Lors de la germination, la cellule est appelée planomeiocyste (Fig. 61, n°1). Après une phase de méiose (Fig. 61, n°2), si les conditions environnementales sont favorables (température, lumière, nutriments), les cellules, entrent en voie végétative (reproduction asexuée). Chaque cellule donne par mitose deux cellules filles identiques à la cellule mère (Fig. 61, n°3). Ces cellules peuvent subir un certain stress (perturbations de courtes durées) et créer un kyste temporaire pour y résister (environ 10 jours) (Fig. 61, n°3b). En période estivale, les conditions favorables permettent une reproduction asexuée qui peut devenir importante, c'est le bloom (Fig. 61, n°4). Lorsque les conditions deviennent défavorables, notamment par manque de nutriments, il y a arrêt du bloom et enkystement.

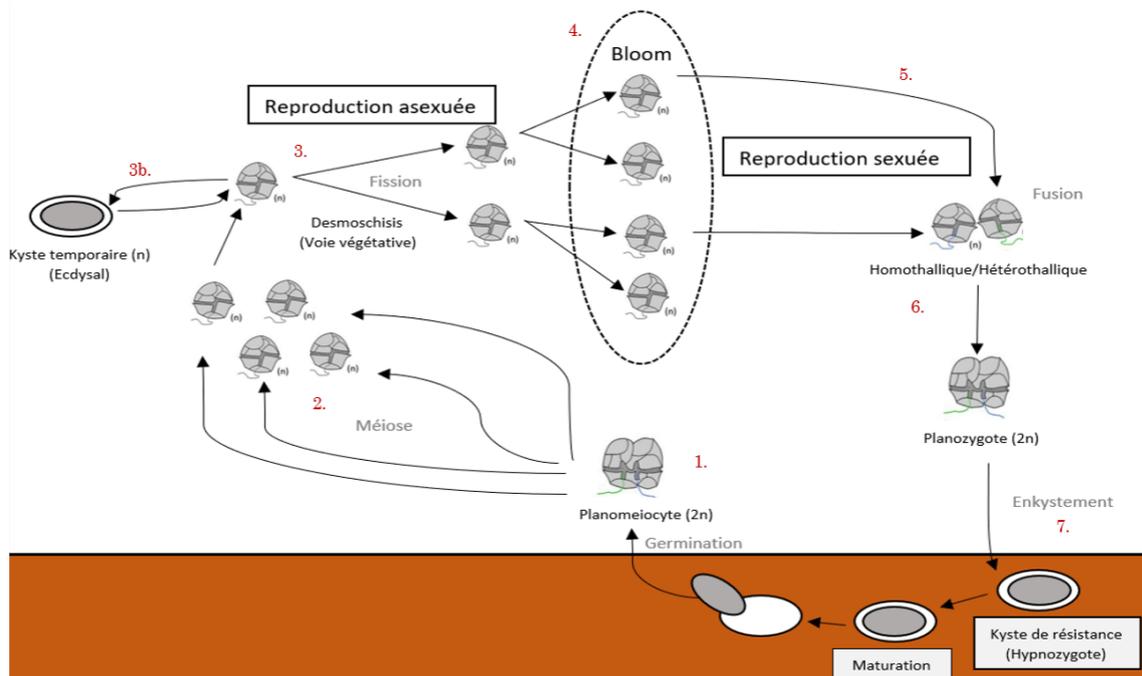


Figure 61 : Cycle de vie d'*A. minutum*.

L'augmentation de la densité favorise la fusion entre cellules végétatives (Fig. 61, n°5) et génèrent un planozygote (Fig.61, n°6) qui sédimente pour donner un kyste de résistance (hypnozygote) (Fig. 61, n°7). La germination est contrôlée par des facteurs internes (dormance du kyste, pour *A. minutum* elle est > 1 mois) et des facteurs environnementaux favorables. Les kystes peuvent rester longtemps en phase kystes et re-germer ensuite, même après 17 à 19 ans pour *A. minutum* (Klouch et al 2016).

Au niveau écologique, prendre en compte l'existence de kystes c'est prendre en compte une autre source de cellules phytoplanctoniques que celle qui arrive aux limites de l'écosystème (apport extérieur) et celle qui se développe localement. Le modèle OD de l'estuaire de Daoulas est utilisé pour tester la formulation et l'impact de la prise en compte de kystes parmi la communauté phytoplanctonique. Prendre juste en compte la présence de kystes comme source va favoriser les phénotypes qui ont un trait kyste dans le modèle. L'intérêt de cette étude est plutôt de comparer les stratégies de migration (de la rade vers l'estuaire) et de germination (« migration » locale), c'est une étape préalable à la modélisation de l'ensemble de la rade où des zones de kystes en rade et les apports par la mer d'Iroise seront pris en compte.

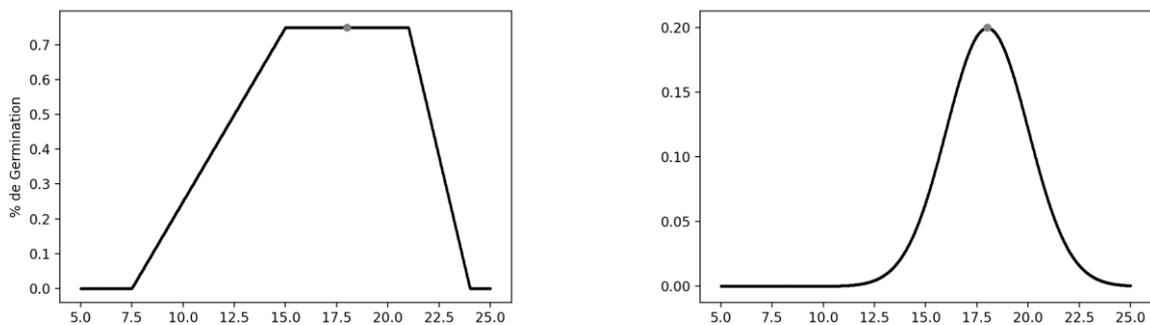


Figure 62 : Fonction de limitation de la germination par la température à gauche et fonction gaussienne de migration liée à la température pour une T_{opt} de 18°C.

Dans la formulation du trait kystes, la germination est modulée par la température, en fonction de la température optimale (T_{opt}) de chaque phénotype (figure 62). Les quotas cellulaires en N et P des cellules qui viennent de germer sont mises par défaut à l'identique de ceux des mêmes phénotypes présents dans le milieu.

Le flux de kystes provenant du sédiment est calculé d'après des mesures d'abondance de kystes d'*A. minutum* dans le sédiment (Cosgrove et al, 2014) ramené à la surface de l'estuaire de Daoulas. Ce flux calculé pour *A. minutum* ($2 \text{ cell.L}^{-1}.\text{j}^{-1}$) est ensuite converti en proportion de la taille pour les autres phénotypes de classes différentes. Le trait kystes est appliqué à 50% des phénotypes $> 5\mu\text{m}$.

Le flux de phénotypes en provenance de la rade (migration) est ajouté au modèle de l'estuaire. Il est lié aussi à la température de l'eau de la rade (figure 62) centrée sur la T_{opt} de la classe phénotypique ce qui permet au phénotype le plus proche de la température de la Rade par sa T_{opt} de mieux se développer que ses concurrents. Ce flux est dépendant de la dilution modélisée. La fonction de migration est appliquée pour tous les phénotypes. Les abondances cellulaires des phénotypes en rade proviennent des observations Somlit de la station Ste Anne du Portzic.

La prise en compte de la migration permet un échange entre deux environnements (estuaire et rade) ayant des paramètres différents (température, nutriments). Cette différence entre ces milieux permet de comparer deux dynamiques selon les phénotypes. La première, la migration, est influencée par les conditions environnementales de la rade et la deuxième, la germination, est influencée par les conditions environnementales de l'estuaire. Le phénotype qui germe est appelé phénotype "local". Le phénotype qui migre, de même taille et de même T_{opt} qui ne possède pas la phase kyste, est appelé phénotype "migrateur". Ces deux types de phénotypes sont soumis à un fort taux de renouvellement journalier par la dilution allant jusqu'à 50%.

Les résultats, non représentés ici, montrent que le trait kyste permet un inoculum rapide des cellules, adapté aux conditions de la boîte. La migration venant de la rade a un temps de délai avant d'atteindre l'estuaire. Ce temps de migration est équivalent au temps qu'il faut pour que les conditions environnementales de la rade soient équivalentes à celle de l'estuaire (notamment la température qui met environ 19 jours de plus pour atteindre les 18°C), figure 63. En effet les eaux de l'estuaire se réchauffent plus rapidement que celles de la rade et atteignent des valeurs supérieures (maximum de $29,7^\circ\text{C}$ à la Pointe du château et $19,5^\circ\text{C}$ à Lanvéoc).

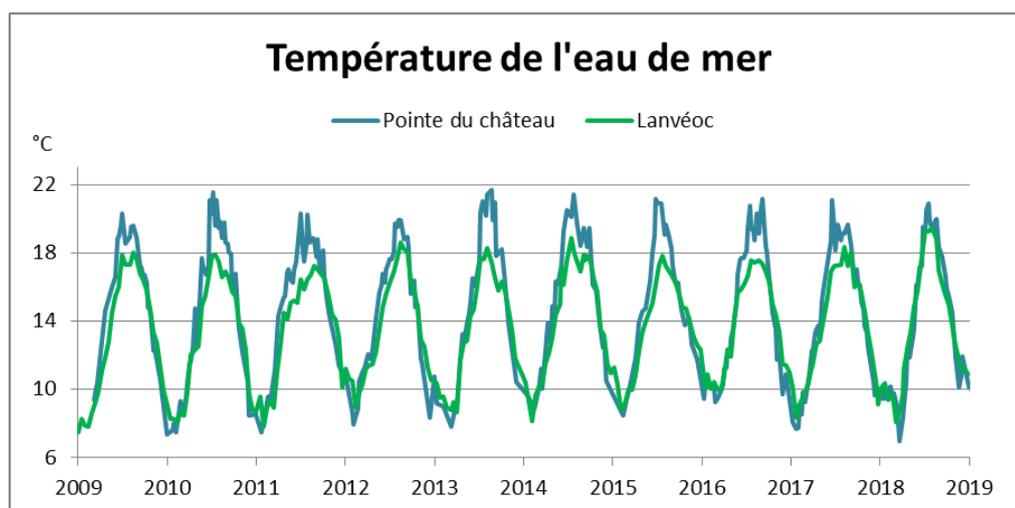


Figure 63 : Températures de l'eau de mer mesurées aux stations Lanvéoc et Pointe du château.

Le phénotype "local" possède donc un terme de migration supplémentaire plus prompt à réagir aux variations environnementales de l'estuaire car il y est soumis directement.

Les résultats obtenus mettent en évidence une influence de la rade très forte. Comme la baie est soumise à un fort renouvellement des eaux venant de la rade, le ratio kyste/sans kyste va dépendre de ce flux. Ce flux de migration impose un ratio 50/50 entre les phénotypes avec et sans kystes. Il suffit donc que le phénotype puisse se développer en rade (fonction de migration) pour qu'il impose le rapport 50/50 à la baie et la germination locale devient négligeable. Dans le cas des phénotypes de T_{opt} 18°C (dont *A. minutum*), les périodes où les kystes sont importants correspondent aux périodes où les phénotypes ne peuvent pas se développer dans la rade (fonction de migration pour ces phénotypes = 0). Il n'y a donc pas d'influence de la rade. En revanche dès que la température de la rade permet un développement de ces phénotypes le ratio chute et tend vers le ratio de la rade. Le kyste a donc une influence lorsque son phénotype n'est pas présent dans la rade. Ce résultat souligne l'importance de la différence de température entre les deux milieux.

Encadré 8 : De nouveaux traits : mixotrophie, kystes et migration

A. minutum possédant la capacité de se nourrir de matière organique et faisant des kystes (deux traits en général liés aux dinoflagellés), il paraissait important de tester l'effet de ces 2 mécanismes sur la dynamique de cette microalgue. Cela a été fait via le modèle OD de l'estuaire de Daoulas et à partir d'études bibliographiques pour paramétrer les traits. L'introduction de ces traits n'a pas amélioré le modèle. Il en ressort que le bloom d'*A. minutum* est essentiellement lié à sa capacité photosynthétique (assimilation des nutriments N et P) et que la croissance est plus liée à la multiplication asexuée qu'au stock de kystes et à la germination. Ceci se retrouve dans l'écosystème de la baie de Cork en Irlande (Raine et al 2014). Un des facteurs néanmoins important à prendre en compte est la migration de cellules phytoplanctoniques du centre rade versus le développement de celles-ci dans l'estuaire. C'est vraisemblablement un des mécanismes qui explique le bloom de phytoplancton de fin d'hiver en estuaire contrairement au développement local d'*A. minutum* en été.

6.4. Vers une spatialisation sur la rade de Brest

Si l'estuaire de Daoulas est une zone particulièrement touchée par les efflorescences d'*A. minutum*, d'autres zones de la rade sont aussi touchées (les fonds d'estuaires notamment) alors que le centre rade semble plus épargné et semble donc plutôt constitué un environnement défavorable (voir figure 1). Comprendre ce qui fait la différence dans la localisation des blooms d'*A. minutum* est un enjeu, quels paramètres environnementaux sont impliqués...

L'application à l'estuaire de Daoulas a permis, à la fois par le suivi terrain intensif et par la modélisation de cerner les paramètres importants qui contrôlent les blooms d'*A. minutum*. Retrouve-t-on ces niches favorables ailleurs en rade ? Quelle est l'importance du développement local par rapport à la migration des cellules de phytoplancton ? Ce sont des questions posées qui pour avoir une réponse nécessitent un suivi plus large *in situ* et une modélisation de l'ensemble de la rade.

6.4.1. Les données de spatialisation sur la rade

Pour le suivi *in situ*, nous avons choisi de regarder les données bimestrielles récoltées dans le cadre du *Rephy* au point Lanveoc (centre rade), *Somlit* Ste Anne du Portzic (entrée rade) (figure 64) et aussi les données récoltées 3 fois par an par le projet *Objectif Plancton* sur l'ensemble de la rade.

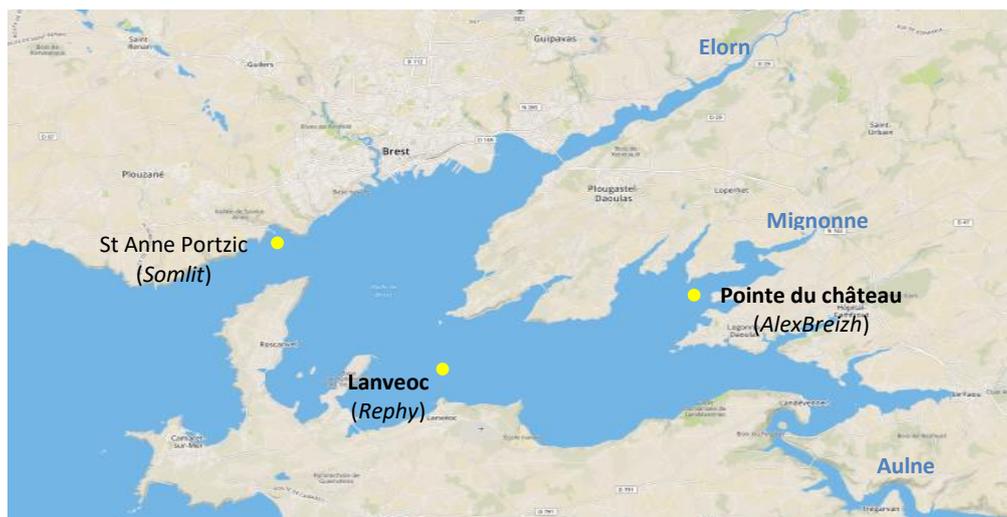


Figure 64 : La rade de Brest et localisation des stations de suivi.

La station *Somlit* de Ste Anne du Portzic recense par cytométrie les données de pico et nanophytoplancton. Elle recense aussi les abondances du microphytoplancton par comptage au microscope. Cette station nous permettra donc de comparer la répartition entrée rade et fond de rade notamment des plus petites tailles de la communauté phytoplanctonique et ceci de 2016 à 2019 (pas de suivi cytométrie en fond de rade avant 2016, démarrage du projet AlexBreizh).

La figure 65 montre les moyennes et enveloppes du picophytoplancton et les *Synechococcus* et du nanophytoplancton et les Cryptophycées à la Pointe du château et à l'entrée de la rade. Dans l'estuaire de Daoulas les abondances de chacun des groupes sont supérieures à celle de l'entrée de la rade, c'est extrêmement marqué pour le nanophytoplancton. On peut avancer l'hypothèse d'un développement local de ces petites communautés par rapport à l'entrée de la rade, qui expliquerait ces plus fortes abondances. On note aussi un développement plus précoce du picophytoplancton en estuaire de Daoulas.

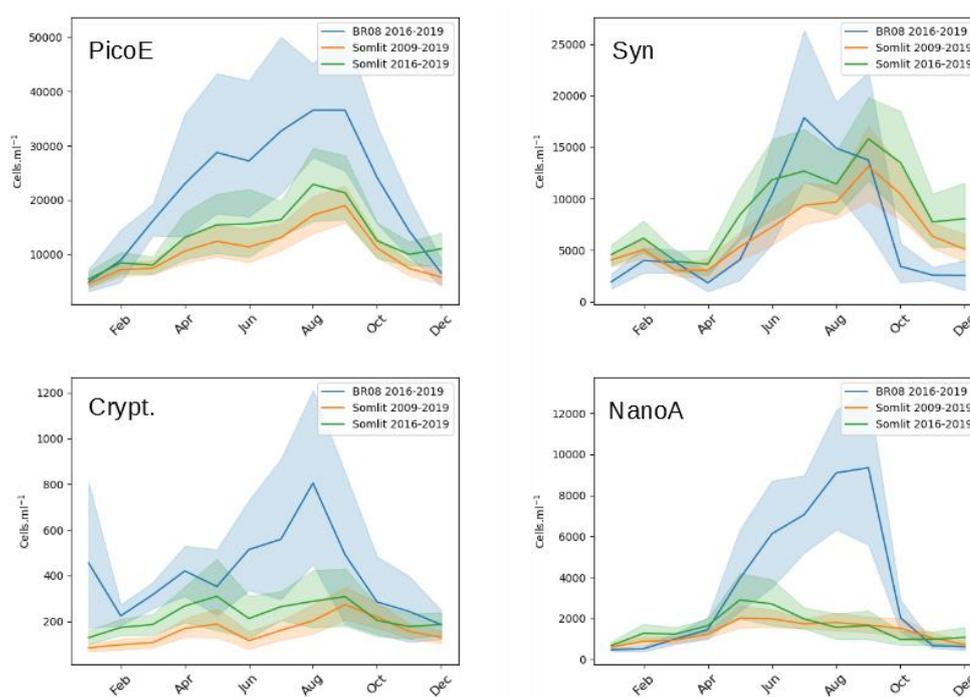


Figure 65 : Données mesurées par cytométrie à la Pointe du château (BR08) et à la station Somlit de Ste Anne du Portzic

En ce qui concerne les données de microphytoplancton de la station Lanveoc, celles-ci ont déjà été discutées (§6.1.4) montrant que selon les années, les blooms de fin d'hiver apparaissent plus tôt au centre rade que dans l'estuaire du château. Les analyses DLM, menées à Lanvéoc et à la Pointe du château permettent de comparer la saisonnalité et la tendance de la flore microphytoplanctonique mais aussi de certains taxons.

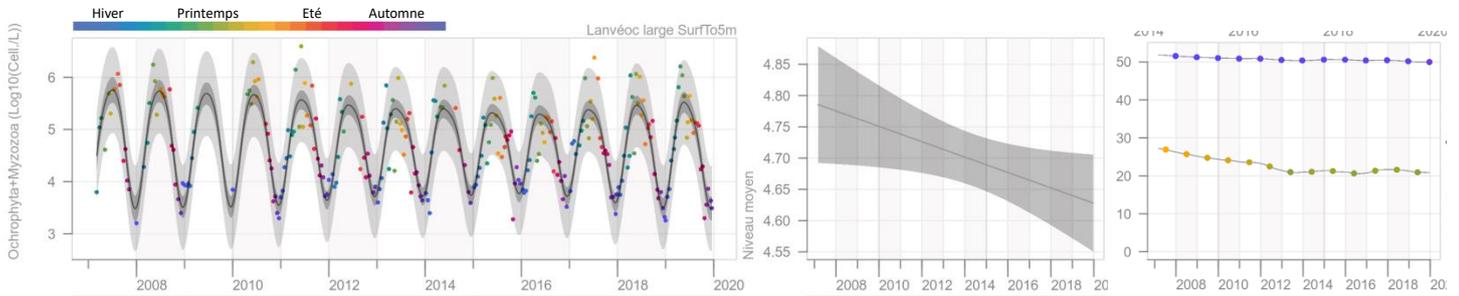
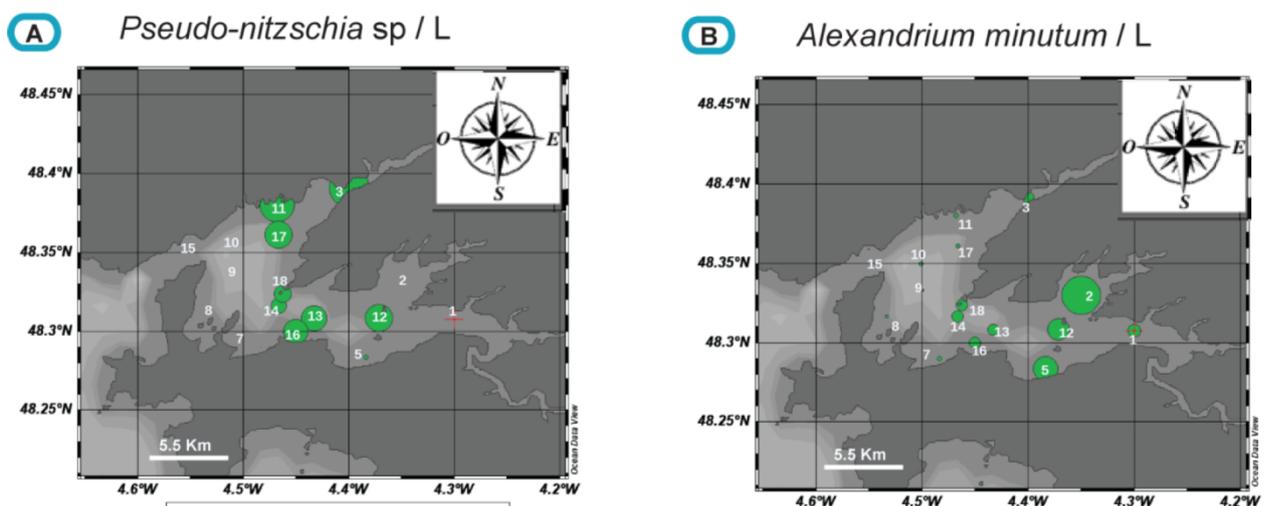


Figure 66 : Evolution des concentrations du microphytoplancton à la station de Lanveoc. Sur le premier graphique, le trait continu noir est la moyenne de concentration, l'enveloppe gris foncé est l'enveloppe de confiance à 90 % de la moyenne et l'enveloppe gris clair est l'enveloppe de confiance à 90 % des observations. Les disques de couleur correspondent aux observations des semaines de l'année. Le second graphique représente la tendance extraite par le modèle, c'est-à-dire le niveau moyen de concentration désaisonnalisé. Le graphique 3 représente les dates des minimas et maximas annuels des abondances.

A Lanveoc (figure 66), l'évolution des concentrations depuis 2007 montrent une régularité des pics saisonniers d'abondance du microphytoplancton avec toutefois une tendance interannuelle à la baisse des abondances moyennes d'une concentration (corrigée des variations saisonnières) de 63000 cell.L⁻¹ à 43000 cell.L⁻¹. On remarque aussi un glissement des dates de maximum de flore du mois de juin à mai.

A la Pointe du château (figure 13), le même traitement de données (DLM) montre aussi cette tendance avec un max entre la 25^{ème} semaine (mi-juin) et la 30^{ème} (mi-juillet) semaine avant 2014 à un max autour de la 20^{ème} semaine (début mai), cette fois de manière plus marqué. 2014 semble être une année charnière.

Un autre projet avec lequel *AlexBreizh* a coopéré est *Objectif Plancton* qui a pour objectif de recueillir une image de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique sur toute la rade au même instant à l'aide de prélèvements réalisés par des plaisanciers, à 3 dates, au printemps, en été et en automne. Ci-dessous une image de juin (figure 67) où l'on voit la répartition de 2 taxons toxiques, *Pseudo-nitzschia* sp. et *A. minutum*.



Pseudo-nitzschia sp. occupe le centre rade et l'entrée de l'estuaire de l'Elorn, face à l'entrée de la rade alors que *A. minutum* est davantage abondant en fond de rade (baie de Daoulas notamment). Ceci permet de poser l'hypothèse d'un développement local d'*A. minutum* alors que pour *Pseudo-nitzschia sp.* migration dans la rade et développement local sont certainement 2 processus qu'il reste à quantifier.

Le dénombrement des communautés micro (bleu) et cryptophycées (orange) à gauche, et nano (vert), pico (bleu) et *Synechococcus* (orange) à droite montre que le phytoplancton n'est pas abondant de la même manière sur l'ensemble de la rade et selon les saisons. Au printemps le microphytoplancton est plus abondant en fond de rade (effet du fleuve Aulne) et au niveau du fleuve Elorn. En été, le nanophytoplancton se développe par rapport au printemps et automne dans l'ensemble de la rade (figure 68).

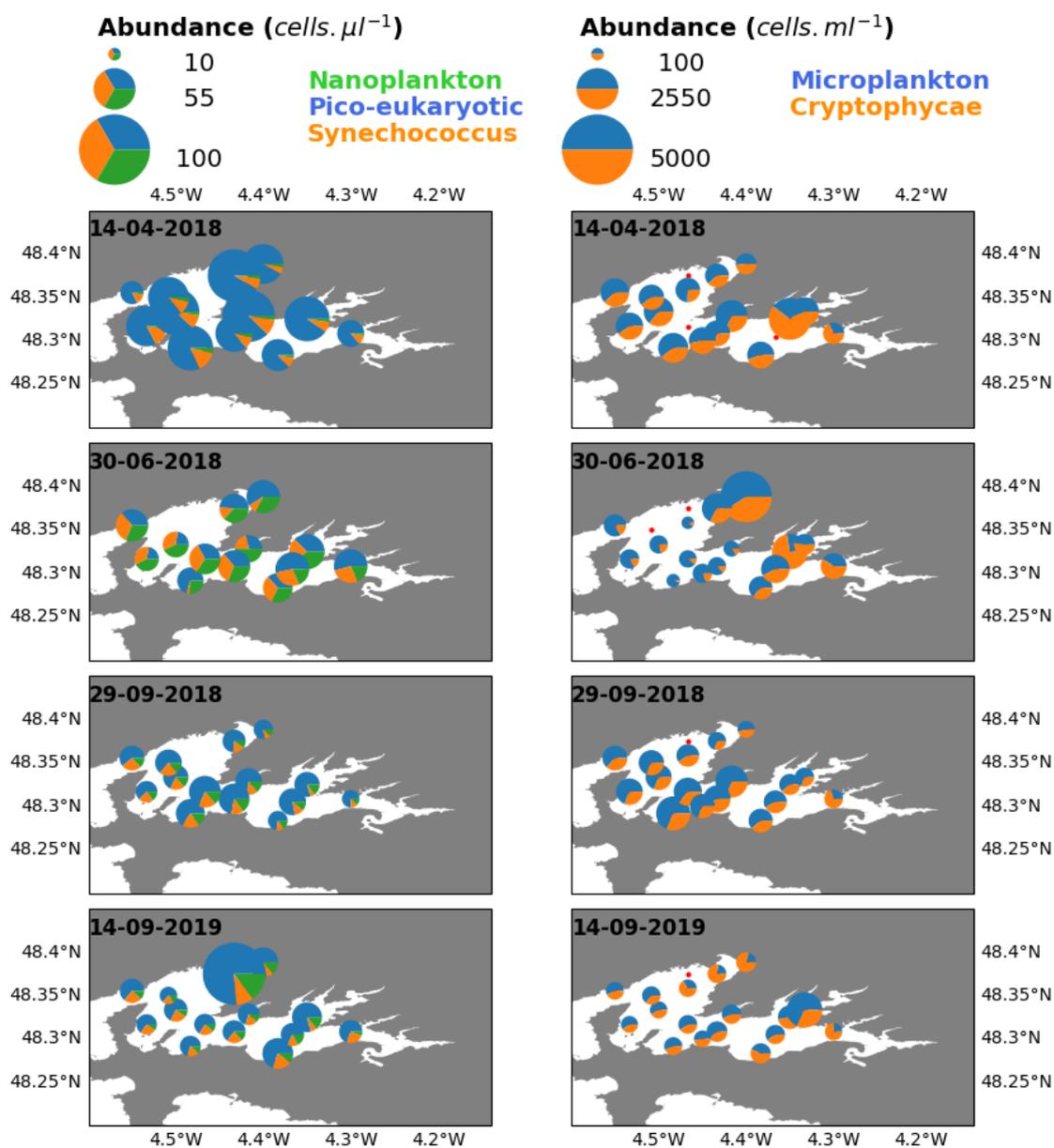


Figure 68 : Répartition des différentes tailles de phytoplancton mesurées par cytométrie lors des sorties printemps, été et automne 2018 dans le cadre d'Objectif plancton.

6.4.2. Le modèle numérique de l'ensemble de la rade de Brest

Le modèle d'*A. minutum* au sein d'une communauté phytoplanctonique (6.1) développé pour l'estuaire de Daoulas a été couplé à une configuration hydrodynamique de MARS3D développée pour la Rade de Brest (figure 59). La configuration utilise une résolution horizontale de 250 m et la période simulée est pour l'instant limitée à 2012. Le modèle utilise le module PEPTIC (PhEnotypic PlankTon dIversity in Coastal waters) déjà couplé avec le modèle module hydrodynamique MARS3D. Il a été développé pour intégrer de manière rapide de la variabilité phénotypique dans les compartiments autotrophes et hétérotrophes du plancton modélisé. La variabilité est représentée sur la taille cellulaire. La formulation initiale du modèle inclut cependant une plasticité du rapport Carbone/Chlorophylle *a*. L'intégration du modèle 0D via le module PEPTIC a donc nécessité du temps de développement pour enlever cette propriété et modifier le calcul des taux de croissance. La validation est encore en cours. De plus, pour faciliter le développement, la configuration du modèle biologique est pour l'instant limitée à 6 classes de tailles différentes allant de 1 à 64 μm avec ou sans paroi siliceuse (donc 12 phénotypes au total) et 1 phénotype pour représenter *Alexandrium minutum*, soit 13 phénotypes au total. Tous ont un optimum de température de croissance fixé à 10°C.

Si au niveau des rivières une absence de flux migratoire de phénotypes peut-être raisonnablement envisagé (pas d'apport de phytoplancton par les eaux douces), dès le début du couplage, la gestion des frontières ouvertes est apparue comme primordiale pour réaliser des simulations réalistes de cet estuaire macrotidal. Les grandeurs qui doivent absolument être définies aux frontières ouvertes sont : 1- les abondances ou les proportions relatives de chaque phénotype (selon leur taille et leur température optimale) et 2- les quotas cellulaires (ratio N/P et N/Si) des cellules. Hors, aucune observation à l'échelle saisonnière de ces paramètres n'est disponible en 2012 pour la Mer d'Iroise.

Des tests en 0D au niveau de l'estuaire de Daoulas ont donc été menés pour l'année 2016 afin d'évaluer l'impact des valeurs des phénotypes imposées aux frontières sur les valeurs simulées en fond de Rade et quel gradient pourrait être simulé en 3D (figure 69). L'année 2016 a été choisie pour ces tests car, pour la première fois, des mesures cytométriques régulières ont été acquises en Estuaire de Daoulas durant un cycle saisonnier (observations débutées durant le projet Daoulex puis maintenues grâce au projet AlexBreizh). Elles pouvaient donc être comparées aux données acquises sur la même période au site SOMLIT de Ste Anne du Portzic, qui lui est localisé à l'entrée de la rade de Brest. Les données cytométriques et microscopiques obtenues au site SOMLIT ont aussi été utilisées pour estimer respectivement les abondances dans les classes de taille du pico/nano-plancton et du micro-plancton migrants vers l'estuaire de Daoulas.

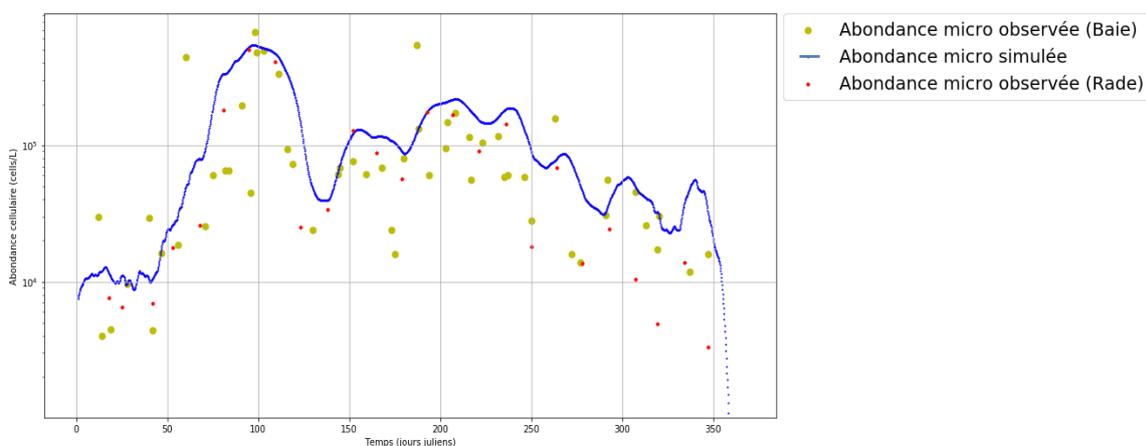


Figure 69 : Dynamiques du microphytoplancton en 2016 à l'entrée de la rade de Brest (SOMLIT) (Rade) et dans l'estuaire de Daoulas (AlexBreizh) (Baie) observées et simulée en estuaire de Daoulas (modèle 0D).

Les quotas des cellules entrantes ont par contre été fixés de manière arbitraire, car aucune donnée régulière n'est disponible sur les deux sites. Les quotas des cellules entrantes ont été fixés comme identiques aux quotas des cellules sortantes de la rade (gradient nul). Finalement, une fonction Gaussienne (avec un écart-type de 2°C) a été fixée pour représenter, selon la température des eaux entrant dans la rade, la répartition des phénotypes selon leur température optimale (pour les cellules de même taille). Avec cette approche relativement arbitraire, mais contrainte par les données disponibles, la distribution aux limites des différents phénotypes a pu être réalisée.

Les résultats ont montré que les abondances totales de la partie microphytoplanctonique étaient fortement contraintes par les frontières ouvertes avec des abondances (simulées et observées) en estuaire de Daoulas similaires à celles en entrée de Rade (donc des taux de croissance nets dans l'estuaire de Daoulas du microphytoplancton similaires à ceux observés en rade). A l'inverse, la dynamique simulée du picophytoplancton en fond de Rade est éloignée de celle à l'entrée de la Rade. Malgré cette forte contrainte de mélange, les capacités de croissance locales peuvent donc conduire à un gradient significatif de composition et d'abondance entre les eaux à l'entrée de la rade et celles en fond de Rade. Le modèle OD conserve également, sa capacité à surestimer les petites cellules par rapport aux observations dans l'estuaire de Daoulas et ce comportement devrait également être observé en 3D. Actuellement le modèle 3D est toujours en développement afin de réussir à configurer ce type de forçage complexe aux frontières ouvertes.

La dynamique simulée dans l'estuaire de Daoulas (modèle OD en 2016, première année disponible avec les deux jeux de données) utilise ici des flux migratoires calculés à partir des observations en Rade de Brest (Prélèvements SOMLIT à Ste Anne en condition de pleine mer).

A l'inverse, la dynamique simulée du picophytoplancton en fond de Rade reste éloignée de celle aux conditions aux frontières indiquant, malgré cette forte contrainte de mélange, que des capacités de croissance locales peuvent conduire à un gradient significatif de composition et d'abondance entre les eaux à l'entrée de la rade et celles en fond de Rade. Le modèle OD conserve également son biais à surestimer les petites cellules par rapport aux observations dans l'estuaire de Daoulas. Actuellement le modèle 3D est toujours en développement afin de réussir à configurer ce type de forçage complexe aux frontières ouvertes.

Encadré 9 : Vers une spatialisation de la rade

La rade de Brest se comporte-t-elle de manière uniforme en ce qui concerne la dynamique du phytoplancton et en particulier d'*A. minutum* ? Les suivis long terme réalisés en différents points de la rade associés au suivi AlexBreizh ont permis de montrer que l'estuaire de Daoulas, en fond de rade, présente une dynamique différente de celles de l'entrée et du centre de la rade. En effet, les abondances en pico et nanophytoplancton sont largement supérieures ce qui laisse envisager un développement local lié aux conditions locales du fond de rade, soumises aux apports des fleuves du bassin versant (Aulne, Mignonne...). La modélisation portée à son terme devrait pouvoir représenter cette spatialisation. Aujourd'hui elle est encore difficile à mettre en œuvre avec le choix d'un modèle de communauté phytoplanctonique car il manque de nombreuses informations sur les conditions aux limites (mer ouverte) de cette communauté en termes de composition, d'abondance et de quotas.

7. Discussion générale

7.1. Les points forts d'AlexBreizh

7.1.1. Suivi à long terme *in situ*

La mise en place d'*AlexBreizh* a permis de prolonger et de compléter un suivi plus ancien (Velyger) et moins complet en fond de rade. Il s'agit d'un point complémentaire des suivis réalisés par le Rephy en centre rade (Lanvéoc), nord rade (Le Passage) et par Somlit à l'entrée de la rade (Ste Anne). Le site de la Pointe du château est représentatif des estuaires de fond de rade, zones de développement préférentiel d'*A. minutum*. *AlexBreizh* a permis de mettre en place l'analyse de nouveaux paramètres comme les nutriments, les abondances du pico et nanophytoplancton par cytométrie, la chlorophylle fractionnée. Ces paramètres sont cruciaux pour évaluer la dynamique de la communauté phytoplanctonique dans un écosystème soumis fortement aux apports des bassins versants. Toutes ces données sont bancarisées sur la base de données Quadrige (506 dates d'échantillonnage).

Ce suivi permet de caractériser l'écosystème de l'estuaire de la Daoulas : un écosystème fortement influencé par les apports du bassin versant (rivière Mignonne), présentant des concentrations élevées en nutriments en automne, hiver et début du printemps, avec un rapport N/P très supérieur au rapport de Redfield, qui est significatif d'eaux anthropisées. C'est aussi un écosystème soumis à des échanges d'eau avec la rade de Brest importants, liés essentiellement à la marée et aux débits de la Mignonne (surtout en automne et hiver). Ces flux conditionnent la possibilité d'un développement local de phytoplancton : lorsqu'ils sont élevés, le phytoplancton est évacué vers la rade plus qu'il ne peut se multiplier *in situ*, et inversement, la migration d'espèces phytoplanctoniques qui se développent en rade peuvent aussi être introduites dans l'estuaire. L'estuaire de Daoulas est un site propice au développement de l'espèce toxique *Alexandrium minutum* qui peut dominer toute la communauté phytoplanctonique certaines années (2012, 2014, 2017). L'estuaire de Daoulas est aussi une zone riche en phytoplancton avec en moyenne des abondances deux fois supérieures de microphytoplancton, nano et pico par rapport au centre rade. La saisonnalité est caractéristique de la zone Manche Atlantique, avec un démarrage des blooms au printemps (surtout du microphytoplancton), puis une succession de pics en été et une décroissance à l'automne. Il y a très peu de biomasse phytoplanctonique en hiver (du picoplancton essentiellement). La variabilité interannuelle des abondances des taxons phytoplanctoniques est essentiellement liée au régime des débits de la Mignonne, la température ayant plutôt un effet sur la phénologie des blooms. 2012 est une année où l'été a été exceptionnellement pluvieux, entraînant de forts débits et donc des apports importants en nutriments en été. 2016 est à l'inverse une année où le printemps et l'été sont très secs avec peu d'apports d'eau douce. Le printemps 2014 est chaud, la température de l'eau a dépassé les 15°C dès le mois de mai, à l'inverse, 2013 est une année où les eaux sont froides au printemps, n'excédent 15°C que mi-juin. Cette variabilité interannuelle des paramètres abiotiques se retrouve aussi dans la dynamique du phytoplancton, 2012 est l'année où *A. minutum* a été le plus abondant, dépassant le million de cell.L⁻¹, alors qu'il n'a pas atteint le seuil d'alerte de 10000 cell.L⁻¹ en 2016. 2016 est aussi l'année où l'abondance de l'ensemble du microphytoplancton est la plus faible. Les années au printemps plus froides comme 2013 sont marquées par des espèces comme *Skeletonema costatum* et un développement plus tardif d'*A. minutum* (fin juin au lieu de fin mai). Ce suivi en fond de rade est donc novateur parce qu'il représente un environnement particulier de la rade de Brest (fond de baie et estuaires soumis aux apports du bassin versant). Localisé sur l'estuaire de la Mignonne, il est aussi représentatif des autres estuaires du fond de rade (Le Faou, Keroulé, Camfrout, Penfoull, Moulin neuf...) où se mêlent les influences des petites rivières et de l'Aulne.

7.1.2. Appréhender toute la communauté phytoplanctonique

Le cytomètre a été mis en place dans *AlexBreizh* afin d'avoir une estimation de l'ensemble de la communauté phytoplanctonique, par taille essentiellement. Ces données viennent compléter

l'observation traditionnelle au microscope optique qui permet l'identification des taxons >20µm (microphytoplancton). Il a permis, lors du suivi hebdomadaire, de mettre en évidence la succession micro – nano - picophytoplancton du printemps à l'automne et la présence de picoplancton seul en hiver. Avec le suivi haute fréquence *in situ*, il a été possible de relier les événements de flux du bassin versant à la dynamique de la communauté : une augmentation des apports d'eau douce entraînant un pic de microphytoplancton à la période productive. L'installation du cytomètre *in situ* a cependant demandé des réglages fréquents et nécessité des allers retours chez le constructeur.

La mesure de la chlorophylle fractionnée, mise en place dans *AlexBreizh*, a permis aussi de séparer la contribution de chaque catégorie de taille (pico, nano, microphytoplancton) à la biomasse chlorophyllienne. La succession saisonnière des pics de chlorophylle du microplancton au printemps puis du nanoplancton en été et enfin du picoplancton en fin d'été, automne et même hiver corroborent les observations d'abondance du cytomètre.

7.1.3. Les apports de la modélisation numérique pour la compréhension des blooms d'*A. minutum* et du fonctionnement de l'écosystème

Le modèle numérique développé dans l'estuaire de Daoulas est basé sur les hypothèses d'un contrôle amont du développement du phytoplancton, c'est-à-dire par les nutriments, hypothèse forte dans cette zone soumise aux apports du bassin versant. Il présente aussi l'originalité de représenter non pas des groupes d'espèces mais un ensemble de 73 phénotypes (espèces) en compétition pour les nutriments. Cette option choisie, nouvelle, résulte d'un constat d'expérience antérieure. Contrairement aux modèles d'eutrophisation qui s'intéressent à la biomasse de phytoplancton globale (Ménésquen et al., 2019), si l'on veut se focaliser sur la dynamique d'une espèce particulière, ici *A. minutum*, il est nécessaire de représenter cette espèce parmi d'autres espèces pour travailler à la même résolution. Il s'agissait alors de trouver un moyen de représenter la diversité des espèces qui soit assez représentative du milieu, en prenant en compte 2 écueils, le temps de calcul (plus il y a d'espèces et plus le temps de calcul est long) et la caractérisation des espèces qui n'est pas forcément connue. Nous avons choisi de caractériser les espèces par des traits fonctionnels selon une nouvelle technique de modélisation (Dutkiewicz et al., 2009) et les traits retenus sont ceux qui nous semblaient les plus pertinents dans cet écosystème (taille, température optimale, lumière optimale, assimilation de silice). Pour le temps de calcul, dans le cadre d'*AlexBreizh*, nous avons mis en place un modèle uniforme où il y a 72 espèces plus *Alexandrium minutum* avec des traits répartis uniformément dans une gamme qui correspond aux observations. Ce nouveau modèle diffère du modèle testé précédemment (Sourisseau et al., 2017) où pour chaque année simulée, il était tiré au sort 50 espèces sur 100 simulations moyennées ensuite. Le temps de calcul était conséquent et n'aurait jamais permis une application à l'ensemble de la rade. Avec *Alexbreizh*, le modèle a été calibré et validé sur 11 années (2009 – 2019), ce qui est conséquent.

Les principaux apports de ce modèle concernent la compréhension du fonctionnement écologique et de la dynamique phytoplanctonique de l'écosystème de Daoulas, en particulier *A. minutum*.

La saisonnalité d'*A. minutum* correspond à ce qui est observé dans les données (Chapelle et al., 2015) et par statistiques (Guallar et al., 2017 ; Guallar et al., 2021). Le bloom démarre en mai/juin pour atteindre un maximum en juillet et décroît ensuite. *A. minutum* est tout d'abord limité par la température de l'eau, puis, lorsque la température dépasse les 15°C, autour de mai/juin, les concentrations en phosphates diminuant, ce sont les phosphates qui viennent limiter sa croissance. A partir de fin juillet, selon les années, les nitrates peuvent prendre le relai et devenir plus limitants que les phosphates qui sont régénérés plus rapidement *in situ* et alors contrôler la croissance d'*A. minutum*. A la fin de l'été, c'est à nouveau la température qui limite le développement d'*A. minutum*.

La variabilité interannuelle des blooms d'*A. minutum* est essentiellement liée aux débits estivaux (disponibilité en nutriments). Les années où il y a des apports en été (débits plus élevés que la moyenne) favorisent la croissance d'*A. minutum* qui a la capacité de gagner en compétition sur les

autres espèces du microphytoplancton pour l'assimilation des phosphates. C'est le cas en 2012 très nettement. Le modèle le montre aussi pour 2014 et 2017. Ce sont d'ailleurs les 3 années où le modèle est le plus réaliste. Quand le signal d'apport de nutriments est moins fort, années où les débits estivaux de la rivière sont plus faibles, les abondances sont plus faibles et le modèle peine à représenter la dynamique d'*A. minutum*. C'est d'ailleurs durant ces périodes que le modèle semble représenter la dynamique de l'écosystème de manière très biaisée. Une partie de la variabilité d'*A. minutum* est encore non expliquée (facteurs biotiques comme prédation, parasitisme, contrôle aval).

La température joue aussi un rôle sur le démarrage du bloom d'*A. minutum*, rôle très net démontré par le modèle en comparant par exemple les valeurs de limitation par la température en 2013 et 2014, printemps froid et chaud respectivement.

Ce modèle a aussi permis de comprendre comment se développait *A. minutum* au sein de la communauté phytoplanctonique, et notamment les particularités de cet écosystème de fond de rade. Il s'est appuyé sur les nouvelles données de la communauté phytoplanctonique (cytométrie) et a aussi permis d'expliquer les dynamiques observées. De fortes concentrations de nutriments favorisent les grandes espèces (microphytoplancton), c'est-à-dire au début du printemps mais aussi lorsque les apports de nutriments sont importants en été. Ainsi, le microphytoplancton domine en mai et même en été 2012. Le microphytoplancton est ensuite rapidement limité par les nutriments phosphore essentiellement mais aussi azote lorsque le nanophytoplancton et surtout le picophytoplancton se développent. Le picophytoplancton est plus compétitif pour assimiler les nutriments et domine en fin d'été. Il est aussi plus sensible aux scénarios de réduction des nitrates car c'est lui qui domine en fin d'été (sauf en 2012). Les taxons dont la température optimale est inférieure à 16°C ne se développent quasiment pas dans le modèle ce qui pose la question d'une bonne représentation du lien entre le trait température optimale et taux de croissance pour les espèces de plus faible température optimale. On observe d'ailleurs que le modèle n'est pas capable de simuler le bloom de fin d'hiver/début de printemps, quelles que soient les années. Deux hypothèses sont en jeu qui ne s'excluent pas. A cette époque, les taux de dilution avec le reste de la rade sont forts et pour que les espèces puissent se développer localement sans être évacuées vers la rade, il leur faut un fort taux de croissance qui est très contraint par la température à cette époque. La première hypothèse est donc une représentation non adéquate du lien entre T_{opt} et taux de croissance pour les $T_{opt} < 16^{\circ}C$. Une deuxième hypothèse est que les communautés observées en estuaire de Daoulas migrent depuis la rade où les conditions de dilution sont moins contraignantes et où la température de l'eau en fin d'hiver est supérieure aux estuaires. Ceci n'étant pas pris en compte dans le modèle (apport de la rade), il n'est pas possible de le simuler. Les données mesurées aux stations de Lanvéoc et Ste Anne du Portzic semblent en partie confirmer cette hypothèse.

Pour contourner ce rôle des limites, nous avons commencé l'application du modèle de l'estuaire de Daoulas à l'ensemble de la rade. L'objectif était aussi de simuler et comprendre les caractéristiques des zones de développement préférentiel d'*A. minutum*. Pour cela le modèle a profité d'une version hydrodynamique déjà validée (250m de maillage). Néanmoins, le temps calcul est conséquemment augmenté et le problème des connaissances aux limites est reporté cette fois à l'entrée de la rade. Aujourd'hui le modèle à traits de la rade en est encore à sa calibration avant de pouvoir en tirer des conclusions.

Enfin, le modèle a permis de tester des scénarios de réduction des apports de nutriments par la rivière Mignonne. Les résultats, en ce qui concerne *A. minutum* sont nets : seule une réduction des apports de phosphates a un impact sur la biomasse maximale des blooms d'*A. minutum*. En effet, *A. minutum* se développe en début d'été au moment où les concentrations en P sont les plus faibles. Sa croissance est donc essentiellement contrôlée par ce nutriment, contrairement aux espèces de fin d'été, comme le picoplancton, qui sont alors plus limitées par N, les concentrations de P remontant par une reminéralisation *in situ* plus rapide que N. Il faut néanmoins ramener cette conclusion première à l'état actuel des concentrations en azote et phosphore dans la Mignonne (et par là les autres cours d'eau de la rade, Aulne et Elorn qui présentent à peu près les mêmes concentrations).

Les concentrations moyennes en nitrates dans ces 3 fleuves sont très élevées, supérieures à 300 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ (20 mg.L^{-1}) et beaucoup plus faibles en phosphates (de 0,5 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ à 1,9 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ en moyenne soit 0,05 mg.L^{-1} à 0,13 mg.L^{-1}). Le rapport molaire N/P moyen est supérieur à 390 alors que le rapport de Redfield qui caractérise des eaux non modifiées par les activités humaines est de 16. Il en résulte que même une réduction de 50% des concentrations en NO_3 dans les eaux douces ne va pas suffire à rétablir ce déséquilibre. Par ailleurs, le modèle a tendance à sous-estimer les concentrations estivales de PO_4 ce qui rend cet élément plus limitant dans le modèle qu'il ne l'est dans les données mesurées à la Pointe du Château. On observe qu'à la limitation en P qui entraîne un ralentissement de la croissance d'*A. minutum*, succède une limitation en N qui empêche une nouvelle croissance d'*A. minutum*. Ceci est encore plus notable les étés où les apports de la rivière sont faibles (comme 2016).

7.1.4. Les apports des outils statistiques pour la compréhension des blooms d'*A. minutum* et du fonctionnement de l'écosystème

Les différents outils d'analyse mis en place ont eu pour objectif d'analyser les données (DLM) et de mettre en relation environnement et *A. minutum*, voire communauté phytoplanctonique (Analyse de redondance, niche écologique). Chaque outil a ses spécificités et ses limites, qui sont bien souvent le nombre de données disponibles pour obtenir des résultats statistiquement significatifs. Il a donc été préférable, notamment pour la niche, d'élargir les données à l'ensemble de la zone Manche-Atlantique ou bien d'agrèger les données à des moyennes mensuelles...

Les DLM permettent une exploration des longues séries données et d'en extraire, quand c'est possible, la saisonnalité et la tendance désaisonnalisée. Ils présentent aussi l'intérêt d'être appliqués à l'ensemble des stations Rephy, et donc de pouvoir comparer les données de la Pointe du château à celles de Lanvéoc (centre rade). Dans cette étude, leur apport a été précieux, notamment dans la comparaison des séries Lanvéoc et Pointe du château. Par exemple une observation commune aux deux stations est le glissement des dates de maximum d'abondance du microphytoplancton de juin vers mai. La tendance est à la baisse d'abondance à Lanvéoc, tendance qu'on observe aussi à la Pointe du Château mais seulement après 2012. On peut supposer que 2012, année extrême en terme de pluies en été, a entraîné un développement phytoplanctonique local fort, essentiellement *A. minutum* dans l'estuaire, qui ne se retrouve pas dans le reste de la rade. Ceci vient confirmer qu'*A. minutum* est une espèce à développement local qui dépend essentiellement des conditions locales de l'estuaire où il se développe..

L'analyse de redondance présente l'intérêt d'analyser *A. minutum* et les autres taxons dominants du microphytoplancton en lien avec les paramètres environnementaux. Elle a permis de situer *A. minutum* comme espèce d'été concomitante avec *Chaetoceros* alors que d'autres espèces dominent dans des conditions plus fraîches (*Skeletonema costatum* par ex.) ou plus agitées (*Pleurosigma* par ex.). L'analyse ramenée à la période productive vient confirmer la corrélation négative avec les fortes marées, ce qui a déjà été observé dans les données, notamment dans l'estuaire de Penzé (Chapelle et al., 2008) et la corrélation positive avec les anomalies positives de débits de la Mignonne. L'analyse distingue aussi un groupe de microphytoplancton plus caractéristique du centre rade qui pourrait en partie migrer dans l'estuaire. Ces résultats portent néanmoins sur peu de données ce qui limite leur exploitation.

L'analyse de niche a été réalisée sur l'ensemble de la façade Manche Atlantique afin de travailler sur un jeu de données beaucoup plus grand et de mieux pouvoir définir la niche écologique d'*A. minutum*. L'application aux seules données de la Pointe du château n'est qu'un début qu'il s'agit de perfectionner. Les 2 approches de niche menées se rejoignent pour définir la niche d'*A. minutum* qui correspond à la période estivale (eaux chaudes et ensoleillées) avec une préférence vers des eaux plus dessalées, turbides et plus riches en nutriments (estuaires). L'analyse d'affinité, conjointe à la niche, fait ressortir que les mois de mai à septembre ainsi que la Bretagne sont respectivement la

période et la région les plus favorables au niveau environnemental pour le développement des blooms d'*A. minutum*.

7.2. *Alexandrium minutum*, système d'alerte et réduction des risques de prolifération

7.2.1. Ce qui est connu

L'approche centrée sur l'estuaire de Daoulas, complétée des études précédentes sur *A. minutum* en Penzé et Rance permet aujourd'hui de proposer une synthèse des paramètres environnementaux influençant les blooms d'*A. minutum*.

La période à risque d'*A. minutum* : de mai à juillet inclus.

La température : > 15°C pour le démarrage du bloom (Guallar et al, 2017 ; Chapelle et al, 2015 ; *AlexBreizh*). C'est un paramètre général, qui ne dépend pas d'un site donné.

Les nutriments *in situ* : Au démarrage du bloom d'*A. minutum* (lorsque les abondances > 1000 cell.L⁻¹) ce sont les phosphates qui sont limitants. Les concentrations *in situ* sont en moyenne de 0,06 mmol.m⁻³ (sur les 4 années de mesure). Les concentrations en nitrates ont déjà fortement diminué mais restent en moyenne à 8 mmol.m⁻³. Au moment du maximum du bloom d'*A. minutum*, les concentrations en phosphates ont réaugmenté (0,16 mmol.m⁻³ en moyenne) alors que celles des nitrates ont continué à baisser (sauf cas de crues estivales), autour de 2 mmol.m⁻³ en moyenne. Les nitrates sont alors limitants et empêchent toute reprise du bloom.

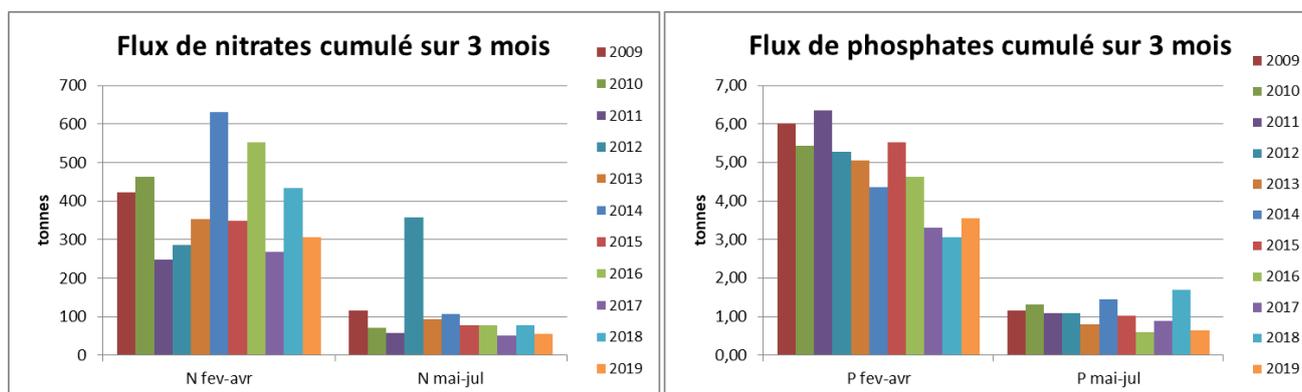


Figure 70 : Flux cumulés sur 3 mois des apports de nitrates et de phosphates de la Mignonne de 2009 à 2019

Les apports en nutriments par les rivières : Quand on parle d'apports, ceux-ci dépendent des concentrations en nutriments dans les rivières et des débits (c'est à dire le flux). La variabilité des blooms d'*A. minutum* est liée à ces flux (ici, la Mignonne) pendant la période à risque. *AlexBreizh* a pu montrer que les étés où les débits sont élevés (voir anomalies, figure 10), les blooms sont plus élevés. Ceci est très net en 2012 pour les flux d'azote en 2012 (figure 70).

Les concentrations en nutriments dans les rivières à l'inverse des débits sont une variable qu'il est possible d'ajuster. Si depuis des décennies les concentrations en N et P ont augmenté du fait des activités anthropiques, il est imaginable de pouvoir les réduire pour limiter les blooms toxiques. Les mesures montrent d'ailleurs que depuis 1999 il y a plutôt une tendance à la baisse. Les scénarios de réduction de nutriments réalisés par modélisation donne une importance surévaluée aux réductions de phosphates pour 2 raisons : une sous-estimation des concentrations en P par le modèle (qu'il faudrait mieux calibrer) et un déséquilibre avéré en N/P des apports de nutriments par les rivières

qui rend l'effet des réductions de N faible car les concentrations sont encore beaucoup plus élevées qu'en situation non impactée par les activités humaines (autour de 1 mg/l).

Si les apports de nutriments dans le passé lors de forts débits estivaux n'ont pas causé de bloom conséquent d'*A. minutum*, on peut poser l'hypothèse que l'espèce n'était pas encore installée en rade ou du moins en faible quantité de kystes (Klouch et al, 2016).

7.2.2. Des pistes pour continuer

Un système d'alerte précoce pourrait être mis en place à partir de la lecture des débits en quasi-temps réel pendant la période à risque (c'est-à-dire quand la température de l'eau dépasse les 15°C). Ces données sont disponibles auprès de la DREAL Bretagne pour la Mignonne : <https://www.hydrologie-bretagne.fr//data/J3514010.csv>

La station de mesure des débits est « Pont Mel » à Irillac. Pour les études précédentes nous y avons rajouté la partie du bassin versant non pris en compte à la station de mesure mais ici, le choix est fait de travailler sur les données accessibles directement. Pour la Mignonne, le débit moyen journalier de $2\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ semble être le seuil estival de risque. Il a en effet été dépassé en 2012, 2013, 2014 et 2017 entre mai et août, années à prolifération d'*Alexandrium minutum*, figure 71.

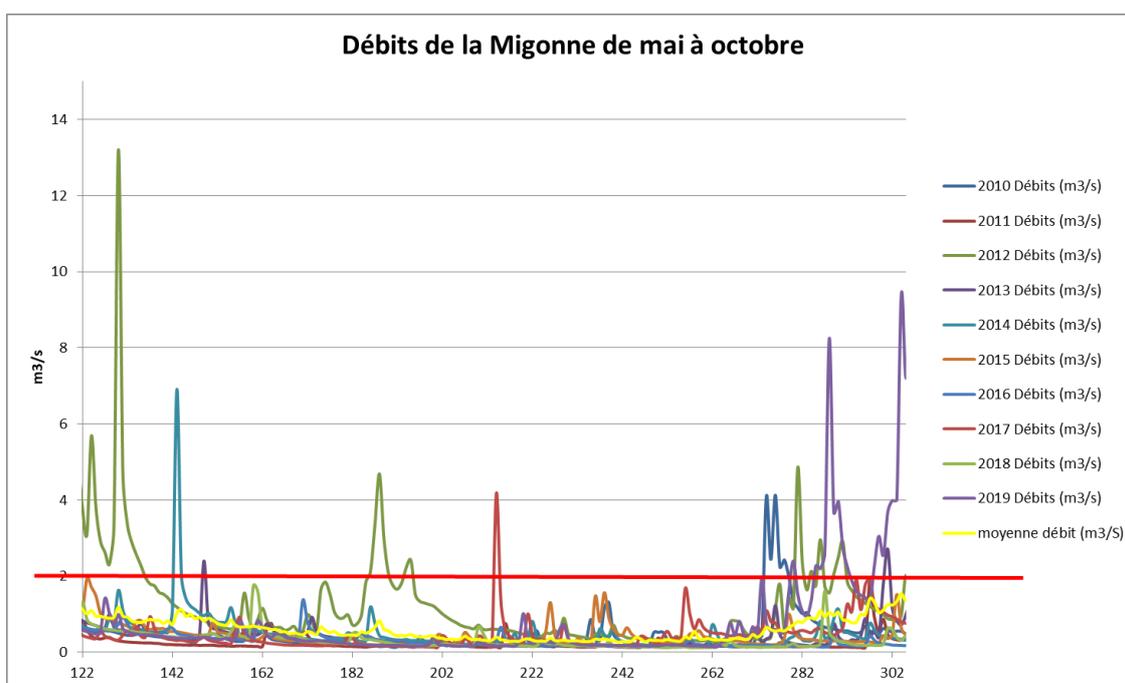


Figure 71 : Débits de la Mignonne à la station de mesure Quai Daoulas de 2009 à 2019 et moyenne de 1972 à 2019 de mai à octobre inclus. La ligne rouge est le seuil d'alerte de $2\text{m}^3.\text{s}^{-1}$.

Pour la température de l'eau, il existe une sonde installée sur le site du Roz (Bouée COAST-HF SMART) et les données disponibles sur <http://data.coriolis-cotier.org> sont mises à jour tous les 15 jours. Bien que ces données de température ne soient pas délivrées en temps réel pour l'instant, ce peut être suffisant car c'est le seuil de 15°C qui est intéressant. Comme nous l'avons montré précédemment, une fois ce seuil de température dépassé, le développement du bloom est essentiellement lié aux débits et la température n'est plus limitante. Ce seuil a été dépassé au plus tôt le 20 avril (en 2011) et au plus tard le 1^{er} juin (en 2013) d'après les mesures dont nous disposons de 2009 à 2020.

Enfin, le coefficient de marée est aussi un facteur d'accentuation des risques (paragraphe 5.2) et en période à risque, si les débits augmentent, le risque de bloom est supérieur pour les marées demortes-eaux. En effet, les forts coefficients de marée augmentent la dilution de l'eau de l'estuaire et l'exportation des cellules phytoplanctoniques vers la rade de Brest alors que le confinement des cellules à l'intérieur de l'estuaire est favorisé lors des périodes à faibles coefficients de marée. Les coefficients de marée sont calculés à l'avance et fournis par le Shom. Une étude détaillée sur l'estuaire de la Penzé avait montré l'importance du coefficient de marée et le risque de bloom plus intense pour des coefficients ≤ 60 (Chapelle et al, 2008). De la même manière, lors du bloom de 2014, on a pu observer une concomitance entre les périodes de faibles coefficients et les fortes abondances d'*A. minutum* (figure 72).

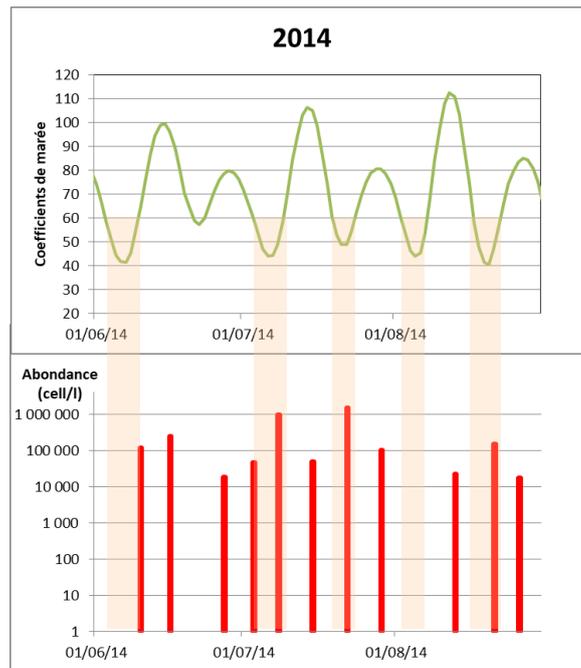


Figure 771 : Coefficients de marée (haut), Abondances d'*Alexandrium minutum* (bas) et périodes où les coefficients sont ≤ 60 en jaune pale.

Un schéma d'alerte est proposé, figure 73. C'est un début de réflexion sur ce qui pourrait se faire en prenant en compte ces 3 facteurs (débits, température et marée) chaque jour, selon le schéma ci-dessous. Le risque est de 0 quand la température de l'eau de mer est $< 15^{\circ}\text{C}$ (sans risque de prolifération), de 1 quand la température est $\geq 15^{\circ}\text{C}$ et les débits $< 2\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ (faible risque de prolifération), de 2 quand la température est $\geq 15^{\circ}\text{C}$, les débits $\geq 2\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ et les coefficients de marée > 60 (risque de prolifération), de 3 quand la température est $\geq 15^{\circ}\text{C}$, les débits $\geq 2\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ et les coefficients de marée ≤ 60 (risque fort de prolifération).

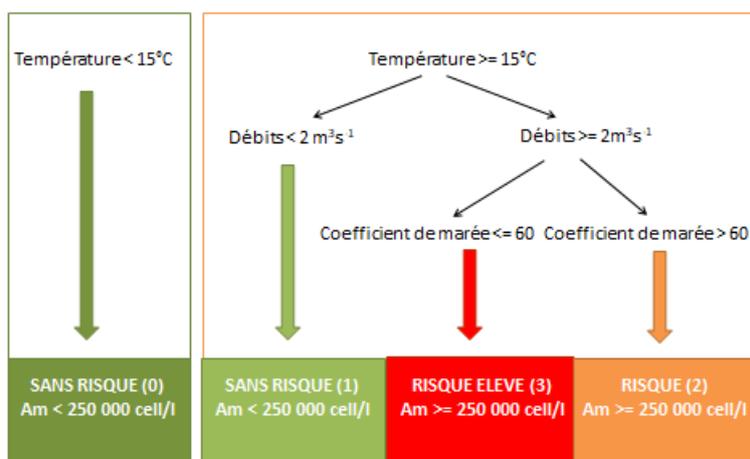


Figure 772 : Système d'alerte à bloom d'*Alexandrium minutum* basé sur la température, les débits et les coefficients de marée

Une série journalière des données de température, de débits de la Mignonne et des coefficients de marée entre 2009 et 2020 a été réalisée et un script Python transcrivant le schéma d'alerte précédemment décrit a permis une évaluation journalière rétrospective du risque d'avoir une efflorescence d'*A. minutum* supérieure au seuil DCE (250000 cell.l⁻¹), figure 74.

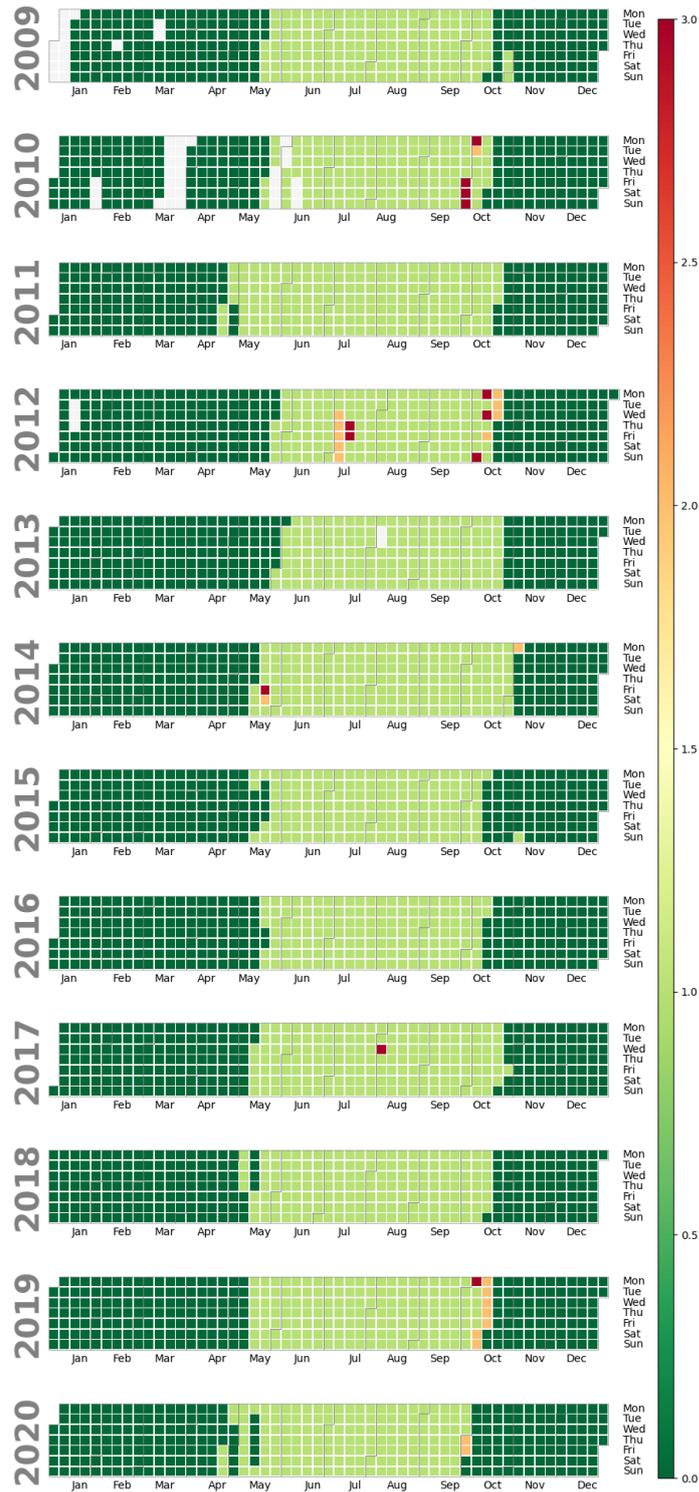


Figure 773 Evaluation journalière du risque d'avoir une efflorescence d'*A. minutum* > 250000 cell/l. En vert foncé, température < 15°C (pas de risque, 0) ; en vert clair, température >=15°C et débits < 2m³.s⁻¹ (pas de risque, 1), en jaune, température >=15°C et débits >=2m³.s⁻¹ (risque, 2) et en rouge, température >=15°C et débits >=2m³.s⁻¹ et coefficients de marée <=60 (fort risque,3). Les journées en grisé sont celles où il manque des données.

Si l'on exclue les risques qui apparaissent fin septembre et octobre, *A. minutum* n'ayant jamais été observé en Bretagne à cette saison en bloom, ce schéma d'alerte fait ressortir les printemps et été 2012, 2014 et 2017 comme présentant des journées à risque de bloom d'*A. minutum*. Ce sont effectivement ces années qui ont été marquées par des blooms d'*A. minutum*. Notamment en 2012,

où 7 journées sont à risque : 4 à 8 juillet puis 12 et 13 juillet. Le maximum observé d'*A. minutum* est le 12 juillet avec une abondance de plus de 3M cell.l⁻¹.

Une comparaison systématique aux observations est proposée, figure 75. Les mesures étant au mieux hebdomadaires, ces sont les moyennes sur la semaine qui sont retenues pour les facteurs température, débit et marée.

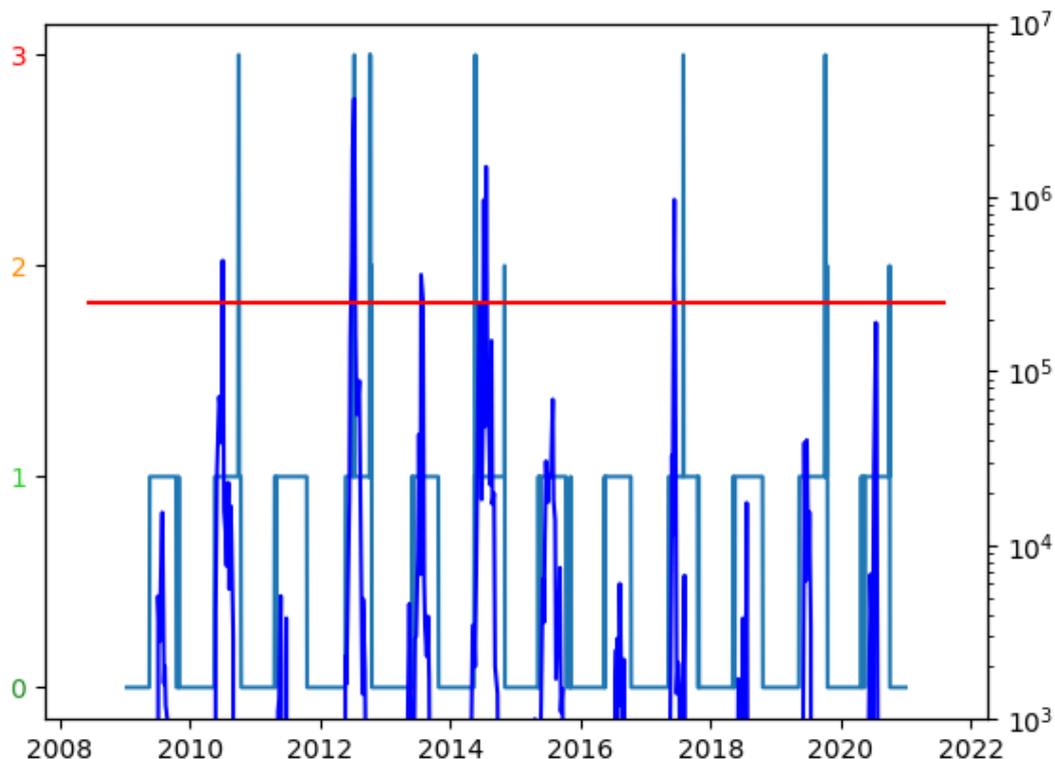


Figure 774 : Bloom d'*A. minutum* en bleu foncé et facteurs d'alerte de 0 à 3. Le trait rouge est le seuil de bloom pour *A. minutum* (250 000 cell.l⁻¹)

Sur la période 2009 – 2020 (625 semaines), 96% des semaines sont sans risque et prédites sans risque ; 0,16% sont à risque et prédites comme telles, 2,72% sont prédites sans risque et il y a eu bloom (faux négatif) et 1,12% sont prédites à risque sans bloom (faux positif). Parmi ces faux positifs on retrouve les périodes d'automne.

Si ce prototype de système d'alerte est encourageant, il reste encore perfectible pour diminuer en particulier le pourcentage de faux négatifs, cas le plus gênant à régler avant opérationnalisation. Une amélioration possible pourrait être de limiter la période à risque d'avril à fin août ou de tester différentes combinaisons des facteurs de risque comme des débits cumulés, moyennés sur certaines périodes. Un vrai travail d'optimisation du schéma d'alerte pourrait être envisagé comme pour Park and Lee 2014 ; Yu et al 2021. L'historique des abondances d'*Alexandrium minutum* pourrait être aussi pris en compte par assimilation des données d'abondances dans le schéma d'alerte (plus grande probabilité d'un bloom si bloom les jours précédents)...

8. Bibliographie

- Aminot, A., K rouel, R., 2004. Hydrologie des  cosyst mes marins : param tres et analyses, M thodes d'analyse en milieu marin. Ifremer.
- Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., and Follows, M. J., 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327, 1509–1511.
- Belin C., Soudant D., Amzil Z., 2020. Three decades of data on phytoplankton and phycotoxins on the French coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX. *Harmful Algae*, in press.
- Chapelle A., Andrieux F., Fauchot J., Guillaud J.F., Labry C., Sourisseau M., Verney R., 2008. Comprendre, Pr dire et Agir sur les efflorescences toxiques. Jusqu'ou peut-on aller aujourd'hui dans le cas d'*Alexandrium minutum* en Penz  ? Rapport Ifremer, AELB 29pp.
- Chapelle A., Le Gac M., Labry C., Siano R., Quere J., Caradec F., Le Bec C., Nezan E., Doner A., Gouriou J., 2015. The Bay of Brest (France), a new risky site for toxic *Alexandrium minutum* bloom et PSP shellfish contamination. *Harmful Algae News* 51, 4-5.
- Chisholm, S. W., 1992. Phytoplankton size. In *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*, pages 213–237. Springer.
- Cosgrove, S., Rathaille, A.N., Raine, R., 2014. The influence of bloom intensity on the encystment rate et persistence of *Alexandrium minutum* in Cork Harbor, Ireland. *Harmful Algae* 31, 114-124.
- Dutkiewicz, S., Follows, M. J., and Bragg, J. G., 2009. Modeling the coupling of ocean ecology and biogeochemistry. *Global Biogeochem. Cycles* 23, GB4017.
- Erard-Le Denn, E., 1997. *Alexandrium minutum*. *Efflorescences Toxiques des Eaux C tieres Fran aises: Ecologie, Ecophysiologie, Toxicologie*. IFREMER/Brest Publishing Efflorescences Toxiques des Eaux C tieres Fran aises: Ecologie, Ecophysiologie, Toxicologie. IFREMER/Brest Publishing, 53-65.
- Guallar C, Bacher C, Chapelle A., 2017. Global and local factors driving the phenology of *Alexandrium minutum* (Halim) blooms and its toxicity. *Harmful Algae* 67, 44–60.
- Guallar C., Chapelle A., Bacher C., 2020. Realised niche and suitability index highlight spatial and temporal distribution of toxic phytoplankton species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, accepted.
- Karasiewicz S., Chapelle A., Bacher C., Soudant D., 2020. Harmful algae niche responses to environmental and community variation along the French coast. *Harmful Algae* 93, 2-19.
- Labasque, T., Chaumery, C., Aminot, A., & Kergoat, G., 2004. Spectrophotometric Winkler determination of dissolved oxygen: re-examination of critical factors and reliability. *Marine Chemistry*, 88(1-2), 53-60.
- Le Bec C., Legendre A., messiaen G., 2016. Changes in the annual harmful algal blooms of *Alexandrium minutum* : effects of environmental conditions and drainage basin inputs in the Rance estuary (Brittany, France). *Aquat. Living Resour.* 29, 104.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M., Falkowski, P.G., 2007. The role of functional traits et trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters* 10, 1170-1181.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology Evolution et Systematics* 39, 615-639.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C. A., Thomas, M. K., and Yoshiyama, K., 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. In *Fifty years after the "Homage to Santa Rosalia" : Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems*, pages 15–28. Springer.

- Irwin, A. J., Finkel, Z. V., Schofield, O. M., and Falkowski, P. G., 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of plankton research*, 28(5), 459–471.
- Maguer J.F., L(Helguen S. Madec C., Labry C., Le Corre P., 2007. Nitrogen uptake and assimilation kinetics in *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) : effect of N-limited growth rate on nitrate and ammonium interactions. *J. Phycol.*43, 295 – 303.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1, 493-509.
- Ménesguen A., Dussauze M., Dumas F., Thouvenin B., Garnier V., Lecornu F., Répécaud M., 2019. Ecological model of the Bay of Biscay and English Channel shelf forenvironmental status assessment part 1: Nutrients, phytoplankton and oxygen. *Ocean modelling* 133, 56-78.
- Mouillot D., Graham N., Villéger S., Mason N., Bellwood, 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28 (3), 167-177.
- Nezan, E., Ledoux, M., 1989. Red tide by *Alexandrium minutum* in France. *Red Tide Newsletter* Red Tide Newsletter, 2-3.
- Nzénéri S., 2019. Modeling the Bloom of Toxic Algae (*Alexandrium minutum*) in Interspecific Competition in the Bay of Brest, France. PhD Thesis. 'Université de Bretagne Occidentale. Décembre 2019.
- Park, S., Lee, S.R. Red tides prediction system using fuzzy reasoning and the ensemble method. *Appl Intell* 40, 244–255 (2014).
- Pouvreau S., Maurer D., Aubry I., Lagarde F., Le Gall, P., Cochet H., Bouquet A.-L., Geay A., & Mille D., 2016. VELYGER database: the oyster larvae monitoring french project. 10.17882/41888.
- Rolinski, S., Horn, H., Petzoldt, T., Paul, L., 2007. Identifying cardinal dates in phytoplankton time series to enable the analysis of long-term trends. *Oecologia* 153, 997-1008.
- Soudant D., Miossec L., Neaud-Masson N., Aubry I., Maurer D., Daniel-Scuiler A., 2015. Incertitudes des méthodes d'évaluation « eaux littorales » : utilisation de modèles linéaires dynamiques pour l'évaluation des incertitudes (Chlorophylle a, phytoplancton). Rapport Aquaref, 41 pp.
- Sourisseau, M., Le Guennec, V., Le Gland, G., Plus, M., Chapelle, A., accepted. Understanding phytoplankton's ecological niche and phenology using trait-based models applied to toxic algae. *Front. Mar. Sci.*, 4-52.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., and Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330) :1300– 1302.
- Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S., 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *Journal of geophysical research*, 111, 1-23.
- Utermohl, 1958
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Ward B., Friedrichs M., Anderson T., Oschlies A., 2010. Parameter optimisation techniques and the problem of underdetermination in marine biogeochemical models. *J. of Mar. Systems* 81, 34-43.
- Ward B., Dutkiewicz S., Jahn O., Follows M.J., 2012. A size-structured food-web model for the global ocean. *Limnol. Oceanogr.*,57(6), 1877–1891.
- Weithoff, G., 2003. The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton—a new understanding of phytoplankton ecology ? *Freshwater biology*, 48(9), 1669–1675.

Yu P., Gao R., Zhang D., Liu Z., 2021. Predicting coastal algal blooms with environmental factors by machine learning methods. *Ecological indicators*, 123.

Annexe 1 : Protocole de prélèvement à la Pointe du Château

Rappel : le prélèvement est la première source de contamination des échantillons, il est donc interdit de fumer pendant la phase de prélèvement. Deux documents de référence nationaux ont été édités par DYNECO/PELAGOS pour expliciter les différentes phases de prélèvement hydrologique en milieu marin, le manuel « hydrologie des écosystèmes marins » Aminot/Kérouel (2004) et son illustration technique filmée disponible à l'adresse suivante :

Référents par paramètres

- Nutriments : Emilie et Florian
- Sonde in situ température salinité : Julien
- Pigments : Sophie
- Abondance microphyto : Chantal
- Cytométrie : Marie
- MES : Marie
- Production primaire : Aurore

Préparation du matériel avant de partir

Préparation de la caisse et des glaciaires :

Vérifier que la caisse grise et les glaciaires contiennent le matériel nécessaire aux prélèvements. Une fiche contenant l'ensemble du matériel à prévoir est scotché à l'intérieur de la caisse grise. Prendre également 2 bouteilles Niskins et 1 bidon de 5 litres

Préparation de kayak :

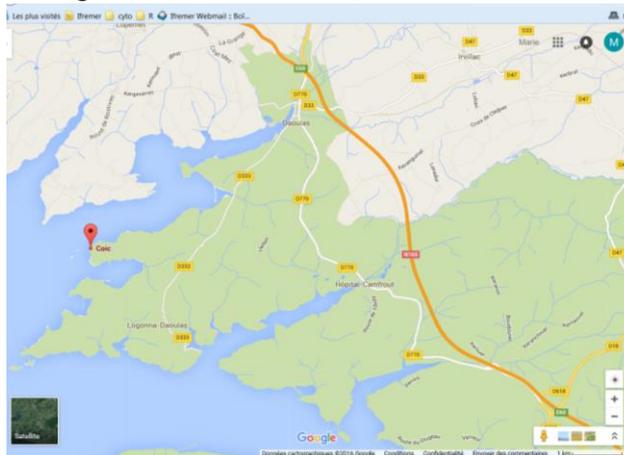
Prendre les 2 kayaks rangés derrière l'Algeco.

Les pagaies, les gilets et les sièges sont rangés à l'intérieur de l'Algeco.

Si besoin des combinaisons étanches, des gants, des bottillons, des sacs étanches et des pochettes téléphone étanches sont rangés dans la petite pièce au fond du labo hydro/cyto.

Prélèvements Terrain

Adresse: Pointe du château Logonna Daoulex chantier ostréicole Julien Coic.



Echantillonnage hebdomadaire

A pleine mer +/- 2h

PM Morte eau (Vélyger) : Sortie bateau phyto2

PM Vive eau (Pélagos) : échantillonnage Kayak

BM Vive eau (Vélyger) : échantillonnage à pied

Pour la BM de VE, seul le comptage microphytoplancton sera fait

- Coordonnées GPS du point de prélèvement: -4,319389896 48,33499779.
- Repérer visuellement la bouée auprès de laquelle le prélèvement doit se faire.

Bouée



Préparer les kayaks et armer les deux Niskins avant de se mettre à l'eau.
Une fois au point de prélèvement, s'amarrer à la bouée, claquer les 2 Niskins et remplir le bidon.

Première bouteille Niskin :

1 → *Nutriments*

Ne pas oublier de mettre des gants pour manipuler

- Préparer l'entonnoir avec un filet 200 μm sous la Niskin
- Ouvrir doucement le fond de la bouteille et rincer les 2 flacons de 60ml plusieurs fois puis les remplir aux $\frac{3}{4}$. Remplir en premier le flacon NH_4 suivi du flacon $\text{PO}_4 \text{NO}_3/\text{NO}_2$.
- Préparer la seringue de 50 ml en retirant le piston, installer le Minisart 0.2 μm sur la seringue et la remplir à l'aide de l'entonnoir. Rincer une fois le fut et le filtre en évacuant quelques gouttes.
- Démonter le filtre seringue pour enlever de nouveau le piston, remettre le minisart pour remplir la seringue à nouveau.
- Rincer le flacon de 15 ml 3 fois avec l'eau de mer filtrée puis le remplir jusqu'à la gorge. Ne surtout pas forcer sur la seringue. Si le minisart se bouche, en changer et le rincer à nouveau suivant la même procédure.
- Stocker les flacons nutriments debout dans la glacière N°2 jusqu'au laboratoire
- Reporter les numéros des flacons, l'heure de prélèvement sur la fiche terrain.

2 → *Chlorophylle et taxonomie pigmentaire*

- Rincer les flacons se trouvant dans la glacière 2
- Sous échantillonner dans les flacons de 1L et 0.5L.
- Mettre au frais et à l'abri de la lumière.

3 → *Abondance et Salinité Température*

- **Identifier les flacons avec le nom du programme, la date et l'heure de prélèvement.**
- Rincer les flacons à l'eau de mer avant de les remplir.
- Remplir 1 flacon avec **500 mL** d'eau de mer prélevée et ajouter une dose de lugol (**1ml**). Homogénéiser et stocker dans **la glacière N°1**.
- Remplir 1 flacon avec **500 ml** d'eau de mer prélevée dans 1 flacon de 1L.

4 → Echantillons cytométrie :

Les échantillonnages doivent se faire à l'air libre. Port de gant obligatoire. Présence de gluta et pluronique dans les tubes !!!

- Identifier les tubes avec la date et l'heure de prélèvement ainsi que le numéro d'aliquot (par ex : 14/01/2015 9h00 n°1 **non filtré** – 14/01/2015 9h00 n°2 **non filtré** – 14/01/2015 9h00 n°3 **filtré**)
- Remplir le Falcon de 50ml préalablement rincé (à l'aide de l'entonnoir) avec la Niskin.
- Remplir avec 4.5ml les 2 tubes « non filtrés » avec la micropipette. Vider le Falcon.
- Remettre la soie de 200µm sur l'entonnoir et échantillonner à nouveau un peu d'eau de mer filtrée dans le Falcon®.
- Remplir le dernier tube cytométrie avec 4.5ml d'eau de mer filtrée
- Agiter par plusieurs renversements doux les 3 tubes
- Les 3 cryotubes sont ensuite maintenus à l'obscurité et à température ambiante au moins 15min.
- Mettre les cryotubes au frais avant leur congélation dans le -80°C impérativement. (la congélation peut attendre le retour au laboratoire)
- Rincer la soie et le porte filtre avec de l'eau MilliQ.

Bidon de 5 L:

6 → Salinité Température

- Tremper la sonde dans le bidon.
- Noter sur la fiche terrain la température et la salinité mesurées.
- Rincer la ou les sondes utilise avec de l'eau MilliQ.
- Mettre directement le bidon dans **la glacière N°2**

5 → MES

- Ramener le bidon pour filtration au labo.

Retour au laboratoire

Rinçage des Kayaks

- Bien rincer les kayaks, gilets et pagaie ainsi que les vêtements et accessoires utilisés pour la sortie.
- Laisser égoutter et **ne pas oublier de les ranger et de mettre à sécher.**

Stockage des échantillons :

Cyto :

Les échantillons sont à stocker au -80°C dans la boîte prévu à cet effet.

Abondance phyto :

L'échantillon fixé est stocké au rdc dans le frigo du labo de filtration.

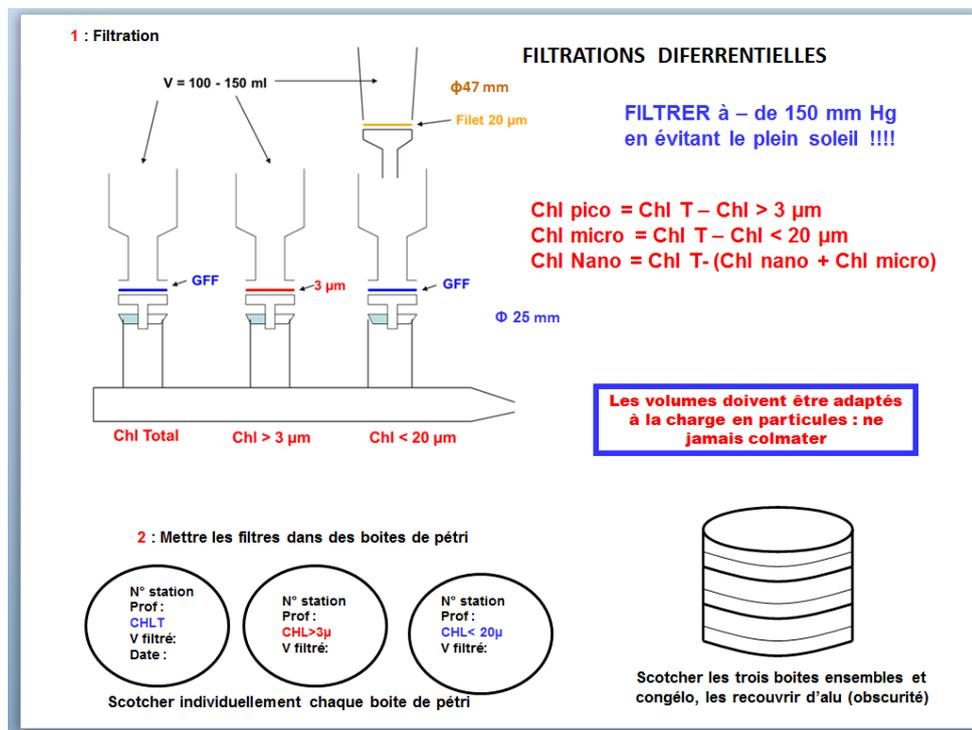
L'échantillon vivant est placé sur la paillasse dans le labo de Chantal.

Sels nutritifs :

- Placer le flacon de 60 ml debout au congélateur (-25°C) dans la laverie du laboratoire hydrologie au 1^{er} étage.
- Placer le flacon de 15 ml debout au réfrigérateur (4°C) dans le laboratoire d'hydrologie 1^{er} étage.

Filtration :

- **Chlorophylle fractionnée** : Filtrer à l'abri de la lumière, à moins de 150 mm Hg.



Ce schéma explicatif est affiché au-dessus des rampes de filtration.



Ne pas oublier le joint blanc et ne pas le perdre lors de la vaisselle



Positionner la grille dans le bon sens



Plan de montage de la rampe de filtration pour la chlorophylle fractionnée

Penser à agiter en douceur les flacons de prélèvement avant de filtrer.

Chlorophylle totale : Filtrer environ 100 à 150 ml d'eau sur un filtre GFF (porosité 0.7 μm) de diamètre 25 mm. Le volume filtré doit être adapté à la charge en particules, ne jamais colmater le filtre, il doit être à peine coloré. Placer le filtre dans une boîte de Pétri de diamètre 52 mm, scotcher. Noter la date, CHLT et le volume filtré.

Chlorophylle > 3 μm : Filtrer environ 100 à 150 ml d'eau sur un filtre de 25 mm de diamètre et porosité 3 μm . Le volume filtré doit être adapté à la charge en particules, ne jamais colmater le filtre, il doit être à peine coloré. Placer le filtre dans une boîte de Pétri de diamètre 52 mm, scotcher. Noter la date, CHL>3 μm et le volume filtré.

Chlorophylle < 20 μm : Filtrer environ 100 à 150 ml d'eau sur deux filtres en série, le premier filtre de diamètre 47 mm a une porosité 20 μm , le second placé dessous a une porosité de 0.7 μm (GFF) et un diamètre de 25 mm. Le volume filtré doit être adapté à la charge en particules, ne jamais colmater le filtre, il doit être à peine coloré. Placer le filtre GFF dans une boîte de Pétri de diamètre 52 mm, scotcher la boîte. Noter la date, CHL<20 μm et le volume filtré.

Les 3 boîtes contenant les filtres seront scotchés ensemble et conservées à -20°C dans le labo chimie en bas étagère 2

Reporter les volumes filtrés et les porosités sur la fiche terrain

- **Taxonomie pigmentaire** : Filtrer à l'abri de la lumière, à moins de 150 mm Hg.



Filtrer environ 1 litre d'eau sur filtre 0.7 μm (GFF) de **diamètre 47 mm**, ne pas colmater le filtre, noter le volume filtré.

Sécher le filtre **plié en deux** sur une feuille d'essuie tout. Placer le filtre dans un cryotube et congeler à -80°C.

Production primaire :

L'eau de mer de surface, prélevée à l'aide d'une bouteille Niskin 5l est répartie à l'aide d'un tube en silicone après une préfiltration sur une soie de 100 μm ou de 200 μm (afin d'éviter les gros organismes et particules qui fausseraient le signal) sans apporter de bulles d'air à 5 bouteilles Winkler « initiales », 5 bouteilles Winkler « claires » et 5 bouteilles Winkler « noires ». La concentration en O_2 de 5 bouteilles Winkler a été mesurée à t_0 (initiales) puis à $t_{24\text{h}}$, la concentration d' O_2 a été mesurée pour 5 bouteilles Winkler claires (incubées pendant un cycle jour : nuit dont la période « jour » à la même lumière présente *in situ* lors du prélèvement) et pour 5 bouteilles Winkler noires (incubées à l'obscurité).

MES :

- Homogénéiser l'échantillon en agitant fortement.
- Faire 3 réplicats d'environ 1L.
- Mesurer le volume à filtrer à l'aide d'une éprouvette.
- Placer un **filtre prépesé** (boite en carton dans le labo chimie du bas) et le centrer sur le dispositif de filtration
- Verser l'échantillon sur le filtre puis appliquer le vide, sans créer une dépression supérieur à 0.2 bar. Filtrer progressivement tout le volume mesuré, en veillant à ne pas amener le filtre à sec avant la fin de la filtration.
- Dès que le filtre est à sec, ramener à pression normale. Rincer les parois de la tulipe avec 10 à 20 ml d'eau déminéralisée puis remettre le système en dépression pour aspirer cette eau.
- Rincer une seconde fois de la même manière.
- Tout en maintenant l'aspiration sous vide, retirer l'entonnoir de filtration puis, à l'aide d'une pissette d'eau déminéralisée, rincer avec le plus grand soin la couronne du filtre qui était pincée entre la base et la tulipe du dispositif de filtration. Cette opération doit durer 20 à 30 secondes et nécessite 20 ml d'eau environ. Terminer en rinçant à nouveau la totalité de la surface du filtre en la balayant de plusieurs fois avec le jet de la pissette (10-20 ml).
- Ramener à pression normale et remettre chaque filtre dans sa boîte numérotée.
- Mettre les boîtes au congélateur et à l'abri de la lumière ou les sécher immédiatement (étuve 70°C, 2 heures).

Rinçage:

L'ensemble de la verrerie, les flacons utilisés ainsi que les soies, le porte-filtre et les poches de prélèvement sont à rincer à l'eau MQ et à mettre à sécher à l'étuve en face de la machine à laver.